

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2022.03.018

水杉人工林细根和粗根碳氮磷计量特征 对 N 添加的响应

问宇翔¹, 冯坤乔², 童冉¹, 吴统贵^{1*}, 王高峰³

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所华东沿海防护林生态系统国家定位观测研究站, 浙江 杭州 311400; 2. 江苏省东台市林场, 江苏 东台 224200; 3. 美国克莱姆森大学林业与环境保护系, 南卡罗来纳州 克莱姆森 29634-0317)

摘要: [目的] 研究水杉细根和粗根碳 (C)、氮 (N)、磷 (P) 计量特征对 N 添加的响应, 揭示细根和粗根 N、P 养分分配格局的变化, 为科学认识水杉对 N 沉降的适应策略提供参考。[方法] 在江苏省东台市林场水杉人工林进行长期 N 添加试验, 设置对照 (CK, 0 kg·hm⁻²·a⁻¹)、低 N (LN, 56 kg·hm⁻²·a⁻¹)、中 N (MN, 168 kg·hm⁻²·a⁻¹)、高 N (HN, 280 kg·hm⁻²·a⁻¹) 4 个 N 添加处理, 测定水杉细根 (直径 < 2 mm) 和粗根 (2 mm ≤ 直径 ≤ 5 mm) C、N、P 含量及土壤理化性质指标。[结果] (1) N 添加对水杉人工林土壤有机碳和水解氮含量存在明显促进作用, 且随着 N 添加量增加, 这种促进作用有所减弱。N 添加对土壤全磷含量、有效磷含量和 pH 均无显著影响。(2) 随着 N 添加量的增加, 水杉细根和粗根 N 含量、C:P、N:P 显著增加, P 含量和 C:N 显著下降。此外, 细根和粗根 N 含量、C:N 和 N:P 在 HN 处理下对 N 添加的响应存在明显差异, 表现为细根 N 含量、C:N 和 N:P 在 HN 处理下对 N 添加响应减弱。(3) 水杉粗根 N 含量和 C:N 可塑性响应在 HN 处理下显著高于细根, 粗根 N:P 可塑性响应在 MN 和 HN 处理下显著高于细根。[结论] 水杉细根和粗根 C、N、P 计量特征对 N 添加的响应较为一致, 分析发现粗根 N 含量、C:N、N:P 的可塑性响应在 HN 处理下显著高于细根。研究结果为认识 N 沉降持续增加背景下林木地下部分养分分配策略提供新的思路, 也为沿海防护林养分管理措施的制定提供科学依据。

关键词: 水杉; N 添加; 细根; 粗根; C、N、P 计量特征

中图分类号: S718.5

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2022)03-0161-08

人类活动产生的氮 (N) 排放引起大气 N 沉降持续增加, 已经成为全球性的环境问题。近 30 年来, 我国 N 沉降总量持续增加^[1], 尽管近 10 年来增加趋势有所缓和, 仍成为除欧洲和北美之外的第三大沉降区^[2]。东部沿海地区是我国 N 沉降最严重的区域之一, N 沉降速率均值已超过 50 kg·hm⁻²·a⁻¹^[2]。大量含 N 化合物通过湿沉降和干沉降的形式降落到陆地表面, 对森林生态系统养分循环产生巨大而深远的影响^[3-4]。

根系在植物生态系统中扮演着不可或缺的角色, 其化学计量特征是植物重要的功能性状之一,

对认识植物对环境变化的适应策略具有重要作用^[5-7]。通常情况下, 直径小于 2 mm 的根被视为细根, 直径大于 2 mm 的根被视为粗根^[8-11]。以往的研究表明, 细根与粗根在植物地下系统中行使着不同的功能, 其化学计量特征、形态、周转等都存在高度异质性^[9, 12-14]。

N 沉降通过影响土壤 N 养分有效性间接改变了植物的养分限制^[15-16], 进一步对植物地上与地下部分以及不同组分的光合产物和 N、磷 (P) 元素分配格局产生影响^[17-19], 可能导致细根与粗根间碳 (C)、N、P 计量特征对 N 添加响应产生差异,

收稿日期: 2021-12-01 修回日期: 2022-01-10

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31770756); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目 (CAFYBB2018GB001)

* 通讯作者: 吴统贵. E-mail: wutonggui@caf.ac.cn

但目前这方面的研究相对较少,且结论也存在差异^[20-21]。前期研究发现,N添加显著增加油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)细根N含量,对粗根N含量无显著影响^[20];对榆树(*Ulmus pumila* L.)的研究则发现,N添加均显著增加细根和粗根N含量^[4]。细根是根系吸收土壤水分和养分最活跃的部分,其根尖细胞分裂旺盛,代谢活跃^[21],而粗根对土壤水分、养分供应的变化相对不敏感。

