

荔枝在不同温度和氮素形态下的氮、磷吸收动力学特征

朱陆伟, 周昌敏, 白翠华, 区宇程, 姚丽贤*

(华南农业大学资源环境学院, 广东广州 510642)

摘要:【目的】温度直接影响植物对养分的吸收能力, 而植物对氮素形态具有偏好性。研究不同温度和氮形态营养条件下荔枝根系吸收氮和磷能力的差异, 为荔枝不同季节(物候期)合理施用氮、磷肥提供依据。【方法】以‘黑叶’荔枝实生苗为材料, 采用水培方法进行了试验。设置 6 个生长温度(10℃、15℃、20℃、25℃、30℃ 和 35℃) 和 3 种氮形态营养液(硝态氮、1/2 硝态氮 + 1/2 铵态氮和铵态氮, 分别表示为 NN、1/2NN + 1/2AN 和 AN), 共 18 个处理。将饥饿 48 h 的荔枝苗置于营养液中, 于处理 0、1、2、3、4、6、8、10 和 12 h 后采集营养液样本, 测定其中氮、磷含量。计算荔枝吸收氮、磷养分离子的动力学参数变化, 并比较根系吸收氮、磷养分能力的差异。【结果】温度和氮形态对荔枝吸收氮和磷养分均有显著影响($P < 0.01$)。随温度升高, NN 和 1/2NN + 1/2AN 处理下荔枝对总氮的最大吸收速率($I_{\max}$)呈现“下降-升高”的交替变化, 但 AN 处理下的 $I_{\max}$ 受影响较小。15℃ 和 30℃ 时 AN 处理荔枝对总氮的 $I_{\max}$ 显著高于其他两种氮形态营养处理, 其他温度下则以 1/2NN + 1/2AN 处理最高; 单一氮形态营养下, 荔枝对氮素的亲和力(A_m)和离子补偿点($C_{\min}$)随着温度升高而发生波动; 同时供应两种氮素形态时, A_m 随温度升高(10℃~30℃)而增加, 而 $C_{\min}$ 随温度升高而下降。氮形态对荔枝吸收总氮的 $I_{\max}$ 的影响与温度有关, 但不同温度下均以 NN 处理的 $I_{\max}$ 最低、 A_m 最高及 $C_{\min}$ 最低。在 1/2NN + 1/2AN 处理中, 荔枝吸收 NH_4^+ 的 $I_{\max}$ 显著高于 NN 处理, 但 NN 处理的 A_m 更高且 $C_{\min}$ 更低。氮素供应形态对荔枝吸收 H_2PO_4^- 的影响也与温度有关, 在 15℃ 和 25℃ 时荔枝吸 H_2PO_4^- 的 $I_{\max}$ 表现为 1/2NN + 1/2AN > AN > NN, 其他温度下的氮形态处理间没有明显差别。除 15℃ 时 NN 处理荔枝对 H_2PO_4^- 的 A_m 、 $C_{\min}$ 分别显著低于、高于其他两个处理外, 其他温度下 3 种氮形态营养处理的 A_m 和 $C_{\min}$ 接近。【结论】荔枝为喜硝植物, 但吸收铵态氮的能力更强。在生长介质温度为 15℃ 和 30℃ 时单独供应铵态氮及在其他温度下同时供给两种氮形态, 有利于荔枝对氮素的吸收。在 15℃ 和 25℃ 时, 同时供应硝态氮和铵态氮最有利于荔枝吸收 H_2PO_4^- , 供应铵态氮次之; 其他温度下氮供应形态对荔枝吸收 H_2PO_4^- 没有明显影响。为提高荔枝吸收氮磷营养能力, 建议生产上避免一次性大量施用硝态氮肥。

关键词: 荔枝; 温度; 硝态氮; 铵态氮; 磷酸根离子; 动力学参数

Kinetics of nitrogen and phosphorus uptake by litchi under different temperatures and nitrogen forms

ZHU Lu-wei, ZHOU Chang-min, BAI Cui-hua, OU Yu-cheng, YAO Li-xian*

(College of Natural Resources and Environment, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: 【Objectives】Temperature affects nutrient uptake by plant directly, and plant has a preference for nitrogen (N) form. The N and P uptake of litchi with varied temperatures and N forms was investigated, aiming to provide a basis for selecting suitable N source and P source with season (phenology) in litchi. 【Methods】A hydroponic experiment was conducted using litchi seedlings of cultivar ‘Heiye’ as test materials. The designed growth temperature was 10℃, 15℃, 20℃, 25℃, 30℃ and 35℃, and the supplied N forms included nitrate (NN), 1/2 nitrate + 1/2 ammonium (1/2NN + 1/2AN) and ammonium (AN). After the seedlings were kept in hungry for 48 h, they were loaded into the treatment solution. At the 0, 1, 2, 3, 4, 6, 8, 10 and 12 h since the treatment, the N

收稿日期: 2019-08-14 接受日期: 2019-12-03

基金项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-32)。

联系方式: 朱陆伟 E-mail: luweiz_0311@163.com; * 通信作者 姚丽贤 E-mail: lyaox@scau.edu.cn

and P contents of the nutrient solution were measured, the uptake kinetic parameters of N and P nutrients were determined.

【 Results 】 Temperature and N form had significant effects on uptake of N and P nutrition by litchi ($P < 0.01$). With the increase of temperature, the maximum absorption rate ($I_{\max}$) of N by litchi under treatments of nitrate and 1/2NN + 1/2AN supply fluctuated, but that was not impacted significantly under treatment of AN. The $I_{\max}$ of N uptake under AN at 15°C and 30°C was significantly higher than those under the other two N nutrition treatments, and that under 1/2NN + 1/2AN condition was the highest at any other temperatures. When a sole N source was fed, both the affinity to N (A_m) and ion compensation concentrations ($C_{\min}$) in litchi fluctuated with increasing temperature; while fed with 1/2NN and 1/2AN, the A_m was increased with temperature (10°C–30°C) but $C_{\min}$ decreased. The $I_{\max}$ of N uptake of litchi was related to temperature, however, the lowest $I_{\max}$ and $C_{\min}$ and the highest A_m were all obtained in litchi seedlings fed with sole nitrate. Under 1/2NN + 1/2AN nutrition, litchi plant showed significantly higher $I_{\max}$ with higher $C_{\min}$ and lower A_m for NH_4^+ absorption, compared with NO_3^- uptake. The role of N sources on H_2PO_4^- absorption by litchi was related to temperature as well. There was no significant difference for the $I_{\max}$ of H_2PO_4^- uptake among N sources at various temperatures, except that at 15°C and 25°C, the $I_{\max}$ ranked as 1/2NN + 1/2AN > AN > NN nutrition. The A_m and $C_{\min}$ of H_2PO_4^- uptake were similar under different N nutrient conditions, with the exception of significantly higher $C_{\min}$ or lower A_m under nitrate supply at 15°C. **【 Conclusions 】** Litchi prefers nitrate, but its absorbing capability for ammonium is higher. Supplying sole ammonium at 15°C and 30°C or supplying nitrate and ammonium simultaneously at other tested temperatures are beneficial to N uptake by litchi. The simultaneous addition of both nitrate and ammonium shows promotion of H_2PO_4^- uptake by litchi only at 15°C and 30°C, followed by sole ammonium nutrition. In order to improve the absorption of N and P nutrients, nitrate fertilizer should not be applied in one time heavily in litchi production.

