

# 植物氮素循环过程及其根域调控机制

安 慧<sup>1,2</sup>, 上官周平<sup>1,2</sup>

(1. 西北农林科技大学, 陕西 杨陵 712100;

2. 中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨陵 712100)

**摘 要:** 植物对氮素的吸收与平衡能力是反映其生理状况的一个重要指标。根系吸收的  $\text{NO}_3^-$  和  $\text{NH}_4^+$  进入根细胞以后, 可随蒸腾流由木质部导管运到植株地上部, 运移到地上部的氮素除了参与生理代谢外, 部分氮素又以氨基酸的形态通过韧皮部向根部转运。在概述根系对氮素吸收能力、不同氮素形态的吸收机理及其模拟模型、氮素在植物体内循环调控机理的基础上, 分析了根域环境对植物体内氮素循环的影响机理, 深入研究植物氮素循环过程对于阐明氮素高效利用机理具有重要意义, 为植被恢复重建和生产力改善提供科学依据。

**关键词:** 植物; 氮素; 循环; 根域环境

中图分类号: Q 945.12

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2006)01-0083-03

## The Nitrogen Cycling of Plants and It's Physiological Mechanism of Root-zone Environment

AN Hui<sup>1,2</sup>, SHAN GUAN Zhou-ping

(1. Northwest Sci-tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Agriculture on the Loess Plateau,

Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Science, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract** Nitrogen is the key necessary element for plant growth, the capacity of nitrogen uptake and nitrogen balancing is one of the important factors in reflecting plant physiological status. Nitrogen is available to plants both in the form of nitrate ( $\text{NO}_3^- - \text{N}$ ) and ammonium ( $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ ). When it was absorbed into root systems, the  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  and  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  are taken by root cells, then along with the transpirational stream, it can be transport from xylem vessel to the above part of plant. Nitrogen can take part in the N-circle, and parts of them also can be transported back to root system by phloem in the form of amino acids and amides. Based on illustrating the capacity of nitrogen uptaking of roots, the uptaking mechanism and its simulating model of the different form of nitrogen, the mechanism of N-circling and N-regulation internal the plants, then the effect of root-zone environment on the internal nitrogen cycling in plants is analyzed, the study on the nitrogen cycling process internal in plants will have much important role in illustrating the mechanism of high efficiency use of nitrogen, and provide the scientific groundwork for vegetation reconstruction.

**Key words:** plant; nitrogen; cycling; root-zone environment

氮素对生态环境的影响是全球性和持续性的, 随着社会经济的发展和氮素消耗量将不断增加, 因此氮素循环与合理利用及其引发的环境问题已经引起各国政府和科学家的高度关注。氮素是植物生长需要的重要元素之一, 植物对土壤中的有效氮吸收量是反映其生长状况的重要指标, 也是改善旱区植物生长发育的主要环境因素, 尤其是对农作物的产量和品质有很大的影响<sup>[1,2]</sup>。近年来, 氮素循环的研究多集中在森林生态系统和农田生态系统的氮素循环方面<sup>[3-6]</sup>。种植密度对植物所造成的影响主要是植株之间相互竞争环境资源, 从而造成资源压力<sup>[7]</sup>。干旱缺水和造林密度过大是黄土高原小老树形成的重要原因之一<sup>[8,9]</sup>, 人为调控植物根域体积的大小可有效的改善植物生产力与有限水肥资源的永续利用能力, 并成为西部旱区植被恢复重建的重要措施。

氮素在植物体的各个器官之间的分配和循环对于植物的生长和生理活动具有重要的影响, 我们在自己工作基础上, 分析植物体内氮素循环与其它生理过程的关系、氮素循

环的调控机制, 将有助于深入认识植物体内氮素的运转规律, 对调控植物体内氮的累积和分配有指导意义, 为提高植物体内的氮素利用效率和生产力提供理论基础。

### 1 植物对不同形态氮素的吸收机理

植物能够吸收利用的氮素形态主要为  $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 、 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 、亚硝态氮 ( $\text{NO}_2^- - \text{N}$ )、单质态氮 ( $\text{N}_2$ ) 及一些可溶性有机含氮化合物。  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  和  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  是高等植物吸收的主要氮素形态, 但植物对  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  和  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  的吸收、同化及在体内的运输存在明显的差异<sup>[1]</sup>。不同高等植物, 如玉米、大麦、烟草、拟南芥等的吸收动力学分析表明, 植物中存在两种  $\text{NO}_3^-$  转运系统。

