



氮沉降对半附生和地生榕属植物种子萌发和幼苗生长的影响

黄蓉, 方创伟, 陈华阳, Uromi Manage Goodale, 朱师丹

引用本文:

黄蓉, 方创伟, 陈华阳, 等. 氮沉降对半附生和地生榕属植物种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2026, 34(1): 1-10.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4980>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

PEG-6000模拟干旱胁迫对黄秋葵种子萌发和幼苗生理特性的影响

Effect of Drought Stress with PEG-6000 on Seed Germination and Physiological Properties in *Abelmoschus esculentus*

热带亚热带植物学报. 2018, 26(6): 611-616 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3907>

印度梨形孢对铁皮石斛种子萌发和原球茎生长的影响

Effects of *Piriformospora indica* on Seed Germination and Protocorm Growth of *Dendrobium officinale*

热带亚热带植物学报. 2021, 29(1): 59-66 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4231>

短期极端高温对鸡冠花种子活力及早期幼苗生理特性的影响

Effect of Short-term Extreme High Temperature on Seed Vigor of *Celosia cristata* and Physiological Characteristics of Early Seedlings

热带亚热带植物学报. 2017, 25(2): 141-148 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3663>

NaCl胁迫对秋茄幼苗根系抗氧化系统的影响

Effect of NaCl Stress on Antioxidant System in *Kandelia candel* Roots

热带亚热带植物学报. 2018, 26(3): 241-248 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3807>

不同光环境对海南龙血树幼苗表型可塑性及生存策略的影响

Effects of Light Intensity on Phenotypic Plasticity and Survival Strategy of *Dracaena cambodiana* Seedlings

热带亚热带植物学报. 2018, 26(2): 150-156 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3782>

向下翻页, 浏览PDF全文

氮沉降对半附生和地生榕属植物种子萌发和幼苗生长的影响

黄蓉¹, 方创伟², 陈华阳³, UROMI Manage Goodale⁴, 朱师丹^{1*}

(1. 广西大学林学院, 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 南宁 530004; 2. 澳大利亚西澳大学生命科学学院, 珀斯, 西澳 6009, 澳大利亚; 3. 中国科学院植物研究所, 植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; 4. 西安交通利物浦大学理学院健康与环境科学系, 江苏 苏州 215000)

摘要: 为了解大气氮沉降对榕属(*Ficus*)植物种子萌发和幼苗生长的影响, 分析了不同氮浓度处理(0、5、30、60、90、120 mmol/L)下 4 种半附生和 4 种地生榕属植物的早期更新过程和生长情况。结果表明, 在低氮(5 mmol/L)浓度下, 与对照相比, 8 种榕树种子的萌发率、出苗率、存活率以及萌发与出苗速度无显著差异, 但根系复杂度、主根长、芽长和生物量均显著增加($P<0.05$)。当氮浓度超过 5 mmol/L 时, 所有种的种子出苗和存活率、根系和芽的生长以及生物量均显著下降。在不同氮处理下, 半附生榕树的存活率和生长能力均显著高于地生榕树($P<0.05$)。当氮浓度为 30 mmol/L 时, 地生榕树的存活率、根长、根系复杂度、幼苗活力指数和生物量分别降低了 43.8%、85.6%、82.3%、57.4%和 57.1%。在最高氮处理下(120 mmol/L), 以上指标均降低了 87%以上, 半附生榕树的对应指标分别降低 44.9%、90.4%、58.1%、60.2%、56.3%。这表明在大气氮沉降增加的背景下, 半附生榕树具有更强的耐受性和竞争力。

关键词: 榕属; 氮沉降; 种子萌发; 幼苗生长; 生物量

doi: 10.11926/jtsb.4980

CSTR: 32235.14:jtsb.4980

Effect of Nitrogen Deposition on Seed Germination and Seedling Growth in Hemiepiphytic and Terrestrial *Ficus* Species

HUANG Rong¹, FANG Chuangwei², CHEN Huayang³, UROMI Manage Goodale⁴, ZHU Shidan^{1*}

(1. State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China; 2. School of Biological Sciences, University of Western Australia, Crawley (Perth), WA 6009, Australia; 3. State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 4. Department of Health and Environmental Science, School of Science, Xian Jiaotong Liverpool University, Suzhou 215000, Jiangsu, China)

Abstract: To understand the effect of atmospheric nitrogen deposition on seed germination and seedling growth of *Ficus*, the early regeneration process and growth conditions of four epiphytic and four terrestrial *Ficus* species treated with different nitrogen concentration (0, 5, 30, 60, 90, and 120 mmol/L) were analyzed. The results showed that at a low nitrogen concentration (5 mmol/L), compared with the control, there were no significant differences in the germination rate, emergence rate, survival rate, and germination and emergence speed of eight *Ficus* species seeds. However, the root complexity, main root length, bud length, and biomass all significantly increased ($P<0.05$). When the nitrogen concentration exceeded 5 mmol/L, the emergence and survival rates of seeds, the growth of roots and buds, and the biomass of all species significantly decreased. Under different

收稿日期: 2024-10-22 接受日期: 2024-12-02

基金项目: 国家自然科学基金项目(31660125)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31660125).

作者简介: 黄蓉(1997 年生), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: 2511230206@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhushidan@gxu.edu.cn

nitrogen treatments, the survival rate and growth ability of epiphytic *Ficus* species were significantly higher than those of terrestrial *Ficus* species ($P < 0.05$). When the nitrogen concentration was 30 mmol/L, the survival rate, root length, root complexity, seedling vigor index, and biomass of terrestrial *Ficus* species decreased by 43.8%, 85.6%, 82.3%, 57.4%, and 57.1%, respectively. Under the highest nitrogen treatment (120 mmol/L), all these indicators decreased by more than 87%, and the corresponding indicators of epiphytic *Ficus* species decreased by 44.9%, 90.4%, 58.1%, 60.2%, and 56.3%, respectively. Therefore, these indicate that in the context of increasing atmospheric nitrogen deposition, epiphytic *Ficus* species have stronger tolerance and competitiveness.

