



## 增温及隔离降水对杉木幼树细根生物量、形态及养分特征的影响

吴帆, 熊德成, 周嘉聪, 魏智华, 郑蔚, 张丽, 杨智杰

### 引用本文:

吴帆,熊德成,周嘉聪,魏智华,郑蔚,张丽,杨智杰. 增温及隔离降水对杉木幼树细根生物量、形态及养分特征的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(4): 509–517.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4484>

### 您可能感兴趣的其他文章

#### Articles you may be interested in

#### 郭岩山不同海拔丝栗栲细根功能性状及其与土壤因子的关系

Functional Characteristics of *Castanopsis fargesii* Fine Roots and Their Relationship with Soil Factors at Different Elevations in Guoyan Mountain

热带亚热带植物学报. 2022, 30(3): 413–422 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4452>

#### 丛枝菌根真菌和施加不同形态氮肥对杉木幼苗养分吸收的影响

Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Application of Different Nitrogen Fertilizers on Nutrient Absorption of Chinese Fir Seedlings

热带亚热带植物学报. 2022, 30(4): 518–527 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4506>

#### 增温对鼎湖山混交林中4种优势树种生物量分配和养分积累的影响

Effects of Warming on Biomass Allocation Patterns and Nutrient Accumulations of Four Dominant Tree Species in Mixed Forest of Dinghushan, China

热带亚热带植物学报. 2021, 29(4): 389–400 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4325>

#### 毛竹细根分布特征研究

Fine Root Biomass Distribution of Moso Bamboo at Different Ages

热带亚热带植物学报. 2017, 25(5): 472–479 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3714>

#### 桢楠种源幼苗细根形态和生物量研究

Fine Root Morphology and Biomass of *Phoebe zhennan* Provenance Seedlings

热带亚热带植物学报. 2016, 24(2): 208–214 <https://doi.org/10.11926/j.issn.1005-3395.2016.02.012>

向下翻页, 浏览PDF全文

# 增温及隔离降水对杉木幼树细根生物量、形态及养分特征的影响

吴帆<sup>1,2</sup>, 熊德成<sup>1,2\*</sup>, 周嘉聪<sup>1,2</sup>, 魏智华<sup>1,2</sup>, 郑蔚<sup>1,2</sup>, 张丽<sup>1,2</sup>, 杨智杰<sup>1,2</sup>

(1. 福建师范大学福建省植物生理生态重点实验室, 地理科学学院, 福州 350007; 2. 福建三明森林生态系统国家野外科学观测研究站, 福建 三明 365000)

**摘要:** 为揭示全球变暖和降水格局改变对我国中亚热带地区森林生态系统地下生态过程的影响, 在福建三明森林生态系统国家野外科学观测研究站内开展杉木(*Cunninghamia lanceolata*)幼树土壤增温和隔离降水双因子试验, 研究增温和隔离降水在夏季对杉木幼树细根生物量、形态及养分特征的影响。结果表明, 增温(+5 °C, W)、隔离降水(-50%, P)和增温+隔离降水(WP)处理的细根总生物量分别比对照(CT)显著降低 35.7%、51.7%和 59.1%, P 和 WP 处理的细根总生物量分别比 W 处理显著降低 24.9%和 36.4%; W、P 和 WP 处理的 0~1 mm 细根比根长(specific root length, SRL)比对照均显著增加, 而 0~1 和 1~2 mm 细根比表面积(specific root area, SRA)均无显著变化; 与对照相比, W 处理的细根 N 含量、C/N 和  $\delta^{15}\text{N}$  均无显著变化, P 处理的细根 N 含量和 C/N 分别显著增加和下降, WP 处理的细根 N 含量和  $\delta^{15}\text{N}$  显著增加, 而 C/N 显著降低。因此, 未来在全球变暖和降水减少的双重环境胁迫下, 调整表层细根形态特征可能不是杉木幼树的主要应对策略; 而相较于温度升高, 降水减少可能是影响杉木幼树细根生物量及表层化学元素分配的主要环境因子。

**关键词:** 土壤增温; 隔离降水; 细根生物量; 养分; 氮同位素

doi: 10.11926/jtsb.4484

## Effects of Warming and Precipitation Exclusion on Fine Root Biomass, Morphology and Nutrient Characteristics of *Cunninghamia lanceolata* Saplings

WU Fan<sup>1,2</sup>, XIONG Decheng<sup>1,2\*</sup>, ZHOU Jiacong<sup>1,2</sup>, WEI Zhihua<sup>1,2</sup>, ZHENG Wei<sup>1,2</sup>, ZHANG Li<sup>1,2</sup>, YANG Zhijie<sup>1,2</sup>

(1. Fujian Provincial Key Laboratory for Plant Eco-physiology, School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China; 2. Fujian Sanming Forest Ecosystem National Observation and Research Station, Sanming 365000, Fujian, China)

**Abstract:** In order to reveal the effects of global warming and changes in precipitation pattern on the below-ground ecological processes of forest ecosystems in the mid-subtropical regions of China, two-factor test of soil warming and isolating precipitation on *Cunninghamia lanceolata* was conducted at the National Field Station of Forest Ecosystems and Global Change in Sanming, Fujian Province. The results showed that compared with control (CT), the total fine root biomass of *C. lanceolata* saplings treated with warming (ambient+5 °C, W), precipitation exclusion (ambient -50%, P) and W+P (WP) were significantly reduced by 35.7%, 51.7%, and 59.1%, respectively; the total fine root biomass treated with P and WP was significantly reduced by 24.9% and 36.4% compared with W treatment. W, P and WP increased specific root length (SRL) of 0-1 mm fine roots,

收稿日期: 2021-07-26

接受日期: 2021-09-16

基金项目: 国家自然科学基金项目(32071743, 31930071); 国家重点基础研究计划(2014CB954003)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32071743, 31930071), and the National Key Basic Research and Development Plan (Grant No. 2014CB954003).

作者简介: 吴帆(1994 生), 男, 在读硕士研究生, 主要从事森林生态系统碳循环研究。E-mail: 1136894516@qq.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: xdc104@163.com

while the specific root area (SRA) of 0–1 and 1–2 mm fine root had no significant changes. Compared with the CT, W had no effect on fine root N content, C/N and  $\delta^{15}\text{N}$ ; P increased fine root N content and decreased fine root C/N; WP increased fine root N content,  $\delta^{15}\text{N}$ , and decreased fine root C/N. Therefore, adjusting the morphological characteristics of surface fine roots might not be the main strategy for *C. lanceolata* saplings under the dual environmental stress of global warming and precipitation reduction in the future. Compared with the increase of temperature, the precipitation reduction might be the main environmental factor affecting the fine root biomass and surface chemical element distribution of *C. lanceolata* saplings.

