

夜间增温对亚高山针叶林主要树种无机氮吸收的影响

唐波^{1,2} 杨欢^{1,2} 尹春英^{1*} 孙誉育^{1,2} 郑东辉^{1,2} 刘庆¹

¹中国科学院成都生物研究所, 中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 成都 610041;

²中国科学院大学, 北京 100049

摘要 吸收营养物质是植物根系的主要生理功能。氮素吸收是植物体内氮代谢的第一步, 也是最关键的一步。为了全面地认识亚高山针叶林在全球气候变化背景下对两种主要无机氮(NH_4^+ 和 NO_3^-)吸收特点的变化, 该研究以川西亚高山针叶林优势树种——云杉(*Picea asperata*)和岷江冷杉(*Abies fargesii* var. *faxoniana*)为材料, 通过红外辐射加热器模拟增温, 利用非损伤微测技术(non-invasive micromeasurement technology)研究了这两个树种吸收 NH_4^+ 和 NO_3^- 特点的变化, 同时还探究了 NH_4^+ 和 NO_3^- 之间的相互作用对植物吸收这两种离子的影响。研究结果显示: 在云杉根系中, NH_4^+ 和 NO_3^- 的最大吸收速率分别发生在距离根尖最顶端17–18 mm区域和17 mm处, 而岷江冷杉对这两种离子的最大吸收速率分别发生在距离根尖顶端11 mm和11.5 mm处。增温对云杉和岷江冷杉根系吸收 NH_4^+ 和 NO_3^- 有促进作用。在增温条件下, NO_3^- 能够促进云杉根系对 NH_4^+ 的吸收, 而 NH_4^+ 则抑制了其对于 NO_3^- 的吸收。无论是否增温, 岷江冷杉对 NH_4^+ 的吸收都不受 NO_3^- 的影响, 而在增温条件下, NH_4^+ 会抑制岷江冷杉对 NO_3^- 的吸收。

关键词 夜间增温; N吸收; 针叶树; 高山森林

引用格式: 唐波, 杨欢, 尹春英, 孙誉育, 郑东辉, 刘庆 (2016). 夜间增温对亚高山针叶林主要树种无机氮吸收的影响. 植物生态学报, 40, 543–553. doi: 10.17521/cjpe.2015.0420

Effects of night warming on the uptake of inorganic nitrogen by two dominant species in subalpine coniferous forests

TANG Bo^{1,2}, YANG Huan^{1,2}, YIN Chun-Ying^{1*}, SUN Yu-Yu^{1,2}, ZHENG Dong-Hui^{1,2}, and LIU Qing¹

¹Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization & Ecological Restoration Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Plant roots play a critical role in the uptake of nutrients, and nitrogen (N) absorption is considered as the first step and a pivotal process in N metabolism of plants. Our objective was to better understand the absorption of two major inorganic N forms (NH_4^+ and NO_3^-) in subalpine coniferous forests under global warming.

Methods Experimental warming using infrared heater was applied to two dominant species in subalpine coniferous forests of Sichuan, China, *Picea asperata* and *Abies fargesii* var. *faxoniana*. The non-invasive micromeasurement technology was used to investigate the effects of warming on the uptake rates of NH_4^+ and NO_3^- and the potential interactions between these two ions.

Important findings Results showed that the maximal net root uptake of NH_4^+ and NO_3^- occurred at a distance of 17–18 mm and 17 mm from root tips, respectively for *P. asperata*. and at a distance of 11 mm and 11.5 mm from root tips respectively for *A. fargesii* var. *faxoniana*. Experimental warming elevated the uptake rates of NH_4^+ and NO_3^- in both species, but the interactions between NH_4^+ and NO_3^- differed between the two species. While NO_3^- uptake was inhibited in the presence of NH_4^+ for both *P. asperata* and *A. fargesii* var. *faxoniana*, net NH_4^+ uptake was promoted by NO_3^- supply only in *P. asperata* roots under experimental warming.

Key words night warming; N absorption; conifer tree; subalpine forest

Citation: Tang B, Yang H, Yin CY, Sun YY, Zheng DH, Liu Q (2016). Effects of night warming on the uptake of inorganic nitrogen

收稿日期Received: 2015-11-22 接受日期Accepted: 2016-03-26

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: yincy@cib.ac.cn)

by two dominant species in subalpine coniferous forests. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 543–553. doi: 10.17521/cjpe.2015.0420

IPCC (2014)发布的第五次评估报告指出, 1880到2012年地球表面增温0.85 °C, 到21世纪末全球预估将可能增温1.1–6.4 °C。在高纬度和高海拔地区增温幅度可能会更大(Wall *et al.*, 2011; Penuelas *et al.*, 2013)。这将会对植物生长产生重要的影响(Walker *et al.*, 2006; Elmendorf *et al.*, 2012)。另外, 气候变暖对日间最低和最高温度的影响是不均一的, 并且夜间比白天有更大的增温幅度(Easterling *et al.*, 1997), 这种变化对陆地生态系统地上部分生长(Peng *et al.*, 2004)和C循环(Xia *et al.*, 2009)有不同的影响。

氮(N)是植物体内蛋白质、核酸、叶绿素以及许多次生代谢产物的必要组成成分(Luo *et al.*, 2013), 因此植物需要从外界吸收大量的N素来供给自身的生长。 NH_4^+ 和 NO_3^- 是土壤中植物可利用的两种主要的无机氮(Luo *et al.*, 2013)。植物通过其根系细胞中的 NH_4^+ 和 NO_3^- 转运系统吸收利用这两种离子(Jackson *et al.*, 2008), 在不同的环境条件下, 控制这两个转运系统的基因表达存在差异, 从而影响离子吸收(Alber *et al.*, 2012)。 NH_4^+ 和 NO_3^- 被植物根系吸收以后, 大部分 NH_4^+ 在根系细胞中被同化, 余下的部分被转移到叶片或植物体的其他部位, 然而仅有少量的 NO_3^- 的同化发生在根系中, 大部分 NO_3^- 被转运到植物叶片中(Xu *et al.*, 2012)。尽管这两种离子都能被植物利用, 但是在同化过程中这两种离子表现出不同的能量和生物化学特征(Luo *et al.*, 2013), 从而导致植物吸收两种离子的流速有所差异以及植物优先吸收 NH_4^+ 或 NO_3^- (Patterson *et al.*, 2010)。Taylor和Bloom (1998)的研究结果表明, 根尖分生区同化利用 NH_4^+ 的效率远远超过了利用 NO_3^- 的原因是 NO_3^- 的同化过程需要更多的能量。除此之外, 由于分生区需要合成大量的蛋白质, 因而需要吸收更多的 NH_4^+ 来满足其合成的物质基础(Taylor & Bloom, 1998)。

关于植物根系吸收 NH_4^+ 和 NO_3^- 的速率在草本和木本植物中已经作了大量的研究。例如, 在玉米(*Zea mays*)和大麦(*Hordeum vulgare*)的根中, 离根尖顶端越远, 根系对 NO_3^- 的吸收速率越大(Henriksen *et al.*, 1992; Taylor & Bloom, 1998), 然而, 在水稻(*Oryza sativa*)和长角豆(*Ceratonia siliqua*)树中却出

现了相反的趋势(Cruz *et al.*, 1995; Colmer & Bloom, 1998)。在海岸松(*Pinus pinaster*)非菌根中, NO_3^- 最大净吸收发生在距离根尖顶端20–50 mm区域内(Plassard *et al.*, 2002), 而在花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)和*Pinus contorta*中, NO_3^- 最大净吸收分别发生在距离根尖顶端0–30和0–10 mm范围内, NH_4^+ 最大净吸收分别发生在距离根尖顶端5–20 mm区域和5 mm处(Hawkins *et al.*, 2008)。这些研究对象主要来自于农田生态系统和温带雨林, 对亚高山针叶林树种的研究相对较少。另外, 关于这两种离子流速的时间动态和其他离子、pH以及其他环境因子对这两种离子流速影响的研究在玉米、大麦、水稻以及桉属(*Eucalyptus*)植物中已有报道(Henriksen *et al.*, 1992; Colmer & Bloom, 1998; Garnett *et al.*, 2001, 2003; Hawkins & Robbins, 2010; Sorgona *et al.*, 2011)。然而这些研究主要关注除 NH_4^+ 和 NO_3^- 以外的其他离子、环境因子(如pH)等对 NH_4^+ 和 NO_3^- 吸收的影响, 对 NH_4^+ 和 NO_3^- 相互之间的影响研究较少。

