

DOI: 10.13332/j.1000-1522.20160243

氮添加对3个油松种源幼苗生物量及其分配的影响

宋沼鹏¹ 梁冬² 侯继华¹

(1 北京林业大学森林资源与生态系统过程北京市重点实验室 2 国网北京经济技术研究院)

摘要:为了解氮沉降对我国特有种油松3个种源幼苗的生长及其生物量分配的影响,本研究以北京(BJ)、山西(SX)、内蒙古(NMG)3个不同种源的油松幼苗为研究材料,设计5个人工氮添加水平:对照(N0, 0 kg/(hm²·a)),以N计,下同),低氮水平(N1, 15 kg/(hm²·a)),中氮水平(N2, 25 kg/(hm²·a)),高氮水平(N3, 50 kg/(hm²·a))以及过饱和氮水平(N4, 150 kg/(hm²·a))。测定不同氮添加水平下3个种源油松幼苗的基径、株高、月生长量、生物量及各部分生物量分配比例的差异,探讨不同种源油松幼苗对氮沉降的响应机制。结果表明:1)氮添加对BJ种源油松幼苗的平均株高有显著影响($P<0.05$),但是对其平均基径没有显著影响;氮添加使SX和NMG种源油松幼苗株高和基径均产生了影响,但这些影响均不显著。2)氮添加使得BJ种源油松幼苗的株高月生长量增加,而基径月生长量有所降低,但变化均不显著;NMG种源油松幼苗的基径月生长量在N4水平下均显著降低($P<0.05$)。3)在N1的氮水平下,BJ种源油松幼苗的全株生物量、地上部分生物量和茎生物量均表现为显著增加($P<0.05$);氮添加使SX种源油松幼苗叶生物量在不同氮添加下发生了显著降低;而氮添加对NMG种源油松幼苗生物量的变化影响不显著。4)SX种源油松幼苗的叶质量比在N3条件下发生了显著增加($P<0.05$);随着氮添加浓度的升高,NMG种源油松的根质量比在N2、N3、N4水平下均表现为显著降低,茎质量比在N1、N2、N3水平下显著增加。5)分析油松幼苗的变异来源发现,基径与氮添加处理和种源这2个因素的交互作用存在密切关联,对基径、株高的极显著性差异均来源于种源的不同,对基径月生长量、叶质量比以及根叶比的显著性差异亦均由于种源的不同。同时,在处理 and 种源的交互作用下,油松幼苗的基径及其月生长量、茎叶比和根叶比没有显著的相关性。综上得出,持续的氮添加已经影响了油松种群的内部稳定性。

关键词:氮添加;油松幼苗;生物量;生物量分配

中图分类号:S718.45;S791.254 文献标志码:A 文章编号:1000-1522(2017)08-0050-10
SONG Zhao-peng¹; LIANG Dong²; HOU Ji-hua¹. **Effects of nitrogen addition on the seedling biomass and its allocation of three *Pinus tabulaeformis* provenances.** *Journal of Beijing Forestry University* (2017)**39**(8) 50-59 [Ch,48 ref.]

1 Key Laboratory of Forest Resources and the Ecosystem Process , Beijing Forestry University , Beijing, 100083, P. R. China;
2 State Grid Beijing Economic and Technological Research Institute, Beijing, 100052 ,P. R. China.

Nitrogen deposition is much heavier in the north of China, which exerts a great influence on forest ecological system dynamics. To improve our understanding about the effects of elevating N deposition on the growth and the biomass allocation pattern of *Pinus tabulaeformis* seedlings, a nitrogen addition experiment with three provenances of *P. tabulaeformis* seedlings was carried out on Lingkong Mountain in Shanxi Province, northern China. Three-year-old *P. tabulaeformis* seedlings of three different provenances, Beijing (BJ), Shanxi (SX) and Neimenggu (NMG), were planted in a common garden, and five nitrogen treatments with three replications were designed, including: control (N0, 0 kg/(hm²·a)), in N, similarly hereinafter), low nitrogen level(N1, 15 kg/(hm²·a)), middle nitrogen level (N2,

收稿日期: 2016-08-29 修回日期: 2017-01-13
基金项目: 生物多样性与生态工程教育部重点实验室开放课题、国家自然科学基金青年基金项目(31000263)。
第一作者: 宋沼鹏。主要研究方向: 生态系统多样性。Email : songzp@bjfu.edu.cn 地址: 100083 北京市海淀区清华东路35号北京林业大学林学院。
责任作者: 侯继华, 博士, 副教授。主要研究方向: 生态系统多样性。Email : houjihua@bjfu.edu.cn 地址: 同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

