

干旱胁迫下不同氮素形态对红松苗木生长、 针叶水分及渗透调节物质的影响

韩嘉伟 黄河 刘慧亮 吴海波 沈海龙 张鹏*

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘要 为探究干旱胁迫下,红松(*Pinus koraiensis*)苗木对不同形态氮素的响应规律,确定提高红松苗木耐旱性的适宜供氮形态,本研究以2年生红松苗木为试验材料,研究中度干旱(D₄₀)、重度干旱(D₇₀)、充分浇水(D₀)3个土壤水分处理,与施用硝态氮(NN)、铵态氮(AN)、有机氮(GN)和不施氮(CK)4个施肥处理的二因素交互处理对红松苗木形态、生物量、针叶水分和渗透调节物质质量分数的影响。结果表明:干旱水平和氮素形态的交互作用对红松苗木的根系形态、根系生物量、针叶生物量、苗木质量、针叶水分和渗透调节物质的影响显著($P<0.05$)。在D₀下施AN的苗木苗高、总根长、总根表面积、根系生物量、苗木质量指数和各器官渗透调节物质质量分数显著优于施GN的苗木($P<0.05$);在D₄₀下施GN的苗木苗高、地径、总根体积、根尖数量、各器官及全株生物量、苗木质量指数、针叶水分状态和各器官脯氨酸质量分数与施无机氮(NN和AN)的苗木无显著差异($P>0.05$);在D₇₀下施GN的苗木的地径生长量、总根长、总根表面积、根系生物量、针叶生物量、全株生物量、苗木质量指数、针叶水分状态和针叶渗透调节物质质量分数显著优于相应的施无机氮(NN和AN)的苗木($P<0.05$)。同时研究发现,苗木对氮素形态的响应受到干旱胁迫水平的显著影响($P<0.05$)。在D₀下无机氮(尤其是AN)更有利于红松苗木的生长和渗透调节物质的积累;而在D₇₀下,与施用无机氮相比,施用GN可以通过促进受旱苗木体内渗透调节物质的积累来改善其生长。本研究阐明了干旱胁迫下红松苗木对不同形态氮素的生长响应规律,为苗圃通过施氮手段培育耐旱苗木提供依据和参考。

关键词 红松;干旱胁迫;氮素形态;生长;水分状态;渗透调节物质

中图分类号:S791.22 文献标志码:A doi:10.7525/j.issn.1673-5102.2026.04.015

Effects of Different Nitrogen Forms on Growth, Water Status and Osmoprotectants in *Pinus koraiensis* Seedlings under Drought Stress

HAN Jiawei HUANG He LIU Huiliang WU Haibo SHEN Hailong ZHANG Peng*

(College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040)

Abstract To investigate the response patterns to nitrogen forms and determine the optimal nitrogen supply form for enhancing drought tolerance, seedling morphology, biomass, needle water status, and osmoprotectant mass fraction were examined in two-year-old *P. koraiensis* seedlings under drought levels (moderate and severe drought, with full irrigation as the control) and nitrogen forms (nitrate nitrogen, ammonium nitrogen, and glycinate nitrogen, with no nitrogen application as the control). The results indicated that the interaction between drought levels and nitrogen forms significantly affected the root morphology, root and needle biomass, seedling quality, needle water status, and osmoprotectants in *P. koraiensis* seedlings ($P<0.05$). Under full irrigation, seedlings fertilized with ammonium nitrogen exhibited significantly superior performances in seedling height, total root length, total root area, root biomass, Dickson's quality index, and osmoprotectant mass fraction compared to those fertilized with glycinate nitrogen ($P<0.05$). Under moderate drought, seedlings fertilized with glycinate nitrogen showed no significant differences in seedling height, root collar diameter, total

基金项目:国家重点研发计划课题(2022YFD2201002);中央高校基本科研业务费专项资金(2572023CT02)。

第一作者简介:韩嘉伟(1998—),男,硕士研究生,主要从事林木种苗培育理论与技术研究。

* 通信作者:E-mail:zhangpeng@nefu.edu.cn。

收稿日期:2026年3月7日。

root volume, root tip number, biomass in various organs and the whole plant, Dickson's quality index, needle water status, and proline mass fraction compared to those fertilized with ammonium nitrogen. Under severe drought, seedlings fertilized with glycinate nitrogen demonstrated significantly better performances in root collar diameter growth, total root length, total root area, root biomass, needle biomass, total biomass, Dickson's quality index, needle water status, and needle osmoprotectant mass fraction compared to those fertilized with inorganic nitrogen ($P < 0.05$). The response of *P. koraiensis* seedlings to nitrogen forms was significantly affected by drought levels. Under full irrigation, inorganic nitrogen (especially ammonium nitrogen) favored seedling growth and osmoprotectant accumulations. However, under severe drought, glycinate nitrogen improved seedling water status by promoting osmoprotectant accumulations, being more beneficial for seedling growth than inorganic nitrogen. This study elucidates the growth response of *P. koraiensis* seedlings to different nitrogen forms under drought stress, providing theoretical basis and technical reference for cultivating drought tolerant seedlings through nitrogen application in nurseries.

Key words *Pinus koraiensis*; drought stress; nitrogen form; growth; water status; osmoprotectants

传统的矿质营养理论认为,植物只能吸收利用如硝态氮和铵态氮这类无机氮^[1-2]。随着植物氮素营养理论研究的深入,有学者^[3-4]发现有机氮(如氨基酸和多肽等)是北方森林、北极苔原和高海拔植被中植物利用的重要氮源之一。目前已经开展了大量关于植物吸收利用有机氮的研究,研究^[5-7]发现农作物、灌木和乔木等很多物种都具有直接吸收利用有机氮的能力。此类研究多是在理想的环境条件下开展的,即供试植物处于生长适宜的光照、温度和灌溉条件,施氮量也处于适宜范围,试验变量仅为氮素形态。在理想的环境条件下,与无机氮相比,有机氮在改善植物形态指标方面并不具备显著优势^[8-9]。然而,植物吸收利用有机氮的过程中存在“碳红利”,即植物同化有机氮的碳成本低于同化无机氮的碳成本^[10],因为植物在吸收有机氮中氮元素的同时,也吸收了有机氮中的碳元素,这可以降低植物将地上部分的光合产物运输至根系的“碳消耗”。在氮素吸收量相同的情况下,植物的有机氮营养效应大于相应的无机氮^[3,11]。因此,在碳供应受限的环境胁迫下,有机氮可能更有利于植物的生存和生长^[12]。目前,有关不同形态氮素影响植物对环境胁迫的响应研究仍比较匮乏。

全球只有 3.5% 的土地面积不受环境胁迫的限制^[13],无论是自然环境还是农业环境,多种环境胁迫经常影响植物的生长发育^[14],其中较为常见的是干旱胁迫^[15],且干旱的发生频率和严重程度将随着全球气候变化而增加^[16-18]。自 20 世纪 50 年代末以来,我国北部出现了长期严重干旱^[19],而且极端干旱的发生频率在我国的东北、北方中部和西北东部均有所增加^[20],这不利于林分中苗木的天然更新^[21],以及人工造林苗木的定植、成活和生长。

现有关于旱对植物生存影响的研究多集中于碳平衡和水力安全上,在受旱植物对氮添加响应方面的认知还不是很清晰^[22-23]。相关研究^[24-25]发现,无机氮的添加会调节植物的碳平衡和水力安全,但过量的无机氮会使植物在干旱胁迫下面临更大的生存风险。干旱胁迫通过改变 CO₂ 固定酶、降低气孔导度和叶绿素的生物合成等手段影响植物的光合作用^[26]。光合能力的下降将直接引发植物“碳饥饿”^[27],即植物维持生存所需的碳水化合物远大于其碳水化合物的储存。此时,植物吸收利用具有“碳红利”的有机氮可能更有利于其在干旱胁迫下的生存。

