

DOI: 10.5846/stxb202012083132

于江珊,宋沼鹏,侯继华.氮添加对天然油松林油松不同器官 N-P 分配策略的影响.生态学报,2022,42(2):732-741.

Yu J S, Song Z P, Hou J H. Effects of nitrogen addition on N-P allocation strategies in different organs of *Pinus tabulaeformis* in its natural forest. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(2):732-741.

氮添加对天然油松林油松不同器官 N-P 分配策略的影响

于江珊,宋沼鹏,侯继华*

北京林业大学生态与自然保护学院,北京 100083

摘要:作为植物重要器官,叶、茎、根对环境变化的响应策略一直是生态学研究的重要课题。然而,植物不同器官的氮-磷(Nitrogen-Phosphorus)分配策略对氮沉降的响应规律仍不清楚。为了揭示不同器官的养分对氮添加的响应规律,本研究以山西太岳山天然油松林为研究对象,设置 4 个人工氮添加水平,分别为对照(CK, 0 kg hm⁻² a⁻¹)、低氮(LN, 50 kg hm⁻² a⁻¹)、中氮(MN, 100 kg hm⁻² a⁻¹)和高氮(HN, 150 kg hm⁻² a⁻¹),模拟氮沉降对油松不同器官 N-P 分配策略的影响。实验结果表明:1)随着氮添加浓度的增加,茎 N 含量显著降低($P<0.05$),根 N 含量显著增加($P<0.05$);茎 P 含量在低氮条件下与其他氮添加水平相比显著降低($P<0.05$);叶 N:P 在低氮条件下与其他氮添加水平相比显著增加($P<0.05$),茎 N:P 在高氮条件下与其他氮添加水平相比显著降低($P<0.05$)。2)叶片的 N 含量和 P 含量在不同氮添加浓度下表现出显著的异速生长关系,高氮条件下会导致植物分配给叶和茎基于单位磷含量分配的氮含量显著降低,根在 N、P 养分关系中的变化速率具有一致性。3)氮添加处理下,根比茎和叶在分配单位含量的 P 素时会分配更多的 N 素。低氮条件下是油松生长的最佳环境,根、茎、叶三个器官氮磷分配的异速生长关系存在显著差异,其生长表现为对 P 的快速分配。以上结果表明,油松不同器官对氮沉降的响应存在差异,并且持续的氮添加会导致油松适应性的改变。

关键词:氮添加;叶;茎;根;养分含量;异速生长

Effects of nitrogen addition on N-P allocation strategies in different organs of *Pinus tabulaeformis* in its natural forest

YU Jiangshan, SONG Zhaopeng, HOU Jihua*

School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: As important plants' organs, the response strategy of leaves, stems and roots to environmental changes plays an important role in ecological research. However, the response of nitrogen-phosphorus allocation strategies to nitrogen deposition in different plant organs is still unclear. In order to reveal the response of nutrients in different organs under nitrogen addition, we selected *Pinus tabulaeformis* forest in Taiyue Mountain of Shanxi Province as the research materials. Four artificial nitrogen levels were set as control (CK, 0 kg hm⁻² a⁻¹), low nitrogen (LN, 50 kg hm⁻² a⁻¹), medium nitrogen (MN, 100 kg hm⁻² a⁻¹) and high nitrogen (HN, 150 kg hm⁻² a⁻¹). The results showed that: 1) With the increase of nitrogen addition level, the N content in stem decreased significantly ($P<0.05$), the N content in root increased significantly ($P<0.05$); The P content in stem decreased significantly under low nitrogen condition ($P<0.05$); The N:P of leaf increased significantly under low nitrogen condition ($P<0.05$) and the N:P of stem decreased significantly under high nitrogen condition ($P<0.05$). 2) The N and P contents of leaves showed a significant allometric relationship under

基金项目:国家自然科学基金项目(31872683)

收稿日期:2020-12-08; 网络出版日期:2021-09-09

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

different N addition levels. Under high N condition, the N content allocated to leaves and stems based on P content per unit was significantly reduced, and the rate of change in the N and P nutrient relationship between roots was consistent. 3) Under nitrogen addition, the root allocated more N than the stem and leaf by using per unit P content. Low nitrogen was the best environmental condition for the growth of *Pinus tabulaeformis*. There were significant differences in the allometric growth relationship of nitrogen and phosphorus distribution in root, stem and leaf, and the growth showed rapid distribution of P. The results showed that the responses of different organs of *Pinus tabulaeformis* to nitrogen deposition were different, and nitrogen addition would lead the changes of adaptability of *Pinus tabulaeformis*.

Key Words: nitrogen addition; leaf; stem; root; nutrient content; allometric growth

自工业革命以来,化石燃料燃烧过程中排放的氮氧化物以及集约化农业生产导致全球范围内活性氮转移和沉降急剧增加^[1]。大气氮沉降对生态系统中的土壤、叶片、凋落物、根系和微生物的养分含量及养分循环均会产生不同影响^[2-3],如适量的氮添加可以增加森林生态系统中植物对土壤氮的利用率,并减轻氮对植物生长的限制^[4-5],而长期、连续的氮输入则会引起土壤酸化及养分失衡,导致净初级生产力的下降,进而使生态系统功能减弱^[6-8]。

叶、茎、根是高等植物的重要组成部分,在植物的生长过程中执行着不同的功能。叶是绿色植物最重要的光合器官,主要进行光合作用和蒸腾作用,而根与植物养分和水分吸收、分配功能密切联系,二者的生命活动决定了植物碳和水的收支状况^[9-10]。植物茎将根吸收的水、无机盐,以及叶制造的有机物进行输导,送到植物体的各部分,同时具有强大的支撑力,是连接植物叶与根的重要结构,对叶与根的主要生理过程具有重要影响^[11-12]。氮和磷作为植物重要的营养元素,其含量的降低会限制植物的生长及发育^[13-14]。不同器官功能的差异以及植物所处物理和生物环境不同,将直接导致植物对各个器官 N、P 分配的差异^[2,15]。例如,叶通常被认为是最活跃的器官,植物中元素分配的策略之一是活跃度较高的器官具有较高的 N、P 含量,从而可以为植物提供更多的营养,优化此类器官的功能^[16]。因此,深入研究植物叶、茎和根的养分含量,是揭示植物对环境适应及资源分配策略的最重要途径。