川西亚高山森林生态系统处长江上游和青藏高原东缘, 在区域气候调节、水土保持、水源涵养和生物多样性保育方面具有不可替代的作用和地位(刘庆等, 2001)。由于该地区地质灾害频发, 并且受人类干扰较为严重, 因而被认为是我国最为典型的一个生态环境脆弱带, 对气候变化十分敏感, 是研究全球变化对森林生态系统影响的重要森林类型(王开运, 2004)。关于该区的研究主要集中于地上部分(Zhao *et al.*, 2012), 而对植物地下部分, 尤其是根系离子吸收方面的研究较少。因此, 本文以云杉(*Picea asperata*)和岷江冷杉(*Abies fargesii* var. *faxoniana*) (亚高山针叶林优势树种)为研究对象, 通过红外辐射加热器模拟全球变暖, 探究其对植物根系吸收 NH_4^+ 和 NO_3^- 的影响以及 NH_4^+ 和 NO_3^- 之间的相互作用, 以增加对于亚高山针叶林树种吸收无机氮生态生理特点及其如何响应增温的认识。

1 材料和方法

1.1 研究地区概况

试验样地位于中国科学院成都生物研究所茂县山地生态系统定位研究站(31.70° N, 103.90° E,

海拔1 826 m)。该区地处青藏高原东缘横断山系北段,是青藏高原东缘和长江上游生态环境十分脆弱的高山峡谷地带的典型代表。其自然植被丰富,从高山底部到顶部的植被带依次为:灌木、落叶阔叶林、亚高山针叶林和高山草甸,其中,云杉和岷江冷杉是亚高山针叶林的优势树种。该区年降水量、年蒸发量和年平均气温分别为919.5 mm、795.8 mm和9.3 °C,属于暖温带亚高山季风气候。

1.2 试验设计

本试验包括两个处理(增温和对照)和两个物种(云杉和岷江冷杉),每个处理4个重复。实验区共有8对2 m × 2 m的小区,8个为增温小区,8个为对照小区。为避免增温的边缘效应,小区之间的间隔大约为5 m。实验用土为附近亚高山针叶林表层土,过筛混匀使用。本研究以4年生云杉和岷江冷杉幼苗为研究对象。基于幼苗的基径和高度,从当地苗圃选择大小一致、健壮、无病虫害的幼苗于2010年10月按照株距40 cm、行距30 cm移栽于在亚高山针叶林地设置的试验样地内。增温方式为地上MSR-2420红外辐射加热器(Kalglo Electronics, Bethlehem, USA),将加热器悬挂于增温小区距离地面1.5 m处的正上方,每个小区一个加热器且在整个样方内辐射均匀,而在对照小区距离地面1.5 m处正上方悬挂一个与红外辐射加热器大小、形状一致的模拟增温器(不能增温)。增温的时间从2011年10月开始,从当地每天19:00到第二天7:00(每天12 h)。分别采用纽扣式温湿度自动记录仪(DS1923G-F5#, Maxim/Dallas Semiconductor, Sunnyvale, USA)和温度自动记录仪(DS1921G-F5#, Maxim/Dallas Semiconductor, Sunnyvale, USA)监测距离地面5 cm的空气温度和地面以下5 cm处的土壤温度。试验期间,除了增温不进行任何其他处理,定期清除样地内的杂草,浇水等管理措施一致。

1.3 样品采集与指标测定

于2014年9月进行植物样品采集。因为2012和2013年已经在该样地内采集了两次样品,所以在取样时其株距和行距分别大于80和60 cm。采用挖掘法进行取样,挖掘区域大概为80 cm × 60 cm × 50 cm(长×宽×高),从而将植物根系(带有充足的根际土)完全取出。将带土的整株植物放入塑料花盆,带回实验室。在测定离子流速前,从土壤中挑出植物的根系,随机选择白色的细根(直径<2 mm)用于离

子流速测定。在每个小区内根据典型“S”形随机取样方法,用15 cm深的土钻取0–15 cm表层土,将土壤样品放入冰盒内,带回实验室分析。将一部分土样风干过0.25 mm网筛用于pH值的测定。 NO_3^- -N含量采用双波长紫外分光光度校正因数法测定; NH_4^+ -N含量采用KCl浸提-靛酚蓝比色法测定。

NH_4^+ 和 NO_3^- 的流速检测利用非损伤微测系统(Non-invasive Micromerement Technology, BIO-IM-XY, Younger USA Science and Technology, Massachusetts, USA)完成。关于该系统的原理和使用方法见文献(Xu *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2010; He *et al.*, 2011)。实验中使用的玻璃微电极(XY-DJ01)和液态离子交换剂(XY-SJ- NH_4^+ 和XY-SJ- NO_3^-)购于旭月(北京)科技有限公司,两种离子选择性微电极(NH_4^+ 微电极和 NO_3^- 微电极)的灌充液分别为100 mmol·L⁻¹ NH_4Cl 和10 mmol·L⁻¹ KNO_3 。 NH_4^+ 微电极:微电极前端灌充有40–50 μm选择性 NH_4^+ 液态交换剂(XY-SJ- NH_4^+),其后灌充10 mm左右的电解液柱(100 mmol·L⁻¹ NH_4Cl),将电极固定器上的Ag/AgCl丝从电极后面插入使其与电解液接触,固体电极作为参比电极。电极使用之前先进行校正, NH_4^+ 微电极的两种校正液分别为含有0.05和0.5 mmol·L⁻¹ NH_4Cl 的测试液(0.05/0.5 mmol·L⁻¹ NH_4Cl , 1 mmol·L⁻¹ KCl, 0.1 mmol·L⁻¹ CaCl_2 , pH值5.5); NO_3^- 微电极的两种校正液分别为含有0.05和0.5 mmol·L⁻¹ KNO_3 的测试液(0.05/0.5 mmol·L⁻¹ KNO_3 , 1 mmol·L⁻¹ KCl, 0.1 mmol·L⁻¹ CaCl_2 , pH 5.5),只有两种电极的校正结果(能斯特斜率)分别在(58 ± 5) mV(NH_4^+ 微电极)和(-58 ± 5) mV(NO_3^- 微电极)范围内,电极才可以使用。

根尖最大离子吸收速率位置的测定:从准备好的植物样品根系中随机剪下白色细根,同时将这些根放入盛有 NH_4^+ 测试液(0.1 mmol·L⁻¹ NH_4Cl , 1 mmol·L⁻¹ KCl, 0.1 mmol·L⁻¹ CaCl_2 , pH 5.5)的培养皿中平衡20 min,然后再将这些根放入盛有新鲜 NH_4^+ 测试液的培养皿中用于离子流速的测定。将植物根系固定在培养皿以后,移动根系表面的电极来测定根系表面不同位置的离子流速。在距离根尖0–19 mm范围内,电极移动的间隔距离为500 μm,在距离根尖19–32 mm范围内,电极移动的间隔距离为2 mm(图2A)。测完 NH_4^+ 流速以后,将细根从培养皿中取出,用去离子水冲洗根系表面(主要目的

是去掉根系表面含有 NH_4^+ 的测试液), 随后将细根放入盛有 NO_3^- 测试液($0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KNO}_3$, $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KCl}$, $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$, pH 5.5)的培养皿中平衡20 min, 然后将这些根转移到盛有新鲜 NO_3^- 测试液的培养皿中, 通过上述方法测定 NO_3^- 的流速(图2B)。

