

DOI: 10.5846/stxb201907221543

范爱连, 张礼宏, 陈廷廷, 陈宇辉, 姜琦, 贾林巧, 王雪, 陈光水. 常绿阔叶林外生、内生菌根树种细根化学计量学性状对 N 添加的响应. 生态学报, 2020, 40(14): 4966-4974.

Fan A L, Zhang L H, Chen T T, Chen Y H, Jiang Q, Jia L Q, Wang X, Chen G S. Response of fine root stoichiometric traits to nitrogen addition in ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal tree species in an evergreen broad-leaved forest. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(14): 4966-4974.

## 常绿阔叶林外生、内生菌根树种细根化学计量学性状对 N 添加的响应

范爱连<sup>1,2</sup>, 张礼宏<sup>1,2</sup>, 陈廷廷<sup>1,2</sup>, 陈宇辉<sup>1,2</sup>, 姜琦<sup>1,2</sup>, 贾林巧<sup>1,2</sup>, 王雪<sup>1,2</sup>, 陈光水<sup>1,2,\*</sup>

1 福建师范大学地理研究所, 福州 350007

2 福建师范大学湿润亚热带生态地理过程教育部重点实验室, 福州 350007

**摘要:**为揭示不同菌根类型树种细根化学计量学性状对 N 添加的塑性响应, 在福建省建瓯市万木林自然保护区常绿阔叶林内选择外生菌根树种罗浮栲 (*Castanopsis fabri*) 和内生菌根树种木荷 (*Schima superba*) 为研究对象, 采用根袋法开展 N 添加试验, 细根在根袋内生长半年后测定化学计量学指标 (C、N、P、C/N、N/P、C/P)。结果表明: 根序对细根化学计量学性状有显著影响, 随着根序的增加, 罗浮栲与木荷细根 C 浓度、C/N、C/P 明显增加, N 浓度与 P 浓度明显下降。N 添加对细根 C、N 浓度均有极显著的促进作用, 但对细根 P 浓度影响不显著, 从而导致细根 C/N 维持稳定, 但 N/P、C/P 升高, 细根受 P 限制增加。细根化学计量学性状对 N 添加的塑性响应在不同序级间以及在外生菌根树种罗浮栲和内生菌根树种木荷之间均无显著差异。结论表明, 研究所选内生、外生菌根树种细根化学计量学性状对 N 添加具有基本相似的响应。

**关键词:** 细根; 化学计量学性状; N 添加; 塑性响应; 常绿阔叶林; 菌根类型

## Response of fine root stoichiometric traits to nitrogen addition in ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal tree species in an evergreen broad-leaved forest

FAN Ailian<sup>1,2</sup>, ZHANG Lihong<sup>1,2</sup>, CHEN Tingting<sup>1,2</sup>, CHEN Yuhui<sup>1,2</sup>, JIANG Qi<sup>1,2</sup>, JIA Linqiao<sup>1,2</sup>, WANG Xue<sup>1,2</sup>, CHEN Guangshui<sup>1,2,\*</sup>

1 Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Key Laboratory for Humid Subtropical Eco-Geographical Processes of the Ministry of Education, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

**Abstract:** In order to reveal the differences in the plastic responses of fine root stoichiometric traits to nitrogen addition between different mycorrhizal tree species, two tree species, *Castanopsis fabri* (ectomycorrhizal) and *Schima superba* (arbuscular mycorrhizal), were selected in an evergreen broad-leaved forest of Wanmulin Nature Reserve, Jianou City, Fujian Province. Root bag method was used to carry out the nitrogen addition experiment. The stoichiometric traits (C, N, P, C/N, N/P, and C/P) were measured after the fine roots have grown in the root bag for half a year. The results showed that root order had a significant effect on the stoichiometric traits of fine roots. With the increase of root order, the C concentration, C/N, and C/P of fine roots of *C. fabri* and *S. superba* increased significantly, while the concentrations of N and P decreased significantly. Nitrogen addition had a very significant effect on the concentrations of fine root C and N, but had no significant effect on the concentration of fine root P. As a result, the fine root C/N remained stable, but both N/P

**基金项目:** 国家自然科学基金重点项目 (31830014); 国家自然科学基金优秀青年基金项目 (31422012)

**收稿日期:** 2019-07-22; **网络出版日期:** 2020-04-28

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

and C/P increased after nitrogen addition, indicating increased P limitation in fine roots. There was no difference in the plastic responses of fine root stoichiometric traits to nitrogen addition among different root orders, and between ectomycorrhizal (*C. faberi*) and arbuscular mycorrhizal tree species (*S. uperba*) as well. It is concluded that the fine root stoichiometric traits of arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal tree species had similar responses to N addition in this study.

**Key Words:** fine roots; stoichiometric traits; nitrogen addition; plastic response; evergreen broad-leaved forest; mycorrhizal types

近几十年来,由于工农业发展和化石燃料的大量燃烧导致 N 沉降在全球范围增加<sup>[1]</sup>,20 世纪大气 N 沉降增加约 4 倍<sup>[2]</sup>,预计到 21 世纪末全球 N 沉降速率还将增加 2.5 倍<sup>[3]</sup>,这些含 N 化合物通过干湿沉降进入陆地生态系统并对其产生巨大影响<sup>[4]</sup>。在这一全球变化背景下,N 沉降研究已成为国际上生态和环境研究的热点内容之一<sup>[5]</sup>,模拟 N 沉降的 N 添加试验不断开展<sup>[6]</sup>。

