

罗浮栲和米槠细根形态功能性状 对短期氮添加的可塑性响应

贾林巧¹ 陈光水^{1*} 张礼宏^{1,2} 陈廷廷¹ 姜琦¹ 陈宇辉¹ 范爱连¹ 王雪¹

(¹福建师范大学地理科学学院/湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地,福州 350007; ²福建省顺昌县气象局,福建顺昌 353200)

摘要 氮沉降会影响细根的形态功能性状,进而影响细根对养分的吸收,导致陆地生态系统养分循环发生变化.为了解氮沉降对细根形态功能性状的影响,利用根袋法进行原位试验,研究中亚热带常绿阔叶林外生菌根树种罗浮栲和米槠细根形态对短期氮添加的可塑性响应.结果表明:低序级根(1~3序级)的比根长和比表面积对氮添加的可塑性响应高于高序级根(4序级),细根组织密度对氮添加的可塑性响应从1序级到4序级逐渐加强,而各序级细根直径对氮添加则无显著的可塑性响应;低序级细根比根长、比表面积的可塑性响应与高序级细根组织密度的可塑性响应之间存在一定的协同变化.罗浮栲和米槠细根的比根长、比表面积、组织密度对氮添加表现出相反方向的可塑性响应,表明施氮后不同外生菌根树种采取了不同的养分觅食策略:施氮后罗浮栲在养分获取上采取的是增加比根长、比表面积和根长增殖速率的资源快速获取策略,而米槠则采取了增大细根组织密度的相对保守的资源获取策略.

关键词 氮沉降; 细根形态; 可塑性响应; 养分觅食; 根袋法

Plastic responses of fine root morphological traits of *Castanopsis fabri* and *Castanopsis carlesii* to short-term nitrogen addition. JIA Lin-qiao¹, CHEN Guang-shui^{1*}, ZHANG Li-hong^{1,2}, CHEN Ting-ting¹, JIANG Qi¹, CHEN Yu-hui¹, FAN Ai-lian¹, WANG Xue¹ (¹School of Geographical Sciences, Fujian Normal University/Breed Base of State Key Laboratory of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007, China; ²Meteorological Bureau of Shunchang County in Fujian Province, Shunchang 353200, Fujian, China).

Abstract: Nitrogen deposition will affect the morphology of fine roots and its absorption of nutrients, resulting in changes nutrient cycling in terrestrial ecosystems. In order to understand the effects of nitrogen deposition on fine root morphological traits of *Castanopsis fabri* and *C. carlesii*, two ectomycorrhizal tree species, we carried out *in situ* experiment using the root bags method in an evergreen broadleaved forest in the subtropical zone. The results showed that the plastic responses of specific root length and specific root surface area of low-order roots (first to third order) to nitrogen addition was higher than that of high-order roots (fourth order). The plastic responses of root tissue density to nitrogen addition increased from the first-order to the fourth-order, while the average root diameter of each order had no significant plastic responses to nitrogen addition. There was a certain synergistic change between the plastic response of specific root length and specific surface area in the low order fine root and the plastic response of tissue density in the high order fine root. The specific root length, specific root surface area and root tissue density of the two species showed opposite plastic responses to nitrogen addition, indicating that different ectomycorrhizal tree species had different nutrient foraging strategies. *C. fabri* adopted rapid absorption strategy by increasing specific root length, specific root surface area, and proliferation rate of fine root length, while *C. carlesii* adopted a relatively conservative resource absorption strategy by increasing tissue density of fine roots.

Key words: nitrogen deposition; fine root morphology; plastic response; nutrient foraging; root bag method.

大气氮沉降在 20 世纪增加了约 4 倍^[1], 预计从 21 世纪初到 21 世纪末, 全球陆地年氮沉降率将增加 2.5 倍^[2]. 有研究认为, 我国的氮沉降在未来几十年中最显著的增长将发生在热带和亚热带地区^[3]. 氮沉降会诱发土壤酸化, 改变养分限制的大小和方向^[4], 从而对细根的形态、分布和产量产生影响, 改变与养分觅食有关的根系功能性状^[5]. 根系功能性状是植物功能性状的重要组成部分, 目前许多研究都是通过细根功能性状来反映植物的生理生态^[6]. 细根(直径 ≤ 2 mm)作为植物根系中最活跃和最敏感的部分, 其对土壤氮有效性变化的响应已成为森林生态学研究的热点^[7-8]. 有研究表明, 当土壤资源有效性发生变化时, 为了加强养分的获取, 植物根系会对土壤资源异质分布做出响应^[9], 改变自身的形态性状来提高对土壤养分的吸收能力. 植物的细根形态性状受到环境的影响而表现出的这种表型变化称为细根形态功能性状可塑性, 是植物适应环境的一种竞争策略^[10]. 这些形态功能性状对环境的变化非常敏感, 能够有效地反映土壤养分循环的变化, 表现出高度的可塑性. 细根的形态可塑性是根系性状可塑性的研究核心^[11]. 虽然植物细根形态可塑性是公认的, 但关于细根形态性状如何响应氮沉降还未得到一致的结论^[12].