高亲和吸收转运系统 (high-affinity transport system, HATS), HATS 又被分为组成型 (constitutive HATS) 和诱导型 (inducible HATS) 两种; 低亲和吸收转运系统 (low-affinity transport system, LATS)<sup>[10-12]</sup>。植物对  $\text{NH}_4^+$  的吸收

收稿日期: 2005-03-02

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30270801) 资助

作者简介: 安慧 (1981- ), 女, 硕士研究生, 主要从事植物氮素营养生理生态方向的研究。

机制与 $\text{NO}_3^-$ 离子相似,具有高亲和(HATS)和低亲和吸收转运系统(LATS)<sup>[12,13]</sup>。HATS 是受负反馈调节的,大量供给 $\text{NH}_4^+$ 和氨基酸会使 $\text{NH}_4^+$ 的净吸收下降<sup>[13]</sup>。 $\text{NH}_4^+$ 高亲和力和吸收转运系统由AMT1 基因家族编码, $\text{NO}_3^-$ 高亲和力吸收转运系统由NRT2 基因家族编码。对大麦的 $\text{NO}_3^-$ 高亲和力吸收转运系统的研究工作认为,NRT2 转运系统与根组织Glu 浓度呈明显的负相关关系<sup>[14]</sup>,根组织外源氨基酸浓度的升高抑制了NRT2 的表达水平<sup>[10]</sup>。Rawat 等(1999)以阿拉伯芥(*Arabidopsis thaliana*)为模式系统,研究发现 $\text{NH}_4^+$ 吸收的正、负反馈调控机制与AMT1 表达水平有关,而且 $\text{NH}_4^+$ 吸收AMT1 基因表达水平与根组织Glu 浓度呈明显的负相关关系<sup>[15]</sup>。根组织Glu 浓度是影响AMT1 基因表达水平的关键因子<sup>[16]</sup>。

植物根系吸收的 $\text{NO}_3^-$ 可暂贮藏在根细胞液泡内,或随蒸腾流由木质部导管输送到地上部,也可在根细胞内还原为 $\text{NH}_4^+$ ,进入谷氨酰胺与天门冬酰胺合成反应<sup>[13]</sup>,草本植物吸收 $\text{NO}_3^-$ 的同化反应主要发生在叶肉细胞中,木本植物则主要发生在根表皮与皮层细胞中。根细胞中的 $\text{NO}_3^-$ 同化反应场所主要为白色体,叶片细胞中叶绿体则是 $\text{NO}_3^-$ 同化的主要场所。植物对 $\text{NO}_3^-$ 的吸收是主动吸收过程,在细胞膜上存在 $\text{NO}_3^-$ 的专性运输蛋白,借助质膜ATPase 水解产生的质子驱动力将 $\text{NO}_3^-$ 运入膜内<sup>[17]</sup>。 $\text{NO}_3^-$ 进入细胞之后,不仅诱导硝酸还原酶的合成,而且对硝酸还原酶起着稳定作用<sup>[18]</sup>。 $\text{NO}_3^-$ 的吸收与根轴的分布不具有相关性,而且不同的年龄和植物个体的 $\text{NO}_3^-$ 的吸收也是不同的。关于植物对 $\text{NH}_4^+$ 的吸收机理研究较少,通常认为 $\text{NH}_4^+$ 的吸收与 $\text{K}^+$ 相似,可能两者有相同的载体;在pH 值高和还原性条件下, $\text{NH}_4^+$ 可能主要以 $\text{NH}_3$ 的形态被植物吸收,也就是 $\text{NH}_4^+$ 在进入质膜前先脱质子转化成 $\text{NH}_3$ <sup>[18]</sup>, $\text{NH}_3$ 是中性分子,所以能迅速透过细胞膜而被吸收。

## 2 植物对氮素吸收过程的模拟

近些年来,许多研究认为根系对氮素的吸收受到韧皮部化合物调控,其中包括氨基酸、有机酸和糖类物质(如蔗糖和葡萄糖)等<sup>[19]</sup>,关于这些信号物质的调节途径以及它们之间的相互关系还未阐明。此外,这种调控机制仅限于小尺度,将量化氮素转运系统表达机理与同位素示踪研究氮素吸收相结合。因此,这种调控机理模拟植物整个生长过程比较困难。