Key words: *Ficus*; Nitrogen deposition; Germination; Seedling growth; Biomass

种子萌发是植物生长和发育的首个关键阶段, 不仅决定了幼苗生长开始的时间和地点, 还能通过发芽率和速度影响植物的生长发育和繁殖成功率^[1-4]。此外, 幼苗出苗率也会影响植物建立成功和随后的适应性。即便从种子发芽到幼苗出苗时间的短暂变化, 也会导致最终生物量和繁殖成功率的显著差异^[5]。在资源有限或受胁迫的环境中, 快速和高比率的发芽使植物获得竞争优势; 发芽的延迟则可能削弱其竞争力和适应能力, 进而会影响物种建立以及种群动态^[6-8]。在森林的自然更新过程和群落演替中, 早期更新阶段(从种子萌发到幼苗成功建立)是一个至关重要且对环境变化最为敏感的时期^[9], 幼苗的成功存活并定居是森林生态系统稳定性的基础^[10]。

大气中的氮沉降增加了陆地生态系统中土壤氮的供应量, 例如在中国亚热带森林中, 大气中的氮沉降量每年增加约 30~50 kg/hm², 进而影响陆地养分循环和其他生态过程^[11-13]。氮是植物早期更新阶段所必需的重要营养素, 在参与植物种子萌发和幼苗生长代谢过程中具有重要作用^[14]。前期研究表明氮沉降能在一定程度上有助于种子萌发和幼苗早期发育阶段, 且能通过促进根的延伸和扩展, 提高生物量积累促进植物生长, 但超过耐受阈值则可能导致种子延迟萌发, 降低发芽率和幼苗存活率^[3-4]。但不同植物对氮沉降的影响各异, 如氮添加抑制温带草原的优势种及其它多种植物种子萌发和幼苗生长, 导致物种丰富度下降^[15]。在未排水的土壤中, 氮添加显著降低了固氮物种的种子萌发比例; 而在自由排水的土壤中, 氮添加仅延迟了种子萌发^[16]。此外, 氮沉降的加剧降低了木荷(*Schima superba*)的根重比, 但增加了其总生物量和叶重比^[17]。同时, 氮沉降还提高了黄心树(*Machilus gamblei*)和多果新木姜子(*Neolitsea polycarpa*)幼苗叶片中的氮含量、比叶面积以及光合性能^[18]。随着

大气中氮沉降量增加, 植物更新受到了影响, 并对群落和生态系统产生了连锁效应^[16]。目前多数研究主要集中在氮沉降对成熟个体或物种多样性的影响机制方面, 对植物早期更新如何响应氮沉降的相关研究较少。

榕属(*Ficus*)植物种类丰富, 全球约有 800 种, 我国榕属植物有 99 种, 主要分布在西南和华南地区, 是热带亚热带森林的关键性物种^[19-20]。相较于其他植物, 榕属植物种子小, 繁殖能力强, 且榕属植物的根系十分发达, 具有气生根, 能有效利用空气的氮源^[21]。此外, 榕属植物在生长早期有半附生和地生 2 种不同的生长型, 半附生榕属植物作为附生植物生长在寄主上, 随后长出根与地面连接, 成为地生树种; 而地生榕属植物的生命周期始于扎根于陆地^[22-23]。在我国热带亚热带区域氮沉降水平持续增加背景下, 榕属植物(尤其早期更新阶段)如何响应氮素供应量增加值得关注。相比地生榕属植物, 半附生榕属植物早期更新阶段是营养受限的, 因为半附生榕属种子最初在树冠上萌发生长, 需依靠寄主树提供的微生境中的营养和水分条件, 且在附生阶段需合理利用氮资源^[24]。随着氮沉降的加剧, 落在宿主树上的微生境中半附生榕树种子获得的生长基质受限, 还可能加剧与宿主植物的竞争关系, 并受到宿主植物资源的限制。研究表明, 半附生榕树以杀死宿主树来减少磷营养竞争^[23]。因此, 半附生榕属对氮沉降的响应机制可能与其他植物有所不同。然而, 目前尚未有比较氮添加对 2 种不同生长型榕属植物早期更新阶段影响的差异性研究。

为初步阐明大气氮沉降背景下热带亚热带植物的早期更新过程中的适应机制, 以及榕属植物的多样性保护和生态恢复提供理论支持。本研究旨在通过分析 4 种半附生和 4 种地生榕属植物在不同氮浓度处理下发芽率、出苗率、累积存活率、萌发和出苗速度以及幼苗生长的影响。检验以下科学假

设: (1) 与地生榕树相比, 半附生榕树将具有更大的恢复力, 在较高的氮浓度下种子萌发、出苗和成活率更高, 萌发和出苗时间更长。(2) 半附生榕树早期生长发育对氮沉降的适应能力更强。

1 材料和方法

1.1 材料

在 2020 年至 2021 年期间, 分别从云南和广西采集了 8 种榕属植物的种子, 包括 4 种半附生榕属植物: 垂叶榕(*Ficus benjamina*)、小叶榕(*F. concinna*)、大榕树(*F. microcarpa*)、菩提树(*F. religiosa*) 和 4 种地生榕属植物: 大果榕(*F. auriculata*)、对叶榕(*F. hispida*)、苹果榕(*F. oligodon*)、聚果榕(*F. racemosa*)。种子经过初步处理后, 运送至广西大学实验室并储存在 10 °C 冰箱中待用。

1.2 种子消毒和活力测试

为了测试储存后的活力, 首先选取大小一致、健康饱满的种子, 置于底部配备 45 μm 网眼塞子的离心管中。其次, 使用 10 mL 注射器向离心管中注入 1% 的次氯酸钠溶液持续搅拌 3 min 以完成消毒处理。接着, 使用无菌水对种子冲洗 3 次。然后, 将种子播种在琼脂培养基上, 该培养基由 18 g 的琼脂 (Solarbio 科学技术有限公司, 北京) 溶解于 1 L 水中制备。最后, 置于光照/黑暗周期 12 h/12 h, 昼夜恒温 30 °C, 相对湿度为 80% 的低温光照培养箱 (DGXM-1008H, 宁波科技园区新江南仪器有限公司) 中进行培养^[25], 培养时间为 20 d。活力大于 98% 的种子批次将用于后续实验。

1.3 实验设计

基于亚热带森林的氮沉降量以及近期相关研究工作综合考虑^[26-28], 设置了 6 个氮处理水平, 分别为 0 (CK)、5 (N5)、30 (N30)、60 (N60)、90 (N90)、120 (N120) mmol/L, 每个处理设 5 个重复。将 18 g 琼脂粉溶解于 1 L 无菌水中, 并在 121 °C 下高压灭菌 30 min, 灭菌后稍微冷却。按照实验设计添加相应量的氮素 (硝酸铵 NH_4NO_3), 同时加入 0.75 mL 的植物抑菌剂 (植物细胞技术公司), 以防止细菌和真菌生长^[29]。将充分混匀的培养基倒入培养皿中, 每个培养皿约含 50% 的营养琼脂, 待其冷却凝固后, 在无菌条件下使用镊子将 20 粒种子均匀摆放在规格为 10 cm $\times$ 10 cm 的正方形塑料培养皿中。最后用封口膜将培养皿封口, 置于光照培养箱中培养, 培