红松(*Pinus koraiensis*)是我国东北地区顶极群落红松阔叶林的建群种,其木材材质高、种实营养丰富,具有较高的经济价值和生态价值。红松苗木适宜在排水良好、水分充足的林地生长,因此若未来干旱胁迫频发,则可能不利于红松苗木的天然更新和造林后苗木的成活和生长。红松苗木偏好吸收铵态氮,对有机氮的吸收利用能力也较强。祁鲁玉等^[28]对红松苗木进行不同强度的遮阴处理,同时给苗木施加硝态氮、铵态氮和有机氮(甘氨酸),研究发现,有机氮提高了遮阴红松苗木的地径生长量。该研究指出,在遮阴导致红松苗木体内碳供应受限的条件下,有机氮更有利于红松苗木的生长,而干旱胁迫同样会使红松苗木体内碳供应受限,有关受旱红松苗木对不同形态氮素响应的研究仍较为有限。明确受旱红松苗木适宜的供氮形态,将有利于提升红松幼苗在未来干旱频发环境下的存活率和生长水平。为此,本研究以红松苗木为对象,设置 3 个土壤水分梯度、4 种氮素供应处理,研究二者对苗木生长表现、水

分状态和渗透调节物质的影响,旨在探究不同形态氮素对受旱红松苗木的影响机制,以期改善干旱条件下红松苗木培育与生长调控提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 试验地概况与试验材料

试验于2024年5月20日—7月28日在东北林业大学花卉生物工程研究所的温室内进行。试验期间温室内昼夜温度为28℃/20℃,相对湿度控制在50%~60%,白天测得的平均光子通量密度约为500 μmol·m⁻²·s⁻²。试验材料为2年生(S_{2.0})的红松苗木,采购于尚志国有林场管理局元宝林场苗圃(45°8′N,128°41′E)。育苗容器为直径13 cm、高12 cm的营养钵,育苗基质按照V(花卉土):V(珍珠岩)=20:3配制,基质的容重0.41 g·cm⁻³,pH为6.5,全碳、全氮、全磷、全钾、水解氮、有效磷和速效钾质量分数分别为150.24 g·kg⁻¹、11.50 g·kg⁻¹、1.55 g·kg⁻¹、2.81 g·kg⁻¹、186.05 mg·kg⁻¹、28.63 mg·kg⁻¹和107.32 mg·kg⁻¹。基质混拌时还均匀喷洒了10 mg·L⁻¹的氨苄青霉素以阻止氮素形态的转化和微生物繁殖^[29]。红松苗木于2024年4月下旬移栽至育苗容器,缓苗后开展试验(2024年5月下旬)。试验前,苗高(7.70±0.12) cm,地径(3.69±0.08) mm。为了减少边缘效应,试验期间所有苗木每2周随机排列1次^[30]。

1.2 试验设计

采用双因素裂区试验设计,以干旱水平为主区,氮素形态为副区。试验设置3个干旱水平:充分浇水(D₀),其基质含水量保持在田间持水量的75%~85%;中度干旱(D₄₀),其基质含水量保持在田间持水量的55%~65%^[31];重度干旱(D₇₀),其基质含水量保持在田间持水量的25%~35%^[32]。本研究基于质量法控制土壤含水量来模拟干旱胁迫^[33],这种方法是通过试验开始前确定每株苗木达到对应土壤水分区间时的最大质量和最小质量后,在整个试验期间每2~3 d对所有苗木进行质量称量,判断其是否需要浇水。氮素供应设置4个处理:硝态氮(nitrate nitrogen, NN)、铵态氮(ammonium nitrogen, AN)、有机氮(glycinate nitrogen, GN),不施氮为对照(CK)。根据Huang等^[30]的研究,2年生红松苗木在生长季施加100 mg氮素是其适宜的施氮量。因此,试验期间3种施氮处理的红松苗木每株总计施加100 mg氮素,每周施肥1次含10 mg氮素的营养液,总计施肥10次,CK为每周施加1次相应体积的无氮营养液,总计施肥10次。NN和AN分别选择硝酸钙和硫酸铵作为氮肥,GN选择甘氨酸作为氮肥,甘氨酸是森林土壤中常见的一种有机氮,常作为有机氮研究的模式氮肥^[34]。无氮营养液采用Landis等^[35]的方法配制,4种施肥处理的营养液具体元素质量浓度及配制肥料见表1。试验总计12种处理,每种处理15株苗木,总计180株苗木。

表1 无氮营养液中各营养元素浓度及配制肥料表

Table 1 The concentration of nutrient elements in nitrogen-free nutrient solution and the configuration of fertilizers					
营养元素及目标浓度 Nutrients and target concentration/(mg·L ⁻¹)	肥料 Fertilizers	施肥量 Fertilization rate/(mg·L ⁻¹)			
		对照 CK	硝态氮 Nitrate nitrogen	铵态氮 Ammonium nitrogen	有机氮 Glycinate nitrogen
N(500.00)	Ca(NO ₃) ₂	—	2 929.00	—	—
N(500.00)	(NH ₄) ₂ SO ₄	—	—	2 360.00	—
N(500.00)	C ₂ H ₅ NO ₂	—	—	—	2 681.00
P(200.00)	KH ₂ PO ₄	877.00	877.00	877.00	877.00
K(500.00)	K ₂ SO ₄	555.00	555.00	555.00	555.00
Ca(267.00)	CaCl ₂	741.00	74.00	741.00	741.00
Mg(133.00)	MgSO ₄ ·7H ₂ O	1 348.00	1 348.00	—	1 348.00
Mg(133.00)	MgCl ₂ ·6H ₂ O	—	—	1 111.00	—
Fe(13.33)	FeSO ₄ ·7H ₂ O	66.33	66.33	66.33	66.33
Mn(2.67)	MnCl ₂ ·4H ₂ O	9.60	9.60	9.60	9.60
Zn(1.07)	ZnSO ₄ ·7H ₂ O	4.70	4.70	4.70	4.70
Cu(0.50)	CuSO ₄ ·5H ₂ O	1.96	1.96	1.96	1.96
Mo(0.07)	Na ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O	0.18	0.18	0.18	0.18
B(1.67)	H ₃ BO ₃	9.55	9.55	9.55	9.55

注:表中“—”代表未添加对应的肥料。
Note: In the table, “—” indicated that the corresponding fertilizer was not added.

1.3 针叶水势和针叶相对含水量

2024年7月28日清晨(天气晴朗),每种处理随机选取5株苗木,摘取其顶芽附近的一束针叶(5针一束),参考李泽义等^[36]的方法使用植物水势仪(TP-PW-II,中国)测定供试苗木的针叶水势(MPa)。然后测定其鲜质量(m_F)、饱和鲜质量(m_{FF})和烘干质量(m_D),针叶相对含水量(C_{RW})计算方法参考Batool等^[37]的方法,具体计算公式:针叶鲜质量与干质量的差值和针叶饱和鲜质量与干质量的差值的比值乘100%。

$$C_{RW} = \frac{m_F - m_D}{m_{FF} - m_D} \times 100\%$$
 (1)

1.4 渗透调节物质浓度

2024年7月29日,每种处理随机选取5株苗木,将取样苗木分成根系、茎干和针叶3个部分,置于-196℃液氮保存后,分别采用脯氨酸含量测定试剂盒(上海酶联生物科技股份有限公司,中国)、甜菜碱含量测定试剂盒(上海酶联生物科技股份有限公司,中国)和海藻糖含量测定试剂盒(上海酶联生物科技股份有限公司,中国)测定取样苗木各器官的脯氨酸质量分数($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)、甜菜碱质量分数($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)和海藻糖质量分数($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)。

1.5 苗高、地径及其生长量

2024年7月29日,测定所有剩余5株苗木的苗高(H_s ,cm)和地径(D_R ,mm),苗高生长量(cm)和地径生长量(mm)分别为试验结束时(2024年7月29日)的苗高和地径与试验开始时(2024年5月20日)的苗高和地径的差值。