庄恒扬等(2004)对植物氮素的吸收模拟作了一些改进,提出了植物的临界含氮率、潜在需氮量和实际吸氮量的模拟模型<sup>[20]</sup>。植物潜在需氮量受到地上部根系高限含氮率和实际积累氮量的影响,而植物实际吸氮量受到土壤氮素供应水平和水分状况的影响,土壤中 $\text{NO}_3^-$ -N 和 $\text{NH}_4^+$ -N 浓度与土壤水分状况密切相关。Malagoli 等(2004)将油菜 $\text{NO}_3^-$ 吸收转运系统动力方程与田间试验数据相结合模拟了其生育期 $\text{NO}_3^-$ 的吸收,此模型的优点在于结合了整株植物水平的生理调控过程和 $\text{NO}_3^-$ 转运系统,模拟了田间实验总氮吸收<sup>[21]</sup>。Chapin (1990)建立了一个模型,将根系的氮素吸收与地上部的利用结合起来,与氮素同化部位和氮素形态无关,在这个模型中,根系对氮素的吸收受植物体内经木质部和韧皮部循环的氨基氮库调解<sup>[22]</sup>。转移到地上部的多余的氮可能通过再循环转移到根部,作为降低氮素吸收的调节信号。在稳态条件下,氨基态氮地上部和根之间的循环为硝酸盐吸收的调节作用提供了一个现实的模式<sup>[17]</sup>。根据体内不断循环的氨基态氮能够控制硝酸盐吸收的假说,很显然在地上部和根之间有大量循环的氨基酸,同时增加某些氨基酸在韧皮部汁液中的浓度能抑制 $\text{NO}_3^-$ 的吸收,但是还不清楚地上部如何调控它所发出的效应物以及这些效应物如何在根中起作用。

## 3 氮素在植物体内的循环和分配

运输到植株地上部的氮素除了参与代谢过程外,一部分又以氨基酸的形态通过韧皮部向根部转运,由韧皮部向下运输到根部的总氮量远远超过根系的生长需要,大部分又进入木质部同新吸收的氮一起向上运输到地上部。而在植物体内,氮素常以氨基酸的形式储存,以供植株根与地上部在生长过程中的随时调用,张福锁(1995)在总结大量文献基础上提出了高等植物对氮素的吸收、同化、运输的基本模式<sup>[18]</sup>。

$\text{NO}_3^-$ 进入根细胞后,即可以进一步同化为氨基酸、蛋白质,然后以氨基酸形式向植物地上部运输,也可以 $\text{NO}_3^-$ 的形式直接通过木质部导管运往地上部,这取决于植物的种类,部分 $\text{NO}_3^-$ 可进入根细胞贮存库,暂时不被同化,而 $\text{NH}_4^+$ 吸收进入根以后,很快同化为氨基酸、酰胺,再向地上部运输,很少以 $\text{NH}_4^+$ 形式直接送往地上部<sup>[18]</sup>。在向上运输过程中,部分 $\text{NO}_3^-$ 和氨基酸被茎、叶柄细胞吸收。 $\text{NO}_3^-$ -N 被运送到叶片后,在叶肉细胞发生与根系同样的转化过程。木质部汁液中的 $\text{NO}_3^-$ -N 浓度很高,但是叶片中 $\text{NO}_3^-$ -N 浓度很低,说明叶肉细胞可以高效的同化 $\text{NO}_3^-$ -N<sup>[23]</sup>。大多数植物的地上部和根系都能还原硝酸盐,不同植物种类各部位同化硝酸盐的能力有很大的差异。根部硝酸还原酶活性高的植物,硝酸盐在根部还原所占的比例相对较大,通过木质部导管运输的氮素以氨基酸为主<sup>[18]</sup>,如羽扇豆、菜豆、大豆及木本植物等;而根系硝酸还原酶活性低的植物,木质部运输的主要是 $\text{NO}_3^-$ ,如棉花、黄瓜、番茄等。