养条件同前述。所有实验步骤均在经过紫外线灭菌和消毒 20 min 的超净工作台上进行。

1.4 方法

种子萌发的胚根长度至少达到 1 mm 长时, 视为发芽。发芽的种子出现下胚轴生长并随后长出 2 片子叶时, 即为出苗。如果子叶变绿, 且在 60 d 的实验期内没有枯萎或死亡, 则确认幼苗存活。如果幼苗出现枯萎腐烂、变灰或变黑的迹象, 并且在 7 d 内没有任何生长或变绿的幼苗, 则视为死亡。此外, 在实验结束后, 若种子连续 7 d 内未观察到任何生长迹象或发芽行为的变化, 但种子结实、具有白色的胚胎、种皮保持棕色并且表面光亮, 则判定该种子为存活种子。相反, 若种子未能萌发且出现腐败迹象, 或者种子干燥, 种皮变为黑色或灰色, 且在施加压力时内部物质发生溶解, 则判定为未成活种子。8 种榕属物种的种子发芽、出苗、存活观察和记录为每 2 d 评估 1 次, 直到 60 d 实验结束后, 通过二元响应变量 (1=达到或通过生命阶段, 0=未达到或未通过生命阶段) 计算每个更新阶段的响应概率。通过评估种子萌发、出苗、幼苗存活来计算响应概率和响应时间。以下所有计算均以完成实验后最终精确计数的存活种子为依据。

响应概率和响应时间 种子萌发率 (P_G) 为将成功达到或通过种子萌发的种子数与播种总种子数之比。出苗率 (P_E) 为出苗数与播种总数之比。同样, 累积存活率 (P_{CSS}) 为成活幼苗数与播种总种子数之比^[30]; 种子萌发率达到 50% 所需的时间 (GT_{50}); 出苗率达到 50% 所需的时间 (ET_{50})^[30]; 达到萌发高峰时间 (GT_P) 即实验开始后达到最高发芽率的时间^[30]; 当发芽率低于 50% 或出苗率低于 50% 时, 将 GT_{50} 和 ET_{50} 值替换为试验持续时间最长的 60 d。

幼苗生长指标测定 在 60 d 实验期结束时, 立即使用高清摄像机获取培养皿中幼苗生长的图像, 从每个培养皿中每个处理随机抽取 3 株幼苗, 使用 Image J 软件测量其主根长 (RL) 和芽长 (SL), 并纪录根的数量。根系复杂性指数 (RCI) 则根据是否存在主根和根毛 (有=1, 无=0), 以及次级根、三级根和不定根的数量累加计算得出。RCI 值越高, 表示根系越复杂。根冠长度比 (RS_{ratio}) 计算为主根长和芽长之比。植物生物量 (BM) 则通过采集每个培养皿中所有存活幼苗, 将其放入烘箱 (DHG 型, 绍兴苏伯仪器有限公司) 中, 在 65 °C 下干燥 48 h, 称量其干重, 最后计算每株幼苗的植物生物量。幼苗活力指

数=发芽率×幼苗长度(根+芽)的平均值^[31]。

1.5 数据处理

采用 Microsoft Excel 2010 软件进行数据初步整理生成表格。使用 R 软件(v 4.2.3)中 *glmmTMB* 和 *lme4* 包进行统计分析, 以及 *ggplot2* 包生成图表^[32-34]。在广义线性混合模型中, 将氮处理和生长型作为分类固定效应, 物种作为随机因子, 假设二项分布和对数链接函数, 以评估它们对 P_G 、 P_E 和 P_{CSS} 的影响。另外, 采用线性混合模型评估相同固定因子对 GT_{50} 、 ET_{50} 、 GT_P 、 SL 、 RCI 、 SVI (均进行对数转换)、 RS_{ratio} 、 BM (均进行平方根转换)和 RL 的影响, 假设数据服从正态分布, 完整模型为: $Y \sim \beta_0 + \beta_1 GCi + \beta_2 GF + \beta_3 GCiGF + \varepsilon_{sp} + \varepsilon_{residual}$, 其中, Y 分别为响应概率(P_G 、 P_E 、 P_{CSS})、响应时间(GT_{50} 、 ET_{50} 、 GT_P)和生长指标(RL 、 SL 、 RS_{ratio} 、 RCI 、 BM 、 SVI), Gci 为氮处理; GF 为生长型; $GciGF$ 为氮处理与生长型的交互作用; ε_{sp} 为物种随机效应; $\varepsilon_{residual}$ 为残差误差。由于全局模型都是简单模型, 不受多个变量对响应变量影响的约束, 因此, 保留全局模型作为分析实验中的所有响应变量的最终模型。此外, 通过 Akaike 信息准则(ΔAIC)值在二项模型、观测水平随机效应模型和 Beta-二项模型中选择最合适的模型, 结果显示 Beta-二项模型最能解释过度分散导致的数据变化^[35]。同时, 使用方差膨胀因子(<2)评估模型预测变量之间的共线性, 并通过边际和条件 R^2 值评估模型与完整数据集的拟合程度^[30]。最后, 获得固定效应双向方差分析的卡方值和 P 值。比较不同氮处理和生长型的差异通过 *emmeans*

函数计算模型拟合后的估计边际均值, 并使用 Tukey 方法进行事后多重比较, 显著性水平为 $\alpha=0.05$ 。

2 结果和分析

2.1 对种子萌发的影响

双因素方差分析表明, 生长型影响累积存活率(P_{CSS}), 氮处理影响种子发芽率(P_G)、出苗率(P_E)和累积存活率(P_{CSS}), 两者的交互作用影响 P_G 、 P_E 和 P_{CSS} ($P<0.01$, 表 1)。半附生榕树平均 P_G 、 P_E 、 P_{CSS} 表现均优于地生榕树。然而, 半附生榕树的 P_G 对氮处理更敏感, 而在 P_E 和 P_{CSS} 的反应上不如地生榕树敏感(图 1)。与对照相比, 半附生榕树的 P_G 在 N60、N90、N120 处理下分别显著降低了 16.9%、12.8%、12.2%, 但这 3 种处理之间的差异不显著。相对而言, 地生榕树在所有处理中的表现一致。与对照相比, 2 种生长型的 P_E 和 P_{CSS} 在 N5 处理下均无显著差异, 但高过 N5 则显著降低。其中, 半附生榕树的 P_E 在 N30、N60、N90、N120 处理下分别降低了 9.4%、33.6%、30%、31.5%。地生榕树的 P_E 则相对应的分别降低了 13.2%、36.2%、39.8%、55.1%。在 N90 和 N120 处理下, 半附生榕树的 P_{CSS} 显著高于地生榕树。与对照相比, 半附生榕树的 P_{CSS} 在 N5、N30、N60、N90、N120 处理分别下降了 7.7%、30.5%、39.7%、48.6%、44.9%。地生榕树的 P_{CSS} 相对应的分别降低了 1.9%、48.4%、71.1%、71.8%和 91.5%。