NH_4^+ 流速的测定: 将不同处理的白色细根剪切下放入盛有 NH_4^+ 测试液($0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NH}_4\text{Cl}$, $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KCl}$, $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$, pH 5.5)的培养皿中平衡20 min, 然后将这些根转移到盛有新鲜 NH_4^+ 测试液的培养皿中用于 NH_4^+ 流速的测定。将植物根系固定在培养皿后, 直接将 NH_4^+ 微电极移动到最大 NH_4^+ 吸收的位置或区域进行测定。为了探究 NO_3^- 对 NH_4^+ 流速的影响, 我们将测定完 NH_4^+ 流速的根系从培养皿中取出, 用去离子水冲洗该细根的表面, 然后将其放入含有 NH_4NO_3 的测试液($0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NH}_4\text{NO}_3$, $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KCl}$, $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$, pH 5.5)的培养皿中平衡20 min, 然后在距离根尖的同位置测定 NH_4^+ 的流速。

NO_3^- 流速的测定: 使用 NO_3^- 微电极、 NO_3^- 测试液($0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KNO}_3$, $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KCl}$, $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$, pH 5.5)。同样, 将 NO_3^- 测试液更换为 NH_4NO_3 测试液($0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NH}_4\text{NO}_3$, $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$

KCl , $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$, pH 5.5)来探究 NH_4^+ 对 NO_3^- 流速的影响。测定方法与 NH_4^+ 流速的测定方法一样。

1.4 统计分析

NH_4^+ 和 NO_3^- 流速换算通过旭月(北京)科技有限公司的软件(JCal V3.2.2)完成。所有数据经Excel 2003整理后, 用SPSS 11.5软件(SPSS, Chicago, USA)完成统计分析, 用单因素方差分析比较夜间增温和对对照组的根在不同测试液之间以及夜间增温处理和对对照组的根在同一测试液中离子流速的差异。

2 结果

2.1 夜间增温对土壤理化性质的影响

本研究中监测了距离地面5 cm处的空气温度和地面以下5 cm处的土壤温度, 与对照组相比, 夜间增温在距地面5 cm的空气温度和地面以下5 cm处的土壤温度的平均增幅分别为1.95和3.10 °C。夜间增温对云杉和冷杉样地土壤pH值的影响不显著, 而冷杉样地土壤pH值显著低于云杉样地(图1A)。夜间增温显著降低了云杉和岷江冷杉样地土壤硝态氮(NO_3^- -N)含量, 在夜间增温下, 云杉样地硝态氮含量显著低于冷杉样地, 在对照组未达到显著水平

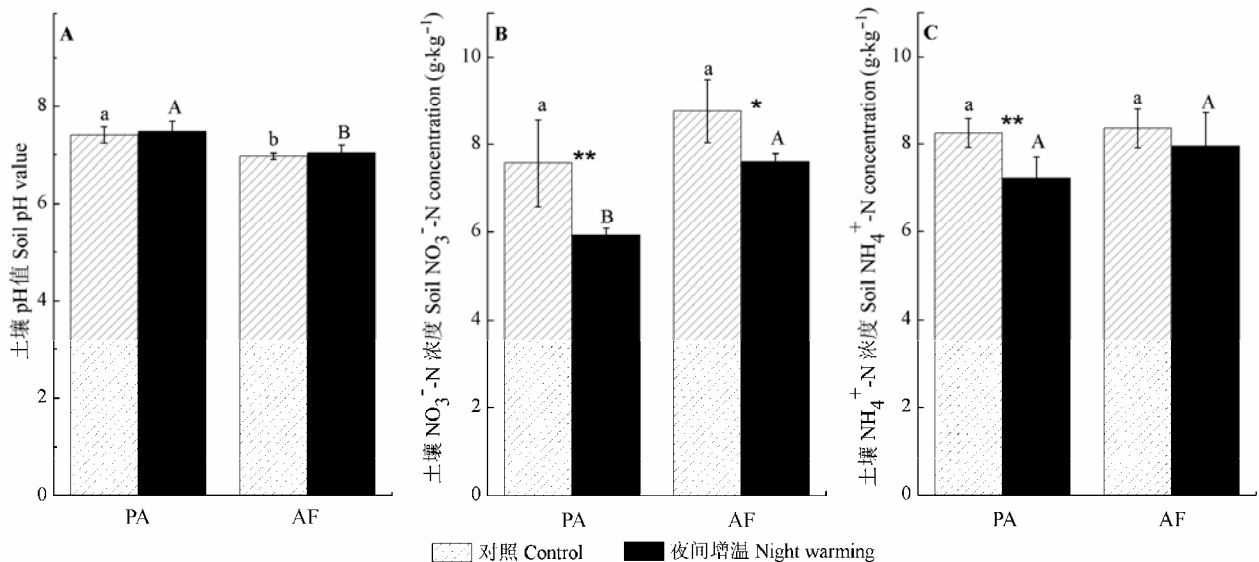


图1 夜间增温对土壤pH值(A), 土壤 NO_3^- -N (B)和土壤 NH_4^+ -N (C)的影响(平均值±标准误差, $n = 4$)。不同小写字母表示对照组两物种之间差异显著($p < 0.05$); 不同大写字母表示夜间增温下两物种间差异显著($p < 0.05$); 星号表示夜间增温效应显著(*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$)。PA, 云杉; AF, 岷江冷杉。

Fig. 1 Effects of night warming on soil pH value (A), soil NO_3^- -N (B) and NH_4^+ -N concentration (C) (mean ± SE, $n = 4$). Different lowercase letters indicate significant differences between *Picea asperata* and *Abies fargesii* var. *faxoniana* under control ($p < 0.05$); Different capital letters indicate significant differences between *P. asperata* and *A. fargesii* var. *faxoniana* under night warming ($p < 0.05$); Asterisks indicate significant differences between night warming and control (*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$). PA, *Picea asperata*; AF, *Abies fargesii* var. *faxoniana*.

(图1B)。夜间增温仅显著降低了云杉样地铵态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$)含量, 两物种之间的差异不显著(图1C)。

2.2 NH_4^+ 和 NO_3^- 最大吸收速率发生在根尖的位置

通过测定根尖不同位置 NH_4^+ 和 NO_3^- 的流速, 得到了 NH_4^+ 和 NO_3^- 最大吸收速率发生在根尖的位置(图2, 图3), 在云杉和岷江冷杉细根表面的不同位置, NH_4^+ 和 NO_3^- 的吸收速率具有很大的变化。在云杉细根表面, NH_4^+ 最大吸收速率发生在大约距离根尖17–18 mm区域内(图2A), 而 NO_3^- 最大吸收速率发生在大约距离根尖17 mm (图2B)处。在岷江冷杉细根表面, NH_4^+ 最大吸收速率发生在大约距离根尖11 mm处(图3A), 而 NO_3^- 最大吸收速率发生在大约距离根尖11.5 mm处(图3B)。

2.3 夜间增温以及 NH_4^+ 和 NO_3^- 对云杉和岷江冷杉细根表面离子流速的影响

夜间增温以及 NH_4^+ 和 NO_3^- 对云杉和岷江冷杉细根表面 NH_4^+ 和 NO_3^- 的吸收都有影响(图4, 图5)。夜间增温促进了云杉和岷江冷杉的根系对 NH_4^+ 和 NO_3^- 的吸收(图4, 图5), 通过更换测试液的成分来探究 NH_4^+ 和 NO_3^- 对其吸收的影响, 得到了如下结果(图4, 图5)。从图4和图5中可以看出, 其效应在不同物种之间以及在不同处理之间有所差异。在云杉细根表面, NO_3^- 能够促进 NH_4^+ 的吸收, 但仅仅在增温的条件下达到了显著水平(图4A), 相反, 在夜间增温的情况下, NH_4^+ 则显著抑制了 NO_3^- 的吸收, 而在对照中, NH_4^+ 对 NO_3^- 吸收无显著影响(图5A)。无