在全球氮沉降背景下,植物器官的养分如何响应土壤氮增加方面已经开展了大量的研究工作并取得了很大的进展,Zhang 等^[17]整合分析 56 个全球氮沉降实验的结果,发现氮沉降显著增加木本植物叶片氮含量进而导致光合作用和水分利用效率提高,从而促进叶片生长。宋沼鹏等^[18]研究发现不同种源的五角枫叶片养分含量对氮沉降的响应存在差异,原生境环境资源相对丰富的山西种源五角枫对高氮环境具有更好的资源利用能力,而内蒙种源五角枫在高氮沉降的环境中的资源利用能力最差。另外土壤增加会同时影响植物对氮和磷元素的利用策略。氮添加会显著降低叶的氮吸收效率,因此在 N 限制条件下,为与氮素保持平衡,相应叶的磷吸收效率会降低,而在 P 限制条件下,氮的添加会加剧 P 对植物的限制,导致叶磷吸收效率增加^[19]。此外,对叶和根结合研究发现,吸收根的化学计量对氮添加更敏感,氮添加的速率决定了叶和细根的 N、P 响应强度(高速率下响应普遍较强)^[20]。在较高的养分供应下,叶的元素吸收率较低^[21],更多的养分会分配给根,以提高根系对土壤资源的吸收^[22]。茎占乔木总生物量的 90% 以上,储存在茎干高度木质化细胞中的碳是全球碳循环的重要组成部分^[23],在氮沉降背景下树木的木质部年轮宽度将显著增加^[24]。但已有的研究对茎器官营养元素含量的关注较少,有研究指出为期 24 周¹⁵N 添加对植物茎器官分配的 N 增加,表明茎可充当移动 N 素的储存器官^[25]。考虑到植物中各器官的耦合关系,必须结合叶、茎和根,以探索氮沉降下植物的养分响应模式。目前,异速生长模型被广泛用于模拟植物不同器官养分的分配模式,如长白山高海拔木本植物叶、茎、根的 N、P 沿海拔梯度表现出恒定的异速生长关系^[26]。在干旱环境下植物倾向于向叶片分配更多的 N 含量以提高光能和水分配效率^[27]。但是目前为止,很少有人探讨氮沉降对整株植物叶、茎、根三个器官氮磷化学计量特征的影响。因此,在长期氮沉降背景下研究同一物种不同器官叶—茎—根的养分含量及其分配策略,对进一步理解植物对氮沉降的适应机制有重要意义。

油松 (*Pinus tabulaeformis*) 是中国暖温带森林的主要建群种之一, 具有耐低温、干旱和贫瘠的生态学特性^[28–29]。研究发现油松林叶经济谱的形成不依赖于环境的变化, 而是植物一种固有的属性^[30], 并且控制油松各叶性状分布的主要环境因子各不相同^[31]。然而有关油松各个器官养分分配对氮沉降响应的研究还未见报道。因此本实验选择天然油松林进行氮添加处理, 研究油松主要器官养分含量对不同浓度氮添加的响应机制, 主要回答以下科学问题: (1) 不同浓度氮添加处理下油松叶、茎和根的 N、P 化学计量学特征如何变化; (2) 不同浓度氮添加下叶、茎和根的养分分配有何差异。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地位于山西省长治市太岳山永久性生态公益林保护区 (112°07'E, 36°38'N)。太岳山林区是我国暖温带针叶阔叶林生态系统生物多样性保护的关键地区。该地区气候属暖温带半干旱大陆性季风气候, 四季分明。年均气温 6.2℃, $\geq 10^\circ\text{C}$ 积温为 254℃, 年降水量 662 mm, 无霜期 110—125 d。地势西高东低, 海拔 1150—2088 m (平均值为 1760 m)。土壤类型为山地褐土和棕壤土。该区主要地带性植被为温带落叶阔叶林, 主要树种有油松 (*Pinus tabulaeformis*)、辽东栎 (*Quercus liaotungensis*)、落叶松 (*Larix gmelinii*)、侧柏 (*Platycladus orientalis*)、白皮松 (*Pinus bungeana*)、白桦 (*Betula platyphylla*) 等^[32–33]。过去 50 年, 中国陆地大气氮沉降速率增加了近 8 倍, 而山西地区自然氮沉降量约为 40—45 kg hm⁻² a⁻¹, 超过全国平均水平, 是全国氮沉降增速最快的地区^[34–35]。

1.2 实验设计

结合本地区自然氮沉降量同时参照为期四年涉及八个国家针叶林生态系统的欧洲氮饱和实验 NITREX 项目^[36]和涉及四个站点 161 个云杉林的北美 Harvard Forest^[37]的高浓度氮添加设计, 基于未来山西地区氮沉降情况, 在人为干扰较少的天然油松林 (112.02°—112.25°E, 36.52°—36.72°N, 平均海拔 1500 m) 中设置对照 (Contrast: CK, 0 kg hm⁻² a⁻¹)、低氮 (Low Nitrogen: LN, 50 kg hm⁻² a⁻¹)、中氮 (Middle Nitrogen: MN, 100 kg hm⁻² a⁻¹) 和高氮 (High Nitrogen: HN, 150 kg hm⁻² a⁻¹) 4 个人工氮添加水平, 每个氮添加水平设置 3 个重复样方, 共计 12 个立地条件一致的固定试验样地, 每个样方面积均为 20 m × 20 m, 样方之间设置 5 m 的过渡带, 具体样地设计图见图 1。样地天然油松林: 平均林龄 75 a, 平均密度 1316 株/hm², 平均土壤容重 1.01 g/cm³, 土壤全氮 2 mg/g, 土壤全磷 0.41 mg/g^[29]。

