林业科学研究 2010, 23(3):368～374
Forest Research

文章编号: 1001-1498(2010)03-0368-07

不同基因型欧洲黑杨幼苗氮素利用效率差异及其机理初探*

刘希华[1,2,5], 丁昌俊[2,3], 张伟溪[2,4], 李文文[2], 黄秦军[2], 苏晓华[2**]

(1. 南京林业大学森林资源与环境学院, 江苏 南京 210037; 2. 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091; 3. 北京林业大学林学院, 北京 100083; 4. 东北林业大学生命科学学院, 黑龙江 哈尔滨 150040; 5. 三明学院化学与生物工程系, 福建 三明 365004)

摘要: 以104份欧洲黑杨不同基因型(无性系)为材料, 通过生长量和生理指标的测定, 研究土壤施氮和不施氮条件下其氮素利用效率的差异。结果表明: 不同供氮水平下, 不同基因型欧洲黑杨生长差异显著。根据2个供氮水平的苗木年平均材积生长量将欧洲黑杨群体划分为4个类型: 双高效型、高氮高效型、低氮高效型和双低效型, 并结合氮反应指数在双高效型与高氮高效型中分别筛选出8个氮素利用效率高、生长表现优良的基因型, 具较高的育种价值。比较分析欧洲黑杨不同基因型氮素利用效率相关指标, 发现双高效型的净光合速率、硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶活性、根系干质量、体积、比表面积均高于高氮高效型, 初步揭示了不同类型欧洲黑杨氮利用效率存在差异的机理。

关键词: 欧洲黑杨; 氮素利用效率; 生长性状; 生理; 根系形态

中图分类号: S792.11 **文献标识码**: A

Study on Difference and Primarily Mechanism of Nitrogen Use Efficiency (NUE) in *Populus nigra* Seedlings Genotypes

LIU Xi-hua[1,2,5], *DING Chang-jun*[2,3], *ZHANG Wei-xi*[2,4], *LI Wen-wen*[2], *HUANG Qin-jun*[2], *SU Xiao-hua*[2]

(1. College of Forestry Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, jiangsu, China; 2. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry; Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China; 3. College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 4. College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China; 5. Department of Chemistry & Biology Engineering, Sanming University, Sanming 365004, Fujian, China)

Abstract: The variation in nitrogen utilization efficiency of 104 *Populus nigra* genotypes was studied by analyzing growth and physiological parameters under nitrogen fertilization or non-fertilization conditions. The results showed that the variation of nitrogen utilization efficiency among seedlings of varied *Populus nigra* genotypes were significant at different nitrogen supply. All seedlings with varied genotypes in this study were divided into four categories according to annual average individual volume increment in the two nitrogen treatments. These categories are high efficient in both nitrogen applications, efficient in high N application, efficient in low N application, and low efficient in both nitrogen applications. Eight genotypes were selected from each of the first two categories. These seedlings are high efficient to nitrogen utilization with excellent growth and productivities, therefore they are highly valuable for tree breeding. Comparison and analysis of the related parameters of nitrogen utilization efficiency

收稿日期: 2009-12-02

基金项目: 国家"十一五"科技支撑计划项目(2006BAD01A15)和国家科技支撑计划项目(2006BAD32B0102)

作者简介: 刘希华(1978—), 男, 福建闽清人, 讲师, 博士生, 研究方向: 林木遗传育种. E-mail: xihua7808@163.com

* 中国林科院林业所马常耕研究员和北京林业大学沈应柏教授对该文提出宝贵意见, 在此一并致谢!

** 通讯作者: 苏晓华, 女, 研究员, 博士. E-mail: suxh@caf.ac.cn

showed that the the values of nitrogen response parameters including net photosynthetic rate, nitrate reductase activity, GS Activity, root dry weight, root volume and specific root area of seedlings within the first category were all higher than those within the second category, which reveal preliminarily the mechanism underlying nitrogen utilization of different *Populus nigra* genotypes.

Key words: *Populus nigra*; nitrogen use efficiency; growth characteristics; physiological characteristics; root morphology

杨树生长迅速、繁殖容易、适应性强、木材用途广, 是重要的用材和绿化树种。截至 2007 年, 我国杨树人工林总面积已达 700 万 hm^2, 居世界首位[1]。限于我国土地利用和经营管理水平, 目前可供栽培开发利用的林地多为贫瘠之地, 难以满足杨树速生丰产的需求。施肥(主要是氮肥[2]) 虽能改善土壤营养条件, 提高杨树生产力, 但会带来成本增加和环境污染问题, 对人类的生产和生活都将产生不利影响; 因此, 评价并选育氮素利用效率高效型杨树新品种将具有重要意义。