水杉(*Metasequoia glyptostroboides* Hu et W. C. Cheng)是杉科(Taxodiaceae)速生落叶树种,具有涵养水源、改善土壤性质的功效,是我国东部泥质海岸防护林的主要树种之一。在作者之前的研究中,N沉降试验集中于水杉地上部分的影响,未曾展开对地下部分的研究^[22]。为此,本研究以N沉降严重的区域东部沿海主要造林树种水杉为研究对象,进行N添加试验,分析水杉不同径

级根系C、N、P计量特征对N添加的可塑性响应,揭示不同N添加量下细根和粗根N、P养分分配格局的变化,为科学认识水杉对N沉降的适应策略提供参考。

1 研究区概况

试验地位于江苏省东台市林场(120°07′~120°53′E, 32°33′~32°57′N),属亚热带和暖温带的过渡区,热量充裕,雨量充沛。年平均气温14.6℃,年平均相对湿度88.3%,年蒸发量911.9mm,年均无霜期220d,年日照时数2209h,年均降水量1050mm。土壤质地为砂质壤土。该林场总面积约2867hm²,森林覆盖率为86%,主要树种为水杉、I-72杨树(*Populus euramericana* cv. I-72)等。水杉人工林样地基本情况见表1。

表 1 水杉人工林样地基本情况(2014年)

Table 1 The basic situation of *M. glyptostroboides* plantations plot (in 2014)

林分结构 Stand structure			土壤理化性质 Soil physical and chemical properties							
平均树高 Average tree height/ m	林分密度 Stand density (株·hm ⁻²)	冠幅 Crown width/ m	含水量 Moisture content/ %	总孔隙度 Total porosity/ %	毛管孔隙 Capillary porosity/ %	有机碳含量 Organic carbon content/ (g·kg ⁻¹)	全氮含量 Total nitrogen content/ (g·kg ⁻¹)	水解氮含量 Alkali-hydrolyzable nitrogen content/ (mg·kg ⁻¹)	全磷含量 Total phosphorus content/ (g·kg ⁻¹)	有效磷含量 Available phosphorus content/ (mg·kg ⁻¹)
10.33±1.83	417	4.61±0.65	22.85±1.71	44.09±2.81	42.46±3.68	8.19±0.38	0.71±0.01	54±4.27	0.85±0.03	14.27±3.91

2 研究方法

2.1 试验设计

2014年,在试验区分别选取立地条件和经营水平一致的6年生水杉人工林,建立3个300m×100m的样地,并在每个样地中建立4个20m×30m的样方,样方间间隔超过10m,采用完全随机区组设计,设计4个N添加处理,每个处理3个重复,共计12个试验小区。参照研究区域大气N沉降量^[2],以及同类研究通用的施N量成倍

增加的方法^[3],设置4个N添加处理:对照(CK, 0kg·hm⁻²·a⁻¹)、低N(LN, 56kg·hm⁻²·a⁻¹)、中N(MN, 168kg·hm⁻²·a⁻¹)、高N(HN, 280kg·hm⁻²·a⁻¹)。2015年,按照N含量折算后的CO(NH₂)₂,分两次在水杉样方内撒施,第1次在3月底至4月初,添加总量的60%,第2次在6月中旬,添加总量的40%,此后每年均按照2015的施肥方式持续施肥及样地监测。各处理水杉人工林的生长情况见表2。

表 2 各处理水杉人工林的胸径(2015年)和胸径生长量(2015—2019年)

Table 2 DBH in 2015 and DBH growth in four years of the *M. glyptostroboides* plantations of various treatments

项目 Item	N添加 N addition			
	CK	LN	MN	HN
胸径 DBH/cm	17.80±0.86	18.46±0.69	17.85±1.13	18.47±0.53
胸径生长量 DBH growth/cm	4.80±1.52 c	6.12±1.98 b	6.99±1.89 a	6.46±1.61 ab

注:不同小写字母为不同处理下胸径(胸径生长量)差异显著($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences in DBH (DBH growth) at various treatments at 0.05 level.

2.2 根系和土壤的采集和测定

2018年9月下旬,调查样地内每株树木的胸径,计算平均胸径,在每个样方均选取3株接近于平均胸径的树木作为标准木。在3株标准木1.5 m范围内刮去地表异物,在树干基部找到从基部延伸出的侧根,将整条侧根从土壤中挖出,清除根表面的土壤和杂质(其余标准木均按此方式获取根系),并将挖取的侧根混合装进贴有标签的封口袋中并标号,放入保温箱(4℃)带回实验室(取样中尽量避免末端低级根的损失,以保证根系构型的完整性),用蒸馏水轻轻将根系表面附着物洗去。根据根系的颜色和外形(死根黑色且干瘪)等区分出活死根,直径<2 mm的根视为细根,2 mm≤直径≤5 mm的根视为粗根,并分别用滤纸包好标记后将其置于烘箱内,105℃杀青1.5 h后,70℃烘干至恒质量(约48 h),打磨粉碎。然后将植物细根和粗根分别过0.25 mm筛,选取均匀样品后放入干燥器中保存,供养分含量测定。