从 2009 年 5 月起, 用尿素 (CO(NH₂)₂) 作为氮源, 将年施用量平均分成 12 等份, 每月下旬分别将所需的尿素溶解于 2 L 水中, 用背式喷雾器在对应处理的 20 m × 20 m 样地内均匀喷洒 (对照组喷施等量的水), 其他水源来自自然降水。进行为期四年的氮添加, 一直持续到 2013 年。

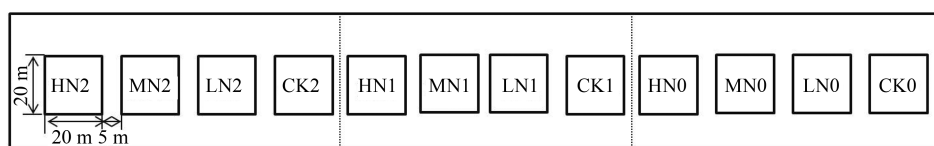


图 1 天然油松林氮添加实验样地示意图

Fig.1 The design of plots for nitrogen addition experiment in the natural *Pinus tabulaeformis* forest

CK: 对照, 0 kg hm⁻² a⁻¹; LN: 低氮, 50 kg hm⁻² a⁻¹; MN: 中氮, 100 kg hm⁻² a⁻¹; HN: 高氮, 150 kg hm⁻² a⁻¹

1.3 样品采集

样品采集于 2013 年 7 月进行。在每个样地, 随机选择 5 株胸径较大、生长成熟、长势良好的油松。从树冠上层 4 个方向选取长势良好、没有病虫害的当年生与多年生叶各 20 束, 并把不同方位的叶片样品等比例均匀混合, 获取叶片的混合样品。然后将叶分别置于两片湿润滤纸之间, 放入自封袋, 置于放有冰盒的冷藏箱

(0—8℃)带回实验室。同时,在树干胸径处,用生长锥在树干中心处水平旋入,到达中心后反向旋转一圈,再用抽芯器插入生长锥内孔将树芯样品取出,放入树芯存放盒,置于冷藏箱(0—8℃)带回实验室。

在每株油松叶和茎样品采集完成后采集细根样品。在每个植株基部 0.5—1.5 m 范围内沿着主根利用螺丝刀寻找 5 个以上分枝等级的完整根段,用铁铲和螺丝刀将其取出(通过与主根相连的侧根的特征,如根表皮和颜色等,来判断是否为目标树种)。每个个体至少 3 个重复,将附着的土壤和杂质清理干净再放入自封袋,用冷藏箱(0—8℃)带回实验室。

1.4 样品处理及性状测定

清洗树芯和叶,表面用滤纸擦净,用镊子挑选袋中直径为 0—2 mm 根段,然后将根系用蒸馏水清洗,以去除土壤。将所有叶、茎、根样品放在 80℃ 下烘干 72 h 至恒重后取出。

用球磨机(AM151)将烘干的样品进行研磨,过 5 mm 筛,经 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{—H}_2\text{O}_2$ 法消煮后,采用 SealAnalytical AA3(德国)连续流动分析仪测定样品全氮和全磷含量。样品氮磷比($\text{N}:\text{P}$)=全氮含量(mg/g)/全磷含量(mg/g)。 $\text{N}:\text{P}$ 被广泛用于指示植物相对养分的利用率,当 N 可用性增加或 P 可用性降低, $\text{N}:\text{P}$ 比率将会增加。

1.5 数据分析

各个器官性状数值由算术平均值和标准误差来表示。不同器官的生物量回归方程利用 D^2 (胸径)与 W (生物量)的关系模型来拟合。不同器官生物量的生长模型通过前人对山西地区油松生物量测量估算获取^[38]。各器官生物量乘以各自元素含量进而加权得到整株植物 N 含量与 P 含量。采用 Fisher 最小显著差数(LSD)法检验化学计量元素在不同氮添加处理下的差异显著性,统计分析使用 SPSS 17.0(SPSS, Chicago, USA),显著性检验水平为 $P=0.05$ 。

分析不同器官间氮含量和磷含量之间的关系则采用异速生长方程 $Y=\beta X^\alpha$ 进行拟合,将该等式两边同时取对数(以 10 为底)使其转化为 $\log_{10}y=\log_{10}\beta+\alpha\log_{10}x$ 。其中 y 和 x 分别为因变量和自变量, β 为异速常数,即线性关系的截距, α 为异速指数,即线性关系的斜率。由 R 软件(R3.6.1)中的 SMATR 包进行标准化主轴估计(standardized major axis estimation, SMA)^[39]。若斜率 α 与 1.0 差异显著,则表明变量间为异速生长关系。通过 Warton 和 Weber^[40]的方法判断回归斜率是否异质,截距和斜率的差异使用方差分析进行检验。各器官样本量大于 15,满足异速生长方程要求。作图在 Origin 2018 软件中完成。

2 结果与分析

2.1 油松不同器官的化学计量特性对氮添加的响应

油松叶、茎、根的营养含量对不同氮添加处理表现不同的响应趋势(图 2)。随着氮添加浓度的增加,茎 N 含量表现出显著降低的趋势($P<0.05$),根 N 含量表现出显著增加的趋势($P<0.05$),而氮添加处理下叶 N 含量均高于对照,但差异不显著。茎的 P 含量在 LN 和 MN 条件下显著低于 CK 和 HN 条件,而根与叶的 P 含量变化不显著($P>0.05$)。植物不同器官的 $\text{N}:\text{P}$ 对氮添加处理均表现出显著变化。随着氮添加浓度的增加,根的 $\text{N}:\text{P}$ 显著增加,而叶与茎的 $\text{N}:\text{P}$ 在 LN 条件下显著高于 CK,在 HN 条件下显著降低,这与叶、茎在 LN 条件下 P 含量低有关。整株植物的 N 含量随着氮添加浓度的增加表现出显著降低的趋势($P<0.05$),P 含量在 LN 条件下显著低于其他氮添加处理($P<0.05$)(图 3)。