欧洲黑杨(*Populus nigra* L.) 是杨树品种的重要基因供体, 其与美洲黑杨以及小叶杨的杂种后代生长迅速、适应性强, 已成为我国杨树人工林的主栽品种。我国由于黑杨派杨树种质匮乏, 所需欧洲黑杨基因资源大多数来源于国外。引进资源虽丰富了育种材料, 但对其氮素利用效率的遗传变异情况还需要进一步了解清楚, 以保证育种的有效性。关于高氮素利用效率种质资源的研究在农业上开展较早[3-4], 而林木由于生长周期长, 氮素利用高效种质资源的评价筛选研究报道较少。目前已有的研究多集中在施肥效果上, 很少涉及机理分析方面。Abdul 等[5] 研究指出, 施同量氮肥, 美洲黑杨(*Populus deltoides* Marsh.) 3 代家系世代间和世代内的生长响应差异显著。张曦等[6] 通过比较 6 个黑杨新无性系在不同水平施氮量情况下的苗木生长差异, 综合生理表现, 筛选出 3 个具有较强耐低氮能力的无性系。马祥庆等[7] 和樊瑞怀等[8] 通过施肥试验分别从杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook) 和马褂木(*Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg) 中筛选出了氮高效基因型。从养分(氮素) 利用效率角度研究欧洲黑杨基因资源, 评选出符合育种目标的变异类型, 将有助于培育出适合我国国情的氮素利用高效型品种。本课题组于 2000 年起收集欧洲黑杨广泛分布的 15 个国家和我国新疆地区的欧洲黑杨基因资源, 并对其开展了水分利用效率[9] 和遗传多样性[10] 方面的研究。本研究是对欧洲黑杨氮素利用效率进行评价和筛选, 通过各基因型(无性系) 在不同供氮水平下生长表现及其与氮素利用相关生理指标分析比较, 筛选出氮利用高效型欧洲黑杨基因型, 为我国氮素利用高效型杨树新品种选育提供优良种质; 初步分析杨树不同氮素利用效率类型的生理机理, 为林木育种资源养分(氮素) 利用能力评价提供依据。

1　材料与方法

1.1　试验地概况

试验地设在北京市海淀区玉泉山苗圃。该地区年平均气温 11.8 ℃, 最冷月为 1 月份, 平均气温为 -4.6 ℃, 最热月为 7 月, 平均气温 26.1 ℃, 年平均降水量 638.8 mm, 多集中在 6、7、8 月份, 全年无霜期约 195 d。供试土壤为棕壤土, 全氮含量为 0.854 1 g · kg^{-1}, 全磷含量 0.806 7 g · kg^{-1}, 全钾含量10.115 1 g · kg^{-1}。

1.2　试验材料和试验设计

2008 年 3 月从北京欧洲黑杨基因库[10] 中采集了 104 份基因型(无性系) 枝条, 并统一制穗, 穗条为当年生枝条, 长 15 cm, 下端直径约为 1.5 cm。试验设施氮区和不施氮区, 采用完全随机区组设计, 4 株小区, 3 次重复, 共 249 6 株。扦插株行距为 50 cm × 50 cm, 2008 年 3 月 27 日扦插育苗。扦插后试验地浇透水, 5 月 19 日和 6 月 29 日分别先对试验地进行除草, 并于次日给施氮区施尿素(含氮量 46.3%) , 施用量为 4 g · $株^{-1}$[11]。视试验地土壤干燥程度进行浇水, 平均每个月 1 次。

为比较不同氮素利用效率类型的生理机理, 根据 2008 年的生长量, 筛选出 16 个欧洲黑杨基因型(无性系) , 并于 2009 年 3 月 25 日重新扦插, 每处理每基因型 6 株, 共 192 株, 株行距、试验设计、施氮处理及其它管理与 2008 年相同。

1.3　测定项目与方法

1.3.1　生长量调查　2008 年 10 月 29 日(苗木封顶时) 对各基因型(无性系) 的苗高和地径进行每木调查。

1.3.2　净光合速率测定　在晴朗无风的 2009 年 7 月 20 日、8 月 3 日、8 月 16 日上午 9: 00—11: 30, 采用便携式光合仪(Li-6400, USA) 测量 2009 年新扦插的 16 个欧洲黑杨基因型(无性系) 的瞬时净光合速率。

施氮区和不施氮区每个基因型各选取 3 株, 测量植株顶端向下第 5、6、7 片叶即完全展开的功能叶, 每叶片重复测量 3 次, 取其平均值作为该时刻的测定值。采用红蓝光源控制光合有效辐射强度为这一时段的平均值 1 400 μmol · m^{-2} · s^{-1}。每次共测 288 片叶子。

1.3.3 硝酸还原酶(Nrase) 和谷氨酰胺合成酶(GS) 活性测定 2009 年 8 月 4 日, 参照文献[12] 测定新扦插的 16 个欧洲黑杨基因型(无性系) 植株的硝酸还原酶(Nrase) 和谷氨酰胺合成酶(GS) 活性。施氮区各基因型选取 3 株, 取每株生长状况良好的 3 片功能叶, 尽量保持所取叶片位置一致, 共测 144 片。

