

DOI: 10.5846/stxb202204291200

陈铭,程慧梓,姚晓东,曹丽荣,陈蓉,陈光水,王小红.增温和氮添加对杉木不同序级细根形态和化学性状的影响.生态学报,2023,43(5): 1874-1883.

Chen M, Cheng H Z, Yao X D, Cao L R, Chen R, Chen G S, Wang X H. Effects of soil warming and nitrogen addition on the morphological and chemical characteristics of fine roots in different order classes of the Chinese fir. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(5): 1874-1883.

增温和氮添加对杉木不同序级细根形态和化学性状的影响

陈 铭^{1,2},程慧梓^{1,2},姚晓东^{1,2},曹丽荣^{1,2},陈 蓉^{1,2},陈光水^{1,2},王小红^{1,2,*}

1 福建师范大学,地理科学学院,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:全球气候变暖与氮(N)沉降是两个同时存在的全球变化主要因素,但目前关于二者的研究多以单因子为主。细根形态和化学性状等功能性状在促进植物养分获取和森林生物地球化学循环方面起着关键作用,但目前气候变暖、N 沉降以及两者交互对细根形态和化学性状的影响尚不清楚。在福建三明森林生态系统国家野外科学观测研究站陈大观测点开展土壤增温与 N 添加双因子试验,包括对照(无增温,无氮添加)、低氮(+4gN m⁻² a⁻¹)、高氮(+8gN m⁻² a⁻¹)、增温(+5℃)、增温+低氮(+5℃, +4gN m⁻² a⁻¹)、增温+高氮(+5℃, +8gN m⁻² a⁻¹)六个处理,探讨增温与 N 添加对杉木(*Cunninghamia Lanceolata*)细根形态和化学性状的影响。结果表明:(1)增温显著增加了细根直径(D)。增温和 N 添加的交互作用对细根比根长(SRL)、比表面积(SRA)及组织密度(RTD)均存在显著影响,与对照相比,增温处理及增温+高氮处理均降低了细根 SRL 和 SRA;不同处理间细根 RTD 无显著差异。N 添加与序级交互作用对细根 SRA 存在显著影响,仅低氮添加显著增加了 1 级根 SRA。(2)增温和 N 添加交互作用对细根碳(C)含量存在显著影响,与对照相比,仅增温+高氮处理显著增加了细根 C 含量。N 添加与序级交互作用对细根 C 含量存在显著影响,仅在 1 级细根中,高氮添加的细根 C 含量要显著高于低氮添加。增温、N 添加以及序级三者交互作用对细根 N 含量及碳氮比(C:N)存在显著影响,与对照相比,低氮和高氮处理对细根 N 含量及 C:N 影响因序级而异;增温处理、增温+低氮处理以及增温+高氮处理均显著提高了细根 N 含量,降低了细根 C:N;与高阶根相比,低阶根 N 含量和 C:N 对单独增温处理及增温+低氮处理响应要更为敏感。以上结果表明,不同细根功能性状对增温、N 添加及两者交互的响应存在差异,这种差异主要与细根序级和 N 添加水平有关;增温和 N 添加抑制了细根 SRL 和 SRA,但促进了细根 N 含量并降低了细根 C:N,这将有助于理解亚热带地区森林地下养分循环以及 C 固存对全球环境变化的响应。

关键词:增温;氮添加;交互作用;细根;序级

Effects of soil warming and nitrogen addition on the morphological and chemical characteristics of fine roots in different order classes of the Chinese fir

CHEN Ming^{1,2}, Cheng Huizi^{1,2}, YAO Xiaodong^{1,2}, CAO Lirong^{1,2}, Chen Rong^{1,2}, CHEN Guangshui^{1,2}, WANG Xiaohong^{1,2,*}

1 School of Geographical Science, 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: Global warming and nitrogen deposition are two main global change drivers, often occurring simultaneously. However, most of related studies referred to only single factor. Fine root functional traits such as morphology and chemical properties play a key role in promoting plant nutrient acquisition and forest biogeochemistry cycling. The effects of climate

基金项目:国家自然科学基金重点项目(31830014);国家重点研发计划项目课题项目(2021YFD2200403)

收稿日期:2022-05-29; **网络出版日期:**2022-10-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 353805701@qq.com

warming, N deposition and their interactions on fine root morphology and chemical properties remain unclear. To explore the effects of warming and N addition on the morphological and chemical characteristics of fine roots of *Cunninghamia Lanceolata*. We conducted a two-factor experiment of soil warming and nitrogen addition, which consisted control (CT), low nitrogen treatment (LN), high nitrogen treatment (HN), warming treatment (W), warming and low nitrogen treatment (WLN), warming and high nitrogen treatment (WHN), at the Forest Ecosystem and Global Change Research Station of Fujian Normal University, Chenda, Sanming, Fujian Province. The results showed that: (1) the warming significantly increased fine root diameter (D). The interaction of warming and N addition had significant effects on the specific root length (SRL), specific surface area (SRA) and root tissue density (RTD) of fine roots. Compared with CT, the W and WHN reduced fine root SRL and SRA; there was no significant difference in RTD of fine roots among different treatments. The interaction of N addition and order had significant effects on fine root SRA. Low nitrogen addition only increased SRA of first order root significantly. (2) The interaction of warming and N addition had a significant effect on fine root C concentration, and only WHN significantly increased fine root C concentration. The interaction of N addition and order had significant effects on fine root concentration. The fine root C concentration of high N addition was significantly higher than that of low N addition. The interaction of warming, N addition and order had significant effects on fine root N concentration and C:N. Compared with CT, the effects of LN and HN on fine root N content and C:N varied with the order; The W, WLN and WHN significantly increased the fine root N concentration and decreased the fine root C:N. Compared with high-order root, low-order root N concentration and C:N were more sensitive to the effects of W and WLN. The results showed that the responses of fine root morphology and chemical characteristics to warming, N addition and their interaction were different, and the differences were mainly regulated by fine root branch order and N addition level; The warming and N addition promoted fine root N concentration and decreased fine root C:N, which would contribute to understand the subsurface nutrient cycling and the response of C sequestration to global environmental change in subtropical forests.