在地下树木根系收获完成后,在每个样地内,以S型选取5个点,去除地面枯枝落叶层,使用内径3.8 cm的土钻,钻取0~20 cm土壤充分混合均匀后过2 mm筛,去除植物残根和石块,带回实验室用于后续养分含量测定。

细根和粗根C含量和土壤有机碳含量采用重铬酸钾外加热法测定,细根和粗根N含量和土壤全氮含量采用半微量凯氏定N法测定,土壤水解氮含量采用KCl溶液浸提比色法测定,细根和粗根P含量和土壤全磷含量采用钼锑钒比色法测定,土壤有效磷含量采用碳酸氢钠浸提法测定^[23]。

2.3 数据处理

参考Valladares等^[24]的方法,计算细根和粗根C、N、P化学计量特征的可塑性响应指数,即可塑性响应(%)= $[(N_{\text{处理}} - \text{对照}) / \text{对照} \times 100\%]$ 。

试验数据在Microsoft Excel 2019和Origin 2018软件中进行整理和图表制作。采用单因素(One-way ANOVA)方差分析,分析各处理间土壤C、N、P含量、细根和粗根C、N、P计量特征以及其可塑性响应的差异、相同处理细根和粗根间C、N、P计量特征以及其可塑性响应的差异,以上分析皆在SPSS 23.0统计软件中进行。

3 结果与分析

3.1 N添加对水杉人工林土壤化学性质的影响

由表3可知,N添加对水杉人工林土壤中不同存在形式的N的影响存在差异,且N添加量不同,产生的影响程度也不同。随着N添加量的增加,土壤有机碳含量呈现先增加后下降的趋势,且在MN处理达到最高,增幅达到38.29%,LN和HN处理与CK处理间无显著差异。N添加在一定程度上提高了土壤全氮含量($P>0.05$),在不同施N浓度中,土壤全氮含量增幅分别为7.78%、16.86%和15.06%,但与对照相比无显著差异($P>0.05$)。然而,土壤水解氮含量随N添加量的增加先迅速上升后平稳增加,与对照相比,在MN、HN处理下差异显著($P<0.05$),各N处理下土壤水解氮含量增幅分别为29.12%、56.76%和60.99%。N添加对土壤全磷含量、有效磷含量和pH值均无显著影响($P>0.05$)。

表3 不同N添加量对土壤pH值和养分含量的影响

Table 3 Effect of N addition on the soil pH and C, N, P concentrations

处理 Treatment	土壤pH Soil pH	有机碳含量 Organic carbon content/ (g·kg ⁻¹)	全氮含量 Total nitrogen content/ (g·kg ⁻¹)	水解氮含量 Alkali-hydrolyzable nitrogen content/ (mg·kg ⁻¹)	全磷含量 Total phosphorus content/ (g·kg ⁻¹)	有效磷含量 Available phosphorus content/ (mg·kg ⁻¹)
CK	7.70±0.23 a	4.30±0.06 b	0.61±0.05 a	49.05±1.34 b	0.86±0.05 a	13.37±1.45 a
LN	7.80±0.24 a	4.90±0.13 ab	0.66±0.04 a	63.33±8.25 ab	0.87±0.04 a	11.75±3.38 a
MN	7.60±0.18 a	5.95±0.58 a	0.72±0.14 a	76.89±6.84 a	0.84±0.05 a	13.03±2.41 a
HN	7.60±0.21 a	5.30±0.74 ab	0.70±0.11 a	78.90±15.66 a	0.90±0.05 a	15.93±2.64 a

注:不同小写字母为不同处理下土壤C、N、P含量差异显著($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences in C, N, P concentrations of soil at various treatments at 0.05 level.

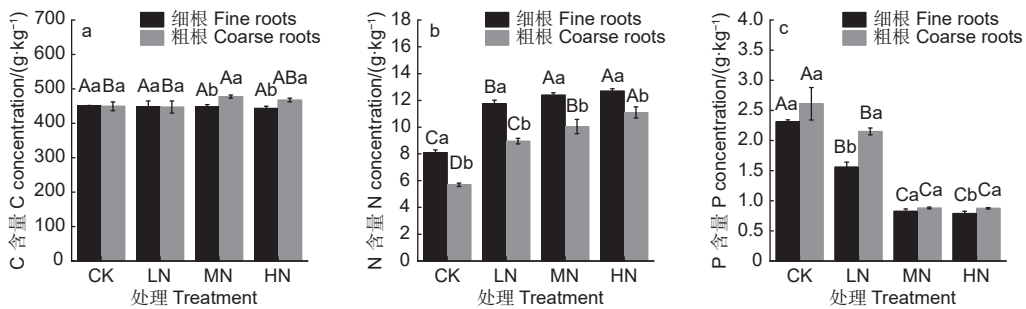
试验结果表明,N添加对水杉人工林土壤有机碳和水解氮含量存在明显促进作用,且随着N添加量增加,这种促进作用有所减弱。