1.3.4 根系体积、干质量、比表面积测定 2009 年 11 月 2 日, 待苗高生长停止后, 施氮区和不施氮区 16 个基因型(无性系) 各取 3 株生长一致的苗木, 共计 96 株, 将根系完整取出, 洗净, 用排水法测定根系体积, 甲烯蓝法测定其根系总吸收表面积和活跃吸收表面积。将鲜根系 105 ℃杀青 30 min, 80 ℃烘干至恒质量后测其干质量。

1.4 数据处理

利用 Excel 和唐启义[13] 的 DPS 系统对数据进行处理分析。相关的计算公式和方法如下:

1 年生苗不考虑干形差异, 用圆锥体体积公式计算材积[14]。

根系活跃吸收表面积比(简称表面积比) = 根系活跃吸收表面积/根系总吸收表面积 ×100%。

氮反应指数 = (不施氮单株材积/施氮单株材积) ×100%[3]

2 结果与分析

2.1 施氮区与不施氮区欧洲黑杨基因型生长差异分析

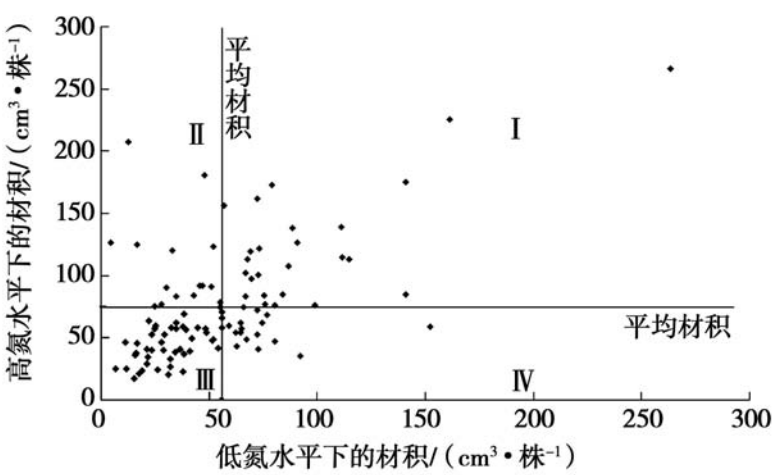
由表 1 可知: 欧洲黑杨基因型(无性系) 间苗高、地径和材积生长都存在显著差异。施氮区的苗高、地径和材积平均值均比不施氮区的大, 且分别比不施氮区增加 21.23%、8.69% 和 34.98%。可见, 施氮能促进欧洲黑杨的生长, 且不同基因型间生长差异极显著($P \leq 0.000\ 1$) 。不施氮区中 N181 的苗高(200.7 cm) 、地径(21.36 mm) 、材积(263.62 cm^3 · 株$^{-1}$) 最高, 而施氮区中 N90 的苗高最高, 为 226.4 cm; N22 的地径最大, 为 24.03 mm; N181 的材积最大, 为 266.49 cm^3 · 株$^{-1}$。

表 1 施氮区与不施氮区欧洲黑杨基因型生长性状的比较

试验地	性状	表型值变幅	平均值	变异系数(CV) /%	方差分析	
					F 值	*P* 值
不施氮区	苗高/cm	50.00 ～ 200.7	136.43	19.96	2.91	0.000 0
	地径/mm	5.02 ～ 21.36	11.85	24.40	3.09	0.000 0
	材积/(cm^3 · 株$^{-1}$)	4.71 ～ 263.62	55.17	36.70	288.37	0.000 0
施氮区	苗高/cm	99.60 ～ 226.4	165.40	15.17	6.89	0.000 0
	地径/mm	7.12 ～ 24.03	12.88	24.31	2.93	0.000 0
	材积/(cm^3 · 株$^{-1}$)	15.86 ～ 266.49	74.47	67.95	483.58	0.000 0

2.2 不同基因型欧洲黑杨的氮素利用效率类型划分

将氮素利用效率定义为特定供氮量下, 相同生长期单位面积材积生长量。不考虑供氮水平, 材积生长量均比同一生育期的欧洲黑杨材积均值高的基因型为氮高效基因型, 反之则为氮低效基因型[4]。根据施氮和不施氮的材积生长量的平均值, 通过系统聚类分析, 将 104 个欧洲黑杨基因型(无性系) 划分为 4 个氮利用效率类型(图 1) : (1) 双高效型, 即在施氮和不施氮条件下, 材积生长量均比同等条件下群体的平均值高, 包含 N181、N90、N33、N85、N116、N93、N183、N185 等 25 个基因型, 位于图中的Ⅰ区; (2) 高氮高效型, 即施氮条件下材积生长量高于群体平均值, 而不施氮条件下材积生长量低于群体平均值, 有 N40、N82、N54、N187、N86、N164、N109、N6 等 16 个基因型, 位于图中的Ⅱ区; (3) 低氮高效型, 即施氮条件下材积生长量低于群体平均值, 而不施氮条件下材积生长量高于群体平均值, 有 N44、N42、N119、N14、N19、N24、N78、N21 等 20 个基