1.6 根系形态

用蒸馏水清洗取样苗木的根系3~4次,在去除根系中残留基质的同时,避免损害细根。根系洗净后用去离子水冲洗1遍,清洗过程中掉落的细

根均被仔细收集。然后将每株苗木的根系仔细平铺在托盘上,并确保根系间无重叠。使用Epson数字化扫描仪(Expression 1000XL 1.0,加拿大)扫描,扫描后的根系图像采用形态分析软件WinRhizo 2004b(Regent instruments Inc.,加拿大)进行形态指标分析,获取总根长(cm)、总根表面积(cm^2)、总根体积(cm^3)和根尖数量的数据。

1.7 生物量和苗木质量指数

将取样苗木分成根系、茎干和针叶3个部分,根系进行形态分析后,与茎干和针叶分别放入事先称好质量的信封后,在烘箱中65℃烘干72h至恒质量,测定其生物量(g)。苗木质量采用Dickson质量指数(DQI,式中记为 I_{DQ})评价^[38],具体计算公式为

$$I_{DQ} = B_T / (H_s/D_R + B_s/B_R)$$
 (2)

式中: B_T 为全株生物量; B_s 为茎干生物量和针叶生物量之和; B_R 为根系生物量。

1.8 数据处理

运用一般线性模型,分析干旱水平和氮素形态对 H_s 、 D_R 、 H_s 生长量、 D_R 生长量、根系形态、各器官(根系、茎干和针叶)生物量、苗木质量指数、针叶水势、针叶相对含水量和各器官(根系、茎干和针叶)渗透调节物质质量分数的主效应及交互作用。运用单因素方差分析比较不同处理下红松苗木上述指标的差异性。利用SPSS 26.0统计软件(IBM,美国)分析数据,采用Prism 10软件(GraphPad Software,美国)作图。

2 结果与分析

2.1 苗高、地径及其生长量

如表2所示,干旱水平和氮素形态对红松苗木的 H_s 、 D_R 及其生长量的影响显著($P<0.05$),但二者之间无交互作用。

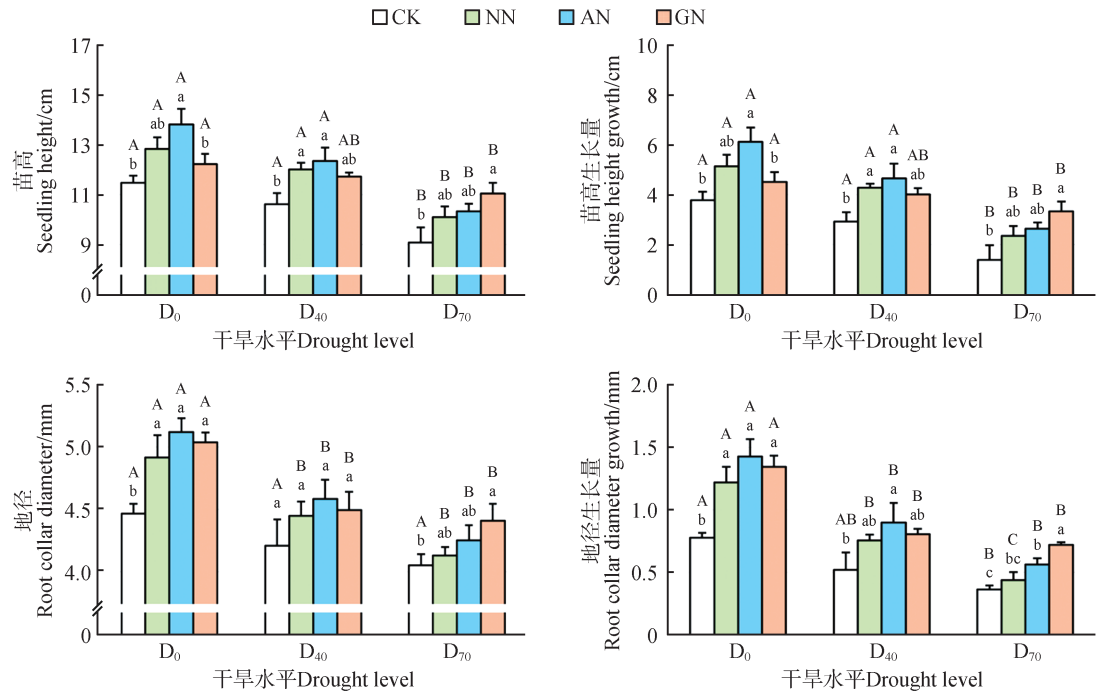
表2 干旱水平和氮素形态对红松苗木苗高、地径及其生长量的主效应和交互作用

Table 2 Main effects and interaction of drought levels and nitrogen forms on the seedling height, root collar diameter and their growth of *P. koraiensis* seedlings

变异来源 Sources	自由度 d_f	<i>P</i>			
		苗高 Seedling height	苗高生长量 Seedling height growth	地径 Root collar diameter	地径生长量 Root collar diameter growth
干旱水平 Drought level	2	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
氮素形态 Nitrogen form	3	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
干旱水平×氮素形态 Drought level × Nitrogen form	6	0.276	0.241	0.651	0.232

注:显著作用以粗体表示。下同。
Note: The significant effects were indicated in bold. The same as below.

如图1所示,施加相同形态氮素下, D_{70} 显著抑制了红松苗木的 H_s 生长($P<0.05$),而在 D_{40} 和 D_{70} 下苗木 D_R 生长均显著低于 D_0 ($P<0.05$)。在 D_0 下,AN处理苗木的 H_s 和 H_s 生长量显著高于GN处理($P<0.05$);在 D_{40} 下,不同形态氮素处理苗木的 H_s 、 D_R 及其生长量差异不显著;在 D_{70} 下,GN处理苗木的 D_R 生长量显著高于NN和AN处理($P<0.05$)。



CK. 不施氮; NN. 硝态氮; AN. 铵态氮; GN. 有机氮; D_0 . 充分浇水; D_{40} . 中度干旱; D_{70} . 重度干旱。不同大写字母表示相同形态氮素不同干旱水平之间差异显著($P<0.05$);不同小写字母表示相同干旱水平不同形态氮素之间差异显著($P<0.05$)。下同。

CK. No nitrogen; NN. Nitrate nitrogen; AN. Ammonium nitrogen; GN. Glycinate nitrogen; D_0 . Well-watered; D_{40} . Mild drought; D_{70} . Severe drought. Different uppercase letters indicated significant differences between different drought levels in the same nitrogen form ($P<0.05$); different lowercase letters indicated significant differences between different nitrogen forms in the same drought level ($P<0.05$). The same as below.

图1 干旱水平和氮素形态对红松苗木苗高、地径及其生长量的影响

Fig.1 The combined effects of drought levels and nitrogen forms on the seedling height, root collar diameter and their growth of *P. koraiensis* seedlings

2.2 根系形态

如表3所示,干旱水平和氮素形态对红松苗木的总根长和总根表面积的影响均达到极显著水平($P<0.01$),且二者对红松苗木的总根长和总根表面积的影响存在极显著的关联效应($P<0.01$)。

表3 干旱水平和氮素形态对红松苗木根系形态的主效应和交互作用

Table 3 Main effects and interaction of drought levels and nitrogen forms on the root morphology of *P. koraiensis* seedlings

变异来源 Sources	自由度 d_f	P			
		总根长 Total root length	总根表面积 Total root area	总根体积 Total root volume	根尖数量 Number of root tips
干旱水平 Drought level	2	<0.001	<0.001	0.015	0.158
氮素形态 Nitrogen form	3	<0.001	<0.001	0.089	0.004
干旱水平×氮素形态 Drought level × Nitrogen form	6	0.001	<0.001	0.902	0.969

如图2所示,施加相同形态氮素下, D_{70} 显著降低了红松苗木的总根长和总根表面积($P<0.05$)。在 D_0 和 D_{40} 下,AN处理苗木的总根长和总根表面积显著高于NN和GN处理($P<0.05$)。