菌根是土壤中某些真菌侵染植物根系、与植物根系形成互利共生关系的共生体, 同时也是植物获取资源的重要器官^[13]. 菌根存在于 94% 的维管植物根系中, 对森林生态系统的生态过程发挥着重要作用^[14-15]. 外生菌根树种是温带森林生态系统的重要组成部分^[16]. 尽管如此, 在亚热带地区仍可见到内、外生菌根树种的共生现象, 且部分外生菌根的树木科属(如槭栎类)是中亚热带常绿阔叶林的代表性树种. 丁国泉等^[17]对外生菌根树种日本落叶松(*Larix kaempferi*)的研究表明, 细根的比根长和根直径对氮添加表现出显著正的可塑性响应; 刘金梁等^[18]对东北地区帽儿山试验林场外生菌根树种落叶松(*Larix gmelinii*)的研究发现, 落叶松 1 序级细根的比根长具有显著负的氮可塑性响应, 而 3 序级细根直径具有显著正的氮可塑性响应; Kou 等^[19]对中国亚热带地区外生菌根树种湿地松(*Pinus elliotii*)人工林的研究得出, 施氮对细根比根长、比表面积、组织密度和平均根直径均无显著影响. 可见, 同一菌根类型内部不同树种细根对氮添加的响应未呈现出一致性的模式.

成本-效益理论表明, 改变植物高序级根系的成

本可能更高^[20]. Guo 等^[21]对长叶松林(*Pinus palustris*)的研究指出, 低序级根比高序级根具有更高的可塑性; Wang 等^[22]对油松(*Pinus tabulaeformis*)的研究也发现, 氮添加主要改变了低序级根的形态. 同时, Eissenstat 等^[23]、Bouma 等^[24]的研究均得出直径不同的吸收根其养分吸收的一般策略为: 吸收根直径较细的树种采取一种短寿命的快速养分吸收策略, 而吸收根直径较粗的树种则采取延长寿命的慢速养分吸收策略. 还有研究发现, 不同树种吸收根直径的差异可以用来预测植物利用空间营养异质性的能力^[25-26]. 由于吸收根直径对根系形态的变异具有重要的调控作用^[27]. 因而, 本研究选取吸收根直径存在显著差异的亚热带常绿阔叶林主要优势树种罗浮栲(*Castanopsis fabri*)和米槠(*Castanopsis carlesii*)作为对象, 研究亚热带地区外生菌根树种对氮沉降的可塑性响应, 旨在为森林生态系统响应环境变化的机制研究提供科学依据.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

试验样地设在福建省建瓯市万木林省级自然保护区(27°03' N, 118°09' E)内, 位于武夷山南侧, 戴云山西北部. 气候为亚热带季风气候, 年均温 18.8 °C, 年均降雨量 1673 mm, 多集中在 4—6 月, 相对湿度 80%, 无霜期 277 d. 该地区地貌类型为东南低山丘陵, 以花岗岩和片麻岩发育的南方山地红壤和黄壤为主, 植被类型为中亚热带常绿阔叶林.

1.2 试验设计

利用根袋法进行原位试验, 设置施氮和对照 2 个处理, 每处理 5 个重复. 2018 年 1 月布设根袋; 在罗浮栲和米槠群落中各选取 5 棵长势、胸径相近的目标树种, 树种之间间隔较小, 且处于相同的地段上. 于土壤表层树干开始, 顺着树干主根的方向找到直径约 5 mm 的目标树种的根系, 剪除侧根后把长约 20 cm 的根段放入根袋中(袋内装有过 5 mm 筛的原位土壤, 重 3 kg), 根袋为 30 cm×30 cm, 60 目的尼龙网袋. 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, 于 2018 年 3—6 月开始每月进行一次施氮处理, 氮肥采用硝酸铵, 添加量为土壤背景值(土壤无机氮)的 4 倍^[28], 罗浮栲每次施氮量为 107.16 mg, 米槠每次施氮量为 105.12 mg. 在无雨天移开尼龙网隔离层, 用喷雾瓶将氮肥均匀喷洒在施氮的根袋上, 对照根袋喷洒等量的纯净水.

表 1 不同树种群落 0~10 cm 土层土壤基本理化性质

Table 1 Soil basic physical and chemical properties of 0–10 cm soil layer in different tree species communities

树种 Tree species	pH	铵态氮 NH ₄ ⁺ -N (mg · kg ⁻¹)	硝态氮 NO ₃ ⁻ -N (mg · kg ⁻¹)	速效磷 PO ₄ ⁺ (mg · kg ⁻¹)	全碳 Total C (g · kg ⁻¹)	全氮 Total N (g · kg ⁻¹)	全磷 Total P (g · kg ⁻¹)
罗浮栲 <i>Castanopsis fabri</i>	4.93±0.02	6.56±0.12	2.37±0.04	0.80±0.12	27.62±0.45	2.26±0.02	0.44±0.01
米楮 <i>Castanopsis carlesii</i>	5.35±0.02	5.79±0.83	2.97±0.24	1.00±0.09	35.09±0.10	2.36±0.06	0.31±0.01

表 2 不同处理罗浮栲和米楮根袋土壤理化性质

Table 2 Soil physical and chemical properties in the root bags of *Castanopsis fabri* and *Castanopsis carlesii* with different treatments

树种 Tree species	处理 Treatment	pH	铵态氮 NH ₄ ⁺ -N (mg · kg ⁻¹)	硝态氮 NO ₃ ⁻ -N (mg · kg ⁻¹)	速效磷 Available P (mg · kg ⁻¹)
罗浮栲	CK	4.93±0.02a	19.47±1.49b	8.77±0.27b	1.05±0.12a
<i>Castanopsis fabri</i>	T	4.72 ±0.02b	28.57±2.26a	11.45±0.99a	1.05±0.11a
米楮	CK	5.35±0.02a	20.86±0.94a	9.37±1.12b	1.05±0.12a
<i>Castanopsis carlesii</i>	T	5.18 ±0.02b	23.37±1.40a	12.71±1.20a	0.92±0.15a

CK: 对照 Control; T: 处理 Treatment. 不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$) Different letters indicated significant difference between treatments at 0.05 level.