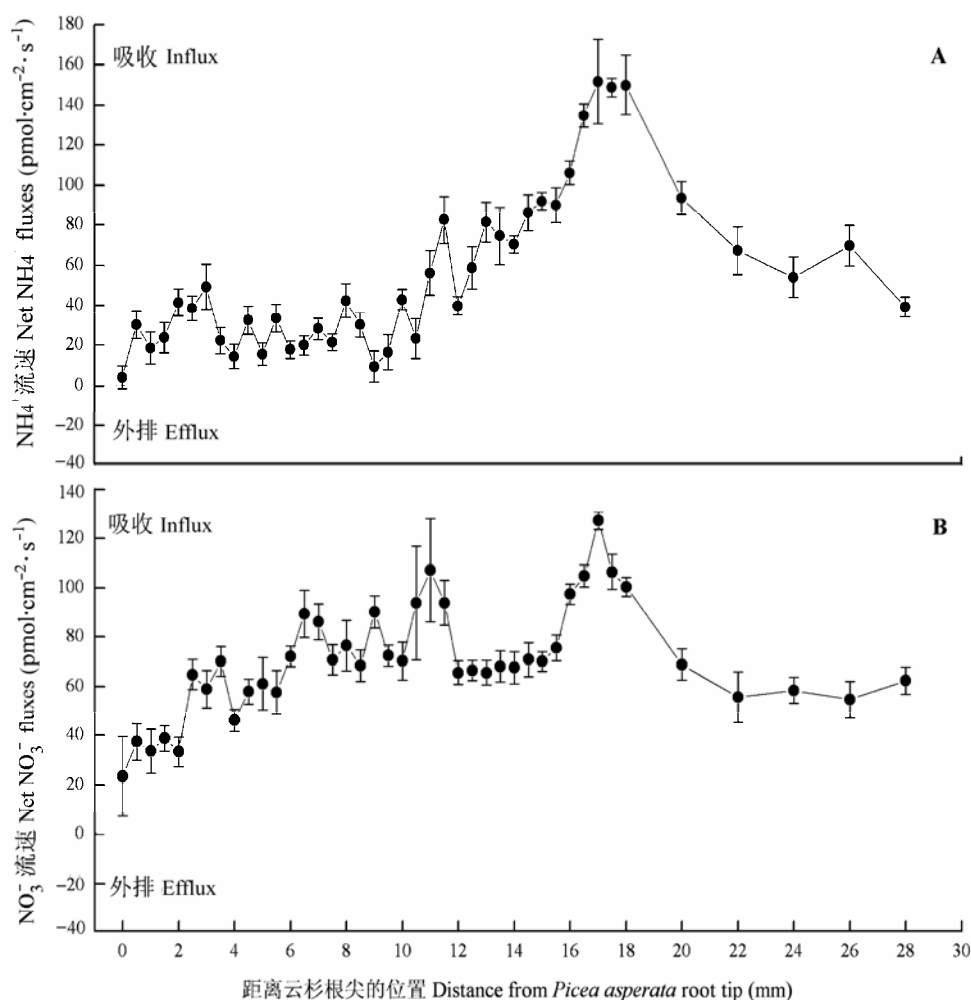


图2 云杉根尖不同位置 NH_4^+ (A)和 NO_3^- (B)的流速(平均值 \pm 标准误差, $n = 4$), 正值和负值分别表示离子净吸收和净流出。 NH_4^+ 和 NO_3^- 的测试液分别为: $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NH}_4\text{Cl}/0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KNO}_3$, $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KCl}$, $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$, pH 5.5。

Fig. 2 Net NH_4^+ (A) and NO_3^- (B) fluxes along the root tip of *Picea asperata* (mean \pm SE, $n = 4$). Positive and negative values indicate net influxes and effluxes, respectively. The measuring solution contained $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KCl}$ and $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$ with pH equal to 5.5, and either $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NH}_4\text{Cl}$ for NH_4^+ flux measurements or $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KNO}_3$ for NO_3^- flux measurements.

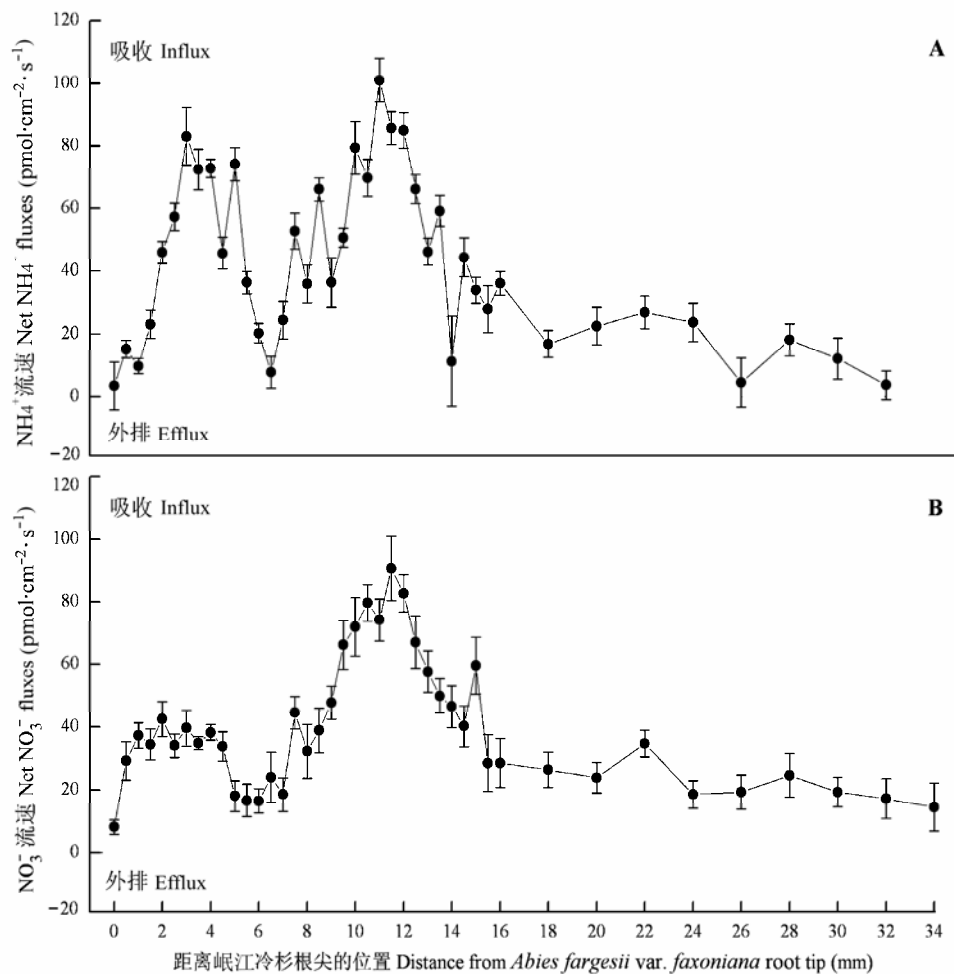


图3 岷江冷杉根尖不同位置 NH_4^+ (A)和 NO_3^- (B)的流速(平均值 \pm 标准误差, $n = 4$), 正值和负值分别表示离子净吸收和净流出。 NH_4^+ 和 NO_3^- 的测试液分别为: $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NH}_4\text{Cl}$ / $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KNO}_3$, $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KCl}$, $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$, pH 5.5。

Fig. 3 Net NH_4^+ (A) and NO_3^- (B) fluxes along the root tip of *Abies fargesii* var. *faxoniana* (mean \pm SE, $n = 4$). Positive and negative values indicate net influxes and effluxes, respectively. The measuring solution contained $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KCl}$ and $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$ with pH equal to 5.5, and either $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NH}_4\text{Cl}$ for NH_4^+ flux measurements or $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KNO}_3$ for NO_3^- flux measurements.