氮处理显著影响达到 50%发芽率时间(GT_{50})、达到萌发高峰时间(GT_P)和达到 50%出苗率时间(ET_{50})。

表 1 氮处理和生长型对榕属种子萌发和幼苗早期生长响应的方差分析

Table 1 Variance analysis (ANOVA) of seed germination and early seedling growth response in *Ficus* to nitrogen treatments and growth forms

指标 Indicator	生长型 Growth form (GF)	处理 Treatment (TR)	GF×TR
萌发率 Seed germination rate (P_G ; %)	0.31	25.07**	24.17**
出苗率 Seedling emergence rate(P_E ; %)	0.19	216.23**	20.73**
累积存活率 Cumulative survival (P_{CSS} ; %)	3.85*	285.43**	37.34**
达到 50%萌发率时间 Time to 50% germination rate (GT_{50} ; d)	2.21	99.70**	24.45**
达到 50%出苗率时间 Time to 50% seedling emergence rate (ET_{50} ; d)	0.07	354.69**	12.40*
达到萌发高峰时间 Time to germination peak (GT_P ; d)	2.46	13.21*	13.77*
主根长 Root length (RL ; mm)	22.23**	754.86**	140.01**
芽长 Shoot length (SL ; mm)	50.80**	116.59**	2.97
根冠长度比 Ratio of root to shoot length (RS_{ratio})	9.82**	1085.19**	26.74**
根系复杂性指数 Root complexity index (RCI)	188.06**	607.83**	48.18**
生物量 Biomass (BM ; mg)	135.10**	858.15**	26.14**
幼苗活力指数 Seedling vigor index (SVI)	105.52**	1478.20**	29.25**

部分数据进行了对数或平方根转换; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$ 。下同

Some data were log-transformed or square-root transformed; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$. The same below

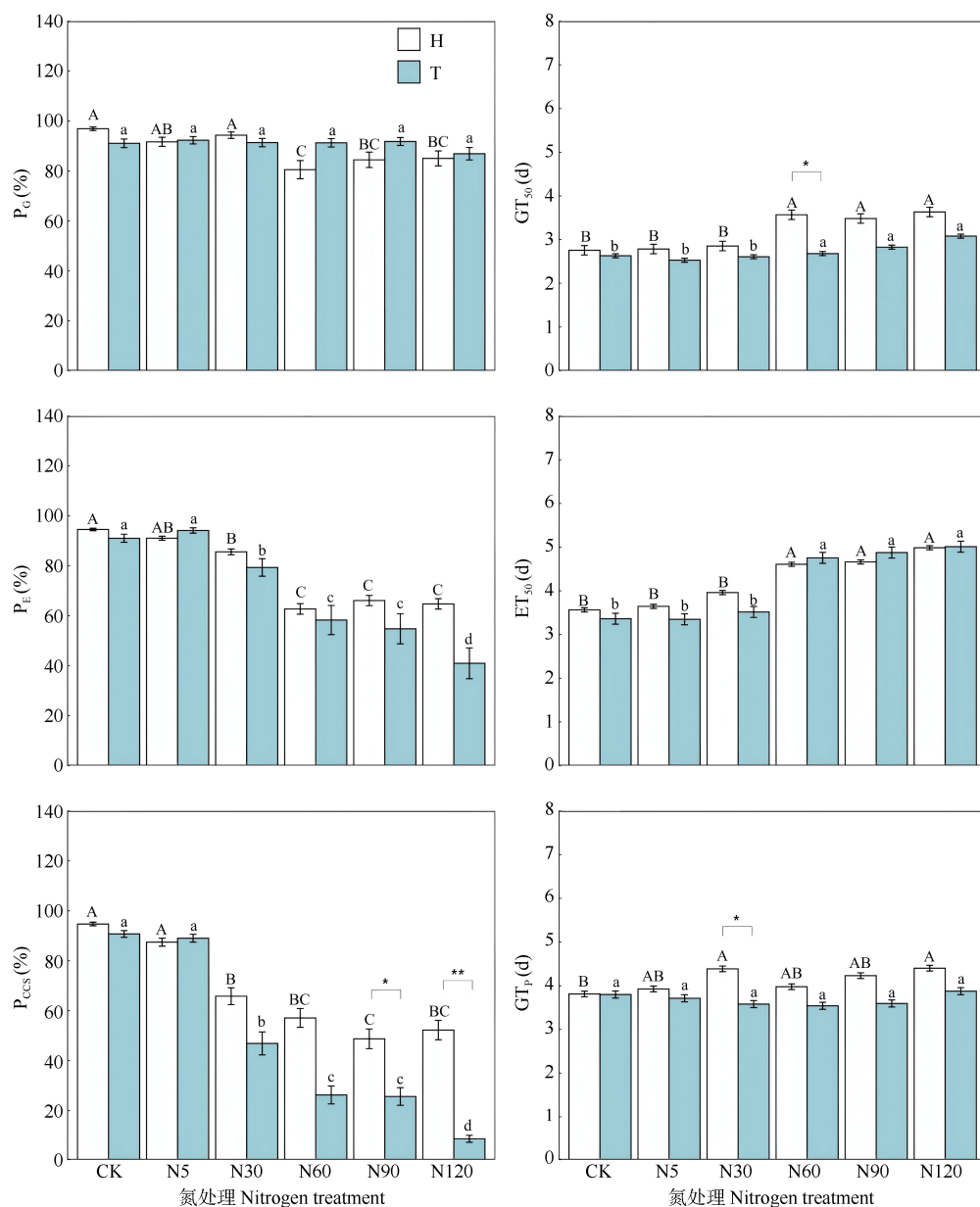


图 1 半榕属植物在氮处理下的种子萌发、出苗和存活率及响应时间。H: 半附生榕属植物; T: 地生榕属植物; P_G 、 P_E 、 P_{CSS} 、 GT_{50} 、 ET_{50} 和 GT_P 见表 1; CK、N5、N30、N60、N90 和 N120 分别表示氮处理浓度为 0、5、30、60、90、120 mmol/L; 柱上不同大写和小写字母分别表示在不同处理间 H 和 T 差异显著 ($P < 0.05$)。下同

Fig. 1 Seed germination, seedling emergence and survival and response time of *Ficus* species with different nitrogen treatments. H: Hemipiphytic *Ficus* species; T: Terrestrial *Ficus* species; P_G , P_E , P_{CSS} , GT_{50} , ET_{50} , GT_P see Table 1. CK, N5, N30, N60, N90 and N120 represent nitrogen treatment concentration of 0, 5, 30, 60, 90 and 120 mmol/L, respectively. Different capital and small letters upon column indicate significant differences among different treatments for H and T at 0.05 level, respectively. The same below

此外, 生长型和氮处理的交互作用也对 GT_{50} 、 GT_P 、 ET_{50} 有影响(均 $P < 0.05$)。半附生榕树的平均 GT_{50} 、 GT_P 和 ET_{50} 比地生榕树更高。其中, 在 N60 和 N30 处理下, 半附生榕树 GT_{50} 和 GT_P 分别比地生榕树显著高出 32.8% 和 22.3%。与对照相比, 2 种生长型榕属植物在较高的氮(N60、N90、N120)处理下, 其

