

DOI: 10.5846/stxb201603260543

冯建新, 熊德成, 史顺增, 许辰森, 钟波元, 邓飞, 陈云玉, 陈光水. 土壤增温对杉木幼苗细根生理生态性质的影响. 生态学报, 2017, 37(1): - .
Feng J X, Xiong D C, Shi S Z, Xu C S, Zhong B Y, Deng F, Chen Y Y, Chen G S. Effects of soil warming on the ecophysiological properties of the fine roots of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(1): - .

土壤增温对杉木幼苗细根生理生态性质的影响

冯建新^{1,2}, 熊德成^{1,2}, 史顺增^{1,2}, 许辰森^{1,2}, 钟波元^{1,2}, 邓飞^{1,2}, 陈云玉^{1,2}, 陈光水^{1,2,*}

1 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

2 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007

摘要:为了揭示我国最重要人工林树种杉木对全球变暖的地下响应及其适应性,通过在福建省三明市陈大有林场设置杉木(*Cunninghamia lanceolata*)幼苗土壤增温实验(增温 +5 °C 和不增温两个处理,各 5 个重复),用土钻法和内生长环法探讨土壤增温约 1 年后的杉木幼苗细根生物量和形态特征(比根长, SRL; 比表面积, SRA), 化学计量学特征(C、N、P)和代谢特征(包括呼吸和非结构性碳水化合物, NSC)的变化。结果表明:1)与对照相比,土壤增温处理 0—1 mm 细根生物量显著下降, 1—2 mm 细根生物量没有变化, 细根形态亦未有显著变化;2)土壤增温处理细根 N 浓度显著增加, 细根 P 浓度没有显著变化, 细根 C/N 显著降低而 N/P 显著增加;3)土壤增温处理细根呼吸没有出现驯化现象, 细根 NSC 显著下降。可见,土壤增温改变了杉木细根生物量分配格局,并引起一定的营养失衡和代谢失衡现象,从而对杉木生长和生产力产生影响。

关键词:土壤增温;细根;生物量;形态;化学计量学;呼吸;非结构性碳水化合物

Effects of soil warming on the ecophysiological properties of the fine roots of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) seedlings

FENG Jianxin^{1,2}, XIONG Decheng^{1,2}, SHI Shunzeng^{1,2}, XU Chensen^{1,2}, ZHONG Boyuan^{1,2}, DENG Fei^{1,2}, CHEN Yunyu^{1,2}, CHEN Gunagshui^{1,2,*}

1 College of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 State Key Laboratory of Subtropical Mountain Ecology (Funded by Ministry of Science and Technology and Fujian Province), Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract: Global warming is expected to have profound effects on plant growth. The effects of global climate change on the aboveground parts of plants have been reported in many studies in the past decades. However, limited information regarding how warming affects belowground ecological processes, especially root dynamics, has restricted our ability to predict how roots will respond to increasing temperatures. Changes in ecophysiological properties of fine roots under climate change may play an important part in the growth performance of tree plantations. The aim of the present study was to explore the belowground responses and adaptability of the most important timber species in southern China, the Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) to global warming. A field soil cable warming experiment was conducted in Chenda State-Owned Forest Farm, Sanming, Fujian Province. The experiment included two treatments: soil warming (+5°C) and no-warming (control), and each treatment had 5 replicate plots. We measured changes in fine root biomass, morphology (specific root length and specific root surface area), stoichiometry (C, N, P) and metabolism (including root respiration and

基金项目:国家自然科学基金优秀青年基金项目(31422012); 973 前期专项课题(2014CB460602); 福建省杰出青年基金项目滚动资助项目(2014J07005)

收稿日期:2016-03-26; 修订日期:2016-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gshuichen@163.com

nonstructural carbohydrates (NSCs)) after approximately one year of soil warming using soil coring and ingrowth core methods. Soil core diameters were 3.5 cm and were divided into 0—10, 10—20, 20—40, and 40—60 cm. Ingrowth core diameters were 20 cm and were divided into 0—10 and 10—20 cm. A two-way ANOVA showed that treatment $\times$ diameter class significantly effected the fine root biomass, C and N concentrations, and C/N ratio, whereas it had no effect on the fine root morphology, P concentration, C/P ratio, and metabolism. The one-way ANOVA showed that (1) compared with the control plots, the 0—1 mm fine root biomass increased significantly, whereas the 1—2 mm fine root biomass and fine root morphology did not change in warmed soil plots. These findings indicated that the root system adjusted the fine root biomass, especially the 0—1 mm whereas the fine root morphology responded to nutrient availability; (2) the fine root N concentration increased significantly, but the fine root P concentration showed no change; the fine root C/N decreased significantly, whereas the fine root N/P had increased significantly in warmed soil plots. Collectively, these findings demonstrate that soil warming caused nutritional imbalances, and the growth of Chinese fir seedlings was limited by P availability by analyzing the N/P ratio; (3) the fine root respiration did not acclimate to soil warming and the fine root NSCs decreased significantly in warmed soil plots. Soil warming caused a metabolic imbalance, which increased the fine root mortality and shortened the fine root lifespan; thus, could have an effect on nutrient and moisture absorption of the Chinese fir. It can be concluded that soil warming changed the fine root biomass allocation and caused nutritional and metabolic imbalances, which could play important roles in the growth of Chinese fir under global warming.

