

# 陆地生态系统植物的氮源及氮素吸收\*

罗绪强<sup>1,2</sup> 王世杰<sup>1\*\*</sup> 刘秀明<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> 中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550002; <sup>2</sup> 中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要** 氮是植物生长发育所必需的营养元素,也是其主要的限制因子之一。陆地生态系统植物所需氮的来源及植物对氮素的吸收利用均受控于其种类和生长环境。环境条件的改变,一方面可能改变植物生长区原有氮的形态、浓度、赋存方式等,从而改变氮对植物的供给状况;另一方面可能引起植物生长区土壤质量、水分利用状况、光照等的改变,从而产生耦合现象,直接影响植物的生理生态特性,使植物对氮素的吸收利用发生改变,导致植物生长区的种群类型及物种多样性发生改变,并直接影响到生态系统的功能及演替。本文主要对陆地生态系统中高等植物生长发育所需氮素的来源及植物对氮素吸收利用过程中的影响因素进行了综述和讨论,并结合国内外在该领域的研究现状对其研究前景进行了展望。

**关键词** 影响因素;高等植物;氮源;陆地生态系统;吸收利用

中图分类号 Q945.1 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2007)07-1094-07

**Nitrogen source and its uptake by plants in terrestrial ecosystems.** LUO Xu-qiang<sup>1,2</sup>, WANG Shi-jie<sup>1</sup>, LIU Xiu-ming<sup>1</sup>(<sup>1</sup>State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550002, China; <sup>2</sup>Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). *Chinese Journal of Ecology* 2007 26(7): 1094-1100.

**Abstract:** Nitrogen is a necessary nutritional element, and also, a main limiting factor in plant growth. The nitrogen source and its uptake by plants in terrestrial ecosystems are controlled by their types and habitats. The change of environments can change the plant nitrogen supply through changing the nitrogen form, concentration and distribution, and may lead to the change of soil quality, water regime, and illumination condition. These changes often bring coupling phenomena, and affect plant physiological and ecological characteristics, which subsequently affect the nitrogen uptake and utilization by plants. Moreover, these changes also lead to the variations of plant populations and biological diversity, and hence, directly affect the function and evolution of ecosystem. This paper mainly summarized the nitrogen sources in higher plants growing in terrestrial ecosystems, and analyzed the affecting factors during their nitrogen uptake and utilization. The prospect in this research field was discussed.

**Key words:** affecting factor; higher plant; nitrogen source; terrestrial ecosystem; uptake and utilization.

## 1 引言

氮是植物需求量最大的矿质营养元素,是植物正常生长发育所必需的营养元素之一,同时,氮又是

农业生产和生态系统生长发育最受限制的营养元素之一(Jones *et al.*, 2005)。大多数植物对氮素的需求都要大于除碳、氢、氧以外的所有元素(Tamm, 1992),为了获取尽可能多的、为生长发育所需的氮,植物形成了几种获取氮的途径:土壤N的吸收、大气N<sub>2</sub>的固定、干湿沉降N的吸收、捕食昆虫等(赵平等,1998)。植物对氮素的选择和吸收利用受其种类本身、生长环境、氮素形态等多因素的影响。

\* 国家重点基础研究发展规划项目(2006CB403200)、中国科学院知识创新领域前沿项目(IC-04-01)和国家自然科学基金面上项目(40672112)联合资助。

\*\* 通讯作者 E-mail: Wangshijie@vip.skleg.cn  
收稿日期:2006-06-28 接受日期:2007-04-02

本文主要对陆地生态系统植物(主要指高等植物)生长发育过程中所需氮的来源进行了综述,并就影响植物对氮素吸收利用过程中的因素进行了讨论分析。

## 2 土壤氮素对植物氮源的贡献

土壤中的氮素有多种赋存形态和性质,可归为无机态氮和有机态氮2大类。土壤无机氮主要包括铵态氮、硝态氮以及有机质矿化、分解过程中产生的氮氧化物等;土壤有机氮是土壤氮素的主要组成部分,占土壤总氮的90%左右(李合生等,2002),土壤有机氮主要包括氨基酸、酰胺、尿素以及植物分泌物中的含氮化合物等。