1.3 根系取样与指标测定

2018 年 7 月, 将根袋取回实验室. 从根袋中取出完整的根, 并根据 Pregitzer 等^[10] 分级法按根序对细根进行分级; 除去主根共分为 4 个序级, 各个序级的细根用数字化扫描仪 Espon scanner 进行扫描, 扫描后的细根于 65 °C 下烘干至恒重, 称重得到生物量. 用 Win RHIZO (Pro 2009b) (Régent Instruments, Quebec City, 加拿大) 根系图像分析软件对扫描的各序级细根图片进行分析, 量化细根形态功能性状 (根长、根表面积、平均细根直径).

比根长 = 根长/生物量 (cm · g⁻¹)

比表面积 = 根表面积/生物量 (cm² · g⁻¹)

组织密度 = 生物量/根体积 (g · cm⁻³)

根长增殖速率 = 总根长/原始根长 × 100%

N 的可塑性响应 = (施氮处理的指标值 - 对照的指标值) / 对照的指标值 × 100%

1.4 土壤取样与指标测定

在布设根袋时分别采集不同树种群落表层 0~10 cm 的土壤, 测定其土壤基本理化性质 (表 1). 在收取根袋后, 将根袋里的根全部挑出, 把根袋内土壤混合均匀并取样, 测定根袋土壤理化性质 (表 2). 土壤理化性质的测定方法为: 用电位法测定土壤 pH 值, 水土比为 2.5 : 1. 用连续流动分析仪 (skalar san⁺⁺, Skalar, 荷兰) 测定矿质氮 (KCl 浸提法)、速效磷 (M3 浸提法) 和土壤全磷 (HClO₄-H₂SO₄ 消煮法). 用 CN 元素分析仪 (Elementar Vario EL III, Elementar, 德国) 测定土壤全碳、全氮.

1.5 数据处理

利用单因素方差分析不同处理对根袋土壤理化性质的影响; 采用混合线性模型分析树种、施氮和序级及三者 (树种、施氮、序级) 的交互作用对细根形态功能性状的影响, 以及树种、施氮及其交互作用对同一序级不同处理间细根形态功能性状的影响. 采用单因素方差分析并用 Bonferroni 检验氮添加对细根形态功能性状影响的差异性, 以及细根形态功能性状对氮添加的可塑性响应的差异性; 利用 Pearson 相关分析方法按序级分析细根形态性状对氮添加可塑性响应之间的相关性. 所有统计分析均在 SPSS 20.0 软件上进行, 利用 Origin 9.0 软件作图. 图表中数据为平均值 ± 标准误.

2 结果与分析

2.1 氮添加对不同树种根袋土壤理化性质的影响

由表 2 可以看出, 氮添加对罗浮栲根袋土壤速效磷含量无显著影响; 施氮使罗浮栲根袋土壤 pH 显著降低 4.3%, 土壤铵态氮和硝态氮含量分别显著增加 46.7% 和 30.6%. 施氮对米楮根袋土壤铵态氮、速效磷含量均无显著影响; 氮添加使米楮根袋土壤 pH 显著降低 3.2%, 硝态氮含量显著增加 35.7%.

2.2 氮添加对不同树种细根形态功能性状的影响

由表 3 可以看出, 树种、施氮、序级三者的交互作用对比根长、比表面积、组织密度具有显著影响, 表明氮添加对细根比根长、比表面积、组织密度的影响因不同树种和不同序级而异; 树种和施氮的交互

表 3 树种、施氮、序级及其交互作用对细根形态功能性状的影响

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

变异来源 Source of variation	比根长		比表面积		组织密度		平均根直径	
	Specific root length		Specific root surface area		Root tissue density		Average root diameter	
	F	P	F	P	F	P	F	P
S	0.89	0.374	30.69	0.001	4.10	0.078	13.17	0.006
N	2.49	0.154	0.93	0.354	9.90	0.005	0.81	0.390
O	5267.75	<0.001	408.49	<0.001	617.12	<0.001	290.92	<0.001
S×N	71.51	<0.001	90.71	<0.001	235.47	<0.001	0.05	0.828
S×O	81.02	<0.001	44.72	<0.001	9.12	<0.001	7.96	<0.001
N×O	4.07	0.014	2.35	0.088	1.38	0.263	0.65	0.587
S×N×O	14.03	<0.001	11.50	<0.001	13.95	<0.001	0.19	0.906

S: 树种 Tree species; N: 施氮 Nitrogen addition; O: 序级 Root order.