Key Words: soil warming; fine roots; biomass; morphology; stoichiometry; respiration; nonstructural carbohydrates

IPCC(2013)第五次报告指出,由于大气温室气体上升引起的气候变化导致最近 130 年(1880—2012)全球海陆表面平均温度升高了 0.85 $^{\circ}\text{C}$, 预计 2016—2035 年全球地表平均温度将上升 0.3—0.7 $^{\circ}\text{C}$; 到 21 世纪末将升高 0.3—4.8 $^{\circ}\text{C}$ [1]。温度升高可能直接或间接影响森林生态系统的地上和地下生态过程 [2]。虽然森林细根占根系总生物量的比例不足 30% [3], 但在森林生态系统养分循环和能量流动中起到重要作用。而且, 细根本身是植物养分、水分的吸收器官, 因而细根生理生态性质的变化与林木生长和森林生产力紧密相关。相关研究表明, 细根生长与土壤或者空气温度相关 [4]。但至目前为止, 关于温度升高对地下部分尤其是对细根的生理生态性质的研究还很缺乏。

植物细根对增温的生理生态响应可能体现在诸多方面, 如细根生物量分配、细根形态(比根长, SRL; 比表面积, SRA)、细根元素化学计量学(C、N、P)、细根代谢(呼吸; 非结构性碳水化合物, NSC)等, 这些变化均体现了植物对全球变暖的适应性。增温可能会对细根生物量产生增加、减少或者无影响。例如在加拿大汤普森南部的黑云杉(*Picea mariana*)森林发现活细根(<2 mm)生物量在增温样地下降了 24%—46% [5]。与对照地区相比, 黄石国家公园增温地区生长的剪股颖(*Agrostis scabra*)和茭荃剪股颖(*Agrostis stolonifera*)细根生物量分别降低了 8%、15% [6]。研究发现美国佛罗里达州盖恩斯维尔地区橙树幼苗细根生物量(<4 mm)和总细根生物量随着温度升高而略有增加 [7]。细根 SRL, SRA 是根系生长发育和反应根功能情况的重要特征之一, 但只有极少数的研究考虑到温度对细根形态的影响 [8]。增温对细根元素化学计量学的影响主要集中在对细根 C、N 的影响上, 而对细根 P 含量的影响较小。例如在美国马萨诸塞州的落叶林中, 土壤增温虽然没有显著的改变细根 C 含量, 但在增温地区活细根 N 含量比对照地区高出 10.5% [9]。目前细根呼吸对温度的敏感性受到较大关注, 如已有的研究证明根呼吸随着温度呈指数递增 [10-11] 并且 Q_{10} 值往往在 1.8—3.0 之间 [12-13]。但根呼吸是否对温度产生驯化仍是一个争议的问题, 且增温后根系呼吸的变化如何影响根系代谢平衡(如 NSC 的消耗)目前亦不清楚。

我国人工林面积占世界 1/3, 湿润亚热带是我国最重要的人工林基地。其中杉木林是最重要的人工林之一, 占世界人工林面积的 6%, 在我国林业生产和森林碳汇中发挥着重要作用 [14]。之前的增温研究主要集中在高纬度温带地区 [15-17], 但是更多的证据显示热带亚热带森林对全球变暖的响应更加敏感 [18]。基于以上方

面,本研究以杉木为研究对象,采用野外土壤增温方式,探讨增温对杉木幼苗细根生理生态特性(包括细根生物量、形态(SRL,SRA)、化学计量学(C、N、P)、呼吸和NSC)的影响。这对预测全球变暖背景下我国湿润亚热带人工林生产力变化和人工林的适应性管理具有重要作用。

1 试验地概况和研究方法

1.1 试验地概况

试验地位于福建三明森林生态系统与全球变化研究站陈大观测点,金丝湾森林公园陈大林业国有林场内(26°19'N,117°36'E)。平均海拔 300 m,属中亚热带季风气候,年均气温 19.1 °C,年平均降雨量 1749 mm(主要集中在 3—8 月份),年均蒸发量 1585 mm,相对湿度 81%。

1.2 试验设计

试验采用完全随机设计,设置增温(+5 °C)、不增温(对照)两种处理,小区面积 2 m×2 m,每个处理 5 个重复。试验小区四周采用 4 块 PVC 板(200 cm×70 cm 深)焊接而成,与周围土壤隔开,防止小区之间相互干扰。小区土壤取自附近的杉木林土壤,分层(0—10、10—20、20—70 cm)取回,剔除粗根、石块和其他杂物后,土壤分层混合均匀,并按 20—70、10—20 和 0—10 cm 重填回 2 m×2 m 实验小区内,同时采用压实法调整土壤容重与原位土壤容重接近。于 2013 年 10 月安装加热电缆(增温和不增温小区都铺设相同电缆),平行铺设,深度为 10 cm,间距 20 cm,并在最外围环绕一圈,保证样地增温的均匀性。2013 年 11 月,每个 2 m×2 m 小区均匀种植 4 棵 1 年生 2 代半短侧枝杉木幼苗,杉木位置均处于两条电缆线之间。电缆铺设完成后 5 个月(2014 年 3 月)开始通电增温。2015 年 1 月末(增温后 1 年左右)对照(CK)和增温(W)样地土壤各理化性质(0—20 cm)见表 1。

表 1 2015 年 1 月末对照和增温样地土壤各理化性质(0—20 cm)

Table 1 Soil (0—20 cm) physical and chemical properties in the control and warming plots in late January 2015

土壤性质 Soil property	处理 Treatment	
	对照 Control	增温 Warming
温度 Temperature/°C	11.75±1.05	17.05±1.17
含水率 Moisture content	19.4±2.25	13.72±2.02
可溶性有机碳 Dissolved organic carbon/(mg/kg)	6.01±1.32	7.07±1.54
可溶性有机氮 Dissolved organic nitrogen/(mg/kg)	4.16±0.77	25.98±9.61
全磷 Total phosphorus/(mg/kg)	214.31±14.38	209.55±12.75