### 2.1 土壤无机氮的贡献

土壤无机氮对植物氮源的贡献主要是以铵态氮和硝态氮的形式体现,土壤中的铵盐( $\text{NH}_4^+$ )和硝酸盐( $\text{NO}_3^-$ )是植物通过根吸收无机氮的主要来源(Killham,1994)。在植物体内,铵态氮和硝态氮均能转变成氨基酸类物质而与可溶性的有机物质相结合,其中 $\text{NO}_3^-$ 转化成氨基酸类物质是一个需要能量的生化还原反应,还原 $\text{NO}_3^-$ 所需消耗的能量比直接同化等量的 $\text{NH}_4^+$ 要多8%~17%,但这并不意味着大多数植物都偏爱更易同化的 $\text{NH}_4^+$ (韩兴国等,1999)。

植物对氮素的选择和吸收利用受其自身种类和周围环境并受其生长时期等多因素的影响。一般情况下,植物种类不同,吸收铵态氮和硝态氮的比例也不同。譬如,水稻(*Oryza sativa*)和酸果蔓(*Vaccinium oxycoccus*)等以吸收铵态氮为主(Bloom,1985);旱地作物在幼苗期大多吸收铵态氮,而在主要生育期则以吸收硝态氮为主,在温暖、湿润、通气良好的土壤上,旱地作物主要吸收硝态氮,但在温度过高或过低、土壤湿度过大或过小、通气不良、使用硝化抑制剂阻断铵态氮转化为硝态氮的情况下,旱地作物被迫吸收利用铵态氮(Christensen,1985)。

环境的光条件会对植物的氮营养形式(铵盐或硝酸盐)产生影响。高光照条件下,硝酸盐的同化以低的碳消耗为成本,因而有利于对硝酸盐的利用;在低光照下,由于低的呼吸消耗而有利于铵的同化。植物对不同的氮营养方式具有明显的适应性,植物的这种灵活性有助于在变动的环境中维持碳和氮的平衡(赵平等,1998)。另外,大气 $\text{CO}_2$ 浓度升高对植物氮素吸收形态有一定的影响,这是因为:首先, $\text{NO}_3^-$ 的吸收和同化对植物的能量状态比 $\text{NH}_4^+$ 敏

感,大气 $\text{CO}_2$ 浓度升高条件下植物体内呼吸底物的增多、根际呼吸的加强可能导致能量状态的改善,能量状态的改善无疑有利于 $\text{NO}_3^-$ 的吸收和同化;其次,根际高含量 $\text{CO}_2$ 通过增加根表皮细胞内 $\text{HCO}_3^-$ 的含量影响对 $\text{NO}_3^-$ 的吸收(庞静等,2005)。

氮的供给能力及供给量也是植物氮素吸收的主要影响因素。植物对不同形态氮的选择吸收受其浓度的影响,在大部分自然生态系统中,土壤溶解无机氮浓度一般较低,很少有 $>1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的(Evans *et al.*,1996),高浓度的土壤溶解无机氮仅发生在一些特定的季节或地区(Birch,1958)。Marschner等(1991)的研究表明,喜铵植物挪威云杉(*Picea abies*)在 $\text{NH}_4^+-\text{N}$ 浓度低于 $0.1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,其根就不再对 $\text{NO}_3^--\text{N}$ 产生排斥,而把 $\text{NO}_3^--\text{N}$ 作为氮源。有研究表明,植物在受氮供给不足条件下,无论是对 $\text{NH}_4^+-\text{N}$ 还是对 $\text{NO}_3^--\text{N}$ 的吸收能力都要比在氮供给充裕条件下的高(Jones *et al.*,1991)。植物对 $\text{NO}_3^-$ 的吸收在低供给条件下其吸收能力起初(第1阶段)是增加的,但随后(第2阶段)开始降低,并在最后(第3阶段)氮供给饱和时达到一个稳定值,植物吸收 $\text{NO}_3^-$ 的这3个不同阶段均受到氮供应量的限制,其中第1阶段的影响可能最强(Larsson,1994)。总之,在大部分氮受限制的自然生态系统中,氮的吸收是有效的,结果导致几乎所有的无机态氮都被植物吸收(Birch,1958)。

植物在对氮素的吸收利用过程中还存在着植物与植物、植物与微生物之间的相互作用。Watt等(2003)的研究表明,一种植物固定的氮素可以转移给与其一起生长的其他植物供其生长发育,使本来不利于在此环境生长的植物得以生长繁衍。研究还表明,土壤微生物在生长过程中,常与植物、硝化细菌一起竞争土壤中的 $\text{NH}_4^+$ 等养分(Jackson *et al.*,1989)。不过,随着微生物的死亡,氮素又从死亡的微生物组织中以 $\text{NH}_4^+$ 或其他形式被释放出来,供给植物生长发育所需的氮素营养(Ladd *et al.*,1981)。

