DOI: 10.5846/stxb201604150696
史顺增,熊德成,冯建新,许辰森,钟波元,邓飞,陈云玉,陈光水.模拟氮沉降对杉木幼苗细根的生理生态影响.生态学报,2017,37(1): - .
Shi S Z,Xiong D C,Feng J X, Xu C S, Zhong B Y, Deng F, Chen Y Y, Chen G S.Ecophysiological effects of simulated nitrogen deposition on fine roots of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) seedlings.Acta Ecologica Sinica,2017,37(1): - .

模拟氮沉降对杉木幼苗细根的生理生态影响

史顺增[1,2],熊德成[1,2,*],冯建新[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 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地,福州 350007

2 福建师范大学地理研究所,福州 350007

摘要:根对氮沉降的生理生态响应将显著影响森林生态系统的生产力和碳吸存。为了揭示氮沉降对杉木细根的生理生态影响,对一年生杉木(*Cunninghamia lanceolata*)幼苗进行了模拟氮沉降试验,并测定施氮一年后杉木幼苗细根生物量、细根形态学特征(比根长、比表面积)、元素化学计量学指标(C、N、P、C/N、C/P、N/P)、细根代谢特征(细根比呼吸速率、非结构性碳水化合物)。结果表明:(1)杉木细根生物量随氮添加水平的升高而显著降低,尤其是 0—1mm 细根生物量;细根比根长和比表面积随氮添加水平升高而显著增大。(2)氮添加后杉木细根 C 含量、C/N、C/P 显著降低,高氮添加导致 1—2 mm 细根 N 含量和 N/P 显著升高,而低氮添加导致 1—2 mm 细根 P 含量显著升高、N/P 显著降低,而 0—1 mm 细根的 N、P 含量则保持相对稳定。(3)氮添加后杉木细根比呼吸速率无显著变化,细根可溶性糖含量随氮添加增加而显著增加,而淀粉含量和 NSC 显著降低。综合以上结果表明:氮添加后用于细根形态构建的碳分配减少,这可能会减少土壤中有机碳的保留,0—1 mm 细根的形态更易发生变化,但是其内部 N、P 养分含量相对更稳定以维持生理活动,细根 NSC 对氮添加的响应表明施氮可能导致细根受光合产物的限制。

关键词:氮沉降;细根;生物量;细根形态;细根呼吸;非结构性碳水化合物

Ecophysiological effects of simulated nitrogen deposition on fine roots of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) seedlings

SHI Shunzeng[1,2],XIONG Decheng[1,2,*],FENG Jianxin[1,2], XU Chensen[1,2], ZHONG Boyuan[1,2], Deng Fei[1,2], CHEN Yunyu[1,2], CHEN Guangshui[1,2]

1 *State Key Laboratory of Humid Subtropical Mountain Ecology*, *Fuzhou* 350007, *China*

2 *School of Geographical Sciences*, *Fujian Normal University*, *Fuzhou* 350007, *China*

Abstract: The ecophysiological responses of fine roots to nitrogen deposition will significantly influence the productivity and carbon sequestration of forest ecosystems. Currently, there is large quantity of researches on the responses of fine roots to nitrogen deposition, but there are still some controversies. In the present study, a simulated nitrogen deposition experiment was conducted to investigate the impact of nitrogen deposition on fine root ecophysiological traits of 1-year-old Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) seedlings. According to the ambient nitrogen deposition, three nitrogen addition levels were set: control (CT, 0 kg N ha^{-1} yr^{-1}), low nitrogen (LN, 40 kg N ha^{-1} yr^{-1}), and high nitrogen (HN, 80 kg N ha^{-1} yr^{-1}). Ingrowth core method and soil core method were applied to measure fine root biomass, morphology (specific root length and specific root surface area, root tissue density), stoichiometry (C, N, P, C/N, C/P, N/P), and metabolic characteristics (specific root respiration rate, soluble sugar, starch, nonstructural carbohydrates) after one year of simulated nitrogen deposition. The results showed that: (1) Nitrogen addition significantly reduced Chinese fir fine root biomass, but

基金项目:国家自然科学基金(31500408);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:2016-04-15; **修订日期**:2016-00-00

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: xdc104@163.com

significantly increased specific root length and specific root surface area, especially for roots of the 0—1 mm diameter class. While nitrogen addition had no significant effect on fine root tissue density, HN treatment did decrease fine root tissue density of the 0—1mm roots. Compared with the 1—2mm roots, the 0—1 mm roots were more flexible to change in terms of root biomass, specific root length, specific root surface area. (2) Nitrogen addition significantly reduced C concentration and decreased C/N and C/P in fine roots, N concentration and the N/P ratio in fine roots of 1—2 mm were significantly increased in HN treatment, while in LN treatment, P concentration was significantly increased and N/P significantly decreased in fine root of 1—2 mm. There seemed an interesting phenomenon that P absorption of fine roots was improved only under low level nitrogen addition. Compared with the 1—2 mm roots, the 0—1 mm roots had more conservative concentrations of both N and P. (3) Under nitrogen addition, specific fine root respiration rate had no significant change. Soluble sugar concentration in fine roots increased significantly with nitrogen addition, but the concentrations of starch and nonstructural carbohydrate were significantly reduced. In conclusion, the results showed that the C allocation to build fine roots decreased with nitrogen addition and it might decrease soil C sequestration through fine root turnover. Compared with the 1—2 mm roots, the 0—1 mm roots seemed more flexible to alter their morphology (specific length and surface area), while more conservative in N and P concentrations in order to maintain the ecophysiological activities in fine roots. Under nitrogen addition, specific root respiration was unchanged, but the total nonstructural carbohydrate in fine roots significantly decreased and more starch was converted into soluble sugar, which implied that fine roots under nitrogen addition might subject to carbohydrate limitation.