1.3 细根生物量测定

2015 年 1 月末(增温后 1 年左右),采用土芯法在 CK 和 W 小区内对根系进行随机取样,每个小区取 4 个土钻,土钻直径 3.5 cm,取样深度分 0—10、10—20、20—40 和 40—60 cm。按照土层深度将杉木根挑出后立即带回实验室清洗,剔除死根后按照 0—1 mm 和 1—2 mm 分径级。分别装入信封袋中放进 65 °C 烘箱中烘至恒重并称重。细根生物量是 4 个土层相加累计而得。

1.4 细根呼吸、形态、元素含量和 NSC 测定

1.4.1 根系取样与处理

采用半径为 10 cm、高度为 20 cm 的内生长环在 CK 和 W 每个小区中心位置进行取样,每个小区取一个样,并立即在野外把细根挑出,然后带回实验室清洗干净。根据细根的颜色、外形等区分出活死根,再按照 0—1 mm 和 1—2 mm 分出径级。取少量的各径级活根放入盛有生理缓冲液(10 mmol/L MES, 1 mmol/L CaSO₄)的烧杯中,然后进行恒温(18 °C)水浴,以备细根呼吸测定之用;其他的活根用微波炉杀青 3 min 后装入信封袋并放入烘箱中烘干至恒重。杀青烘干后的细根样品用球磨仪进行粉碎后待用。

1.4.2 细根呼吸测定

根系呼吸使用 Oxytherm 液相氧电极测定。将已经水浴过的活根放入氧电极的反应杯里,并吸取 2 ml 缓

冲液倒入,当呼吸反应达到稳定状态后开始测定氧消耗量,每个小区各径级的活根测定 3 次。本试验测定的细根呼吸从分根到测定完成在 2 h 内。

1.4.3 细根形态测定

呼吸样品测定完后用数字化扫描仪 Espo scanner 对根进行扫描,扫描完成后放入 65 °C 烘箱中烘干并称重。而扫描后的根系图像运用 Win-RHIZO(Pro 2009b)根系图像分析软件进行形态特征分析。

1.4.4 细根元素含量与非结构性碳测定

细根的 C、N 使用 VarioEL III 元素分析仪进行测定。称取粉碎的样品 8—10 mg 进行包样,把包好的样品放入进样盘进行测定。每个处理各径级测定 3 次。

细根 P 的测定方法:精确称取 0.25 mg (± 0.0001 g) 细根样品,加入 4 ml 硫酸和 1 ml 高氯酸摇匀,静置一天后消煮 3 h,冷却后定容至 100 ml。取上清液应用流动分析仪进行测定。

细根 NSC 的测定:包括可溶性糖和淀粉使用改进后的酚-硫酸法^[19-20]。

1.5 数据分析

采用双因素 ANOVA 检验处理、径级以及其交互作用对细根生物量、SRL、SRA、C、N、P、C/N、N/P、比呼吸速率(SRR)、可溶性糖、淀粉及 NSC 的影响。同一径级不同处理之间、同一处理不同径级之间细根生物量、SRL、SRA、C、N、P、C/N、N/P、SRR、可溶性糖、淀粉及 NSC 的差异采用独立样本 t 检验。所有的统计分析均在 SPSS 19.0 软件上进行,显著性水平设定为 $P=0.05$ 。

2 结果

2.1 细根生物量和形态

处理、径级以及两者之间的交互作用对细根生物量(0—60 cm)的影响达到显著水平($P<0.05$),其中处理对细根生物量的影响达到极显著水平($P<0.01$)(表 2)。土壤增温后 0—1 mm 的细根生物量显著降低($P<0.05$);1—2 mm 的细根生物量差异不显著($P>0.05$)(图 1)。同一处理,与 0—1 mm 相比,CK 的 1—2 mm 的细根生物量显著降低($P<0.05$),而 W 的 1—2 mm 的细根生物量差异不显著($P>0.05$)(图 1)。处理以及处理与径级之间的交互作用对细根 SRL、SRA(0—20 cm)没有影响($P>0.05$),而径级对细根 SRA 的影响达到显著水平($P<0.05$),对细根 SRL 没有影响($P>0.05$)(表 2)。W 与 CK 间各径级细根 SRL、SRA 的差异均不显著($P>0.05$)(图 2)。与 0—1 mm 相比,CK 和 W 的 1—2 mm 的细根 SRL 显著降低($P<0.05$)(图 2A),而细根 SRA 的差异不显著($P>0.05$)(图 2B)。

表 2 处理、径级及其交互作用对细根生理生态各指标影响的双因素方差分析表

Table 2 Two-way ANOVA of the effect of treatment, diameter class and their interaction on fine root ecophysiological properties

指标 Index	P 值 P value		
	处理 Treatment	径级 Diameter class	处理×径级 Treatment×Diameter class
生物量 Biomass/(g/m ²)	0.006	0.044	0.011
比根长 Specific root length/(m/g)	0.910	0.340	0.519
比表面积 Specific root surface area/(m ² /kg)	0.768	0.034	0.232
氮 N/(mg/g)	0.000	0.034	0.006
碳 C/(mg/g)	0.010	0.006	0.002
磷 P/(mg/g)	0.584	0.880	0.138
碳氮比 C/N	0.001	0.055	0.042
氮磷比 N/P	0.004	0.289	0.923
比呼吸速率 Specific respiration rate/(nmolCO ₂ g ⁻¹ s ⁻¹)	0.998	0.002	0.280
可溶性糖 Soluble sugar/(mg/g)	0.005	0.130	0.321
淀粉 Starch/(mg/g)	0.017	0.503	0.330
非结构性碳水化合物 Nonstructural carbohydrates/(mg/g)	0.005	0.847	0.490