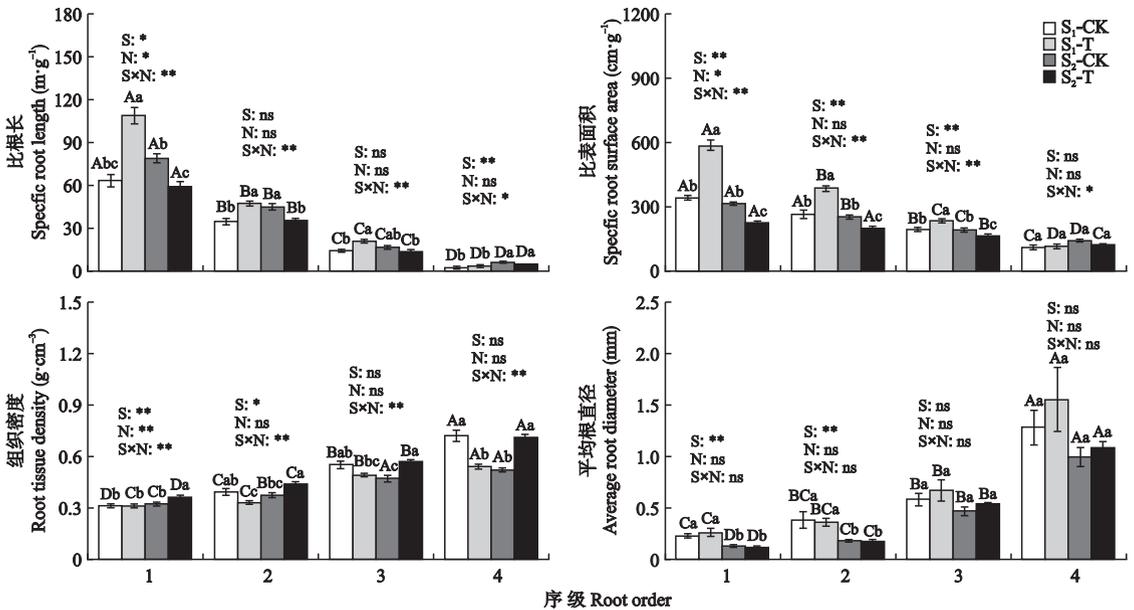


图 1 氮添加对不同树种细根形态功能性状的影响

Fig.1 Effects of nitrogen addition on fine root morphology traits of different tree species.

S₁: 罗浮栲 *Castanopsis fabri*; S₂: 米槠 *Castanopsis carleii*. CK: 对照 Control; T: 处理 Treatment. 下同 The same below. S: 树种 Tree species; N: 施氮 Nitrogen addition. ns: $P>0.05$; * $P<0.05$; ** $P<0.01$. 同一序级不同小写字母表示不同树种和处理组间差异显著, 同一处理不同大写字母表示不同序级间差异显著 ($P<0.05$). Different small letters in the same root order indicated significant difference among different tree and treatment combinations, and different capital letters in the same treatment indicated significant difference among different root orders at 0.05 level.

作用对 1~4 序级细根的比根长、比表面积以及组织密度具有显著影响。树种和序级的交互作用对平均根直径具有显著影响; 树种对 1、2 序级细根平均直径具有显著影响, 米槠 1、2 序级平均根直径分别显著小于罗浮栲 49.4% 和 52.1% (图 1)。同一处理在同一树种间细根比根长、比表面积随序级的升高而减小, 而细根组织密度、平均根直径随序级的升高而逐渐增加。

由图 2 可以看出, 施氮后罗浮栲细根根长增殖速率显著提高 103.2%, 而施氮对米槠细根根长增殖速率影响不显著。

2.3 不同树种细根形态功能性状对氮添加的可塑性响应

由图 3 可以看出, 不同树种细根的比根长、比表

面积、组织密度对氮添加的可塑性响应存在显著差

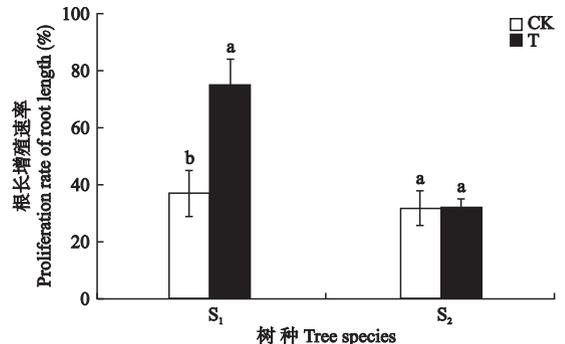


图 2 氮添加对不同树种细根根长增殖速率的影响

Fig.2 Effects of nitrogen addition on fine root length proliferation rate of different tree species.

不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$) Different small letters indicated significant difference between treatments at 0.05 level.

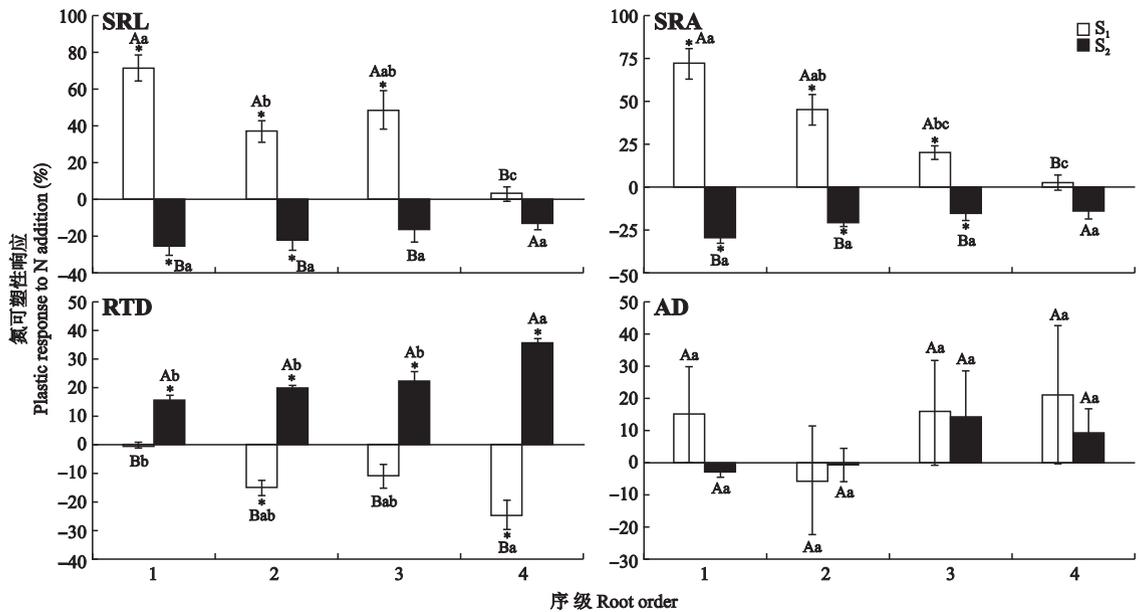


图3 不同树种细根形态功能性状对氮添加的可塑性响应

Fig.3 Plastic responses of fine root morphology traits of different tree species to nitrogen addition.

