

不同供氮水平下水曲柳 (*Fraxinus mandushurica* Rupr.) 幼苗根系呼吸季节动态

任 军^{1,2}, 徐程扬^{1,*}, 林玉梅², 段永宏¹, 周睿智¹

(1. 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083; 2. 吉林省林业科学研究院, 长春 130033)

摘要: 根呼吸是林木根系获得吸收养分和水分所需能量的重要生理活动。为了探讨林木根系呼吸速率的季节变化及其影响因素, 采用离体根系法 (Li-6400-06 叶室连接到 Li-6400 便携式 CO₂/H₂O 分析系统) 研究了水曲柳 (*Fraxinus mandushurica* Rupr.) 苗木各径级根呼吸速率在不同供氮水平下季节变化规律。结果表明: 水曲柳苗木根呼吸速率表现出明显的季节动态, 且与气温的季节变化规律相同, 其中比根呼吸速率在 0.5732 μmolCO₂·g⁻¹·s⁻¹ (直径 ≤ 2 mm, 10 月份) ~ 7.1861 μmolCO₂·g⁻¹·s⁻¹ (直径 ≤ 2 mm, 7 月份) 之间变化, 表面积呼吸速率也是 7 月份最高, 达到 0.6848 μmolCO₂·cm⁻²·s⁻¹ (直径 > 5 mm), 10 月份最低, 仅为 0.0132 μmolCO₂·cm⁻²·s⁻¹ (直径 ≤ 2 mm); 比根呼吸速率随根直径变大而降低, 表面积呼吸速率变化规律则完全相反。供氮水平对水曲柳苗木根呼吸速率的影响随气温升高明显增强, 其在 6 ~ 8 月份各径级根系中均达到显著水平 (0.0007 < P < 0.0424)。水曲柳苗木根呼吸速率与地下 10cm 土壤温度表现出明显的指数关系 (R² = 0.779 ~ 0.981); 细根 (直径 ≤ 2mm) 呼吸温度系数 Q₁₀ 值在 3.45 ~ 8.48 之间, 而粗根 (直径 > 2mm) Q₁₀ 值范围为 2.07 ~ 2.96, Q₁₀ 值随根系径级增大而降低的现象表明水曲柳苗木细根对温度变化反应更为敏感; 细根 Q₁₀ 值在供氮水平间差异显著 (P = 0.0392 < 0.05), 粗根则不明显, 表明土壤供氮水平主要影响细根的 Q₁₀ 值变化。

关键词: 水曲柳; 根系呼吸; 季节动态; 供氮水平

文章编号: 1000-0933(2009)08-4169-10 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Seasonal dynamics of root respiration of *Fraxinus mandushurica* Rupr. seedlings with different nitrogen rates

REN Jun^{1,2}, XU Cheng-Yang^{1,*}, LIN Yu-Mei², DUAN Yong-Hong¹, ZHOU Rui-Zhi¹

1 The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Jilin Provincial Academy of Forestry Sciences, Changchun 130033, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(8): 4169 ~ 4178.

Abstract: Root respiration supplies energy for root growth, maintenance and ion uptake. We studied the influence of phenology, temperature, root size and nitrogen fertility on root respiration rate of *Fraxinus mandushurica* Rupr. seedlings using a Li-6400-06 leaf chamber and a Li-6400 CO₂/H₂O IRGA. Seasonal variation regularities of root respiration rate were consistent with air temperature, moreover highest respiration rate observed in July and lowest rate in October. During the growth season, root respiration rate ranged from 0.5732 μmolCO₂·g⁻¹·s⁻¹ (root ≤ 2 mm in diameter) to 7.1861 μmolCO₂·g⁻¹·s⁻¹ (root ≤ 2 mm) on a dry weight basis or 0.0132 μmolCO₂·cm⁻²·s⁻¹ (root ≤ 2 mm) to 0.6848 μmolCO₂·cm⁻²·s⁻¹ (root > 5 mm) on a surface area basis. Root respiration rate per unit dry weight decreased with increasing root diameter but root respiration rate per unit surface area had a reverse trend. Air temperature rising influenced the response of root respiration to nitrogen fertility, and the influence was significant level (P < 0.05) between June and August. Root respiration rate increased exponentially with soil temperature at 10 cm (R² = 0.779 ~ 0.981), with a Q₁₀ of 3.45 to 8.48

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30571483)

收稿日期: 2008-05-23; 修订日期: 2009-04-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: cyxu@bjfu.edu.cn

for fine roots (root ≤ 2 mm in diameter) and 2.07 to 2.96 for thick roots (root > 2 mm). Apparently, fine roots was more sensitive to temperature than thick roots. Nitrogen fertility influenced the Q_{10} of fine roots ($P = 0.0392 < 0.05$) but not that of thick roots ($P > 0.05$), thereby indicating that Q_{10} of fine roots was more easily affected by soil nitrogen concentration change than that of thick roots.

Key Words: *Fraxinus mandushurica* Rupr.; Root respiration; Seasonal dynamics; Nitrogen treatment

林木根系呼吸作为森林土壤呼吸的重要组成部分(可占森林土壤呼吸的 10% ~ 90%),每年所消耗的呼吸底物总量占林木总光合作用产物的 50% 左右^[1],是森林生态系统碳素循环主要途径之一,其变化动态将成为森林乃至整个陆地生态系统碳平衡的重要影响因子^[2]。根系总量与碳的呼吸消耗量是成比例的,林木地上部分呼吸将平均消耗地上碳总量的 25%,而地下根系部分呼吸将至少平均消耗地下总碳量的 30%^[3]。根系呼吸所消耗的碳主要用于为新根生长、维持生命活动以及吸收养分提供能量,因此,根系呼吸对森林生产力有重要影响。环境条件和人为干扰等因素对林木根系呼吸有重要的影响,其中主要影响因素有土壤温度^[5,6]、根系直径大小^[7,8]、根组织氮含量^[9~12]、大气中 CO_2 浓度^[13~15]、土壤养分^[10,16,17]、土壤含水量^[18,19]以及人为干扰^[20]等。氮是林木生长所需的重要营养元素,其吸收和利用效率对林木生长发育将产生重大影响。林木根系呼吸与根系氮含量密切相关,根系氮浓度也是促进根系呼吸的主要因子之一^[12]。如氮供给不足时,植物为获得更多的氮而做出补偿性反应,将所固定的占总量 38% ~ 52% 的碳水化合物用于根系呼吸消耗,为根系生长、生物合成和维持生命活动以及吸收养分提供能量^[2]。目前,国外学者在氮素对林木根系呼吸影响、根系呼吸季节变化动态等方面进行了初步研究^[18,21],而国内在这方面的研究鲜有报道。本文主要从不同径级根系呼吸特点及其对土壤氮供给水平的反应入手,对我国北方地区主要用材树种水曲柳(*Fraxinus mandushurica* Rupr.)各径级根系呼吸季节动态、影响根系呼吸的养分因素等进行研究,以期能为正确认识不同径级根系对根系总呼吸的贡献率、科学地按照功能划分根系径级提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地设在北京林业大学妙峰山国家森林公园森林培育学科实习苗圃(39°54'N,116°28'E),位于太行山北端支脉西山山地,属温带落叶林带的山地栎林和油松林带,大陆性季风气候,春季干旱多风,夏季炎热多雨,冬季干燥寒冷。苗圃位置海拔 130m,年均气温 12.2℃,最高气温可达 39.7℃,最低气温 -19.6℃,7 月份平均气温 24.7℃,1 月份平均气温 -5.5℃,年均降雨量近 700mm,但年变化率很大,多集中在 7 ~ 8 月份。年平均日照总时数 2769h,无霜期 180d,晚霜于 4 月上旬,早霜在 9 月上旬,植物生长期为 220d。