另外,植物对 $\text{NO}_3^-$ 和 $\text{NH}_4^+$ 的选择吸收还主要受土壤性质(Henry & Raper,1989)、根系温度(Kafafi,1990)、根的深度(Gijsman & Willigen,1991)以及菌根的形成(Marschner *et al.*,1991)等因素的影响。研究表明,土壤pH在氮受限制的生态系统中对植物选择吸收氮素的影响非常大,在氮受限制和土壤pH较低情况下,植物对 $\text{NO}_3^-$ 的吸收甚微,而

$\text{NH}_4^+$  可能是植物最重要的有效无机氮种类 (Högberg, 1997)。除此之外,  $\text{NO}_3^-$  和  $\text{NH}_4^+$  本身的性质差异也是影响植物选择吸收的主要因素, 尽管  $\text{NH}_4^+$  在土壤中的移动性没有  $\text{NO}_3^-$  强, 但植物对  $\text{NH}_4^+$  的同化要比同化等量的  $\text{NO}_3^-$  节省能耗, 而且  $\text{NH}_4^+$  在大多数情况下很容易接近植物 (Vessey *et al.*, 1990), 同时, 植物对  $\text{NH}_4^+$  的吸收可能还会阻止它吸收  $\text{NO}_3^-$ , 同理, 植物对  $\text{NO}_3^-$  的吸收也有可能妨碍它对  $\text{NH}_4^+$  的吸收, 这是一个拮抗过程 (Lee & Drew, 1989)。

## 2.2 土壤有机氮的贡献

19世纪80年代, Frank (1885) 提出了外生菌根种可能有利用森林土壤中有机氮的能力之后, 研究表明, 植物也能吸收有机态 N (Högberg, 1997; Jones *et al.*, 2004)。进入20世纪以后, 植物吸收溶解有机氮的现象得到了广泛关注 (Bush, 1993)。但是, 由于实验手段和实验方法等条件的限制, 有机氮作为植物氮源的重要性在很多系统中可能被低估了。事实上, 生态系统中的很多植物均在利用有机氮作为氮源, 并且多数植物能再吸收其根向根际分泌的氨基酸等含氮有机化合物作为氮源 (Bush, 1993)。有报道, 植物从土壤中吸收氮的能力较大的是溶解有机氮而不是溶解无机氮 (Chapin *et al.*, 1993), 植物直接吸收溶解有机氮可能是生态系统功能和植物演替, 特别是在氮受限制的环境中的一个潜在的主要来源 (Jones *et al.*, 2005)。鉴于此, 最近有学者提出, 我们需要重新考虑溶解有机氮在生态系统营养流中的位置 (van Breemen, 2002)。

植物吸收有机氮的能力因植物种类而异。研究发现, 拟欧石南属 (*Erica*) 植物的菌根具有吸收利用蛋白质、氨基酸、甚至几丁质的能力 (Leake & Read, 1990); 而一种高纬度非菌根莎草科 (Cyperaceae) 羊胡子属 (*Eriophorum*) 植物白毛羊胡子草 (*E. vaginatum*) 不但具有吸收利用甲胺和甘氨酸的能力, 还具有吸收利用谷氨酸盐或谷氨酸酯和天门冬氨酸盐或天门冬氨酸酯 (Chapin *et al.*, 1993) 的能力。另外, 植物是否含有菌根及菌根的生长部位对其吸收有机氮也有一定影响。Kielland (1994) 的研究表明, 北极地带具有外生菌根的落叶灌木吸收氨基酸速率最高, 具石南型 (内生) 菌根的常绿植物居中, 而不具菌根的禾草类最低。但是, 并非含有菌根的植物吸收有机氮的能力就一定大于不含菌根的植物, 如北

极苔原无菌根的白毛羊胡子草对氨基酸特别喜好, 其吸收氨基酸氮的量占其总吸收氮量的60%以上 (莫良玉等, 2002)。

植物在吸收有机氮过程中同吸收无机氮一样与微生物之间存在竞争作用。特别是在植物根际区域, 植物和微生物对氮源 (包括有机氮和无机氮) 之间的竞争相当激烈 (Curl & Trueglove, 1986)。Jones 和 Hodget (1999) 通过比较植物和微生物对氨基酸吸收的动力学和简单的根际计算后发现, 植物吸收氨基酸的速率与微生物的相似, 表明它们在根际中对氨基酸的吸收存在着竞争作用且竞争相当激烈。由于植物与微生物存在对氮源的竞争作用, 因此, 在经历一些诸如结冰-解冻或干旱-湿润等能导致微生物遭到严重破坏 (死亡) 的事件后, 在植物本身未受到较大的影响下, 由于与植物竞争的微生物数量的减少和微生物本身死亡后细胞中氨基氮的释放, 对植物从土壤中吸收氨基酸或其它形态的氮是相当有利的 (Jones *et al.*, 2005)。