Key Words: nitrogen deposition; fine root; biomass; fine root morphology; fine root respiration; nonstructural carbohydrate

由于化石燃料的使用和农业施肥的增加[1],在 20 世纪大气氮沉降增加了 3—5 倍[2],甚至在某些地区增加的更多[3-4]。预计到 21 世纪末全球氮沉降速率会增加 2—3 倍[5]。我国中东部森林生态系统氮沉降已超过 20 kg N ha^{-1} yr^{-1},成为全球三大氮沉降区之一,并呈逐渐加重趋势[6]。然而,有关氮沉降将对森林生态系统生产力和碳吸存产生怎样的影响,目前还存在很大的不确定性[7]。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是中国南方重要的造林和用材树种,杉木林种植广泛,面积 1239.1×10^4 hm^2,蓄积量为 $47357.33\times10^4 m^3$,分别占全国人工林面积和蓄积量的 26.55%和 46.89%,在中国人工林中占据重要地位[8]。目前,杉木人工林对氮沉降的响应已有一些研究,如氮沉降对生产力[9]、凋落物分解[10]、土壤养分[9]、养分平衡[11]等的影响,但氮沉降对杉木地下特别是细根的影响目前还鲜见报道。

细根(≤2 mm)是水分和养分吸收的主要器官,也是根系中活跃性和敏感度最高的部分[12-13],同时细根周转又是土壤碳输入的主要途径,因而细根对氮沉降的生理生态响应如何,将显著影响森林生态系统的生产力和碳源汇变化。目前有关氮沉降对细根的影响虽有一定研究[7,14],但细根对氮沉降的生理生态响应仍存在一定的争议,如细根生物量对氮沉降的响应既可能增加、也可能降低或不变;氮沉降对细根比根长的影响亦表现为降低或增加[14]。同时,整体上看,氮沉降对细根生物量、形态的影响研究较多,而对细根生理代谢(细根呼吸)的研究十分缺乏,有关氮沉降对细根化学计量学的影响中大多关注碳、氮含量,而对细根磷含量的影响研究很少;而对细根生物量、形态、化学计量学和生理活性同时研究的则更少[14]。因而只有从这几个方面同时研究才更能全面深入反映细根生理生态变化。

为此,本研究通过模拟氮沉降试验,研究氮沉降对杉木幼苗细根生理生态的影响,以为进一步揭示氮沉降对杉木人工林生产力和碳吸存的影响提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地主要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(26°19′N,117°36′E),该区属中亚

热带季风气候,多年平均气温 20.1℃,多年平均降水量 1 670 mm,降水多集中于 3—8 月份。本研究区土壤以花岗岩发育的红壤和黄壤为主。

根据样地氮沉降水平的背景值(36kg N ha^{-1} yr^{-1}),本试验设置对照(CT)、低氮(LN)(40 kg N ha^{-1} yr^{-1})、高氮(HN)(80 kg N ha^{-1} yr^{-1})处理,每种处理 5 个重复,每个实验小区面积 2 m×2 m,共 15 个小区。小区四周主要用 4 块 PVC 板(200 cm × 70 cm 深)焊接而成,与周围土壤隔开。小区土壤为人工填土,土壤取自附近的杉木林土壤,按 0—10 cm、10—20 cm、20—70 cm 分层取回,剔除根系、石块和其他杂物,土壤分层混合均匀后,按原分层重填回试验小区内,并调整土壤容重至与自然土壤容重接近。2013 年 11 月在每个小区种植 4 棵 1 年生杉木幼苗。并于 2014 年 3 月份开始施氮肥(NH_4NO_3,分析纯),每月月初以溶液的形式对小区喷洒,全年共 12 次。按照处理水平要求,将每个小区每次所需要喷洒的 NH_4NO_3 溶解在 800 mL(相当年降雨量增加约 2 mm)去离子水中,用手提式喷雾器在小区四周从幼苗林冠上方对小区均匀喷洒。对照小区喷洒等量的去离子水。

2015 年 1 月,采用土钻法在每个小区随机取四个土样,土钻直径 3.5 cm,测定 0—10 cm 和 10—20 cm 土壤的基本理化性质(见表 1)。

表 1　氮沉降试验小区土壤理化性质(0—10 cm 和 10—20 cm)

Table 1　Soil physical and chemical properties in CT、LN and HN plots(0—10 cm and 10—20 cm)(means ± SD)

土壤性质 Soil property	样地 Plot			
	土层 soil layer	对照 control	低氮 low nitrogen	高氮 high nitrogen
可溶性有机碳 DOC /(mg/kg)	0—10 cm	6.71±1.55 a	6.00±0.93 ab	4.82±0.68 b
	10—20 cm	5.30±0.55 a	5.96±0.96 a	5.69±1.22 a
可溶性有机氮 DON/(mg/kg)	0—10 cm	3.82±0.80 c	7.66±2.25 b	17.10±5.38 a
	10—20 cm	4.49±0.65 b	6.50±2.80 b	16.19±2.48 a
铵态氮 /(mg/kg)	0—10 cm	3.65±1.05 b	4.33±0.91 b	14.00±2.34 a
	10—20 cm	3.10±0.55 b	3.52±0.37 b	12.23±4.89 a
硝态氮 /(mg/kg)	0—10 cm	3.28±1.43 c	9.98±0.68 b	19.08±4.10 a
	10—20 cm	2.70±0.98 b	4.25±2.30 b	17.37±2.80 a
全磷 TP /(mg/kg)	0—10 cm	211.33±12.93 a	203.24±15.52 a	221.08±12.33 a
	10—20 cm	217.29±16.6 a	207.54±10.81 a	201.89±4.10 a
有效磷 AP /(mg/kg)	0—10 cm	2.09±0.40 a	2.20±0.27 a	1.86±0.17 a
	10—20 cm	1.96±0.15 c	2.24±0.21 b	2.60±0.22 a