1.2 试验材料及处理

选用规格为 25cm × 35cm × 30cm(底径 × 上口径 × 高)的塑料盆,每盆装经水浸泡、0.5% 盐酸消毒好的河砂作为苗木培养基质(盆上沿空出 2cm 左右,以便浇水和营养液)。本试验采用 Hoagland 营养液,并参照范志强等^[22]营养液配方进行适当调整,具体配方如下:4 mmol · L⁻¹ NH_4NO_3 、1 mmol · L⁻¹ KH_2PO_4 、1 mmol · L⁻¹ K_2SO_4 、1 mmol · L⁻¹ $\text{CaSO}_4 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ 、1 mmol · L⁻¹ $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 、0.05 mmol · L⁻¹ $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 、0.02 mmol · L⁻¹ H_3BO_3 、5 μmol · L⁻¹ $\text{MnSO}_4 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ 、0.5 μmol · L⁻¹ $\text{CuSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 、0.5 μmol · L⁻¹ ZnSO_4 、0.5 μmol · L⁻¹ KI 、0.5 μmol · L⁻¹ $\text{NaMoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 。营养液 pH 值用 1mmol · L⁻¹ $\text{Ca}(\text{OH})_2$ 或 10% H_2SO_4 调整到 5.8 ~ 6.0 之间。

试验材料为取自吉林省露水河林业局宏伟苗圃的 1a 生水曲柳幼苗,所选苗木苗高在 17 ~ 18cm 之间,苗木根系生长情况基本一致。4 月中旬植苗,每盆栽 3 株。30d 后开始用不同 N 水平进行处理,通过改变营养液中 NH_4NO_3 浓度设计 1N、2N、4N、8N、12N 和 16N 共 6 个浓度梯度^[22](即营养液中 N 浓度分别为 1、2、4、8、12、16 mmol · L⁻¹,其中 4 mmol · L⁻¹ 为对照水平),其他成分浓度不变,每个处理 10 盆,3 d 浇 1 次营养液,每天适量浇水,保证苗木水分充足。将栽培苗木的塑料盆置于地下,盆内河砂表面与地面同高。为了不受自然降

雨的影响,苗木栽植在高 3.5m、四周开放、以浅蓝色塑料薄膜遮雨的棚内。

1.3 测定方法

1.3.1 根系呼吸的测定

根系呼吸采用离体根系法测定,将 Li-6400-06 叶室连接到 Li-6400 便携式 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 分析系统(LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA)测定根系呼吸。2007 年 5 月至 10 月,每月下旬选择晴朗天气测定呼吸速率,每次测定工作在测定日的 10:00 ~ 16:00 完成。

将植株完整挖出后,迅速将根系带入有空调控温的室内(温度控制为测定日 10:00 的大气温度),按直径 $\leq 2\text{mm}$ 、 $2\text{mm} < \text{直径} \leq 5\text{mm}$ 和直径 $> 5\text{mm}$ 3 个径级分级,并把根系切面涂抹凡士林(主要是防止产生创伤呼吸),然后分别放入 Li-6400-06 叶室内,待气体流动稳定后手动读数,测定根系释放的 CO_2 通量,每个处理测定 3 株苗木。叶室温度设定为土壤温度值(为使用温度数字记录仪测定沙培基质下 10cm 处的温度),测定环境的湿度为大气湿度,由根系释放的水汽通过 Li-6400 光合作用分析仪的干燥剂吸收,使叶室中的空气湿度保持稳定。

1.3.2 根系表面积和干重的测定

把测定完呼吸速率的根系放入自封袋带回实验室,置阴凉处稍晾干根表水分,采用加拿大 Epson Twain Pro 扫描仪获取形态结构图像,并用专业的根系分析应用系统 Winrhizo 软件,对根系表面积等指标进行测定分析,然后把根样放入烘箱中 80°C 烘干 48h 后称重。

1.4 数据分析

根据测定的 CO_2 通量按照不同根系参数(根系干重、根系表面积)计算呼吸速率。以根系干重为基础计算的根系呼吸速率为每克根系干物质在每秒钟释放的 CO_2 摩尔数,以下简称为比根呼吸速率(specific root respiration rate),量纲为 $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$;以根系表面积为基础计算的根系呼吸速率为每平方厘米根系表面积在每秒钟释放的 CO_2 摩尔数,简称表面积呼吸速率(Superficial area respiration rate),量纲为 $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

所有数据均采用 Microsoft Excel 2003 软件进行分析处理,计算平均数、标准差和变异系数。采用方差分析方法分析不同供氮水平对水曲柳根系呼吸速率的差异。采用回归分析方法建立土壤温度与根系呼吸速率之间的统计模型,根据模型确定不同处理的 Q_{10} 值。在对每月测定数据进行分析时,不考虑气候因子的影响,但在季节性分析时,主要考虑土壤温度对根系呼吸的影响。

2 结果与分析

2.1 不同径级根系呼吸速率的季节变化规律

水曲柳幼苗根系呼吸具有明显的季节性变化。不论以哪种参数计算,不同径级水曲柳幼苗根系平均呼吸速率的季节变化规律基本一致,都是从 5 月份开始升高,7 月份达到最高,而 8 月份略有降低后,呼吸速率迅速下降,到 10 月下旬树木停止生长时基本下降到维持呼吸的水平,因此,水曲柳幼苗平均呼吸速率生长季节变化曲线为“单峰”型(图 1)。不同季节水曲柳幼苗根系各径级比根呼吸速率的范围分别为: $0.5732 \sim 7.1861 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ (直径 $\leq 2\text{mm}$)、 $1.3516 \sim 6.5319 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ($2 < \text{直径} \leq 5\text{mm}$)、 $1.1786 \sim 6.2935 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ (直径 $> 5\text{mm}$),分别相差 12.64 倍、4.83 倍和 5.34 倍;而表面积呼吸速率的范围则分别为: $0.0132 \sim 0.4693 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (直径 $\leq 2\text{mm}$)、 $0.1027 \sim 0.5716 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($2 < \text{直径} \leq 5\text{mm}$)、 $0.1960 \sim 0.6848 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (直径 $> 5\text{mm}$),相差分别达到 35.55、5.57 倍和 3.50 倍。