细根作为植物吸收养分和水分的重要器官,是根系中最活跃和最敏感的部分<sup>[7]</sup>,在生态系统 C 和养分循环中起着重要作用<sup>[8]</sup>。细根化学计量学性状作为细根最重要的功能性状之一,对细根的代谢、分解、土壤微生物活性和土壤碳的输入起着关键作用<sup>[7,9]</sup>。传统细根研究通常将直径小于某一定值(一般 $\leq 2$  mm)的根系作为整体进行研究。但以往实验表明,即使是细根,其化学元素含量,形态、功能、周转等都存在高度异质性<sup>[10-11]</sup>。这是由于植物根系存在明显的分支结构,不同序级的细根在根系统中有不同的功能<sup>[12]</sup>。因此,系统研究不同序级细根化学计量学性状,对认识植物对养分资源的分配和利用,了解森林生态系统 C 和养分循环具有重要的意义。

目前,关于细根化学计量学性状对 N 添加的响应虽有一定研究,但大多基于径级定义的细根<sup>[13-17]</sup>,且其响应方向和强度存在很大的不确定性。如史顺增等<sup>[16]</sup>研究表明 N 添加降低了杉木(*Cunninghamia lanceolata*)细根 C 浓度,但细根 N 浓度明显增加;而 Kochsiek 等<sup>[18]</sup>发现,N 添加后白云杉(*Picea glauca*)细根 C 浓度升高。Li 等<sup>[19]</sup>通过 Meta 分析发现 N 添加提高了细根 N 浓度,对细根 C 浓度无显著影响。但亦有研究表明 N 添加并未显著改变细根 N 浓度<sup>[15]</sup>。大多数研究发现 N 添加对细根 P 浓度影响不显著<sup>[13,15,20]</sup>,但郭润泉等<sup>[17]</sup>发现 N 添加显著降低了杉木(*C. lanceolata*)0—1 mm 直径的细根 P 浓度。相比较,目前基于序级的细根化学计量学性状对 N 添加响应的研究较少。由于低级根根尖细胞分裂旺盛,代谢活跃,是吸收养分和水分的主要器官<sup>[21]</sup>,因而低级细根对养分有效性的响应可能比高级根更明显。如于立忠等<sup>[22]</sup>研究发现施 N 肥显著增加日本落叶松(*Larix kaempferi*)土壤表层 1 级根 N 浓度,对其余序级细根 N 浓度、各序级细根 C、P 浓度无显著影响;苗宇等<sup>[23]</sup>研究表明施 N 肥对台湾栎木(*Alnus formosana*)各级细根全 C 含量影响不显著,但极显著增加了土壤表层 1 级细根及亚表层 1、2 级细根全 N 含量,而对 3—5 级细根全 N 含量影响不显著。Pregitzer 等<sup>[24]</sup>对北美的 9 个树种研究表明,施 N 肥使其中的 3 个树种的 1—3 级细根的 N 浓度提高,而其余序级和其他树种细根 N 浓度则没有显著变化。

80%以上的陆地植物与真菌有共生关系,其中内生菌根(arbuscular mycorrhizas, AM)和外生菌根(ectomycorrhizas, ECM)是两类最主要的菌根类型<sup>[25]</sup>。热带树种的菌根类型以 AM 为主,而温带、寒带树种 ECM 较多<sup>[26]</sup>。尽管如此,不同类型的菌根树种可以共存于同一气候带和生态系统内<sup>[27]</sup>。亚热带地区典型地带性植被为常绿阔叶林,常绿阔叶林中不仅生长着 AM 树种,也生长着 ECM 树种。以往 N 添加试验大多选择单一菌根树种为研究对象,而不同菌根树种细根功能性状,特别是细根化学计量学性状对 N 添加的塑性响应有何差异目前仍不清楚。ECM 真菌与 AM 真菌侵染根的方式明显不同<sup>[28]</sup>,且已有研究表明,ECM 树种的根属性变异比 AM 树种的小<sup>[29]</sup>。另外,AM 真菌主要起到扩大土壤体积占有和养分吸收面积的作用,在土壤无机 N 养分斑块中 AM 真菌将迅速增殖,不但能够增大对 N 的吸收,而且可能同时扩大了对土壤 P 的吸收;而

ECM 真菌因能产生水解酶、纤维素酶、蛋白酶等而可促进有机质的分解<sup>[30]</sup>,在有机养分斑块中更占优势并促进 ECM 真菌的增殖,但在无机 N 有效性高的养分斑块中可能受到抑制<sup>[29]</sup>。因而 AM 和 ECM 真菌对无机 N 斑块的不同响应可能影响细根对 N、P 的吸收,并导致细根化学计量学性状的差异。

为此,我们于 2018 年 1 月在福建省建瓯万木林自然保护区选择 ECM 树种罗浮栲(*Castanopsis fabri*)和 AM 树种木荷(*Schima superba*)为研究对象,采用根序法开展 N 添加试验,研究不同根序以及不同菌根树种细根化学计量学性状对 N 添加的塑性响应。基于之前的文献分析,本文假设:(1) N 添加对细根 N 浓度有显著促进作用,对细根 C、P 浓度影响不显著;(2) 不同序级细根的化学计量学性状可能表现出不同的塑性响应,总体上低级根的塑性响应强于高级根;(3) AM 树种木荷细根化学计量学性状对 N 添加的塑性响应高于 ECM 树种罗浮栲。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

试验样地位于福建省建瓯万木林保护区(27°02'—27°03' N, 118°02'—118°09' E)。处于武夷山南侧,戴云山西北部,地貌类型为东南低山丘陵,地带性土壤为红壤和黄壤,植被类型为中亚热带常绿阔叶林。气候类型为中亚热带季风气候,年均温 18.8℃,年均降雨量 1673 mm,多集中在 4—6 月,相对湿度 80%,无霜期 277 d。