**Key words:** Soil warming; Precipitation exclusion; Fine-root biomass; Nutrient; Nitrogen isotope

气候变暖和降水格局改变是全球变化的 2 个重要表现, 会对陆地生态系统的功能与结构产生重要影响<sup>[1–3]</sup>。IPCC 第五次气候变化评估报告表明, 全球平均地表温度在过去 100 a 中上升了 0.78 °C, 预计到本世纪末将进一步上升 1.5 °C ~ 3.7 °C; 而降水在不同纬度带的变化趋势不一, 低纬地区降水呈减少趋势, 中高纬度地区降水则呈增加趋势<sup>[4]</sup>。随着全球气候变暖以及区域性降水量的减少, 全球许多地区在未来将面临面积广且强度大的干旱状况<sup>[5]</sup>。有研究表明, 高温和干旱的环境会降低生态系统的初级生产力和呼吸作用<sup>[6]</sup>, 并直接或间接影响生态系统碳动态<sup>[7]</sup>。因此, 研究中亚热带地区森林生态系统对全球气候变暖和降水减少的动态反馈, 有利于进一步推动中亚热带地区森林生态系统经营管理研究及提供基础研究数据。

细根(直径 $\leq 2$  mm)是植物的高度结构化器官, 具有基本的吸收和运输功能<sup>[8]</sup>, 同时也是陆地生态系统化学元素循环的重要贡献者<sup>[9]</sup>和气候变化的高度敏感者<sup>[10]</sup>。全球气候变化对植物细根的影响可能体现在很多方面, 如细根生物量、形态和化学计量学特征等, 反映出细根对于气候变暖和降水格局改变的响应。目前, 有关增温或隔离降水的单因子控制试验对细根生物量、形态及养分特征的影响已有研究, 但研究结果并不一致。Bronson 等<sup>[11]</sup>对加拿大南部区域的黑云杉(*Picea mariana*)的研究表明, 增温使细根生物量下降了 24%~46%; 而 Yuan 等<sup>[12]</sup>对挪威云杉(*P. asperata*)的研究表明, 细根生物量随温度上升而显著增加。根系形态学在平衡根系的成本和收益方面起着重要作用, 其中, 细根比根长(SRL)和比表面积(SRA)作为植物根系结构中的 2 个重要形态指标, 在植物营养元素的吸收和运输效率、反应根系功能过程及生长发育状况等方面具有重要的指示意义<sup>[13–14]</sup>。有研究表明, 增温会改变细根的形态特征, 如细根直径和长度等<sup>[15]</sup>; 而降水减

少不会影响细根形态特征<sup>[16]</sup>。细根化学组成在根系生长发育过程中具有关键作用, 如影响细根生理生化、死亡分解动态过程和土壤微生物活性等<sup>[17]</sup>, 气候变暖和降水变化对其的影响会受到地理位置、植物种类以及土壤理化性质等的显著影响<sup>[18]</sup>。但迄今为止, 中亚热带地区关于增温与隔离降水双因子交互试验对细根生物量、形态及养分特征的影响研究较少<sup>[19]</sup>, 这不利于科学理解中亚热带地区森林生态系统地下生态过程对全球变化的响应及适应。因此, 在中亚热带地区开展增温和隔离降水对细根生物量、形态及养分特征的影响研究十分重要。

我国中亚热带地区对于全球变化具有极强的敏感性, 该区域是我国重要的人工林基地, 其中, 杉木是该地区分布广泛且具有较高经济价值的重要树种之一, 在我国森林生产及碳循环中发挥着显著的作用<sup>[20]</sup>。为此, 本文以杉木为研究对象, 通过模拟增温和隔离降水双因子试验研究气候变化对杉木细根生物量、形态及养分特征的影响, 揭示杉木细根在气候变化背景下对于环境胁迫的响应策略。研究的开展也有助于更好的理解其对森林生态系统生产力格局变化以及生物地球化学循环的影响, 并为中亚热带地区森林经营提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验区概况

本研究在福建三明森林生态系统国家野外科学观测研究站(26°19' N, 117°36' E, 海拔 300 m)进行。研究区属典型的亚热带季风气候, 年均温、年均相对湿度和年均降水量、年均蒸发量分别为 19.1 °C、80% 和 1 670、1 585 mm, 土壤为红壤, pH 为 4.6~5.3。

### 1.2 试验设计

试验采用随机区组设计, 设置对照(CT)、增温

5 °C (W)、隔离 50%降水(P)和增温 5 °C + 隔离 50%降水(WP)共 4 种处理, 每处理 5 个重复。试验小区 4 周均采用 PVC 板(200 cm×70 cm 深)焊接而成, 与周围土壤隔开, 以防止小区之间相互干扰。小区大小为 2 m×2 m, 每小区均匀种植 4 棵 1 a 生杉木幼苗, 位置均处于两条电缆线之间。样地土壤从附近的杉木人工林内分层取土, 取回后剔除土壤内的碎石块、死根以及动物残体等杂物, 并充分分层混合均匀后重新填回试验小区, 同时, 为了保持与原土壤容重接近, 采用压实法调整土壤容重, 以保证试验科学性。

所有试验小区于 2013 年 10 月布设加热电缆(TXLP/1, Nexans, Norway), 埋藏深度为 10 cm, 电缆间距 20 cm, 在小区 10、20、40 和 60 cm 深度各设置 3 个温度传感器(T109 from Campbell Scientific Inc, Logan, UT, USA)和湿度传感器(Decagon, Pullman, Washington, USA)(均放置于 2 条电缆线中间)用于监测各深度土层的温湿度。所有数据每 5 min 扫描记录 1 次, 每 1 h 保存 1 次。2014 年初在隔离降水试验小区每隔 5 cm 安装 0.05 m×5 m 的透明 U 型塑料管, 以便隔离 50%的天然降水。样地全部布设完成后, 于 2014 年 3 月开始增温和隔离降水双因子试验。