SRL: 比根长 Specific root length; SRA: 比表面积 Specific root surface area; RTD: 组织密度 Root tissue density; AD: 平均根直径 Average root diameter. 不同大写字母表示同一序级的不同树种间差异显著, 不同小写字母表示同一树种的不同序级间差异显著 ($P < 0.05$) Different capital letters indicated significant difference between different tree species in the same root order, and different small letters indicated significant difference among different root orders in the same tree species. * 可塑性响应显著 ($P < 0.05$) Plastic response was significant at 0.05 level.

异。罗浮栲 1~3 序级细根的比根长、比表面积对氮添加的可塑性响应显著高于米楮, 而 1~4 序级细根的组织密度对氮添加的可塑性响应显著低于米楮; 2 个树种的平均根直径对氮添加的可塑性响应均不显著。

2 个树种细根比根长、比表面积、组织密度对氮添加的可塑性响应在不同序级间存在差异。罗浮栲比根长和比表面积在 1~3 序级中均具有显著正的氮可塑性响应, 组织密度在 2、4 序级细根中表现出显著负的氮可塑性响应。而米楮细根比根长在 1、2 序级中表现为显著负的氮可塑性响应, 比表面积在 1~3 序级中具有显著负的氮可塑性响应, 组织密度在 1~4 序级中均具有显著正的氮可塑性响应。2 个树种细根比根长、比表面积对氮添加的可塑性响应均随序级的升高而降低, 组织密度对氮添加的可塑性响应随序级的升高而升高。

2.4 同一序级细根形态功能性状 N 可塑性响应的相关性

2 个树种 1~4 序级细根的比根长与比表面积对氮添加的可塑性响应呈显著正相关。1~4 序级细根的比根长与组织密度对氮添加的可塑性响应, 以及 1~4 序级细根的比表面积与组织密度对氮添加的可塑性响应呈显著负相关。

3 讨 论

3.1 细根形态功能性状随序级的变化

本研究中, 比根长和比表面积均随序级的升高而减小, 而组织密度和平均根直径则从低序级到高序级呈现逐渐增大的趋势。刘佳等^[29]对湖南会同 5 个亚热带树种的研究发现, 随着根序的增加, 细根的比根长、比表面积逐渐减小, 而直径逐渐增加; Huang 等^[30]对东北地区 3 种灌木树种的研究发现, 细根比根长随序级的升高而降低, 直径则随根序的升高而增加; 熊德成等^[31]对 6 种亚热带天然林树种的研究和陈冠陶等^[32]对川西地区优势树种扁刺栲 (*Castanopsis platyacantha*) 细根形态的研究均得出相似的结论。这表明以根序为单位的分类方法可以较好地反映出植物根系形态的一般变化规律。植物根系存在着复杂的分支结构, 不同等级的细根在根系系统中具有不同的结构和功能^[33]。低序级根作为植物养分资源获取模块, 生命周期短而代谢活动强烈, 具有较高的比根长和比表面积, 以满足植物对养分的需求。相反, 木质化的高序级根具有次生长过程, 需要更大的直径和组织密度来进行养分资源的运输^[19]。细根形态在序级间的变化主要反映了不同等级细根在养分资源的获取、吸收、运输和储存方面的

表4 同一序级细根形态功能性状对氮添加的可塑性响应的 Pearson 相关系数

Table 4 Pearson correlation coefficients among plastic responses of fine root morphology traits of the same root order to nitrogen addition

序级 Root order	形态功能 性状 Morphology trait	比根长 Specific root length	比表面积 Specific root surface area	组织密度 Root tissue density
1	SRA	0.933 **		
	RTD	-0.921 **	-0.948 **	
	AD	0.265	0.445	-0.354
2	SRA	0.942 **		
	RTD	-0.878 **	-0.872 **	
	AD	-0.222	-0.105	-0.087
3	SRA	0.963 **		
	RTD	-0.831 **	-0.830 **	
	AD	-0.211	-0.176	-0.137
4	SRA	0.878 **		
	RTD	-0.769 **	-0.702 *	
	AD	0.293	0.293	-0.354

SRA: 比表面积 Specific root surface area; RTD: 根组织密度 Root tissue density; AD: 平均根直径 Average root diameter. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

功能不同,而这种差异主要由植物本身的遗传因素决定^[34].

3.2 低序级根和高序级根对氮添加的可塑性响应

本研究中,2个树种低序级根(1~3序级)的比根长和比表面积对氮添加的可塑性响应均高于高序级根(4序级).Eissenstat等^[25]对温带森林的研究和Guo等^[21]对长叶松林(*Pinus palustris*)的研究也得出了相似的结论.低序级根由于其寿命较短,具有较低的木质素浓度,因此建造成本较低^[24];同时,低序级根作为吸收根,主要负责吸收养分资源,比根长和比表面积作为植物根系养分吸收能力的重要指标^[10],对土壤养分有效性的变化较为敏感.相比之下,与运输功能有关的高序级根构建成本相对较高.在氮添加引起的土壤养分有效性变化的情况下,植物地下部分最为敏感的吸收细根会率先做出响应.Eissenstat等^[25]研究得出,在一般情况下,吸收细根对土壤中养分热点的响应要高于粗根.高序级根比根长和比表面积对养分添加的有限响应部分归因于较长的平均寿命^[35].2个树种细根组织密度对氮添加的可塑性响应随序级升高逐渐增加,结合细根比根长和比表面积的变化来看,可能与高序级根和低序级根之间的协同变化有关^[36]:罗浮桫低序级细根比根长和比表面积具有显著正的氮可塑性响应,表明施氮后罗浮桫养分吸收能力加强,而平均根直径无显著变化,因而必须通过降低高序级细根组织密度来增强养分运输能力,因此,高序级根组织密度的

氮可塑性响应高于低序级根.反之,施氮后米楮低序级根的比根长和比表面积表现出显著负的氮可塑性响应,说明施氮后米楮并非通过扩大土壤体积的占有量进行养分获取,而是通过增强细根的持久性来提高对养分的获取;由于高级根的投资较大,因而更应加强高级根的持久性,导致高序级根的组织密度的氮可塑性响应高于低序级根.