Key Words: warming; nitrogen addition; interactive effect; fine root; branch order

政府间气候变化专门委员会(IPCC,2013)报告称,由于过去和目前大气中二氧化碳和其他温室气体的增加,全球平均地表温度比1900年至1950年的平均值上升了 0.78°C ,并且气候变暖预计将在本世纪持续下去^[1]。在气候变暖的同时,全球氮(N)沉降也在不断增加,尤其亚热带地区是目前全球氮沉降最为严重的地区之一,氮沉降速率可高达 $111.5\text{kg N km}^{-2}\text{a}^{-1}$ ^[2]。气候变暖和过量的N输入已对当地脆弱的森林生态系统的生物地球化学循环过程产生显著影响,威胁着森林生态系统的稳定性和可持续性^[3-4]。细根是植物从土壤吸收养分和水分的重要器官^[5-6],细根形态和化学等功能性状在促进植物养分获取和森林生物地球化学循环方面起着关键作用^[7-8]。大量研究表明,植物细根形态和化学性状对全球变暖和氮沉降具有很大的可塑性响应^[9-12],最终影响森林生态系统的碳(C)固存和养分循环^[13]。然而,大多数关于森林细根功能性状如何响应全球变化的研究仅限于单个环境因素^[14-15]。因此,研究森林生态系统对增温和N添加双因子的响应研究,对于预测亚热带森林生态系统响应全球变化至关重要。

增温能直接影响土壤温度、水分以及养分有效性^[16-17],进而影响植物细根的形态和化学性状。但目前关于增温对于细根形态和化学性状影响的研究结果不尽相同。例如Tang等^[18]发现,增温引起的干旱胁迫,会显著提高细根比根长(SRL)和比表面积(SRA)来加强对土壤中水分和养分的吸收。但也有研究发现,增温对细根SRL存在抑制作用或无影响^[12, 16]。另外,Wang等的荟萃分析也发现,不同研究中增温对细根功能性状影响存在显著差异,这可能与研究的地理环境有关^[19]。而目前全球范围内开展的许多关于增温研究的实验主要集中在温带和北方地区,对热带和亚热带地区的研究较少^[20]。因此,在全球变暖的背景下研究增温对亚热带森林细根形态和化学性状的影响显得尤为必要。

N作为植物生长所必须的养分,与细根代谢和呼吸活动有关,同时也是森林生态系统生产力和养分循环

的限制性资源^[21]。N 沉降会改变土壤中有效 N 的含量,并促使细根形态、化学等功能性状发生变化。然而,迄今为止,关于细根形态和化学性状对 N 添加响应的研究结果并不一致^[22–23],这可能与实验 N 添加量有关。适量 N 添加有助于细根对 N 养分的吸收和利用,提升细根活力,促进细根 N 含量、SRL 和 SRA 等性状增加。但当土壤中 N 有效性过高时,植物会减少对地下部分的碳(C)投入,细根养分获取策略更偏保守,导致细根直径(D)和寿命的增加以及 SRL 的减少^[23],同时细根 N 含量也可能会减少或不变^[22, 24]。因此研究不同 N 添加水平对细根形态和化学性状的影响能更好理解氮沉降对细根功能性状的影响。

另外,在植物进化过程中,根系形成了复杂的分枝系统,导致不同序级的根在形态和功能上具有高度的异质性^[25–26],而目前大多数关于增温和 N 添加对细根形态和化学性状研究并没有区分序级或仅仅停留在径级水平^[27–28],这导致了目前细根形态和化学性状对增温和 N 添加响应的结果差异。如 Pu 等^[29]研究发现,不同序级根对全球变暖响应不一致,相比于高阶根,低阶根作为吸收根,具有更高的代谢和呼吸速率,同时与土壤的相互作用更加密切,因此对环境变化的响应更强烈。另外 Wang 等^[30]研究也发现,当土壤中 N 养分有效性提高时,低阶(1、2 级)根对土壤养分环境变化的响应更为敏感,而高阶根则无显著响应。因此研究增温和 N 添加对不同序级细根形态和化学性状的影响,将有助于进一步补充并完善细根功能性状对全球变暖和氮沉降的响应研究。

尽管目前关于增温和 N 添加对细根功能性状的单个环境因素影响比较清楚^[19, 24],但关于增温和不同 N 添加水平如何共同影响细根的形态和化学性状,如 D、SRL、SRA、组织密度(RTD)、C、N 含量和 C:N,以及这种影响与细根序级是否有关还有待研究。中国湿润亚热带是一个典型的生态过渡带,是全球气候变化的敏感地带,也是全球氮沉降最为严重的地区之一。该区拥有我国最重要的人工商品林基地,其中杉木林是我国最重要的人工林之一,面积占世界人工林面积的 6%(我国人工林面积占世界 1/3),在我国林业生产和森林碳吸收中发挥着重要的作用^[31]。因此,研究增温、N 添加及两者交互作用对杉木不同序级细根形态和化学性状的影响,对理解森林生态系统对未来全球环境变化的适应性响应有着重要意义。基于此,以杉木人工林为研究对象,探讨增温和 N 添加对不同序级细根形态、C 和 N 的影响,并提出以下两个问题:(1)增温和 N 添加对细根形态及化学性状的影响是否有交互作用?(2)增温、N 添加及两者交互作用对细根形态及化学性状的影响是否因细根序级而异?