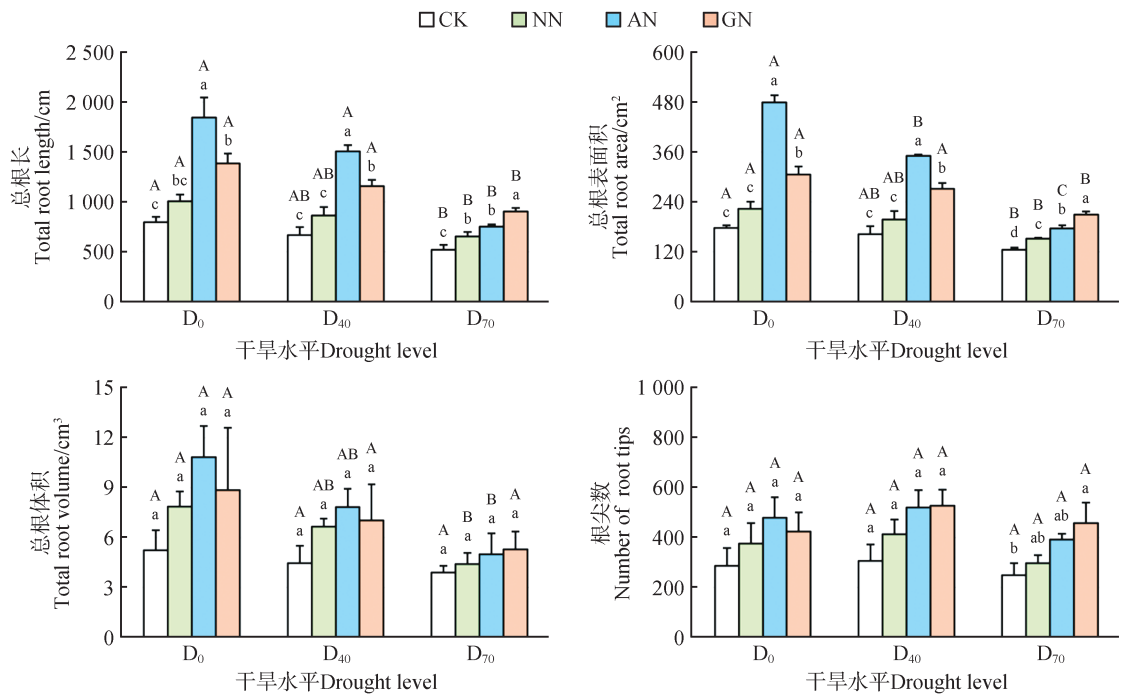


图2 干旱水平和氮素形态对红松苗木根系形态的影响

Fig.2 The combined effects of drought levels and nitrogen forms on the root morphology of *P. koraiensis* seedlings

2.3 生物量和苗木质量指数

如表4所示,干旱水平和氮素形态对红松苗木的根系生物量、针叶生物量、全株生物量和苗木质量指数的影响均达到极显著水平($P<0.01$),且二者对红松苗木的根系生物量、针叶生物量和苗木质量指数的影响存在显著的关联效应($P<0.05$)。

表4 干旱水平和氮素形态对红松苗木生物量和苗木质量指数的主效应和交互作用

Table 4 Main effects and interaction of drought levels and nitrogen forms on the biomass and Dickson's quality index of *P. koraiensis* seedlings

变异来源 Sources	自由度 d_f	<i>P</i>				
		根系生物量 Root biomass	茎干生物量 Stem biomass	针叶生物量 Needle biomass	全株生物量 Total biomass	苗木质量指数 Dickson's quality index
干旱水平 Drought level	2	<0.001	0.023	<0.001	<0.001	<0.001
氮素形态 Nitrogen form	3	<0.001	0.339	<0.001	<0.001	<0.001
干旱水平×氮素形态 Drought level × Nitrogen form	6	0.004	0.996	0.011	0.052	0.013

如图3所示,施加相同形态氮素下, D_{40} 和 D_{70} 显著降低了红松苗木的针叶和全株生物量($P<0.05$)。在 D_0 和 D_{40} 下,AN处理苗木的根系和针叶生物量显著高于NN处理($P<0.05$);在 D_{70} 下,GN处理苗木的根系、针叶和全株生物量均显著高于NN和AN处理($P<0.05$)。

如图4所示,施加相同形态氮素下, D_{70} 显著降低了红松苗木的苗木质量指数($P<0.05$)。在 D_{40} 下,AN处理苗木的苗木质量指数显著优于NN处理($P<0.05$),但与GN处理无显著差异;在 D_{70} 下,GN处理苗木的苗木质量指数显著优于NN和AN处理($P<0.05$)。

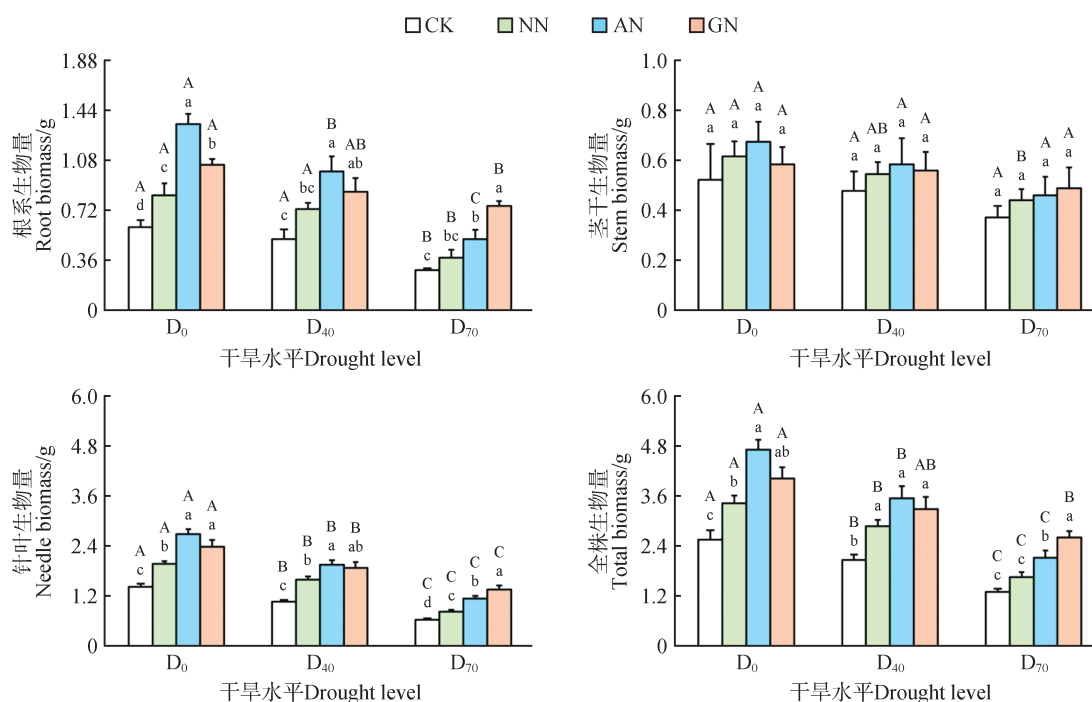


图3 干旱水平和氮素形态对红松苗木生物量的影响

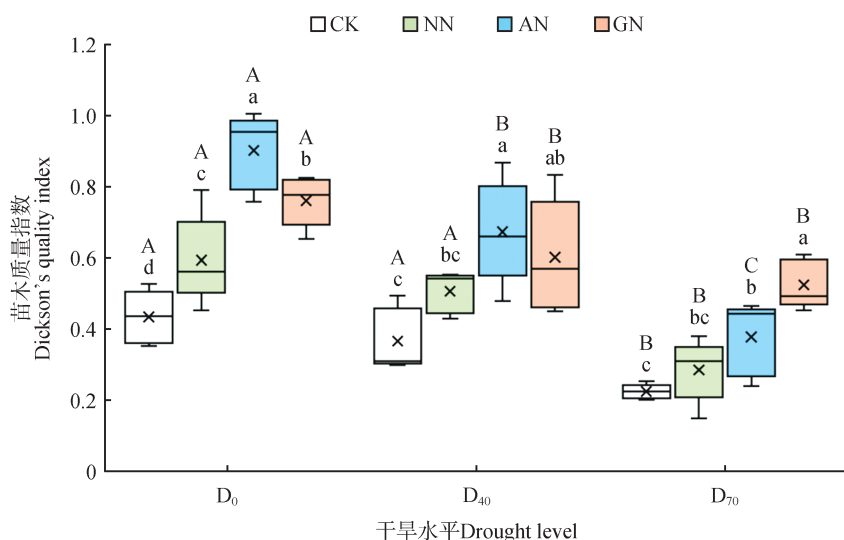
Fig.3 The combined effects of drought levels and nitrogen forms on the biomass of *P. koraiensis* seedlings