2.2 细根元素化学计量学(C、N、P、C/N、N/P)

处理对细根 N、C、C/N、N/P 的影响达到极显著水平($P<0.01$),对细根 P 没有影响($P>0.05$);径级对细根 C 的影响达到极显著水平($P<0.01$),对细根 N 的影响达到显著水平($P<0.05$),对细根 P、C/N、N/P 没有影响($P>0.05$);处理与径级的交互作用对细根 N、C 的影响达到极显著水平($P<0.01$),对细根 C/N 的影响达到显著水平($P<0.05$),对细根 P、N/P 没有影响($P>0.05$) (表 2)。与 CK 相比,W 处理各径级细根 N、N/P 均显著增加($P<0.05$) (图 3A、3E),细根 C/N 显著降低($P<0.05$) (图 3D),而在 0—1 mm 细根 C 显著降低($P<0.05$) (图 3B)、细根 P 差异不显著($P>0.05$) (图 3C),在 1—2 mm 细根 C、P 差异不显著($P>0.05$) (图 3B、3C)。与 0—1 mm 相比,CK 的 1—2 mm 的细根 N、C、P 均显著降低($P<0.05$) (图 3A、3B、3C),细根 C/N 显著升高($P<0.05$) (图 3D),细根 N/P 差异不显著($P>0.05$) (图 3E);W 的 1—2 mm 的细根 N、C、P、C/N、N/P 差异均不显著($P>0.05$) (图 3A、3B、3C、3D、3E)。

2.3 细根代谢特征

处理以及处理与径级间的交互作用对细根 SRR 没有影响($P>0.05$),径级对细根 SRR 的影响达到极显著水平($P<0.01$) (表 2)。与 CK 相比,土壤增温后各径级细根 SRR 差异均不显著($P>0.05$) (图 4A)。与 0—1 mm 相比,CK 和 W 的 1—2 mm 的细根 SRR 差异不显著($P>0.05$) (图 4A)。处理对可溶性糖和 NSC 的影响达到极显著水平($P<0.01$),对淀粉的影响达到显著水平($P<0.05$),径级以及处理与径级间的交互作用对可溶性糖、淀粉和 NSC 没有影响($P>0.05$) (表 2)。与 CK 相比,土壤增温后各径级细根淀粉和 NSC 均显著降低($P<0.05$) (图 4C、4D),而细根可溶性糖在 0—1 mm 差异不显著($P>0.05$),在 1—2 mm 显著降低($P<0.05$) (图 4B)。与 0—1 mm 相比,CK 和 W 的 1—2 mm 的可溶性糖、淀粉和 NSC 差异均不显著($P>0.05$) (图 4B、4C、4D)。

3 讨论

3.1 土壤增温对细根生物量和形态的影响

本研究结果显示,土壤增温后,0—1 mm 细根生物量(0—60 cm)显著降低,这与许多研究报道相一致^[21-24]。例如 Wan 等^[25]发现与对照相比,增温样地红枫(*Acer rubrum*)和糖枫(*Acer saccharum*)细根生物量显著降低。造成土壤增温细根生物量下降的原因一方面是土壤增温后,土壤变得干旱,影响了植物光合作用和生长,导致地上和地下生物量的减少^[26-27]。另一方面是增温促进土壤氮有效性增加^[15, 28],导致细根特别是 0—1 mm 细根分配(投入)的相对降低。本试验中,土壤增温后,0—1 mm 细根生物量显著降低,而 1—2 mm 细根生物量却没有变化。一种原因是 0—1 mm 细根是养分吸收的主要器官,土壤增温后养分有效性增加引起吸收根的降低;而 1—2 mm 细根主要是结构根,养分有效性增加可能对结构根的影响较小。另一种原因可能是增温引起直径较小的细根分解死亡更快^[29],也相对更容易成为食物或者被分解^[30]。

本研究结果还表明,土壤增温对细根形态(SRL、SRA)(0—20 cm)没有影响。Alvarez-uria 等^[31]研究表明

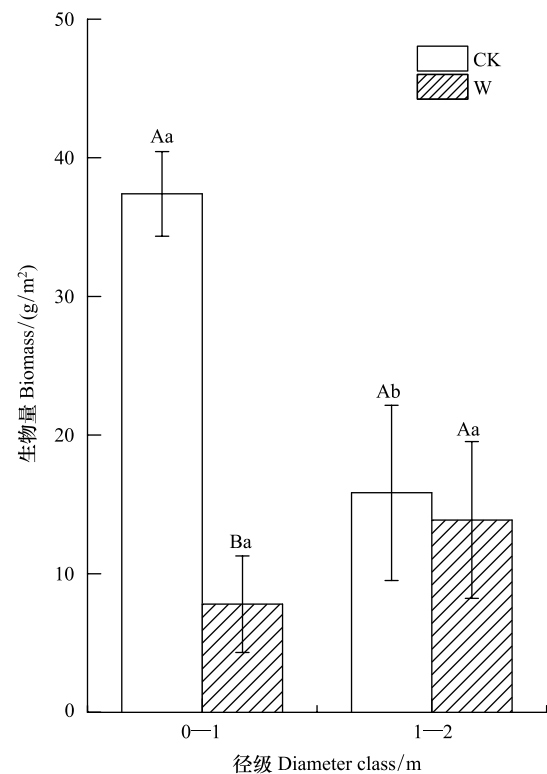


图 1 不同处理各径级的细根生物量

Fig.1 Fine root biomass of different diameter class under different treatments

CK, 对照 control; W, 增温 warming. 不同大写字母表示同一径级不同处理差异显著, 不同小写字母表示同一处理不同径级差异显著; 图中数据为平均值±标准差