3.2 N添加对水杉细根和粗根C、N、P计量特征的影响

随着N添加量的增加,水杉细根C含量无明

显变化 (图 1a, $p>0.05$), 粗根 C 含量呈现增加趋势 ($P>0.05$), 仅在 MN 处理下 C 含量显著高于 CK 和 LN 处理, 表明 C 作为植物的结构性物质, 对 N 添加的响应较低。N 添加明显促进了细根和粗根的 N 含量 (图 1b, $P<0.05$), 然而细根 N 含量在 MN 和 HN 处理间无显著差异, 粗根 N 含量在各 N 添加量间均存在显著差异, 说明了低中 N 添加量下细根和粗根 N 含量对 N 添加的响应基本一致, 然而高 N 添加量下, 细根对 N 添加的响应减弱, 水杉吸收的 N 元素更多地储存于粗根中。此外, N 添加显著降低了细根和粗根的 C:N (图 2a, $P<0.05$), 细根 C:N 的降幅为 30.8%、35.2% 和

37.4%, 粗根 C:N 的降幅为 36.9%、39.7% 和 46.7%; N 添加显著提高了细根和粗根的 N:P (图 2b, $P<0.05$), 各 N 添加量下粗根 N:P 分别是 CK 处理的 1.90、5.18 和 5.77 倍, 细根 N:P 分别是 CK 处理的 2.13、4.29 和 4.59 倍, 反映了由于水杉对 N 元素分配机制的变化, 细根 C:N 和 N:P 在高 N 添加量下同样对 N 添加的响应减弱。随着 N 添加量的增加, 细根和粗根 P 含量显著降低 (图 1c, $P<0.05$), C:P 显著增加 (图 2c, $P<0.05$), 且细根和粗根的 P 含量和 C:P 在 MN 和 HN 处理间均无显著差异。



注: 不同大写字母为相同径级根系不同处理间差异显著; 不同小写字母为相同处理内不同径级根系间差异显著 ($P<0.05$)。下同。

Note: Different capital letters indicate significant differences in various treatments of same root at 0.05 level. Different lowercase letters indicate significant differences in different roots of the same treatment at 0.05 level. The same below.

图 1 不同 N 添加量对水杉细根和粗根的 C、N、P 含量的影响

Fig. 1 Effect of N addition on C, N, P concentrations of fine and coarse roots in *M. glyptostroboides*

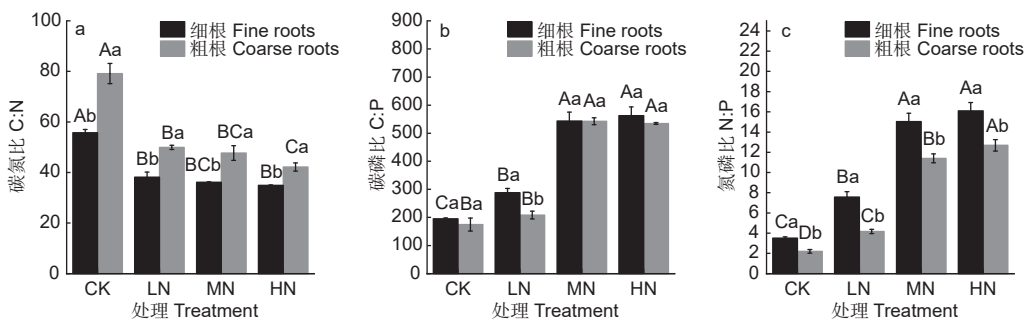


图 2 不同 N 添加量对水杉细根与粗根的 C、N、P 计量比的影响

Fig. 2 Effect of N addition on C, N, P stoichiometric ratios of fine and coarse roots in *M. glyptostroboides*

3.3 水杉细根和粗根 C、N、P 计量特征对 N 添加的可塑性响应

随着 N 添加量的增加, 除了 C:N, 水杉细根和粗根 C、N、P 化学计量特征可塑性响应均显著增加 (图 3, $P<0.05$), MN 和 HN 处理下 N 含量、P 含量、C:P 和 N:P 可塑性响应显著高于 LN 处理, 且 MN 和 HN 处理间无显著差异, 说明 N

添加促进了根系对 N 元素的吸收, 相对降低了 P 元素的吸收, 且随着 N 添加量的增加, N、P 元素计量特征变化趋缓。粗根 N 含量和 C:N 可塑性响应在 HN 处理下显著高于细根, 粗根 N:P 可塑性响应在 MN 和 HN 处理下均显著高于细根, 然而 N 添加对细根与粗根间 P 含量和 C:P 的可塑性响应均无显著影响, 同样表明高 N 添加量下水杉