2.2 油松不同器官养分异速生长关系对氮添加的响应

在所有氮添加处理中,叶 N 含量和 P 含量表现为显著的异速生长关系,与 1.0 差异显著($P<0.001$),标准主轴(SMA)无共同斜率($P<0.05$)。叶在 HN 条件下的斜率显著小于 CK、LN、MN。茎的 N 含量与 P 含量不存在显著的异速生长关系,与 1.0 差异不显著($P=0.06$),N 含量和 P 含量标准主轴(SMA)有共同斜率为 0.58($P=0.19$)。CK、LN、MN、HN 之间斜率无显著差异,但 Y 轴截距存在显著差异($P<0.001$),表现为茎在 HN 条件下的截距显著小于 CK、LN 和 MN 条件,表明分配单位含量的 N 素时,在 HN 条件下分配的 P 素更低。根 N

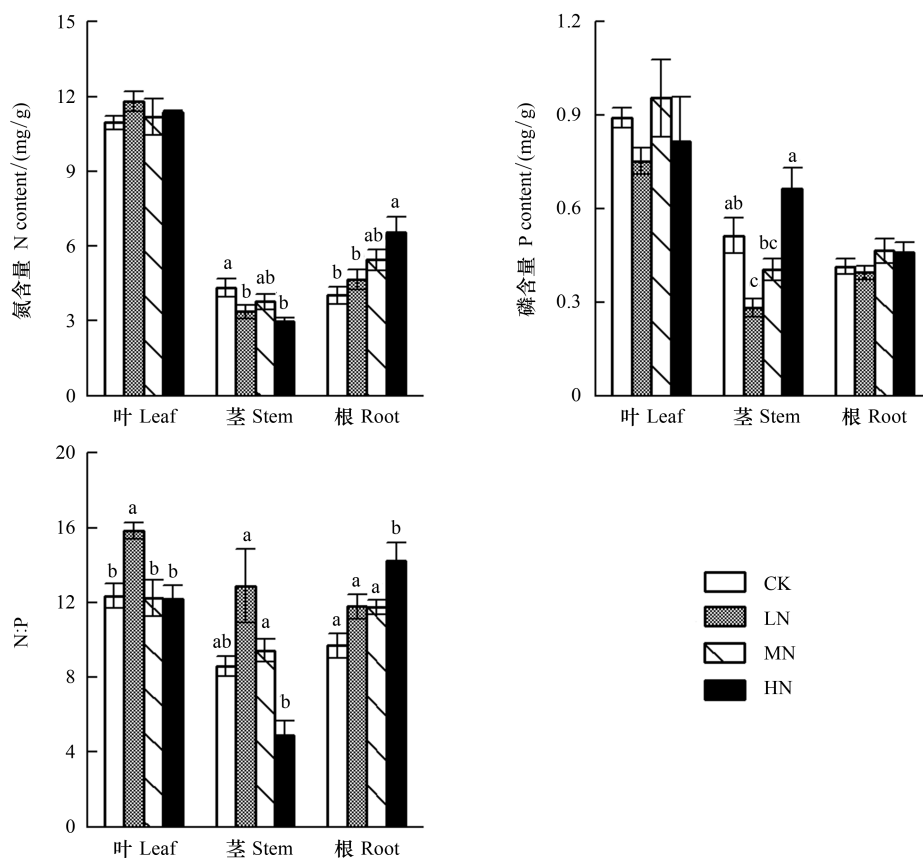


图2 氮添加处理下油松不同器官 N 与 P 含量的变化 (平均值 \pm 标准误差)

Fig.2 Changes of nitrogen and phosphorus content in different organs of *Pinus tabulaeformis* under nitrogen addition treatment (mean \pm SE)

CK: 对照, $0 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$; LN: 低氮, $50 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$; MN: 中氮, $100 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$; HN: 高氮, $150 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$; 不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

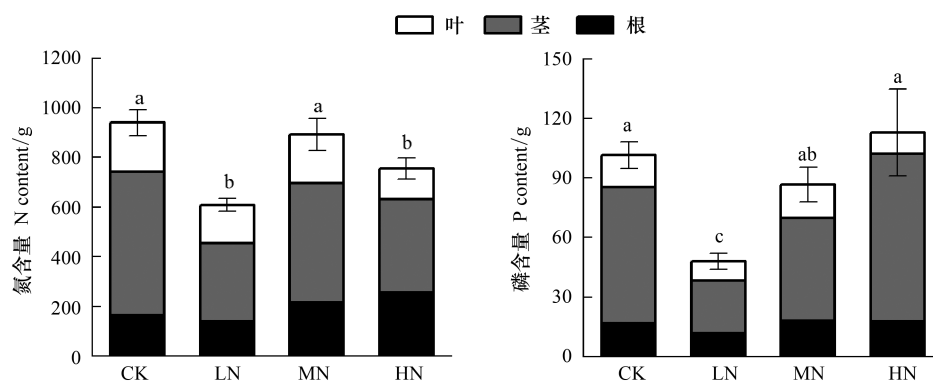


图3 氮添加处理下整株植物 N 与 P 含量的变化 (平均值 \pm 标准误差)

Fig.3 Changes of nitrogen and phosphorus content in whole plant under nitrogen addition treatment (mean \pm SE)

CK: 对照, $0 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$; LN: 低氮, $50 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$; MN: 中氮, $100 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$; HN: 高氮, $150 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$; 不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

含量与 P 含量不存在显著的异速生长关系,与 1.0 差异不显著($P=0.80$),根 N 含量与 P 含量在不同氮添加下标准主轴(SMA)有共同斜率为 1.31($P=0.84$)。CK、LN、MN、HN 处理下的斜率和 Y 轴截距均无显著差异(表 1)。

表 1 叶、茎、根养分在不同氮添加浓度下的标准主轴回归分析

Table 1 Standardized major axis regression analyses for leaf, stem, root nutrients in different nitrogen addition conditions

logX	logY	器官 Organs	处理 Treatments	R^2	斜率 Slope	截距 Elevation	斜率异质性 Slopes homogeneity (P)	截距异质性 Intercept homogeneity (P)	与假定斜率 1.0 的差异 The difference from the assumed slope of 1(P)
logP	logN	叶	CK	0.99	0.98a	1.07	<0.05	—	<0.001
			LN	0.94	0.57a	1.14			
			MN	0.95	0.47a	1.06			
			HN	0.14	0.12b	1.06			
		茎	CK	0.81	0.69	0.84a	0.19	<0.001	0.06
			LN	0.99	0.14	0.62a			
			MN	0.55	0.78	0.88a			
			HN	0.17	0.40	0.55b			
		根	CK	0.36	1.58	1.21	0.84	0.07	0.80
			LN	0.70	1.69	1.35			
			MN	0.86	0.85	1.02			
			HN	0.50	1.36	1.27			