植物对有机氮的吸收还受到有机氮化合物本身性质及植物所处地理位置等因素的影响。研究发现, 植物吸收有机氮的能力与有机氮分子量呈负相关 (Kielland, 1994), 对相同种类的有机氮化合物而言, 植物往往偏向于吸收分子量较小的有机氮化合物, 这可能与植物在对有机氮的同化过程中的能量消耗有关。现有研究表明, 植物根系拥有吸收较低分子量, 如尿素、氨基酸、聚胺、多胺、小分子多肽等溶解有机氮的能力 (Bush, 1993; Yu, 2002)。研究还发现, 植物在对氨基酸类有机氮化合物的吸收过程中, 由于甘氨酸具有比其他氨基酸更大的活动性并且不易被微生物利用的特点, 甘氨酸可能是植物重要的有机氮氮源 (Lipson *et al.*, 1999)。另外, 在植物种和有机氮化合物均相同的条件下, 植物对有机氮化合物的吸收受其所处环境的影响较大。有研究表明, 温带莎草吸收氨基酸速率均比高山、亚高山的莎草大, 这可能是温带莎草生长量大, 对氮素的需求量较大的缘故 (Raab *et al.*, 1999)。

## 3 固氮生物的贡献

一般来讲, 植物不能直接吸收利用大气中游离的氮, 必须通过固氮微生物把大气中游离的氮吸收转化成无机态氮或小分子有机态氮后, 植物才能吸收利用 (Nardi *et al.*, 2002; Jones *et al.*, 2004)。陆地生态系统每年的固氮量约为  $1.40 \times 10^8$  t, 是氮素

由游离的气态氮向生态系统输入的主要途径之一(韩兴国等,1999)。

植物生长过程中,决定其氮源的主导因素主要取决于植物的种类(Senaratne & Ratnasinghe, 1993)、基因类型(Kumaga *et al.*, 1994)、干旱和光照胁迫(Badarneh & Ghawi, 1994)、土壤中氮的形态以及植物对氮的固定能力(Hungria & Neves, 1987)等。研究表明,豆荚生长过程中氮素的供给来源有可能来自于土壤中的氮、大气氮的固定和(或者)植物组织中本身存在的氮的转移。譬如,在土壤氮源和大气氮源均受到限制的情况下,存在于植物组织中的氮的转移就成了豆荚结实过程中的主要氮源(Noquet *et al.*, 2004)。

植物对氮素的固定能力受多因素的影响。一般情况下,影响植物光合作用的因素同时也是影响植物氮固定能力的因素,二者呈正相关(Aranjuelo *et al.*, 2005)。研究表明,温度和水分胁迫对植物固氮能力有明显的影响。水分胁迫条件下,由于固氮酶的活性、植物节瘤数和生长速率等受到抑制而减少了氮的固定作用。一般情况下,温度的降低对植物固氮产生不利影响,Robin等(2005)的研究表明,在地中海干旱地区,冬天较低的温度对植物固氮能力和生长均起到了阻碍作用。相比之下,温度升高有增加植物新陈代谢、节瘤形成以及根瘤菌生长和感染速率等的作用,刺激植物氮固定。但并非温度越高植物固氮能力就越大,研究表明,根瘤共生固氮的最佳温度范围是 $25\text{ }^{\circ}\text{C} \sim 33\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Aranjuelo *et al.*, 2005)。另外,在具有共生固氮作用的植物中,固氮速率常与净初级生产效率有关。这是因为,首先,固氮需要消耗一定的光产物;其次,氮的固定是一个还原过程,需要一个高度厌氧的环境或能够提供厌氧环境的有机体(韩兴国等,1999;Nardi *et al.*, 2002)。植物氮固定能力还与其生长期有一定的关系,同一种植物,在不同的生长时期,其固氮能力不同。对于开花植物,一般花期前的固氮率都要高于花期后的固氮率(Rossato *et al.*, 2001)。

#### 4 沉降氮的贡献

植物的冠层能够吸收气态氮污染物及湿沉降中的氮。不过,氮在植物树冠部的吸收对植物氮源的贡献是高度变化的,在野外研究中很难正确定量。据推测,植物从干湿沉降中吸收的氮可以达到植物全部吸收氮的 $10\% \sim 30\%$ (Krupa, 2003)。研究发