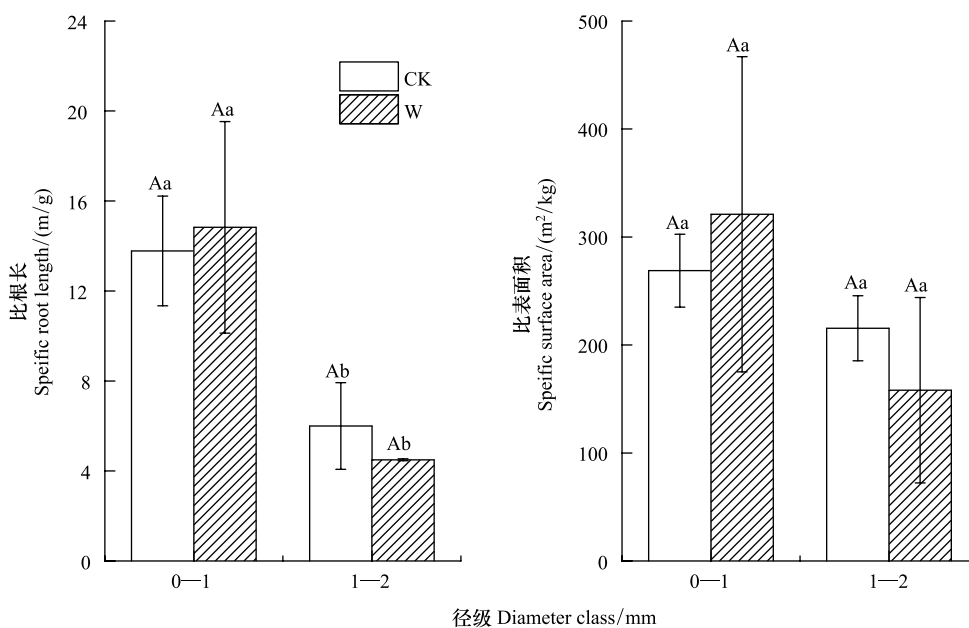


图2 不同处理各径级的细根比根长与比表面积

Fig.2 Fine root specific root length and specific root surface area of different diameter class under different treatments

不同大写字母表示同一径级不同处理差异显著,不同小写字母表示同一处理不同径级差异显著。图中数据为平均值±标准差

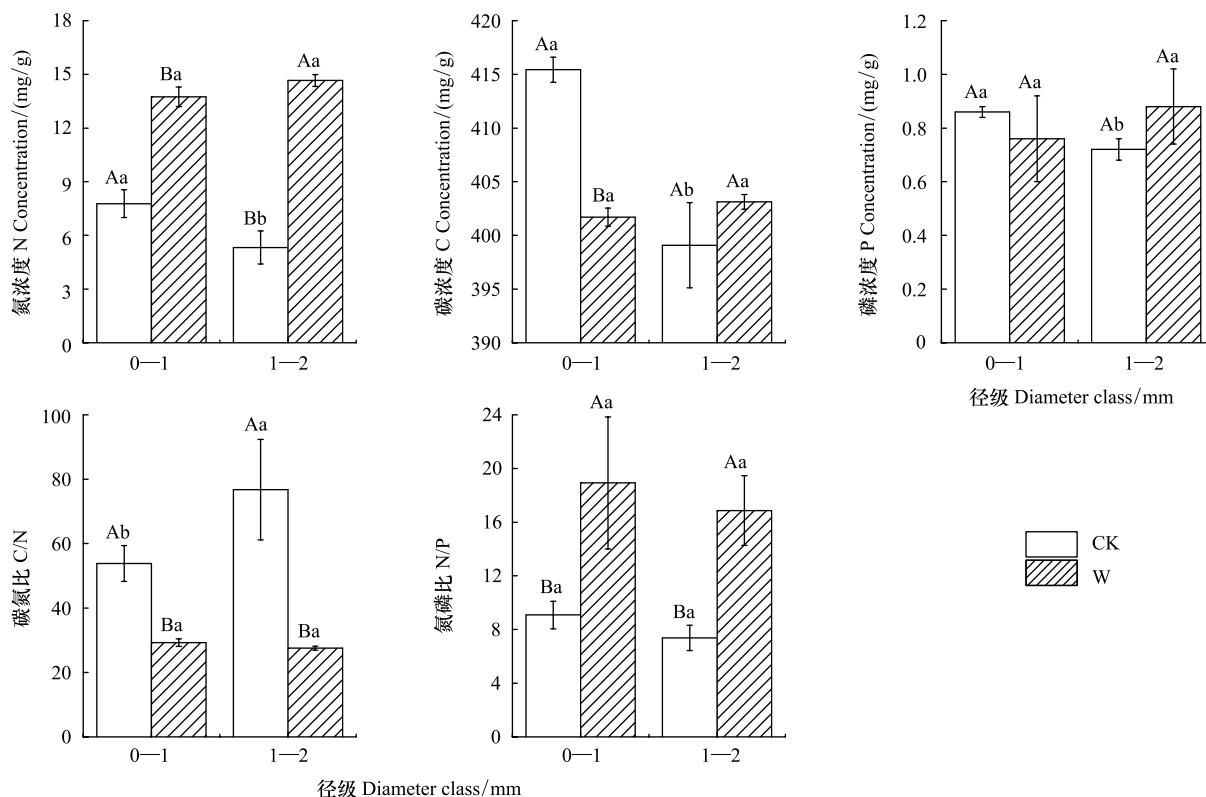


图3 不同处理各径级的细根C浓度、N浓度、P浓度和C/N、N/P

Fig.3 Concentrations of C,N,P and ratios of C/N,N/P of different diameter class of fine roots under different treatments