$\text{NH}_4^+$ 的同化在根、根瘤和叶片中都能发生,用铵盐培养时,部分 $\text{NH}_4^+$ 可以从根运输到茎、叶中,但这只是木质部中运移的全氮量的一小部分,绝大多数在根中被同化。不同氮源对番茄吸收及体内分配的影响表明<sup>[24]</sup>,单施 $\text{NO}_3^-$ -N 处理有更多的氮被输送到叶片,而单施 $\text{NH}_4^+$ -N 处理根、茎、果实中的分配比例均高于单施 $\text{NO}_3^-$ -N 处理。

庄恒扬等(2004)综合已有的研究结果,对作物氮素分配的模拟作了一些改进,用氮素分配指数描述氮素的分配,养分分配指数为地上部各器官含氮量与地上部植株总吸氮量的比值<sup>[20]</sup>。李燕婷等(2001)定量描述了玉米幼苗地上部/根间氮的循环,建立了六叶龄到九叶龄期间两个玉米基因型(氮高效自交系YY1 和氮低效自交系Z31)在两个氮水平下植株地上部/根间的氮素循环与分配模式<sup>[25]</sup>。植株所吸收的氮素中,除了用于地上部生长外,大部分又通过韧皮部重新运回根部,在地上部/根间形成了氮的循环流动。

## 4 根域体积对植物氮素循环过程的影响

植物根和茎的生长,生物量的积累和分配,光合作用特征,植物水分关系,营养元素吸收,呼吸作用,开花过程和产量形成等都受根域体积限制和容器体积的影响<sup>[26]</sup>。将植物根域限制在一定范围内,提高单位面积的种植密度。不同密度下植物根系的竞争及其形成机制为提高植物生产力提供了理论依据。密度增大,植株间根系土壤空间减少,根系土壤水分养分竞争加强,降低了根系的生长发育,根系吸收的矿物质类、简单有机化合物和激素类减少,影响了地上部分的生长发育<sup>[27]</sup>。小麦密度过大不仅使单株次根数和根干重减少,而且根系活力也下降<sup>[28]</sup>。甜瓜幼苗在不同根域体积下根系活力与根域体积大小并非是简单的相关关系,对照处理虽然根域体积最大,但根系活力在育苗期内的大部分时间总是低于根域体积小的穴盘苗<sup>[29]</sup>。不同的林分密度对根系生长影响很大。密度大的林分水平空间较小,根幅出现随密度增大而减小。林木生长需要一定的地下营养空间来吸收水分及养分以满足地上部分生长的需要,所以密度大的林木根系向土壤垂直方向伸展,摄取水分和养分供给地上部分生长,从

而出现随密度的增大, 垂直分析分布深度越深<sup>[30]</sup>。

育苗容器体积影响植物根域体积大小, 小盆栽植的火炬松幼苗光合速率降低与针叶水势的降低呈相关性, 根域体积限制的幼苗净光合速率降低受水分胁迫的影响, 而不受 CO<sub>2</sub> 浓度或碳水化合物反馈抑制的影响<sup>[31]</sup>。甜瓜在不同根域体积下叶片叶绿素随根域体积降低呈增加趋势, 这可能是由于根域体积限制过度地抑制了叶面积的增长, 从而提高了叶片叶绿素含量。但叶片叶绿素含量增加, 光合速率并未相应增加, 这与根域体积受到严重限制时, 叶肉细胞叶绿体超微结构趋于解体有关。根域体积减小明显降低幼苗净光和速率, 光和产物合成减少, 从而导致干物质积累少, 根域体积减小降低植物叶面积和气孔导度, 而叶水势没有受到影响<sup>[32]</sup>。根系的 ABA 浓度和木质部汁液 ABA 浓度则随着根域体积减小而增加<sup>[33]</sup>, 根域限制对氮素在植物器官中浓度的影响较小, 但降低了植物器官中钾的浓度<sup>[34, 35]</sup>。根域体积的限制主要影响甜瓜幼苗根全氮含量, 对地上部茎叶含氮量影响较小, 表明根系是根域限制的主要感应器官。

## 5 研究展望

近年来人们对植物氮吸收、利用效率及其植物体内的转化过程展开了大量的研究, 取得了一系列新的认识, 但植物体内氮素循环的调控机理还有待进一步阐明, NO<sub>3</sub><sup>-</sup> - N 吸收的生理学研究已经证明有一系列不同的运输载体存在, 其生理特性的差异主要表现在动力学、定位、可诱导性及作用机理方面。对这