以两种不同参数计算的根系平均呼吸速率随径级的变化规律截然不同:比根呼吸速率随根系直径的变大逐渐降低,只有 10 月份时直径 $\leq 2\text{mm}$ 的根系呼吸速率低于其它径级,这可能是由于 10 月份植物停止生长后,叶片开始脱落,吸收减少,生理活动降低,细根开始大量死亡而导致这部分根系呼吸变得更加微弱(图 1a);表面积呼吸速率则随根直径变大而增加,并且从 5 月份到 10 月份的变化规律完全一致(图 1b)。

2.2 供氮水平对水曲柳幼苗根系呼吸季节动态的影响

对不同时期不同根系径级下各供氮水平的水曲柳幼苗根呼吸速率进行方差分析,可以看出各供氮水平对

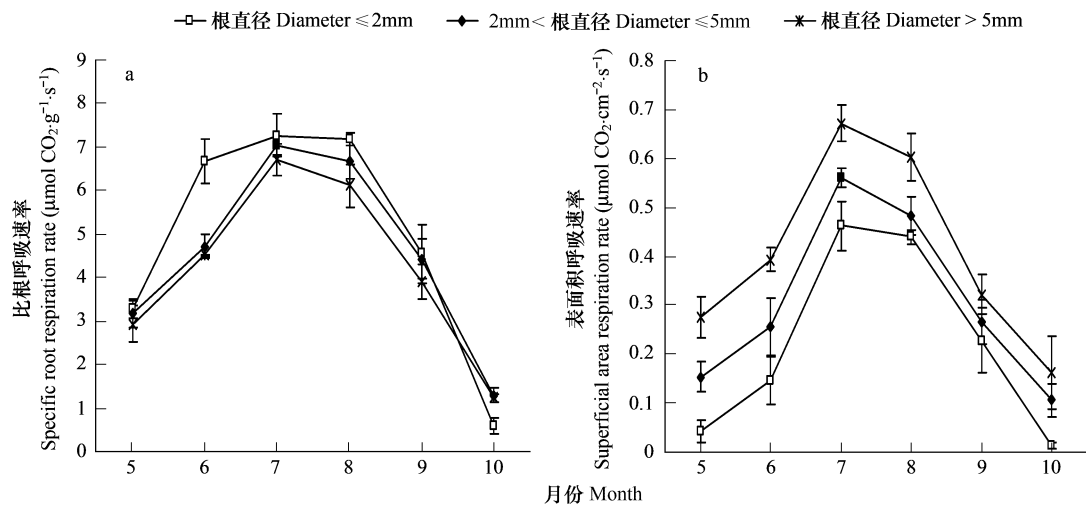


图1 水曲柳幼苗根系平均呼吸速率季节变化规律

Fig. 1 Seasonal dynamics on root respiration rate of *F. mandushurica* seedling

(a) 比根呼吸速率 Specific root respiration rate; (b) 表面积呼吸速率 Superficial area respiration rate

根系呼吸季节动态影响的显著程度并不一致,对两种呼吸速率在6~8月间的影响均达到差异显著($P < 0.05$)以上的水平,说明在苗木生长的速生期,根系对氮素的需求增高,根系呼吸速率对氮素较为敏感,供氮水平的高低对根系呼吸速率能够产生显著的影响;除直径 $\leq 2\text{mm}$ 的苗木在6月份和9月份影响显著($P < 0.05$)外,生长初期(5月份)、生长末期(9月份)和落叶期(10月份)根系呼吸速率较低,供氮水平对呼吸速率的影响程度也不明显,特别是10月份基本没有影响(表1)。

表1 不同供氮水平下不同时期水曲柳幼苗根系呼吸速率P值分析

Table 1 Analysis of *P*-value on root respiration rate of different nitrogen rates at different stages

月份 Month	比根呼吸速率 Specific root respiration rate			表面积呼吸速率 Superficial area respiration rate		
	根直径 Diameter $\leq 2\text{mm}$	2mm < 根直径 Diameter $\leq 5\text{mm}$	根直径 Diameter $> 5\text{mm}$	根直径 Diameter $\leq 2\text{mm}$	2mm < 根直径 Diameter $\leq 5\text{mm}$	根直径 Diameter $> 5\text{mm}$
5	0.280 6	0.135 2	0.256 0	0.371 4	0.347 2	0.273 7
6	0.046 9 *	0.019 1 *	0.012 7 *	0.015 3 *	0.047 0 *	0.036 2 *
7	0.002 3 **	0.006 4 **	0.008 2 **	0.001 2 **	0.006 8 **	0.012 5 *
8	0.005 2 **	0.003 7 **	0.017 5 *	0.000 7 **	0.042 4 *	0.038 1 *
9	0.046 7 *	0.059 0	0.065 8	0.010 6 *	0.094 7	0.139 0
10	0.541 9	0.371 5	0.461 3	0.692 4	0.576 6	0.474 2

** 差异极其显著 Strongly-significant differences; * 差异显著 Significant differences

供氮浓度的增高对水曲柳苗木根呼吸速率是促进作用还是抑制作用,可以分为4个阶段:第一个阶段是5月份,因为定植到塑料盆后苗木还处于缓苗阶段,自身营养物质的消耗可以满足其生长的需要,根系呼吸速率较低,根系对氮素敏感性较差,氮浓度的变化对不同径级根系的呼吸没有明显的影响;第二个阶段从6月份到8月份,水曲柳幼苗进入速生期,为了弥补生长所消耗的营养物质,根系大量吸收氮素,而供氮水平的提高进一步提高了根系对氮素的利用效率,根系氮含量增高则促进了根系呼吸,所以这个阶段根系呼吸速率随供氮浓度增高而增加,二者呈线性相关;第三阶段从8月份到9月份,苗木生长速度趋缓,当供氮浓度超过 $8\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,根系氮利用效率随氮浓度的增加而降低,对根系的呼吸速率有所抑制;第四个阶段是10月份,苗木生长已经结束,细根大量死亡,根系吸收能力极其微弱,只是通过自身养分进行简单的维持呼吸以保持基本的生存状态,此时对氮浓度变化反应极其微弱(图2,图3)。