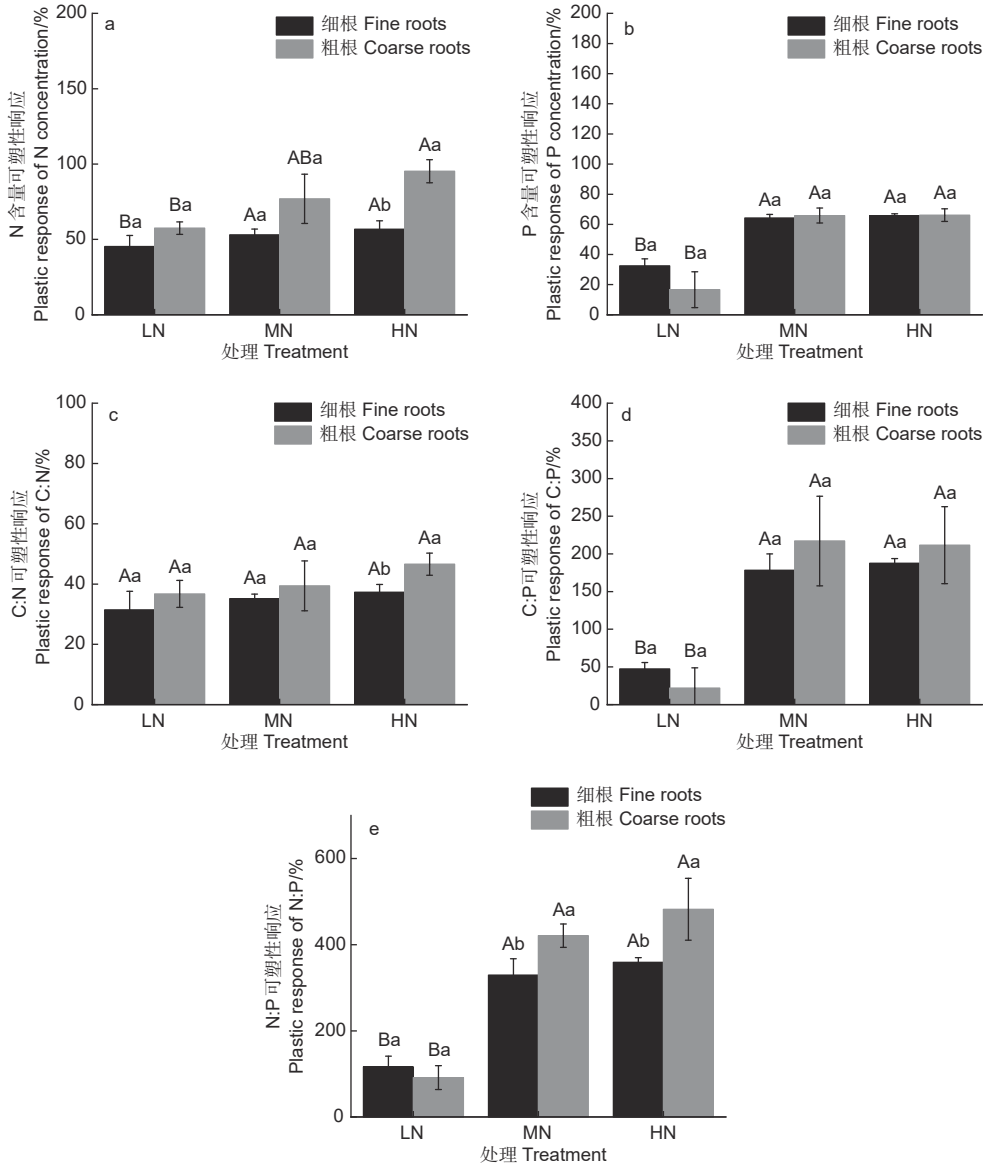


图3 水杉细根和粗根 C、N、P 计量特征对 N 添加的可塑性响应

Fig. 3 Plastic response to nitrogen addition of fine and coarse roots stoichiometric characteristics of *M. glyptostroboides*

N 元素分配格局发生了变化。

4 讨论

4.1 水杉人工林养分限制状况

土壤是树木生长的基础,是树木生长发育所需 N、P、K 和微量元素等矿质养分的主要供给者。其中 N 和 P 被认为限制树木生长的主要元素^[25],研究表明,外源元素添加能够提高土壤中树木所需元素含量,进而缓解营养元素对树木生长的限制作用^[26]。在前期研究中,Wang 等^[27]通过化学计量内稳性理论证实了研究地水杉林生长受到 N 限制。N 元素参与植物能量代谢、呼吸作用、光

合作用以及碳水化合物的运输等生理生化过程,并在植物生长的初级阶段对营养生长有着更加明显的促进作用。在本研究中,N 添加显著提高了土壤水解氮含量,土壤水解氮含量由 $49.05 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 提升到 $78.90 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,同时,N 添加显著促进了水杉胸径生长,胸径生长量由 4.90 cm 提升到 6.99 cm 。因此,N 添加后水杉林的 N 限制状况得到有效缓解,进一步促进了其生长发育。王建宇等^[28]研究指出,低水平 N 添加会促进乔木快速生长,但高水平 N 添加会减弱对乔木生长的促进作用,这与本研究的研究结果一致,幼龄水杉生长随 N 添加量的增加呈现先增加后下降的趋势,在