现,植物对 $\text{NH}_3$ 的吸收主要发生在嫩枝或者嫩芽部位且比对 $\text{NO}_x$ 的吸收要容易得多(Krupa, 2003)。另外,有报道称强光下进行同化作用的叶以及黑暗中的根、茎、叶均发生吸收 $\text{N}_2\text{O}$ 现象,其速率与温度及呼吸强度有正相关,不过这一现象的普遍性还需进一步探索论证(杨思河等,1995)。

植物对沉降氮的吸收与植物干物质产量及植物的种类本身有关,同时还受到植物生长时期、叶片气孔导度以及沉积氮浓度等因素的影响(Krupa, 2003)。研究表明, $\text{NH}_3$ 几乎不能渗透植物表皮,正常情况下根不会直接吸收 $\text{NH}_3$ ,根对 $\text{NH}_3$ 的吸收一般发生在 $\text{NH}_3$ 沉积到土壤并转化成 $\text{NH}_4^+$ 的形态后,大气 $\text{NH}_3$ 几乎都是通过气孔进入高等植物的叶部,并被溶解在叶肉细胞的薄膜水里形成 $\text{NH}_4^+$ 进而被植物利用的(van Hove *et al.*, 1987;孙谷畴等, 2004)。植物对 $\text{NH}_3$ 的吸收直接与其气孔导度相关,受到植物生长区小气候如光照、空气温度、相对湿度、空气湍流、土壤湿度等因素的影响(van Hove *et al.*, 1990), $\text{CO}_2$ 浓度和植物水分利用状况也是其重要的影响因素(Hutchinson, 1972)。另外, $\text{NH}_4^+$ 通过干湿沉降在叶表积累,通常情况下,草原和欧石南丛生的荒野中的植物叶片对 $\text{NH}_4^+$ 的吸收要比森林中的高,不过,有关 $\text{NH}_4^+$ 是如何进入植物叶片的问题至今没有明确的答案(Krupa, 2003)。

#### 5 植物捕食昆虫中的氮

在生态系统中,有些植物能捕获昆虫以获取氮源,这些不寻常的食虫植物通过消化捕获的有机体而获得它们所需的氮(韩兴国等,1999)。食虫植物从捕获昆虫中获取的氮占有重要地位,Dixon等(1980)的研究发现,一种茅膏菜属的捕虫植物(*Drosera erythrorhiza*)年吸收氮的 $11\% \sim 17\%$ 来自捕获的昆虫。

在约30万种高等植物中,约有600多种植物属于食虫植物。食虫植物一般同时具有引诱昆虫、捕捉昆虫、消化昆虫和吸收昆虫的能力(Gaume *et al.*, 2004),如猪笼草(*Nepenthes*)、茅膏菜(*Drosera*)等。食虫植物捕食昆虫的共同特征都是通过发出特殊的气味来吸引昆虫,然后用变态叶形成的捕虫器捕捉昆虫,接着分泌消化酵素对昆虫进行分解消化和吸收,从中获取所需的营养养分(Owen *et al.*, 1999)。

食虫植物从昆虫中获取的氮,除了与被捕获种的生物量及氮含量相关外,还与其对捕获对象的捕

获能力和消化能力明显相关。植物对昆虫的捕获能力和消化能力与其自身种类有关,同时不同的植物生长期、环境因素及被捕获者个体差异等因素都对其捕获能力和消化能力产生一定的影响,进而影响植物对氮素的获取 (Okabe *et al.* 2005)。

## 6 结语与展望

全球变化是人类面临的重大而紧迫的环境问题,CO<sub>2</sub>、CH<sub>4</sub>和N<sub>2</sub>O等温室气体是导致全球气候变暖的主要贡献者。大气CO<sub>2</sub>浓度的变化会影响到植物对氮素吸收形态等的改变(庞静等 2005)。也就是说,大气CO<sub>2</sub>浓度的变化与植物氮素吸收形态之间的关系直接或间接地影响着氮的生物地球化学循环,改变氮素在土壤、大气等介质中的赋存形态和浓度。另外,由于工农业的发展,空气中还原态氮NH<sub>3</sub>增高,使输入到森林生态系统中的氮大量增加。NH<sub>3</sub>的输入虽然在一定程度上缓解了生态系统对氮这一主要养分的需求,但过量NH<sub>3</sub>的输入同时引起森林植物氮营养的不平衡,使其正常的氮代谢受到干扰,削弱了植物对环境胁迫的抗性,对森林生态系统的结构和功能构成了严重的威胁(Krupa 2003;孙谷畴等 2004;曾梅等 2006)。研究植物氮源和氮吸收,特别是大气干湿沉降氮(如NH<sub>3</sub>、N<sub>2</sub>O等)对植物氮源贡献的研究,有利于了解全球变化下氮的生物地球化学循环以及氮的生物地球化学循环对全球变化的影响,对全球生态系统的结构和功能、全球气候变化等领域的研究具有重要意义。