论是否夜间增温, 岷江冷杉对 NH_4^+ 的吸收都不受 NO_3^- 影响(图4B)。在夜间增温的情况下, NH_4^+ 显著抑制了岷江冷杉对 NO_3^- 的吸收, 而在对照中, 抑制效应未达到显著水平(图5B)。

3 讨论

植物根尖由根冠、分生区、伸长区和成熟区4个部分组成, 每个部分都具有不同的解剖和功能特征, 从而导致了吸收营养离子能力的差异(Enstone *et al.*, 2001; Fang *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2010)。有研究表明, 在根尖不同区域, 其 NH_4^+ 和 NO_3^- 的流速具有很大的差异(Fang *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2010)。在本研究中, 云杉根系对 NH_4^+ 和 NO_3^- 的最大吸收速率

发生在距离根尖顶端17–18 mm处(图2), 而岷江冷杉根对其最大净吸收分别发生在距离根尖顶端11 mm和11.5 mm处(图3), 这之前的一些研究类似, 例如, 在花旗松的根中, NH_4^+ 和 NO_3^- 最大净吸收分别发生在距离根尖5–20和0–30 mm范围(Hawkins *et al.*, 2008), 在*Pinus contorta*根中, 其分别发生在距离根尖5和0–10 mm区域内(Hawkins *et al.*, 2008; Hawkins & Robbins, 2010), 在杨树中, 其最大净吸收分别发生在距离根尖10和15 mm处(Luo *et al.*, 2013)。由于根尖分生区细胞处于细胞分裂阶段, 因而需要合成大量的蛋白质, 植物会吸收更多的 NH_4^+ 来保障其合成的物质基础(Taylor & Bloom, 1998)。与成熟区相比, 分生区缺乏完全分化的韧皮部, 从

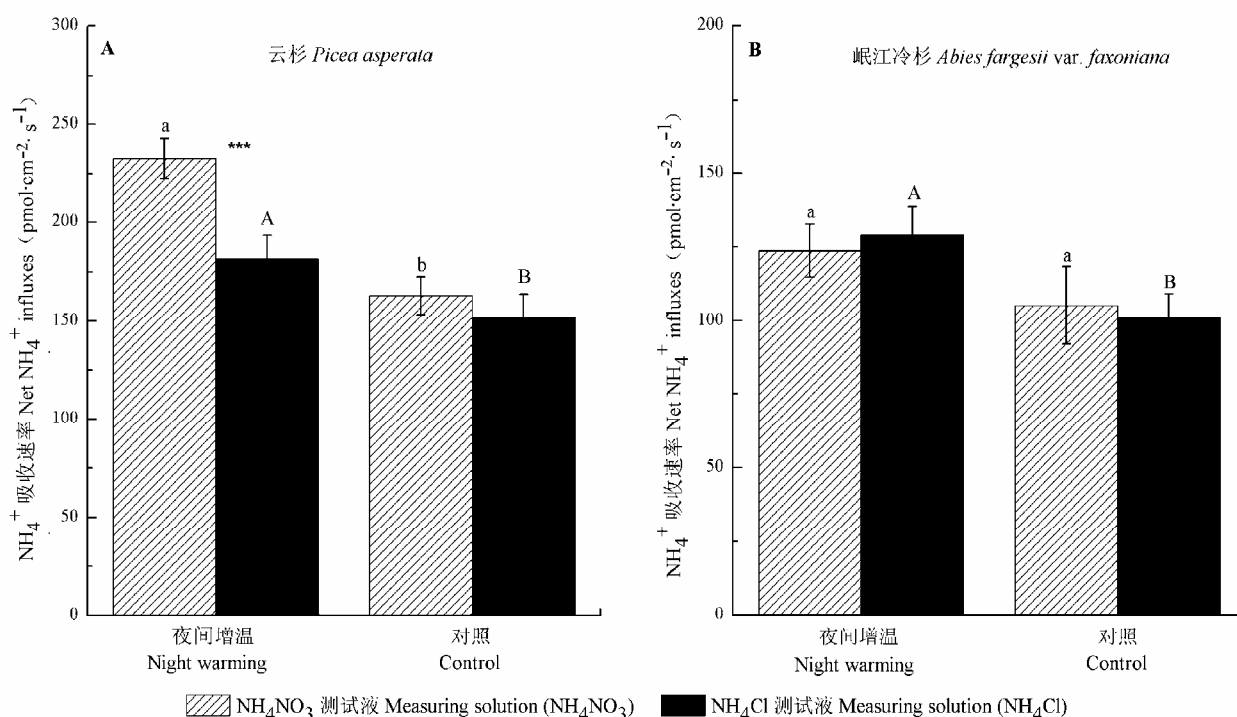


图4 分别在 NH_4NO_3 测试液($0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NH}_4\text{NO}_3$, $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KCl}$, $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$, pH 5.5)和 NH_4Cl 测试液($0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NH}_4\text{Cl}$, $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KCl}$, $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$, pH 5.5)中测定距离云杉根尖17–18 mm区域(A)和岷江冷杉根尖11 mm处(B)的 NH_4^+ 净吸收(平均值 \pm 标准误差, $n = 4$)。不同的小写和大写字母分别表示在 NH_4NO_3 和 NH_4Cl 测试液中测定的 NH_4^+ 净吸收受夜间增温效应显著影响($p < 0.05$); 星号表示在不同的测试液中测定的离子净吸收的差异显著性(***, $p < 0.005$)。

Fig. 4 Net root NH_4^+ influxes at the distance of 17–18 mm from the root tip of *Picea asperata* (A) and at the distance of 11 mm from the root tip of *Abies fargesii* var. *faxoniana* (B) in NH_4NO_3 measuring solution ($0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NH}_4\text{NO}_3$, $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KCl}$, $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$, pH 5.5) and NH_4Cl measuring solution ($0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NH}_4\text{Cl}$, $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ KCl}$, $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$, pH 5.5) (mean \pm SE, $n = 4$). Different lowercase and capital letters indicate significant effect ($p < 0.05$) of night warming on net NH_4^+ influxes measured in NH_4NO_3 and NH_4Cl measuring solution, respectively. Asterisks indicate significant differences between the net NH_4^+ influxes measured in NH_4NO_3 and in NH_4Cl solution (***, $p < 0.005$).

而其吸收运输营养物质的效率低于韧皮部(Bloom *et al.*, 2002)。此外, NH_4^+ 和 NO_3^- 转运体活性和控制转运体基因的表达在根尖不同区域存在着明显的差异。因此, Fang等(2007)的研究结果表明, 不同植物根尖的不同部位以及同一部位对 NH_4^+ 和 NO_3^- 吸收都存在着很大的差异。总之, 这些研究结果表明, 植物根尖对 NH_4^+ 和 NO_3^- 吸收速率的变化与其不同的结构以及生物化学特征有关, 根尖在木本植物吸收 NH_4^+ 和 NO_3^- 的过程中扮演着非常重要的作用。

植物细根在植物吸收水分和营养物质的过程中具有非常重要的作用(Pregitzer *et al.*, 2002), 增温可以促进植物细根的生长(Yin *et al.*, 2014)。在本研究中, 夜间增温显著促进了云杉和岷江冷杉细根吸收 NH_4^+ 和 NO_3^- 的速率(图4, 图5)。一方面, 硝酸还原酶(NR)是N代谢过程中的关键酶(Young *et al.*, 2007; Yu & Zhang, 2012), 因为N吸收与硝酸盐还原

速率(硝酸盐到亚硝酸盐)直接相关(Calatayud *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2013)。硝酸还原酶活性对温度变化非常敏感(Gao *et al.*, 2000), 在达到硝酸还原酶活性最适温度之前, 其活性随着温度的升高而增大(Berges *et al.*, 2002), 在该样地前期的研究表明, 夜间增温显著促进了云杉和岷江冷杉幼苗根系硝酸还原酶活性(Tang *et al.*, 2016), 因此, 我们认为夜间增温有利于根系中硝酸还原酶活性的增大, 从而促进云杉和岷江冷杉根系对 NO_3^- 的吸收。Yin等(2014)研究表明, 增温增加了根系的N浓度, 导致这一结果的可能一个原因是根系从土壤中吸收的N增多。另一方面, NH_4^+ 和 NO_3^- 的流速反映了N同化以及吸收这些离子到细胞内的动力学过程的强弱(Britto & Kronzucker, 2006; Hawkins *et al.*, 2008)。因此, 在夜间增温条件下, 云杉和岷江冷杉对 NH_4^+ 和 NO_3^- 有更大的吸收, 表明增温提高了植物对N素的需求,