Key words: litchi; temperature; nitrate; ammonium; phosphate; kinetic parameter

土壤温度直接影响土壤养分的可利用性和植物的吸收^[1]。根系是植物吸收、运输水分和养分的主要器官,土壤温度能够通过影响酶的活性来影响植物根系的养分吸收^[2-4]。在一定温度范围内,温度升高有利于植物对矿质元素的吸收^[5-6],但根际高温也会导致根系吸收和运输能力下降^[7-9]。研究温度对植物吸收养分的影响,对提高植物养分利用率具有重要意义。

植物对不同氮素形态的吸收存在差异,通过改变供应氮素的形态,可以调控植物的氮养分吸收^[10]。如不同的氮营养形态及配比能够影响长白山落叶松苗木^[11]和刺梨^[12]等对氮素的吸收;水生植物对铵态氮的亲合能力大于硝态氮^[13];黑麦草表现出较高的铵吸收能力和较低的铵亲和能力^[14];而硝铵配比为7:3时最有利于香蕉吸收氮素^[15]。同时还有不少研究表明,土壤温度会改变植物吸收氮形态的偏好性^[16,17]。例如,20°C时最有利于石菖对硝态氮的吸收^[18];山荆子在10°C时优先吸收铵态氮,而在25°C时优先吸收硝态氮^[19];在低温胁迫下,增加铵态氮营养能够提高植物总氮的吸收^[20]。

荔枝 (*Litchi chinensis* Sonn.) 为多年生热带亚热

带果树。对温度要求严格,既需要低温促其成花,又对低温敏感易受冻害,故其地理分布和经济栽培区域十分狭窄,仅在南纬和北纬17~26°范围种植^[21]。荔枝一年开花座果一次,在不同季节根系吸收各种养分离子的能力可能存在较大差异。目前已有研究指出气候^[22]、不同元素的施肥比例^[23]等因素会影响荔枝的矿质养分积累和产量,贾田等也报道了氮素形态会影响荔枝中氮素的吸收分配特性^[24],但迄今仍缺乏温度和氮形态影响荔枝养分吸收的研究。本研究探讨荔枝在不同温度及氮素营养条件下吸收氮和磷的动力学参数变化,考察温度和氮形态对荔枝吸收氮和磷能力的影响,为荔枝生产中不同季节选择适用的氮肥形态及氮磷养分组合提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试荔枝

所用荔枝品种为‘黑叶’,果实采自茂名水果研究所基地。剥取新鲜果实种子,清洗干净后播在干净河沙中。每天浇自来水1~2次,育苗整个过程不施用肥料。等到长至12片真叶,选取长势一致的

幼苗, 将种子摘除, 放在 2 g/L 的多菌灵溶液中浸泡消毒 30 min, 然后用超纯水冲洗, 用已经消毒和清洗的石英砂定植于定植杯中, 最后移植于装有不同配方培养液的培养箱中。先用 1/2 剂量的营养液培养一周, 然后更换 1 剂量的营养液 (pH = 6.5) 培养, 以后每两周更换一次营养液。培养期间用气泵为荔枝间歇供氧, 每隔 15 min 一次, 每次 15 min。同时, 用 0.5 mol/L 的 H₂SO₄ 和 1.0 mol/L 的 NaOH 溶液调节营养液的 pH, 使其维持在 6.5 ± 0.5。荔枝幼苗培养至根系发达时进行养分吸收试验。

1.2 荔枝营养液配方

营养液的大、中量元素根据荔枝幼苗植株矿质养分含量比例确定, 其中将营养液种氮素供应形态分为硝态氮、1/2 硝态氮 + 1/2 铵态氮、铵态氮 3 种形式 (分别记作 NN、1/2NN+1/2AN、AN 处理)。3 个处理的营养配方见表 1, 其中微量元素添加量均依据 Hoagland 营养液的微量元素配方^[25]。营养液用超纯水配制, 试验所用试剂均为分析纯。

1.3 试验设计与实施

根据我们 2016 年 4 月至 2017 年 3 月在华南农业大学园艺学院荔科技园气温和土壤地温监测数据, 该园年气温介于 9.6℃~39.2℃, 树盘下地温介于 16.7℃~32.5℃。为涵盖更大的温度变化, 本研究设置荔枝养分吸收试验温度为 10℃、15℃、20℃、25℃、30℃ 和 35℃。每个温度设 3 个氮素供应形态处理 (表 1), 每个处理重复 3 次。

进行养分吸收试验前, 荔枝幼苗先进行饥饿处理。挑选根系发达且长势一致的荔枝幼苗, 用超纯水冲洗根部后转入到装有超纯水的 250 mL 三角瓶中 (每瓶两株), 再用锡箔纸包裹三角瓶瓶壁, 分别置于不同温度条件下的人工智能气候培养箱 (加拿大 Conviron, PGV-36) 中饥饿 48 h (每天光照 12 h), 光照强度为 1000 μmol/(m²·s), 相对湿度为 75%。

在养分吸收试验开始前 12 h, 将配制并分装好

营养液 (pH = 6.5) 的 250 mL 吸收瓶放置在不同温度条件的培养箱中, 保证养分吸收试验温度达到预定温度, 同时每瓶加入 3 滴 7 μmol/L 的硝化抑制剂 (双氰胺) 以抑制铵态氮的转化。从培养箱中取出吸收瓶, 用锡箔纸包裹三角瓶瓶壁 (对根部遮光处理), 将饥饿处理后的荔枝幼苗移入瓶中 (每瓶两株), 并加入 1 mL 3% H₂O₂ 供氧气^[26], 放回培养箱中开始养分吸收试验。在吸收的 0、1、2、3、4、6、8、10 和 12 h 采集营养液样本, 测定养分含量。每次取样 2 mL, 取样后立即向吸收瓶中补充 2 mL 超纯水。吸收结束后, 立即剪下荔枝幼苗根系用吸水纸吸干表面水分, 称重并记录。