### 1.2 试验设计

本试验采用根袋法进行原位试验,共设置 2 个处理,分别为对照(CT),N 添加处理(N),每个处理 5 个重复。于 2018 年 1 月开始布设根袋。根袋的布设方法为:在罗浮栲(*C. fabri*)、木荷(*S. superba*)群落选取 5 棵长势相近的目标树种(罗浮栲平均胸径为 61.63 cm,木荷平均胸径为 46.68 cm);于土壤表层找到目标树种的根(直径约 5 mm),剪除侧根后把长约 20 cm 的根段放入根袋中(根袋为 30 cm×30 cm,60 目的尼龙网袋,袋内土壤约重 3 kg),并在根袋上铺一层 60 目尼龙网作为隔离层,并用枯枝落叶覆盖。布设根袋 2 个月后(长出新根),于 2018 年 3 月至 2018 年 6 月开始每月进行一次施 N 处理,N 肥采用硝酸铵,添加量为土壤背景值(土壤无机 N)的 4 倍,即罗浮栲和木荷每次施肥量为 107.16 mg、188.28 mg。在无雨天移开尼龙网隔离层,用喷雾瓶将 N 肥均匀喷洒在添加 N 肥的根袋上,对照根袋喷洒等量的自来水。

### 1.3 根样获取与指标测定

于 2018 年 7 月开始收取根袋,将根袋取回实验室,从根袋中取出完整的根,根据 Pregitzer 等<sup>[24]</sup>分级法对细根按根序进行分级。将分序级的细根样品放入 65℃烘箱中烘干至恒重,用球磨仪将烘干后的细根磨碎,每个样品取 8—10 mg 用锡杯包样并记录重量,之后样品用元素分析仪(vario EL III Element Analyzer, Germany)测定 1、2、3 和 4 序级细根中 C、N 浓度;称取 100 mg 左右磨碎后细根样品用 HClO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 消煮脱硅定容到 100 mL,静置 24 h,取上清液,用连续流动分析仪(skalar san++, HOL)测定细根 P 浓度。

参考 Valladares 等<sup>[31]</sup>的方法,计算可塑性,即 N 可塑性响应(%)=(N 处理-对照)/对照×100。

### 1.4 土壤取样与指标测定

在布设根袋时分别采集根袋附近表层 0—10 cm 土壤,测定土壤背景指标,所选择地罗浮栲和木荷表层土壤的理化性质如表 1 所示。在收取根袋后,将根袋里的根取出,去除杂根后,将土壤混合均匀取样,测定其根袋土壤指标。土壤理化性质测定方法:pH 采用电位法测定,水土比为 2.5:1;矿质 N、速效磷和土壤全磷分别采用 KCl 浸提,M3 浸提,HClO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 消煮后,用连续流动分析仪(skalar san++, Skalar)测定。采用德国 ELEMENTAR Varietal III 元素分析仪测定土壤全 C 和全 N。

### 1.5 数据分析

采用单因素方差分析检验 N 添加对根袋土壤理化性质的影响;采用混合线性模型检验树种、施 N 和序级对细根化学计量性状的影响,并用混合线性模型检验同一序级下施 N 和树种对细根化学计量性状的影响;采

用 Bonferroni 检验比较同一序级下不同树种和处理组合间的差异;采用单因素方差分析检验比较同一序级不同树种细根化学计量性状差异、同一树种不同序级间细根化学计量性状对 N 的可塑性响应差异以及同一序级不同菌根树种细根化学计量性状对 N 添加的塑性响应差异。利用 Excel 2003 和 SPSS 22.0 软件对数据进行统计分析,将  $P=0.05$ 、 $P=0.01$  作为显著性、极显著性水平标准,利用 Origin 9.0 软件制作相关图表。

表 1 所选样地表层土壤基本理化性质(平均值±标准误)

Table 1 Basic physical and chemical properties of topsoil in selected plots (means ± SE)

土壤理化性质 Soil physical and chemical properties	罗浮栲 <i>C. faberi</i>	木荷 <i>S. superba</i>
pH	4.93±0.02	5.29±0.02
全碳 Total C/(g/kg)	27.62±0.45	37.90±1.27
全氮 Total N/(g/kg)	2.26±0.02	2.76±0.09
全磷 Total P/(g/kg)	0.44±0.01	0.42±0.01

## 2 结果与分析

### 2.1 N 添加对不同菌根树种土壤理化性质的影响

由表 2 可知,N 添加显著降低了罗浮栲、木荷根袋土壤的 pH( $P<0.05$ ),显著增加了根袋土壤铵态 N 和硝态 N 的含量( $P<0.05$ ),但 N 添加对两种菌根树种土壤速效 P 含量均无显著影响( $P>0.05$ )。且施 N 前后,罗浮栲根袋土壤铵态 N 含量均高于木荷根袋。

表 2 根袋土壤理化性质(平均值±标准误)

Table 2 Physical and chemical properties of root bag soil (means ± SE)

树种 Trees	处理 Treat	土壤性质 Soil property			
		pH	铵态氮 $\text{NH}_4^+-\text{N}/(\text{mg}/\text{kg})$	硝态氮 $\text{NO}_3^--\text{N}/(\text{mg}/\text{kg})$	速效磷 $\text{PO}_4^{3-}/(\text{mg}/\text{kg})$
罗浮栲 <i>C. faberi</i>	对照	4.93±0.02a	19.47±1.49b	8.77±0.27b	1.05±0.12a
	施氮	4.72 ±0.02b	28.57±2.26a	11.45±0.99a	1.05±0.11a
木荷 <i>S. superba</i>	对照	5.29±0.02a	15.47±1.17b	10.41±0.20b	0.76±0.02a
	施氮	4.93 ±0.02b	22.57±0.70a	12.14±0.52a	0.76±0.02a