同行不同字母表示不同处理在同一指标中达到 0.05 显著水平,图中数据为平均值±标准差

1.2　实验方法

1.2.1　细根取样

2015 年 1 月,在每个样地中心布设一个内生长环(直径 20 cm,深度 20 cm)。内生长环布设时,先把内生长环砸入土壤,将环内的土壤分层挖出,迅速带回实验室仔细挑出所有根系,并用水清洗干净,挑出杉木活根,并按 0—1 mm,1—2 mm 进行分级。然后将土壤分层回填至内生长环中。从各径级杉木细根样品中,随机挑出一部分进行细根呼吸测定,剩余样品直接在微波炉中杀青 2 min,之后在 65℃烘箱中烘 48 h 至恒重,用于测定细根碳(C)、氮(N)、磷(P)、非结构性碳(NSC)含量。

1.2.2　细根呼吸和细根形态测定

为了保证测定数据的准确,细根在离体后立即清洗测定根系呼吸,每布设一个样地内生长环就测定一次根呼吸,每个样地的细根呼吸测定均在离体后 2 h 之内完成。测定细根呼吸前,将挑选好的杉木细根放入液态的生理缓冲液(10 mM MES,1 mM $CaSO_4$)中,放置约 10 min,缓冲液用烧杯盛放在温度为 18℃的水浴锅中,以达到与待测环境的平衡,其余待测的细根样品均存放在冰箱中冷藏保持活性。细根呼吸用液相氧电极(Oxytherm, Hansatech, UK)进行测定,吸取 2.3 ml 水浴锅烧杯中的缓冲液加入氧电极反应槽中,之后将烧杯

中的细根放入反应槽中进行呼吸测定,与此同时将下一个样品放入水浴锅烧杯的缓冲液中[15]。每个样地每个径级均测定 5—6 个重复。

细根样品测完后立即用数字化扫描仪 Epson scanner 进行扫描,并用专业根系扫描分析系统 WinRHIZO (WinRhizo Pro STD 1600+,Regent Inc. Canada)对不同处理不同径级的细根图像获得根形态指标。扫描后的细根放置在 65℃烘箱中烘干至恒重。整理获得以下数据:比根长=根长/干重(Specific root length,SRL)(m/g)、比表面积=表面积/干重(Specific root surface area,SRA)(cm^2/g)、比呼吸速率=呼吸速率×体积/60/干重(Specific root respiration,SRR)($nmolO_2/g/s$)、组织密度=干重/体积(Root Tissue density,RTD)(g/cm^3)。

1.2.3 细根生物量测定

2015 年 4 月(施氮后 1 年左右),采用土芯法在对照(CT)、低氮(LN)、高氮(HN)小区内对根系进行随机取样,每个小区取四个土钻,土钻直径 3.5 cm,取样深度分 0—10 cm、10—20 cm、20—40 cm 和 40—60 cm。将杉木细根挑出后立即带回实验室清洗,剔除死根后分 0—1 mm 和 1—2 mm 径级。分别装入小信封袋中放入 65 ℃烘箱中烘干至恒重。

1.2.4 细根 C、N、P 测定方法

直接杀青烘干的细根在获取重量后使用球磨仪磨碎,称取 10 mg 用元素分析仪(vario EL III Element Analyzer, Germany)测定杉木细根中 C、N 含量;称取 250 mg 细根样品用 $HClO_4$-H_2SO_4消煮法脱硅定容到 100 ml,静置 24 小时,获取上清液,用连续流动分析仪(skalar san^{++}, HOL)测定 P 含量。

1.2.5 细根非结构性碳测定方法

使用改进后的苯酚-硫酸法[16-17]对细根非结构性碳进行测定。

蔗糖标准液的配制:将分析纯蔗糖在 80 ℃恒温箱中烘至恒重,称取 0.1 g 样品(精确至 0.0001 g),加少量水溶解后转入 100 mL 容量瓶中,并用蒸馏水定容成 20 g/L、40 g/L、60 g/L、80 g/L、100 g/L 浓度的蔗糖标准液,用紫外分光光度计在 490 nm 处测定吸光值,制成标准曲线。

可溶性糖的提取:称取粉碎干样 60 mg,加入 80%乙醇 10 mL,萃取 24 h 后用 4000 r/min 离心 10 min,将离心后的上清液倾入适当的容量瓶;在残留沉淀物中再加入 80%乙醇 5 mL,继续离心 5 min,获取上清液;定容后即可用于可溶性糖浓度测定。

淀粉的提取:将上述提取后的残余物在 100℃下烘 3 h,加入 10 mL 蒸馏水、3 ml 3% HCl 在水浴锅中水解 0.5 h,然后过滤、定容,即可用于淀粉含量测定。

可溶性糖和淀粉浓度测定: 取 1 mL 溶液,转移到离心管中,加入 1 mL (溶于 80%乙醇的) 20%苯酚溶液,然后立即将 5 mL 浓硫酸加入液面,摇晃离心管 1 min,静置 15 min,采用紫外可见分光光度计在 490 nm 处测定吸光值,再根据蔗糖的标准曲线计算出可溶性糖和淀粉的浓度。

1.2.6 数据处理与分析

使用统计软件 SPSS19.0,对细根生物量、细根比根长(SRL)、细根比表面积(SRA)、C、N、P、C/N、N/P、C/P、细根比呼吸速率(SRR)、可溶性糖(soluble sugar)、淀粉(starch)、非结构性碳水化合物(Nonstructural carbohydrates,NSC)、糖淀比数据进行双因素方差分析(施氮处理、径级),再利用单因素方差分析及最小显著差异多重比较检验同一处理、不同径级间,以及同一径级、不同处理间细根各指标的差异。相关图表采用 Origin 9.0 软件及 Excel 2007 完成。

2 结果与分析

2.1 氮添加对细根生物量和形态特征的影响

从表 2 中可以看出,氮添加、径级以及两者之间的交互作用对细根生物量的影响均达到显著水平($P<0.05$)。与 CT 细根总生物量相比,HN 处理细根总生物量极显著降低($P<0.01$),而 LN 处理无显著差异($P>0.05$)。在 0—1mm 径级中, CT、LN、HN 的细根生物量依次呈显著降低的趋势。在 1—2 mm 径级中,CT、LN、