1.4 样本测试

待测样品中的硝态氮 (盐酸萘乙二胺比色)、铵态氮 (水杨酸比色) 采用流动注射分析仪测定 (法国 Alliance, TFS/YS-137), H₂PO₄⁻ 采用 ICP-AES (AES, 710-ES, VARIAN, USA) 测定。硝态氮、铵态氮和 H₂PO₄⁻ 的标准样品依次为硝酸钾 (KNO₃, 分析纯)、硫酸铵 [(NH₄)₂SO₄, 分析纯] 和磷酸二氢钾 (KH₂PO₄, 分析纯)。

1.5 动力学参数计算方法

利用吸收过程中不同时间营养液的养分离子浓度, 分别拟合离子消耗曲线方程, 计算 NO₃⁻-N、NH₄⁺-N 和 H₂PO₄⁻ 吸收动力学参数^[27]。

拟合的离子消耗曲线方程为: $Y = aX^2 + bX + c$ 式中: Y 表示营养液中离子的浓度, X 表示植物根系吸收离子的时间。

对离子消耗方程求一阶导数得到浓度变化速率方程: $Y' = 2aX + b$

当 $Y' = b$, 介质浓度有最大变化速率。利用公式 $I_{\max} = b \times V/U$, 求得最大吸收速率 $I_{\max}$ (V 为养分吸收试验液体的原体积, U 为根鲜重)

吸收速率为 1/2 $I_{\max}$ 时溶液的离子浓度为米氏常数 K_m , 求得 $K_m = c - 3b^2/16a$, 用 $1/K_m$ 来表示根系对

表 1 3 种氮素形态营养液的元素配方 (mmol/L)
Table 1 The element formula of three kinds of N form nutrient solution

营养液 Nutrient solution	添加的化合物 Added compounds								
	Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	CaCl ₂	KNO ₃	KCl	NH ₄ NO ₃	NH ₄ Cl	K ₂ SO ₄	KH ₂ PO ₄	MgSO ₄ ·4H ₂ O
NN	4.01	—	1.56	—	—	—	0.31	0.43	1.11
1/2NN + 1/2AN	—	4.01	—	1.56	4.79	—	0.31	0.43	1.11
AN	—	4.01	—	1.56	—	9.58	0.31	0.43	1.11

注 (Note): NN—NO₃⁻-N, AN—NH₄⁺-N; “—” 表示未添加 Not added.

[注 (Note): NN—NO₃⁻-N, AN—NH₄⁺-N; 图中曲线上不同的小写字母表示同一氮素营养条件下不同温度处理间的差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercase letters attached with the lines denoted significant difference at the 0.05 level.]

致相反。NN 处理下荔枝在 10℃~25℃ 对 NO₃⁻的 C_{min} 变化不大, 当温度达到 30℃ 时显著降低, 但当温度升到 35℃ 时达到最大值; 1/2NN + 1/2AN 处理下的 C_{min} 随温度升高而降低 ($y = -0.0958x + 10.841$, $R^2 = 0.7658^*$)。AN 处理下荔枝吸收 NH₄⁺的 C_{min} 则以 30℃ 时最低, 低于 30℃ 的其他温度间的差异均不显著 (图 1c)。

2.1.2 氮素供应形态的影响 如表 3 所示, 氮素供应形态对荔枝吸收氮素 I_{max} 的影响与温度有关。在 10℃ 时, 1/2NN + 1/2AN 处理的 I_{max} 显著大于 AN 处理, 而后者又显著高于 NN 处理 ($P < 0.05$)。在 30℃ 时, AN 处理的 I_{max} 显著高于 1/2NN+1/2AN 处理 ($P < 0.05$)。在 20℃、25℃ 和 35℃ 时, 虽然整体上以 1/2NN + 1/2AN 处理的 I_{max} 最高, 但 3 个氮素营养处理间的差异均未达显著水平。

对于荔枝吸收氮素的 A_m, 除 30℃ 外以 NN 处理的 A_m 显著高于 1/2NN + 1/2AN 处理, 而后者除在 20℃ 与 AN 处理接近外, 其他温度条件下则显著高于 AN 处理 ($P < 0.05$) (表 3)。

对于荔枝吸收氮素的 C_{min}, 除 20℃ 时 AN 处理稍高于 1/2NN + 1/2AN 处理外, 其他温度下均表现为 AN 处理显著高于 1/2NN + 1/2AN 处理, 而后者在除 30℃ 外的其他温度下均显著高于 NN 处理 ($P < 0.05$) (表 3)。

2.2 荔枝吸收不同形态氮素的动力学参数

将硝态氮和铵态氮两种单一氮素营养处理吸收氮的动力学参数 (图 1) 进行比较, 虽然不同温度下荔枝吸收 NO₃⁻的 I_{max} 均低于 NH₄⁺的, 但荔枝对 NO₃⁻的 A_m 更强且 C_{min} 更低, 这意味着荔枝可能偏好吸收 NO₃⁻。自然条件下, 土壤溶液中往往是 NO₃⁻与 NH₄⁺共存。为了进一步明确荔枝对氮素形态的偏好性, 对 1/2NN + 1/2AN 处理下荔枝吸收两种氮形态的动力学参数进一步比较。在两种氮形态等浓度共存时, 荔枝吸收 NO₃⁻的 I_{max} 在 25℃ 时有最大值, 但不同温度间没有显著差异; 而吸收 NH₄⁺的 I_{max} 随温度升高呈现先降低后提高的规律 ($y = 0.0189x^2 - 0.9599x + 16.617$, $R^2 = 0.8791^*$), 在 10℃ 时最高, 约在 25℃ 时最低 (图 2a)。整体而言, 荔枝吸收 NO₃⁻的 I_{max} 显著高于 NH₄⁺ ($P < 0.01$)。

同时供应 NO₃⁻和 NH₄⁺情况下, 荔枝对 NO₃⁻和 NH₄⁺的 A_m 均随温度的升高而增加 ($y = 0.0021x + 0.1837$, $R^2 = 0.7609^*$; $y = 0.0027x + 0.16$, $R^2 = 0.8403^*$) (图 2b)。虽然荔枝对两种离子的 A_m 差异不显著, 但对 NO₃⁻的亲合力一直稍大于 NH₄⁺。