1 研究区概况

试验地位于福建师范大学三明森林生态系统国家野外科学观测研究站陈大观测点(26°19'N, 117°36'E),位于陈大林业国有林场内,平均海拔 300m,属中亚热带季风气候,年均气温 19.1℃,年均降雨量 1749mm,主要集中在 3—8 月,年均蒸发量 1585mm,相对湿度 81%。土壤为黑云母花岗岩发育的红壤。

2 研究方法

2.1 试验设计

试验采用完全随机设计,并依据 IPCC 第五次评估报告^[1]对 21 世纪末全球地表平均增温的预测和该研究区氮沉降背景值 $36 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$,设置土壤增温(无增温;增温, +5℃)与氮(N)添加(无氮;低氮, +4gN $\text{m}^{-2} \text{ a}^{-1}$;高氮, +8gN $\text{m}^{-2} \text{ a}^{-1}$),共 6 个处理,即(1)对照(CT):不增温,不施氮;(2)低氮处理(LN):不增温,氮添加量为 4gN $\text{m}^{-2} \text{ a}^{-1}$;(3)高氮处理(HN):不增温,氮添加量为 8gN $\text{m}^{-2} \text{ a}^{-1}$;(4)增温处理(W):增温 5℃;(5)增温+低氮处理(WLN):增温 5℃,氮添加量为 4gN $\text{m}^{-2} \text{ a}^{-1}$;(6)增温+高氮处理(WHN):增温 5℃,氮添加量为 8gN $\text{m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 。每处理 5 个重复,试验小区 2m×2m,四周用 4 块聚氯乙烯板(200cm×70cm 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,分层(0—10、10—20、20—70cm)取回,剔除粗根、石块和其他杂物后,土壤分层混合均匀,并按 0—10、10—20 和 20—70cm 重填回试验小区内,采用压实法调整土壤容重与原位土壤容重接近,6 个处理土壤基本理化具体见表 1(表 1)。于 2013 年 10 月安装加热电缆(增

温和不增温小区都布设相同电缆,型号为 Nexans Norway,规格为 1.0 Ohm/m,加热电缆功率是 40 w /m),平行布设,深度为 10cm,间距 20cm,并在最外围环绕一圈,保证样地增温均匀。电缆布设完成后,2014 年 3 月开始通电增温,通过自主研发的 PID(比例、积分、微分)土壤主动增温控制系统^[32],确保每个月的通电温度均为(5±0.5)℃,样地土壤温度和含水率具体见图 1(图 1)。2013 年 11 月,每个小区均匀种植 4 棵杉木,杉木位置均处于 2 条电缆线之间。所种植的杉木为 1 年生 2 代半短侧枝杉木苗,平均高度(25.7±2.52)cm,平均主干基径(3.35±0.48)cm。

表 1 增温后不同处理 0—10cm 土壤基本理化性质
Table 1 Basic physical and chemical properties of soil in different treatments after soil warming

处理 Treatment	有机碳储量 Organic carbon storage/ (t/hm ²)	矿质氮 Mineral nitrogen/ (mg/kg)	全氮 Total nitrogen/ (mg/g)	全磷 Total phosphorus/ (mg/g)	pH
CT	12.80±0.42a	6.57±0.14a	1.06±0.11a	0.28±0.02a	4.31±0.09a
LN	12.11±0.32a	5.44±0.34a	1.02±0.02a	0.28±0.02a	4.26±0.07a
HN	11.61±1.13a	6.53±0.08a	0.99±0.13a	0.28±0.02a	4.30±0.09a
W	12.33±0.45a	4.96±0.29a	1.02±0.04a	0.29±0.01a	4.27±0.11a
WLN	12.53±0.37a	4.89±0.29a	1.04±0.12a	0.29±0.02a	4.26±0.11a
WHN	12.00±0.12a	5.22±0.14a	1.01±0.11a	0.30±0.03a	4.26±0.11a

CT: 对照 Control treatment; LN: 低氮处理 Low nitrogen treatment; HN: 高氮处理 High nitrogen treatment; W: 增温处理 Warming treatment; WLN: 增温与低氮处理 Warming and Low nitrogen treatment; WHN: 增温与高氮处理 Warming and High nitrogen treatment; 不同小写字母表示不同处理之间显著差异(P<0.05)

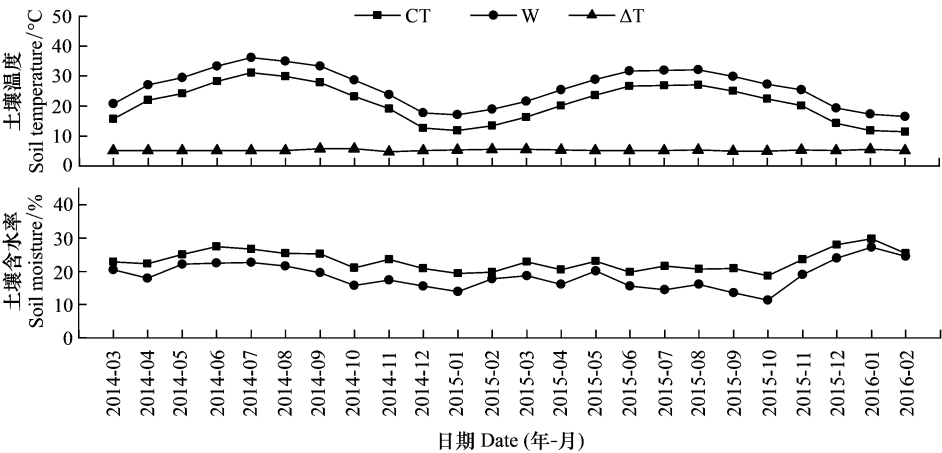


图 1 不同处理 0—10cm 土壤温度和含水率的年动态变化
Fig.1 Annual dynamic changes of soil temperature and water content in 0—10cm soil under different treatments

CT: 对照 Control treatment; W: 增温处理 Warming treatment; ΔT: 两者之间的净差值 Net difference between warming treatment and control treatment

从 2014 年 5 月初开始施 N。N 添加处理采用 NH₄NO₃(分析纯),全年分 12 次等量添加。每月月初,将 NH₄NO₃溶解在 800mL(相当于年降雨量增加 2mm)去离子水中,用手提式喷雾器在小区内从幼苗林冠上方处对小区均匀喷洒。对照小区喷洒等量的去离子水。

2.2 根系采样与处理

2015 年 4 月,在每个样地表层 0—10cm 取完整的细根根段,并用低温去离子水清理掉根表面上的土壤和杂质;挑出活根后,依据 Pregitzer 等的根序分级方法将直径小于 2mm 的细根按序级分为 1—3 序级^[33],装入冷藏箱保持其活性。利用数字化扫描仪 Espon Scanner 对分层、分径级处理的根系分别扫描,扫描完成后运用

Win-RHIZO(Pro2009b)根系图像分析软件对根系图像进行分析,扫描后的各细根样品烘干称量,最后得到细根直径(D)、比根长(SRL)、比表面积(SRA)以及组织密度(RTD)。随后将剩余细根于 65 ℃ 下烘干至恒重,将杀青烘干的细根用球磨仪进行研磨。最后称取 10 mg 磨碎根样用元素分析仪(vario EL III Element Analyzer,德国)测定细根 C、N 含量。