MN 处理达到最快。这种结果的产生可能是高水平 N 添加容易引起树木对 N 元素的过量吸收^[29-30], 导致树木内部 C、N、P 化学计量的不平衡 (尤其是 N 和 P 元素间的不平衡), 从而产生其它元素的匮乏, 最终抑制树木生长。

4.2 N 添加对水杉细根和粗根化学计量性状的影响

在本研究中, 与其它元素相比, N 添加对水杉细根、粗根 C 含量的影响较弱, 与 C 元素作为植物的结构性元素, 具有相对稳定性有关^[31]。N 添加显著增加了细根、粗根 N 含量、C:P、N:P, 显著降低了 P 含量、C:N。N 添加显著提高植物细根和粗根中 N 含量, 进而导致植物细根和粗根 C:N 下降和 N:P 上升, 这与 Yue 研究发现 N 沉降对陆地生态系统 C:N:P 的全球数据整合分析结果相一致^[32]。N 添加显著促进了土壤 N 可利用性^[33], 对根系 N 含量的增加产生促进作用^[34], 进一步导致 C:N 下降和 N:P 上升。本研究中 N 添加下土壤水解氮含量的提高引起细根和粗根 N 含量的上升和 P 含量的相对下降, 这与郭润泉等^[30]的研究结果相一致, 即 N 添加增加了树木对 N 的吸收, 而相对减少了树木对 P 的吸收。同时, N 添加促进水杉生长而产生的稀释作用使根系中 P 浓度相对降低^[34-35]。

4.3 水杉细根和粗根化学计量性状对 N 添加的可塑性响应

根系的生长、呼吸、养分吸收与同化、有机质分泌会消耗大量的碳水化合物^[36]。细根较于粗根在植物的营养吸收过程中起到关键性作用^[37], 因此植物会将养分大量分配给细根以完成自身生长发育和植物养分供应^[38]。研究表明, 细根是植物对外界生存环境变化响应最为敏感的地下器官^[39]。然而, 本研究发现水杉粗根 N 计量特征对 N 添加的可塑性响应比细根更强。

在本研究中, LN 和 MN 处理下细根和粗根 N 含量对 N 添加的响应基本一致, 然而 HN 下, 细根对 N 添加的响应减弱。根据最优分配假说: 在养分限制情况下, 树木优先将养分分配给获取限制性资源的器官; 而当限制性资源增加时, 树木降低吸收该资源器官的养分分配比率, 并提高其它器官养分分配比率^[40-41]。在这种养分分配机制下, 受 N 限制的水杉细根可能会将限制性 N 养分储存于自身维持化学计量的稳态并促进自身生长以获取

植物缺少的养分 (表现为细根的 N 含量显著高于粗根 N 含量)。当低水平外源 N 添加缓解了林分内 N 限制, 树木会将 N 元素选择性地优先供给地上部分 (叶片) 促进树木地上部分生长, 而当外源 N 添加水平过高时, N 元素会积聚于储存器官 (粗根) 中。因此, 粗根 N 含量、C:N、N:P 的可塑性响应在低 N 处理下与细根无显著差异, 而在高 N 处理下显著高于细根^[4], 反映了树木面对养分胁迫环境所作出的适应性策略, 具体表现为树木通过将胁迫元素更多地积聚于储存器官 (粗根) 中, 维持细根 N、P 元素平衡, 保证其吸收功能不受影响。N 添加显著降低了细根和粗根 P 含量, 显著增加了 C:P, 且细根和粗根的 P 含量和 C:P 在 MN 和 HN 处理间均无显著差异, 此外, 水杉细根与粗根间的 P 含量 (C:P) 的可塑性响应在 N 添加下均无显著差异, 表明 N 添加下, 树木并未改变 P 元素在细根和粗根间的分配。这种结果可能是由于水杉本身并不受到 P 限制, 根系中的 P 元素的变化更多地与树木营养生长的需求相关^[27]。

5 结论

水杉人工林细根和粗根 C、N、P 计量特征对 N 添加的响应较为一致。较细根而言, 粗根 C、N、P 计量特征对 N 添加的可塑性响应更强, 表现为粗根 N 含量、C:N、N:P 的可塑性响应在 HN 处理下显著高于细根。细根和粗根 N:P 随 N 添加量的增加而增加, 表明中低水平的 N 添加缓解了研究地水杉人工林的 N 限制, 而高水平 N 添加可能引起水杉林 P 限制, 表现在水杉胸径生长量呈现先增加后下降的趋势。研究结果为认识大气 N 沉降持续增加背景下林木地下部分养分分配策略提供新的思路, 也为东部沿海地区水杉人工林养分管理措施的制定提供科学依据。

参考文献:

- [1] Wen Z, Wen X, Li Q, et al. Changes of nitrogen deposition in China from 1980 to 2018[J]. Environment International, 2020, 144: 106022.
- [2] Yu G R, Jia Y L, He N P, et al. Stabilization of atmospheric nitrogen deposition in China over the past decade[J]. Nature Geoscience, 2019, 12(6): 424-429.
- [3] 杨璐, 汪金松, 赵博, 等. 长期施氮对暖温带油松林土壤呼吸及其组分的影响[J]. 林业科学, 2021, 57(1): 1-11.
- [4] 王凯, 张大鹏, 宋立宁, 等. 氮沉降和降水增加对榆树幼苗不同