与 A_m 变化规律大致相反, 荔枝吸收 NO₃⁻和 NH₄⁺的 C_{min} 均随温度的升高而降低 ($y = -0.0377x + 5.102$, $R^2 = 0.7453^*$; $y = -0.0546x + 5.684$, $R^2 = 0.8258^*$) (图 2c)。同样, 虽然荔枝吸收两种离子的

表 3 相同温度不同氮形态处理下荔枝氮素吸收的动力学参数比较 (n = 3)

Table 3 Comparison on N uptake kinetic parameters of litchi at the same temperature as affected by N form

营养液 Nutrient solution	培养温度Culture temperature (°C)					
	10	15	20	25	30	35
I _{max} [μmol/ (g·h)]						
NN	8.59 ± 2.10 c	6.87 ± 1.31 b	11.3 ± 2.10 a	9.20 ± 0.97 a	7.92 ± 1.66 b	13.7 ± 1.20 a
1/2NN + 1/2AN	23.3 ± 1.15 a	9.75 ± 0.95 ab	13.4 ± 1.30 a	15.9 ± 4.11 a	8.03 ± 1.22 b	15.0 ± 4.13 a
AN	11.9 ± 0.95 b	12.4 ± 2.03 a	11.9 ± 2.38 a	15.4 ± 1.95 a	15.2 ± 2.59 a	10.6 ± 1.57 a
A _m (mmol/L)						
NN	0.140 ± 0.002 a	0.140 ± 0.001 a	0.138 ± 0.001 a	0.139 ± 0.001 a	0.139 ± 0.003 a	0.133 ± 0.003 a
1/2NN + 1/2AN	0.100 ± 0.005 b	0.102 ± 0.001 b	0.103 ± 0.000 b	0.120 ± 0.010 b	0.133 ± 0.003 a	0.124 ± 0.003 b
AN	0.099 ± 0.001 c	0.101 ± 0.001 c	0.101 ± 0.001 b	0.100 ± 0.004 c	0.108 ± 0.003 b	0.103 ± 0.001 c
C _{min} (mmol/L)						
NN	6.98 ± 0.00 c	7.03 ± 0.07 c	7.06 ± 0.10 b	7.04 ± 0.02 c	6.94 ± 0.18 b	7.28 ± 0.20 c
1/2NN + 1/2AN	9.59 ± 0.39 b	9.60 ± 0.15 b	9.54 ± 0.02 a	8.22 ± 0.70 b	7.25 ± 0.21 b	7.90 ± 0.22 b
AN	9.80 ± 0.11 a	9.64 ± 0.15 a	9.68 ± 0.14 a	9.83 ± 0.51 a	8.93 ± 0.36 a	9.50 ± 0.18 a

注 (Note) : NN—NO₃⁻-N, AN—NH₄⁺-N; 同列数据后不同字母表示同一参数不同氮形态处理间差异显著 ($P < 0.05$) Values followed by different lowercase letters indicate significantly different among different N form treatments at the same temperature ($P < 0.05$).

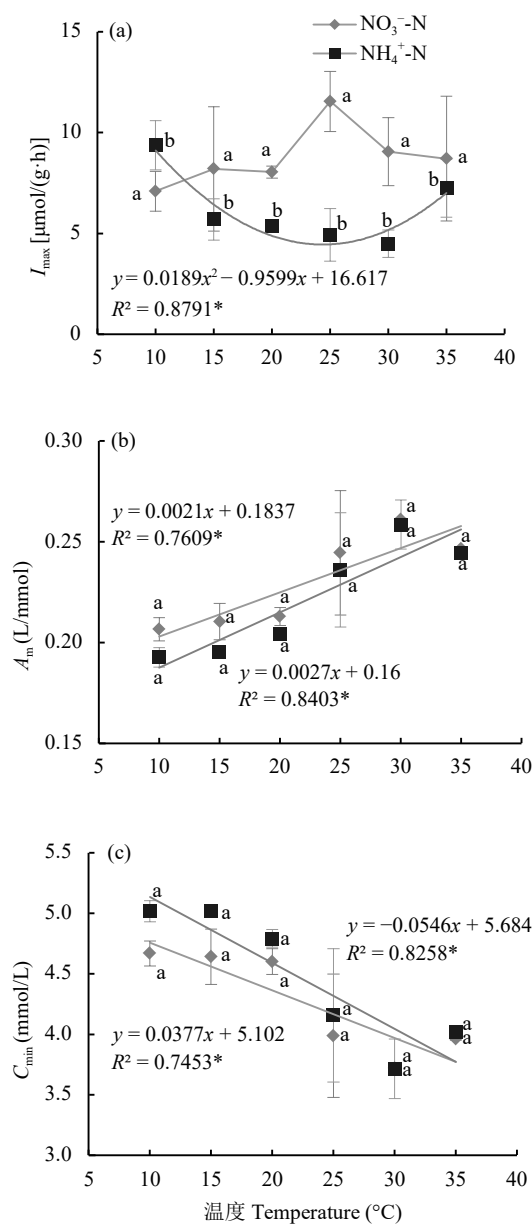


图2 硝态氮和铵态氮共存条件下荔枝吸收两种氮形态的动力学参数随温度的变化

Fig. 2 Kinetic parameters of nitrate and ammonium uptake by litchi with temperature under both N forms

[注 (Note): 不同小写字母表示氮素形态间差异显著 ($P < 0.05$)
Different lowercase letters denote significant difference between two nitrogen forms ($P < 0.05$).]

$C_{\min}$ 差异未达显著水平, 但吸收 NO_3^- 的 $C_{\min}$ 均稍低于 NH_4^+ 。

以上结果表明, 在本研究温度条件下, 荔枝吸收 NO_3^- 的 $I_{\max}$ 显著高于 NH_4^+ ($P < 0.05$), 同时对 NO_3^- 的 A_m 较强且 $C_{\min}$ 要求较低, 这说明 NO_3^- 和 NH_4^+ 共存条件下, 荔枝优先吸收 NO_3^- 。

2.3 荔枝吸收 H_2PO_4^- 的动力学参数

如表4所示, 温度、氮素形态及两者的交互作用对荔枝吸收 H_2PO_4^- 的动力学参数的影响均达到显著水平 ($P < 0.05$)。

2.3.1 温度的影响 如图3a所示, 供应硝态氮营养的荔枝吸收 H_2PO_4^- 的 $I_{\max}$ 随温度升高经历下降—升高的交替变化过程, 其中在 15℃ 时有最小值。1/2NN + 1/2AN 处理的 $I_{\max}$ 随温度升高的变化过程大致同 NN 处理相反, 表现出升高—下降的剧烈交替变化, 在 15℃ 时 $I_{\max}$ 最高, 在极端温度下 (10℃ 和 35℃) 的 $I_{\max}$ 则显著低于其他温度下 (图3a)。铵态氮营养下的 $I_{\max}$ 受温度影响不大。