### 1.3 根系采样和生长量调查

2017 年 8 月, 对小区内的杉木根系进行随机取样, 采用土钻法(土钻直径 5 cm)在每个 2 m×2 m 小区取 6 个土钻, 取样深度分别为 0~10、10~20、20~40 和 40~60 cm。所取土壤中表皮半脱落或完全脱落且褶皱严重的黑色根为死根, 根据此标准按照土层深度剔除死根后将根系挑出并立即带回实验室处理, 按照 0~1 和 1~2 mm 对活细根进行分级, 并进一步对细根相关指标进行测定。取样的同时对杉木树高和地径进行测量, 并根据前期数据建立的异速生长方程对各处理地上总生物量、地下总生物量、地上+地下总生物量进行分析。

### 1.4 细根生物量和形态测定

用数字化扫描仪 Espon scanner 对细根分径级扫描, 使用 Win-RHIZO (Pro 2009b0)根系图像分析软件进行形态特征分析, 得到细根直径、长度及表面积等基础指标。待细根扫描完成后, 将样品分别装入信封袋中并放进 65 °C 烘箱烘干后称取质量, 计

算细根生物量、比根长和比表面积。本研究中细根形态和养分指标的分析主要针对 0~10 cm 土层细根, 细根生物量(g/m<sup>2</sup>)=细根质量(g)×10<sup>4</sup>/[π(d/2)<sup>2</sup>], 比根长(m/g)=根长(m)/细根质量(g), 比表面积(cm<sup>2</sup>/g)=细根表面积(cm<sup>2</sup>)/细根质量(g), 式中, *d* 为土钻内径。

### 1.5 细根碳氮含量和 δ<sup>15</sup>N 测定

使用自动球磨机将烘干的细根磨碎, 使用碳氮元素分析仪(Vario EL III, Elemental Analysis, Germany)测定细根的 C、N 含量, 利用同位素质谱仪(Thermo Scientific MAT253)测定细根氮稳定同位素比率(δ<sup>15</sup>N)<sup>[21]</sup>, δ<sup>15</sup>N(‰)=(R<sub>1</sub>-R<sub>2</sub>)/R<sub>2</sub>×1000, 式中, R<sub>1</sub> 为样品 <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N 的比值; R<sub>2</sub> 为大气 <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N 比值。

### 1.6 数据的统计和分析

利用 Excel 2016 对数据进行整理, 采用 SPSS 20.0 软件中单因素方差分析(One-Way ANOVA)和 LSD 检验各指标在不同处理间的差异, 采用线性混合模型分析增温、隔离降水和土层或径级对细根生物量和形态的影响; 采用 ANOVA 双因素方差分析检验增温、隔离降水及其交互作用对细根总生物量、碳氮含量和 δ<sup>15</sup>N 的影响。用 Origin 9.0 软件绘制相关图表, 显著性水平设为 *P*<0.05。

## 2 结果和分析

### 2.1 对土壤温度与湿度的影响

如图 1 所示, 与 CT 相比, W 和 WP 处理的土壤温度分别显著升高 4.95 °C 和 5.09 °C (*P*<0.05), 均达到预期增温效果; W、P 和 WP 处理的土壤湿度分别为 16.69%、17.83%和 15.15%, 比 CT 分别显著降低 17.43%、11.77%和 25.04% (*P*<0.05), P 和 WP 处理的土壤含水率差异显著(*P*<0.05)。

### 2.2 对细根生物量和形态特征的影响

从表 1 可见, W、P 和 WP 处理对杉木的地上生物量、地下生物量、总生物量均有影响, 但对根冠比的影响不显著。从图 2 可见, 与 CT 相比, W、P 和 WP 处理的细根总生物量分别显著降低 35.7%、51.7%和 59.1% (*P*<0.05)。其中, P 和 WP 处理间的细根总生物量无显著差异(*P*>0.05), 但两者均显著低于 W 处理(*P*<0.05)。在不同土层中, W 处理 10~20 cm 土层的细根生物量显著低于 CT (*P*<0.05), 而 0~10、

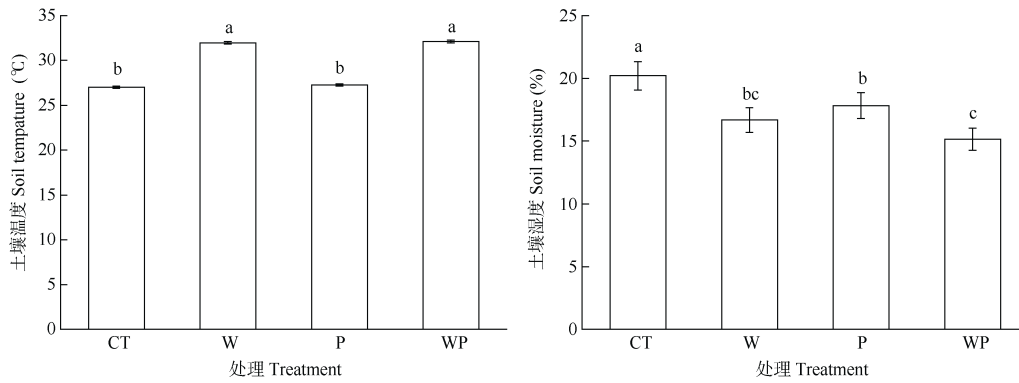


图 1 增温和隔离降水对土壤温度和湿度的影响。CT: 对照; W: 增温; P: 隔离降水; WP: 增温 + 隔离降水。柱上不同字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。

Fig. 1 Effects of warming and precipitation exclusion on soil temperature and moisture. CT: Control; W: Warming; P: Precipitation exclusion; WP: Warming + precipitation exclusion. Different letters upon column indicate significant differences at 0.05 level.