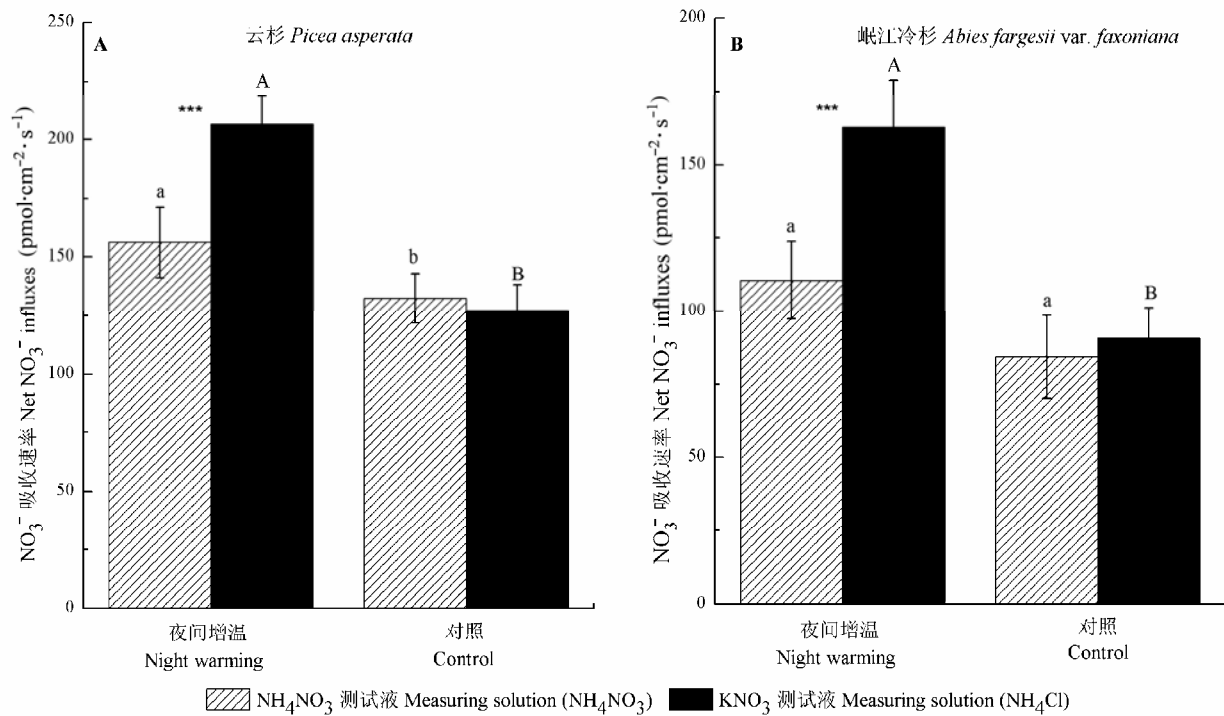


图5 分别在 NH_4NO_3 测试液($0.1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ NH}_4\text{NO}_3$, $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ KCl}$, $0.1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ CaCl}_2$, pH 5.5)和 KNO_3 测试液($0.1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ KNO}_3$, $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ KCl}$, $0.1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ CaCl}_2$, pH 5.5)中测定距离云杉根尖17 mm (A)和岷江冷杉根尖11.5 mm处(B)的 NO_3^- 净吸收(平均值 \pm 标准误差, $n = 4$)。不同的小写和大写字母分别表示在 NH_4NO_3 和 KNO_3 测试液中测定的 NO_3^- 净吸收受夜间增温效应显著影响($p < 0.05$); 星号表示在不同测试液中测定的离子净吸收的差异显著性(***, $p < 0.005$)。

Fig. 5 Net NO_3^- influxes at a distance of 17 mm from the root tip of *Picea asperata* (A) and at a distance of 11.5 mm from the root tip of *Abies fargesii* var. *faxoniana* (B) in NH_4NO_3 measuring solution ($0.1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ NH}_4\text{NO}_3$, $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ KCl}$, $0.1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ CaCl}_2$, pH 5.5) and KNO_3 measuring solution ($0.1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ KNO}_3$, $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ KCl}$, $0.1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ CaCl}_2$, pH 5.5) (mean \pm SE, $n = 4$). Different lowercase and capital letters indicate significant effect ($p < 0.05$) of night warming on net NO_3^- influxes measured in NH_4NO_3 and KNO_3 measuring solution, respectively. Asterisks indicate significant differences between the net NO_3^- influxes measured in NH_4NO_3 and in KNO_3 solution (***, $p < 0.005$).

导致增温条件下根系细胞质中 NH_4^+ 和 NO_3^- 的浓度可能低于维持植物生长所需的N浓度(Luo *et al.*, 2013), 从而刺激植物根系从土壤中吸收更多的N素。许多研究表明, 在增温条件下, 植物细根生物量会增加, 同时植物将更多的C分配到植物地下部分(Majdi & Ohrvik, 2004; Bai *et al.*, 2010), 说明植物将更多的生物量分配到地下, 从而保证自身获取充分的营养物质(Johnson, 2006)。此外, 植物也会通过其根系形态方面来响应增温效应。例如, 在增温条件下, 植物表现出更大的根长和表面积, 保证了植物能够探索到足够的资源(Luo *et al.*, 2001; Wan *et al.*, 2002)。增温能够显著促进植物的生长, 如云杉(Yin *et al.*, 2014), *Picea excelsa* (Majdi & Ohrvik, 2004)以及其他植物(Walker *et al.*, 2006), 仅仅是根系生物量和根系形态方面的响应似乎并不能完全满足植物对营养物质的需求, 因此植物还会通过增

加其根系吸收速率来满足该需求。此外, 前期的研究表明增温能够促进土壤N矿化速率, 从而增加土壤N的可利用性(Melillo *et al.*, 2011)。本研究中, 夜间增温显著降低了云杉和岷江冷杉样地土壤硝态氮(NO_3^- -N)和云杉样地土壤铵态氮(NH_4^+ -N)含量(图1B和1C), 说明在夜间增温样地内的植物从土壤中吸收了更多的N, 从而引起两个样地土壤 NO_3^- -N和云杉样地 NH_4^+ -N含量降低。而夜间增温对岷江冷杉样地 NH_4^+ -N含量无显著影响(图1C), 一方面可能是因为夜间增温对土壤 NH_4^+ -N含量的影响与植物种类有关; 另一方面可能是因为, 在增温处理下, 冷杉更倾向于吸收 NO_3^- -N, 这与前期对灌丛的研究结果一致(Sardans *et al.*, 2008), 而夜间增温对样地的pH无显著影响(图1A)。

在植物根系吸收 NH_4^+ 和 NO_3^- 的过程中, NH_4^+ 和 NO_3^- 之间的相互作用会对其吸收速率产生影响

(Luo *et al.*, 2013)。本研究中, 云杉在增温条件下, NO_3^- 显著促进了 NH_4^+ 的吸收, 而在对照组未达到显著水平(图4A)。一方面, 该实验涉及的离子流速是离子吸收与外排之和, 因此, NO_3^- 对 NH_4^+ 吸收的正效应可能是由于在增温情况下其抑制了 NH_4^+ 的外排(Luo *et al.*, 2013)。该效应在水稻(Kronzucker *et al.*, 1999)、欧洲油菜(*Brassica napus*) (Babourina *et al.*, 2007)和杨树(Luo *et al.*, 2013)中也得到了证实。另一方面, 这一促进效应可能是由于在增温情况下 NO_3^- 能够刺激细胞质中 NH_4^+ 转运蛋白, 从而使其具有更高的活性, 或者使 NH_4^+ 同化酶具有更高的酶活性(Babourina *et al.*, 2007)。该过程能引起根系细胞质中 NH_4^+ 浓度减小, 从而导致 NH_4^+ 外排减小, 因此其净吸收增大。另外, NO_3^- 可以作为根尖的一种信号分子来激活植物根系的 NH_4^+ 吸收系统(Walch-Liu & Forde, 2008; Forde & Walch-Liu, 2009)。但是, Hawkins等(2008)的研究表明在花旗松根系中 NO_3^- 对根系吸收 NH_4^+ 无影响, 这一结论与本实验中对冷杉的研究结果一致(图4B), 因此, NO_3^- 对根系吸收 NH_4^+ 的效应与物种和环境条件有关。