同一树种竖行不同小写字母表示处理间差异显著( $P<0.05$ )

### 2.2 N 添加对不同菌根树种细根化学性状的影响

由表 3 可知,施 N、根序对细根 C 浓度具有极显著的影响( $P<0.01$ ),而树种与根序的交互作用以及三者(树种、施 N 和根序)的交互作用对细根 C 浓度具有显著影响( $P<0.05$ )。施 N 和树种的交互作用对 3 序级细根 C 浓度有显著影响( $P<0.05$ )(图 1);但进一步进行两两比较发现,不同树种与处理组合间的差异不显著。而除 3 序级外,施 N 和树种的交互作用对不同根序细根 C 浓度影响不显著;但施 N 对细根 2 序级细根 C 浓度有极显著影响( $P<0.01$ ),对 1、4 序级有显著影响( $P<0.05$ ),1、2、4 序级细根 C 浓度分别增加了 14.8%、11.5%、10.8%;树种对 1 序级细根 C 浓度有显著影响( $P<0.05$ ),木荷比罗浮栲高 17.1%。

由表 3 可知,施 N 和根序对细根 N 浓度具有极显著的影响( $P<0.01$ ),施 N 使细根 N 浓度提高了 15.1%(图 1)。根序、树种和根序的交互作用对细根 P 浓度具有极显著的影响( $P<0.01$ ),罗浮栲与木荷的细根 P 浓度在 1 序级存在显著性差异( $P<0.05$ ),在其他序级差异性不显著( $P>0.05$ )(图 1)。根序以及树种和根序的交互作用对细根 C/N 具有极显著的影响( $P<0.01$ ),罗浮栲与木荷 C/N 在 1 序级存在极显著性差异( $P<0.01$ ),在其他序级差异性不显著( $P>0.05$ )(图 1)。施 N 以及根序对细根 N/P 具有极显著的影响( $P<0.01$ ),施 N 使细根 N/P 提高了 16.7%(图 1)。

根序、树种和根序的交互作用对细根 C/P 具有极显著的影响( $P<0.01$ ),而三者(树种、施 N 和根序)的交

互作用对细根 C/P 亦具有显著影响 ( $P < 0.05$ ), 而施 N 对细根 C/P 的影响亦达到边缘显著水平 ( $P = 0.055$ ) (表 3)。施 N、树种及其交互作用对 1 序级细根 C/P 有显著影响 ( $P < 0.05$ ); 与对照相比, 罗浮栲施 N 处理 1 序级细根 C/P 显著提高。施 N、树种及其交互作用对 3 序级细根 C/P 亦有显著影响; 但进一步进行两两比较发现, 不同树种与处理组合间的差异不显著 (图 1)。

表 3 树种、施 N 和根序及其交互作用对细根化学计量性状影响

Table 3 Effects of different tree species, nitrogen addition, order level and their interaction on fine root stoichiometric traits

变异来源 Source of variation	C 浓度 C concentration		N 浓度 N concentration		P 浓度 P concentration		C/N		N/P		C/P	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
	S	2.65	0.141	0.53	0.489	0.11	0.748	1.80	0.216	0.19	0.665	1.26
T	11.17	0.009	32.49	<0.001	0.27	0.608	0.79	0.399	16.71	0.001	4.27	0.055
O	11.34	<0.001	195.7	<0.001	88.83	<0.001	136.8	<0.001	5.48	0.003	72.53	<0.001
S×T	3.35	0.102	0.22	0.653	1.27	0.276	1.35	0.278	2.00	0.176	2.81	0.113
S×O	2.89	0.048	1.07	0.373	4.44	0.008	4.20	0.012	2.42	0.079	5.85	0.002
T×O	0.75	0.527	0.20	0.898	0.89	0.452	0.33	0.805	1.04	0.385	0.95	0.425
S×T×O	3.12	0.037	0.43	0.732	0.69	0.564	2.05	0.123	0.49	0.692	3.84	0.016