GT_{50} 和 ET_{50} 均显著延迟。半附生榕树 GT_P 在 N30 和 N120 处理下比对照显著提高了 15%、15.5%, 但不同氮处理之间差异不显著。地生榕树的 GT_P 在各处理下与对照无显著差异(图 1)。

2.2 对幼苗生长的影响

双因素方差分析表明, 生长型和氮处理均影响

主根长(RL)、根冠长度比(RS_{ratio})、根系复杂性指数(RCI)、生物量(BM)和幼苗活力指数(SVI), 且两者存在交互作用($P<0.01$, 表 1)。半附生榕树幼苗的早期生长表现均优于地生榕树(图 2)。与对照相比, 半附生榕树在 N5 处理下的主根长显著增加了 29%, 而地生榕树无显著变化; 地生榕树在 N5 处理下的 RCI 和 BM 分别显著增加了 23.2%、20.2%, 而半附生榕树的相应指标无显著变化。当氮浓度超过 N5 时, 半附生和地生榕树的 RL、RS_{ratio}、RCI、BM 和 SVI 均呈现逐渐降低的趋势。相较于对照差异显著, 半附生榕树的 RL、RS_{ratio}、RCI、BM 和 SVI 在 N60 处

理下分别显著降低了 81.5%、54.6%、37.5%、39.1%、47.6%, 地生榕树分别降低了 93.4%、73.8%、94.3%、78.6%、72%。半附生榕树的 RL、RS_{ratio}、RCI、BM 和 SVI 在最高氮(N120)处理下, 分别比对照显著降低了 90.4%、65.8%、58.1%、56.3%、60.2%; 地生榕树则分别降低了 96.2%、77.2%、89.9%、87.5%、89.4%。芽长(SL)受到氮处理和生长型的显著影响(均 $P<0.01$), 而其交互作用不显著。半附生榕树的平均芽长与地生榕树相比显著高 66.7%。与对照相比, 2 种生长型榕属植物在 N5 处理下显著促进芽长, 但高过 N5 处理均抑制芽长。

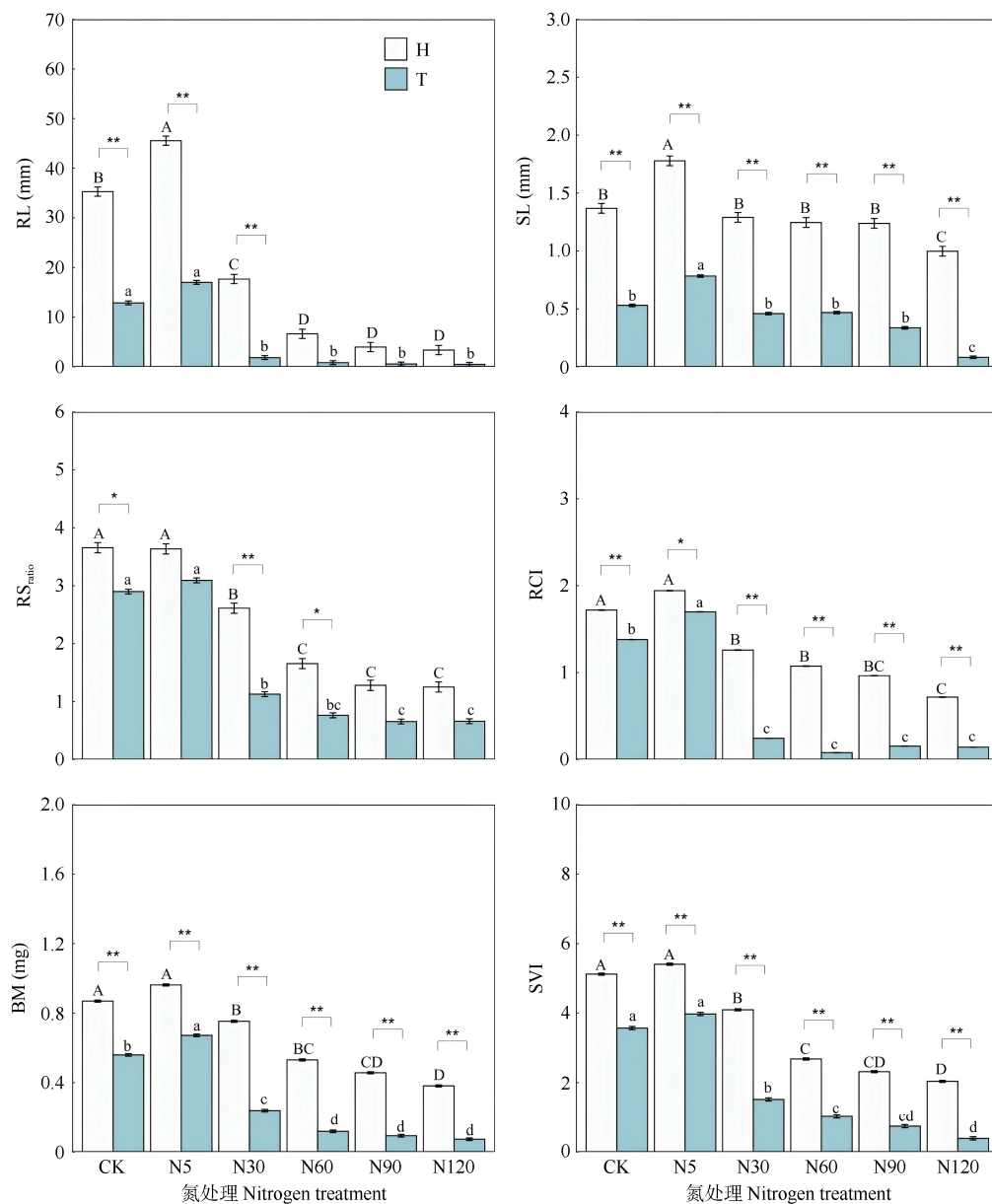


图 2 榕属植物幼苗在不同氮处理下早期生长的响应。RL、SL、RS_{ratio}、RCI、BM、SVI 见表 1。

Fig. 2 Early seedling growth responses to difference nitrogen treatments of *Ficus* species. RL, SL, RS_{ratio}, RCI, BM, SVI see Table 1.