2.3 数据分析

利用 SPSS 21.0 软件对数据进行统计分析,采用混合线性模型分析增温、N 添加和序级对细根形态和化学性状的影响;利用 Origin 2021 软件作图,图表中数据为平均值±标准差。

3 结果与分析

3.1 增温和氮添加对杉木细根形态性状的影响

由表 2 可知,增温对杉木细根 D 有显著影响($P<0.05$)(表 2)。与无增温相比,增温使细根 D 提高了 9.7%;N 添加对 D 影响不显著(图 2)。增温与 N 添加的交互作用对细根 SRL、SRA 以及 RTD 均有显著影响($P<0.05$)。与对照(CT)相比,W 使细根 SRL 降低了 33.4%,WHN 使 SRL 降低 33.3%,LN、HN 以及 WLN 下的 SRL 无显著变化;W 使细根 SRA 降低了 36.1%,WHN 使 SRA 降低了 27.2%,LN、HN 以及 WLN 对 SRA 无显著影响,且 LN、HN、W、WLN 和 WHN 下的细根 RTD 均无显著变化(表 2,图 2)。另外,N 添加对 SRA 的影响因细根序级而异,仅在 1 序级细根中低氮添加显著高于无氮和高氮添加,且无氮和高氮添加之间无显著差异,在 2 和 3 序级细根中不同施氮处理间均无显著差异(图 2)。

表 2 增温、氮添加和序级对细根形态性状影响的混合线性模型分析

Table 2 Mixed linear model analysis of the effects of warming, N addition and order on fine root morphological characteristics

变异来源 Variance of source	直径 Root diameter	比根长 Specific root length	比表面积 Specific root surface area	组织密度 Root tissue density
	<i>P</i>	<i>P</i>	<i>P</i>	<i>P</i>
Warming	0.047 *	0.004 *	0.008 *	0.801
N	0.182	0.544	0.091	0.154
O	<0.01 *	<0.01 *	<0.01 *	<0.01 *
Warming×N	0.174	0.026 *	<0.01 *	0.013 *
Warming×O	0.166	0.139	0.056	0.055
N×O	0.884	0.457	0.028 *	0.268
Warming×N×O	0.382	0.375	0.424	0.994

Warming:增温因子 Warming factor;N:氮添加因子 N addition factor; O: 序级因子 Order factor; * $P<0.05$

3.2 增温和氮添加对杉木细根 C、N 含量以及 C:N 的影响

由表 3 可知,增温和 N 添加交互作用、N 添加和序级(O)交互作用均对杉木细根 C 含量有显著影响($P<0.05$)(表 3)。与 CT 相比,仅 WHN 使细根 C 含量提高了 5.8%,而其他处理均对细根 C 含量无显著影响。N 添加对细根 C 含量的影响因序级而异,在杉木 1 级根中,低氮和高氮添加的细根 C 含量均与无氮添加的 C 含量无显著差异,而高氮添加的细根 C 含量比低氮添加要显著高 7.7%;在 2 级根和 3 级根中,不同氮添加水平之间的细根 C 含量均无显著差异(图 3)。

增温、N 添加及序级对细根 N 含量存在显著交互作用($P<0.05$)(表 3)。在所有序级中,与 CT 相比,LN 和 HN 处理下的细根 N 含量均无显著变化,W、WLN、WHN 均显著增加了细根 N 含量,且其中 WLN 处理下的 1 序级和 2 序级细根 N 浓度要显著高于其他处理,而 W、WLN 及 WHN 处理下的 3 序级细根 N 含量之间无显著差异(图 3)。

增温、N 添加及序级对细根 C:N 也存在显著交互作用($P<0.05$)(表 3)。在 1 级根中,与 CT 相比,LN 和 HN 处理对细根 C:N 均无显著影响,而 W、WLN 及 WHN 均显著降低了 C:N,且其中 WLN 显著低于 WHN;在 2 级根中,与 CT 相比,LN 处理对细根 C:N 无显著影响,HN、W、WLN 及 WHN 处理均显著降低了细根 C:N,且