图4 干旱水平和氮素形态对红松苗木质量指数的影响

Fig.4 The combined effects of drought levels and nitrogen forms on the Dickson's quality index of *P. koraiensis* seedlings

2.4 针叶水势和针叶相对含水量

如表5所示,干旱水平和氮素形态对红松苗木的针叶水势和针叶相对含水量的影响均达到极显著

水平($P < 0.01$),且二者对红松苗木的针叶水势和针叶相对含水量的影响存在极显著的关联效应($P < 0.01$)。

表5 干旱水平和氮素形态对红松苗木针叶水势和针叶相对含水量的主效应和交互作用

Table 5 Main effects and interaction of drought levels and nitrogen forms on the needle water potential and needle relative water content of *P. koraiensis* seedlings

变异来源 Sources	自由度 d_f	<i>P</i>	
		针叶水势 Needle water potential	针叶相对含水量 Needle relative water content
干旱水平 Drought level	2	<0.001	<0.001
氮素形态 Nitrogen form	3	<0.001	0.005
干旱水平×氮素形态 Drought level × Nitrogen form	6	<0.001	0.002

如图5所示,施加相同形态氮素下, D_{40} 和 D_{70} 显著降低了红松苗木的针叶水势和针叶相对含水量($P<0.05$)。在 D_0 下,不同形态氮素处理间红松苗木的针叶水势和针叶相对含水量无显著差异;

在 D_{40} 下,AN处理苗木的针叶水势显著高于NN处理($P<0.05$);在 D_{70} 下,GN处理苗木的针叶水势和针叶相对含水量均显著高于NN处理($P<0.05$)。

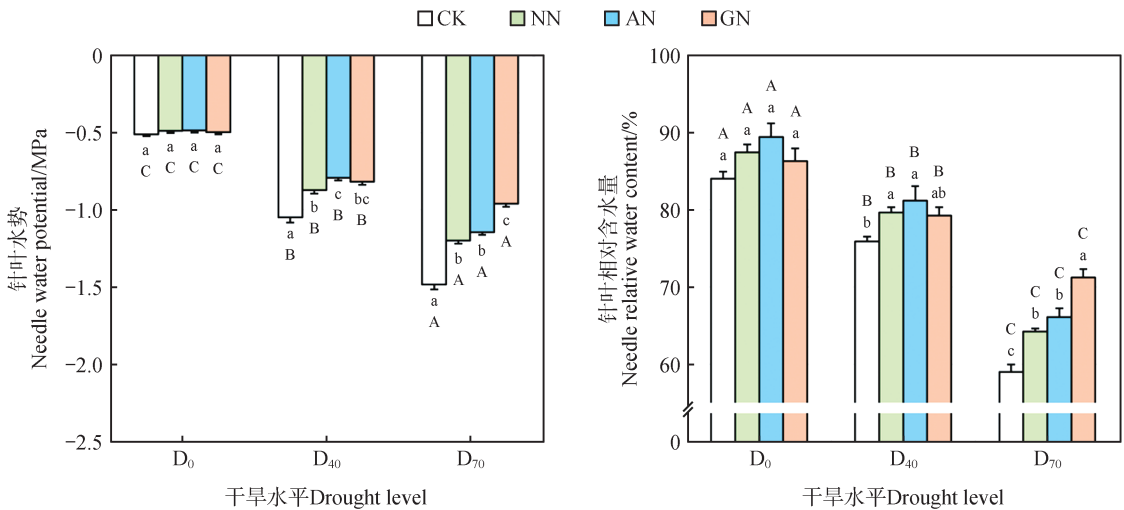


图5 干旱水平和氮素形态对红松苗木针叶水势和针叶相对含水量的影响

Fig.5 The combined effects of drought levels and nitrogen forms on the needle water potential and needle relative water content of *P. koraiensis* seedlings

2.5 渗透调节物质

如表6所示,干旱水平和氮素形态对红松苗木的各器官渗透调节物质质量分数的影响均达到极显著水平($P<0.01$),且除了茎干甜菜碱质量分数外,二者对红松苗木的其他渗透调节物质质量分数的影响均存在显著的关联效应($P<0.05$)。

如图6所示,施加相同形态氮素下, D_{40} 和 D_{70} 显著提高了红松苗木的根系和针叶脯氨酸质量分数($P<0.05$)。在 D_0 下,AN处理苗木的根系和针叶脯氨酸质量分数显著高于NN处理($P<0.05$);在 D_{40} 下,AN和GN处理苗木的各器官脯氨酸质量分数均显著高于NN处理($P<0.05$);在 D_{70} 下,GN处

理苗木的根系和针叶脯氨酸质量分数均显著高于NN和AN处理($P<0.05$)。如图7所示,施加相同形态氮素下, D_{70} 显著提高了红松苗木的各器官甜菜碱质量分数($P<0.05$)。在 D_0 下,AN处理苗木的各器官甜菜碱质量分数显著高于NN和GN处理($P<0.05$);在 D_{40} 下,AN处理苗木的根系和针叶甜菜碱质量分数显著高于NN处理($P<0.05$);在 D_{70} 下,GN处理苗木的针叶甜菜碱质量分数显著高于NN和AN处理($P<0.05$)。

如图8所示,施加相同形态氮素下, D_{40} 显著提高了红松苗木的各器官海藻糖质量分数($P<0.05$),而 D_{70} 显著降低了苗木的各器官海藻糖质量

表6 干旱水平和氮素形态对红松苗木渗透调节物质质量分数的主效应和交互作用

Table 6 Main effects and interaction of drought levels and nitrogen forms on the osmoprotectants mass fraction of *P. koraiensis* seedlings

器官 Organ	变异来源 Sources	自由度 d_f	<i>P</i>		
			脯氨酸质量分数 Proline mass fraction	甜菜碱质量分数 Betaine mass fraction	海藻糖质量分数 Trehalose mass fraction
根系 Root	干旱水平 Drought level	2	<0.001	<0.001	<0.001
	氮素形态 Nitrogen form	3	<0.001	<0.001	<0.001
	干旱水平×氮素形态 Drought level × Nitrogen form	6	<0.001	0.003	<0.001
茎干 Stem	干旱水平 Drought level	2	<0.001	<0.001	<0.001
	氮素形态 Nitrogen form	3	<0.001	<0.001	<0.001
	干旱水平×氮素形态 Drought level × Nitrogen form	6	0.016	0.084	<0.001
针叶 Needle	干旱水平 Drought level	2	<0.001	<0.001	<0.001
	氮素形态 Nitrogen form	3	<0.001	<0.001	<0.001
	干旱水平×氮素形态 Drought level × Nitrogen form	6	<0.001	<0.001	<0.001