3 讨论和结论

3.1 榕属植物早期更新阶段对氮添加的响应

在低氮(N5)浓度下对榕属植物种子的萌发、出苗和存活无显著影响,但较高氮浓度会显著抑制种子的萌发和出苗,延长发芽和出苗时间,从而对幼苗存活造成负面影响。这表明高氮添加或氮沉降对其早期更新阶段有较大的限制,最终可能会导致植株建立的成功率下降,并影响森林中植物多样性的恢复^[16,36-37]。这与先前报道的氮添加显著降低金合欢(*Vachellia farnesiana*)和雀麦(*Bromus japonicus*)种子发芽率的结论一致^[38-39],可能与吸水是种子萌发开始和完成的基本要求密切相关^[40],种子萌发所需的养分由子叶中贮藏的养分供给,而高氮浓度的增加易造成种子萌发时细胞内的渗透压失衡,种子失水,从而影响种子萌发以及后续的出苗和存活^[41]。然而,与其他研究发现低水平氮添加下促进半干旱草地物种的种子萌发,而高氮则无影响的结果不同^[28]。这可能是由于不同物种对氮添加的萌发和出苗反应存在差异^[42]。榕属植物种子启动萌发和出苗机制时对低氮浓度条件(N5)的感应不强,这可能与其内在激素平衡调节以及种子内储存的充足营养物质有关;母体在种子形成过程中也会投入大量养分以支持后代的繁衍^[43]。

值得注意的是,榕属植物生长发育阶段在氮添加下表现出较强的响应,低氮浓度(N5)促进了榕属植物幼苗早期根系和芽的伸长生长,提高生物量。然而,氮浓度超过 N5 处理时,其根系和芽的生长均受到抑制,导致生物量下降。这可能因为植物在低氮条件下会调整根系结构和功能,优化能量分配,刺激内源生长激素的合成,从而提高养分和水分吸收效率,促进了根系和芽的生长,并优化光合过程以增强碳水化合物积累。然而,过高的氮浓度会导致营养失衡和氧化应激,影响根系对其他营养元素的吸收,从而影响植物的整体生长^[44]。这与先前研究一致,即在低氮条件下,植物会促进拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)主根和侧根伸长,从而扩大土壤接触面积来高效获取养分^[45],而过量氮添加会抑制小麦(*Triticum aestivum*)、拟南芥和伊犁绢蒿(*Seriphidium transiliense*)的根系和地上部生长,从而影响幼苗生长发育^[46-48]。这表明在当前的氮沉降持续增加气候条件下,榕属植物根系发育可能受抑制,影响水分和养分的吸收,同时资源分配失衡,降低

其抗逆性和生态竞争力。

3.2 不同生长型榕属植物对氮添加的响应存在差异

与地生榕树相比,半附生榕树对不同氮添加处理的适应能力更强。不仅体现在早期更新过程中的耐受性上,还体现在对养分获取性状的投资上。具体表现在半附生榕树在较高氮添加处理下,萌发率显著降低且萌发时间更长,但其出苗和存活率较高,这一结果支持了假设 1。此外,半附生榕树表现出更加复杂的根系结构、更长的根长以及更高的生物量来增强对氮的吸收和利用能力,提高自身的生存率,从而在自然选择中获得一定的优势,这进一步验证假设 2。因为植物根系的生长复杂度与养分吸收密切相关,氮的利用效率提高则依赖于根系结构优化和生物量分配调节^[49]。对于地生榕树,较高的氮沉积对于其幼苗的存活和生长产生更大的竞争压力,原因可能是在其生态位中获得相对稳定和持续的养分资源,但对氮素的调节能力较弱,难以高效利用环境中的氮素,从而限制了其繁殖成功率^[50]。即使它们的种子能够较快地发芽并建立稳定的能量和营养供应体系,增强其生存和繁衍的潜力,以应对不稳定或竞争激烈的环境,但这种策略在氮素过剩的环境中反而可能成为其劣势,因为它们可能在持续利用资源和长期适应环境方面的能力有限。这反映了 2 种生长型榕树在不同环境条件下的生长策略优化。因此,它们可以在高风险和竞争激烈的亚热带生态系统中占据不同的栖息地^[51]。

前期研究表明,半附生榕树在面临水分、温度胁迫、海拔梯度和土壤可利用养分等环境条件下,具有更高的植株建立成功概率^[1,52,30]。半附生榕树在温度胁迫下,其萌发速度较慢^[30]。本研究也得到了类似的结果,并进一步补充了 Hao 等^[53]的研究,该研究指出半附生榕树相对于地生榕树在幼苗期展现出更为保守和生长速度更慢的特点,旨在快速获得更大的高度和生物量。此外,有研究还指出半附生榕树在树冠中发芽和生长^[54],处在资源相对稀缺的环境中,因而它会以最大限度地吸收养分来逃避多种压力^[55],使其在资源利用和竞争方面具有显著的优势^[56]。本研究也表明,半附生榕树在氮添加处理下成功建立的可能性更大,其能有效地利用冠层中有限的营养资源环境,这种适应性得到了实证支持。因此,这不仅展示了半附生榕树的适应优势,也为理解不同生长型的生态适应机制提供了重要依据。

综上,本研究揭示了大气氮沉降背景下半附生和地生榕树早期更新阶段和生长策略的适应性。在 N5 处理下有利于幼苗生长,但高过 N5 抑制萌发、出苗、幼苗存活和生长。本研究表明半附生榕树通过调整实现萌发时间、根系生长策略和植物生物量方面表现出更大的灵活性,从而减轻了竞争压力对其生长和繁殖的影响。这种灵活性提高了其在树冠早期更新中的成功率,有助于适应环境变化,是其在亚热带森林中得以成长并成功立足的关键因素。然而,仅通过室内环境培养获得的结果,对理解半附生和地生榕树之间差异的机制是有限的。因此,未来随着大气氮沉降的增加,还需研究半附生和地生榕树自然环境下的竞争动态变化,以全面了解半附生榕树和地生榕树种群更新扩繁的影响,提升森林适应力与物种保护之间的平衡。