20~40 和 40~60 cm 土层细根生物量与对照无显著差异( $P > 0.05$ ); 与 CT 相比, P 和 WP 处理 0~10 和 10~20 cm 土层的细根生物量均分别显著降低 56.01%、66.02%和 54.2%、66.15% ( $P < 0.05$ ), 20~40 和 40~60 cm 土层细根生物量无显著差异( $P > 0.05$ ); P 和 WP 处理相比, 所有土层的细根生物量均无显著差异( $P > 0.05$ )。线性混合模型分析表明, 增温、隔离降水、土层以及隔离降水和土层的交互作用对细根总生物量的影响均达到极显著水平( $P < 0.01$ ), 增温与隔离降水的交互作用对细根总生物量的影响显著( $P < 0.05$ ), 而增温与土层的交互作用以及增温、隔离降水和土层的交互作用对细根总生物量影响不显著( $P > 0.05$ )。双因素方差分析表明, 增温、隔

离降水及其交互作用均对细根总生物量有显著影响( $P < 0.05$ ), 其中增温和隔离降水的影响达到极显著水平( $P < 0.01$ )(表 2)。

从图 3 可见, W、P 和 WP 处理的 0~1 mm 细根 SRL 均显著高于 CT ( $P < 0.05$ ), W 处理的 1~2 mm 细根 SRL 显著低于 CT ( $P < 0.05$ ), 而 P 和 WP 处理的 1~2 mm 细根 SRL 与 CT 间均无显著差异( $P > 0.05$ ); W、P 和 WP 处理的 0~1 和 1~2 mm 细根 SRA 与 CT 均无显著差异( $P > 0.05$ )。增温和隔离降水对细根总 SRL 和 SRA 的影响均不显著( $P > 0.05$ ), 而径级对细根总 SRL 和 SRA 的影响均达到极显著水平( $P < 0.01$ ), 增温和隔离降水、增温和径级以及隔离降水和径级的交互作用对细根总 SRL 和 SRA 的影响均

表 1 不同处理对杉木幼树生物量的影响

Table 1 Biomass of *Cunninghamia lanceolata* saplings for all the treatments

生物量 Biomass	对照 Control (CT)	增温 Warming (W)	隔离降水 Precipitation exclusion (P)	WP
地上 Above-ground (kg/m <sup>2</sup> )	3.772±0.359b	3.648±0.16b	4.839±0.453a	3.169±0.139c
地下 Below-ground (kg/m <sup>2</sup> )	0.887±0.064a	0.868±0.028a	1.070±0.074a	0.778±0.022a
总和 Total (kg/m <sup>2</sup> )	4.660±0.423b	4.516±0.189b	5.910±0.528a	3.947±0.143c
根冠比 Root shoot ratio	0.237±0.006a	0.238±0.002a	0.223±0.005a	0.245±0.002a

同行数据后不同字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。

Data followed different letters at the same line indicated significant difference at 0.05 level.

表 2 增温和隔离降水及其交互作用对细根的双因素方差分析

Table 2 Effects of warming, precipitation exclusion and their interaction on the fine roots by Two-Way ANOVA

变量 Variation	增温 Warming (W)	隔离降水 Precipitation exclusion (P)	W × P
细根总生物量 Fine root total biomass	<0.000 1	<0.000 1	0.02
C	0.070 0	<0.000 1	0.14
N	<0.000 1	0.720 0	0.19
C/N	0.560 0	<0.000 1	0.08
氮稳定同位素 Nitrogen stable isotope	0.110 0	<0.000 1	0.12

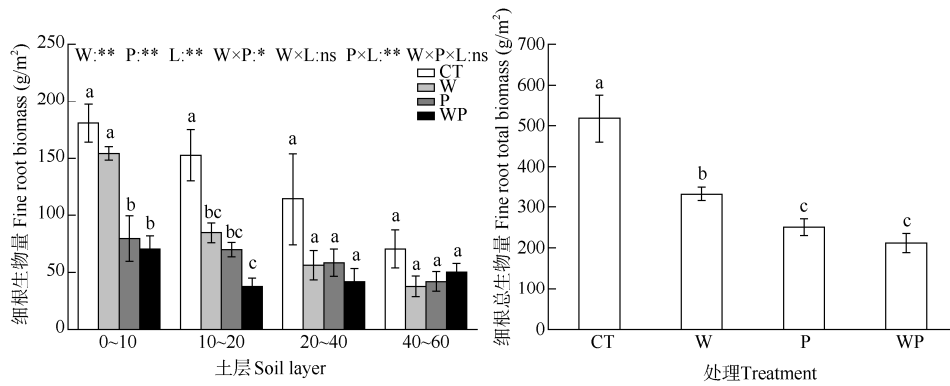


图 2 增温和隔离降水对细根生物量的影响。CT: 对照; W: 增温; P: 隔离降水; WP: 增温 + 隔离降水。L: 土层; 柱上不同字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。  
 Fig. 2 Effects of warming and precipitation exclusion on fine root biomass. CT: Control; W: Warming; P: Precipitation exclusion; WP: Warming + precipitation exclusion. L: Soil layer; Different letters upon column indicate significant differences at 0.05 level.

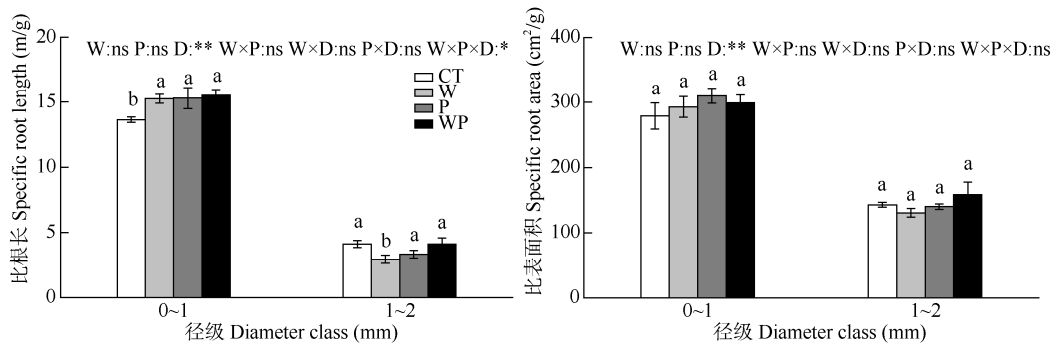


图 3 增温和隔离降水对细根形态的影响。CT: 对照; W: 增温; P: 隔离降水; WP: 增温 + 隔离降水; D: 径级。柱上不同字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。  
 Fig. 3 Effects of warming and precipitation exclusion on fine root morphological characteristics. CT: Control; W: Warming; P: Precipitation exclusion; WP: Warming + precipitation exclusion; D: Diameter class. Different letters upon column indicate significant differences at 0.05 level.