陆地生态系统植物的氮源及植物对氮的吸收利用均受其种类及生长环境的控制。环境条件的改变如森林的砍伐、火烧和垦殖开荒等,一方面可能改变植物生长区原有氮的形态、浓度、赋存状态等从而改变氮对植物的供给状况;另一方面,环境条件的改变可能引起植物生长区土壤质量、水分利用状况、光照等情况的改变,这些因素的改变可能影响到植物的生理生态,从而使植物对氮素的吸收利用发生改变。氮素供给能力及植物对氮素的吸收能力的改变,使植物生长区的物种类型及生物多样性可能发生改变。随着实验条件的不断改进和试验方法的不断成熟以及研究的深入,在不久的将来,有望对有机氮在生态系统营养流中的位置的再认识、全球变化下氮的生物地球循环和氮的生物地球化学循环对全球变化的影响、植物氮源与生态系统的功能和演替,特别是生态系统在氮受限制的环境中的影响和响应,以

及N<sub>2</sub>O等温室气体在全球气候变化中的贡献等领域取得实质性的突破。

致谢 程安云博士和容丽博士讨论时提供有益建议,在修改过程中得到了赵平研究员的指导性意见,在此一并感谢。

## 参考文献

- 韩兴国,李凌浩,黄建辉. 1999. 生物地球化学概论. 北京:高等教育出版社:197-246.
- 李合生,孟庆伟,夏凯,等. 2002. 现代植物生理学. 北京:高等教育出版社:216-227.
- 莫良玉,吴良欢,陶勤南. 2002. 高等植物对有机氮吸收与利用研究进展. 生态学报,22(1):119-124.
- 庞静,朱建国,谢祖彬. 2005. 大气CO<sub>2</sub>体积分数升高对植物N素吸收的影响. 生态环境,14(3):429-433.
- 孙谷畴,赵平,蔡锡安,等. 2004. 空气NH<sub>3</sub>增高情况下不同形式氮源对荫蔽光合作用和氮利用的影响. 植物生态学报,28(4):539-546.
- 杨思河,陈冠雄,林继惠,等. 1995. 几种木本植物的N<sub>2</sub>O释放与某些生理活动的关系. 应用生态学报,6(4):337-340.
- 曾梅,曾光明,张龚,等. 2006. 酸沉降影响下水相硫和氮在森林冠层的动态过程. 生态学杂志,25(1):1-6.
- 赵平,孙谷畴,彭少麟. 1998. 植物氮素营养的生理生态学研究. 生态科学,7(2):37-42.
- Aranjuelo I, Pérez P, Hernández L, *et al.* 2005. The response of nodulated alfalfa to water supply, temperature and elevated CO<sub>2</sub>: Photosynthetic downregulation. *Physiologia Plantarum*, 123(3):348-358.
- Badarneh DMD, Ghawi LO. 1994. Effectiveness of inoculation on biological nitrogen fixation and water consumption by lentil under rain-fed conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, 26(1):1-5.
- Birch HF. 1958. The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability. *Plant and Soil*, 10:9-31.
- Bloom AJ. 1985. Wild and cultivated barleys show similar affinities for mineral nitrogen. *Oecologia*, 65:555-557.
- Bush DR. 1993. Proton-coupled sugar and amino acid transporters in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 44:513-542.
- Chapin FS, Moilanen L, Kielland K. 1993. Preferential use of organic nitrogen for growth by a nonmycorrhizal arctic sedge. *Nature*, 361:150-153.
- Christensen BT. 1985. Wheat and barley straw decomposition under field conditions: Effect of soil type and plant cover on weight loss, nitrogen and potassium content. *Soil Biology and Biochemistry*, 17:691-697.