Ⅰ- 双高效型;Ⅱ- 高氮高效型;Ⅲ- 双低效型;Ⅳ- 低氮高效型

图 1 不同氮利用效率欧洲黑杨的分布图

因型, 位于图中的Ⅳ区; (4) 低氮低效型, 即在施氮和不施氮条件下, 材积生长量均低于同等条件下的群体平均值, 包含 N13、N98、N45、N27、N169、N100、N50、N127 等 43 个基因型, 位于图中的Ⅲ区。

2.3　不同基因型欧洲黑杨氮反应指数比较

本研究依据材积年生长均值和氮反应指数, 结合杨树育种低耗氮、氮高效利用和高生长的要求, 进行目标基因型的筛选(图 2)。将不施氮水平下与施氮水平下的单株材积相对比值, 即氮反应指数作为耐低氮指标[3]。氮反应指数小, 则意味着植株对氮素的反应较敏感; 反之, 氮反应指数大, 则意味着植株对氮素的反应较迟钝[4]。

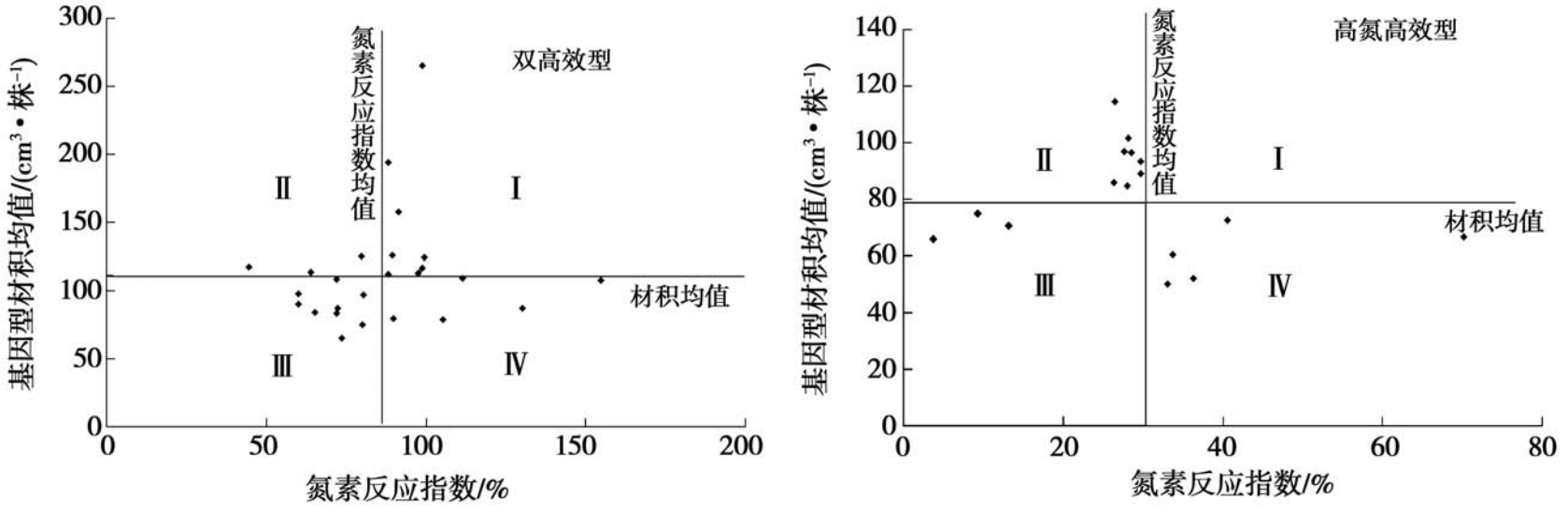


图 2　不同基因型欧洲黑杨氮反应指数和材积分布图

在双高效型中, 选出对氮素反应迟钝即氮反应指数高于平均值(86.29%) 且材积生长量大于平均值(110.98 cm^3 · 株$^{-1}$) 的 N181、N90、N33、N85、N116、N183、N185、N93 等 8 个基因型(无性系) (表 2), 位于图 2 中双高效型的Ⅰ区; 在高氮高效型中, 选出对氮素反应敏感即氮反应指数低于平均值(29.94%) 且材积生长量大于平均值(79.70 cm^3 · 株$^{-1}$) 的 N40、N82、N54、N187、N86、N164、N109、N6 等 8 个基因型(表 2), 位于图 2 中高氮高效型的Ⅱ区。入选的各基因型的生长量均较高, 具有很大的育种价值。