CK:对照,0 kg hm⁻² a⁻¹; LN:低氮,50 kg hm⁻² a⁻¹; MN:中氮,100 kg hm⁻² a⁻¹; HN:高氮,150 kg hm⁻² a⁻¹;不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)

2.3 氮添加下不同器官的养分异速生长关系

在所有氮添加梯度下,叶、茎、根 3 个器官间的 N 含量与 P 含量表现为显著的异速生长关系,与 1.0 差异显著($P<0.001$),标准主轴(SMA)无共同斜率($P<0.001$)。斜率差异表现为根显著大于茎和叶,表明在分配单位含量的 P 素下,根会分配到更多的 N 素(图 4;表 2)。

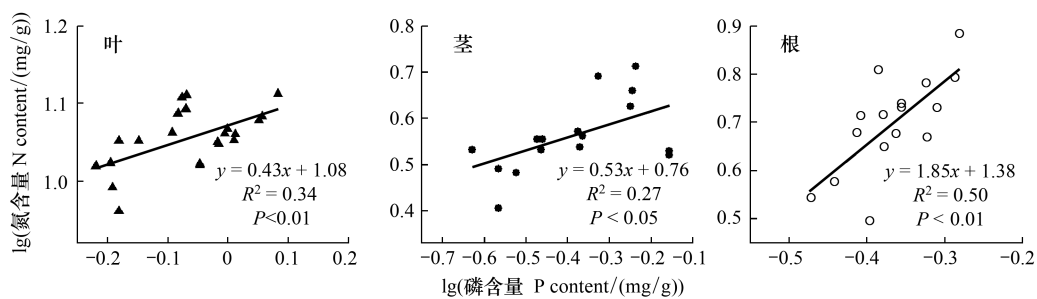


图 4 叶、茎、根 N 与 P 异速生长关系

Fig.4 Allometric growth of leaf, stem, root N and P

在对照(CK)条件下,不同器官间的 N 含量与 P 含量不存在显著的异速生长关系,与 1.0 差异不显著($P=0.71$),标准主轴(SMA)有共同斜率为 0.98($P=0.53$)。叶、茎、根 NP 之间斜率无显著差异,但 Y 轴截距存在显著差异($P<0.001$):根的 Y 轴截距显著大于叶,而叶的 Y 轴截距显著大于茎,表明在分配单位含量的 P 素下,根较叶和茎会分配到更多的 N 素。

在低氮(LN)条件下,不同器官间的 N 含量与 P 含量表现为显著的异速生长关系,与 1.0 差异显著($P<0.01$),标准主轴(SMA)无共同斜率($P<0.05$)。在油松不同器官间,斜率差异表现为根显著大于茎,茎和叶间差异不显著,表明在分配单位含量的 P 素下,根较茎和叶会分配到更多的 N 素。

在中氮(MN)条件下,不同器官间的 N 含量与 P 含量不存在显著的异速生长关系,与 1.0 差异不显著 ($P=0.07$),标准主轴(SMA)有共同斜率为 0.52($P=0.42$)。各个器官间的斜率差异不显著,但叶的 Y 轴截距显著大于根和茎。

在高氮(HN)条件下,不同器官间的 N 含量与 P 含量表现为显著的异速生长关系,与 1.0 差异显著 ($P<0.01$),标准主轴(SMA)有共同斜率为 0.32($P=0.10$)。各个器官间的斜率差异不显著,但 Y 轴截距在显著差异 ($P<0.01$);根的 Y 轴截距显著大于叶显著大于茎(表 3)。

表 2 叶、茎、根养分的标准主轴回归分析
Table 2 Standardized major axis regression analyses for leaf,stem,root nutrients

logX	logY	器官 Organs	斜率[95% 置信区间] Slope [95% CI]	截距[95% 置信区间] Elevation [95% CI]	斜率异质性 Slopes homogeneity (P)	截距异质性 Intercept homogeneity (P)	与假定斜率 1.0 的差异 The difference from the assumed slope of 1 (P)
logP	logN	叶	0.43[0.29,0.63]a	1.08[1.06,1.10]	<0.001	—	<0.001
		茎	0.53[0.32,0.87]a	0.76[0.65,0.88]			
		根	1.85[1.20,2.85]b	1.38[1.07,1.69]			

表 3 氮添加浓度对叶、茎、根养分的标准主轴回归分析
Table 3 Standardized major axis regression analyses for leaf,stem,root nutrients with nitrogen addition concentrations

logX	logY	器官 Organs	处理 Treatments	斜率 Slope	截距 Elevation	斜率异质性 Slopes homogeneity (P)	截距异质性 Intercept homogeneity (P)	与假定斜率 1.0 的差异 The difference from the assumed slope of 1 (P)
logP	logN	叶	CK	0.98	1.07a	0.53	<0.001	0.71
		茎		0.69	0.84b			
		根		1.58	1.21b			
		叶	LN	0.57ab	1.14	<0.05	—	<0.01
		茎		0.14a	0.62			
		根		1.69b	1.35			
		叶	MN	0.47	1.06a	0.42	<0.001	0.07
		茎		0.78	0.88b			
		根		0.85	1.02c			
		叶	HN	0.12	1.06a	0.10	<0.001	<0.01
		茎		0.40	0.55b			
		根		1.36	1.27c			