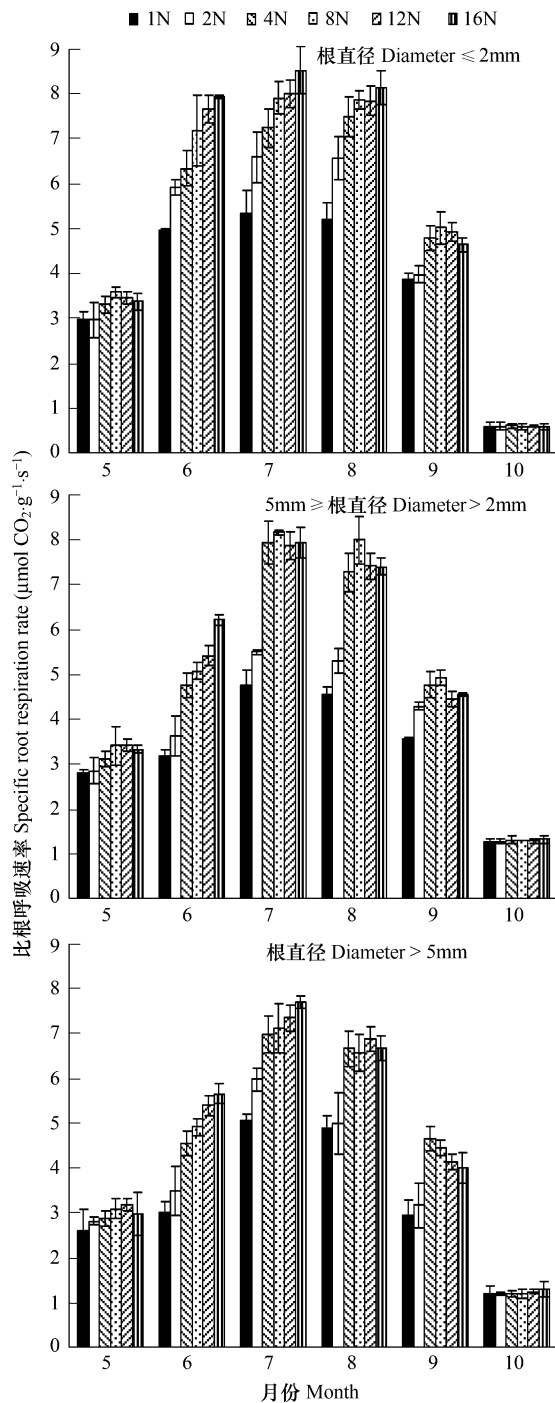


图2 不同供氮水平下水曲柳苗木比根呼吸速率季节动态

Fig.2 Seasonal dynamics of root dry weight respiration rate of *F. mandushurica* in different nitrogen rates

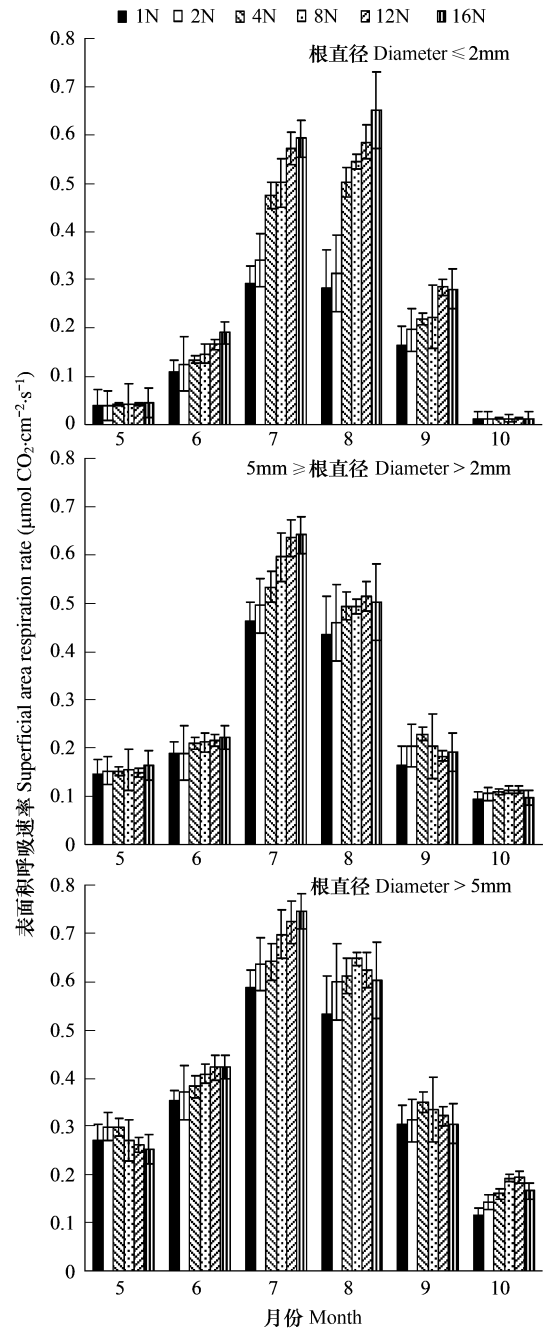


图3 不同供氮水平下水曲柳苗木木表面积呼吸速率季节动态

Fig.3 Seasonal dynamics of root superficial area respiration rate of *F. mandushurica* in different nitrogen rates

2.3 根系呼吸速率与土壤温度的关系

许多学者对根系呼吸速率与土壤温度的关系进行了研究,发现林木根系呼吸与土壤温度的相关性比较符合指数模型^[5,11]。对本试验的数据用指数方程模拟的结果见表4、表5。从两表中可以看出,所有处理的模拟效果都较好,模拟可决系数 R^2 在 0.779 ~ 0.981 之间 ($P < 0.01$),指数回归方程 $Y = ae^{bx}$ 最好地描述了根系呼吸速率与土壤温度的相关关系。其中 Y 是测定的根系呼吸速率, a 和 b 是常数, x 是土壤温度。

温度系数 Q_{10} 值由公式 $Q_{10} = e^{10b}$ 计算得到 (b 为指数方程的回归系数)^[23], 其值如表 3、表 4 所示。直径小于 2mm 根系的 Q_{10} 值均大于 3, 而以表面积呼吸速率计算的 Q_{10} 值明显高于以比根呼吸速率计算之值, 最大的可以达到 8.48; 而不论以哪种根系参数计算呼吸速率, 直径大于 2mm 根系的 Q_{10} 值均在 2~3 之间, 其中直径 2~5mm 之间的 Q_{10} 值分别在 2.11~2.87 (以比根呼吸速率计算) 和 2.41~2.96 (以表面积呼吸速率计算) 之间, 直径大于 5mm 的 Q_{10} 值分别在 2.13~2.81 (以比根呼吸速率计算) 和 2.07~2.46 (以表面积呼吸速率计算) 之间, 说明细根呼吸速率对 10cm 土壤温度变化的反应更为敏感。