### 参考文献

- [1] 上官周平, 李世清. 旱地作物氮素营养生理生态[M]. 北京: 科学出版社, 2004
- [2] 陈龙池, 廖利平, 汪思龙, 等. 酚类物质对杉木幼苗 15N 养分吸收、分配的影响[J]. 植物生态学报, 2002, 26 (5): 525-532
- [3] 陈金湘, 刘海荷. 棉田生态系统氮营养元素循环的研究[J]. 生态学报, 1998, 18(4): 348- 352
- [4] 沙丽清, 郑征, 冯志立. 西双版纳热带季节雨林生态系统氮的生物地球化学循环研究[J]. 植物生态学报, 2002, 26(6): 689- 694
- [5] 李志博, 王起超, 陈静. 农业生态系统的氮素循环研究进展[J]. 土壤与环境, 2002, 11(4): 417- 421
- [6] 范世华, 李培芝, 王力华, 等. 杨树人工林下根系的氮素循环与动态特征[J]. 应用生态学报, 2004, 15(3): 387- 390
- [7] 张晓艳, 杨惠敏, 侯宗东, 等. 土壤水分和种植密度对春小麦叶片气孔的影响[J]. 植物生态学报, 2003, 27(1): 133- 136
- [8] 余新晓, 陈丽华. 晋西黄土地区小老树的防治与改造[J]. 干旱区资源与环境, 1996, 10(1): 81- 86
- [9] 韩蕊莲, 侯庆春. 黄土高原人工林小老树成因分析[J]. 干旱地区农业研究, 1996, 14(4): 104- 108
- [10] Gansel X, St φhane M unos, Pascal Tillard, et al Differential regulation of the NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> transporter genes A tNrt2.1 and A tAm t1.1 in A rabidopsis: relation with long~ distance and local controls by N status of the plant [J]. The Plant Journal, 2001, 26(2): 143- 155
- [11] Zhuo D, Okamoto M, Vidmar J J, et al Regulation of a putative high- affinity nitrate transporter (NRT2; 1A t) in roots of A rabidopsis thaliana [J]. The Plant Journal, 1999, 17(5): 563- 568
- [12] Glass A D M, Brito D T, Kaiser B, et al Nitrogen transport in plants, with emphasis on the regulation of fluxes to match plant demand [J]. J Plant Nutr Soil Sci, 2001, 164: 199- 207
- [13] 吴平, 印丽萍, 张立平. 植物营养分子生理学[M]. 北京: 科学出版社, 2001
- [14] Vidmar J J, Zhuo D, Siddiqi M Y, et al Regulation of high-affinity nitrate transporter genes and high-affinity nitrate influx by nitrogen pools in roots of barley [J]. Plant Physiology, 2000, 123: 307- 318
- [15] Rawat S R, Silim S N, Kronzucker H J, et al A tAM T1 gene expression and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> uptake in roots of A rabidopsis thaliana: evidence for regulation by root glutamine levels[J]. The Plant Journal, 1999, 19: 143- 152
- [16] Glass A D M, Brito D T, Kaiser B N, et al The regulation of nitrate and ammonium transport systems in plants [J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(370): 855- 864
- [17] 李春俭. 土壤与植物营养研究新动态(第四卷)[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2001
- [18] 张福锁, 樊小林, 李晓林. 土壤与植物营养研究新动态(第二卷)[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 1995
- [19] Jeuffroy M H, Ney B, Ourry A. Integrated physiological and agronomic modelling of N capture and use within the plant [J]. Journal Experimental Botany, 2002, 53(370): 809- 823
- [20] 庄恒扬, 曹卫星, 蒋思霞, 等. 作物氮素吸收与分配的动态模拟[J]. 农业系统科学与综合研究, 2004, 20(1): 5- 11
- [21] Malagoli P, Laine P, Le Deunff E, et al Modeling nitrogen uptake in oilseed rape cv capitol during a growth cycle using influx kinetics of root nitrate transport systems and field experimental data [J]. Plant Physiology, 2004, 134(1): 388- 400

些载体从分子水平进行分门别类的研究, 对深入研究 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> - N 吸收和调控机理将非常重要; 关于 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> - N 吸收机理的研究较少, 通常认为 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> - N 的吸收与 K<sup>+</sup> 吸收机理有相似之处, 因此, 植物对不同氮源的吸收机理有待进一步的阐明。