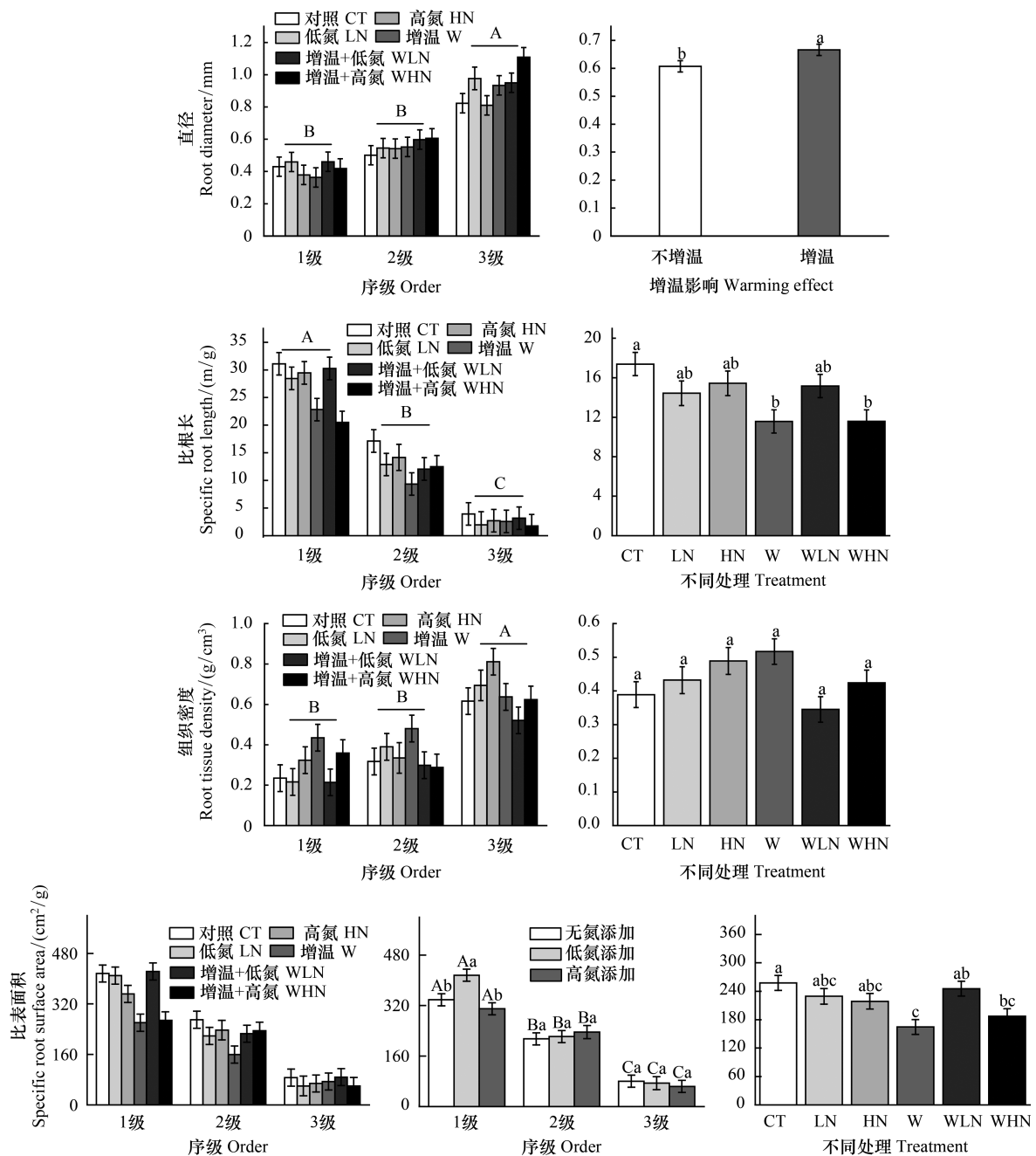


图2 增温、氮添加和序级对细根形态性状的影响(平均值±标准差)

Fig.2 Effects of warming, N addition and order on morphological characteristics of fine roots (mean±SD)

LN: 低氮处理 Low nitrogen treatment; HN: 高氮处理 High nitrogen treatment; W: 增温处理 Warming treatment; WLN: 增温与低氮处理 Warming and Low nitrogen treatment; WHN: 增温与高氮处理 Warming and High nitrogen treatment; No Warming 和 Warming 分别表示无增温和增温; No N、Low N 及 High N 分别表示无氮添加、低氮添加及高氮添加; 图中不同大写字母表示不同序级之间显著差异 ($P < 0.05$); 不同小写字母表示不同处理之间显著差异 ($P < 0.05$)

WLN 处理下的细根 C:N 要显著低于其他处理; 在 3 级根中, 与 CT 相比, LN 处理对细根 C:N 无显著影响, HN 处理显著增加了细根 C:N, 而 W、WLN 及 WHN 均显著降低了 C:N, 且其中 W 和 WLN 处理下根 C:N 要显著低于其他处理显著 (图 3)。

表 3 增温、N 添加和序级对细根 C、N 含量及 C:N 影响的混合线性模型分析

Table 3 Mixed linear model analysis of effects of warming, N addition and order on fine root C, N concentration and C:N

变异来源	C	N	C:N	变异来源	C	N	C:N
Variance of source	P	P	P	Variance of source	P	P	P
Warming	0.013 *	<0.01 *	<0.01 *	Warming×O	0.076	<0.01 *	<0.01 *
N	0.041 *	<0.01 *	<0.01 *	N×O	0.041 *	0.045 *	<0.01 *
O	<0.01 *	<0.01 *	<0.01 *	Warming×N×O	0.504	0.04 *	<0.01 *
Warming×N	0.011 *	<0.01 *	<0.01 *				