S: 树种 Trees; T: 施氮 Nitrogen addition; O: 根序 Root order

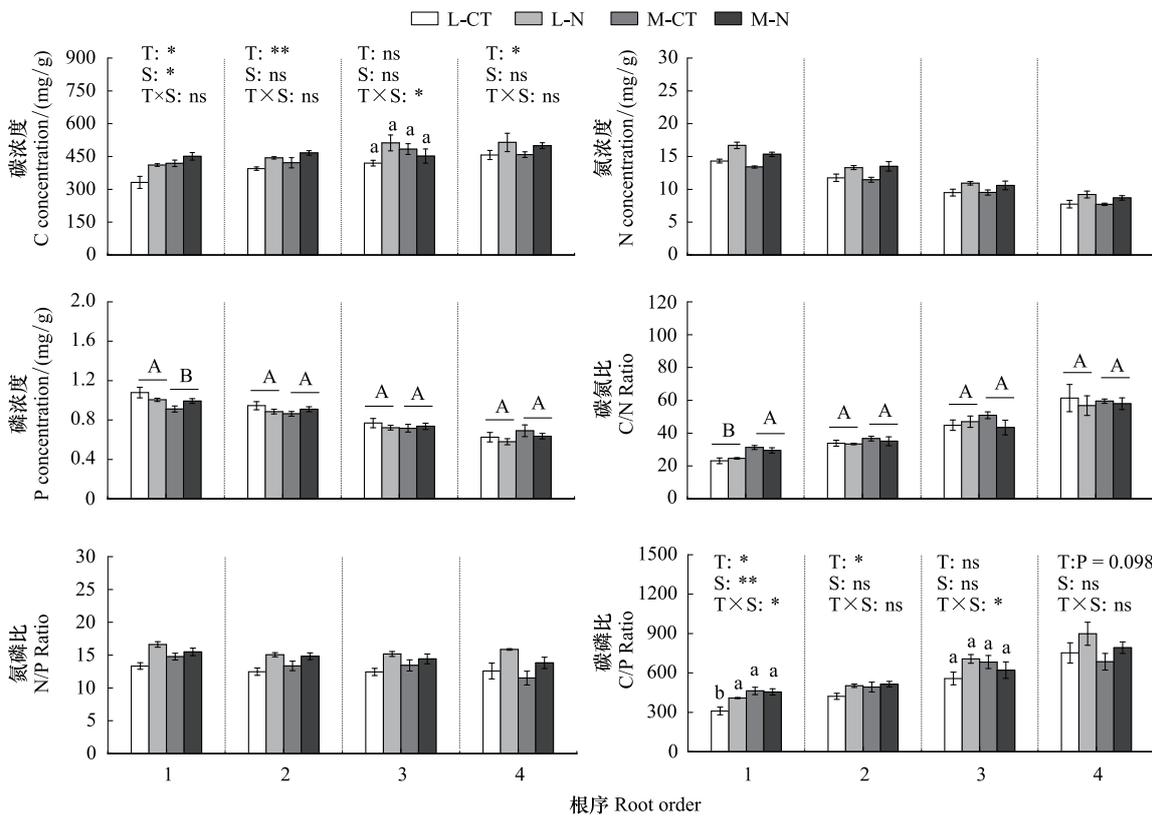


图 1 不同菌根树种细根化学计量性状 (平均值±标准误)

Fig.1 Fine root stoichiometric traits of different mycorrhizal species (mean±SE)

T: 施氮 Nitrogen addition; S: 树种 Trees; T×S: 施氮和树种的交互作用 Interaction between nitrogen addition and tree species; L-CT: 罗浮栲不施氮 *C. faberi* non-nitrogen addition; L-N: 罗浮栲施氮 *C. faberi* nitrogen addition; M-CT: 木荷不施氮 *S. superba* non-nitrogen addition; M-N: 木荷施氮 *S. superba* nitrogen addition; 不同小写字母表示同一序级的不同树种与处理组合间差异显著 ( $P < 0.05$ ); 星号表示差异性显著 (\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ ), ns 表示不显著; 不同大写字母表示同一序级不同树种间差异显著 ( $P < 0.05$ )

由图 1 还可以看出,随着根序级的增加,罗浮栲与木荷细根 C 浓度、C/N、C/P 明显增加,N 浓度与 P 浓度明显下降,而细根的 N/P 基本保持稳定。

### 2.3 不同菌根树种细根化学性状对 N 添加的塑性响应

由混合线性模型结果可知(表 3),对于细根 C 浓度和 C/P,树种、施 N 和根序三者的交互作用有显著影响,因此对细根 C 浓度以及细根 C/P 分树种和根序分别计算塑性响应值。结果表明罗浮栲以及木荷的细根 C 浓度以及细根 C/P 比对 N 添加的可塑性响应在各序级间差异性不显著( $P>0.05$ ),且不同菌根树种间,细根 C 浓度以及细根 C/P 比只有在 3 序级存在显著性差异( $P<0.05$ )。

从表 3 可知,对于细根 N 浓度和 N/P,只有施 N 的主效应显著,而其余含施 N 的交互作用项均不显著,故只对施 N 的主效应计算塑性响应值。结果表明,细根 N 浓度和 N/P 比对 N 添加的可塑性响应值分别为 14.21% 和 14.79%(表 4)。

从表 3 可知,对于细根 P 浓度和 C/N,含施 N 项影响均不显著,故对这两个指标不计算可塑性响应值。

表 4 罗浮栲和木荷细根化学计量学性状对 N 添加的可塑性响应(平均值±标准误)

Table 4 Plastic response to nitrogen addition of fine root stoichiometric traits of *C. faberi* and *S. superba* (means ± SE)

化学计量学性状 Stoichiometric traits	树种 Trees	各序级 N 塑性响应 N plastic response of each order/root/%				平均值 Average
		1	2	3	4	
C	罗浮栲	19.25±6.40Aa	11.17±2.82Aa	20.21±8.61Aa	12.66±6.30Aa	
	木荷	7.530±4.20Aa	10.62±4.26Aa	-6.62±4.44Ab	8.90±3.58Aa	
C/P	罗浮栲	22.34±6.51Aa	15.13±3.66Aa	21.45±5.67Aa	19.11±10.93Aa	
	木荷	-1.60±8.29Aa	4.62±7.88Aa	-9.09±9.91Ab	15.63±14.51Aa	
N	罗浮栲	14.61±2.41	12.21±3.15	14.26±4.69	16.34±5.83	14.21
	木荷	14.38±3.46	17.71±6.31	11.29±4.51	12.89±3.00	
N/P	罗浮栲	18.50±3.50	16.62±3.85	17.99±3.19	22.08±7.66	14.79
	木荷	4.89±5.91	10.89±5.08	7.30±3.42	20.08±15.70	

同一行不同大写字母表示同一树种细根化学计量学性状在根序级差异显著( $P<0.05$ ),不同小写字母表示同一化学计量性状在同一根序不同树种间差异显著( $P<0.05$ )