2.4　欧洲黑杨不同氮效率利用类型机理分析

2.4.1　硝酸还原酶(Nrase) 活性差异比较　由图 3 可知: 双高效型的 Nrase 活性(平均值为 187.79 μg · g^{-1} · h^{-1}, 变幅为 139.23 ～ 270.29 μg · g^{-1} · h^{-1}) 比高氮高效型的(平均值为 108.39 μg · g^{-1} · h^{-1}, 变幅为 30.65 ～ 136.87 μg · g^{-1} · h^{-1}) 高, 其中, 双高效型中 N33 的 Nrase 活性(270.29 μg · g^{-1} · h^{-1}) 最高, 高氮高效型中 N164 的 Nrase 活性(136.87 μg · g^{-1} · h^{-1}) 最高, 但低于双高效型中 Nrase 活性的最低值 N185(139.23 μg · g^{-1} · h^{-1}), 可见, Nrase 活性与欧洲黑杨氮素利用关系密切。

表 2　典型的氮高效欧洲黑杨基因型的材积和氮反应指数

双高效型			高氮高效型		
基因型	材积均值/(cm^3 · 株$^{-1}$)	氮反应指数/%	基因型	材积均值/(cm^3 · 株$^{-1}$)	氮反应指数/%
N181	265.05	98.92	N40	114.37	26.44
N90	193.57	88.18	N82	101.43	28.21
N33	157.82	91.53	N54	96.78	27.66
N85	125.85	89.51	N187	96.39	28.61
N116	124.21	99.43	N86	93.20	29.72
N93	116.43	98.86	N164	88.95	29.69
N183	112.96	97.56	N109	85.93	26.42
N185	112.29	88.31	N6	84.66	28.02

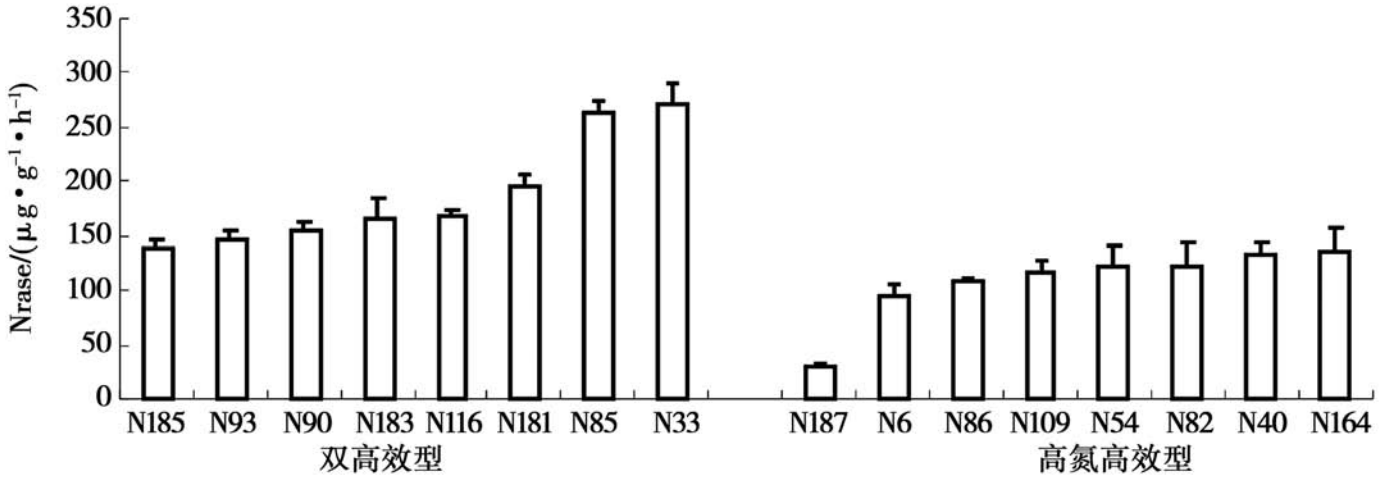


图 3　不同氮利用效率类型欧洲黑杨各基因型硝酸还原酶(Nrase) 活性的比较

2.4.2 谷氨酰胺合成酶(GS)活性差异比较 由图4可以看出:双高效型GS活性平均值(4.443 8 μmol·g^{-1}·min^{-1})比高氮高效型的(3.321 6 μmol·g^{-1}·min^{-1})高,说明双高效型欧洲黑杨氨同化能力比高氮高效型的强,但前者各基因型GS活性不完全比后者的高。