在 10℃~35℃ 范围内, NN 处理下的荔枝根系对 H_2PO_4^- 的 A_m 随温度的变化规律与 $I_{\max}$ 大致相同, 随温度升高存在下降—升高的交替变化过程, 且在 15℃ 时 $I_{\max}$ 值最小; 温度对其他两种氮营养条件下的 A_m 则影响不大 (图3b)。

荔枝吸收 H_2PO_4^- 的 $C_{\min}$ 随温度的变化规律与 A_m 大致相反。在硝态氮营养条件下, 15℃ 时 $C_{\min}$ 值最大, 且显著高于其他所有温度处理; 温度对另外两种氮素营养下的 $C_{\min}$ 影响不大 (图3c)。

2.3.2 氮素供应形态的影响 不同氮素形态下荔枝吸收 H_2PO_4^- 的动力学参数差异也与温度有关。在 10℃、20℃、30℃ 和 35℃ 时 3 种氮素营养条件下荔枝吸收 H_2PO_4^- 的 $I_{\max}$ 没有显著差异; 在 15℃ 和 25℃ 时为 1/2NN + 1/2AN 处理的 $I_{\max}$ 显著高于 AN 处理的, 而后者又均显著高于 NN 处理 ($P < 0.05$) (表5)。除在 15℃ 时 1/2NN + 1/2AN 和 AN 处理下荔枝对 H_2PO_4^- 的 A_m 相当, 并且显著高于 NN 处理外, 其他温度下 3 个氮营养处理的 A_m 则没有显著差别。对于

表4 温度和氮营养对荔枝吸收 H_2PO_4^- 动力学参数影响的方差分析 ($n = 3$)

Table 4 Variance analysis of the kinetic parameters of H_2PO_4^- uptake by litchi as affected by temperature and N form

项目 Item	温度Temperature (T)			氮素形态N form (N)			T × N		
	$I_{\max}$	A_m	$C_{\min}$	$I_{\max}$	A_m	$C_{\min}$	$I_{\max}$	A_m	$C_{\min}$
自由度Freedom degree	5			2			10		
F值F value	5.07	4.00	3.00	26.9	10.3	8.63	7.62	3.87	4.52
P值P value	0.0040	0.0093	0.0315	<0.0001	0.0006	0.0016	<0.0001	0.0035	0.0013

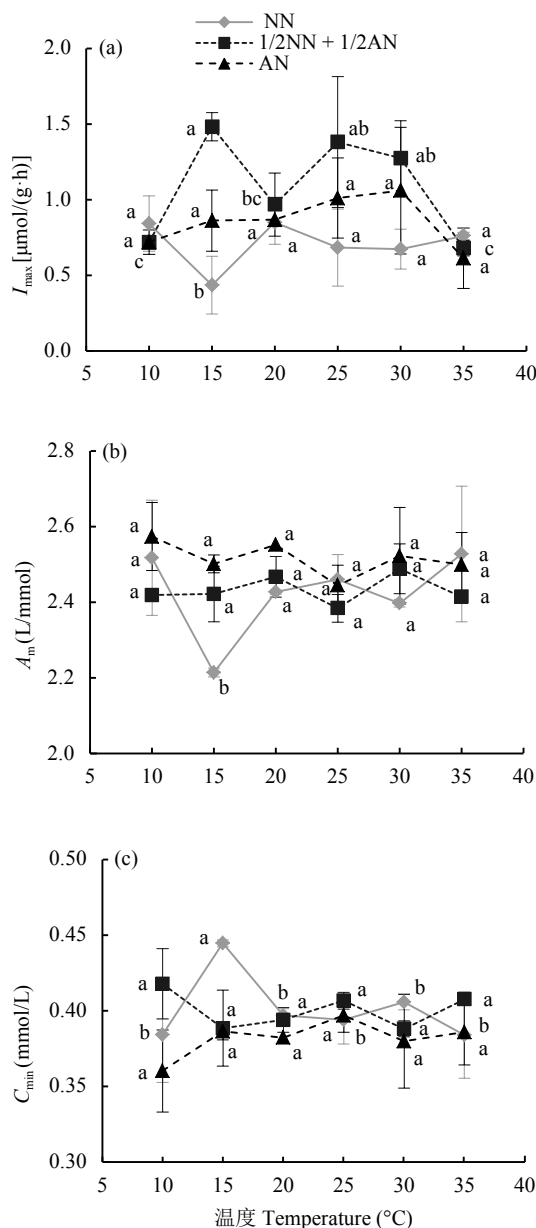


图3 不同氮形态处理下荔枝吸收 H_2PO_4^- 的动力学参数随温度的变化

Fig. 3 Kinetic parameters of H_2PO_4^- uptake by litchi with temperature under various N nutrition forms

[注 (Note): NN— NO_3^- -N, AN— NH_4^+ -N; 线条旁不同的小写字母表示某一氮素营养条件下不同温度处理间的差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercase letters attached with the lines denoted significant difference ($P < 0.05$).]

荔枝吸收 H_2PO_4^- 的 $C_{\min}$, 除 15°C 时 NN 处理显著高于其他两种氮处理外 ($P < 0.05$), 其他温度下 3 种氮营养条件的 $C_{\min}$ 均接近。

比较不同温度下 3 个氮素营养处理的荔枝吸收 H_2PO_4^- 的动力学参数, 发现 15°C 时处理间的 3 种动力学参数均存在显著差异 ($P < 0.05$), 与其他温度下的参数变化明显不同, 具体原因尚需进一步研究。

3 讨论

3.1 荔枝不同季节 (物候期) 适宜的氮素形态

根据荔枝园一年温度监测结果 (图 4), 气温随季节变化波动较大, 但荔枝树盘地温变化较小。2016 年 4 月至 2017 年 4 月果园气温在 $9.6^\circ\text{C} \sim 39.2^\circ\text{C}$ 之间变化, 树盘下地温为 $16.7^\circ\text{C} \sim 32.5^\circ\text{C}$ 。

华南荔枝通常在每年 5 月下旬至 7 月上旬收获, 收获后往往进行不同程度的修剪, 随后萌发 1~3 次秋梢。末次秋梢通常在 10 月中下旬至 11 月上旬老熟, 作为翌年结果母枝。老熟的末次秋梢随气温降低而进入休眠, 休眠一段时间后开始花芽分化, 然后大约在每年 3 月上旬开始开花, 4 月上旬至收获前为果实膨大期。