参考文献

- [1] CASTILLO-DÍAZ D, CHEN H, HARRISON R D, et al. Seedling emergence and environmental filters determine *Ficus* recruitment in a subtropical landscape [J]. *For Ecol Manage*, 2021, 497(10): 119536. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119536.
- [2] GRUBB P J. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche [J]. *Biol Rev*, 1977, 52(1): 107–145. doi: 10.1111/j.1469-185x.1977.tb01347.x.
- [3] LARSON J E, FUNK J L. Regeneration: An overlooked aspect of trait-based plant community assembly models [J]. *J Ecol*, 2016, 104(5): 1284–1298. doi: 10.1111/1365-2745.12613.
- [4] BEVERIDGE F C, WILLIAMS A, CAVE R, et al. Environmental effects during early life-history stages and native legume species [J]. *Biol Artic*, 2024, 13(3): 148. doi: 10.3390/biology13030148.
- [5] META-ANALYSIS A P C. Early emergence enhances plant fitness: A phylogenetically controlled meta-analysis [J]. *Ecology*, 2005, 86(6): 1385–1394. doi: 10.1890/04-1647.
- [6] GOODALE U M, ASHTON M S, BERLYN G P, et al. Disturbance and tropical pioneer species: Patterns of association across life history stages [J]. *For Ecol Manage*, 2012, 277: 54–66. doi: 10.1016/j.foreco.2012.04.020.
- [7] GOODALE U M, BERLYN G P, GREGOIRE T G, et al. Differences in survival and growth among tropical rain forest pioneer tree seedlings in relation to canopy openness and herbivory [J]. *Biotropica*, 2014, 46(2): 183–193. doi: 10.1111/btp.12088.
- [8] BASKIN C C, BASKIN J M. Seeds ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination [M]. Version 2. San Diego: Elsevier/Academic Press, 2014: 1586.
- [9] ZHANG J, YAN X, DAYANANDA B, et al. Frequency-dependent predation and seedling fate: Effect of forest litter on regeneration of the *quercus wutaishanica* seedling [J]. *Glob Ecol Conserv*, 2022, 38: e02233. doi: 10.1016/j.gecco.2022.e02233.
- [10] WANG B, GU Z, SHU L, et al. The characteristics of seedling regeneration and its influencing factors of *Pinus tabulaeformis* under different wildfire severity of liaoheyuan nature reserve [J]. *Nat Hazards Res*, 2021, 1(3): 126–133. doi: 10.1016/j.nhres.2021.06.002.
- [11] PEÑUELAS J, POULTER B, SARDANS J, et al. Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe [J]. *Nat Commun*, 2013, 4: 2934. doi: 10.1038/ncomms3934.
- [12] SONG X, PENG C, CIAIS P, et al. Nitrogen addition increased CO₂ uptake more than non-CO₂ greenhouse gases emissions in a moso bamboo forest [J]. *Sci Adv*, 2020, 6(12): eaaw5790. doi: 10.1126/sciadv.aaw5790.
- [13] GALLOWAY J N, TOWNSEND A R, ERISMAN J W, et al. Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions [J]. *Science*, 2008, 320(5878): 889–892. doi: 10.1126/science.1136674.
- [14] BLOOM A J. The increasing importance of distinguishing among plant nitrogen sources [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2015, 25: 10–16. doi: 10.1016/j.pbi.2015.03.002.
- [15] ZHONG M, MIAO Y, HAN S, et al. Nitrogen addition decreases seed germination in a temperate steppe [J]. *Ecol Evol*, 2019, 9(15): 8441–8449. doi: 10.1002/ece3.5151.
- [16] VARMA V, IYENGAR S B, SANKARAN M. Effects of nutrient addition and soil drainage on germination of N-fixing and non-N-fixing tropical dry forest tree species [J]. *Plant Ecol*, 2016, 217(8): 1043–1054. doi: 10.1007/s11258-016-0630-9.
- [17] LI M Y, WANG J, WANG Z X, et al. Photosynthetic characteristics, biomass allocation, C, N and P distribution of *Schima superba* seedlings in response to simulated nitrogen deposition [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, 33(5): 1569–1577. [李明月, 王健, 王振兴, 等. 模拟氮沉降条件下木荷幼苗光合特性、生物量与 C、N、P 分配格局 [J]. 生态学报, 2013, 33(5): 1569–1577. doi: 10.5846/stxb201209101277.]
- [18] SHI X M, QI J H, LIU A X, et al. Leaf phenotypic plasticity coupled with integration facilitates the adaptation of plants to enhanced N deposition [J]. *Environ Pollut*, 2023, 327: 121570. doi: 10.1016/j.envpol.2023.121570.
- [19] NIU S, XIA S W, WANG G, et al. Fine root traits of hemiepiphytic and non-epiphytic *Ficus* tree species [J]. *Chin J Ecol*, 2020, 39(3): 1569–1577.

- 715–722. [牛山, 夏尚文, 王刚, 等. 半附生榕树和非附生榕树的细根性状 [J]. 生态学杂志, 2020, 39(3): 715–722. doi: 10.13292/j.1000-4890.202003.015.]
- [20] LIN S, CHEN Y, ZHAO N. Seed germination and seedling establishment of *Ficus microcarpa* L. [J]. Int Work Educ Technol Train Int Work Geosci Remote Sens, 2008, 2: 189–193. doi: 10.1109/ETTandGRS.2008.120.
- [21] HARRISON R D. Figs and the diversity of tropical rainforests [J]. Bioscience, 2005, 55(12): 1053–1064. doi: 10.1641/0006-3568(2005)055[1053:FATDOT]2.0.CO;2.
- [22] HAO G Y, WANG A Y, LIU Z H, et al. Differentiation in light energy dissipation between hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* species with contrasting xylem hydraulic conductivity [J]. Tree Physiol, 2011, 31(6): 626–636. doi: 10.1093/treephys/tpq035.
- [23] LAMAN T G. *Ficus stupenda* germination and seedling establishment in a bornean rain forest canopy [J]. Ecology, 1995, 76(8): 2617–2626. doi: 10.2307/2265832.
- [24] SCHMIDT S, TRACEY D P. Adaptations of strangler figs to life in the rainforest canopy [J]. Funct Plant Biol, 2006, 33(5): 465–475. doi: 10.1071/FP06014.
- [25] GU X, ZHANG J T, CHEN C, et al. Seed germination of 4 *Ficus* species under drought stress simulated by PEG [J]. J SW For Univ, 2017, 37(4): 15–21. [古旭, 张锦堂, 陈琛, 等. 榕属4种植物种子萌发对PEG模拟干旱胁迫的响应 [J]. 西南林业大学学报, 2017, 37(4): 15–21. doi: 10.11929/j.issn.2095-1914.2017.04.003.]
- [26] SAAD A I M, ELSHAHED A M. Plant Tissue Culture Media [M]. Recent Adv Plant Vitro Cult Croatia InTech, 2012: 29–30. doi: 10.5772/52760.
- [27] YAN Z, LI X, TIAN D, et al. Nutrient addition affects scaling relationship of leaf nitrogen to phosphorus in *Arabidopsis thaliana* [J]. Funct Ecol, 2018, 32(12): 2689–2698. doi: 10.1111/1365-2435.13219.
- [28] ZHANG T, LIU M, HUANG X, et al. Direct effects of nitrogen addition on seed germination of eight semi-arid grassland species [J]. Ecol Evol, 2020, 10(16): 8793–8800. doi: 10.1002/ece3.6576.
- [29] COMPTON M E, KOCH J M. Influence of plant preservative mixture (PPM)TM on adventitious organogenesis in melon, petunia, and tobacco [J]. Vitro Cell Dev Biol Plant, 2001, 37(2): 259–261. doi: 10.1007/s11627-001-0046-6.
- [30] CHEN H, GEEKIYANAGE N, WEN B, et al. Regeneration responses to water and temperature stress drive recruitment success in hemiepiphytic fig species [J]. Tree Physiol, 2021, 41(3): 358–370. doi: 10.1093/treephys/tpaa165.
- [31] HASANUZZAMAN M, FUJITA M, OKU H, et al. Plant Nutrients and Abiotic Stress Tolerance [M]. Singapore: Springer, 2018: 1–590. doi: 10.1007/978-981-10-9044-8.
- [32] BATES D, MÄCHLER M, BOLKER B M, et al. Fitting linear mixed-effects models using lme4 [J]. J Stat Softw, 2015, 67(1): 1–48. doi: 10.18637/jss.v067.i01.
- [33] BROOKS M E, KRISTENSEN K, VAN BENTHEM K J, et al. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling [J]. R J, 2017, 9(2): 378–400. doi: 10.32614/rj-2017-066.
- [34] R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing [M]. Version 4. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2023.
- [35] HARRISON X A. A comparison of observation-level random effect and beta-binomial models for modelling overdispersion in binomial data in ecology & evolution [J]. PeerJ, 2015, 3: e1114. doi: 10.7717/peerj.1114.
- [36] YAN Z, HOU X, HAN W, et al. Effects of nitrogen and phosphorus supply on stoichiometry of six elements in leaves of *Arabidopsis thaliana* [J]. Ann Bot, 2019, 123(3): 441–450. doi: 10.1093/aob/mcy169.
- [37] ZHANG J, LI J, FAN Y, et al. Effect of nitrogen and phosphorus addition on litter decomposition and nutrients release in a tropical forest [J]. Plant Soil, 2020, 454(1a2): 139–153. doi: 10.1007/s11104-020-04643-9.
- [38] ZHU Y, WANG M, YAN H, et al. Influence of nitrogen and phosphorus fertilization on quality and germination potential of smooth brome grass seed [J]. Int J Agric Biol, 2018, 20: 361–368. doi: 10.17957/IJAB/15.0499.
- [39] KRAAIJ T, WARD D. Effects of rain, nitrogen, fire and grazing on tree recruitment and early survival in bush-encroached savanna, South Africa [J]. Plant Ecol, 2006, 186(2): 235–246. doi: 10.1007/s11258-006-9125-4.
- [40] HUANG X D, WANG D, HAN P P, et al. Spatial patterns in baseflow mean response time across a watershed in the loess plateau: Linkage with land-use types [J]. For Sci, 2020, 66(3): 382–391. doi: 10.1093/forsci/fxz084.
- [41] WEN D, XU H, XIE L, et al. A loose endosperm structure of wheat seed produced under low nitrogen level promotes early germination by accelerating water uptake [J]. Sci Rep, 2017, 7(1): 3116. doi: 10.1038/s41598-017-03333-4.
- [42] DAVIS A S. Nitrogen fertilizer and crop residue effects on seed mortality and germination of eight annual weed species [J]. Weed Sci, 2007, 55(2): 123–128. doi: 10.1614/ws-06-133.1.