3.3 不同外生菌根树种的细根形态对氮添加的可塑性响应

细根是植物获取养分和水分的主要器官,不同树种通过改变细根形态特征来优化其资源吸收策略^[37].本研究发现,2个外生菌根树种细根比根长、比表面积和组织密度对氮添加的可塑性响应方向相反,说明菌根类型不是影响细根形态对氮添加的可塑性响应的关键因素.罗浮桫低序级细根比根长和比表面积对氮添加具有显著正的可塑性响应,表明罗浮桫通过增加吸收根的比根长和比表面积,扩大对土壤体积的占有量来进行养分资源的获取.对长白山落叶红松林(*Pinus koraiensis*)的研究^[38]和温带地区五角枫(*Acer mono*)^[39]的研究也得出相似的结论.米楮低序级细根比根长和比表面积对氮添加具有显著负的可塑性响应,孙玥等^[40]对温带地区落叶松(*Larix gmelinii*)人工林的研究表明,施氮显著降低了1序级细根的比根长;Wang等^[22]对中国西部地区油松(*Pinus tabulaeformis*)的研究表明,施氮显著降低了1、2序级细根的比根长,与本研究中米楮细根对氮添加的可塑性响应一致.

米楮1~4序级细根组织密度具有显著正的氮可塑性响应;细根组织密度是反映细根功能性状的一个特征,与细根的生理活动密切相关,是植物资源利用的一个指标^[41].有研究表明,组织密度较低的细根能够实现快速的相对生长率,提高资源获取效率^[42-43],但会导致细根的寿命降低^[44].米楮细根组织密度的变化表明,在施氮后,米楮通过增加细根组织密度来延长细根寿命,增加获取养分的时间来进行养分觅食,导致细根具有较小的比根长和比表面积.相反,施氮后罗浮桫细根组织密度表现出负的氮可塑性响应,说明在施氮后罗浮桫细根寿命降低,资源获取效率提高,导致获取养分器官的比根长和比表面积增加.同时,Ostonen等^[45]研究表明,比根长是由细根直径和组织密度共同决定的.本研究中2个树种的平均根直径对氮添加的可塑性响应均不显著;1~4序级细根比根长和比表面积对氮添加的可塑性响应与组织密度对氮添加的可塑性响应均呈显

著负相关.因此,施氮后 2 个树种细根组织密度的变化可能是影响比根长变化的关键因素.此外,施氮显著提高了罗浮栲细根根长增殖速率,而对米楮细根根长增殖速率无影响,也证明了施氮后罗浮栲采取资源快速吸收策略,而米楮在施氮后养分资源吸收更加保守.

本研究中,2 个树种的平均根直径对氮添加均无显著的可塑性响应.De la Riva 等^[46]研究发现,细根直径没有完全按照根经济谱的生态轴变化.因此,吸收根直径的差异没有影响细根形态性状对氮添加的可塑性响应,表明根系中可能不存在根经济谱,根系直径的变异是多维度的,土壤养分有效性变化强烈地驱动着根系性状的变异.Wang 等^[47]对 6 种温带树种细根形态研究表明,施氮后 6 种植物的细根直径普遍增加;Yan 等^[48]对北方森林增施氮对细根形态的研究也发现,细根直径随着施氮量的增加而增加;而陈云玉等^[49]对杉木(*Cunninghamia lanceolata*)的研究则得出,施氮显著降低了细根直径.细根直径体现了根系养分和水分运输能力,而亚热带地区作为全球三大氮沉降区之一,且本研究是短期氮添加,施氮引起的土壤养分的变化可能不足以让细根增加直径来进行养分运输;刘瑞雪等^[50]通过整合 39 篇已发表论文数据也发现,细根直径与氮添加处理时间具有显著正相关关系.本研究所选的罗浮栲和米楮均属于演替后期的树种^[51],演替阶段可能也会对细根直径响应氮添加产生影响.此外,增加根系直径会带来更高的建造成本,导致单位时间单位生物量的养分吸收速率降低^[52].Ma 等^[27]对全球 75 个原位试验以及 111 个水培试验的研究表明,根系直径和氮吸收之间没有系统的关系.施氮对细根直径影响不显著,在一定程度上反映了细根基于成本-效益理论应对土壤养分有效性变化的一种策略.

4 结 论

氮是植物和微生物最重要的养分资源,在许多森林生态系统中通常是限制初级生产力的一种限制性养分物质.细根形态功能性状能够有效地反映土壤养分有效性的变化.通过对亚热带常绿阔叶林 2 种外生菌根优势树种细根形态性状对短期氮添加的可塑性响应的研究,发现低序级(1~3 序级)根比根长和比表面积对氮添加的可塑性响应大于高序级根(4 序级),而低序级根的组织密度的氮可塑性响应则低于高序级根,这反映了低序级根和高序级根之间的协同变化关系;除平均根直径外,罗浮栲和米楮

细根形态功能性状对氮添加具有相反方向的可塑性响应.吸收根直径大小并不能指示不同树种细根对氮添加的可塑性响应:吸收根直径大的罗浮栲在施氮后通过增加细根的比根长、比表面积和根长增殖速率来进行养分的快速吸收,而吸收根直径小的米楮则采取延长细根的寿命、增加养分获取时间的保守策略来提高养分的获取.本研究仅从氮添加对细根形态影响的角度得出不同树种的养分觅食策略,而菌根菌也会影响根系的觅食策略.今后应将细根形态和菌根侵染结合起来,以更好地探讨不同树种对氮沉降响应的机理,预测氮沉降对森林生态系统的影响.