本研究结果显示, $10^\circ\text{C} \sim 35^\circ\text{C}$ 范围内, 在单一氮形态营养条件下荔枝虽然明显偏好吸收硝态氮, 但在同时供应硝态氮和铵态氮的大多数温度条件下, 荔枝吸收总氮的能力更强, 而在 15°C 和 30°C 时, 单独供应铵态氮比 1/2 硝 + 1/2 铵或硝态氮更有利于荔枝吸收氮素。因此, 将图 4 的荔枝园地温与荔枝物候期相对应, 在荔枝采后至萌发第一次秋梢的 6 月下旬至 7 月中旬, 施用铵态氮有助于荔枝对氮素的吸收, 促进秋梢的抽生; 在 7 月中旬至 8 月中旬, 则同时施用硝态氮和铵态氮, 有利于第一次秋梢生长健壮及第二次秋梢的萌发; 8 月中旬至 10 月上旬, 施用铵态氮提高荔枝对氮素的吸收, 可促进末次梢的生长和发育。由于荔枝花穗累积的氮素全部来自于末次梢的氮素转移^[29], 而且土壤温度的提升能够促进硝化速率^[30], 故在末次梢生长期同时供应两种氮素, 并提高铵态氮肥的比例, 可促进荔枝对氮素的吸收, 为培育健壮的结果母枝奠定良好基础。

对于荔枝迟熟地区如四川泸州产区, 由于秋梢生长期的气温比华南产区低, 建议同时施用硝态氮和铵态氮, 以提高荔枝对氮素的吸收能力。荔枝经冬季休眠, 在当年 12 月至翌年 1 月左右开始花芽分化, 至 3 月上旬开始陆续开花。实际生产中荔枝一般要控冬梢, 避免冲梢对翌年成花的影响, 但往往会出现控梢过度而难以适时花芽分化的现象。另外, 冬春如低温持续时间长, 导致荔枝休眠时间过长, 也会推迟花芽分化。由于多施氮素会刺激营养生长而促进冲梢^[31-32], 为“催醒”休眠的荔枝, 根据在 10°C 时供应硝态氮+铵态氮和 15°C 时供应铵态氮条件下荔枝具有较强吸氮能力, 尤其是吸收铵态氮

表 5 相同温度不同氮形态处理下荔枝吸收 H_2PO_4^- 动力学参数的比较 ($n=3$)

Table 5 Comparison on uptake kinetic parameters for H_2PO_4^- in litchi at the same temperature as affected by N form

营养液 Nutrient solution	培养温度 Culture temperature (°C)					
	10	15	20	25	30	35
$I_{\max}$ [$\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h})$]						
NN	0.84 ± 0.18 a	0.33 ± 0.03 c	0.85 ± 0.14 a	0.68 ± 0.25 c	0.67 ± 0.21 a	0.76 ± 0.02 a
1/2NN + 1/2AN	0.72 ± 0.04 a	1.48 ± 0.09 a	0.97 ± 0.21 a	1.38 ± 0.43 a	1.28 ± 0.25 a	0.68 ± 0.05 a
AN	0.72 ± 0.08 a	0.76 ± 0.12 b	0.87 ± 0.00 a	1.01 ± 0.26 b	1.06 ± 0.42 a	0.61 ± 0.20 a
A_m (L/mmol)						
NN	2.52 ± 0.15 a	2.21 ± 0.01 b	2.43 ± 0.00 a	2.46 ± 0.07 a	2.40 ± 0.01 a	2.42 ± 0.02 a
1/2NN + 1/2AN	2.42 ± 0.00 a	2.42 ± 0.07 a	2.47 ± 0.05 a	2.38 ± 0.04 a	2.49 ± 0.07 a	2.41 ± 0.01 a
AN	2.57 ± 0.09 a	2.50 ± 0.02 a	2.55 ± 0.00 a	2.44 ± 0.05 a	2.45 ± 0.05 a	2.50 ± 0.09 a
$C_{\min}$ (mmol/L)						
NN	0.38 ± 0.03 a	0.44 ± 0.00 a	0.40 ± 0.00 a	0.39 ± 0.02 a	0.41 ± 0.00 a	0.40 ± 0.03 a
1/2NN + 1/2AN	0.40 ± 0.00 a	0.39 ± 0.03 b	0.39 ± 0.01 a	0.41 ± 0.01 a	0.38 ± 0.01 a	0.41 ± 0.00 a
AN	0.37 ± 0.01 a	0.39 ± 0.01 b	0.38 ± 0.00 a	0.40 ± 0.01 a	0.39 ± 0.01 a	0.39 ± 0.02 a

注 (Note): NN— NO_3^- -N, AN— NH_4^+ -N; 同列数据后不同字母表示同一参数不同氮形态处理间差异显著 ($P < 0.05$) Values followed by different lowercase letters indicate significantly different among different N form treatments at the same temperature ($P < 0.05$).

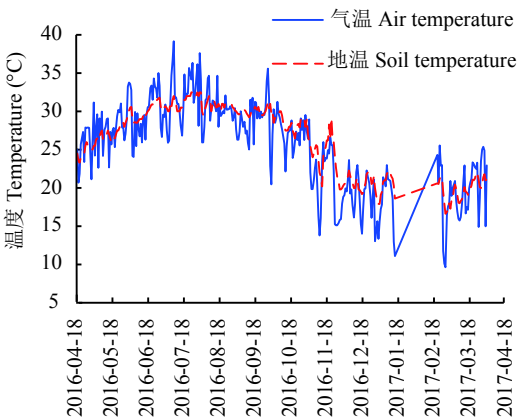


图 4 荔枝果园温度变化

Fig. 4 Temperature variation in litchi orchard

能力强的特点, 加上土壤硝化速率会随着铵态氮含量的升高而降低^[33], 故可视地温情况在早春同时施用适量硝态氮和铵态氮或仅施用铵态氮, 刺激荔枝根系对氮素的吸收以打破休眠, 促使荔枝花芽分化。在荔枝花期及果实膨大期, 同时供应硝态氮和铵态氮也有利于氮素的吸收, 而荔枝果实累积的氮素基本为果实膨大期树体新增吸收^[29], 故在这个阶段同时施用硝态氮和铵态氮, 可促进果实生长发育。

3.2 不同季节氮素形态对荔枝吸收磷素的影响

本研究中, 除 15℃ 和 25℃ 时氮营养对荔枝吸收 H_2PO_4^- 的 $I_{\max}$ 及 15℃ 时的 A_m 和 $C_{\min}$ 有显著影响