- [43] SRIKANTA DANI K G, KODANDARAMAIAH U. Plant and animal reproductive strategies: Lessons from offspring size and number tradeoffs [J]. *Front Ecol Evol*, 2017, 5: 38. doi: 10.3389/fevo.2017.00038.
- [44] KIBA T, KRAPP A. Plant nitrogen acquisition under low availability: Regulation of uptake and root architecture [J]. *Plant Cell Physiol.*, 2016, 57(4): 707–714. doi: 10.1093/pcp/pew052.
- [45] JIA Z, GIEHL R F H, HARTMANN A, et al. A spatially concerted epidermal auxin signaling framework steers the root hair foraging response under low nitrogen [J]. *Curr Biol*, 2023, 33(18): 3926–3941. doi: 10.1016/j.cub.2023.08.040.
- [46] DE GIORGIO D, FORNARO F. Nitrogen fertilization and root growth dynamics in durum wheat [J]. *Ital J Agron*, 2012, 7: e29. doi: 10.4081/ija.2012.e29.
- [47] ZHANG H, RONG H, PILBEAM D. Signalling mechanisms underlying the morphological responses of the root system to nitrogen in *Arabidopsis thaliana* [J]. *J Exp Bot*, 2007, 58(9): 2329–2338. doi: 10.1093/jxb/erm114.
- [48] ZHENG L, SUN Z J, LIU H X, et al. Effect of simulated nitrogen deposition on the seed germination of *Seriphidium transiliense* [J]. *Pratac Sci*, 2023, 40(5): 1266–1273. [郑丽, 孙宗玖, 刘慧霞, 等. 伊犁绢蒿种子萌发对模拟氮沉降的响应 [J]. *草业科学*, 2023, 40(5): 1266–1273. doi: 10.11829/j.issn.1001-0629.2022-0553.]
- [49] LI X, ZENG R, LIAO H. Improving crop nutrient efficiency through root architecture modifications[J]. *J Integr Plant Biol*, 2016, 58(3): 193–202. doi: 10.1111/jipb.12434.
- [50] LIU W, WANG P, LI J, et al. Plasticity of source-water acquisition in epiphytic, transitional and terrestrial growth phases of *Ficus tinctoria* [J]. *Ecohydrology*, 2014, 7(6): 1524–1533. doi:10.1002/eco.1475.
- [51] MACHADO A F P, RØNSTED N, BRUUN-LUND S, et al. Atlantic forests to the all americas: Biogeographical history and divergence times of neotropical *Ficus* (Moraceae) [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2018, 122: 46–58. doi: 10.1016/j.ympev.2018.01.015.
- [52] FANG C, CHEN H, CASTILLO-DÍAZ D, et al. Regeneration and endogenous phytohormone responses to high-temperature stress drive recruitment success in hemiepiphytic fig species [J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 754207. doi: 10.3389/fpls.2021.754207.
- [53] HAO G, WANG A, SACK L, et al. Is hemiepiphytism an adaptation to high irradiance ? Testing seedling responses to light levels and drought in hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* [J]. *Physiol Plant*, 2013, 148(1): 74–86. doi: 10.1111/j.1399-3054.2012.01694.x.
- [54] HEER K, ALBRECHT L, KALKO E K V. Effects of ingestion by neotropical bats on germination parameters of native free-standing and strangler figs (*Ficus* sp., Moraceae) [J]. *Oecologia*, 2010, 163(2): 425–435. doi: 10.1007/s00442-010-1600-x.
- [55] OKAMOTO K W. The dynamics of strangling among forest trees [J]. *J Theor Biol*, 2015, 384: 95–104. doi: 10.1016/j.jtbi.2015.07.014.
- [56] MO Y X, CORLETT R T, WANG G, et al. Hemiepiphytic figs kill their host trees: Acquiring phosphorus is a driving factor [J]. *New Phytol*, 2022, 236(2): 714–728. doi: 10.1111/nph.18367.