HN 处理细根生物量无显著差异($P>0.05$)。可以得出,氮添加导致细根特别是0—1 mm 细根生物量显著降低(图 1)。

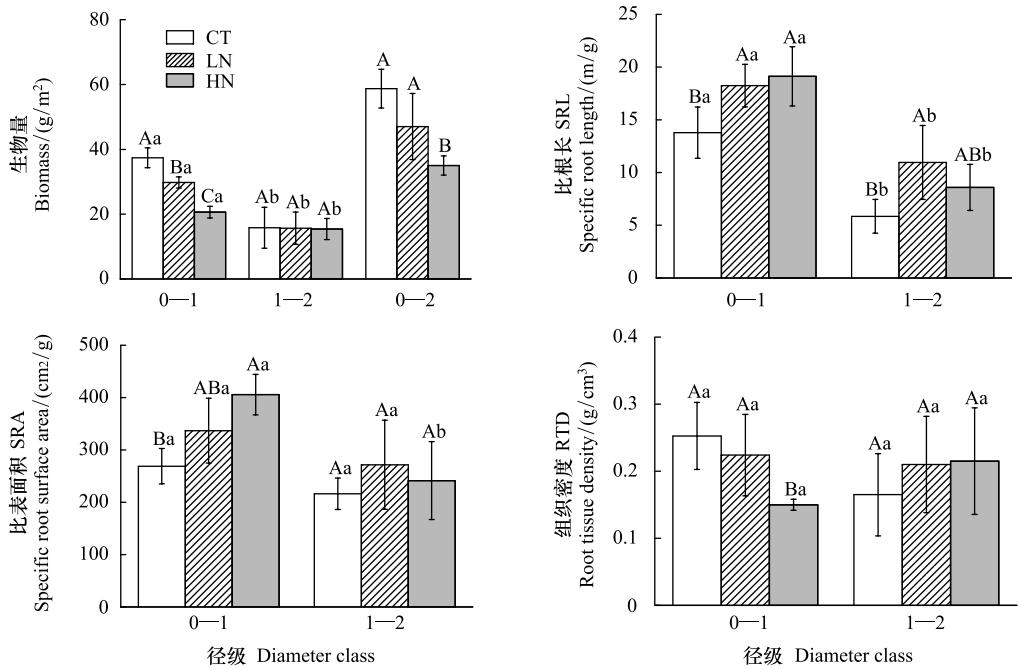

图 1　不同处理各径级细根生物量、比根长、比表面积和组织密度

Fig. 1　Fine root biomass、specific root length、specific root surface area and root tissue density of different diameter class under different treatment

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

表 2　处理、径级及其交互作用对细根生理生态指标影响的双因素方差分析

Table 2　Two-way ANOVA table of effect of different treatment, different diameter class and their interaction on fine root index

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/m²)	0.007	<0.001	0.010
比根长 Specific root length/(m/g)	0.002	<0.001	0.397
比表面积 Specific root surface area/(cm²/g)	0.033	0.001	0.144
组织密度 Root tissue density/(g/cm³)	0.480	0.616	0.063
碳含量 C/(mg/g)	<0.001	0.404	0.003
氮含量 N/(mg/g)	0.002	0.001	0.802
磷含量 P/(mg/g)	0.002	0.104	0.053
碳氮比 C/N	0.001	0.002	0.399
氮磷比 N/P	0.001	0.075	0.019
碳磷比 C/P	<0.001	0.011	0.011
比呼吸速率 Specific respiration rate/(nmolO_2/g/s)	0.337	0.002	0.574
可溶性糖 Soluble sugar/(mg/g)	0.047	0.061	0.197
淀粉 Starch/(mg/g)	<0.001	0.814	0.884
非结构性碳水化合物 Nonstructural carbohydrates/(mg/g)	0.003	0.169	0.627
糖淀比 Soluble sugar/ Starch	<0.001	0.269	0.106

氮添加和径级对细根比根长和比表面积的影响达到显著水平($P<0.05$),氮添加和径级的交互作用对比根长、比表面积的影响不显著($P>0.05$),氮添加、径级以及氮添加与径级的交互作用对细根组织密度均无显

著影响(P>0.05)(表 2)。与 CT 处理相比,LN、HN 处理细根比根长和比表面积均显著增加(P<0.05)。在 0—1 mm 径级中,LN、HN 处理的细根比根长均显著增加(P<0.05),HN 处理的细根比表面积极显著增加(P<0.01)、组织密度显著降低(P<0.05)。在 1—2 mm 径级中,只有 LN 处理细根比根长显著增加(P<0.05)。

2.2 氮添加对细根元素化学计量学性质的影响

氮添加对细根 C、N、P、C/N、N/P、C/P 均有显著影响(P<0.05);径级对细根 N 含量、C/N、C/P 有显著影响(P<0.05),对细根 C、P、N/P 无显著影响(P>0.05);氮添加与径级的交互作用对细根 C 含量、N/P、C/P 有显著影响(P<0.05),对细根 N、P、C/N 均无显著影响(P>0.05)(表 2)。在 0—1 mm 径级中,与 CT 相比,LN、HN 处理的细根 C 含量、C/P 均极显著降低(P<0.01),HN 处理的细根 C/N 显著降低(P<0.05)。在 1—2 mm 径级中,与 CT 相比, LN 处理细根 N/P、C/P 显著降低(P<0.05),细根 P 显著增加(P<0.05);HN 处理细根 C、C/N 显著降低(P<0.05),细根 N、N/P 比显著增加(P<0.05);HN 处理细根 N、C/P、N/P 显著高于 LN(P<0.05),而 LN 处理细根 P 含量却显著高于 HN(P<0.05)。(图 2)