尽管在木本植物中关于 NH_4^+ 对 NO_3^- 吸收的影响存在着分歧(Garnett *et al.*, 2003; Hawkins *et al.*, 2008), 但是大多数的研究认为, NH_4^+ 对 NO_3^- 的净吸收有负效应, 主要由于 NH_4^+ 对 NO_3^- 的吸收有抑制作用以及 NH_4^+ 能够促进 NO_3^- 的释放(Garnett *et al.*, 2003; Gobert & Plassard, 2007), 本实验中, 关于 NH_4^+ 对 NO_3^- 吸收影响的研究结果与之前的研究结论一致, 在岷江冷杉中 NH_4^+ 抑制了其 NO_3^- 的吸收, 而在云杉中, 这一负效应仅出现在夜间增温的情况下(图5)。原因之一可能是根系细胞中 NH_4^+ 浓度增大会抑制 NO_3^- 转运蛋白基因的表达(Zhuo *et al.*, 1999; Vidmar *et al.*, 2000), 这一结果将会导致 NO_3^- 转运蛋白活性的降低, 从而减小根系对 NO_3^- 的吸收。另外也可能是由于 NH_4^+ 活化了 NO_3^- 外排系统(如水通道蛋白)(Ikeda *et al.*, 2002), 从而引起 NO_3^- 外排增大, 因此其净吸收减小。

基金项目 国家自然科学基金(31370495 和 31070533)。

参考文献

Alber A, Ehrling B, Ehrling J, Hawkins BJ, Rennenberg H (2012). Net NH_4^+ and NO_3^- flux, and expression of NH_4^+ and NO_3^- transporters in roots of *Picea glauc.* *Trees*, 26,

1403–1411.

Babourina O, Voltchanskii K, McGann B, Newman I, Rengel Z (2007). Nitrate supply affects ammonium transport in canola roots. *Journal of Experimental Botany*, 58, 651–658.

Bai WM, Wan SQ, Niu SL, Liu WX, Chen QS, Wang QB, Zhang WH, Han XG, Li LH (2010). Increased temperature and precipitation interact to affect root production, mortality, and turnover in a temperate steppe: Implications for ecosystem C cycling. *Global Change Biology*, 16, 1306–1316.

Berges JA, Varela DE, Harrison PJ (2002). Effects of temperature on growth rate, cell composition and nitrogen metabolism in the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyceae). *Marine Ecology Progress Series*, 225, 139–146.

Bloom AJ, Meyerhoff PA, Taylor AR, Rost TL (2002). Root development and absorption of ammonium and nitrate from the rhizosphere. *Journal of Plant Growth Regulation*, 21, 416–431.

Britto DT, Kronzucker HJ (2006). Futile cycling at the plasma membrane: A hallmark of low-affinity nutrient transport. *Trends in Plant Science*, 11, 529–534.

Calatayud A, Gorbe E, Roca D, Martinez PF (2008). Effect of two nutrient solution temperatures on nitrate uptake, nitrate reductase activity, NH_4^+ concentration and chlorophyll a fluorescence in rose plants. *Environmental and Experimental Botany*, 64, 65–74.

Colmer TD, Bloom AJ (1998). A comparison of NH_4^+ and NO_3^- net fluxes along roots of rice and maize. *Plant, Cell & Environment*, 21, 240–246.

Cruz C, Lips SH, Martinsloucao MA (1995). Uptake regions of inorganic nitrogen in roots of carob seedlings. *Physiologia Plantarum*, 95, 167–175.

Easterling DR, Horton B, Jones PD, Peterson TC, Karl TR, Parker DE, Salinger MJ, Razuvayev V, Plummer N, Jamason P, Folland CK (1997). Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science*, 277, 364–367.

Elmendorf SC, Henry GHR, Hollister RD, Bjork RG, Bjorkman AD, Callaghan TV, Collier LS, Cooper EJ, Cornelissen JHC, Day TA, Fosaa AM, Gould WA, Gretarsdottir J, Harte J, Hermanutz L, Hik DS, Hofgaard A, Jarrad F, Jonsdottir IS, Keuper F, Klanderud K, Klein JA, Koh S, Kudo G, Lang SI, Loewen V, May JL, Mercado J, Michelsen A, Molau U, Myers-Smith IH, Oberbauer SF, Pieper S, Post E, Rixen C, Robinson CH, Schmidt NM, Shaver GR, Stenstrom A, Tolvanen A, Totland O, Troxler T, Wahren CH, Webber PJ, Welker JM, Wookey PA (2012). Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: Heterogeneity over space and time. *Ecology Letters*, 15, 164–175.

Enstone DE, Peterson CA, Hallgren SW (2001). Anatomy of seedling tap roots of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Trees*,