供氮水平对水曲柳苗木不同径级根系影响程度并不一致。根直径 ≤ 2 mm 时, 不同供氮水平间 Q_{10} 值差异显著 ($P = 0.0392 < 0.05$), Q_{10} 值随氮浓度升高而变大, 升高到一定程度后随氮浓度的升高而变小, 其中比根呼吸速率 Q_{10} 值在氮浓度为 $8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时达到最高值 4.62 (表 2), 而表面积呼吸速率在氮浓度为 $12 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时最高, 为 8.48 (表 3); 根直径 > 2 mm 时, 供氮水平间 Q_{10} 值差异均不显著 ($P > 0.05$), 并且 Q_{10} 值随氮浓度无明显变化规律。

表 2 不同供氮水平下水曲柳苗木比根呼吸速率与 10cm 土壤温度的关系

Table 2 Relationship between specific root respiration rate of *F. mandushurica* seedling in different nitrogen rates and 10 cm soil temperature

供氮水平 Nitrogen rate ($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)	根直径 Root diameter (D , mm)								
	$D < 2$			$2 < D \leq 5$			$D > 5$		
	指数模型 Exponential model	R^2	Q_{10}	指数模型 Exponential model	R^2	Q_{10}	指数模型 Exponential model	R^2	Q_{10}
1	$y = 0.152 2e^{0.123 9x}$	0.885 **	3.45	$y = 0.558 9e^{0.074 7x}$	0.965 **	2.11	$y = 0.795 9e^{0.080 6x}$	0.966 **	2.13
2	$y = 0.140 1e^{0.138 0x}$	0.909 **	4.07	$y = 0.545 4e^{0.083 0x}$	0.957 **	2.29	$y = 0.788 6e^{0.087 0x}$	0.963 **	2.28
4	$y = 0.138 1e^{0.142 9x}$	0.906 **	4.20	$y = 0.457 4e^{0.102 0x}$	0.981 **	2.78	$y = 0.693 1e^{0.100 7x}$	0.969 **	2.74
8	$y = 0.139 5e^{0.148 5x}$	0.899 **	4.62	$y = 0.439 5e^{0.105 0x}$	0.973 **	2.87	$y = 0.683 2e^{0.101 5x}$	0.973 **	2.81
12	$y = 0.130 8e^{0.149 2x}$	0.896 **	4.44	$y = 0.445 1e^{0.102 6x}$	0.972 **	2.72	$y = 0.684 6e^{0.100 9x}$	0.964 **	2.67
16	$y = 0.116 8e^{0.153 9x}$	0.904 **	4.43	$y = 0.480 5e^{0.102 4x}$	0.954 **	2.66	$y = 0.750 2e^{0.098 2x}$	0.961 **	2.63

* * $P < 0.01$ y 比根呼吸速率 Specific root respiration rate x 土壤温度 Soil temperature e 常数 Constant (2.718281828)

表 3 不同供氮水平水曲柳幼苗根系表面积呼吸速率与 10cm 土壤温度的关系

Table 3 Relationship between root superficial area respiration rate of *F. mandushurica* seedling in different nitrogen rates and 10cm soil temperature

供氮水平 Nitrogen rate ($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)	根直径 Root diameter (D , mm)								
	$D < 2$			$2 < D \leq 5$			$D > 5$		
	指数模型 Exponential model	R^2	Q_{10}	指数模型 Exponential model	R^2	Q_{10}	指数模型 Exponential model	R^2	Q_{10}
1	$y = 0.071 1e^{0.182 7x}$	0.927 **	6.19	$y = 0.503 1e^{0.090 4x}$	0.829 **	2.46	$y = 0.735 2e^{0.090 3x}$	0.976 **	2.46
2	$y = 0.081 3e^{0.192 4x}$	0.916 **	6.89	$y = 0.522 7e^{0.087 6x}$	0.830 **	2.41	$y = 0.846 7e^{0.082 8x}$	0.951 **	2.34
4	$y = 0.074 7e^{0.214 4x}$	0.914 **	7.57	$y = 0.526 8e^{0.090 5x}$	0.838 **	2.47	$y = 0.894 5e^{0.078 4x}$	0.959 **	2.19
8	$y = 0.075 6e^{0.218 5x}$	0.915 **	7.86	$y = 0.526 1e^{0.092 0x}$	0.815 **	2.51	$y = 0.943 9e^{0.073 5x}$	0.889 **	2.09
12	$y = 0.069 6e^{0.225 2x}$	0.903 **	8.48	$y = 0.524 1e^{0.095 2x}$	0.779 **	2.59	$y = 0.940 3e^{0.073 9x}$	0.874 **	2.07
16	$y = 0.072 8e^{0.229 4x}$	0.909 **	7.89	$y = 0.520 2e^{0.102 5x}$	0.859 **	2.96	$y = 0.854 8e^{0.083 3x}$	0.906 **	2.30

* * $P < 0.01$ y : 表面积呼吸速率 Superficial area respiration rate x 土壤温度 Soil temperature e 常数 Constant (2.718281828)

3 讨论

3.1 供氮水平对水曲柳幼苗根系呼吸速率的影响

林木根系呼吸速率变化规律与根系氮含量密切相关, 根系氮浓度也是促进根系呼吸的因子之一^[8]。随着根系年龄的增加, 根系氮含量降低, 养分的吸收能力和呼吸作用都表现出下降的趋势。Ryan 等研究认为, 细胞组织中氮浓度的增加会降低细根寿命, 加快周转, 从而从另一方面来促进根系维持呼吸的加速进行^[10]。Amthor 研究发现, 同一植物靠近根系尖端的细根呼吸比大根的高, 这是由于新生根系组织中高的氮浓度造成的^[9]。在植物细胞中, 通常有 90% 的氮以蛋白质形式存在, 这些蛋白质的周转和修复需要消耗 20%~60% 的