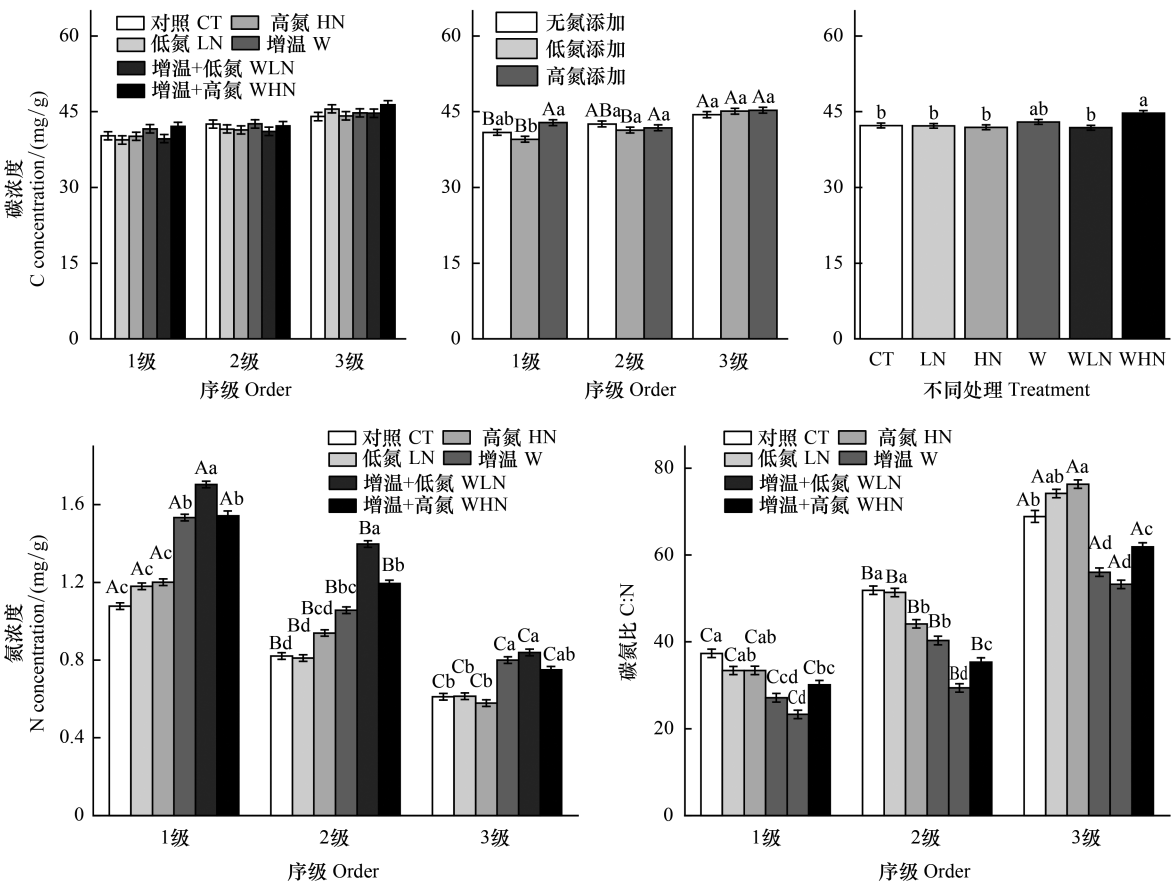


图 3 增温、氮添加和序级对细根碳、氮含量及碳氮比影响(平均值±标准差)

Fig.3 Effects of warming, N addition and order on fine foot C, N concentration and C:N(mean ± SD)

4 讨论

4.1 增温和氮添加对细根形态性状的影响

增温主效应对细根 D 有显著影响,而 N 添加及增温和 N 添加交互作用对细根 D 均无显著影响。与无增温相比,增温显著提高了细根 D。这可能与杉木细根的菌根侵染率增加有关,菌根侵染率与细根 D 呈正相关^[34],之前 Xiong 等也发现增温显著增加了杉木细根菌根侵染率^[28]。

增温与 N 添加对细根 SRL 和 SRA 均存在显著交互作用。与对照相比,增温处理及增温+高氮处理均显著降低了细根 SRL 和 SRA,该结果与细根的营养获取策略有关。高温促进了土壤中 N 矿化,而高氮处理进一步提高了土壤 N 有效性,当土壤中 N 有效性过高时,细根养分获取策略更偏保守,导致细根 D 和寿命的增加以及 SRL 和 SRA 的减少^[22, 25],从而降低土壤高养分有效性下植物获取养分的 C 成本^[35]。另外,有研究还发

现 SRL 和 SRA 与根系呼吸呈正相关,与根系寿命呈负相关^[36-37],因此增温处理及增温+高氮处理可能延长了细根寿命,抑制了细根的生长和代谢,导致细根 SRL 和 SRA 减少。同时,笔者发现,N 添加和序级对细根 SRA 存在交互作用。与无氮处理相比,低氮处理仅显著增加了 1 级根 SRA,这可能由于 1 级根作为先锋根,其形态性状对养分变化响应要比其他序级根更为敏感^[29]。

此外,尽管增温和 N 添加对细根 RTD 存在显著交互影响,但与对照相比,所有处理均对细根 RTD 无显著影响。这与 Alvarez 等^[38]和 Chen 等^[24]研究一致,Alvarez 等研究发现增温对欧洲白桦(*Betula Pendula*)和挪威云杉(*Picea abies*)等树种的细根 RTD 均没有显著影响,Chen 等也研究发现低氮处理和高氮处理均对细根 RTD 无显著影响。细根 RTD 对富营养环境缺乏响应是植物根系形态系统发育保守性的结果,说明细根 RTD 可能具有高度的系统发育保守性,因此对环境变化的响应能力有限^[14, 39]。

4.2 增温和氮添加对细根化学性状的影响

本研究中,增温和 N 添加交互作用对杉木细根 C 含量有显著影响。与对照相比,增温处理、低氮处理、高氮处理以及增温+低氮处理均对细根 C 含量无显著影响,但增温+高氮处理显著增加了细根 C 含量。这是由于增温+高氮处理显著提高了土壤 N 养分有效性,降低土壤中 pH,从而导致大量酚类物质沉淀于细根外皮层中,加速细根外皮的木质化,造成细根组织内 C 含量提高^[40]。另外 N 添加和序级对细根 C 含量具有交互影响,即仅仅在 1 级细根中发现高氮添加的细根 C 含量要显著高于低氮添加,但均与无氮添加无显著差异,这是相比于其他序级,1 级根 C 含量对土壤 N 养分变化响应更敏感^[30]。同时,细根 C 含量对不同 N 添加水平响应差异,也反映了植物在不同土壤养分环境下的养分获取策略差异,即当土壤 N 养分有效性较高时,细根养分获取策略更偏保守,直径越大,导致细根 C 含量越高^[41]。

此外,增温、N 添加以及序级三者对细根 N 含量存在显著交互作用。与对照相比,低氮处理和高氮处理中的细根 N 含量均无显著差异,但增温处理、增温+低氮处理以及增温+高氮处理均显著提升了细根 N 含量。这是由于杉木作为速生造林树种,在种植前期,生长较快而产生的稀释效应^[42],导致单独 N 添加对细根养分含量无显著影响。而增温不仅能促进土壤养分矿化,还能显著提升细根对 N 养分的吸收能力^[12]。另一方面,由于增温导致细根直径增加,菌根生存的空间面积扩大,菌根侵染增加,也可能导致细根对养分的吸收增加^[28, 34]。此外,仅在 1、2 级细根中发现,增温+低氮处理的细根 N 含量显著高于其他处理,说明增温和低氮的共同作用能够进一步促进 1、2 级细根对土壤养分的吸收,并提高 1、2 序级细根 N 含量。这是由于相比 3 序级的运输根,1、2 序级细根作为吸收根^[43],对土壤增温和 N 含量变化的响应更为敏感,能够更高效地吸收利用土壤中的 N 养分^[29-30]。细根 N 含量与细根呼吸、代谢以及寿命有关^[44],增温处理及增温+低氮处理能够显著促进细根呼吸和代谢等活动,且其中增温和低氮的共同作用对 1 和 2 级细根的促进作用最大,这说明增温及增温和低氮共同作用将有益于植物对 N 养分的吸收以及亚热带森林生态系统的养分循环。