不同大写字母表示同一径级不同处理差异显著,不同小写字母表示同一处理不同径级差异显著;图中数据为平均值±标准差

土壤增温对瑞士的绿赤杨(*Alnus viridis*)、普通赤杨(*Alnus glutinosa*)、挪威云杉(*Picea abies*)、樟子松(*Pinus*

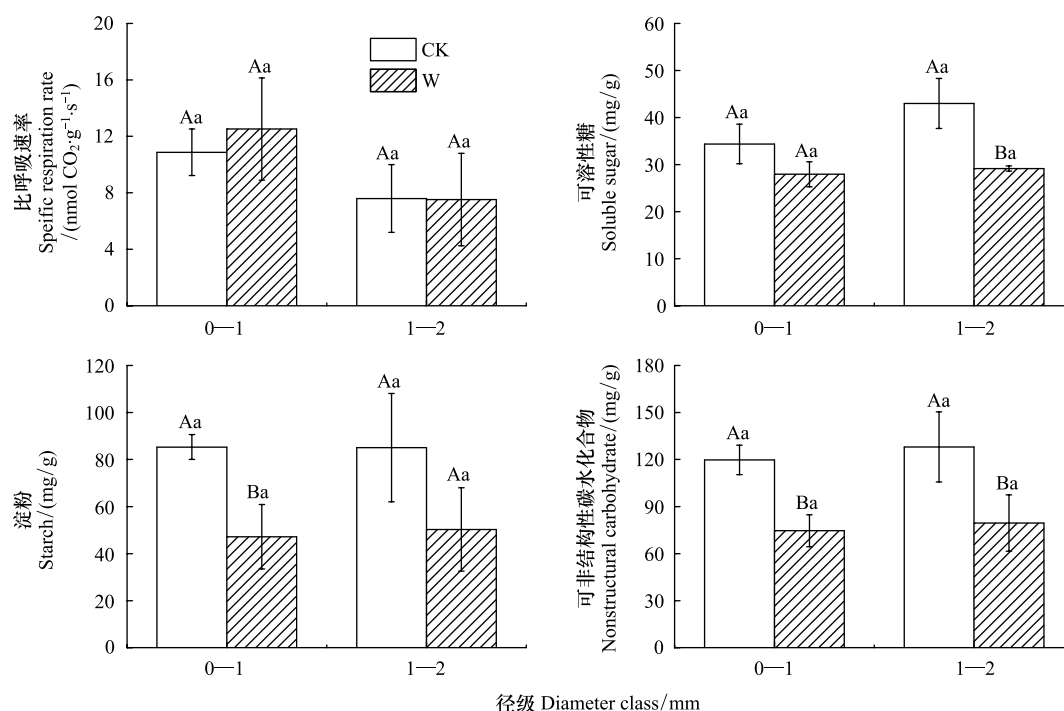


图4 不同处理各径级的细根比呼吸速率、可溶性糖、淀粉和非结构性碳水化合物

Fig.4 Fine root specific respiration rate, soluble sugar, starch and nonstructural carbohydrate of different diameter class under different treatments

不同大写字母表示同一径级不同处理差异显著,不同小写字母表示同一处理不同径级差异显著。图中数据为平均值±标准差

sylvestris)、瑞士石松(*Pinus cembra*)、垂枝桦(*Betula pendula*)6个物种细根 SRL 没有影响,Equiza 等^[32]研究指出土壤—空气增温对春季小麦细根 SRA 没有作用,这与本研究结果相一致。造成这种结果的原因可能是根系对养分有效性的响应更多地通过细根生物量特别是 0—1 mm 细根的调整(即分配的调整),而细根形态上的调整相对很小^[33]。

3.2 土壤增温对细根化学计量学特征的影响

本试验发现土壤增温显著的增加了细根 N 浓度,显著的降低了 C/N 比率,而对 1—2 mm 细根 C 浓度没有影响,这个结果与 Zhou 等^[9]研究结果一致。Zogg^[34]、Bassirirad^[35]和 Wan^[25]等人研究发现土壤增温增加了细根 N 浓度是因为在更高的温度下细根活性更强,土壤 N 有效性增加,导致活细根吸收 N 浓度增加。土壤增温后 0—1 mm 细根 C 浓度下降,而 1—2 mm 细根 C 浓度却没发生变化,可能是因为 0—1 mm 细根主要是吸收根,土壤增温增加了土壤 N 有效性,导致土壤 C 向 0—1 mm 细根分配的比例相对减少,而 1—2 mm 细根主要是结构根,土壤增温虽然增加了土壤 N 有效性,但细根吸收 N 浓度只是积累于细根中而不参与代谢,导致土壤 C 向 1—2 mm 细根分配的比例并未变化。土壤增温细根 C/N 比率显著降低是因为细根吸收 N 显著增加而吸收 C 显著降低或没有变化。本试验还发现土壤增温对细根 P 浓度没有影响,这可能是因为土壤 P 是很容易被固定的元素,特别是亚热带土壤 P 极易被固定,P 有效性极低,即使是土壤增温也未能明显促进土壤 P 的矿化速率,导致根系对 P 的吸收并未明显变化。但土壤增温后细根 N 浓度的升高导致 N/P 比率显著升高表明了土壤增温可能导致营养元素失衡,特别是受 P 营养的限制可能更为强烈^[36]。