不显著 ( $P > 0.05$ ), 增温、隔离降水和径级的交互作用对细根总 SRL 的影响达到显著水平 ( $P < 0.05$ ), 而对 SRA 无显著影响 ( $P > 0.05$ )。

### 2.3 对细根碳氮含量及氮同位素的影响

从图 4 可见, 与 CT 相比, W 处理的细根 N 含量、C/N 和  $\delta^{15}\text{N}$  均无显著差异 ( $P > 0.05$ ), 而 C 含量显著增加 ( $P < 0.05$ ); P 处理的细根 C 含量和  $\delta^{15}\text{N}$  无显著变化 ( $P > 0.05$ ), N 含量显著增加 ( $P < 0.05$ ), C/N 显著降低 ( $P < 0.05$ )。WP 与 P 处理相比, 细根的 C、N 含量和 C/N 无显著变化 ( $P > 0.05$ ),  $\delta^{15}\text{N}$  显著增加 ( $P < 0.05$ ); WP 与 W 处理间的细根 N 含量、C/N 和  $\delta^{15}\text{N}$  差异显著 ( $P < 0.05$ ), C 含量无显著差异 ( $P > 0.05$ )。增温对细根 N 含量的影响达极显著水平 ( $P < 0.01$ ), 对 C 含量、C/N 和  $\delta^{15}\text{N}$  无显著影响 ( $P > 0.05$ ); 隔离降水对细根 C 含量、C/N 和  $\delta^{15}\text{N}$  的影响达极显著水平 ( $P < 0.01$ ), 而对 N 含量的影响不显著 ( $P > 0.05$ ); 增温和隔离降水的交互作用对细根 C、N 含量、C/N

和  $\delta^{15}\text{N}$  的影响均不显著 ( $P > 0.05$ ) (表 2)。

## 3 结论和讨论

### 3.1 增温和隔离降水对细根生长的影响

本研究结果表明, 增温 3 a 对细根生物量的影响极为显著, 与 CT 相比, W 处理的细根总生物量显著降低 35.7%, 其中 10~20 cm 土层细根生物量显著降低 44.7%, 这与前人<sup>[22-23]</sup>的研究结果一致。Wan 等<sup>[24]</sup>研究表明, 短期增温会显著降低红枫 (*Acer rubrum*) 和糖枫 (*A. saccharum*) 的细根生物量。本研究中, W 处理杉木细根总生物量显著降低, 但地上、地下总生物量及根冠比均无显著变化, 表明杉木可能通过促进粗根的生长和维持地上部分的分配来储存和运输养分、水分和获得稳定的光合产物, 以此响应增温并支撑自身生长; 另一方面在于增温提高了细根周转速率, 导致细根现存生物量降低<sup>[25]</sup>。但谭钠丹等<sup>[26]</sup>的研究表明, 长期增温 6 a 会显著降

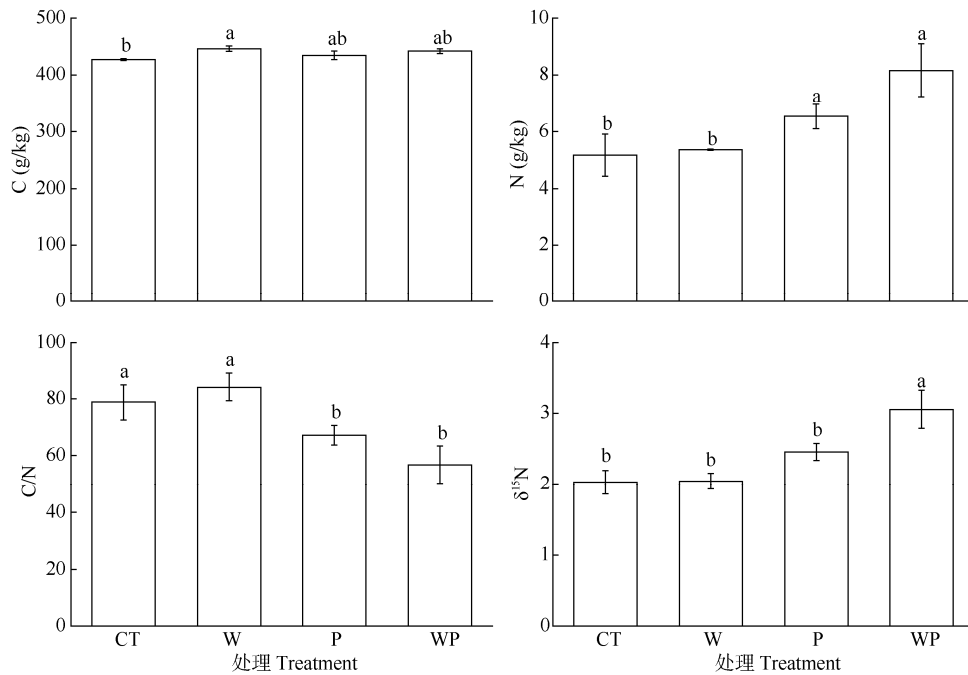


图 4 增温和隔离降水对细根碳、氮含量和  $\delta^{15}\text{N}$  的影响。CT: 对照; W: 增温; P: 隔离降水; WP: 增温+隔离降水。柱上不同字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。

Fig. 4 Effects of warming and precipitation exclusion on carbon and nitrogen contents and  $\delta^{15}\text{N}$  of fine roots. CT: Control; W: Warming; P: Precipitation exclusion; WP: Warming + precipitation exclusion. Different letters upon column indicate significant differences at 0.05 level.

低木荷(*Schima superba*)和马尾松(*Pinus massoniana*)的根冠比和地下生物量的分配,这种差异可能与植物物种不同有关,不同植物对所处生长环境存在适应性差异。另外,W处理的0~10 cm 土层细根生物量无显著影响,而 Melillo 等<sup>[27]</sup>和时应贵等<sup>[28]</sup>报道增温会显著降低表层土壤(0~10 cm)细根生物量,原因可能是大部分获取养分的细根主要集中于0~10 cm 的土层,为了减小土壤温度升高对自身生长的影响,植物细根产生了一定的温度适应<sup>[29]</sup>。而冯建新<sup>[30]</sup>和史顺增等<sup>[31]</sup>的研究表明,短期增温1 a 对杉木幼苗细根生产量具有显著的促进作用,其研究区地处亚热带,降水量丰富,即使在增温后水分有效性也相对较高(特别是在雨季),也有可能是增温能促进土壤氮矿化,增加土壤氮有效性,因而增温后细根生产量较高。最近的一项 meta 分析表明,生物过程会随时间发生动态变化,这可能导致随着增温时间的延长,细根生物量对增温的响应进一步增强或减弱<sup>[15]</sup>。本研究中,与 CT 相比,P 处理的细根总生物量显著降低 51.7%,可能是因为隔离降水之后地上生物量显著增加,因此地下根系通过调整生长策略,增加粗根生长比例以保障水分和养分的运输;亦可能是 P 处理降低了雨水淋溶作用的强度,间接提高了土壤养分有效性,养分变得更容易获