3 讨论

3.1 氮添加处理下油松各器官氮、磷含量存在差异

本研究以不同氮添加浓度下的油松为研究对象,分析了叶、茎、根的 N、P 及其计量比值的动态性变化。结果发现油松不同器官氮、磷含量对氮添加处理的响应趋势不同。随着氮添加浓度的增加,根氮含量表现出显著增加的趋势。有研究认为,细根是树木生长和生理最活跃的部分之一,与土壤直接接触,氮添加增加了土壤的氮有效性,因此细根可以从土壤中吸收氮并被根细胞吸收利用^[41]。此外,油松茎氮含量表现出显著降低的趋势,而叶氮含量表现出增加趋势但不显著,说明外源氮可能更多被用于油松根的生长,而不是用于油松树干纵向生长以及获取光照的能力。这可能是因为油松在该群落已经属于优势种,处于群落上层获取光照的能力通常高于其他植物,而群落中其他乔木、灌木及草本处于弱势地位,这些植物需要从根部吸收更多的养分含量,既要用于促进植物生长,更要用于增加叶片养分含量进而提高光合效率。油松属于深根性树种,本研究中样地林分平均林龄为 75 a,由于生长时间较长以及资源配置需要,对元素的需求更多用于满足繁殖和维持呼

吸代谢,在生长方面的投资相对较小^[42],这些过程的结合可能导致油松养分用于生根的需求多于用于茎生长和光照的需求。

茎的磷含量在 LN 条件下显著降低,而根与叶的磷含量变化不显著。这可能是由于中国区域大气湿沉降中的可溶性氮和磷的年平均沉降量分别为 $13.69 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 和 $0.21 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ^[43],这种不平衡的氮磷沉积可能加剧生态系统磷的限制。叶片和根作为植物生理代谢活跃的場所,在 N 添加条件下需最大限度地维持 P 含量稳定性,而茎作为木本植物体内最重要的养分库,在土壤有效 P 不足导致植物 P 限制时向叶、根等其他器官输送 P 养分^[44],以满足其他器官的生理活动及代谢需求。这与 Deng^[45]等综述研究的结果相一致,即地上部分的茎和枝的磷含量在氮添加处理下减少的程度最大。植物茎在氮沉降下对 P 养分再分配这一方式减少根对土壤有效 P 的吸收依赖性。与低氮、中氮条件相比,高氮下茎的 P 含量显著增加,可能高氮条件会刺激磷酸盐酶活性并促进土壤磷的利用率进而促进植物对磷的吸收^[46],储存在作为植物养分储存的器官茎中。茎的生物量明显大于叶和根,所占比重较大,当其 N、P 含量在低氮条件下显著降低时将直接导致油松整体 N、P 含量显著下降。在植物根、茎、叶生理活动的运作过程中,植物叶片氮磷相互作用,能对外界环境的变化做出积极的响应,因此根据植物叶片氮磷含量判断生境营养状况是生态化学计量学的重要部分^[47]。连续四年氮添加对叶片养分含量没有显著影响,说明油松对氮需求不那么旺盛,未能将土壤中的氮转化成生长所必需的营养成分,也进一步说明磷是该地区的限制元素。本研究结果与一项全球综合研究类似,该研究揭示了在氮沉降持续增加的情况下,磷的限制将加剧^[4]。

叶片 N:P 反映植物营养状况和判断其受养分限制情况的重要指标,N:P>16 表示植物生长主要受 P 限制,而 N:P<14 时,主要受 N 限制,当 $14 < \text{N:P} < 16$ 时,则植物生长受到二者的共同限制^[48]。也有人认为较低的 N:P 表示植物受到 N 的限制,而较高的 N:P 意味着植物受到 P 的限制^[49]。低氮处理下叶的 N:P 要显著高于其他处理,表明低氮处理下油松更容易受到 P 的限制。

3.2 各器官的 N-P 分配策略在不同氮添加处理间存在显著变化

在吸收养分的过程中,植物的不同器官采用不同的适应策略来分配 N、P 元素以优化其生长并适应不断变化的环境^[50]。我们的研究中,油松叶片的氮含量和磷含量在不同氮添加浓度下表现出显著的异速生长关系,说明油松分配叶的磷含量的增加速度是要大于氮含量的,这可能跟叶片属于代谢功能主导的组织,养分循环速率快相关。茎的氮含量与磷含量在每个氮添加下没有显著的异速生长关系,氮含量与磷含量之间具有共同斜率但不存在共同截距,在高氮条件下,Y 轴截距显著小于其他条件,说明植物对茎基于单位磷含量分配的氮含量显著降低,同样叶在高氮下的氮与磷斜率显著小于其他氮添加处理下的斜率。可能跟持续的氮添加加剧了叶与茎器官中氮与磷之间不平衡相关。这揭示了植物细胞中生化反应的机制:当氮含量增加时,磷含量消耗的更快,以确保蛋白质或酶的快速合成^[51]。表明过量的氮会导致植物对器官的养分分配率的降低。相反,油松分配给根的氮含量与磷含量在不同氮浓度处理下表现出等速生长关系,说明根在 N、P 养分关系中的变化速率具有一致性,在每个氮添加处理下油松分配给根基于磷含量的氮含量增加速度始终维持着一个平衡性(表 1)。

N-P 的异速生长是森林植物在器官水平上分配这些元素以协调植物养分分配的重要机制^[50]。油松在氮添加处理下,不同器官之间的氮磷分配率存在显著差异,这反映了油松不同器官氮磷分配策略的差异。分别比较四个氮处理下的氮磷分配率的变化,发现在分配单位含量的磷含量时,根比茎和叶会分配更多的氮元素。作为地下最具生理活性的器官^[52],细根通过较大的比根长或与菌根真菌结合来实现较大的吸收表面积和更有效的养分吸收。并且由于地下环境更加复杂,通常认为根具有较高的元素可塑性以适应复杂的环境(元素可塑性假设)^[50]。低氮(LN)条件是油松生长的最佳环境,因为叶、茎、根三个器官的氮磷含量斜率存在异质性,并且斜率存在显著的异速生长关系,植物生长表现为对 P 的快速分配。在低氮条件下,可以适当增加土壤中有有效氮的含量,促进叶片的光合效率^[53],向植物的地上部分分配更多的生物量,缓解地下资源的限制^[54]。