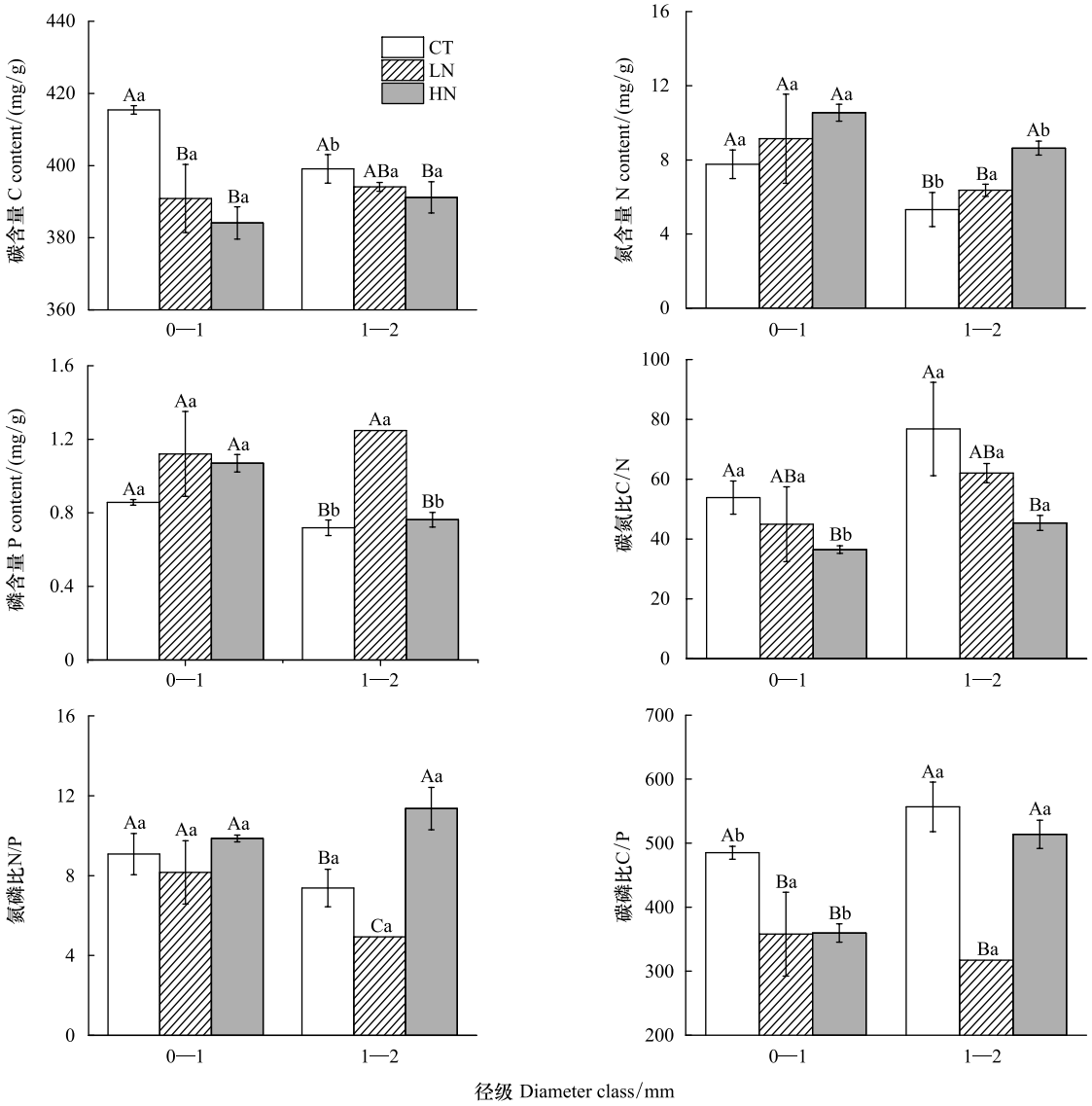

图 2 不同处理各径级的细根 C、N、P 含量,以及 CN 比、NP 比、CP 比

Fig.2 Fine root concentration of C、N、P and ratios of C/N、N/P、C/P of different diameter class under different treatment

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

2.3　氮添加对细根生理代谢的影响

从表 2 中可以看出,氮添加使可溶性糖含量、糖淀比显著增加($P<0.05$),细根淀粉含量、NSC 的极显著降低($P<0.01$);径级和氮添加与径级之间的交互作用对细根可溶性糖含量、淀粉含量、细根 NSC 和糖淀比均无显著影响($P>0.05$);而径级对细根比呼吸速率影响达到极显著水平($P<0.01$),氮添加和氮添加与径级之间的交互作用对细根比呼吸速率无显著差异($P>0.05$)。与 CT 相比,LN 处理细根淀粉含量、NSC 极显著降低($P<0.01$),糖淀比极显著升高($P<0.01$),细根可溶性糖含量无显著差异($P>0.05$);HN 处理细根可溶性糖含量和糖淀比极显著升高($P<0.01$)、细根淀粉含量和 NSC 均显著降低($P<0.05$)。CT、LN 和 HN 处理之间细根比呼吸速率无显著差异。0—1 mm 径级中,与 CT 相比,LN 和 HN 处理的细根淀粉含量、NSC 均显著降低($P<0.05$),细根糖淀比显著升高($P<0.05$)。在 1—2 mm 径级中,与 CT 相比,LN 处理淀粉含量、NSC 显著降低($P<0.05$)、糖淀比显著升高($P<0.05$);HN 处理可溶性糖含量、糖淀比均极显著升高($P<0.01$),淀粉含量极显著降低($P<0.01$)(图 3)。