3.3 土壤增温对细根代谢特征的影响

本试验发现在 18 °C 参考温度下测得 CK 与 W 两个处理的 SRR 没有变化,说明土壤增温后细根呼吸还没有出现驯化现象,即在增温条件下 W 处理的细根呼吸应更高于 CK。Burton 等^[37]研究表明,在 6 °C 和 18 °C 参照温度下对密歇根州 90a 的糖槭(*sugar maple*)进行细根呼吸测定,发现土壤温度的季节性变化没有对细根呼

吸产生温度驯化,这与本试验的结果类似。造成土壤增温后细根呼吸未出现驯化的原因可能有以下原因:1)试验样地增温才1年,增温时间跨度还不大;2)增温样地的温度未能达到细根呼吸驯化的阈值^[37]。但也有一些研究发现细根呼吸会产生部分温度驯化,驯化受到底物限制和腺苷酸控制的影响^[38]。多数研究发现植物组织 N 浓度与呼吸速率往往存在强烈的正相关性^[39-40],而本试验发现在 18 °C 参照温度下,W 细根的 N 浓度显著高于 CK,但 W 和 CK 处理细根呼吸没有差异。这可能是因为土壤 N 浓度超出了杉木幼苗所需的 N 浓度,超出的部分 N 浓度不参与 N 的吸收和同化而只是积累于细根中。

本试验结果显示土壤增温后,细根 NSC 显著下降。Karst 等^[41]研究表明加拿大阿尔伯塔省罗奇波尔附近的处于生长期的黑云杉和黑松(*Pinus contorta*)幼苗随着土壤温度降低根系 NSC 浓度升高,这与本试验结果类似。同时,本试验发现对照试验中可溶性糖、淀粉分别占 NSC 的 31.25%、68.75%,增温试验中可溶性糖、淀粉分别占 NSC 的 36.81%、63.19%,说明增温促使贮存的淀粉更多的相对比例转化为可溶性糖,这亦表明了增温后细根对 NSC 消耗增加,更多地动用了 NSC 贮存。造成这种结果可能是因为以下几个原因:1)土壤增温,土壤变得干旱,降低了植物的光合速率,致使淀粉和可溶性碳向细根的运输减少;2)W 处理的细根呼吸没有发生驯化,所以导致 NSC 加速消耗。这表明增温后导致了细根出现一定的代谢失衡现象,这有可能引起根系功能障碍,并引起细根死亡增加,寿命缩短(未刊资料),从而对杉木的养分、水分吸收和杉木生长产生影响。

4 结论

本试验可以发现:1)土壤增温后 0—1 mm 细根生物量显著下降,1—2 mm 细根生物量没有变化,细根形态也没有发生变化,说明了根系对养分有效性的响应更多地通过细根生物量特别是 0—1 mm 细根的调整,而细根形态上的调整相对较少;2)土壤增温后细根 N 浓度和 N/P 显著增加,细根 C/N 显著降低,0—1 mm 细根 C 浓度显著降低,而 1—2 mm 细根 C 浓度没有变化,细根 P 浓度也没有变化,表明土壤增温后细根营养元素失衡,对 N/P 的分析说明了增温样地杉木幼苗更易受到 P 素的限制;3)土壤增温后细根呼吸没有出现驯化现象,细根 NSC 显著下降,表明增温后细根出现一定的代谢失衡现象,并引起细根死亡增加,寿命缩短,从而对杉木的养分、水分吸收和杉木生长产生影响。

参考文献(References):

- [1] IPCC. Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press. 2013.
- [2] Way D A, Oren R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree physiology*, 2010, 30(6): 669-688.
- [3] Vogt K A, Grier C C, Vogt D J. Production, turnover, and nutrient dynamics of above-and belowground detritus of world forests. *Advances in ecological research*, 1986, 15: 303-377.
- [4] Tierney G L, Fahey T J, Groffman P M, Hardy J P, Fitzhugh R D, Driscoll C T, Yavitt J B. Environmental control of fine root dynamics in a northern hardwood forest. *Global Change Biology*, 2003, 9(5): 670-679.
- [5] Bronson D R, Gower S T, Tanner M, Linder S, Van Herk I. Response of soil surface CO₂ flux in a boreal forest to ecosystem warming. *Global Change Biology*, 2008, 14(4): 856-867.
- [6] Lyons E M, Pote J, DaCosta M, Huang B R. Whole-plant carbon relations and root respiration associated with root tolerance to high soil temperature for *Agrostis* grasses. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 59(3): 307-313.
- [7] Allen L H, Vu J C V. Carbon dioxide and high temperature effects on growth of young orange trees in a humid, subtropical environment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2009, 149(5): 820-830.
- [8] Pregitzer K S, King J S, Burton A J, Brown S E. Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 105-115.
- [9] Zhou Y M, Tang J W, Melillo J M, Butler S, Mohan J E. Root standing crop and chemistry after six years of soil warming in a temperate forest. *Tree Physiology*, 2011, 31(7): 707-717.
- [10] Atkin O K, Edwards E J, Loveys B R. Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 141-154.