研究还发现,增温、N 添加以及序级三者对细根 C:N 也存在显著交互作用。与对照相比,低氮处理中所有序级细根以及高氮处理中的 1 级细根的 C:N 均无显著变化,而高氮处理显著降低了 2 级根的 C:N,并且增加了 3 级根的 C:N。该结果反映了不同序级细根 C:N 对不同水平 N 添加的响应差异。这可能是由于在低氮处理下,杉木生长前期存在稀释效应^[42],导致低氮处理的细根 N 含量无显著变化。在高氮处理的情况下,土壤养分有效性更高,但 1 级根作为植物根尖的部位,在无养分添加时 1 级根对养分的吸收已经达到了较高水平,因此对养分添加的响应可能相对其他序级没有那么敏感;而 2 级根虽然也作为吸收根,但对养分的需求更强,在高氮添加环境下细根 N 含量更高,导致细根 C:N 降低;另外 3 级根作为运输根,吸收能力相对较差,N 含量相对降低,且细根木质化可能增加,使 C 含量显著得到增加,导致 3 序级根 C:N 增加。此外,笔者还发现与对照相比,增温处理、增温+低氮处理及增温+高氮处理均显著降低了所有序级的细根 C:N,且在 2 级根中发现增温+低氮处理要显著低于所有处理的细根 C:N。细根 C:N 降低可以提高微生物对细根的分解速率,进而促进细根周转和森林养分循环^[44]。因此,增温处理、增温+低氮处理及增温+高氮处理显著降低了细根 C:N,这有益于细根的周转、森林 C 固存以及养分的循环。

5 结论

综上所述,增温显著增加了细根 D。增温和 N 添加对 SRL 和 SRA 均存在显著交互作用,与对照相比,增温处理及增温+高氮处理对细根 SRL 和 SRA 有着抑制作用;且 N 添加对细根 SRA 因序级而异,仅在 1 序级中低氮添加的细根 SRA 显著高于无氮添加。增温和 N 添加交互作用对细根 RTD 有显著影响,但不同处理之间无显著差异。细根形态结果表明,低氮处理能够提高 1 级根的吸收面积,但在增温处理及增温+高氮处理下,土壤中 N 养分有效性显著增加,导致细根的营养获取策略可能更偏向保守型,细根的功能由吸收向运输发展。此外,增温、N 添加以及两者交互作用显著改变了细根 N 含量及 C:N。与对照相比,增温处理、增温+低氮处理以及增温+高氮处理均显著增加了细根 N 含量,并降低了细根 C:N,且 1、2 级细根 N 含量及 C:N 均对增温+高氮处理的响应更为敏感。这表明增温的单独作用及增温和 N 添加的共同作用均会显著提高低级根的 N 含量、代谢活动及周转速率,且增温和低氮添加共同作用将会进一步促进增温和 N 添加对低阶细根的影响。这将加快低阶根 C 向土壤的输入,影响森林土壤的 C 及养分循环。以上结果揭示了增温、N 沉降及两者交互作用对杉木不同序级细根形态和化学性状影响,并有助于理解在未来气候条件下亚热带森林养分循环和碳平衡的气候控制。

参考文献(References):

- [1] IPCC. In: Stocker, T, Qin, D H, Plattner, G K. (Eds), Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group 1 to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2013
- [2] Ackerman D, Millet D B, Chen X. Global Estimates of Inorganic Nitrogen Deposition Across Four Decades. *Global Biogeochemical Cycles*, 2019, 33: 100-107.
- [3] Tian D, Du E Z, Jiang L, Ma S H, Zeng W J, Zou A L, Feng C Y, Xu L C, Xing A J, Wang W, Zheng C Y, Ji C J, Shen H H, Fang J Y. Responses of forest ecosystems to increasing N deposition in China: A critical review. *Environmental Pollution*, 2018, 243(1): 75-86
- [4] Wu J P, Liu W F, Zhang W X, Shao Y, Fan H. Long-term nitrogen addition changes soil microbial community and litter decomposition rate in a subtropical forest. *Applied Soil Ecology*, 2019, 142: 43-51.
- [5] 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.
- [6] Pinno BD, Wilson S D. Fine root response to soil resource heterogeneity differs between grassland and forest. *Plant Ecology*, 2013, 214(6): 821-829.
- [7] King, J S, Pregitzer, K S, Zak, D R, Holmes W E, Schmidt K. Fine root chemistry and decomposition in model communities of north-temperate tree species indicate little response to elevated atmospheric CO₂ and varying soil resource availability. *Oecologia*, 2005, 146(2): 318-328.
- [8] 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*, 2001, 31(7): 707-71.
- [9] Richardson A E, Barea J M, McNeill A M, Prigent-Combaret C. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant and Soil*, 2009, 321(1-2): 305-39.
- [10] Valverde-Barrantes O J, Smemo K A, Feinstein L M, Kershner M W, Blackwood C B. Aggregated and complementary: symmetric proliferation, overyielding, and mass effects explain fine-root biomass in soil patches in a diverse temperate deciduous forest landscape. *New Phytologist*, 2015, 205(2): 731-42.
- [11] Truu M, Ostonen I, Preem J K, Lõhmus K, Nõlvak H, Ligi T, Rosenvald K, Parts K, Kupper P, Truu J. Elevated air humidity changes soil bacterial community structure in the silver birch stand. *Front Microbiology*, 2017, 8: 557.
- [12] Parts K, Tedersoo L, Schindlbacher A, Sigurdsson, B D, Leblans, N I W, Oddsdottir E S, Borken, W, Ostonen I. Acclimation of fine root systems to soil warming: comparison of an experimental setup and a natural soil temperature gradient. *Ecosystems*, 2019, 22(3): 457-472.
- [13] Brunner I, Godbold D L. Tree roots in a changing world. *Journal of Forest Research*, 2007, 12: 78-82
- [14] Chen, H Y H, Brassard, B W. Intrinsic and extrinsic controls of fine root lifespan. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2013, 32: 151-161.
- [15] Noh N J, Kuribayashi M, Saitoh T M, Nakaji T, Nakamura M, Hiura T, Muraoka H. Responses of Soil, Heterotrophic, and Autotrophic Respiration to Experimental Open-Field Soil Warming in a Cool-Temperate Deciduous Forest. *Ecosystems*, 2016, 19(3): 504-520.
- [16] Song X L, Wang Y H, Lv X M. Responses of plant biomass, photosynthesis and lipid peroxidation to warming and precipitation change in two dominant species(*Stipa grandis* and *Leymus chinensis*) from North China Grasslands. *Ecology and Evolution*, 2016, 6(6): 1871-1882.
- [17] Werten T M, Belnap J, Reed, S C. Experimental warming in a dryland community reduced plant photosynthesis and soil CO₂ efflux although the relationship between the fluxes remained unchanged. *Functional. Ecology*, 2017, 31, 297-305.
- [18] Tang B, Yin C, Wang Y, Sun Y, Liu Q. Positive effects of night warming on Physiology of coniferous trees in late growing season: Leaf and root. *Acta Oecologica*, 2016, 73: 21-30.
- [19] Wang J S, Defrenne C, McCormack M L, Yang L, Tian D S, Luo Y Q, Hou E Q, Yan T, Li Z L, Bu W S, Chen Y, Niu S L. Fine - root functional trait responses to experimental warming: a global meta - analysis. *New Phytologist*, 2021, 230(5): 1856-1867.