参考文献

- [1] IPCC. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013
- [2] Lamarque JF, Kiehl JT, Brasseur GP, *et al.* Assessing future nitrogen deposition and carbon cycle feedback using a multimodel approach: Analysis of nitrogen deposition. *Journal of Geophysical Research*, 2005, **110**: D19303
- [3] Liu XJ, Zhang Y, Han WX, *et al.* Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 2013, **494**: 459-462
- [4] Tian D, Niu S. A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition. *Environmental Research Letters*, 2015, **10**: 024019
- [5] Liu RQ, Huang ZQ, McCormack ML, *et al.* Plasticity of fine-root functional traits in the litter layer in response to nitrogen addition in a subtropical forest plantation. *Plant and Soil*, 2016, **415**: 317-330
- [6] Weemstra M, Mommer L, Visser EJW, *et al.* Towards a multidimensional root trait framework: A tree root review. *New Phytologist*, 2016, **211**: 1159-1169
- [7] Kou L, Jiang L, Fu XL, *et al.* Nitrogen deposition increases root production and turnover but slows root decomposition in *Pinus elliottii* plantations. *New Phytologist*, 2018, **218**: 1450-1461
- [8] Wang W-N (王文娜), Wang Y (王 燕), Wang S-Z (王韶仲), *et al.* Effects of elevated N availability on anatomy, morphology and mycorrhizal colonization of fine roots: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2016, **27**(4): 1294-1302 (in Chinese)
- [9] Jiang Q (姜 琦), Chen G-S (陈光水), Chen T-T (陈廷廷), *et al.* Effects of heterogeneous distribution of soil resources on the growth of Chinese fir seedlings under warming. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2019, **30**(7): 2156-2164 (in Chinese)
- [10] Pregitzer KS, Deforest JL, Burton AJ, *et al.* Fine root

- architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 2002, **72**: 293–309
- [11] Yao J-B (姚甲宝), Chu X-L (楚秀丽), Zhou Z-C (周志春), *et al.* Effects of neighbor competition on growth, fine root morphology and distribution of *Schima superba* and *Cunninghamia lanceolata* in different nutrient environments. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2017, **28**(5): 1441–1447 (in Chinese)
- [12] Ostonen I, Helmisaari HS, Borken W, *et al.* Fine root foraging strategies in Norway spruce forests across a European climate gradient. *Global Change Biology*, 2011, **17**: 3620–3632
- [13] Soudzilovskaia NA, Heijden MGA, Cornelissen JHC, *et al.* Quantitative assessment of the differential impacts of arbuscular and ectomycorrhiza on soil carbon cycling. *New Phytologist*, 2015, **208**: 280–293
- [14] McCormack ML, Dickie IA, Eissenstat DM, *et al.* Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 2015, **207**: 505–518
- [15] Laliberté E. Below-ground frontiers in trait-based plant ecology. *New Phytologist*, 2016, **213**: 1597–1603
- [16] Read DJ, Leake JR, Perez MJ. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canadian Journal of Botany*, 2005, **83**: 1243–1263
- [17] Ding G-Q (丁国泉), Yu L-Z (于立忠), Wang Z-Q (王政权), *et al.* Effect of fertilization on fine root morphology of *Larix kaempferi*. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 2010, **38**(5): 16–19 (in Chinese)
- [18] Liu J-L (刘金梁), Mei L (梅莉), Gu J-C (谷加存), *et al.* Effects of nitrogen fertilization on fine root biomass and morphology of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*: A study with in-growth core approach. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2009, **28**(1): 1–6 (in Chinese)
- [19] Kou L, Guo DL, Yang H, *et al.* Growth, morphology traits and mycorrhizal colonization of fine roots respond differently to nitrogen addition in a slash pine plantation in subtropical China. *Plant and Soil*, 2015, **391**: 207–218
- [20] Bardgett RD, Mommer L, De Vries FT. Going underground: Root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2014, **29**: 692–699
- [21] Guo DL, Mitchell RJ, Hendricks JJ. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest. *Oecologia*, 2004, **140**: 450–457
- [22] Wang GL, Fahey TJ, Xue S, *et al.* Root morphology and architecture respond to N addition in *Pinus tabulaeformis*, west China. *Oecologia*, 2013, **171**: 583–590
- [23] Eissenstat DM, Wells CE, Yanai RD, *et al.* Building roots in a changing environment: Implications for root longevity. *New Phytologist*, 2000, **147**: 33–42
- [24] Bouma TJ, Yanai RD, Elkin AD, *et al.* Estimating age-dependent costs and benefits of roots with contrasting lifespan: Comparing apples and oranges. *New Phytologist*, 2001, **150**: 685–695
- [25] Eissenstat DM, Kucharski JM, Zadworny M, *et al.* Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest. *New Phytologist*, 2015, **208**: 114–124
- [26] Cheng L, Chen WL, Adams TS, *et al.* Mycorrhizal fungi and roots are complementary in foraging within nutrient patches. *Ecology*, 2016, **97**: 2815–2823
- [27] Ma ZQ, Guo DL, Xu XL, *et al.* Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 2018, **555**: 94–97
- [28] Adams TS, McCormack ML, Eissenstat DM. Foraging strategies in trees of different root morphology: The role of root lifespan. *Tree Physiology*, 2013, **33**: 940–948
- [29] Liu J (刘佳), Xiang W-H (项文化), Xu X (徐晓), *et al.* Analysis of architecture and functions of fine roots of five subtropical tree species in Huitong, Hunan Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2010, **34**(8): 938–945 (in Chinese)
- [30] Huang G, Zhao XY, Zhao HL, *et al.* Linking root morphology, longevity and function to root branch order: A case study in three shrubs. *Plant and Soil*, 2010, **336**: 197–208
- [31] Xiong D-C (熊德成), Huang J-X (黄锦学), Yang Z-J (杨智杰), *et al.* Fine root architecture and morphology among different branch orders of six subtropical tree species. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2012, **32**(6): 1888–1897 (in Chinese)
- [32] Chen G-T (陈冠陶), Zheng J (郑军), Peng T-C (彭天驰), *et al.* Fine root morphology and chemistry characteristics in different branch orders of *Castanopsis platyacantha* and their responses to nitrogen addition. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2017, **28**(11): 3461–3468 (in Chinese)
- [33] Guo DL, Li HB, Mitchell RJ, *et al.* Fine root heterogeneity by branch order: Exploring the discrepancy in root turnover estimates between minirhizotron and carbon isotopic methods. *New Phytologist*, 2008, **177**: 443–456
- [34] Yang XJ, Huang ZY, Venable DL, *et al.* Linking performance trait stability with species distribution: The case of *Artemisia* and its close relatives in northern China. *Journal of Vegetation Science*, 2016, **27**: 123–132
- [35] Valenzuela-Estrada LR, Vera-Caraballo V, Ruth LE, *et al.* Root anatomy, morphology, and longevity among root orders in *Vaccinium corymbosum* (Ericaceae). *American Journal of Botany*, 2008, **95**: 1506–1514
- [36] Dong XY, Wang HF, Gu JC, *et al.* Root morphology, histology and chemistry of nine fern species (pteridophyta) in a temperate forest. *Plant and Soil*, 2015, **393**: 215–227
- [37] Wang P, Diao FW, Yin LM, *et al.* Absorptive roots trait plasticity explains the variation of root foraging strategies in *Cunninghamia lanceolata*. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, **129**: 127–135
- [38] Guo W (郭伟), Gong H (宫浩), Han S-J (韩士杰), *et al.* Effects of nitrogen-water interaction on fine