- 器官碳氮磷分配格局的影响[J]. 林业科学, 2020, 56(3): 175-186.
- [5] 吴伊波, 车荣晓, 马双, 等. 高寒草甸植被细根生产和周转的比较研究[J]. 生态学报, 2014, 34(13): 3529-3537.
- [6] Jia S X, McLaughlin N B, Gu J C, et al. Relationships between root respiration rate and root morphology, chemistry and anatomy in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica*[J]. Tree Physiology, 2013, 33(6): 579-589.
- [7] Han M G, Sun L J, Gan D Y, et al. Root functional traits are key determinants of the rhizosphere effect on soil organic matter decomposition across 14 temperate hardwood species[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 151: 108019.
- [8] 刘颖, 贺静雯, 余杭, 等. 干热河谷优势灌木细根, 粗根与叶片养分(C、N、P)含量及化学计量比[J]. 山地学报, 2020, 38(5): 29-39.
- [9] 马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 等. 中国植物细根碳、氮、磷化学计量的空间变化及其影响因子[J]. 植物生态学报, 2015, 39(2): 159-166.
- [10] 陈晓萍, 郭炳桥, 钟全林, 等. 武夷山不同海拔黄山松细根碳、氮、磷化学计量特征对土壤养分的适应[J]. 生态学报, 2018, 28(1): 273-281.
- [11] Yang C B, Zhang X P, Ni H J, et al. Soil carbon and associated bacterial community shifts driven by fine root traits along a chronosequence of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) plantations in subtropical China[J]. Science of The Total Environment, 2021, 752: 142333.
- [12] 于立忠, 丁国泉, 朱教君, 等. 施肥对日本落叶松不同根序细根养分浓度的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(4): 747-753.
- [13] 许昉, 谷加存, 董雪云, 等. 海南岛4个热带阔叶树种前5级细根的形态、解剖结构和组织碳氮含量[J]. 植物生态学报, 2011, 35(9): 955-964.
- [14] 苗宇, 陈烁霖, 李贤伟, 等. 施肥对台湾栎木-扁穗牛鞭草复合模式下栎木细根形态特征、生物量及组织碳氮含量的影响[J]. 植物生态学报, 2013, 37(7): 674-683.
- [15] Lu M, Zhou X H, Luo Y Q, et al. Minor stimulation of soil carbon storage by nitrogen addition: a meta-analysis[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2011, 140(1-2): 234-244.
- [16] Feng J G, Zhu B. A global meta-analysis of soil respiration and its components in response to phosphorus addition[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 135: 38-47.
- [17] 平晓燕, 周广胜, 孙敬松. 植物光合产物分配及其影响因子研究进展[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 100-111.
- [18] Li W B, Jin C J, Guan D X, et al. The effects of simulated nitrogen deposition on plant root traits: A meta-analysis[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2015, 82: 112-118.
- [19] Xu C L, Xing A J, Du E Z, et al. Effects of nitrogen addition on leaf nutrient stoichiometry in an old-growth boreal forest[J]. Ecosphere, 2021, 12(1): e03335.
- [20] Jing H, Zhou H X, Wang G L, et al. Nitrogen addition changes the stoichiometry and growth rate of different organs in *Pinus tabulaeformis* Seedlings[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1922.
- [21] 刘佳, 项文化, 徐晓, 等. 湖南会同5个亚热带树种的细根构型及功能特征分析[J]. 植物生态学报, 2010, 34(8): 938-945.
- [22] Wen Y X, Tong R, Zhang H, et al. N addition decreased stand structure diversity in young but increased in middle-aged *Metasequoia glyptostroboides* plantations[J]. Global Ecology and Conservation, 2021, 30: e01803.
- [23] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3版[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [24] Valladares F, Wright S J, Lasso E, et al. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian Rainforest[J]. Ecology, 2000, 81(7): 1925-1936.
- [25] 邹安龙, 李修平, 倪晓凤, 等. 模拟氮沉降对北京东灵山辽东栎林树木生长的影响[J]. 植物生态学报, 2019, 43(9): 783-792.
- [26] Güsewell S, Koerselman W, Verhoeven J T. Biomass N: P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands[J]. Ecological Applications, 2003, 13(2): 372-384.
- [27] Wang J N, Wang J Y, Wang Lei, et al. Does stoichiometric homeostasis differ among tree organs and with tree age? [J] Forest Ecology and Management, 2019, 453: 117637.
- [28] 王建宇, 王庆贵, 闫国永, 等. 原始云冷杉、红松林树木生长对氮沉降的响应[J]. 北京林业大学学报, 2017, 39(4): 21-28.
- [29] Li Y, Tian D, Yang H, et al. Size-dependent nutrient limitation of tree growth from subtropical to cold temperate forests[J]. Functional Ecology, 2018, 32(1): 95-105.
- [30] 郭润泉, 熊德成, 宋涛涛, 等. 模拟氮沉降对杉木幼苗细根化学计量学特征的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(17): 123-132.
- [31] Ågren G. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities[J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2018, 39: 153-170.
- [32] Yue K, Fornara D A, Yang W Q, et al. Effects of three global change drivers on terrestrial C: N: P stoichiometry: a global synthesis[J]. Global Change Biology, 2016, 23(6): 2450-2463.
- [33] Peñuelas J, Sardans J, Rivas-ubach A, et al. The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system[J]. Global Change Biology, 2015, 18(1): 3-6.
- [34] Sardans J, Alonso R, Janssens I A, et al. Foliar and soil concentrations and stoichiometry of nitrogen and phosphorus across European *Pinus sylvestris* forests[J]. Functional Ecology, 2017, 30(5): 676-689.
- [35] 洪琮浩, 洪震, 雷小华, 等. 氮添加对长序榆C、N、P养分含量及非结构性碳水化合物含量的影响[J]. 林业科学, 2020, 56(6): 187-192.
- [36] Lin G G, Gao M X, Zeng D H, et al. Aboveground conservation acts in synergy with belowground uptake to alleviate phosphorus deficiency caused by nitrogen addition in a larch plantation[J]. Forest Ecology and Management, 2020, 473: 118309.