综上所述,在氮添加处理下,不同器官的养分含量随氮添加浓度的变化而变化。过量氮添加导致植物对叶和茎基于单位磷含量分配的氮含量显著降低,分配根基于磷含量的氮含量增加速度始终维持着一个平衡性。在氮添加处理下,根比茎和叶在分配单位含量的磷含量时会分配更多的氮含量。在低氮条件下,根、茎、叶三个器官氮磷分配的异速生长关系存在显著差异,其生长表现为对 P 的快速分配。最后,不同器官的 N-P 异速生长关系随氮添加浓度的变化而变化反映了油松的不同器官对氮沉降具有差异性的适应策略。我们的研究为从整株植物的角度理解环境变化下不同器官的 N-P 养分分配策略提供了科学依据。

参考文献 (References):

- [1] Aber J D, Goodale C L, Ollinger S V, Smith M L, Magill A H, Martin M E, Hallett R A, Stoddard J L. Is nitrogen deposition altering the nitrogen status of northeastern forests? *BioScience*, 2003, 53(4): 375-389.
- [2] Shen Y, Tian D S, Jiang L C, Wang J S, Chen X L, Li Y, Wang B X, Li Z L, Fu Y W, Hou J H, Niu S L. Different responses and links of N:P ratio among ecosystem components under nutrient addition in a temperate forest. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2019, 124(10): 3158-3167.
- [3] Mo Q F, Zou B, Li Y W, Chen Y, Zhang W X, Mao R, Ding Y Z, Wang J, Lu X K, Li X B, Tang J W, Li Z A, Wang F M. Response of plant nutrient stoichiometry to fertilization varied with plant tissues in a tropical forest. *Scientific Reports*, 2015, 5: 14605.
- [4] 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.
- [5] You C M, Wu F Z, Gan Y M, Yang W Q, Hu Z M, Xu Z F, Tan B, Liu L, Ni X Y. Grass and forbs respond differently to nitrogen addition: a meta-analysis of global grassland ecosystems. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 1563.
- [6] Sun Z Z, Liu L L, Ma Y C, Yin G D, Zhao C, Zhang Y, Piao S L. The effect of nitrogen addition on soil respiration from a nitrogen-limited forest soil. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 197: 103-110.
- [7] McNulty S G, Aber J D, Newman S D. Nitrogen saturation in a high elevation New England spruce-fir stand. *Forest Ecology and Management*, 1996, 84(1/3): 109-121.
- [8] Stark S, Männistö M K, Eskelinen A. Nutrient availability and pH jointly constrain microbial extracellular enzyme activities in nutrient-poor tundra soils. *Plant and Soil*, 2014, 383(1/2): 373-385.
- [9] Gregory P J. *Plant Roots: Growth, Activity and Interaction With Soils*. Oxford: Blackwell Publishing, 2006.
- [10] 毛伟, 李玉霖, 张铜会, 赵学勇, 黄迎新, 宋琳琳. 不同尺度生态学中植物叶性状研究概述. *中国沙漠*, 2012, 32(1): 33-41.
- [11] 李俊慧, 彭国全, 杨冬梅. 常绿和落叶阔叶物种当年生小枝茎长度和茎纤维率对展叶效率的影响. *植物生态学报*, 2017, 41(6): 650-660.
- [12] Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis S L, Swenson N G, Zanne A E. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 2009, 12(4): 351-366.
- [13] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [14] 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.
- [15] 刘璐, 葛结林, 舒化伟, 赵常明, 徐文婷, 申国珍, 谢宗强. 神农架常绿落叶阔叶混交林碳氮磷化学计量比. *植物生态学报*, 2019, 43(6): 482-489.
- [16] Zhang J H, Zhao N, Liu C C, Yang H, Li M L, Yu G R, Wilcox K, Yu Q, He N P. C:N:P stoichiometry in China's forests: from organs to ecosystems. *Functional Ecology*, 2018, 32(1): 50-60.
- [17] Zhang H X, Li W B, Adams H D, Wang A Z, Wu J B, Jin C J, Guan D X, Yuan F H. Responses of woody plant functional traits to nitrogen addition: a meta-analysis of leaf economics, gas exchange, and hydraulic traits. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 683.
- [18] 宋沼鹏, 何念鹏, 侯继华. 不同种源五角枫幼苗叶片 N、P 化学计量学特征对氮添加的响应. *生态学报*, 2018, 38(1): 254-262.
- [19] You C M, Wu F Z, Yang W Q, Xu Z F, Tan B, Zhang L, Yue K, Ni X Y, Li H, Chang C H, Fu C K. Does foliar nutrient resorption regulate the coupled relationship between nitrogen and phosphorus in plant leaves in response to nitrogen deposition? *Science of the Total Environment*, 2018, 645: 733-742.
- [20] Kou L, Chen W W, Jiang L, Dai X Q, Fu X L, Wang H M, Li S G. Simulated nitrogen deposition affects stoichiometry of multiple elements in resource-acquiring plant organs in a seasonally dry subtropical forest. *Science of the Total Environment*, 2018, 624: 611-620.
- [21] Brant A N, Chen H Y H. Patterns and mechanisms of nutrient resorption in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2015, 34(5): 471-486.
- [22] Sardans J, Grau O, Chen H Y H, Janssens I A, Ciais P, Piao S L, Peñuelas J. Changes in nutrient concentrations of leaves and roots in response to global change factors. *Global Change Biology*, 2017, 23(9): 3849-3856.
- [23] Denman K L, Brasseur G, Chidthaisong A, Ciais P, Cox P M, Dickinson R E, Hauglustaine D, Heinze C, Holland E, Jacob D, Lohmann U, Ramachandran S, da Silva Dias P L, Wofsy S C, Zhang X. Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry//Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt K B, Tignor M, Miller H L, eds. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.