- Curl EA , Trueglove B. 1986. The Rhizosphere. Berlin , Germany : Springer-Verlag : 9 – 53.
- Dixon KW , Pate JS , Bailey WJ. 1980. Nitrogen nutrition of the tuberous sundew *Drosera erythrorhiza* Lindl. : With special reference to catch of arthropod fauna by its glandular leaves. *Australian Journal of Botany* , **28** : 283 – 297.
- Evans RD , Bloom AJ , Sukrapanna SS , et al. 1996. Nitrogen isotope composition of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill. cv. T-5 ) grown under ammonium or nitrate nutrition. *Plant , Cell and Environment* , **19** : 1317 – 1323.
- Frank AB. 1885. On the root-symbiosis-depending nutrition through hypogeous fungi of certain trees. *Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft* , **3** : 128 – 145.
- Gaume L , Perret P , Gorb E , et al. 2004. How do plant waxes cause flies to slide ? Experimental tests of wax-based trapping mechanisms in three pitfall carnivorous plants. *Arthropod Structure & Development* , **33**( 1 ) : 103 – 111.
- Gijsman AJ , de Willigen P. 1991. Modelling ammonium and nitrate uptake by a mature Douglas-fir stand from a soil with high atmospheric  $\text{NH}_x$  input. *Netherlands Journal of Agricultural Science* , **39** : 3 – 20.
- Henry LT , Raper CD Jr. 1989. Effects of root-zone acidity of utilization of nitrate and ammonium in tobacco plants. *Journal of Plant Nutrition* , **12** : 811 – 826.
- Högberg P. 1997. Tansley Review No. 95 :  $^{15}\text{N}$  natural abundance in soil-plant systems. *New Phytologist* , **137** : 179 – 203.
- Hungria M , Neves MCP. 1987. Cultivar and rhizobium strain effect on nitrogen fixation and transport in *Phaseolus uulgaris* L. *Plant and Soil* , **103** : 111 – 121.
- Hutchinson GL , Millington RJ , Peters DB. 1972. Atmospheric ammonia : Absorption by plant leaves. *Science* , **175** : 771 – 772.
- Jackson LE , Schimel JP , Firestone MK. 1989. Short-term partitioning of ammonium and nitrate between plants and microbes in an annual grassland. *Soil Biology and Biochemistry* , **21** : 409 – 415.
- Jones DL , Healey JR , Willett VB , et al. 2005. Dissolved organic nitrogen uptake by plants : An important N uptake pathway ? *Soil Biology and Biochemistry* , **37** : 413 – 423.
- Jones DL , Hodge A. 1999. Biodegradation kinetics and sorption reactions of three differently charged amino acids in soil and their effects on plant organic nitrogen availability. *Soil Biology and Biochemistry* , **31**( 9 ) : 1331 – 1342.
- Jones DL , Hodge A , Kuzyakov Y. 2004. Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New Phytologist* , **163** : 459 – 480.
- Jones HE , Quarmby C , Harrison AF. 1991. A root bioassay test for nitrogen deficiency in forest trees. *Forest Ecology and Management* , **42** : 267 – 282.
- Kafkafi U. 1990. Root temperature , concentration and the ratio nitrate/ammonium effect on plant development. *Journal of Plant Nutrition* , **13** : 1291 – 1306.
- Kielland K. 1994. Amino acid absorption by arctic plants : Implications for plant nutrition and nitrogen cycling. *Ecology* , **75**( 8 ) : 2373 – 2383.
- Killham K. 1994. Soil Ecology. Cambridge : Cambridge University Press : 108 – 141.
- Krupa SV. 2003. Effects of atmospheric ammonia ( $\text{NH}_3$ ) on terrestrial vegetation : A review. *Environmental Pollution* , **124** : 179 – 221.
- Kumaga F , Danso SKA , Zapata F. 1994. Time-course of nitrogen fixation in two Bambara groundnut (*Vigna subterranean* L. Verd. ) cultivars. *Biology and Fertility of Soils* , **18** ( 3 ) : 231 – 236.
- Ladd JN , Oades JM , Amato M. 1981. Microbial biomass formed from  $^{14}\text{C}$  ,  $^{15}\text{N}$ -labelled plant material decomposing in soils in the field. *Soil Biology and Biochemistry* , **13** : 119 – 126.
- Larsson CM. 1994. Responses of the nitrate uptake system to external nitrate availability : A whole plant perspective// Roy J , Garnier E , eds. A Whole Plant Perspective on Carbon-Nitrogen Interactions The Hague , The Netherlands : SPB Academic Publishing : 31 – 45.
- Leake JR , Read DJ. 1990. Chitin as a nitrogen source for mycorrhizal fungi. *Mycological Research* , **94** : 993 – 995.
- Lee RB , Drew MC. 1989. Rapid reversible inhibition of nitrate influx in barley by ammonium. *Journal of Experimental Botany* , **40** : 741 – 752.
- Lipson DA , Raab TK , Schmidt SK , et al. 1999. Variation in competitive abilities of plants and microbes for specific amino acids. *Biology and Fertility of Soils* , **29**( 3 ) : 257 – 261.
- Marschner H , Haeussling M , George E. 1991. Ammonium and nitrate uptake rates and rhizosphere pH in nonmycorrhizal roots of Norway spruce *Picea abies* ( L ). Karst. *Trees-Structure and Function* , **5** : 14 – 21.
- Nardi JB , Mackie RI , Dawson JO. 2002. Could microbial symbionts of arthropod guts contribute significantly to nitrogen fixation in terrestrial ecosystems ? *Journal of Insect Physiology* , **48**( 8 ) : 751 – 763.
- Noquet C , Avice JC , Rossato L , et al. 2004. Effects of altered source-sink relationships on N allocation and vegetative storage protein accumulation in *Brassica napus* L. *Plant Science* , **166** : 1007 – 1018.
- Okabe T , Yoshimoto I , Hitoshi M , et al. 2005. An S-like ribonuclease gene is used to generate a trap-leaf enzyme in the carnivorous plant *Drosera adelae*. *FEBS Letters* , **579**( 25 ) :