25 kg/(hm²·a)), high nitrogen level (N3, 50 kg/(hm²·a)) and the supersaturated nitrogen level (N4, 150 kg/(hm²·a)). The base diameter, plant height, monthly growth amount, biomass and the biomass allocation pattern of *P. tabuliformis* seedlings under different nitrogen addition levels were measured. The results showed that: 1) Adding nitrogen had remarkable effect on plant height for BJ provenance seedlings ($P < 0.05$), but there was no significant impact on the average base diameter. The base diameters of SX and NMG provenance seedlings were influenced by nitrogen addition treatments, but these effects were not significant. 2) The height growth of BJ provenance seedlings increased under adding nitrogen treatments, while their base diameter growth decreased, but these effects were not significant; The month base diameter growth of NMG provenance seedling decreased significantly under the N4 treatments ($P < 0.05$). 3) The growth of BJ provenance was affected by nitrogen addition, with dry biomass, dry biomass of the whole plant, the aboveground part and stem increasing significantly under the N1 nitrogen treatment ($P < 0.05$). Leaf dry biomass of SX provenance seedlings decreased significantly under different nitrogen addition treatments, while there was no significant changes of the whole plant biomass of NMG provenance seedling. 4) Leaf mass ratio of SX provenance seedlings increased significantly under the N3 level nitrogen addition treatments ($P < 0.05$); The root mass ratio of NMG provenance seedlings reduced significantly with the incensement of concentration of nitrogen addition. while stem mass ratio showed inversed trend; 5) The analysis of sources of variation showed that the variation of base diameter was related closely with both nitrogen treatment and provenance, but those of month growth of base diameter, leaf mass ratio and root-leaf ratio were only associated with the provenance. In conclusion, continuous nitrogen added has affected the internal stability of *Pinus tabuliformis* populations.

Key words nitrogen addition; *Pinus tabuliformis* seedling; biomass; biomass allocation

随着化肥用量的增加、化石燃料的不断利用,过多的氮素通过大气沉降到植物生态系统,进而通过淋溶储存在土壤中,参与生态系统的氮循环^[1-2],而植物通过组织的光合作用将空气中的氮素吸收并导致植物体各器官如根茎叶的氮素积累^[3-4]。从氮素的循环角度来看,多数学者将土壤氮储存、吸收、流失以及土壤微生物的硝化和反硝化作用考虑到氮沉降对森林生态系统的影响之中,不同的生态过程必然会对陆地植被的生长、分布、群落结构以及生态系统功能产生一定的影响^[5-6]。

对于陆地植被而言,早期研究发现,大气氮沉降可以提高植被的可利用氮,促进植物的生长发育,使植物的初级生产力提高^[7-8]。然而,更多的研究表明,随着大气氮沉降量的不断增大,沉降到森林中的氮对植物的作用效果会随林地营养状况和氮输入量不同而产生差异。在氮素相对富余的森林生态系统中,氮的增加对植物的促进作用减小,甚至会产生抑制效应。比如, Magill 等^[9]实验指出,长期的氮沉降使得马萨诸塞州西部松树 (*Pinus* sp.) 和纽约东南部的混合橡树 (*Quercus* sp.) 森林的死亡率升高。在美国 Havard Forest 中进行的氮沉降模拟实验也发现,施氮使针叶林的生产力开始降低^[10]。对中国鼎湖山主要森林类型植物进行氮沉降模拟实验发现,

较低浓度的氮添加可以有效地促进植物的生长以及生物量的增加,提高生产力;而高浓度的氮添加使得系统内达到氮饱和状态时,植物的生长受到抑制^[11];同时森林调查的研究还发现,氮沉降还会改变物种之间的竞争相互作用,增加光照限制,同时高氮沉降使森林生态系统中物种数目有所减少^[12]。张蕊等^[13]实验表明,不同种源的木荷 (*Schima* sp.) 由于立地条件的差异对氮添加的敏感程度不同,最终导致木荷生长的加速或抑制。近几年来,众多学者倾向于将氮沉降与陆地生态系统动力学以及生物地球化学模型相结合,用模型理论探讨氮源和氮汇的平衡,为氮沉降的研究提供了新的思路^[14-16]。

植物生物量分配对氮沉降的响应与其对 CO₂ 浓度升高的响应在一定程度上表现为相反的趋势。CO₂ 浓度的升高使云杉 (*Picea* sp.) 分配到根部的生物量增加,而氮沉降使地上部分的生物量有所增加^[17]。同时有氮沉降实验证明,过量的氮沉降还会对植物根系的生长表现出不利,使植物分配在根部的生物量减少^[18],过量的氮添加会损伤根系,减少细根生物量,危害根系生长,降低根系对养分的吸收能力^[19],也会使土壤中的植物根系分布相对变浅^[20]。李德军等^[21]对木荷和黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*) 幼苗进行模拟氮添加实验后

发现,幼苗在根部分配的生物量比例有所下降;同时,根部受到的抑制作用随施氮量增加也逐渐加剧。也有实验发现,对针叶树种的幼苗施氮后,施氮量最高的幼苗细根生物量在7个月后比对照组下降近36%^[22]。到目前为止,对氮沉降的研究大多集中在不同物种对氮沉降的响应及其机制的研究上,但是大多数物种在其分布区内以多个种群形式存在,而不同种群作为生物适应和进化的基本单位,对氮沉降的适应和响应机制会有所差别,但是在这方面鲜有研究。因此,对同一物种的不同种源个体进行研究能够有效的揭示植物对氮沉降响应机制。