能量,所以,呼吸(尤其是维持呼吸)与组织氮含量密切相关^[24]。Gough 和 Seiler 认为提高土壤氮供给量可在总体上提高根呼吸速率,因为当提高氮供给量时,根系呼吸消耗的能量主要用于氮素离子吸收或者消解氮的毒害作用,而不是用于根系生长^[25]。土壤氮供给影响根系呼吸的主要原因包括:当土壤中氮含量对植物需求型亏缺胁迫时,植物为了获得足够的氮以保证其生长发育,通常通过提高向根系分配的碳量以促进根系生长^[26],进而达到提高氮吸收能力的目的,也提高了根系的呼吸速率;提高土壤中有效氮含量可提高组织中的氮含量,即提高了对氮的吸收量,这将提高与蛋白质代谢有关的维持消耗和结构消耗,但是维持呼吸和生长呼吸的比例关系基本保持不变^[24],但过量氮素会抑制根系对磷、钾的吸收利用^[27],从而降低根系的呼吸速率。也有的研究认为施氮肥对多种树木根系呼吸没有显著影响^[18,28,29],得到这种结果有可能与试验设计有关,试验设计的严密性对呼吸测定结果会产生影响,如在水培试验中,若没有严格的养分和水分供给控制,组织中的碳含量相对较低,呼吸速率也会降低^[12,24]。

本研究中供氮水平的提高对水曲柳苗木根系呼吸的影响呈现明显的季节性规律,不同生长时期影响程度不尽相同,这种现象主要是因为温度升高可以提高根中氮同化酶活性^[30],从而促进根系对氮素的吸收,提高根组织氮的浓度^[31]。随季节的变化,5~10 月份的气温先升高后降低,由于温度升高促进根系对根际中氮素的吸收,提高根组织中氮浓度,而根系氮浓度是根系呼吸的重要影响因素,因此,水曲柳幼苗根系呼吸速率在气温较高的 6~8 月份对供氮水平有显著的响应;而 9 月份以后,由于气温下降,水曲柳苗木生理活动减弱,细根对氮素的吸收效率降低,土壤氮浓度的变化对根系呼吸影响逐渐变小(图 2,图 3),这与不同供氮水平下水曲柳幼苗根系氮含量季节变化的研究结果相一致^[22]。

3.2 不同径级水曲柳幼苗根系 Q_{10} 值的变化规律

在自然条件下,土壤温度是植物根呼吸的主要驱动因子之一^[7,11,32,33]。水曲柳苗木根呼吸速率随土壤温度的变化而变化,表现出明显的季节性(图 1),这与多数研究结果相同^[11,18,28,34]。通常土壤温度所能解释的根系呼吸速率的季节变化,一般均用相关系数 R^2 表示^[23]。本文结果表明,根系呼吸速率与土壤温度的关系非常密切,水曲柳苗木根系呼吸速率与土壤温度之间的指数模型均具有 $P < 0.01$ 水平的相关性($R^2 = 0.779 \sim 0.981$),这也说明了地下 10cm 土壤温度能够反映温度对水曲柳苗木根系呼吸速率的影响规律。

Q_{10} 值即温度升高 10℃ 根呼吸速率增加的倍数,是反映林木根呼吸速率对温度变化的敏感系数,其值介于 1.1~10 之间,变化范围很大,这主要受植物种类、测定温度、土壤湿度、养分状况和呼吸底物有效性等因子的影响^[35]。本文研究了供氮水平对各径级根系呼吸速率 Q_{10} 值的影响,结果分析表明不论以哪种根系参数计算的呼吸速率,直径 ≤ 2 mm 的 Q_{10} 值均大于 3.4,而直径 > 2 mm 的根系 Q_{10} 值范围在 2.0~3.0 之间,水曲柳苗木细根(直径 ≤ 2 mm) Q_{10} 值明显大于其它径级的根系,而其它径级之间 Q_{10} 值虽然随径级增大而变小,但差异不大,因此,细根呼吸对温度升高的反应更为敏感。出现这种现象的主要原因是细根为植物体养分和水分吸收的主要器官^[36],当温度升高时导致植株地上光合、蒸腾等生理活动旺盛,苗木生长速度加快,需消耗大量的水分及氮、磷、钾等营养元素以满足地上部分生理活动的需要,这一过程导致大量的碳向细根分配^[37],促进了细根通过加强呼吸作用获得能量来完成对养分和水分的吸收;而粗根(直径 > 2 mm)主要是起到支撑植物体和贮藏养分、水分等作用^[38],根系呼吸等生理活动对温度变化反应不及细根敏感。

3.3 水曲柳幼苗根系直径对根系呼吸速率的影响

林木根系直径大小对其呼吸速率有直接的影响,多数观测数据表明林木根系呼吸速率与根系径级成负相关,细根的呼吸速率比粗根的高^[20]。Pregitzer 等发现糖槭树直径小于 0.5 mm 的细根呼吸速率比粗根高出 2 倍多^[7];Widén 和 Majdi 的研究表明针叶混交林根系呼吸对土壤呼吸的贡献为 62%,而其中的 58%是来自直径小于 5 mm 的根系^[11]。

本研究中,水曲柳苗木比根呼吸速率随根系直径的增粗而下降,这与 Vose 和 Ryan 的研究结果一致^[4],而表面积呼吸速率则随直径增粗而升高,在不同月份各供氮水平上变化规律基本一致。导致单位时间内根系呼吸量以两种不同根系参数计算所得到的两种呼吸速率具有相反的变化规律,这主要是因为试验苗木不同径级

根表面积和根干重呈现相反的变化趋势,根表面积随径级增大而变小,根干重则增大(图4)。本研究结果中不同径级比根呼吸速率的变化规律与其他多数研究结论一致^[4,7,11],Bhaskar 和 Berlyn 认为可能是因为根中分生组织和非分生组织所占比例不同,代谢活性较高的根毛区是专门的呼吸器官,造成根尖呼吸速率比其它部分高、细根比粗根的高^[39]。

考虑到根系呼吸是一个复杂的过程,不同径级根系呼吸影响因素比较多,而根系呼吸作用主要通过根表皮吸入 O_2 和释放 CO_2 ^[39],根表面积的大小会直接影响根系的呼吸效率和呼吸量,但目前多数文献关于植物根呼吸速率基本都是比根呼吸速率^[4,7,11,20],而表面积呼吸速率的相关研究还未见报道,因此比根呼吸速率和单位表面积呼吸速率哪个能够更直观地反映根系呼吸变化的本质规律还需要以后通过大量的试验和机理分析来证明。