外, 其他温度下的氮营养条件变化并不会显著影响荔枝对 H_2PO_4^- 的吸收。在 15℃ 和 25℃ 时荔枝吸收氮素能力表现为 $\text{AN} > 1/2\text{NN} + 1/2\text{AN} > \text{NN}$, 但吸收 H_2PO_4^- 能力表现为 $1/2\text{NN} + 1/2\text{AN} > \text{AN} > \text{NN}$ 。由于荔枝对氮素的需求远大于磷素^[29], 在这两个温度下, 仍可施用铵态氮优先促进荔枝对氮素的吸收而又不会明显影响其对磷的吸收。

在生产上, 常有果农在果实膨大期单独施用硝酸钾, 认为硝态氮有利于荔枝对各种养分的吸收。然而, 根据本研究结果, 在果实膨大期的温度范围及单独供应硝态氮的条件下, 荔枝根系吸收氮磷的能力均为最低。若实膨大期一次大量施用硝态氮 (硝酸钾), 不但氮、磷的吸收效率低, 而且盈余的硝态氮易被淋洗损失, 进而造成环境污染。

目前, 我国越来越多的荔枝园采用水肥一体化的施肥方式。与传统土施肥料相比, 水肥一体化可以更灵活地控制施肥的养分组合、形态和施肥时期^[34]。本研究是在水培条件下进行, 获得的研究结果也适用于荔枝水肥一体化技术, 可根据地温选择合适的氮源, 适时适量地供应荔枝生长发育所需的氮、磷养分。

4 结论

温度和氮素供应形态均显著影响荔枝吸收氮和

磷的能力。虽然荔枝偏好硝态氮,但在 15℃ 和 30℃ 时单独供应铵态氮更有利于氮素的吸收,在其他温度下同时供给硝态氮和铵态氮可以促进氮素的吸收。在 15℃ 和 25℃ 时同时供应硝态氮和铵态氮最有利于荔枝吸收磷素,供应铵态氮次之。其他温度下氮素供应形态对荔枝吸收磷素影响不大。在荔枝年生长周期中,可根据地温选择适用的氮素形态肥料,促进荔枝对氮磷养分的吸收。在荔枝果实膨大期,则应避免一次大量单独施用硝态氮肥。

参 考 文 献:

- [1] Pregitzer K S, King J S. Effects of soil temperature on nutrient uptake[A]. Bassirirad H. Ecological studies: Analysis and synthesis[M]. Springer Berlin Heidelberg, 2005. 181, 277–310.
- [2] Lomas M W, Glibert P M. Interactions between NH_4^+ and NO_3^- uptake and assimilation: Comparison of diatoms and dinoflagellates at several growth temperatures[J]. *Marine Biology (Berlin)*, 1999, 133(3): 541–551.
- [3] Yan Q, Duan Z, Mao J, *et al.* Low root zone temperature limits nutrient effects on cucumber seedling growth and induces adversity physiological response[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2013, 12(8): 1450–1460.
- [4] Sakamoto M, Uenishi M, Miyamoto K, *et al.* Effect of root-zone temperature on the growth and fruit quality of hydroponically grown strawberry plants[J]. *Journal of Agricultural Science*, 2016, 8(5): 123–131.
- [5] Sardans J, Peñuelas J. Introduction of the factor of partitioning in the lithogenic enrichment factors of trace element bioaccumulation in plant tissues[J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2006, 115(1–3): 473–498.
- [6] Clarke S J, Lamont K J, Pan H Y, *et al.* Spring root-zone temperature regulates root growth nutrient uptake and shoot growth dynamics in grapevines[J]. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 2015, 21(3): 479–489.
- [7] Gur A, Bravdo B, Mizrahi Y. Physiological responses of apple trees to supraoptimal root temperature[J]. *Physiologia Plantarum*, 1972, 27(2): 130–138.
- [8] Tan L P, He J, Lee S K. Effects of root-zone temperature on the root development and nutrient uptake of *Lactuca sativa* L. ‘Panama’ grown in an aeroponic system in the trop[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2002, 25(2): 297–314.
- [9] 宋敏丽, 温祥珍, 李亚灵. 根际高温对植物生长和代谢的影响综述[J]. *生态学杂志*, 2010, 29(11): 2258–2264.
Song M L, Wen X Z, Li Y L. Effects of high rhizosphere temperature on plant growth and metabolism: A review[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(11): 2258–2264.
- [10] 邢瑶, 马兴华. 氮素形态对植物生长影响的研究进展[J]. *中国农业科技导报*, 2015, 17(2): 109–117.
Xing Y, Ma X H. Research progress on effects of nitrogen forms on plant growth[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2015, 17(2): 109–117.
- [11] 魏红旭, 徐程扬, 马履一, 等. 长白落叶松幼苗对铵态氮和硝态氮吸收的动力学特征[J]. *植物营养与肥料学报*, 2010, 16(2): 407–412.
Wei H X, Xu C Y, Ma L Y, *et al.* Dynamic kinetic characteristics of different forms of nitrogen absorbed by *Larix olgensis* seedling[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2010, 16(2): 407–412.
- [12] 王梦柳, 樊卫国. 刺梨实生苗对硝态氮、铵态氮的吸收与利用差异分析[J]. *果树学报*, 2017, 34(6): 682–691.
Wang M L, Fan W G. Differences in absorption and utilization of nitrate nitrogen and ammonium nitrogen in the seedling of *Rosa roxburghii*[J]. *Journal of Fruit Science*, 2017, 34(6): 682–691.
- [13] Li J, Yang X, Wang Z, *et al.* Comparison of four aquatic plant treatment systems for nutrient removal from eutrophied water[J]. *Bioresource Technology*, 2015, 179: 1–7.
- [14] Zhou X, Wang G, Yang F. Characteristics of growth, nutrient uptake, purification effect of *Ipomoea aquatica*, *Lolium multiflorum*, and *Sorghum sudanense* grown under different nitrogen levels[J]. *Desalination*, 2011, 273(2–3): 366–374.
- [15] 张超一, 樊小林. 铵态氮及硝态氮配比对香蕉幼苗氮素吸收动力学特征的影响[J]. *中国农业科学*, 2015, 48(14): 2777–2784.
Zhang C Y, Fan X L. Dynamic kinetic characteristics of different ratios of ammonium and nitrate absorbed by banana seedlings[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(14): 2777–2784.
- [16] Bassirirad H, Caldwell M M, Bilbrough C. Effects of soil temperature and nitrogen status on kinetics of $^{15}\text{NO}_3^-$ uptake by roots of field-grown *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult[J]. *New Phytologist*, 1993, 123(3): 485–489.
- [17] Chapin F S, Cleve K V, Tryon P R. Relationship of ion absorption to growth rate in Taiga trees[J]. *Oecologia*, 1986, 69(2): 238–242.
- [18] 程丽巍, 邹定辉, 郑青松, 等. 光照和温度对饥饿及饱和营养条件下石莼 (*Ulva lactuca*) 的硝态氮吸收动力学影响[J]. *生态学杂志*, 2010, 29(5): 939–944.
Cheng L W, Zou D H, Zheng Q S, *et al.* Effects of temperature and light on nitrate kinetics of nitrogen starved and replete *Ulva lactuca*[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(5): 939–944.
- [19] 吕德国, 王英, 秦嗣军, 等. 冷凉条件对山荆子幼苗根系氮素吸收动力学参数的影响[J]. *园艺学报*, 2010, 37(9): 1493–1498.
Lü D G, Wang Y, Qin S J, *et al.* Effects of cool and cold conditions on nitrogen uptake kinetics in *Malus baccata* Borkh. seedlings[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2010, 37(9): 1493–1498.
- [20] 张淑英, 褚贵新, 梁永超. 增铵营养对低温胁迫下棉花幼苗氮代谢的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(4): 983–990.
Zhang S Y, Chu G X, Liang Y C. Effects of enhancing ammonium nutrition on the nitrogenous metabolisms of cotton seedlings grown hydroponically under low-temperature stress[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2017, 23(4): 983–990.
- [21] 陈厚彬, 庄丽娟, 黄旭明, 等. 荔枝龙眼产业发展现状与前景[J]. *中国热带农业*, 2013, (2): 12–18.
Chen H B, Zhuang L J, Huang X M, *et al.* Current status and prospects of litchi, longan industry development[J]. *China Tropical Agriculture*, 2013, (2): 12–18.
- [22] 陈厚彬. 当前我国荔枝龙眼产业面临重大问题和对策措施[J]. *中国果业信息*, 2013, 34(1): 11–13.
Chen H B. The major problems and countermeasures for the