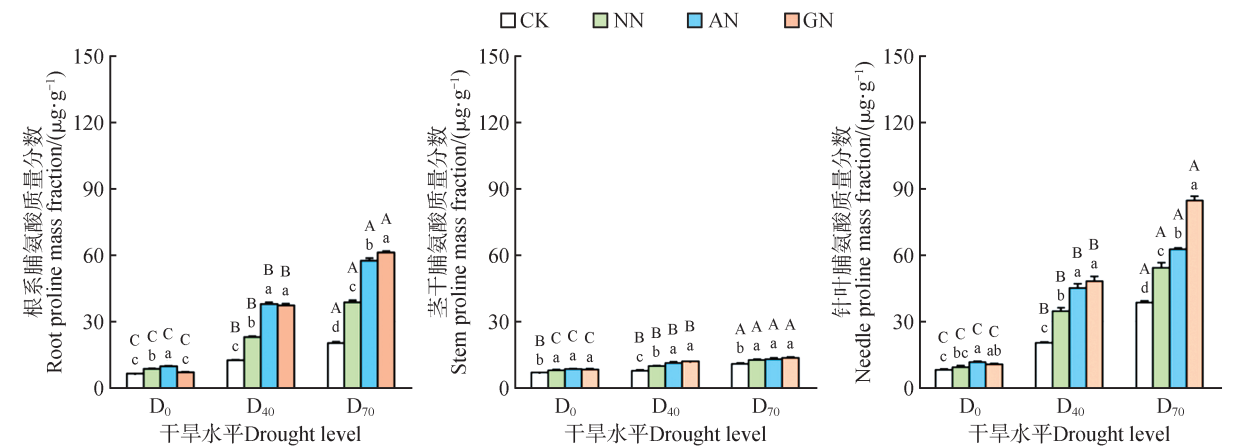


图6 干旱水平和氮素形态对红松苗木脯氨酸质量分数的影响

Fig.6 The combined effects of drought levels and nitrogen forms on the proline mass fraction of *P. koraiensis* seedlings

分数($P<0.05$)。在 D_0 下,NN和AN处理苗木的根系和针叶脯氨酸质量分数显著高于GN处理($P<0.05$);在 D_{40} 和 D_{70} 下,GN处理苗木的根系和茎干海藻糖质量分数显著高于NN处理($P<0.05$)。

3 讨论

3.1 干旱胁迫下不同形态氮素对红松苗木生长表现的影响

在土壤水分充足的条件下,植物优先将体内

的资源供给生长以保证自身在种内和种间的竞争优势;而在面对干旱胁迫时,植物不得不关闭气孔降低自身的蒸腾水量,同时限制地上部分的生长以维持生存^[39]。本研究发现,干旱胁迫显著降低了红松苗木的苗高生长,这表明植物会优先抑制苗高生长来缩短根系中的水分运输至叶片的距离。在重度干旱胁迫下,有机氮显著提高了红松苗木的地径生长量,更大的地径可以促进根系吸收的水分向苗木地上部分的运输^[40],这有利于受

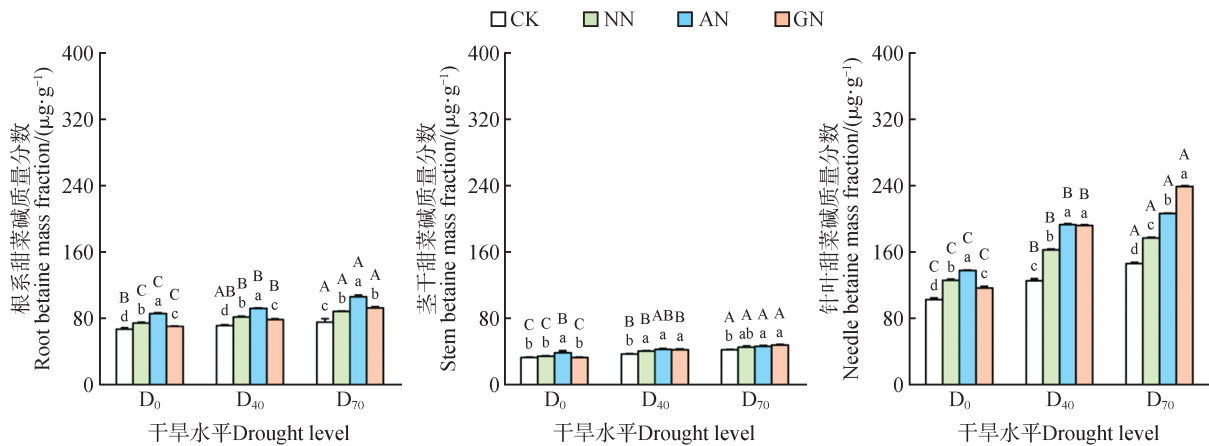


图7 干旱水平和氮素形态对红松苗木甜菜碱质量分数的影响

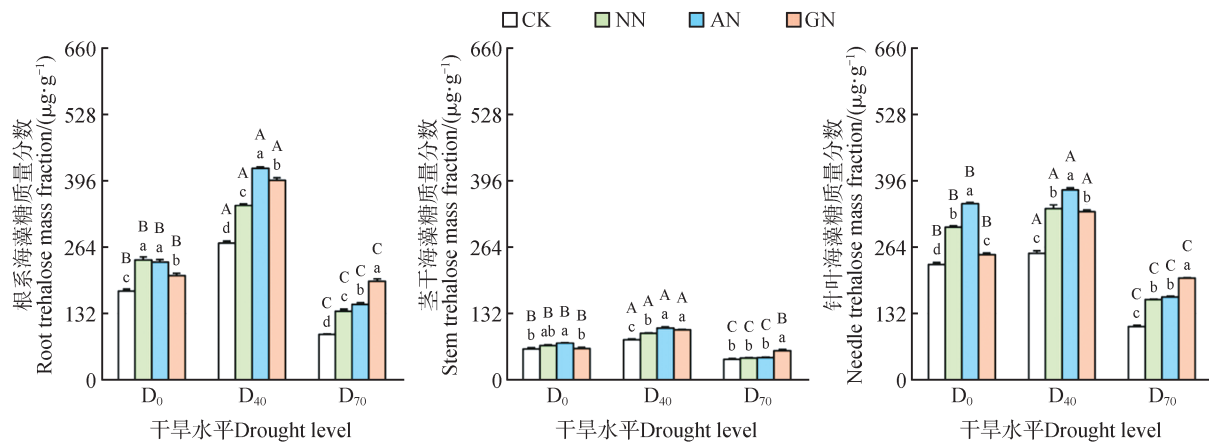
Fig.7 The combined effects of drought levels and nitrogen forms on the betaine mass fraction of *P. koraiensis* seedlings

图8 干旱水平和氮素形态对红松苗木海藻糖质量分数的影响

Fig.8 The combined effects of drought levels and nitrogen forms on the trehalose mass fraction of *P. koraiensis* seedlings

早苗木的生存。根系是植物吸收水分和养分的重要器官,具有很高的可塑性^[41],发达的根系有助于植物在干旱胁迫下的生存^[42]。本研究发现,对于红松苗木,干旱胁迫显著抑制了其根系生长,但随着干旱水平的提高,有机氮对其根系形态和生物量的促进作用越来越显著。在碳供应受限的条件下,苗木倾向于在根系中利用吸收的有机氮^[43],因此,具有“碳红利”的有机氮更能促进受旱苗木的根系生长。在干旱胁迫下,施有机氮的红松苗木针叶生物量也显著高于施无机氮的苗木。有研究指出,干旱胁迫时施加有机氮可以显著提高植物叶绿素浓度^[44],较高的叶绿素浓度可以促进针叶碳水化合物的合成^[45],这有利于针叶生物量的积累。植物将更多生物量分配至代谢活跃的根系和针叶,可以显著增强自身的耐旱性^[46]。苗木质量指数广泛用于综合评价苗木质量^[47-49]。土壤水分充足条件下,无机

氮(特别是铵态氮)显著提高了红松苗木的质量指数;而在干旱胁迫下,则是施有机氮苗木的苗木质量指数最高。上述研究结果表明,有机氮比无机氮更有利于缓解受旱红松苗木的生长抑制。

3.2 干旱胁迫下不同形态氮素对红松苗木水分状态和渗透调节物质的影响

叶水势和叶相对含水量是量化植物耐旱性的重要生理指标^[50-51],受旱植物减缓叶水势和叶相对含水量的下降幅度将有利于提高其抗旱性^[52]。本研究发现,2种干旱胁迫水平均显著降低了红松苗木的针叶水势和针叶相对含水量,但值得注意的是,随着干旱水平的提高,施氮有利于缓解红松苗木针叶的失水程度;且在重度干旱胁迫下,施有机氮的红松苗木针叶水势和针叶相对含水量显著高于对照(不施氮)和2种施无机氮处理(硝态氮和铵态氮)。这表明,有机氮在重度干旱胁迫下更有利