3.4 林木根系呼吸测定方法的比较

从 20 世纪 90 年代初期,国内外研究人员意识到林木根呼吸对全球气候变化影响的重要性,陆续开展根呼吸方面研究工作,对林木根呼吸测定方法进行了一些探索。目前采用的测定根呼吸的方法主要分为直接测定方法和间接测定方法,其中直接测定方法包括离体根法^[11,24]、同位素法^[40,41]和 PVC 管气室法^[4],间接测定方法则包括排除根法^[40]和环割法^[42]。这些测定方法都一定程度地解决了根呼吸的测定问题,但是每种方法都有优缺点,都需要进一步完善和相互补充。另外,对不同测定方法的结果和精度进行比较研究的报道极少,限制了不同研究之间的比较和降低了研究成果的可比性^[21]。以后应该在对林木根呼吸不同测定方法分析比较的基础上,确定不同条件下测定根呼吸最合适的方法,并寻求简单、通用和精确的根呼吸测定方法。本试验采用离体根法测定水曲柳苗木根呼吸速率,该方法具有操作方便、土壤中其它组分呼吸干扰小等特点,但这种方法对呼吸测定值较真实值有一定误差,呼吸速率随根系离体时间有不同程度的下降^[7]。本试验为了消除误差对试验结果的影响,采取保持测定条件一致、迅速分根等措施。

4 结论

水曲柳苗木根呼吸具有明显的季节动态,不同径级根系呼吸速率季节变化规律一致,均呈“单峰”型曲线,并且都在 7 月份达到峰值。不同季节水曲柳苗木比根呼吸速率为 $0.5732 \sim 7.1861 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$,而表面积呼吸速率的范围则在 $0.0132 \sim 0.6848 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间。以不同根系参数计算的根呼吸速率变化规律相反。在同一生长期,水曲柳苗木比根呼吸速率随根的增粗而降低,表面积呼吸速率则随根的增粗而升高,各径级根呼吸速率的这种变化规律在除落叶期(10 月份)以外的苗木生长各个时期完全一致。

土壤氮有效性在水曲柳苗木速生期(6~8 月份)对根呼吸速率有显著影响,而在生长初期(5 月份)、生长末期(9 月份)和落叶期(10 月份)影响很小,甚至没有影响。土壤氮有效性对根呼吸的影响是通过提高根组织氮含量来实现的,而温度升高促进了根系对氮素的吸收,根系氮浓度增加,从而促进根呼吸速率的提高。

根呼吸的季节性变化趋势与土壤温度呈显著的指数相关($P < 0.05$),土壤温度是根呼吸季节变化的主导因子。细根(直径 $\leq 2\text{mm}$)的 Q_{10} 值范围在 $3.45 \sim 8.48$ 之间,而粗根(直径 $> 2\text{mm}$)的 Q_{10} 值范围在 $2.07 \sim 2.96$ 之间,说明细根呼吸比粗根对温度变化更为敏感。

References:

- [1] Johnson D, Geisinger D, Walker R, Newman J, Vose J, Elliot K, Ball T. Soil pCO_2 , soil respiration, and root activity in CO_2 -fumigated and

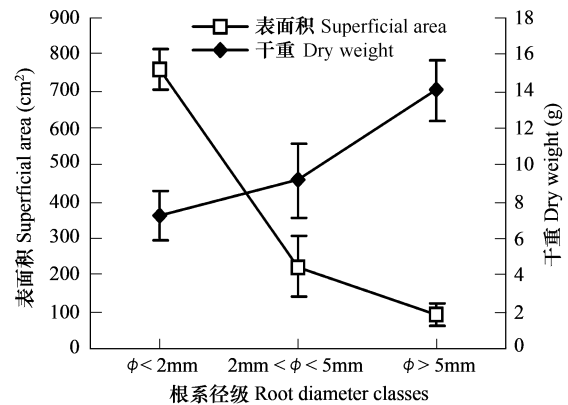


图4 水曲柳苗木根系表面积和干重随径级变化趋势

Fig. 4 The variability trend on roots superficial area and dry weight of *F. mandushurica* with root diameter classes

- nitrogen-fertilized ponderosa pine. *Plant and Soil*, 1994, 165(1): 129—138.
- [2] Lambers H, Scheurwater, Atkin O. Respiratory patterns in roots in relation to their functioning. In: Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U, eds. *Plant root: the hidden half*. New York, USA: Marcel Dekker, 1996. 229—263.
- [3] Walton E F, Fowke P J. Estimation of the annual cost of kiwifruit vine growth and maintenance. *Annals of Botany*, 1995, 76(6): 617—623.
- [4] Vose M J, Ryan M G. Seasonal respiration of foliage, fine roots, and woody tissues in relation to growth, tissue N and photosynthesis. *Global Change Biology*, 2002, 8(2): 182—193.
- [5] Burton A J, Pregitzer K S, Zogg G P, Zak D R. Latitudinal variation in sugar maple fine root respiration. *Canadian Journal of Forest Research*, 1996, 26(10): 1761—1768.
- [6] Desrochers A, Landhausser S M, Lieffers V J. Coarse and fine root respiration in aspen (*Populus tremuloides*). *Tree Physiology*, 2002, 22(10): 725—732.
- [7] Pregitzer K S, Laskowski M J, Burton A J, Lessard V C, Zak D R. Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth. *Tree Physiology*, 1998, 18(10): 665—670.
- [8] Fahey T J, Yavitt J B. An in situ approach for measuring root-associated respiration and nitrate uptake of forest trees. *Plant and Soil*, 2005, 272(1): 125—131.
- [9] Amthor J S. The McCree-de wit-penning de vries-thornley respiration paradigms: 30 years later. *Annals of Botany*, 2000, 86: 1—20.
- [10] Ryan M G, Lavigne M B, Gower S T. Annual carbon cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate. *Journal of Geophysical Research*, 1997, 102(24): 871—883.
- [11] Widén B, Majdi H. Soil CO₂ efflux and root respiration at three sites in a mixed pine and spruce forest: seasonal and diurnal variation. *Canadian Journal of Forest Research*, 2001, 31(5): 786—796.
- [12] Zhang J, Shen Y B, Xu C Y. Reviews oil root respiration and it responses to environment changes. *Journal of Northeast Forestry University*, 2007, 35(2): 78—81.
- [13] Burton A J, Zogg G P, Pregitzer K S, Zak D R. Effect of measurement CO₂ concentration on sugar maple root respiration. *Tree Physiology*, 1997, 17(7): 421—427.
- [14] McDowell N G, Marshall J D, Mattsson K. Direct inhibition of maintenance respiration in western hemlock roots exposed to ambient soil carbon dioxide concentrations. *Tree Physiology*, 1999, 19(9): 599—605.
- [15] Hamilton J G, Delucia E K, George K, Naidu S L, Finzi A C, Schlesinger W H. Forest carbon balance under elevated CO₂. *Oecologia*, 2002, 131(2): 250—260.
- [16] Borken W, Muhs F, Beese B. Application of compost in spruce forests: effects on soil respiration, basal respiration and microbial biomass. *Forest Ecology and Management*, 2002, 159(2): 49—58.
- [17] Maier C A, Kress L W. Soil CO₂ evolution and root respiration in 11 year-old loblolly pine (*Pinus taeda*) plantations as affected by moisture and nutrient availability. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, 30(3): 347—359.
- [18] Burton A J, Pregitzer K S. Field measurements of root respiration indicate little to no seasonal temperature acclimation for sugar maple and red pine. *Tree Physiology*, 2003, 23(4): 273—280.
- [19] Hill P, Yakov K, David J, John F. Response of root respiration and root exudation to alterations in root C supply and demand in wheat. *Plant Soil*, 2007, 291(2): 131—141.
- [20] Yang Y S, Dong B, Xie J S, Chen G S, Li L, Liu D X, Li Z. A review of tree root respiration: significance and methodologies. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(3): 426—434.
- [21] Dyckmans J, Flessa H. Influence of internal nitrogen reserves on the response of beech (*Fagus sylvatica*) trees to elevated atmospheric carbon dioxide concentration. *Tree Physiology*, 2002, 22(1): 41—49.
- [22] Fan Z Q, Wang Z Q, Wu C, Li X H. Effect of different nitrogen supply on *Fraxinus mandshurica* seedlings biomass, N partitioning and their seasonal variation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(9): 1497—1501.
- [23] Jiang L F, Shi F C, Wang H T, Zhu Y G, Koike T. Root Respiration in *Larix gmelinii* Plantations in Northeast China. *Plant Physiology Communications*, 2004, 40(1): 27—30.
- [24] Ryan M G. Foliar maintenance respiration of subalpine and boreal trees and shrubs in relation to nitrogen content. *Plant Cell and Environment*, 1995, 18(7): 765—772.
- [25] Gough C M, Seiler J R. Belowground carbon dynamics in loblolly pine(*Pinus taeda*) immediately following diammonium phosphate fertilization. *Tree Physiology*, 2004, 24(5): 845—851.
- [26] Martinez F, Lazo Y O, Fernandez G J M, Merino J. Root respiration and associated costs in deciduous and evergreen species of *Quercus*. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25(10): 1271—1278.