- development of litchi, longan and *Mangifera indica* industry in China[J]. *China Fruit News*, 2013, 34(1): 11–13.
- [23] 杨苞梅, 李国良, 杨少海, 等. 不同钾氮比对荔枝果实矿质元素含量及其耐贮性的影响 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2015, 21(5): 1294–1303.
- Yang B M, Li G L, Yang S H, *et al.* Effect of application ratio of potassium and nitrogen on litchi fruit mineral element contents and their storage property[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2015, 21(5): 1294–1303.
- [24] 贾田, 张新明, 伏广农, 等. 氮肥形态对荔枝植株氮素吸收分配特征的影响 [J]. *耕作与栽培*, 2015, (5): 7–10.
- Jia T, Zhang X M, Fu G N, *et al.* Effects of nitrogen form on absorption and distribution characteristics of litchi nitrogen[J]. *Tillage and Cultivation*, 2015, (5): 7–10.
- [25] 常福辰, 陆长梅, 沙莎. 植物生物学实验 [M]. 南京: 南京师范大学出版社, 2007. 241.
- Chang F C, Lu C M, Sha S. The plant biology experiment[M]. Nanjing: Nanjing Normal University Press, 2007. 241.
- [26] 马检, 樊卫国. 不同配比的硝态氮和铵态氮对枇杷实生苗氮素吸收动力学及生长的影响 [J]. *中国农业科学*, 2016, 49(6): 1152–1162.
- Ma J, Fan W G. Effects of different ratios of nitrate and ammonium on the dynamic kinetic and growth for *Eriobotrya japonica* Lindl[J]. *Scientia Agricultural Sinica*, 2016, 49(6): 1152–1162.
- [27] 唐艺璇, 郑洁敏, 楼莉萍, 等. 3 种挺水植物吸收水体 NH_4^+ 、 NO_3^- 、 H_2PO_4^- 的动力学特征比较 [J]. *中国生态农业学报*, 2011, 19(3): 614–618.
- Tang Y X, Zheng J M, Lou L P, *et al.* Comparisons of NH_4^+ , NO_3^- and H_2PO_4^- uptake kinetics in three different macrophytes in waterlogged condition[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2011, 19(3): 614–618.
- [28] 周再知, 梁坤南, 张玉臣, 等. 柚木优良无性系根系养分吸收动力学研究 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2010, 16(5): 1258–1263.
- Zhou Z Z, Liang K N, Zhang Y C, *et al.* Kinetics of nutrient uptake by root system of teak superior clones[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2010, 16(5): 1258–1263.
- [29] 姚丽贤, 周昌敏, 何兆恒, 等. 荔枝年度枝梢和花果发育养分需求特性 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(4): 1128–1134.
- Yao L X, Zhou C M, He Z H, *et al.* Annual nutrient demand for the growth of autumn branch, spica and fruit in litchi[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2017, 23(4): 1128–1134.
- [30] 王大鹏, 郑亮, 罗雪华, 等. 砖红壤不同温度、水分及碳氮源条件下硝化和反硝化特征 [J]. *土壤通报*, 2018, 49(3): 616–622.
- Wang D P, Zheng L, Luo X H, *et al.* Nitrification and denitrification under different temperature, moisture, carbon and nitrogen sources in latosols[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2018, 49(3): 616–622.
- [31] Menzel C M, Carseldine M L, Simpson D R. Crop development and leaf nitrogen in lychee in subtropical Queensland[J]. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 1988, 28(6): 793–800.
- [32] 梁子俊, 戴良昭. 荔枝营养诊断与合理施肥研究 [J]. *福建果树*, 1984, (Z1): 6–13.
- Liang Z J, Dai L Z. Nutrient diagnosis and fertilization in litchi[J]. *Fujian Fruit*, 1984, (Z1): 6–13.
- [33] 粟方亮, 李忠佩, 刘明, 等. 硫酸铵施用量和温度对红壤稻田土硝化作用及微生物特性的影响 [J]. *生态与农村环境学报*, 2012, 28(4): 410–415.
- Li F L, Li Z P, Liu M, *et al.* Effects of application rate of ammonium sulfate and temperature on nitrification and microbial properties of paddy red soil[J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2012, 28(4): 410–415.
- [34] 徐卫红. 水肥一体化实用新技术 [M]. 北京: 化学工业出版社, 2015. 213–215.
- Xu W H. Practical new technology for water and fertilizer integration[M]. Beijing: Chemical Industry Press, 2015. 213–215.