## 3 讨论

### 3.1 细根化学计量学性状随根序变化规律

细根化学特征随根序的变化规律主要由植物的遗传因素决定,能在不同树种、不同气候类型中表现相似的变化规律。例如,Pregitzer 等<sup>[24]</sup>研究北美 9 个树种发现,位于分支根系末端的低级根具有直径细、N 浓度高、C 浓度低的特点,而高级根则相反。同样,许旸等<sup>[32]</sup>通过对海南岛 4 个热带阔叶树种前 5 级细根研究发现细根组织 N 浓度随着根序的升高而降低,组织 C 浓度整体上随着根序的升高而增加,而 C/N 随着根序的升高而增加。本研究中,罗浮栲和木荷对照与施 N 处理的细根 N、P 浓度随着序级的增加而明显降低,C 浓度、C/N 和 C/P 随着序级升高而增加(图 1),这与前人的研究结果一致<sup>[32-33]</sup>。从根系解剖结构上看,1 序级作为根系统的最先端,主要由初生组织构成,其结构中主要的细胞类型为皮层细胞,随着根序的增加,皮层细胞的比例减少,木质部增加。随后,高级根皮层细胞消失,由次生组织构成,整体代谢低,但抵御胁迫能力强<sup>[34]</sup>,具备较高养分运输功能<sup>[11]</sup>,在形态构成上需要投入较高的 C,因此高级根的 C 浓度相对较高。研究表明植物代谢旺盛的部位(如叶片、根尖等),其 N、P 浓度最高<sup>[35]</sup>。1 序级作为整个根系中生理活动最旺盛的部分,根尖细胞分裂迅速,组织内酶和 RNA 投入高,对 N、P 需求较大,同时它位于整个根系的最先端,与土壤接触面积最大,承担着养分与水分的吸收作用,因此 N、P 浓度最高<sup>[36]</sup>。本研究中 N/P 随根序变化相对稳定,这与细根 N、P 浓度随根序表现出一致的趋势有关。

### 3.2 N 添加对细根 C、N、P 浓度的影响

本研究结果显示,施 N 对细根 C、N 浓度有极显著的影响( $P<0.01$ ),对细根 P 浓度影响不显著( $P>0.05$ ),

表 3), 部分支持假设一。本研究结果中施 N 后细根 C 浓度明显增加(图 1), 该结果与郭润泉等<sup>[17]</sup>研究发现高 N 添加后期显著提高了细根 C 浓度, 陈冠陶等<sup>[33]</sup>研究中高 N 添加对扁刺栲(*C. platyacantha*) 2、4 和 5 序级细根 C 浓度有明显促进的结果相似。其原因可能与施 N 导致土壤 pH 显著降低有关(表 2)。研究表明 N 添加引起的土壤酸化, 会导致根外皮层细胞中大量的酚类物质沉淀, 加速外层细胞的木质化或栓质化<sup>[37]</sup>, 导致细根 C 浓度升高。但也有研究发现不同的结果, 如于立忠等<sup>[22]</sup>研究发现施 N 肥对日本落叶松(*L. kaempferi*) 各级根序全碳浓度没有显著影响, 苗宇等<sup>[23]</sup>通过对台湾栲木(*A. formosana*) 细根的研究发现, 施 N 后细根各序级根 C 浓度都一定程度降低, 但影响不显著, 而史顺增等<sup>[16]</sup>研究表明施 N 导致杉木(*C. lanceolata*) 细根 C 浓度显著降低。这种差异一方面可能与不同树种的生长特性以及不同树种细根的 C 分配策略有关, 另一方面可能与不同养分添加试验中土壤 pH 值和养分有效性的响应差异有关。

本研究中, 施 N 显著提高了细根 N 浓度( $P < 0.01$ , 表 3, 图 1), 该结果与已有研究结果相似<sup>[10, 33]</sup>。土壤养分的有效性决定着细根养分的分配格局, N 添加能迅速提高土壤 N 可利用性, 从而使细根 N 吸收增加, 并使 N 在细根组织中的浓度提高并暂时储存<sup>[38]</sup>。研究表明细根 N 浓度与其呼吸速率和寿命有密切关系, 细根 N 浓度的提高可能预示着更快的周转速率和更强的代谢过程<sup>[39]</sup>, 因此随着细根 N 浓度增加其寿命可能缩短, 细根周转加快, 以加速土壤碳 N 循环过程。

有研究表明, 施 N 对各序级细根 P 浓度的影响较小, 但施磷肥能显著提高 1 序级细根 P 浓度<sup>[22, 40]</sup>。本研究发现施 N 对细根 P 浓度影响不显著(表 3), 这与之之前一些研究结果一致<sup>[22, 40]</sup>。磷在土壤中易被固定, 迁移性小, 而亚热带土壤磷有效性极低, 更易被固定<sup>[41]</sup>, 植物在无外源磷添加情况下, 难以有效增加对磷的吸收, 因而影响较小。