- [27] Liang Y L. The adjustment of soil water and nitrogen phosphorus nutrition on root system growth of wheat and water use. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, 16(3): 258–264.
- [28] Zogg G P, Zak D R, Burton A J, Pregitzer K S. Fine root respiration in northern hardwood forests in relation to temperature and nitrogen availability. *Tree Physiology*, 1996, 16(8): 719–725.
- [29] Burton A J, Pregitzer K S. Measurement carbon dioxide concentration does not affect root respiration of nine tree species in the field. *Tree Physiology*, 2002, 22(1): 67–72.
- [30] Chapin F S III, Cleve V K, Tryon P R. Relationship of ion absorption to growth rate in taiga trees. *Oecologia*, 1986, 69(2): 238–242.
- [31] Clarkson D T, Earnshaw M J, White P J, Cooper H D. Temperature dependent factors influencing nutrient uptake: An analysis of responses at different levels of organization. *Society for Experimental Biology*, 1988, 42(6): 281–309.
- [32] Chen G S, Yang Y S, Wang X G, Xie J H, Gao R, Li Z. Root respiration in a natural forest and two plantations in subtropical China: seasonal dynamics and controlling factors. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8): 1941–1949.
- [33] Bryla D R, Bouma T J, Hartmond U, Eissenstat D M. Influence of temperature and soil drying on respiration of individual roots in citrus: integrating greenhouse observations into a predictive model for the field. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24(8): 781–790.
- [34] Bouma T J, Bryla D R. On the assessment of root and soil respiration for soils of different textures: interactions with soil moisture contents and soil CO₂ concentrations. *Plant and Soil*, 2000, 227: 215–221.
- [35] Sheng H, Yang Y S, Chen G S, Gao R, Zeng H D, Zhong X F. The dynamic response of plant root respiration to increasing temperature and global warming. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(4): 1596–1605.
- [36] Cronan C S. Belowground biomass, Production and carbon cycling in mature Norway spruce, Maine, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33(2): 339–350.
- [37] Dornbush M E, Isenhardt T M, Raich J W. Quantifying fine root decomposition: an alternative to buried litterbags. *Ecology*, 2002, 83(11): 2985–2990.
- [38] BassiriRad H, Caldwell M M, Bilbrough C. Effects of soil temperature and nitrogen status on kinetics of ¹⁵NO₃⁻ uptake by roots of field-grown *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. *New Phytologist*, 1993, 123(3): 485–489.
- [39] Bhaskar V, Berlyn G P, Connolly J H. Root hairs as specialized respiratory cells: a new hypothesis. *Journal of Sustainable Forestry*, 1993, 1(2): 107–125.
- [40] Hanson P J, Edwards N T, Garten C T, Andrews J A. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 115–146.
- [41] Paterson E, Hall J M, Rattray E A S, Griffiths B S, Ritz K, Killham K. Effect of elevated CO₂ on rhizosphere carbon flow and soil microbial processes. *Global Change Biology*, 1997, 3(4): 363–377.
- [42] Rochette P, Flanagan L B, Gregorich E G. Separating soil respiration into plant and soil components using analyses of the natural abundance of carbon-13. *Soil Science Society of America Journal*, 1999, 63(3): 1207–1213.

参考文献:

- [12] 张晶, 沈应柏, 徐程扬. 树木根系呼吸及其对环境的反应研究进展. *东北林业大学学报*, 2007, 35(2): 78–81.
- [20] 杨玉盛, 董彬, 谢锦升, 陈光水, 李灵, 刘东霞, 李震. 林木根呼吸及测定方法进展. *植物生态学报*, 2004, 28(3): 426–434.
- [22] 范志强, 王政权, 吴楚, 李红心. 不同供氮水平对水曲柳苗木生物量、氮分配及其季节变化的影响. *应用生态学报*, 2004, 15(9): 1497–1503.
- [23] 姜丽芬, 石福臣, 王化田, 祖元刚, 小池孝良. 东北地区落叶松人工林的根系呼吸. *植物生理学通讯*, 2004, 40(1): 27–30.
- [27] 梁银丽. 土壤水分和氮磷营养对冬小麦根系生长及水分利用的调节. *生态学报*, 1996, 16(3): 258–264.
- [32] 陈光水, 杨玉盛, 王小国, 谢锦升, 高人, 李震. 格氏栲天然林与人工林根系呼吸季节动态及影响因素. *生态学报*, 2005, 25(8): 1941–1947.
- [35] 盛浩, 杨玉盛, 陈光水, 高人, 曾宏达, 钟凌芳. 植物根呼吸对升温的响应. *生态学报*, 2007, 27(4): 1596–1605.