关于氮素吸收和转移的模拟, 已建立一些构思不同的模型, 如国内外的 Wheat Grow、CERES、ORYZA 等模型, 但这些模型有的太复杂, 要求参数多, 难以应用; 有的则过于简化不能适当地反映氮素的动态变化及植物生长的反应。因此, 植物氮素吸收与分配的动态模拟需待进一步改进, 以提高植物氮素模拟的机理性和可用性, 为根系氮素吸收模型在预测植物的生长与生产力、植物的营养诊断与施肥以及土壤中氮素循环等方面的应用提供理论基础。植物体内氮素循环和分配的机理开展了大量的研究, 但一些特殊环境条件下(不同种植密度、不同种植技术条件、营养元素胁迫等)的植物体内氮素的循环、氮素循环与其它生理过程的关系、氮素循环的调控机制等问题还有待更进一步的阐明。应用稳定性同位素及其技术系统的研究植物对氮素的吸收、氮素在植物体内的运转、代谢、利用、分配及再利用再分配的途径和方式等, 对阐明植物体氮高效利用的形成机理有重要意义。

随着植物生理学、生态学、分子生物学、植物营养学等学科的不断发展和交叉, 对植物氮素循环机理的认识将会进一步深入, 找出改善植物体内养分循环和再利用的途径及其调控原理, 以便发挥植物体内养分的潜力, 为提高植物体内的氮素利用效率提供理论和实践依据。

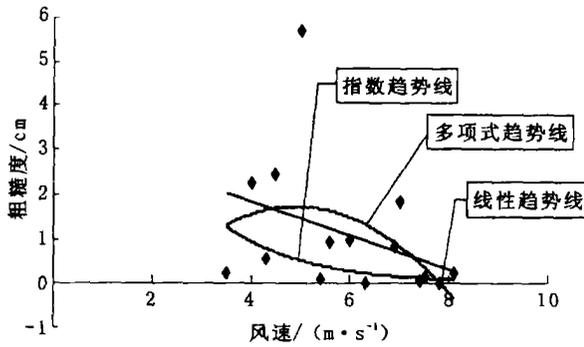


图2 粗糙度与风速回归趋势线

系数为  $r = -0.37348$ , 而相关系数的临界值为  $r_{0.05} = 0.514$ , 即  $r < r_{0.05}$ , 因此两者的相关关系不显著, 也就是说风速的变化对于下垫面粗糙度确实有作用, 但是其作用程度并不十分显著(图3), 其偏移量基本集中于  $(-1, 1)$  区间内, 因此在实际工作中, 对于粗糙壁面粗糙度的测量我们仍然可以沿用 Bagnold 的方法, 一定程度上忽略风速造成的影响。

表3 回归趋势线方程表

表达式	相关系数平方	粗糙度 $z_0/cm$
$y = -0.2043x^2 + 2.0097x - 3.2095$	$R^2 = 0.1975$	-3.2095
$y = -0.3836x + 3.3794$	$R^2 = 0.1395$	3.3794
$y = 10.472e^{-0.5995x}$	$R^2 = 0.1316$	10.472

## 参考文献

- [1] 孙保平, 丁国栋, 姚云峰, 等. 荒漠化防治工程学[M]. 北京: 中国林业出版社, 2000
- [2] 董治宝, Donald W Fryrear, 高尚玉. 直立植物防沙措施粗糙特征的模拟实验[J]. 中国沙漠, 2000, 20(3): 260-263
- [3] 慕青松, 王建成, 苗天德. 粗糙度动力学特性的初步研究[J]. 力学学报, 2003, 35(2): 129-134
- [4] Pao Richardson H F. Fluid Mechanics[M]. New York: John Wiley & Sons, 1967.
- [5] Bagnold R A. The Physics of Blow Sand Desert Dunes[M]. New York: Methuen, 1941.
- [6] Jackson P S. On the displacement height in the logarithmic velocity profile[J]. Fluid Mech, 1981, 111: 15-25
- [7] Thom A S. Momentum absorption by vegetation[J]. Quart J Roy Met Soc, 1971, 97: 414-428
- [8] Dong Z B, Liu X P, Wang X M. A aerodynamic roughness of gravel surface[J]. Geomorphology, 2002, 43: 17-31.
- [9] Dong Z B, Liu X P, Zhao A G, et al. A aerodynamic roughness of fixed sandy beds[J]. J. Geophys Res., 2001, 106(6): 1101-1111.