### 3.3 不同序级细根化学计量性状对 N 添加的响应差异

本研究中, 细根化学计量性状对 N 添加的响应在各序级间差异不显著( $P > 0.05$ , 表 3、表 4), 因而拒绝假设二。具体而言, 施 N 使细根 1、2、4 序级细根 C 浓度分别增加了 14.8%、11.5%、10.8%, 但各序级间差异并不显著( $P > 0.05$ )。其原因可能是施 N 后对不同序级细根的木质化或栓质化或酚类物质的沉积的促进作用程度相似, 含 C 量较高的单宁酸、木质素、纤维素在各级细根中都积累。施 N 对各序级细根 N 浓度均有极显著影响( $P < 0.01$ ), 但各序级对 N 添加的响应无显著性差异( $P > 0.05$ )。该结果与 Guo 等<sup>[10]</sup>对长叶松(*Pinus palustris*) 的研究结果相似, 他们发现施 N 肥均提高了 1—5 级细根的 N 浓度, 但不同序级 N 浓度的相对变化没有显著差异。本研究中所有序级细根 N 浓度对施 N 肥均表现较强的正塑性响应, 这可能与两个树种对 N 素均具有强烈需求有关。在施 N 后细根对 N 迅速吸收, 并在各序级得以累积, 因而导致各序级细根 N 浓度对 N 添加的响应差异不显著。C、N 均大部分被作为构建元素, 具有较稳定的 C、N 化学计量学关系<sup>[36]</sup>, 本研究施 N 导致各序级细根 C 浓度(3 序级除外)、N 浓度都增加, 从而维持一个较稳定的 C/N, 这可能也是各序级 C/N 比对 N 添加的响应差异不显著的原因之一。对于细根 N/P 比和 C/P 比, 由于细根 C、N 浓度对 N 添加的响应在各序级间差异性不显著( $P > 0.05$ ), 而施 N 对细根 P 浓度无显著影响( $P > 0.05$ ), 因而各序级细根 N/P 比和 C/P 比对 N 添加的响应差异不显著。

此外, 施 N 的持续时间可能也会对实验结果产生影响。如郭润泉等<sup>[17]</sup>发现, 高 N 添加对 0—1 mm 径级细根 C、N、P 浓度的影响因不同取样时间而异, 高 N 添加第一年显著降低了细根 C 浓度, 增加了细根 N 浓度, 但对细根 P 浓度无影响, 而第二年显著增加了细根 C 浓度, 细根 P 浓度显著降低。目前, 不同施 N 持续时间对不同序级细根化学计量学性状的影响的研究较为少见, 但 Chen 等<sup>[42]</sup>通过对苦竹(*Pleioblastus amarus*) 为期 7 年的 N 添加研究发现, 施 N 处理和根序无交互作用, 且(1+2)、3、4、5 级根对 N 添加的响应方向相同。本研究为短期 N 添加试验, 不同序级细根化学计量性状对长期 N 添加的响应是否存在差异, 有待进一步验证。

### 3.4 不同菌根树种细根化学计量性状对 N 添加的塑性响应差异

除 3 级根的 C 浓度和 C/P 对 N 添加的塑性响应在两树种间存在差异外, 本研究表明 ECM 树种罗浮栲与 AM 树种木荷细根化学计量学性状对 N 添加的塑性响应差异不显著( $P > 0.05$ ), 因而拒绝假设三。Pregitzer

等<sup>[24]</sup>对北美的 9 个树种(其中 6 个 ECM 树种,3 个 AM)的研究也表明,施 N 肥后仅在一个 AM 树种和两个 ECM 树种的 1—3 序级细根的 N 浓度表现出显著的促进作用;ECM 和 AM 树种之间细根 N 浓度的响应并没有表现出系统性的差异。这表明菌根类型可能不是施 N 后细根化学计量学性状响应差异的关键因素。相反,立地的土壤 N 有效性和施肥前的细根养分浓度可能是影响细根化学计量学性状响应差异的重要因素<sup>[10]</sup>。本研究施 N 肥前罗浮栲和木荷细根 N 浓度并没有显著差异(图 1),这可能是施 N 肥后细根 N 浓度的响应在两个树种间没有表现出差异的重要原因。另外,由于施 N 肥对两个树种的细根 P 浓度均无显著影响(表 3),故而两树种间在细根 P 浓度的响应上没有表现出显著差异。本研究中对不同菌根类型树种仅各选择 1 种进行研究,尚不能充分体现外生菌根树种与内生菌根树种的差异,今后应扩大树种的研究范围。另外,施 N 后菌根菌的变化对于土壤养分的获取具有重要的影响,今后的研究应结合菌根侵染率和菌丝增殖的数据来进一步分析细根化学计量学性状的变化。

#### 4 结论

通过对亚热带常绿阔叶林两种不同菌根类型树种进行 N 添加发现根序对细根化学计量学性状有显著影响,随着根序的增加,罗浮栲与木荷细根 C 浓度、C/N、C/P 明显增加,N 浓度与 P 浓度明显下降;N 添加对细根 C、N 浓度有极显著的促进作用,但对细根 P 浓度影响不显著,从而导致细根 C/P 和 N/P 增加;低序级与高序级细根化学计量学性状对 N 添加的塑性响应无显著差异;外生菌根树种罗浮栲和内生菌根树种木荷细根化学计量学性状对 N 添加的塑性响应无显著差异。由于细根化学计量特征可能只能部分反映养分获取动态,今后应将细根化学计量学性状与细根形态、解剖结构、细根生理等结合起来,全面阐明细根养分获取机制。