取,从而导致细根生物量的降低。有研究表明,虽然增温及其与隔离降水的交互作用对细根生物量均具有显著影响,但是 WP 与 W 处理相比,0~10 cm 土层细根生物量显著降低,可能是 WP 处理产生温度升高和降水减少的双重环境胁迫,导致土壤干旱程度更高,水分有效性降低程度更大,植物在水分有效性严重降低的情况下所增加的细根生长量不足以抵消受到严重干旱胁迫而死亡的细根死亡量<sup>[32]</sup>,说明相较于温度升高,降水减少导致的水分有效性降低可能是影响表层土壤细根生物量积累的主要限制性因素。本试验中,W、P 和 WP 处理细根总生物量显著降低,而深层土壤(20~60 cm)细根生物量没有显著降低,可能是干旱胁迫促使细根更多的往深层分布,但由于增温后导致细根死亡增加,周转速率加快<sup>[25]</sup>,因而导致深层土壤细根生物量无显著变化。

SRL 和 SRA 是重要的细根形态特征指标,是细根吸收土壤水分和养分以及资源竞争能力的重要体现,其中 0~1 mm 细根是养分吸收的主要器官,而 1~2 mm 主要是结构根<sup>[33]</sup>。有研究表明,干旱胁迫会增强水分有效性的限制能力,促使植物细根 SRL 和 SRA 的增加<sup>[34]</sup>。本研究中,与 CT 相比,W、P 和 WP 处理的 0~1 mm 细根 SRL 均显著增加,表

明杉木幼树通过采取提高获取水分的能力和效率的策略来响应增温。这与 Beyer 等<sup>[35]</sup>的研究结论一致。W 处理的 1~2 mm 细根 SRL 显著降低, P 和 WP 处理的差异不显著, 可能是 1~2 mm 细根不是吸收水分的主要器官, 受水分有效性的限制较小, 因此, 在增温和隔离降水的多重环境胁迫下, 温度成为影响 1~2 mm 细根 SRL 的主要限制性因子。但是, 相较于细根 SRL, 细根 SRA 的改变更能体现植物对外界环境变化的响应<sup>[36]</sup>, 而本研究中, 0~1 和 1~2 mm 细根 SRA 变化均不显著, 并且双因素方差分析也表明, 增温、隔离降水及其交互作用对 0~1 和 1~2 mm 细根 SRL 和 SRA 均没有显著影响, 这在一定程度上表明通过调整表层土壤细根形态特征可能并不是杉木幼树在夏季应对干旱胁迫的主要策略, 主要策略可能是通过调整细根生物量分配来响应外部干旱胁迫<sup>[37]</sup>。

### 3.2 增温和隔离降水对细根化学元素特征的影响

碳元素是组成植物体干物质的主要元素, 而氮元素则是植物体内合成蛋白质的重要元素之一, 这 2 种元素均是植物生长发育和调节植物生理过程中不可缺少的矿物元素<sup>[38]</sup>。许多研究表明, 增温会增强细根活性以及提高土壤 N 有效性, 从而影响细根 N 含量<sup>[23,39]</sup>。但本研究表明, 与 CT 相比, W 处理的细根 N 含量没有显著变化, 可能是增温促进了微生物活性的提高, 从而增加微生物对土壤无机氮的吸收<sup>[40]</sup>, 也可能是增温 3 a 后杉木幼树仍处于生长速生期, 对体内 N 元素的吸收利用增加<sup>[25]</sup>。但 W 处理的细根 C 含量显著增加, 表明杉木在夏季来临前, 可能会提前储存更多的 C 以应对干旱胁迫。本研究中, 与 CT 相比, P 处理的细根 C/N 显著降低, 是因为细根 C 含量无显著变化, 而 N 含量显著增加, 这与 Sardans 等<sup>[41]</sup>的研究结论一致。这可能一方面是 P 处理会提高植物对土壤水分的吸收能力和效率, 从而分配更多的 N 到细根; 另一方面是 P 处理显著降低了土壤含水率, 提高了土壤通气性, 促进土壤氮矿化<sup>[36]</sup>。氮稳定同位素是指示森林生态系统氮循环速率及氮饱和度的重要指标<sup>[42]</sup>。与 CT 相比, W 和 P 处理对细根  $\delta^{15}\text{N}$  的影响均不显著, 细根  $\delta^{15}\text{N}$  也没有随 N 含量的显著增加而发生变化, 但是 WP 处理细根  $\delta^{15}\text{N}$  差异显著, 可能是 WP 处理的双重干旱胁迫, 导致土壤有机氮的矿化速率高于 W 和 P 处理, 促使土壤无机氮库  $^{15}\text{N}$  富集, 从而导致 WP

处理细根  $\delta^{15}\text{N}$  显著增加<sup>[43]</sup>。

综上所述, W、P 及 WP 处理细根总生物量相较于 CT 均显著降低, P 及 WP 处理的细根总生物量及 0~10 cm 土层细根生物量均显著低于 W 处理, 一定程度上表明降水减少对杉木幼树细根生物量积累的影响更为显著; W、P 和 WP 处理的 0~1 mm 细根 SRL 均显著增加, 而 0~1 和 1~2 mm 细根 SRA 均无显著变化, 表明夏季在高温和干旱的环境胁迫下, 调整表层细根形态特征可能不是杉木幼树的主要应对策略; W 处理细根 N、C/N 和  $\delta^{15}\text{N}$  无显著变化, P 处理对细根 N 和 C/N 均有显著变化, WP 处理细根 N、C/N 和  $\delta^{15}\text{N}$  显著变化, 表明土壤水分条件可能是影响杉木幼树表层(0~10 cm)细根化学元素分配的主要因素。因此, 未来在全球变暖和降水减少的双重环境胁迫下, 调整表层细根形态特征可能不是杉木幼树的主要应对策略, 而相较于温度升高, 降水减少可能是影响杉木幼树细根生物量及表层化学元素分配的主要环境因子。本文研究了亚热带杉木幼树夏季在增温及隔离降水的条件下细根生物量、形态及化学元素特征及其响应策略, 为促进我国亚热带地区杉木人工林的保护、恢复及经营的可持续发展提供了一定的基础研究数据。