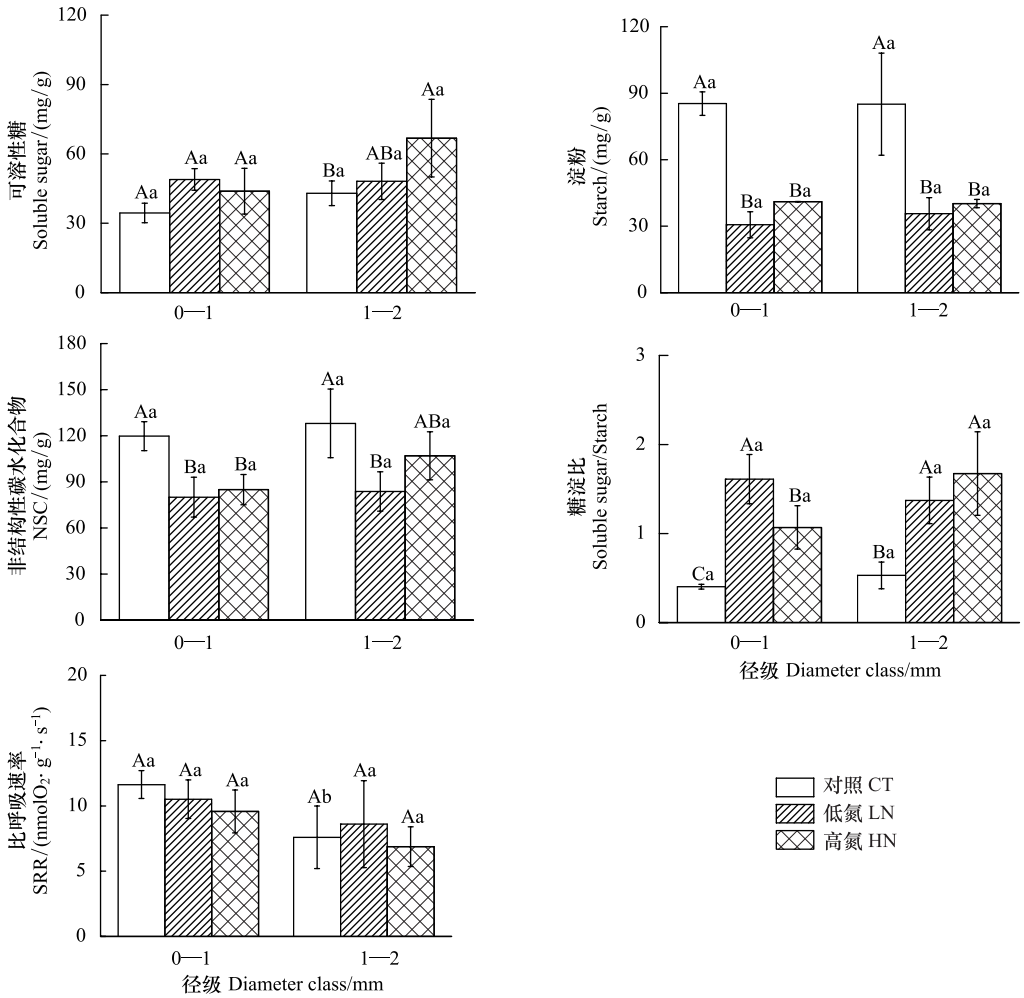

图 3　不同处理各径级的细根可溶性糖、淀粉、NSC、糖淀比、比呼吸速率

Fig.3　Fine root Soluble sugar、Starch、NSC、Soluble sugar/Starch and Specific respiration rate of different diameter class under different treatment

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

3　讨论

3.1　氮添加对细根生物量、形态的影响

目前,关于树木细根生物量如何响应氮沉降还存在争议,一些研究表明,氮添加会导致细根生物量增

加[18-19];也有研究表明细根对氮沉降的响应是生物量降低[20-21]。研究表明,根系对养分有效性的响应更多地通过细根生物量的调整(即分配的调整)[22],本研究中也发现氮添加导致细根生物量减少这与 Poorter[22], Liu[23]和 Lamersdorf[24]等人研究一致。细根的形态与其功能密切相关,可反映出根系对环境的适应的策略[25]。植物根系比根长大则吸收养分和水分的效率就高,同时比根长的大小可以反映植物根系生理活性的强弱[26]。本研究中氮添加后细根生物量降低,细根比根长和比表面积显著增加。这在一定程度上表明细根对资源吸收的功能补偿作用,即通过增加比根长和比表面积以弥补细根生物量的降低,特别是弥补对养分(如 P)和水分的吸收。与此同时,在氮限制的生态系统研究中则有相反的结论:认为氮添加会使植物细根比根长减小[27-28]。本研究区地处北半球中亚热带,是全球三大氮沉降区之一,大部分地区土壤氮有效性较高,植物生长主要受到磷素限制。氮添加后,杉木幼苗为了适应土壤养分环境变化,细根生物量降低,而细根比根长和比表面积增大以增强吸收其它土壤养分的能力[29]。

3.2 氮添加对杉木细根化学计量学的影响

在本研究中,氮添加导致细根内 N 含量升高,C/N 降低(特别是 1—2 mm),这与 Li[14]等的 meta 分析结果一致;同时氮添加导致细根 C 含量降低,与 Ostertag[30]和 Zhu[31]等研究结果一致;而据 Li[14]等的 meta 分析结果显示氮添加对细根 C 含量却无显著影响。本研究中,添加 LN 导致细根 P 含量显著升高(特别是在 1—2 mm 细根中),表明低氮添加有利于促进细根对 P 的吸收。本研究区,植物生长主要受 P 限制,而添加低氮后,因土壤有效氮增加,细根不需要为吸收氮而耗费更多能量,可以分配更多的能量摄取土壤中的其它养分比如限制性元素 P。如有研究表明氮添加会显著促进细根对 P 的吸收[11]。本研究中 HN 并没有促进细根对 P 的吸收,这表明氮添加对细根 P 吸收的促进作用与氮添加水平有关。目前普遍认为较低的 N/P 指示植物生长主要受氮素限制,较高和中等水平的 N/P 能否反映植物受到磷素的限制尚无一致结论[32-33]。然而在本研究中,N/P 均小于 12,对于是否受到磷素的限制以及杉木幼苗细根生长的 N/P 阈值还有待进一步研究。