#### 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 ] Intergovernmental Panel on Climate Change. *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.
- [ 3 ] 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.
- [ 4 ] Galloway J N, Townsend A R, Erisman J W, Bekunda M, Cai Z C, Freney J R, Martinelli L A, Seitzinger S P, Sutton M A. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 2008, 320(5878): 889-892.
- [ 5 ] Jenkinson D S, Goulding K, Powlson D S. Nitrogen deposition and carbon sequestration. *Nature*, 1999, 400(6745): 629.
- [ 6 ] Xia J Y, Wan S Q. Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition. *New Phytologist*, 2008, 179(2): 428-439.
- [ 7 ] Nadelhoffer K J. The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 131-139.
- [ 8 ] Hodge A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 2004, 162(1): 9-24.
- [ 9 ] Bassirirad H. Kinetics of nutrient uptake by roots: responses to global change. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 155-169.
- [ 10 ] Guo D L, Mitchell R J, Hendricks J J. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest. *Oecologia*, 2004, 140(3): 450-457.
- [ 11 ] Guo D L, Li H, Mitchell R J, Han W X, Hendricks J J, Fahey T J, Hendrick R L. Fine root heterogeneity by branch order: exploring the discrepancy in root turnover estimates between minirhizotron and carbon isotopic methods. *New Phytologist*, 2008, 177(2): 443-456.
- [ 12 ] Ma Z Q, Guo D L, Xu X L, Lu M Z, Bardgett R D, Eissenstat D M, McCormac M L, Hedin L O. Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 2018, 555(7694): 94-97.
- [ 13 ] Ostertag R. Effects of nitrogen and phosphorus availability on fine-root dynamics in Hawaiian montane forests. *Ecology*, 2001, 82(2): 485-499.
- [ 14 ] 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.
- [ 15 ] Wurzbarger N, Wright S J. Fine-root responses to fertilization reveal multiple nutrient limitation in a lowland tropical forest. *Ecology*, 2015, 96(8): 2137-2146.
- [ 16 ] 史顺增,熊德成,冯建新,许辰森,钟波元,邓飞,陈云玉,陈光水,杨玉盛.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): 74-83.
- [17] 郭润泉, 熊德成, 宋涛涛, 蔡瑛莹, 陈廷廷, 陈望远, 郑欣, 陈光水. 模拟氮沉降对杉木幼苗细根化学计量学特征的影响. 生态学报, 2018, 38(17): 6101-6110.
- [18] Kochsiek A, Tan S, Russo S E. Fine root dynamics in relation to nutrients in oligotrophic Bornean rain forest soils. *Plant Ecology*, 2013, 214(6): 869-882.
- [19] 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.
- [20] 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.
- [21] 刘佳, 项文化, 徐晓, 陈瑞, 田大伦, 彭长辉, 方晰. 湖南会同 5 个亚热带树种的细根构型及功能特征分析. 植物生态学报, 2010, 34(8): 938-945.
- [22] 于立忠, 丁国泉, 朱教君, 张娜, 张小朋, 英慧. 施肥对日本落叶松不同根序细根养分浓度的影响. 应用生态学报, 2009, 20(4): 747-753.
- [23] 苗宇, 陈栋霖, 李贤伟, 范川, 刘运科, 杨正菊, 张军, 蔡新莉. 施肥对台湾桫木-扁穗牛鞭草复合模式下桫木细根形态特征、生物量及组织碳氮含量的影响. 植物生态学报, 2013, 37(7): 674-683.
- [24] Pregitzer K S, DeForest J L, Burton A J, Allen M F, Ruess R W, Hendrick R L. Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 2002, 72(2): 293-309.
- [25] Brundrett M C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*, 2009, 320(1/2): 37-77.
- [26] Read D J, Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—a journey towards relevance? *New Phytologist*, 2003, 157(3): 475-492.
- [27] 苗原, 吴会芳, 马承恩, 孔德良. 菌根真菌与吸收根功能性状的关系: 研究进展与评述. 植物生态学报, 2013, 37(11): 1035-1042.
- [28] Smith S E, Read D. *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd ed. Amsterdam: Elsevier, 2008.
- [29] Kong D L, Ma C G, Zhang Q Z, Li L, Chen X Y, Zeng H, Guo D L. Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species. *New Phytologist*, 2014, 203(3): 863-872.
- [30] Fernandez C W, Kennedy P G. Revisiting the ‘Gadgil effect’: do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils? *New Phytologist*, 2016, 209(4): 1382-1394.
- [31] Valladares F, Wright S J, Lasso E, Kitajima K, Pearcy R W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, 2000, 81(7): 1925-1936.
- [32] 许咏, 谷加存, 董雪云, 刘颖, 王政权. 海南岛 4 个热带阔叶树种前 5 级细根的形态、解剖结构和组织碳氮含量. 植物生态学报, 2011, 35(9): 955-964.
- [33] 陈冠陶, 郑军, 彭天驰, 李顺, 邱细容, 陈雨琴, 马豪宇, 涂利华. 扁刺栲不同根序细根形态和化学特征及其对短期氮添加的响应. 应用生态学报, 2017, 28(11): 3461-3468.
- [34] 常文静, 郭大立. 中国温带、亚热带和热带森林 45 个常见树种细根直径变异. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1248-1257.
- [35] 徐永刚, 宇万太, 周桦, 马强. 氮肥对杉木幼树各部分养分浓度与贮量的影响. 中南林业科技大学学报, 2011, 31(8): 28-34.
- [36] 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分异质性. 生态学报, 2012, 32(14): 4343-4351.
- [37] Kraus T E C, Zasoski R J, Dahlgren R A. Fertility and pH effects on polyphenol and condensed tannin concentrations in foliage and roots. *Plant and Soil*, 2004, 262(1/2): 95-109.
- [38] Hyvönen R, Persson T, Andersson S, Olsson B, Ågren G I, Linder S. Impact of long-term nitrogen addition on carbon stocks in trees and soils in northern Europe. *Biogeochemistry*, 2008, 89(1): 121-137.
- [39] 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.
- [40] 范川, 黄复兴, 李晓清, 李贤伟, 舒翔, 李平. 施肥对盆栽香樟幼苗不同根序细根养分的影响. 广西植物, 2015, 35(4): 507-514.
- [41] Huang Z Q, Liu B, Davis M, Sardans J, Peñuelas J, Billings S. Long-term nitrogen deposition linked to reduced water use efficiency in forests with low phosphorus availability. *New Phytologist*, 2016, 210(2): 431-442.
- [42] Chen G T, Tu L H, Peng Y, Hu H L, Hu T X, Xu Z F, Liu L, Tang Y. Effect of nitrogen additions on root morphology and chemistry in a subtropical bamboo forest. *Plant and Soil*, 2017, 412(1/2): 441-451.