### 参考文献

- [1] MELILLO J M, STEUDLER P A, ABER J D, et al. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system [J]. *Science*, 2002, 298 (5601): 2173–2176. doi: 10.1126/science.1074153.
- [2] ARONSON E L, MCNULTY S G. Appropriate experimental ecosystem warming methods by ecosystem, objective, and practicality [J]. *Agric For Meteorol*, 2009, 149(11): 1791–1799. doi: 10.1016/j.agrformet.2009.06.007.
- [3] BAI W M, WAN S Q, NIU S L, et al. Increased temperature and precipitation interact to affect root production, mortality, and turnover in a temperate steppe: Implications for ecosystem C cycling [J]. *Glob Chang Biol*, 2010, 16(4): 1306–1316. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02019.x.
- [4] 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 [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2013: 95–123.
- [5] DAI A G. Increasing drought under global warming in observations and models [J]. *Nat Clim Change*, 2013, 3(1): 52–58. doi: 10.1038/NCLIMATE1633.



- [6] CIAIS P, REICHSTEIN M, VIOVY N, et al. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003 [J]. *Nature*, 2003, 437(7058): 529–533. doi: 10.1038/nature03972.
- [7] KURZ W A, DYMOND C C, STINSON G, et al. Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change [J]. *Nature*, 2008, 452(7190): 987–990. doi: 10.1038/nature06777.
- [8] MCCORMACK M L, DICKIE I A, EISSENSTAT D M, et al. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes [J]. *New Phytol*, 2015, 207(3): 505–518. doi: 10.1111/nph.13363.
- [9] PERSSON H Å, STADENBERG I. Spatial distribution of fine-roots in boreal forests in eastern Sweden [J]. *Plant Soil*, 2009, 318(1/2): 1–14. doi: 10.1007/s11104-008-9811-1.
- [10] YUAN Z Y, CHEN H Y H. Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, climate, fertility, and stand age: Literature review and meta-analyses [J]. *Crit Rev Plant Sci*, 2010, 29(4): 204–221. doi: 10.1080/07352689.2010.483579.
- [11] BRONSON D R, GOWER S T, TANNER M, et al. Response of soil surface CO<sub>2</sub> flux in a boreal forest to ecosystem warming [J]. *Glob Change Biol*, 2008, 14(4): 856–867. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01508.x.
- [12] YUAN Z Y, SHI X R, JIAO F, et al. Changes in fine root biomass of *Picea abies* forests: Predicting the potential impacts of climate change [J]. *J Plant Ecol*, 2017, 11(4): 595–603. doi: 10.1093/jpe/rtx032.
- [13] LEUSCHNER C, HERTEL D, SCHMID I, et al. Stand fine root biomass and fine root morphology in old-growth beech forests as a function of precipitation and soil fertility [J]. *Plant Soil*, 2004, 258(1): 43–56. doi: 10.1023/B:PLSO.0000016508.20173.80.
- [14] COOMES D A, GRUBB P J. Impacts of root competition in forests and woodlands: A theoretical framework and review of experiments [J]. *Ecol Monogr*, 2000, 70(2): 171–207. doi: 10.2307/2657174.
- [15] WANG J S, DEFRENNE C, MCCORMACK M L, et al. Fine-root functional trait responses to experimental warming: A global meta-analysis [J]. *New Phytol*, 2021, 230(5): 1856–1867. doi: 10.1111/nph.17279.
- [16] BRUNNER I, HERZOG C, DAWES M A, et al. How tree roots respond to drought [J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 547. doi: 10.3389/fpls.2015.00547.
- [17] ZHOU Y M, TANG J W, MELILLO J M, et al. Root standing crop and chemistry after six years of soil warming in a temperate forest [J]. *Tree Physiol*, 2011, 31(7): 707–717. doi: 10.1093/treephys/tpr066.
- [18] HONG J T, WU J B, WANG X D. Effects of global climate change on the C, N, and P stoichiometry of terrestrial plants [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2013, 24(9): 2658–2665. doi: 10.13287/j.1001-9332.2013.0517.
- 洪江涛, 吴建波, 王小丹. 全球气候变化对陆地植物碳氮磷生态学计量学特征的影响 [J]. *应用生态学报*, 2013, 24(9): 2658–2665. doi: 10.13287/j.1001-9332.2013.0517.
- [19] CLEVELAND C C, WIEDER W R, REED S C, et al. Experimental drought in a tropical rain forest increases soil carbon dioxide losses to the atmosphere [J]. *Ecology*, 2010, 91(8): 2313–2323. doi: 10.1890/09-1582.1.
- [20] CHEN G S, YANG Z J, GAO R, et al. Carbon storage in a chronosequence of Chinese fir plantations in southern China [J]. *For Ecol Manage*, 2013, 300: 68–76. doi: 10.1016/j.foreco.2012.07.046.
- [21] OELBERMANN K, SCHEU S. Stable isotope enrichment ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) in a generalist predator (*Pardosa lugubris*, Araneae: Lycosidae): Effects of prey quality [J]. *Oecologia*, 2002, 130(3): 337–344. doi: 10.1007/s004420100813.
- [22] LYONS E M, POTE J, DACOSTA M, et al. Whole-plant carbon relations and root respiration associated with root tolerance to high soil temperature for *Agrostis* grasses [J]. *Environ Exp Bot*, 2007, 59(3): 307–313. doi: 10.1016/j.envexpbot.2006.04.002.
- [23] FENG J X, XIONG D C, SHI S Z, et al. Effects of soil warming on the ecophysiological properties of the fine roots of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) seedlings [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, 37(1): 35–43. doi: 10.5846/stxb201603260543.
- 冯建新, 熊德成, 史顺增, 等. 土壤增温对杉木幼苗细根生理生态学性质的影响 [J]. *生态学报*, 2017, 37(1): 35–43. doi: 10.5846/stxb201603260543.
- [24] WAN S Q, NORBY R J, PREGITZER K S, et al. CO<sub>2</sub> enrichment and warming of the atmosphere enhance both productivity and mortality of maple tree fine roots [J]. *New Phytol*, 2004, 162(2): 437–446. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01034.x.
- [25] XIONG D C, YANG Z J, CHENG G S, et al. Interactive effects of warming and nitrogen addition on fine root dynamics of a young subtropical plantation [J]. *Soil Biol Biochem*, 2018, 123: 180–189. doi: 10.1016/j.soilbio.2018.05.009.
- [26] TAN N D, LI X, WU T, et al. Effects of warming on biomass allocation patterns and nutrient accumulations of four dominant tree species in mixed forest of Dinghushan, China [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2021, 29(4): 389–400. doi: 10.11926/jtsb.4325.
- 谭纳丹, 李旭, 吴婷, 等. 增温对鼎湖山混交林中4种优势树种生物量分配和养分积累的影响 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2021, 29(4): 389–400. doi: 10.11926/jtsb.4325.
- [27] MELILLO J M, BUTLER S, JOHNSON J, et al. Soil warming,