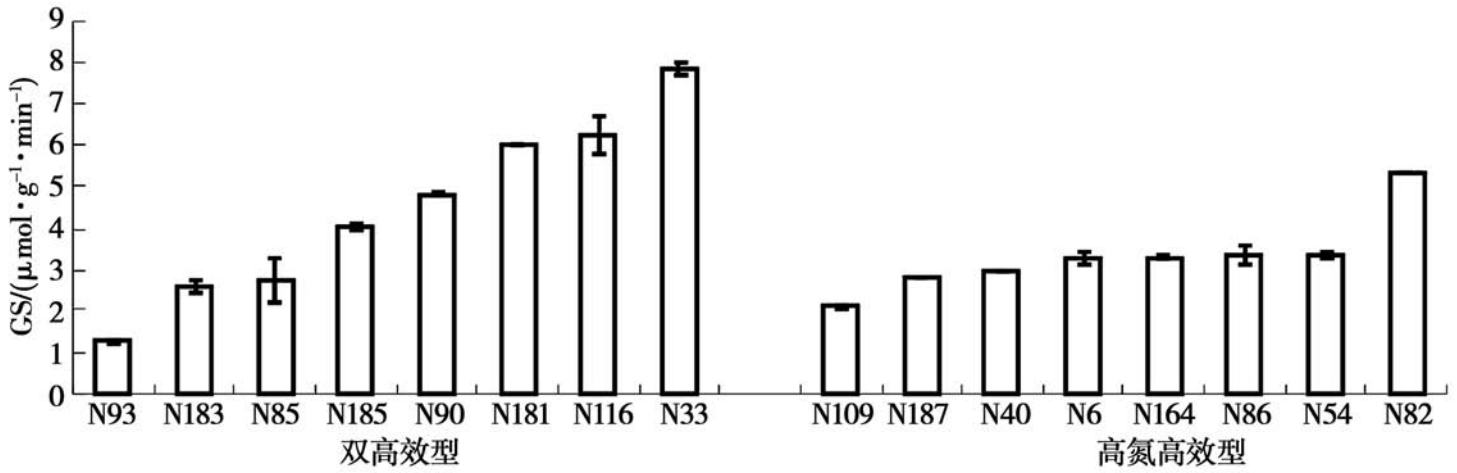


图4 不同氮利用效率类型欧洲黑杨各基因型谷氨酰胺合成酶(GS)活性的比较

2.4.3 欧洲黑杨不同基因型净光合速率(*Pn*)差异比较 从图5中可以看出:施氮区和不施氮区双高效型各基因型的*Pn*平均值(21.10、18.41 μmol·m^{-2}·s^{-1})均比高氮高效型的(21.05、17.98 μmol·m^{-2}·s^{-1})高。净光合速率(*Pn*)是植物光合能力的最直接表征,改善植物光合能力是提高植物产量的生理基础。氮素利用效率的高低与净光合速率的大小存有一定关系。如图5所示,施氮区各基因型的*Pn*均高于不施氮区,说明施氮能够提高欧洲黑杨的净光合速率。