- 5729 – 5733.
- Owen TP , Lennon KA , Santo MJ , *et al.* 1999. Pathways for nutrient transport in the pitchers of the carnivorous plant *Nepenthes alata*. *Annals of Botany* , **84**( 4 ) : 459 – 466.
- Raab TK , Lipson DA , Monson RK. 1999. Soil amino acid utilization among the Cyperaceae : Plant and soil processes. *Ecology* , **80**( 7 ) : 2408 – 2419.
- Robin C , Sultan-Tubeileh K , Obaton M , *et al.* 2005. Nitrogen fixation and growth of annual *Medicago-Sinorhizobium* associations at low temperature. *European Journal of Agronomy* , **22**( 3 ) : 267 – 275.
- Rossato L , Lainé P , Ourry A. 2001. Nitrogen storage and remobilization in *Brassica napus* L. during the growth cycle : nitrogen fluxes within the plant and changes in soluble protein patterns. *Journal of Experimental Botany* , **52** : 1655 – 1663.
- Senaratne R , Ratnasinghe DS. 1993. Ontogenic variation in nitrogen fixation and accumulation of nitrogen in mungbean , blackgram , cowpea , and groundnut. *Biology and Fertility of Soils* , **16**( 2 ) : 125 – 130.
- Tamm CO. 1992. Nitrogen in terrestrial ecosystems : questions of productivity , vegetational changes , and ecosystem stability. *Ecological Studies* 81. Berlin : Springer-Verlag : 22 – 24.
- van Breemen N. 2002. Natural organic tendency. *Nature* , **415** : 381 – 382.
- van Hove LWA , Koops AJ , Adema EH , *et al.* 1987. Analysis of the uptake of atmospheric ammonia by leaves of *Phaseolus vulgaris* L. *Atmospheric Environment* , **21** : 1759 – 1763.
- van Hove LWA , Vredenberg WJ , Adema EH. 1990. The effect of wind velocity , air temperature and humidity on NH<sub>3</sub> and SO<sub>2</sub> transfer into bean leaves ( *Phaseolus vulgaris* L. ). *Atmospheric Environment* , **24** : 1263 – 1270.
- Vessey JK , Henry LT , Chaillou S , *et al.* 1990. Root-zone acidity affects relative uptake of nitrate and ammonium from mixed nitrogen sources. *Journal of Plant Nutrition* , **13** : 95 – 116.
- Watt MS , Clinton PW , Whitehead D , *et al.* 2003. Above-ground biomass accumulation and nitrogen fixation of broom ( *Cytisus scoparius* L. ) growing with juvenile *Pinus radiata* on a dryland site. *Forest Ecology and Management* , **184** : 93 – 104.
- Yu Z , Zhang Q , Kraus TEC , *et al.* 2002. Contribution of amino compounds to dissolved organic nitrogen in forest soils. *Biogeochemistry* , **61**( 2 ) : 173 – 198.

---

作者简介 罗绪强 男,1976年生,讲师,博士研究生。研究方向为环境地球化学,发表论文30篇。E-mail : xuxiangluo@163.com  
责任编辑 王伟

---