## (上接第85页)

- [22] Chapin F S. Effects of nutrition deficiency on plant growth: evidence for a centralized stress-response system [J]. British Society for Plant Growth Regulation, Monograph, 1990, 21: 135-148
- [23] 肖焱波, 李文学, 段宗颜, 等. 植物对硝态氮的吸收及其调控[J]. 中国农业科技导报, 2002, 4(2): 56-59
- [24] 傅志坚, 金子渔, 张德威, 等. 应用  $^{15}N$  研究番茄对氮的吸收及其在体内的分配[J]. 核农学通报, 1992, 13(4): 185-187.
- [25] 李燕婷, 米国华, 陈范骏, 等. 玉米幼苗地上部/根间氮的循环及其基因性差异[J]. 植物生理学报, 2001, 27(3): 226-230
- [26] NeSmith D S, Duval J R. The effect of container size [J]. HortTechnology, 1998, 8(4): 495-498
- [27] 赵雨明, 卢桂宾, 史敏华, 等. 旱坡地枣树密植园密度与根系关系的研究[J]. 山西林业科技, 1998, 4: 10-14
- [28] 王法宏, 王旭清, 刘素英, 等. 根系分布于作物产量的关系研究进展[J]. 山东农业科学, 1997, 4: 48-51.
- [29] 潘静娴, 黄丹枫, 王世平, 等. 甜瓜幼苗生长及生理特性与根域体积相关关系研究[J]. 上海交通大学学报(农业科学版), 2001, 19(1): 24-29
- [30] 林开敏, 俞新妥, 邱尔发, 等. 不同造林密度杉木林分营养空间利用的差异[J]. 浙江林学院学报, 1996, 13(3): 243-247.
- [31] Will R E, Teskey R O. Effect of elevated carbon dioxide concentration and root restriction on net photosynthesis, water relations and foliar carbohydrate status of loblolly pine seedlings [J]. Tree Physiology, 1997, 17: 655-661.
- [32] 潘静娴, 黄丹枫, 王世平, 等. 根域体积对甜瓜幼苗生长及光合特性的影响[J]. 西北植物学报, 2001, 21(4): 637-643
- [33] Hurley M B, Rowarth J S. Resistance to root growth and changes in the concentrations of ABA within the root and xylem sap during root-restriction stress[J]. Journal of Experimental Botany, 1999, 50(335): 799-804
- [34] Kharkina T G, Ottosen C O, Rosenqvist E. Effects of root restriction on the growth and physiology of cucumber plants [J]. Physiol Plant, 1999, 105: 434-441.
- [35] Bar-Tal A, Feigin A, Sheinfeld S, et al. Root restriction and  $N-NO_3^-$  solution concentration effects on nutrient uptake, transpiration and dry matter production of tomato [J]. Scientia Horticulturae, 1995, 63: 195-208

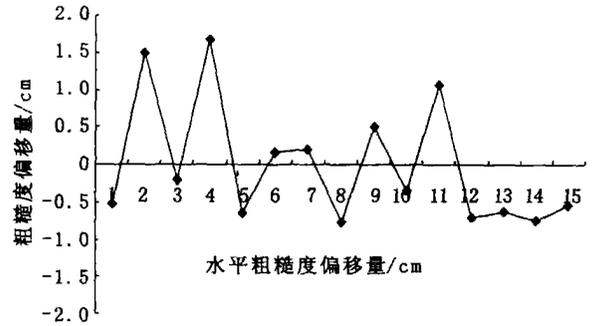


图3 粗糙度距平偏移图

## 4 结论

在利用 Dong 等提出的曲线拟合方法计算出的空气动力粗糙度基础上, 对粗糙度的动力学特性进行分析检验, 结果表明: 对于同一粗糙单元来说, 下垫面的状况不发生改变时, 粗糙度与风速的增长呈负相关关系, 即粗糙度具有动力学特性, 其趋势线方程为指数函数, 但是由于两者相关程度并不显著, 因此在实际工作中可以忽略风速对粗糙度的影响, 仍然应用 Bagnold 的传统方法进行测量。

本文在野外工作中得到了阿左旗林研所的大力帮助, 在此表示感谢!