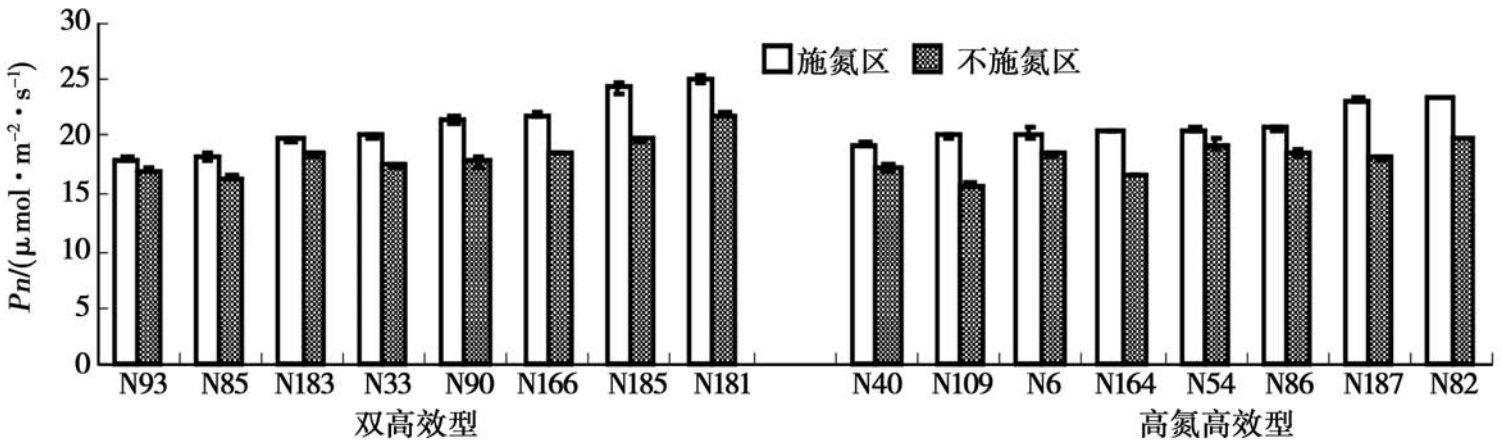


图5 不同氮利用效率类型欧洲黑杨各基因型净光合速率(*Pn*)的比较

2.4.4 根系体积,干质量和比表面积差异比较 方差分析结果表明:不同氮素利用效率类型基因型的根系体积(*F*值6.247)、干质量(*F*值9.038)及比表面积(*F*值1.956)差异极显著。由表3可知:施氮区双高效型和高氮高效型根系的平均体积均为11.63 mm^3·株$^{-1}$,前者的根系干质量(1.71 g·株$^{-1}$)比后者(2.09 g·株$^{-1}$)小,而前者的根系比表面积(58.06%)比后者(38.61%)大;不施氮区双高效型根系的3个指标(根系体积16.75 mm^3·株$^{-1}$,根系干质量4.64 g·株$^{-1}$,根系比表面积58.28%)均比高氮高效型(根系体积14.13 mm^3·株$^{-1}$,根系干质量3.56 g·株$^{-1}$,根系比表面积53.96%)大。就氮利用效率类型总体平均值而言,双高效型的3个指标(根系体积14.19 mm^3·株$^{-1}$、根系干质量3.18 g·株$^{-1}$、根系比表面积58.17%)均比高氮高效型(根系体积12.88 mm^3·株$^{-1}$、根系干质量2.83 g·株$^{-1}$、根系比表面积46.29%)大。

3 结论与讨论

3.1 不同施氮水平下欧洲黑杨基因型间生长差异

由于土壤介质的实际供氮量难以计算,首先要将生长差异与施氮量建立有机的联系。评价氮素利用效率需同时考虑供氮量增加时的氮素利用效率或产量和供氮量较低时的氮素利用效率或产量[15],从而准确反映氮素利用效率的差异。本研究将104份欧洲黑杨不同基因型划分为双高效型、高氮高效型、低氮高效型及双低效型4个氮利用效率类型。并通过材积年生长量均值及其氮反应指数,结合杨树栽培对速生性和资源消耗的要求,进行目标基因型的筛选。在双高效型中选出N181、N90、N33、N85、

表 3　不同氮利用效率类型欧洲黑杨各基因型根系体积、干质量及比表面积

类型	无性系号	施氮区			不施氮区		
		根系体积/(mm^3·株$^{-1}$)	根系干质量/(g·株$^{-1}$)	根系比表面积/%	根系体积/(mm^3·株$^{-1}$)	根系干质量/(g·株$^{-1}$)	根系比表面积/%
双高效型	N93	6g	1.2cd	55.76de	10e	6.2a	34.99gh
	N183	20a	1.4bcd	64.79c	21ab	3.9abc	37.52gh
	N85	11ef	2.1bcd	73.78b	15abcde	3.7abc	65.57c
	N185	6g	1.6bcd	64.75c	14bcde	3.9abc	96.73a
	N90	10efg	1.5bcd	97.97a	18abcd	6.0a	62.58cde
	N181	14cde	2.3bcd	49.80ef	20abc	5.3ab	73.02c
	N116	8fg	1.6bcd	21.19k	13cde	2.6bc	64.22cd
	N33	18abc	2.0bcd	36.42h	23a	5.5ab	31.58h
	均值	11.63	1.71	58.06	16.75	4.64	58.28
高氮高效型	N109	16bcd	1.4bcd	45.71fg	20abc	4.3abc	31.45h
	N187	6g	1.0d	54.86de	10e	2.3c	54.74def
	N40	8fg	1.6bcd	39.34gh	10e	4.7abc	39.64gh
	N6	12def	2.3bcd	36.45h	13cde	3.3abc	51.82f
	N164	12def	2.7ab	45.76fg	15abcde	3.9abc	44.28fg
	N86	9fg	2.3abc	26.81jk	11de	3.1bc	72.07c
	N82	20a	3.7a	31.37ij	21ab	4.6abc	84.53b
	N54	10efg	1.7bcd	28.60ijk	13cde	2.3c	53.17ef
	均值	11.63	2.09	38.61	14.13	3.56	53.96

注: 同列中不同字母表示数据间差异显著($P=0.05$)。

N116、N93、N183、N185 等 8 个对氮素反应迟钝, 即不施氮水平下氮素利用效率高的基因型; 在高氮高效型中选出 N40、N82、N54、N187、N86、N164、N109、N6 等 8 个对氮素反应敏感, 即施氮水平下氮素利用效率高的基因型。这些入选的欧洲黑杨基因型生长表现优良, 可作为高产、低耗、高氮素利用效率杨树新品种选育的优良种质材料。

3.2　欧洲黑杨氮素利用效率差异的生理基础

研究结果表明: 欧洲黑杨不同基因型间硝酸还原酶活性的差异, 与它们对土壤中无机氮利用效率的表现一致。硝酸还原酶活性与杨树的生长极其相关[16], 不同品种[17]和不同无性系间[18]的硝酸还原酶活性存在着明显的差异。在不同氮素利用效率类型中, 双高效型欧洲黑杨基因型的硝酸还原酶活性均高于高氮高效型, 表明双高效型比高氮高效型具有更强的氮素同化能力。因此, 前者在低氮条件下生长迅速, 产量大。双高效型欧洲黑杨谷氨酰胺合成酶活性平均值比高氮高效型的高, 这一结果与水稻[19]和玉米[20]的相关研究结果一致, 但两种类型各基因型内无明显规律。施氮处理对于高氮高效型欧洲黑杨光合能力的改善有利, 而不施氮区双高效型欧洲黑杨的净光合速率比高氮高效型的高, 说明在这种处理中, 双高效型的光合能力高于高氮高效型。氮素是光合作用所需酶的重要组成成分, 能直接或间接地影响欧洲黑杨的光合作用。