- [20] 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.
- [21] Xiao, H L, Sheng M Y, Wang L J, Guo C, Zhang S L. Effects of short-term N addition on fine root morphological features and nutrient stoichiometric characteristics of *zanthoxylum bungeanum* and *medicago sativa* seedlings in Southwest China Karst Area. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2022: 1-13.
- [22] 刘瑞雪, 吴泓瑾, 黄国柱, 赵传燕, 李伟斌. 氮添加对树木根系特性的影响. *应用生态学报*, 2019, 30(05): 1735-1742.
- [23] Zheng Z, Ma P. Changes in above and belowground traits of a rhizome clonal plant explain its predominance under nitrogen addition. *Plant and Soil*, 2018, 432: 415-424.
- [24] Chen G T, Tu L H, Peng Y, Hu H L, Tang Y. Effect of nitrogen additions on root morphology and chemistry in a subtropical bamboo forest. *Plant and Soil*, 2017, 412: 441-451.
- [25] Fan P P, Guo D L. Slow decomposition of lower order roots: a key mechanism of root carbon and nutrient retention in the soil. *Oecologia*, 2010, 163(2): 509-515.
- [26] Pregitzer K S, Kubiske M E, Yu C K, Hendrick R L. Relationships among root branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species. *Oecologia*, 1997, 111(3): 302-308.
- [27] 姜琦, 陈光水, 郭润泉, 宋涛涛, 陈廷廷, 陈宇辉, 贾林巧, 熊德成. 增温与氮添加对杉木幼苗细根化学计量学的影响. *生态学杂志*, 2020, 39(03): 723-732.
- [28] Xiong D, Yang Z, Chen G S, Liu X F, Lin W S, Huang J X, Bowles F P, Lin C F, Xie J S, Li Y Q, Yang Y S. Interactive effects of warming and nitrogen addition on fine root dynamics of a young subtropical plantation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 123: 180-189.
- [29] Pu X Z, Yin C Y, Xiao Q Y, Qiao M F, Liu Q. Fine roots branch orders of *Abies faxoniana* respond differentially to warming in a subalpine coniferous forest ecosystem. *Agroforestry Systems*, 2017, 91: 955-966.
- [30] Wang G L, Fahey T J, Xue S, Liu F. Root morphology and architecture respond to N addition in *Pinus tabulaeformis*, west China. *Oecologia*, 2012, 171(2): 583-590.
- [31] Piao S, Ciais P, Friedlingstein P, et al. Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. *Nature*, 2008, 451(7174): 49-52.
- [32] 陈仕东, 刘小飞, 熊德成, 林伟盛, 林成芳, 谢麟, 杨玉盛. 持续性主动增温对中亚热带森林土壤呼吸影响研究初报. *亚热带资源与环境学报*, 2013, 8(04): 1-8.
- [33] 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.
- [34] Liu B T, Hong B L, Zhu B, Koide R T, Eissenstat D M, Guo D L. Complementarity in nutrient foraging strategies of absorptive fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi across 14 coexisting subtropical tree species. *New Phytologist*, 2015, 208(1): 125-136.
- [35] Freschet G T, Valverde-Barrantes O J, Tucker C M, Craine J M, McCormack M L, Violle C, Fort F, Blackwood C B, Urban-Mead K R, Iversen C M, Bonis A, Comas H L, Cornelissen J H C, Dong M, Guo D L, Hobbie S E, Holdaway R J, Kembel S W, Makita N, Onipchenko V J, PiconCochard C, Reich P B, Riva E G, Smith S W, Soudzilovskaia N A, Tjoelker M G, Wardle D A, Roumet C. Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. *Journal of Ecology*, 2017, 105(5): 1182-1196.
- [36] Eissenstat D M, Yanai R D. The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, 1997, 27: 1-60.
- [37] Eissenstat D M, Kucharski J M, Zadworny M, Adams T S, Koide R T. Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest. *New Phytologist*, 2015, 208(1): 114-124.
- [38] Alvarez P, Korner A U. Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species. *Functional Ecology*, 2007, 21(2): 211-218.
- [39] Kong D L, Ma C E, Zhang Q, Li L, Chen X Y, Zeng H, Guo D L. Leading dimensions in absorptive root trait variations across 96 subtropical forest species. *New Phytologist*, 2014, 203(3): 863-872.
- [40] 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): 95-109.
- [41] Tobner C M, Paquette A, Messier C. Interspecific coordination and intraspecific plasticity of fine root traits in North American temperate tree species. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4(242): 1-11.
- [42] Yuan Z Y, Chen H Y H. Decoupling of N and Phosphorus in terrestrial plants associated with global changes. *Nature Climate Change*, 2015, 5: 465-469.
- [43] Dong L L, Mao Z J, Sun T. Condensed tannin effects on decomposition of very fine roots among temperate tree species, 2016, 103: 489-492.
- [44] Yan C, Yuan Z, Liu Z, Zhang J J, Liu K, Shi X R, Lock T R, Kallenbach R L. Aridity stimulates responses of root production and turnover to warming but suppresses the responses to nitrogen addition in temperate grasslands of northern China. *Science of The Total Environment*, 2020, 753: 142018.