- [11] Apostol K G, Jacobs D F, Wilson B C, Salifu K F, Dumroese R K. Growth, gas exchange, and root respiration of *Quercus rubra* seedlings exposed to low root zone temperatures in solution culture. *Forest ecology and management*, 2007, 253(1/3): 89-96.
- [12] Burton A J, Pregitzer K S, Ruess R W, Hendrick R L, Allen M F. Root respiration in North American forests: effects of nitrogen concentration and temperature across biomes. *Oecologia*, 2002, 131(4): 559-568.
- [13] Piao S L, Luyssaert S, Ciais P, Janssens I A, Chen A P, Cao C, Fang J Y, Friedlingstein P, Luo Y Q, Wang S P. Forest annual carbon cost: a global-scale analysis of autotrophic respiration. *Ecology*, 2010, 91(3): 652-661.
- [14] Chen G S, Yang Z J, Gao R, Xie J S, Guo J F, Huang Z Q, Yang Y S. Carbon storage in a chronosequence of Chinese fir plantations in southern China. *Forest Ecology and Management*, 2013, 300: 68-76.
- [15] Melillo J M, Steudler P A, Aber J D, Newkirk K, Lux H, Bowles F P, Catricala C, Magill A, Ahrens T, Morrisseau S. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 2002, 298(5601): 2173-2176.
- [16] Schindlbacher A, Zechmeister-boltenstern S, Jandl R. Carbon losses due to soil warming: do autotrophic and heterotrophic soil respiration respond equally? *Global Change Biology*, 2009, 15(4): 901-913.
- [17] Li D J, Zhou X H, Wu L Y, Zhou J Z, Luo Y Q. Contrasting responses of heterotrophic and autotrophic respiration to experimental warming in a winter annual-dominated prairie. *Global change biology*, 2013, 19(11): 3553-3564.
- [18] Clark D A, Piper S C, Keeling C D, Clark D B. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984—2000. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(10): 5852-5857.
- [19] Buysse J, Merckx R. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue. *Journal of Experimental Botany*, 1993, 44(10): 1627-1629.
- [20] 于丽敏, 王传宽, 王兴昌. 三种温带树种非结构性碳水化合物化合物的分配. *植物生态学报*, 2011, 35(12): 1245-1255.
- [21] Bassow S J, McConnaughay K D M, Bazzaz F A. The Response of Temperate Tree Seedlings Grown in Elevated CO₂ to Extreme Temperature Events. *Ecological applications*, 1994, 4(3): 593-603.
- [22] Soussana J F, Casella E, Loiseau P. Long-term effects of CO₂ enrichment and temperature increase on a temperate grass sward. *Plant and soil*, 1996, 182(1): 101-114.
- [23] Forbes P J, Black K E, Hooker J E. Temperature-induced alteration to root longevity in *Lolium perenne*. *Plant and Soil*, 1997, 190(1): 87-90.
- [24] Kandeler E, Tschirko D, Bardgett R D, Hobbs P J, Kampichler C, Jones T H. The response of soil microorganisms and roots to elevated CO₂ and temperature in a terrestrial model ecosystem. *Plant and Soil*, 1998, 202(2): 251-262.
- [25] Wan S Q, Norby R J, Pregitzer K S, Ledford J, O'Neill E G. CO₂ enrichment and warming of the atmosphere enhance both productivity and mortality of maple tree fine roots. *New Phytologist*, 2004, 162(2): 437-446.
- [26] Hendrick R L, Pregitzer K S. Patterns of fine root mortality in two sugar maple forests. *Nature*, 1993, 361(6407).
- [27] Norby R J, Long T M, Hartz-Rubin J S, O'Neill E G. Nitrogen resorption in senescing tree leaves in a warmer, CO₂-enriched atmosphere. *Plant and Soil*, 2000, 224(1): 15-29.
- [28] Rustad L E J L, Campbell J, Marion G, Norby R, Mitchell M, Hartley A, Cornelissen J, Gurevitch J, GCTE-NEWS. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 2001, 126(4): 543-562.
- [29] Baddeley J A, Watson C A. Influences of root diameter, tree age, soil depth and season on fine root survivorship in *Prunus avium*. *Plant and Soil*, 2005, 276(1-2): 15-22.
- [30] Lin C F, Yang Y S, Guo J F, Chen G S, Xie J S. Fine root decomposition of evergreen broadleaved and coniferous tree species in mid-subtropical China: dynamics of dry mass, nutrient and organic fractions. *Plant and soil*, 2011, 338(1/2): 311-327.
- [31] Alvarez-Uria P, Körner C. Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species. *Functional Ecology*, 2007, 21(2): 211-218.
- [32] Equiza M A, Tognetti J A. Morphological plasticity of spring and winter wheats in response to changing temperatures. *Functional Plant Biology*, 2002, 29(12): 1427-1436.
- [33] Poorter H, Ryser P. The limits to leaf and root plasticity: what is so special about specific root length? *New Phytologist*, 2015, 206(4): 1188-1190.
- [34] 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.
- [35] Bassirirad H. Kinetics of Nutrient Uptake by Roots: Responses to Global Change. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 155-169.
- [36] Li Y, Niu S L, Yu G R. Aggravated phosphorus limitation on biomass production under increasing nitrogen loading: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2016, 22(2): 934-943.

- [37] 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.
- [38] Atkin O K, Tjoelker M G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in plant science*, 2003, 8(7) : 343-351.
- [39] Burton A J, Jarvey J C, Jarvi M P, Zak D R, Pregitzer K S. Chronic N deposition alters root respiration-tissue N relationship in northern hardwood forests. *Global Change Biology*, 2012, 18(1) : 258-266.
- [40] Reich P B, Tjoelker M G, Pregitzer K S, Wright I J, Oleksyn J, Machado J L. Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants. *Ecology letters*, 2008, 11(8) : 793-801.
- [41] Karst J, Landhäusser S M. Low soil temperatures increase carbon reserves in *Picea mariana* and *Pinus contorta*. *Annals of Forest Science*, 2014, 71(3) : 371-380.