3.3　欧洲黑杨不同氮素利用效率类型根系性状

不施氮区欧洲黑杨的根系均比施氮区的大, 说明氮素不足可促进欧洲黑杨幼苗根系的生长, 这与对玉米[21]的研究结果一致; 而基因型不同, 可影响其根系生长的大小[22], 双高效型欧洲黑杨根系大小和比表面积比高氮高效型的大, 这是造成这 2 个类型在氮素利用效率上差异的重要原因之一。

参考文献:

[1] 方升佐. 中国杨树人工林培育技术研究进展[J]. 应用生态学报, 2008, 19(10): 2308 - 2316

[2] 肖　君, 方升佐. 杨树人工林施肥效应研究进展[J]. 林业科技开发, 2007, 21(4): 15 - 17

[3] 曹桂兰, 张媛媛, 朴钟泽, 等. 水稻不同基因型耐低氮能力差异评价[J]. 植物遗传资源学报, 2006, 7(3): 316 - 320

[4] 刘建安, 米国华, 张福锁. 不同基因型玉米氮效率差异的比较研究[J]. 农业生物技术学报, 1999, 7(3): 248 - 254

[5] Karim S A, Hawkins B J. Variation in response to nutrition in a three-generation pedigree of *Populus*[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1999, 29(11): 1743 - 1750

[6] 张　曦, 胡增辉, 苏晓华, 等. 土壤氮水平对几种黑杨新无性系苗木生长的影响[J]. 现代农业科学, 2009, 16(1): 80 - 82

[7] 马祥庆, 刘爱琴, 黄宝龙, 等. 氮素高效基因型杉木无性系的选择研究[J]. 林业科学, 2002, 38(6): 53 - 57

[8] 樊瑞怀, 杨水平, 周志春, 等. 氮素营养对马褂木家系苗木生长效应分析[J]. 林业科学研究, 2009, 22(1): 85 - 90

[9] 丁明明, 苏晓华, 黄秦军. 欧洲黑杨基因资源稳定碳同位素组成特征[J]. 林业科学研究, 2006, 19(3): 272 - 276

[10] 张香华, 苏晓华, 黄秦军, 等. 欧洲黑杨育种基因资源 ssr 多态性比较研究[J]. 林业科学研究, 2006, 19(4): 477 - 483

[11] 刘文环, 李朝晖, 姜海涛, 等. 杨树扦插苗追肥试验[J]. 防护林科技, 2000(3): 70 - 71

[12] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 61 - 64

[13] 唐启义, 冯明光. 实用统计分析及其 DPS 数据处理系统[M]. 北京: 科学出版社, 2002: 49 - 265

[14] 余树全, 付达荣, 李翠环, 等. 康定杨优树无性系苗期测定[J]. 浙江林学院学报, 2003, 20(3): 245 - 248

[15] 张亚丽, 樊剑波, 段英华, 等. 不同基因型水稻氮利用效率的差异及评价[J]. 土壤学报, 2008, 45(2): 267 - 273

[16] 宋金耀, 刘永军, 党晓燕, 等. 新山海关杨速生性的主因子分析[J]. 中国农学通报, 2008, 24(7): 384 - 389

[17] 余树全, 付达荣. 高原杨树叶片硝酸还原酶活性对比差异初步研究[J]. 四川林业科技, 1997, 18(1): 51 - 54

[18] 周国璋, 王世绩. 四种杨树扦插苗的硝酸还原酶活力体内衰减的初步研究[J]. 林业科学研究, 1989, 2(3): 296 - 299

[19] 曾建敏, 崔克辉, 黄见良, 等. 水稻生理生化特性对氮肥的反应及与氮利用效率的关系[J]. 作物学报, 2007, 33(7): 1168 - 1176

[20] Bertrand H, Pascal B, Isabelle Q, *et al*. Towards a Better Understanding of the Genetic and Physiological Basis for Nitrogen Use Efficiency in Maize[J]. Plant Physiology, 2001, 125: 1258 – 1270

[21] Bahman E, John R S, Jerry W M. Fractal Analysis for Morphological Description of Corn Roots under Nitrogen Stress[J]. Agronomy Journal, 1993, 85: 287 - 289

[22] 程建峰, 潘晓云, 刘宜柏. 土壤条件对陆稻根系生长的影响[J]. 土壤学报, 2002, 39(4): 590 - 598