- [37] Wang H F, Wang Z Q, Dong X Y. Anatomical structures of fine roots of 91 vascular plant species from four groups in a temperate forest in Northeast China[J]. Plos One, 2019, 14(5): e0215126.
- [38] Farrar J F, Jones D L. The control of carbon acquisition by roots[J]. New Phytologist, 2010, 147(1): 43-53.
- [39] Iversen C M, McCormack M L, Powell A S, *et al.* A global fine-root ecology database to address below-ground challenges in plant ecology[J]. New Phytologist, 2017, 215(1): 15-26.
- [40] 陈克立. 氮添加对油松和辽东栎幼苗次生代谢过程的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.
- [41] Kobe R K, Iyer M, Walters M B. Optimal partitioning theory revisited: nonstructural carbohydrates dominate root mass responses to nitrogen[J]. Ecology, 2010, 91(1): 166-179.

Response of C, N, P Stoichiometry of Fine and Coarse Roots of *Metasequoia glyptostroboides* Plantation to Nitrogen Addition

WEN Yu-xiang¹, FENG Kun-qiao², TONG Ran¹, WU Tong-gui¹, Wang Gao-feng³

(1. East China Coastal Forest Ecosystem Long-term Research Station, Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, Zhejiang, China; 2. Forest Farm of Dongtai City, Jiangsu Province, Dongtai 224200, Jiangsu, China; 3. Department of Forestry and Environmental Conservation, Clemson University, Clemson 29634-0317, SC, USA)

Abstract: [Objective] The responses of fine roots and coarse roots stoichiometric characteristics to nitrogen (N) addition were determined to reveal the difference between fine roots and coarse roots for *Metasequoia glyptostroboides*, which would provide theoretical guidance for understanding plant strategies under soil nutrient changing. [Method] We conducted a long-term N addition experiment in *M. glyptostroboides* plantations in Forest Farm of Dongtai City, Jiangsu Province, with four levels of N addition including control (CK, 0 kg·hm⁻²·a⁻¹), low N (LN, 56 kg·hm⁻²·a⁻¹), medium N (MN, 168 kg·hm⁻²·a⁻¹), and high N (HN, 280 kg·hm⁻²·a⁻¹). The carbon (C), N, phosphorus (P) concentrations of fine roots (diameter < 2 mm) and coarse roots (2 mm ≤ diameter ≤ 5 mm) and the soil physical and chemical properties were measured. [Result] (1) N addition significantly promoted soil organic carbon and Alkali-hydrolyzable N content, and the promotion effect weakened with the increase of N addition. (2) P concentration, C:N in both fine roots and coarse roots decreased, while N concentration, C:P, N:P increased with the increase of N addition. In addition, the response of N concentration, C:N and N:P in fine roots and coarse roots to N addition were significantly different under HN treatment, which showed the response of N concentration, C:N and N:P in fine roots to N addition weakened. (3) The plastic response of N concentration and C:N in coarse root were significantly higher than those in fine root under high N treatments. Also, the plastic response of N:P in coarse root was significantly higher than that in fine root under medium N and high N treatments. [Conclusion] The response of C, N, P stoichiometry in both fine roots and coarse roots to N deposition was consistent, while, plasticity response of C, N, P stoichiometry in coarse root was stronger than that in fine root under HN treatment. Overall, our findings would provide insights into the understanding of plant belowground nutrient allocation strategies under N addition, and also support for management of coastal shelterbelt.

Keywords: *Metasequoia glyptostroboides*; nitrogen addition; fine root; coarse root; C, N, P stoichiometry