于提高植物叶片的保水性。在干旱胁迫下,植物通过积累渗透调节物质来维持叶片水势和相对含水量,这是植物耐旱的关键生理机制之一^[53],其中最常见的渗透调节物质是脯氨酸和甜菜碱^[54-55]。本研究发现,在未发生干旱胁迫时,无机氮有利于提高红松苗木的各器官脯氨酸和甜菜碱质量分数,但随着干旱胁迫的发生和加剧,红松苗木显著提高了根系、针叶的脯氨酸和甜菜碱积累,且施有机氮效果最好。这与西黄松(*Pinus ponderosa*)的研究结果^[31]相似,即施加有机氮有利于受旱苗木针叶脯氨酸的积累,进而有助于降低受旱植物叶片的氧化损伤,从而提高其对干旱胁迫的耐受性。海藻糖作为植物体内一种重要的碳水化合物,是一种不可还原的葡萄糖二糖^[56-57],可以有效维持受旱植物的渗透平衡^[58-59]。本研究发现,中度干旱时,红松苗木显著提高了各器官的海藻糖质量分数,且主要积累于根系和针叶,在生理活动旺盛的根系和针叶中积累海藻糖,也是植物耐旱的重要生理调控机制^[59]。而重度干旱则会显著降低红松苗木各器官的海藻糖质量分数。原因可能在于,重度干旱严重损害了红松苗木的光合系统^[60],使其难以固定足够多的碳来合成海藻糖。施加有机氮显著提高了重度干旱下红松苗木的各器官海藻糖质量分数。相较于无机氮,有机氮可被植物同时吸收碳和氮元素,这可能有利于降低植物在重度干旱导致的碳饥饿条件下合成海藻糖的“碳成本”。基于上述研究结果,与无机氮相比,施加有机氮可以通过促进受旱红松苗木体内渗透调节物质的积累来提高其针叶保水能力。本研究结果可为苗圃通过施氮手段培育耐旱红松苗木提供理论与实践参考。然而,本研究仅选择了一种有机氮肥开展试验,不同种类有机氮肥对植物生长发育的影响存在差异,未来需要进一步开展不同种类有机氮肥对植物耐旱性的影响机制研究。

4 结论

在 D₀ 和 D₄₀ 下,施加无机氮(特别是 AN)更有利于促进红松苗木的生长发育和渗透调节;但在 D₇₀ 下,施用 GN 可以通过促进苗木体内渗透调节物质的积累来改善其水分状态,从而进一步缓解干旱对红松苗木的生长抑制。本研究可为苗圃通过施加有机氮肥来培育耐旱红松苗木提供切实可行的技术参考。

参 考 文 献

- [1] Nadelhoffer K J, Aber J D, Melillo J M. Fine roots, net primary production, and soil nitrogen availability: a new hypothesis[J]. *Ecology*, 1985, 66(4): 1377-1390.
- [2] Hawkins B J, Robbins S. pH affects ammonium, nitrate and proton fluxes in the apical region of conifer and soybean roots[J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, 138(2): 238-247.
- [3] Chapin F S, Moilanen L, Kielland K. Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge[J]. *Nature*, 1993, 361(6408): 150-153.
- [4] Näsholm T, Persson J. Plant acquisition of organic nitrogen in boreal forests[J]. *Physiologia Plantarum*, 2001, 111(4): 419-426.
- [5] Jämtgård S, Näsholm T, Huss-Danell K. Characteristics of amino acid uptake in barley[J]. *Plant and Soil*, 2008, 302(1): 221-231.
- [6] Zhang P, Dumroese R K, Pinto J R. Organic or inorganic nitrogen and rhizobia inoculation provide synergistic growth response of a leguminous forb and tree[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1308.
- [7] Zhu F F, Dai L M, Hobbie E A, et al. Uptake patterns of glycine, ammonium, and nitrate differ among four common tree species of northeast China[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 799.
- [8] Metcalfe R J, Nault J, Hawkins B J. Adaptations to nitrogen form: comparing inorganic nitrogen and amino acid availability and uptake by four temperate forest plants[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2011, 41(8): 1626-1637.
- [9] Wilson A R, Nzokou P, Güney D, et al. Growth response and nitrogen use physiology of Fraser fir (*Abies fraseri*), red pine (*Pinus resinosa*), and hybrid poplar under amino acid nutrition[J]. *New Forests*, 2013, 44(2): 281-295.
- [10] Franklin O, Cambui C A, Gruffman L, et al. The carbon bonus of organic nitrogen enhances nitrogen use efficiency of plants[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2017, 40(1): 25-35.
- [11] 崔晓阳. 植物对有机氮源的利用及其在自然生态系统中的意义[J]. *生态学报*, 2007, 27(8): 3500-3512.
Cui Xiaoyang. Organic nitrogen use by plants and its significance in some natural ecosystems[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(8): 3500-3512.
- [12] Zerihun A, McKenzie B A, Morton J D. Photosynthate costs associated with the utilization of different nitrogen-forms: influence on the carbon balance of plants and shoot-root biomass partitioning [J]. *New Phytologist*, 1998, 138(1): 1-11.

- [13] Cramer G R, Urano K, Delrot S, *et al.* Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective[J]. *BMC Plant Biology*, 2011, 11(1): 163.
- [14] Bandurska H. Drought stress responses: coping strategy and resistance[J]. *Plants*, 2022, 11(7): 922.
- [15] Chaudhry S, Sidhu G P S. Climate change regulated abiotic stress mechanisms in plants: a comprehensive review[J]. *Plant Cell Reports*, 2022, 41(1): 1-31.
- [16] Bhargava S, Sawant K. Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression[J]. *Plant Breeding*, 2013, 132(1): 21-32.
- [17] Ruthrof K X, Breshears D D, Fontaine J B, *et al.* Subcontinental heat wave triggers terrestrial and marine, multi-taxa responses[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8: 13094.
- [18] Xu C G, McDowell N G, Fisher R A, *et al.* Increasing impacts of extreme droughts on vegetation productivity under climate change[J]. *Nature Climate Change*, 2019, 9(12): 948-953.
- [19] Zhang L X, Zhou T J. Drought over east Asia: a review[J]. *Journal of Climate*, 2015, 28(8): 3375-3399.
- [20] Ma Z G, Fu C B. Some evidence of drying trend over northern China from 1951 to 2004[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2006, 51(23): 2913-2925.
- [21] Andivia E, Madrigal-González J, Villar-Salvador P, *et al.* Do adult trees increase conspecific juvenile resilience to recurrent droughts? Implications for forest regeneration[J]. *Ecosphere*, 2018, 9(6): e02282.
- [22] Goldstein G, Bucci S J, Scholz F G. Why do trees adjust water relations and hydraulic architecture in response to nutrient availability? [J]. *Tree Physiology*, 2013, 33(3): 238-240.
- [23] Gessler A, Schaub M, McDowell N G. The role of nutrients in drought-induced tree mortality and recovery[J]. *New Phytologist*, 2017, 214(2): 513-520.
- [24] Dzedek C, von Oheimb G, Calvo L, *et al.* Does excess nitrogen supply increase the drought sensitivity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings? [J]. *Plant Ecology*, 2016, 217(4): 393-405.
- [25] Zhang H X, Li W B, Adams H D, *et al.* Responses of woody plant functional traits to nitrogen addition: a meta-analysis of leaf economics, gas exchange, and hydraulic traits[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 683.
- [26] Sharma A, Kumar V, Shahzad B, *et al.* Photosynthetic response of plants under different abiotic stresses: a review[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2020, 39(2): 509-531.
- [27] 游韧, 邓湘雯, 胡彦婷, 等. 树木对于旱胁迫及复水的生理生态响应研究进展[J]. *林业科学*, 2023, 59(11): 124-136.
- [28] 祁鲁玉, 吴峰, 吴瑞雪, 等. 遮阴和不同形态氮素施肥对红松幼苗生长的影响[J]. *森林工程*, 2019, 35(4): 1-5.
- [29] Qi Luyu, Wu Feng, Wu Ruixue, *et al.* Effects of shading and different forms of nitrogen fertilization on the growth of *Pinus koraiensis* seedlings [J]. *Forest Engineering*, 2019, 35(4): 1-5.
- [30] Zhong C, Jian S F, Chen D L, *et al.* Organic nitrogen sources promote andrographolide biosynthesis by reducing nitrogen metabolism and increasing carbon accumulation in *Andrographis paniculata* [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 164: 82-91.
- [31] Huang H, Wu H B, López R, *et al.* Effects of pre-hardening and autumn fertilization on biomass allocation and root morphology of *Pinus koraiensis* seedlings [J]. *Forests*, 2023, 14(1): 59.
- [32] Sigala J A, Uscola M, Oliet J A, *et al.* Drought tolerance and acclimation in *Pinus ponderosa* seedlings: the influence of nitrogen form [J]. *Tree Physiology*, 2020, 40(9): 1165-1177.
- [33] Ouyang S N, Gessler A, Saurer M, *et al.* Root carbon and nutrient homeostasis determines downy oak sapling survival and recovery from drought [J]. *Tree Physiology*, 2021, 41(8): 1400-1412.
- [34] Dumroese R K, Pinto J R, Montville M E. Using container weights to determine irrigation needs: a simple method [J]. *Native Plants Journal*, 2015, 16(1): 67-71.
- [35] Turnbull M H, Schmidt S, Erskine P D, *et al.* Root adaptation and nitrogen source acquisition in natural ecosystems [J]. *Tree Physiology*, 1996, 16(11/12): 941-948.
- [36] Landis T D, Tinus R W, McDonald S E, *et al.* The container tree nursery manual: Vol. 4: seedling nutrition and irrigation [M]. Washington, D.C.: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, 1989.
- [37] 李泽义, 莫惟轶, 王玉婷, 等. 持续干旱胁迫及复水下红桦幼苗水力学性状与非结构性碳的动态响应[J]. *林业科学*, 2025, 61(9): 90-100.
- [38] Li Zeyi, Mo Weiye, Wang Yuting, *et al.* Dynamic response of hydraulic traits and NSC in *Betula albo-sinensis* seedlings under continuous drought stress and rehydration [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2025, 61(9): 90-100.
- [39] Batool T, Ali S, Seleiman M F, *et al.* Plant growth promoting rhizobacteria alleviates drought stress in potato in response to suppressive oxidative stress and antioxidant