doi: 10.17521/cjpe.2015.0420

- 15, 98–111.
- Fang YY, Babourina O, Rengel Z, Yang XE, Pu PM (2007). Spatial distribution of ammonium and nitrate fluxes along roots of wetland plants. *Plant Science*, 173, 240–246.
- Forde BG, Walch-Liu P (2009). Nitrate and glutamate as environmental cues for behavioural responses in plant roots. *Plant, Cell & Environment*, 32, 682–693.
- Gao Y, Smith GJ, Alberte RS (2000). Temperature dependence of nitrate reductase activity in marine phytoplankton: Biochemical analysis and ecological implications. *Journal of Phycology*, 36, 304–313.
- Garnett TP, Shabala SN, Smethurst PJ, Newman IA (2001). Simultaneous measurement of ammonium, nitrate and proton fluxes along the length of eucalypt roots. *Plant and Soil*, 236, 55–62.
- Garnett TP, Shabala SN, Smethurst PJ, Newman IA (2003). Kinetics of ammonium and nitrate uptake by eucalypt roots and associated proton fluxes measured using ion selective microelectrodes. *Functional Plant Biology*, 30, 1165–1176.
- Gobert A, Plassard C (2007). Kinetics of NO_3^- net fluxes in *Pinus pinaster*, *Rhizopogon roseolus* and their ectomycorrhizal association, as affected by the presence of NH_4^+ and NO_3^- . *Plant, Cell & Environment*, 30, 1309–1319.
- Hawkins BJ, Boukcim H, Plassard C (2008). A comparison of ammonium, nitrate and proton net fluxes along seedling roots of Douglas-fir and lodgepole pine grown and measured with different inorganic nitrogen sources. *Plant, Cell & Environment*, 31, 278–287.
- Hawkins BJ, Robbins S (2010). pH affects ammonium, nitrate and proton fluxes in the apical region of conifer and soybean roots. *Physiologia Plantarum*, 138, 238–247.
- He JL, Qin JJ, Long LY, Ma YL, Li H, Li K, Jiang XN, Liu TX, Polle A, Liang ZS, Luo ZB (2011). Net cadmium flux and accumulation reveal tissue specific oxidative stress and detoxification in *Populus × canescens*. *Physiologia Plantarum*, 143, 50–63.
- Henriksen GH, Raman DR, Walker LP, Spanswick RM (1992). Measurement of net fluxes of ammonium and nitrate at the surface of barley roots using ion-selective microelectrodes. 2. Patterns of uptake along the root axis and evaluation of the microelectrode flux estimation technique. *Plant Physiology*, 99, 734–747.
- Ikeda M, Beitz E, Kozono D, Guggino WB, Agre P, Yasui M (2002). Characterization of aquaporin-6 as a nitrate channel in mammalian cells—Requirement of pore-lining residue threonine 63. *Journal of Biological Chemistry*, 277, 39873–39879.
- IPCC (2014). Climate change 2014: Synthesis report. In: Pachauri RK, Meyer LA eds. *Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC, Geneva, Switzerland. 151.
- Jackson LE, Burger M, Cavagnaro TR (2008). Roots nitrogen transformations, and ecosystem services. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 341–363.
- Johnson DW (2006). Progressive N limitation in forests: Review and implications for long-term responses to elevated CO_2 . *Ecology*, 87, 64–75.
- Kronzucker HJ, Siddiqi MY, Glass ADM, Kirk GJD (1999). Nitrate-ammonium synergism in rice. A subcellular flux analysis. *Plant Physiology*, 119, 1041–1045.
- Li Q, Li BH, Kronzucker HJ, Shi WM (2010). Root growth inhibition by NH_4^+ in *Arabidopsis* is mediated by the root tip and is linked to NH_4^+ efflux and GMPase activity. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1529–1542.
- Liu Q, Wu Y, He H (2001). Ecological problems of subalpine coniferous forest in the southwest of China. *World Sci-Tech Research and Development*, 23(2), 63–69. (in Chinese with English abstract) [刘庆, 吴彦, 何海 (2001). 中国西南亚高山针叶林的生态学问题. 世界科技研究与发展, 23(2), 63–69.]
- Luo Y, Wan S, Hui D, Wallace LL (2001). Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 413, 622–625.
- Luo J, Qin J, He FF, Li H, Liu T, Polle A, Perg L, Luo ZB (2013). Net fluxes of ammonium and nitrate in association with H^+ fluxes in fine roots of *Populus popularis*. *Planta*, 237, 919–931.
- Majdi H, Ohrvik J (2004). Interactive effects of soil warming and fertilization on root production, mortality, and longevity in a Norway spruce stand in Northern Sweden. *Global Change Biology*, 10, 182–188.
- Melillo JM, Butler S, Johnson J, Mohan J, Steudler P, Lux H, Tang J (2011). Soil warming, carbon-nitrogen interactions, and forest carbon budgets. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 9508–9512.
- Patterson K, Cakmak T, Cooper A, Lager I, Rasmussen AG, Escobar MA (2010). Distinct signalling pathways and transcriptome response signatures differentiate ammonium- and nitrate-supplied plants. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1486–1501.
- Peng SB, Huang JL, Sheehy JE, Laza RC, Visperas RM, Zhong XH, Centeno GS, Khush GS, Cassman KG (2004). Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 9971–9975.
- Penuelas J, Sardans J, Estiarte M, Ogaya R, Carnicer J, Coll M, Barbeta A, Rivas-Ubach A, Llusia J, Garbalsky M, Filella I, Jump AS (2013). Evidence of current impact of climate change on life: A walk from genes to the biosphere. *Global Change Biology*, 19, 2303–2338.
- Plassard C, Guerin-Laguette A, Very AA, Casarin V, Thibaud JB (2002). Local measurements of nitrate and potassium fluxes along roots of maritime pine. Effects of

- ectomycorrhizal symbiosis. *Plant, Cell & Environment*, 25, 75–84.
- Pregitzer KS, Deforest JL, Burton AJ, Allen MF, Ruess RW, Hendrick RL (2002). Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 72, 293–309.
- Sardans J, Peñuelas J, Prieto P, Estiarte M (2008). Drought and warming induced changes in P and K concentration and accumulation in plant biomass and soil in a Mediterranean shrubland. *Plant and Soil*, 306, 261–271.
- Sorgona A, Lupini A, Mercati F, Di Dio L, Sunseri F, Abenavoli MR (2011). Nitrate uptake along the maize primary root: An integrated physiological and molecular approach. *Plant, Cell & Environment*, 34, 1127–1140.
- Tang B, Yin CY, Wang YJ, Sun YY, Liu Q (2016). Positive effects of night warming on physiology of coniferous trees in late growing season: Leaf and root. *Acta Oecologica*, 73, 21–30.
- Taylor AR, Bloom AJ (1998). Ammonium, nitrate, and proton fluxes along the maize root. *Plant, Cell & Environment*, 21, 1255–1263.
- Vidmar JJ, Zhuo D, Siddiqi MY, Schjoerring JK, Touraine B, Glass ADM (2000). Regulation of high-affinity nitrate transporter genes and high-affinity nitrate influx by nitrogen pools in roots of barley. *Plant Physiology*, 123, 307–318.
- Walch-Liu P, Forde BG (2008). Nitrate signalling mediated by the NRT1.1 nitrate transporter antagonises L-glutamate-induced changes in root architecture. *Plant Journal*, 54, 820–828.
- Walker MD, Wahren CH, Hollister RD, Henry GHR, Ahlquist LE, Alatalo JM, Bret-Harte MS, Calef MP, Callaghan TV, Carroll AB, Epstein HE, Jonsdottir IS, Klein JA, Magnusson B, Molau U, Oberbauer SF, Rewa SP, Robinson CH, Shaver GR, Suding KN, Thompson CC, Tolvanen A, Totland O, Turner PL, Tweedie CE, Webber PJ, Wookey PA (2006). Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 1342–1346.
- Wall GW, Kimball BA, White JW, Ottman MJ (2011). Gas exchange and water relations of spring wheat under full-season infrared warming. *Global Change Biology*, 17, 2113–2133.
- Wan S, Luo Y, Wallace L (2002). Changes in microclimate induced by experimental warming and clipping in tallgrass prairie. *Global Change Biology*, 8, 754–768.
- Wang AF, Roitto M, Lehto T, Zwiazek JJ, Calvo-Polanco M, Repo T (2013). Waterlogging under simulated late-winter conditions had little impact on the physiology and growth of Norway spruce seedlings. *Annals of Forest Science*, 70, 781–790.
- Wang KY (2004). *Processes of Subalpine Forest Ecosystem in Western Sichuan*. Sichuan Science and Technology Press, Chengdu. (in Chinese) [王开运 (2004). 川西亚高山森林群落生态系统过程. 四川科学技术出版社, 成都.]
- Xia J, Han Y, Zhang Z, Zhang Z, Wan S (2009). Effects of diurnal warming on soil respiration are not equal to the summed effects of day and night warming in a temperate steppe. *Biogeosciences*, 6, 1361–1370.
- Xu Y, Sun T, Yin LP (2006). Application of non-invasive microsensing system to simultaneously measure both H^+ and O_2 fluxes around the pollen tube. *Journal of Integrative Plant Biology*, 48, 823–831.
- Xu GH, Fan XR, Miller AJ (2012). Plant nitrogen assimilation and use efficiency. *Annual Review of Plant Biology*, 63, 153–182.
- Yin CY, Pu XZ, Xiao QY, Zhao CZ, Liu Q (2014). Effects of night warming on spruce root around non-growing season vary with branch order and month. *Plant and Soil*, 380, 249–263.
- Young EB, Dring MJ, Savidge G, Birkett DA, Berges JA (2007). Seasonal variations in nitrate reductase activity and internal N pools in intertidal brown algae are correlated with ambient nitrate concentrations. *Plant, Cell & Environment*, 30, 764–774.
- Yu XZ, Zhang FZ (2012). Activities of nitrate reductase and glutamine synthetase in rice seedlings during cyanide metabolism. *Journal of Hazardous Materials*, 225, 190–194.
- Zhao CZ, Liang J, He J, Liu Q (2012). Effects of elevated temperature and nitrogen fertilization on nitrogen metabolism and nutrient status of two coniferous species. *Soil Science and Plant Nutrition*, 58, 772–782.
- Zhuo DG, Okamoto M, Vidmar JJ, Glass ADM (1999). Regulation of a putative high-affinity nitrate transporter (Nrt2;1At) in roots of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Journal*, 17, 563–568.

特邀编委: 方运霆 责任编辑: 李 敏



植物生态学报官网



微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布



微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览