- root morphology and production in a mixed *Pinus koraiensis* forest in Changbai Mountains, northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 2016, **38**(4): 29–35 (in Chinese)
- [39] Razaq M, Salahuddin, Shen HL, *et al.* Influence of biochar and nitrogen on fine root morphology, physiology, and chemistry of *Acer mono*. *Scientific Reports*, 2017, **7**: 5367
- [40] Sun Y (孙 玥), Quan X-K (全先奎), Jia S-X (贾淑霞), *et al.* Effects of nitrogen fertilization ectomycorrhizal infection of first order roots and root morphology of *Larix gmelinii* plantation. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(8): 1727–1732 (in Chinese)
- [41] Birouste M, Zamora-Ledezma E, Bossard C, *et al.* Measurement of fine root tissue density: A comparison of three methods reveals the potential of root dry matter content. *Plant and Soil*, 2013, **374**: 299–313
- [42] Wahl S, Ryser P. Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. *New Phytologist*, 2000, **148**: 459–471
- [43] Hummel I, Vile D, Violle C, *et al.* Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species. *New Phytologist*, 2006, **173**: 313–321
- [44] Tjoelker MG, Craine JM, Wedin D, *et al.* Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist*, 2005, **167**: 493–508
- [45] Ostonen I, Lohmus K, Helmisaari HS, *et al.* Fine root morphology adaptations in scots pine, Norway spruce and silver birch along a latitudinal gradient in boreal forests. *Tree Physiology*, 2007, **27**: 1627–1634
- [46] De la Riva EG, Marañón T, Pérez-Ramos IM, *et al.* Root traits across environmental gradients in Mediterranean woody communities: Are they aligned along the root economics spectrum? *Plant and Soil*, 2017, **424**: 35–48
- [47] Wang WN, Wang Y, Hoch G, *et al.* Linkage of root morphology to anatomy with increasing nitrogen availability in six temperate tree species. *Plant and Soil*, 2018, **425**: 189–200
- [48] Yan GY, Chen F, Zhang X, *et al.* Spatial and temporal effects of nitrogen addition on root morphology and growth in a boreal forest. *Geoderma*, 2017, **303**: 178–187
- [49] Chen Y-Y (陈云玉), Xiong D-C (熊德成), Deng F (邓 飞), *et al.* Effects of soil warming and nitrogen addition on the length distributions of different diameter class fine roots of Chinese fir seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(4): 1009–1014 (in Chinese)
- [50] Liu R-X (刘瑞雪), Wu H-J (吴泓瑾), Huang G-Z (黄国柱), *et al.* Effects of nitrogen addition on tree root traits. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2019, **30**(5): 1735–1742 (in Chinese)
- [51] Wang W-W (王伟伟), Huang J-X (黄锦学), Chen F (陈 锋), *et al.* Effects of tree species diversity on fine-root biomass and morphology characteristics in subtropical *Castanopsis carlesii* forests. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2014, **25**(2): 318–324 (in Chinese)
- [52] Kong DL, Ma CG, Zhang Q, *et al.* Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species. *New Phytologist*, 2014, **203**: 863–872

作者简介 贾林巧, 女, 1995 年生, 硕士研究生. 主要从事森林地下生态学研究. E-mail: jialinqiao127@163.com

责任编辑 孙 菊