- enzymes activities[J].Scientific Reports,2020,10:16975.
- [38] Smirnakou S, Ouzounis T, Radoglou K M. Continuous spectrum LEDs promote seedling quality traits and performance of *Quercus ithaburens* var. *macrolepis* [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 188.
- [39] Claeys H, Inzé D. The agony of choice: how plants balance growth and survival under water-limiting conditions [J]. Plant Physiology, 2013, 162(4): 1768-1779.
- [40] Grossnickle S C, MacDonald J E. Why seedlings grow: influence of plant attributes [J]. New Forests, 2018, 49(1): 1-34.
- [41] Fitter A H, Graves J D, Self G K, et al. Root production, turnover and respiration under two grassland types along an altitudinal gradient: influence of temperature and solar radiation [J]. Oecologia, 1998, 114(1): 20-30.
- [42] Villar-Salvador P, Puértolas J, Peñuelas J L, et al. Effect of nitrogen fertilization in the nursery on the drought and frost resistance of Mediterranean forest species [J]. Forest Systems, 2005, 14(3): 408-418.
- [43] Gruffman L, Palmroth S, Näsholm T. Organic nitrogen uptake of Scots pine seedlings is independent of current carbohydrate supply [J]. Tree Physiology, 2013, 33(6): 590-600.
- [44] Yang N, Wang C L, He W P, et al. Photosynthetic characteristics and effects of exogenous glycine of *Chorispora bungeana* under drought stress [J]. Photosynthetica, 2016, 54(3): 459-467.
- [45] Gulmon S L, Chu C C. The effects of light and nitrogen on photosynthesis, leaf characteristics, and dry matter allocation in the chaparral shrub, *Diplacus aurantiacus* [J]. Oecologia, 1981, 49(2): 207-212.
- [46] Cuesta B, Villar-Salvador P, Puértolas J, et al. Why do large, nitrogen rich seedlings better resist stressful transplanting conditions? A physiological analysis in two functionally contrasting Mediterranean forest species [J]. Forest Ecology and Management, 2010, 260(1): 71-78.
- [47] Chirino E, Vilagrosa A, Hernández E I, et al. Effects of a deep container on morpho-functional characteristics and root colonization in *Quercus suber* L. seedlings for reforestation in Mediterranean climate [J]. Forest Ecology and Management, 2008, 256(4): 779-785.
- [48] Bayala J, Dianda M, Wilson J, et al. Predicting field performance of five irrigated tree species using seedling quality assessment in Burkina Faso, West Africa [J]. New Forests, 2009, 38(3): 309-322.
- [49] Tsakalimi M, Ganatsas P, Jacobs D F. Prediction of planted seedling survival of five Mediterranean species based on initial seedling morphology [J]. New Forests, 2013, 44(3): 327-339.
- [50] 白洁冰, 王志刚, 陈飞, 等. 食松、油松和樟子松抗旱水分生理比较研究 [J]. 西北林学院学报, 2008, 23(1): 10-13.
- Bai Jiebing, Wang Zhigang, Chen Fei, et al. Water physiology of *Pinus edulis* Engelm., *P. tabulaeformis* and *P. sylvestris* var. *mongolica* under drought stress [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2008, 23(1): 10-13.
- [51] Bhusal N, Lee M, Lee H, et al. Evaluation of morphological, physiological, and biochemical traits for assessing drought resistance in eleven tree species [J]. Science of the Total Environment, 2021, 779: 146466.
- [52] Tyree M T, Alexander J D. Plant water relations and the effects of elevated CO₂: a review and suggestions for future research [J]. Vegetatio, 1993, 104(1): 47-62.
- [53] Ozturk M, Turkyilmaz Unal B, García-Caparrós P, et al. Osmoregulation and its actions during the drought stress in plants [J]. Physiologia Plantarum, 2021, 172(2): 1321-1335.
- [54] Rontein D, Dieuaide-Noubhani M, Dufourc E J, et al. The metabolic architecture of plant cells: stability of central metabolism and flexibility of anabolic pathways during the growth cycle of tomato cells [J]. The Journal of Biological Chemistry, 2002, 277(46): 43948-43960.
- [55] Jaleel C A, Manivannan P, Sankar B, et al. Induction of drought stress tolerance by ketoconazole in *Catharanthus roseus* is mediated by enhanced antioxidant potentials and secondary metabolite accumulation [J]. Colloids and Surfaces B: Biointerfaces, 2007, 60(2): 201-206.
- [56] Ali Q, Ashraf M. Induction of drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) due to exogenous application of trehalose: growth, photosynthesis, water relations and oxidative defence mechanism [J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2011, 197(4): 258-271.
- [57] Duman F, Aksoy A, Aydin Z, et al. Effects of exogenous glycinebetaine and trehalose on cadmium accumulation and biological responses of an aquatic plant (*Lemna gibba* L.) [J]. Water, Air, & Soil Pollution, 2011, 217(1): 545-556.
- [58] Fernandez O, Béthencourt L, Quero A, et al. Trehalose and plant stress responses: friend or foe? [J]. Trends in Plant Science, 2010, 15(7): 409-417.
- [59] Kosar F, Akram N A, Sadiq M, et al. Trehalose: a key organic osmolyte effectively involved in plant abiotic stress tolerance [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2019, 38(2): 606-618.
- [60] Yang X Y, Lu M Q, Wang Y F, et al. Response mechanism of plants to drought stress [J]. Horticulturae, 2021, 7(3): 50.