本研究中只有 HN 处理才导致 1—2 mm 氮含量升高,说明杉木细根对氮的耐受限度可能较高,在较低的氮添加水平下可能不会导致细根内氮的积累。与 1—2mm 细根相比,0—1mm 细根的 N、P 含量相对保持稳定,表明生理活跃的器官(如吸收根、叶片)可能需要保持相对稳定的 N、P 含量以维持功能,而较粗的根则可能对养分(N、P)起到贮藏的作用,因而可能更易发生变化。

3.3 氮添加对杉木细根生理代谢的影响

NSC 是细根呼吸的底物,不仅为新根生长和组织损失再生提供碳源,而且能为养分吸收(如氮、磷等)提供能量[34],在维持根系(尤其是细根)生理功能(如养分吸收和运输)和生态功能(如 C 和 N 循环)方面具有重要作用[35]。可溶性糖是呼吸代谢可以直接利用的底物,而淀粉作为可溶性糖的储存库将会在需要时转化为可溶性糖。本研究中,氮添加使细根可溶性糖含量显著升高(特别是 1—2 mm),淀粉含量显著降低,NSC 显著降低,糖淀比显著增加。这表明氮添加后细根加速了对 NSC 的消耗,细根淀粉更多的转化为可溶性糖。

有研究表明,组织氮浓度和细根呼吸速率密切相关[36-37],氮添加强烈影响细根的功能特性,细根呼吸会显著增加[14];然而也有研究表明长期缓慢氮添加试验虽然会显著增加细根组织氮浓度,但是并没有显著改变细根比呼吸速率,组织氮浓度与比呼吸速率的线性关系会因土壤氮有效性的不同而变化[38]。本研究中氮添加并没有导致比根呼吸增加,主要原因可能在于:(1)氮添加并没有导致细根氮含量显著升高(除 HN 1—2 mm 外);(2)即使细根氮含量升高(如 HN 处理 1—2 mm),增加的氮可能并没有参与生理代谢活动,所以比根呼吸速率并不一定与组织氮浓度显著相关[38-39];(3)细根呼吸速率较低可能与细根受到光合产物供应限制有关(本研究中氮添加后 NSC 下降)。

值得注意的是,本研究仅是仅在冬季(1 月)对细根一次取样测定的结果。然而,细根的生理生态性质可能表现出季节性变化,因而冬季取样测定的结果是否能够反映一年中不同季节的情况还有待进一步的研究。然而,在冬季取样测定的结果仍具有很大的意义,因为秋季至冬季是植物光合产物重新往地下补充的季节[40],因为冬季细根组织内非结构性碳分配的差异以及其它生理生态性质的差异,正好可以反映出一年中不

同氮处理对苗木光合能力和碳消耗之间平衡的影响。

4　结论

氮沉降导致细根特别是 0—1 mm 细根生物量降低,比根长和比表面积增大,细根氮含量升高,碳含量、C/N 比和 C/P 比降低。但只有 HN 导致 1—2 mm 氮含量和 N/P 显著升高,只有 LN 导致 1—2mm 细根磷含量显著升高和 N/P 显著降低;与 1—2 mm 细根相比,0—1 mm 细根的 N、P 含量相对保持稳定。细根比呼吸速率没有显著变化;但 NSC 含量降低,特别是淀粉含量下降、糖淀比升高,表明氮添加后细根可能受光合产物供应限制。结果表明氮添加后用于细根形态构建的碳分配减少,这可能会减少土壤中有机碳的保留;较细细根的形态更易发生变化,但是其内部 N、P 养分含量相对更稳定以维持生理活动;细根 NSC 对氮添加的响应表明氮添加可能导致细根光合产物供应受限。但本文结论仅建立在冬季一次细根取样测定的结果之上,在更长的处理时间后以及在一年不同季节中杉木细根对氮沉降是否表现出相似的生理生态响应尚有待于进一步的研究。

参考文献(References):

[1] Davidson E A. The contribution of manure and fertilizer nitrogen to atmospheric nitrous oxide since 1860. Nature Geoscience, 2009, 2(9): 659-662.

[2] IPCC. Climate Change 2007: the Physical Science Basis. Cambridge, UK, New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2007.

[3] Galloway J N, Dentener F J, Capone D G, Boyer E W, Howarth R W, Seitzinger S P, Asner G P, Cleveland C C, Green P A, Holland E, Karl D M, Michaels A F, Porter J H, Townsend A R, Vöosmarty C J. Nitrogen cycles: past, present, and future. Biogeochemistry, 2004, 70(2): 153-226.

[4] Dentener F, Drevet J, Lamarque J F, Bey I, Eickhout B, Fiore A M, Hauglustaine D, Horowitz L W, Krol M, Kulshrestha U, Lawrence M, Galy-Lacaux C, Rast S, Shindell D, Stevenson D, Van Noije T, Atherton C, Bell N, Bergman D, Butler T, Cofala J, Collins B, Doherty R, Ellingsen K, Galloway J, Gauss M, Montanaro V, Müller J F, Pitari G, Rodriguez J, Sanderson M, Solmon F, Strahan S, Schultz M, Sudo K, Szopa S, Wild O. Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: a multimodel evaluation. Global Biogeochemical Cycles, 2006, 20(4): GB4003.

[5] Lamarque J F, Kiehl J T, Brasseur G P, Butler T, Cameron-Smith P, Collins W D, Collins W J, Granier C, Hauglustaine D, Hess P G, Holland E A, Horowitz L, Lawrence M G, McKenna D, Merilees P, Prather M J, Rasch P J, Rotman D, Shindell D, Thornton P. Assessing future nitrogen deposition and carbon cycle feedback using a multimodel approach: Analysis of nitrogen deposition. Journal of Geophysical Research Atmospheres, 2005, 110(D19): D19303.

[6] Liu X J, Duan L, Mo J M, Du E Z, Shen J L, Lu X K, Zhang Y, Zhou X B, He C E, Zhang F S. Nitrogen deposition and its ecological impact in China: An overview. Environmental Pollution, 2011, 159(10): 2251-2264.