- [24] Guo X L, Huang J G, Li J Y, Liang H X, Yu B Y, Ma Q Q, Jiang S W, Lu X K, Fu S L, Ye Q, Zhao P, Cai X. Nitrogen addition to the canopy of *Castanopsis chinensis* (Sprengel) Hance promoted xylem formation in a subtropical forest in China. *Annals of Forest Science*, 2020, 77(2): 56.
- [25] Dyckmans J, Flessa H. Influence of tree internal N status on uptake and translocation of C and N in beech: a dual ^{13}C and ^{15}N labeling approach. *Tree Physiology*, 2001, 21(6): 395-401.
- [26] Zhao N, Yu G R, He N P, Xia F C, Wang Q F, Wang R L, Xu Z W, Jia Y L. Invariant allometric scaling of nitrogen and phosphorus in leaves, stems, and fine roots of woody plants along an altitudinal gradient. *Journal of Plant Research*, 2016, 129(4): 647-657.
- [27] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Travis J. Least-cost input mixtures of water and nitrogen for photosynthesis. *The American Naturalist*, 2003, 161(1): 98-111.
- [28] 吴刚, 冯宗炜. 中国油松林群落特征及生物量的研究. *生态学报*, 1994, 14(4): 415-422.
- [29] 徐化成. 油松. 北京: 中国林业出版社, 1990: 18-23.
- [30] 肖迪, 王晓洁, 张凯, 何念鹏, 侯继华. 氮添加对山西太岳山天然油松林主要植物叶片性状的影响. *植物生态学报*, 2016, 40(7): 686-701.
- [31] 张凯, 侯继华, 何念鹏. 油松叶功能性状分布特征及其控制因素. *生态学报*, 2017, 37(3): 736-749.
- [32] 刘旭军, 程小琴, 田慧霞, 刘莉, 韩海荣. 间伐和凋落物处理对华北落叶松人工林土壤磷形态的影响. *生态学报*, 2019, 39(20): 7686-7696.
- [33] 陈平, 赵博, 闫子超, 杨璐, 赵秀海, 张春雨. 太岳山油松人工林土壤呼吸对模拟氮沉降的短期响应. *生态学报*, 2018, 38(22): 8184-8193.
- [34] 迺超普, 颜晓元. 基于氮排放数据的中国大陆大气氮素湿沉降量估算. *农业环境科学学报*, 2010, 29(8): 1606-1611.
- [35] 顾峰雪, 黄玫, 张远东, 闫慧敏, 李洁, 郭瑞, 钟秀丽. 1961—2010 年中国区域氮沉降时空格局模拟研究. *生态学报*, 2016, 36(12): 3591-3600.
- [36] Wright R F, Rasmussen L. Introduction to the NITREX and EXMAN projects. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101(1/3): 1-7.
- [37] Aber J, McDowell W, Nadelhoffer K, Magill A, Bernston G, Kamakea M, McNulty S, Currie W, Rustad L, Fernandez I. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: hypotheses revisited. *BioScience*, 1998, 48(11): 921-934.
- [38] 马钦彦. 中国油松生物量的研究. *北京林业大学学报*, 1989, 11(4): 1-10.
- [39] Warton D I, Wright I J, Falster D S, Westoby M. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 2006, 81(2): 259-291.
- [40] Warton D I, Weber N C. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. *Biometrical Journal*, 2002, 44(2): 161-174.
- [41] 李海霞, 许传玲, 郭树平, 郭成博, 白卉. 供氮水平对长白落叶松幼苗生物量、氮磷浓度及其季节变化的影响. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2014, 38(5): 79-84.
- [42] Burslem D F R P, Grubb P J, Turner I M. Responses to nutrient addition among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical rain forest in Singapore. *Journal of Ecology*, 1995, 83(1): 113-122.
- [43] Zhu J X, Wang Q F, He N P, Smith M D, Elser J J, Du J Q, Yuan G F, Yu G R, Yu Q. Imbalanced atmospheric nitrogen and phosphorus depositions in China: implications for nutrient limitation. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2016, 121(6): 1065-1616.
- [44] Yan Z B, Guan H Y, Han W X, Han T S, Guo Y L, Fang J Y. Reproductive organ and young tissues show constrained elemental composition in *Arabidopsis thaliana*. *Annals of Botany*, 2016, 117(3): 431-439.
- [45] Deng Q, Hui D F, Dennis S, Reddy K C. Responses of terrestrial ecosystem phosphorus cycling to nitrogen addition: a meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(6): 713-728.
- [46] Deng M F, Liu L L, Sun Z Z, Piao S L, Ma Y C, Chen Y W, Wang J, Qiao C L, Wang X, Li P. Increased phosphate uptake but not resorption alleviates phosphorus deficiency induced by nitrogen deposition in temperate *Larix principis-rupprechtii* plantations. *New Phytologist*, 2016, 212(4): 1019-1029.
- [47] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [48] Liu J X, Huang W J, Zhou G Y, Zhang D Q, Liu S Z, Li Y Y. Nitrogen to phosphorus ratios of tree species in response to elevated carbon dioxide and nitrogen addition in subtropical forests. *Global Change Biology*, 2013, 19(1): 208-216.
- [49] Yan Z B, Tian D, Han W X, Tang Z Y, Fang J Y. An assessment on the uncertainty of the nitrogen to phosphorus ratio as a threshold for nutrient limitation in plants. *Annals of Botany*, 2017, 120(6): 937-942.
- [50] Zhang J H, He N P, Liu C C, Xu L, Yu Q, R Y G. Allocation strategies for nitrogen and phosphorus in forest plants. *Oikos*, 2018, 127(10): 1506-1514.
- [51] Kerkhoff A J, Fagan W F, Elser J J, Enquist B J. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *The American Naturalist*, 2006, 168(4): E103-E122.
- [52] McCormack M L, Guo D L, Iversen C M, Chen W L, Eissenstat D M, Fernandez C W, Li L, Ma C G, Ma Z Q, Poorter H, Reich P B, Zadworny M, Zanne A. Building a better foundation: improving root-trait measurements to understand and model plant and ecosystem processes. *New Phytologist*, 2017, 215(1): 27-37.
- [53] Ordoñez J C, Van Bodegom P M, Witte J P M, Wright I J, Reich P B, Aerts R. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(2): 137-149.
- [54] Lan Z C, Bai Y F. Testing mechanisms of N-enrichment-induced species loss in a semiarid Inner Mongolia grassland: critical thresholds and implications for long-term ecosystem responses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2012, 367(1606): 3125-3134.