- carbon-nitrogen interactions, and forest carbon budgets [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(23): 9508–9512. doi: 10.1073/pnas.1018189108.
- [28] SHI Y G, XIONG D C, YE W M, et al. Effects of soil and air warming on fine root biomass and leaf traits of Chinese fir saplings [J]. *Chin J Ecol*, 2021, 40(7): 1916–1923. doi: 10.13292/j.1000-4890.202107.014.
- 时应贵, 熊德成, 叶旺敏, 等. 土壤和大气增温对杉木幼树细根生物量和叶片性状的影响 [J]. *生态学杂志*, 2021, 40(7): 1916–1923. doi: 10.13292/j.1000-4890.202107.014.
- [29] JARVI M P, BURTON A J. Root respiration and biomass responses to experimental soil warming vary with root diameter and soil depth [J]. *Plant Soil*, 2020, 451(1/2): 435–446. doi: 10.1007/s11104-020-04540-1.
- [30] FENG J X, XIONG D C, DENG F, et al. Effects of soil warming and precipitation exclusion and their interaction on fine roots production of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) seedlings [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, 37(4): 1119–1127. doi: 10.5846/stxb201606211207.
- 冯建新, 熊德成, 邓飞, 等. 土壤增温、隔离降水及其交互作用对杉木幼苗细根生产的影响 [J]. *生态学报*, 2017, 37(4): 1119–1127. doi: 10.5846/stxb201606211207.
- [31] SHI S Z, XIONG D C, DENG F, et al. Interactive effects of soil warming and nitrogen addition on fine root production of Chinese fir seedling [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2017, 41(2): 186–195. doi: 10.17521/cjpe.2016.0274.
- 史顺增, 熊德成, 邓飞, 等. 土壤增温、氮添加及其交互作用对杉木幼苗细根生产的影响 [J]. *植物生态学报*, 2017, 41(2): 186–195. doi: 10.17521/cjpe.2016.0274.
- [32] KNUTZEN F, MEIER I C, LEUSCHNER C. Does reduced precipitation trigger physiological and morphological drought adaptations in European beech (*Fagus sylvatica* L.)? Comparing provenances across a precipitation gradient [J]. *Tree Physiol*, 2015, 35(9): 949–963. doi: 10.1093/treephys/tpv057.
- [33] JIA S X, WANG Z Q, LI X P, et al. Effect of nitrogen fertilizer, root branch order and temperature on respiration and tissue N concentration of fine roots in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* [J]. *Tree Physiol*, 2011, 31(7): 718–726. doi: 10.1093/treephys/tpr057.
- [34] METCALFE D B, MEIR P, ARAGÃO L E O C, et al. The effects of water availability on root growth and morphology in an Amazon rainforest [J]. *Plant Soil*, 2008, 311(1/2): 189–199. doi: 10.1007/s11104-008-9670-9.
- [35] BEYER F, HERTEL D, LEUSCHNER C. Fine root morphological and functional traits in *Fagus sylvatica* and *Fraxinus excelsior* saplings as dependent on species, root order and competition [J]. *Plant Soil*, 2013, 373(1/2): 143–156. doi: 10.1007/s11104-013-1752-7.
- [36] ZHONG B Y, XIONG D C, SHI S Z, et al. Effects of precipitation exclusion on fine-root biomass and functional traits of *Cunninghamia lanceolata* seedlings [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2016, 27(9): 2807–2814. doi: 10.13287/j.1001-9332.201609.023.
- 钟波元, 熊德成, 史顺增, 等. 隔离降水对杉木幼苗细根生物量和功能特征的影响 [J]. *应用生态学报*, 2016, 27(9): 2807–2814. doi: 10.13287/j.1001-9332.201609.023.
- [37] POORTER H, RYSER P. The limits to leaf and root plasticity: What is so special about specific root length? [J]. *New Phytol*, 2015, 206(4): 1188–1190. doi: 10.1111/nph.13438.
- [38] SARDANS J, RIVAS-UBACH A, PEÑUELAS J. The elemental stoichiometry of aquatic and terrestrial ecosystems and its relationships with organismic lifestyle and ecosystem structure and function: A review and perspectives [J]. *Biogeochemistry*, 2012, 111(1/2/3): 1–39. doi: 10.1007/s10533-011-9640-9.
- [39] BASSIRIRAD H. Kinetics of nutrient uptake by roots: Responses to global change [J]. *New Phytol*, 2000, 147(1): 155–169. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00682.x.
- [40] ACOSTA-MARTÍNEZ V, COTTON J, GARDNER T, et al. Predominant bacterial and fungal assemblages in agricultural soils during a record drought/heat wave and linkages to enzyme activities of biogeochemical cycling [J]. *Appl Soil Ecol*, 2014, 84: 69–82. doi: 10.1016/j.apsoil.2014.06.005.
- [41] SARDANS J, RIVAS-UBACH A, PEÑUELAS J. The C : N : P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: A review and perspectives [J]. *Persp Plant Ecol Evol Syst*, 2012, 14(1): 33–47. doi: 10.1016/j.ppees.2011.08.002.
- [42] HANDLEY L L, RAVEN J A. The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology [J]. *Plant Cell Environ*, 1992, 15(9): 965–985. doi: 10.1111/j.1365-3040.1992.tb01650.x.
- [43] WATMOUGH S A. An assessment of the relationship between potential chemical indices of nitrogen saturation and nitrogen deposition in hardwood forests in southern Ontario [J]. *Environ Monit Assess*, 2010, 164(1/2/3/4): 9–20. doi: 10.1007/s10661-009-0870-4.