[7] Liu L L, Greaver T L. A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment. Ecology Letters, 2010, 13(7): 819-828.

[8] 国家林业局. 全国森林资源统计(1999-2003), 北京: 中国林业出版社, 2005.

[9] 樊后保, 刘文飞, 李燕燕, 廖迎春, 袁颖红, 徐雷. 亚热带杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林生长与土壤养分对氮沉降的响应. 生态学报, 2007, 27(11): 4630-4642.

[10] 樊后保, 刘文飞, 杨跃霖, 张子文, 曹汉洋, 徐雷. 杉木人工林凋落物分解对氮沉降增加的响应. 北京林业大学学报, 2008, 30(2): 8-13.

[11] 樊后保, 廖迎春, 刘文飞, 袁颖红, 李燕燕, 黄荣珍. 模拟氮沉降对杉木幼苗养分平衡的影响. 生态学报, 2011, 31(12): 3277-3284.

[12] Hendricks J J, Nadelhoffer K J, Aber J D. Assessing the role of fine roots in carbon and nutrient cycling. Trends in ecology & evolution, 1993, 8(5): 174-178.

[13] Nadelhoffer K J. The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. New Phytologist, 2000, 147(1): 131-139.

[14] Li W B, Jin C J, Guan D X, Wang Q K, Wang A Z, Yuan F H, Wu J B. The effects of simulated nitrogen deposition on plant root traits: A meta-analysis. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 82: 112-118.

[15] Clark N M, Apple M E, Nowak R S. The effects of elevated CO on root respiration rates of two Mojave Desert shrubs. Global Change Biology, 2010, 16(5): 1566-1575.

[16] Buysse J, Merckx R. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue. Journal of Experimental Botany, 1993, 44(10): 1627-1629.

[17] 于丽敏, 王传宽, 王兴昌. 三种温带树种非结构性碳水化合物的分配. 植物生态学报, 2011, 35(12): 1245-1255.

[18] Majdi H. Changes in fine root production and longevity in relation to water and nutrient availability in a Norway spruce stand in northern Sweden. Tree Physiology, 2001, 21(14): 1057-1061.

[19] Pregitzer K S, Hendrick R L, Fogel R. The demography of fine roots in response to patches of water and nitrogen. New Phytologist, 1993, 125(3): 575-580.

[20] Jia S X, Wang Z Q, Li X P, Sun Y, Zhang X P, Liang A Z. N fertilization affects on soil respiration, microbial biomass and root respiration in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations in China. Plant and Soil, 2010, 333(1-2): 325-336.

[21] Zhou Y M, Tang J W, Melillo J M, Butler S M, 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.

[22] 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.

[23] Liu Q, Yin H J, Chen J S, Zhao C Z, Cheng X Y, Wei Y Y, Lin B. Belowground responses of *Picea asperata* seedlings to warming and nitrogen fertilization in the eastern Tibetan Plateau. Ecological Research, 2011, 26 (3): 637-648.

[24] Lamersdorf N P, Borken W. Clean rain promotes fine root growth and soil respiration in a Norway spruce forest. Global Change Biology, 2004, 10 (8): 1351-1362.

[25] 李化山, 汪金松, 法蕾, 赵秀海. 模拟氮沉降对油松幼苗生长的影响. 应用与环境生物学报, 2013, 19 (5): 774-780.

[26] Farrar J F, Jones D L. The control of carbon acquisition by roots. New Phytologist, 2000, 147(1): 43-53.

[27] Koch K E. Carbohydrate-modulated gene expression in plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1996, 47(1): 509-540.

[28] Hoch G, Richter A, Körner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. Plant, Cell & Environment, 2003, 26(7): 1067-1081.

[29] Latt C R, Nair P K R, Kang B T. Reserve carbohydrate levels in the boles and structural roots of five multipurpose tree species in a seasonally dry tropical climate. Forest Ecology and Management, 2001, 146(1-3): 145-158.

[30] Ostertag R. Effects of nitrogen and phosphorus availability on fine-root dynamics in Hawaiian montane forests. Ecology, 2001, 82(2): 485-499.

[31] Zhu F F, Yoh M, Gilliam F S, Lu X K, Mo J M. Nutrient limitation in three lowland tropical forests in southern china receiving high nitrogen deposition: insights from fine root responses to nutrient additions. PLoS One, 2013, 8(12): e82661.

[32] Wardle D A, Walker L R, Bardgett R D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. Science, 2004, 305 (5683): 509-513.

[33] 熊德成, 黄锦学, 杨智杰, 卢正立, 陈光水, 杨玉盛, 谢锦升. 亚热带六种天然林树种细根养分异质性. 生态学报, 2012, 32(14): 4343-4351.

[34] Würth M K R, Peláez-Riedl S, Wright S J, Körner C. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. Oecologia, 2005, 143(1): 11-24.

[35] Pinno B D, Wilson S D. Fine root response to soil resource heterogeneity differs between grassland and forest. Plant Ecology, 2013, 214(6): 821-829.

[36] Atkinson L J, Hellicar M A, Fitter A H, Atkin O K. Impact of temperature on therelationship between respiration and nitrogen concentration in roots: an analysisof scaling relationships, Q_{10} values and thermal acclimation ratios. New Phytologist, 2007, 173(1): 110-120.

[37] 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.

[38] 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.

[39] Bauer G A, Bazzaz F A, Minocha R, Long S, Magill A, Aber J, Berntson G M. Effects of chronic N additions on tissue chemistry, photosynthetic capacity, andcarbon sequestration potential of a red pine (*Pinus resinosa* Ait.) stand in the NE United States. Forest Ecology and Management, 2004, 196(1): 173-186.

[40] Boldingh H, Smith G S, Klages K. Seasonal concentrations of non-structural carbohydrates of five *Actinidia* species in fruit, leaf and fine root tissue. Annals of Botany, 2000, 85(4): 469-476.