油松(*Pinus tabulaeformis*)是我国的特有树种^[23],在我国暖温带地区分布广泛,是具有代表性的广布种,为研究不同种源植物对氮沉降的响应机制提供了良好的实验材料。由于不同分布区内气候条件及立地条件存在差别,使得不同种源的油松在形态、生理、抗性等方面形成了比较明显的地理差异^[24]。近年来,我国东部森林分布区氮沉降水平较高^[25],因此油松在森林生态系统中的生长必然会受到影响。同时,不同地区的原生境土壤氮水平不同,氮沉降水平不同,也使不同环境条件下的油松种群对氮沉降增加的响应会存在差异。为了更好的理解不同种源油松对氮添加的响应机制,本实验参照姬明飞^[26]对油松林遗传群体的研究,选择已经具有明显遗传特性的3个种源的油松幼苗作为研究对象,通过比较不同浓度氮添加下3个种源油松幼苗的基径、株高、生物量及其分配等的变化,探讨油松对氮沉降的适应机制,为更好的对油松进行分区保护和利用提供科学依据。

1 研究地概况与研究方法

1.1 研究地概况

研究地点位于山西省沁源县灵空山自然保护区,国家林业局太岳山森林生态系统定位站(112°07' E, 36°38' N)。该地属于温带半干旱大陆性季风气候,森林类型主要以暖温带落叶阔叶林为主^[27-28]。四季分明,昼夜温差大,年均温度为8.6℃。降水集中在夏季,约占全年降水量的60%,年平均降水量约600 mm^[29]。年平均相对湿度60%~65%,年均日照2 600 h,年平均无霜期110~125 d^[25]。

1.2 实验材料

本研究选取北京(BJ)、山西(SX)、内蒙古(NMG)3个种源的3年生油松移栽幼苗为实验对象。移栽幼苗分别来源于北京风沙源育苗中心、山西省太岳山灵空山林场、内蒙古赤峰市松山区安林苗圃,均为当地天然林区收集种子经人工培育而成。

3个种源的油松幼苗平均基径和平均株高在实验前没有显著差异^[30]。

1.3 研究方法

1.3.1 实验设计

依据前期实验方案,在灵空山林场附近,选取10 m×20 m平坦实验样地。移除原样地内表层50 cm的土壤,回填天然油松林林下的土壤。林下土壤的有机质含量为(20.91±2.30) g/kg,土壤全氮含量为(1.15±0.03) g/kg,土壤全磷含量为(0.61±0.02) g/kg。样地进一步划分为15个3 m×3 m的小样方,小样方间横向间隔1 m。为了避免相邻样方间植物根系受不同氮添加水平的影响,小样方之间用石棉瓦隔开,石棉瓦深度为50 cm,详见文献[30]。设置5个氮添加水平,每个水平3次重复。5个添加水平依次为:对照(N0, 0 kg/(hm²·a)),低氮(N1, 15 kg/(hm²·a)),中氮(N2, 25 kg/(hm²·a)),高氮(N3, 50 kg/(hm²·a))和过饱和氮(N4, 150 kg/(hm²·a))。2011年10月对不同种源的油松幼苗做标记,随机混植到样地内,每个小样方中每个种源的幼苗各6株,株间距为50 cm。

自2012年6月起每月中旬,将相应质量的NH₄NO₃溶于3 L水中,向每个小样方中的地面均匀喷施,N0处理喷施等量的水。

1.3.2 基径、株高、月生长量及生物量的测定

1) 每个小样方内随机选择不同种源油松幼苗各3株进行测量,则每个氮添加水平下每个种源的油松幼苗共9株作为重复。2012年5月底(氮添加前)测量每个小样方内各个种源油松幼苗的株高和基径。株高用钢卷尺测量,精确到0.1 cm;基径用数显游标卡尺测量,每次在幼株高于地面1 cm处测定,精确到0.01 mm。

2) 氮添加2年后,于2014年6、7和8月在每个小样方中选择3株油松幼苗株高和基径,则每个氮添加水平下每个种源的油松幼苗共9株作为重复。为消除测量误差的影响,取3个月的平均值作为每株油松幼苗本年度的平均基径(D/mm)及平均株高(H/m),测量方法同上。并计算7月份每株油松幼苗的基径月均生长量(ΔD)和株高月均生长量(ΔH)。

株高月生长量 $\Delta H=7$ 月份的株高-6月份株高
基径月生长量 $\Delta D=7$ 月份的基径-6月份基径

3) 2014年8月底将油松幼苗全株收获,分成根、茎、叶3部分,85℃烘干至恒质量后称其干质量,根生物量(RB, Root biomass)、茎生物量(SB, Stem biomass)和叶生物量(LB, Leaf biomass),并计算得到全株生物量(TB, Total biomass)、地上生物量

(AB, Above ground biomass), 并同时进行如下计算。

- 根质量比 (Root mass ratio) = RB/TB
- 茎质量比 (Stem mass ratio) = SB/TB
- 叶质量比 (Leaf mass ratio) = LB/TB
- 茎叶比 (Stem leaf ratio) = SB/LB
- 根叶比 (Root leaf ratio) = RB/LB
- 根冠比 (Root shoot ratio) = RB/AB

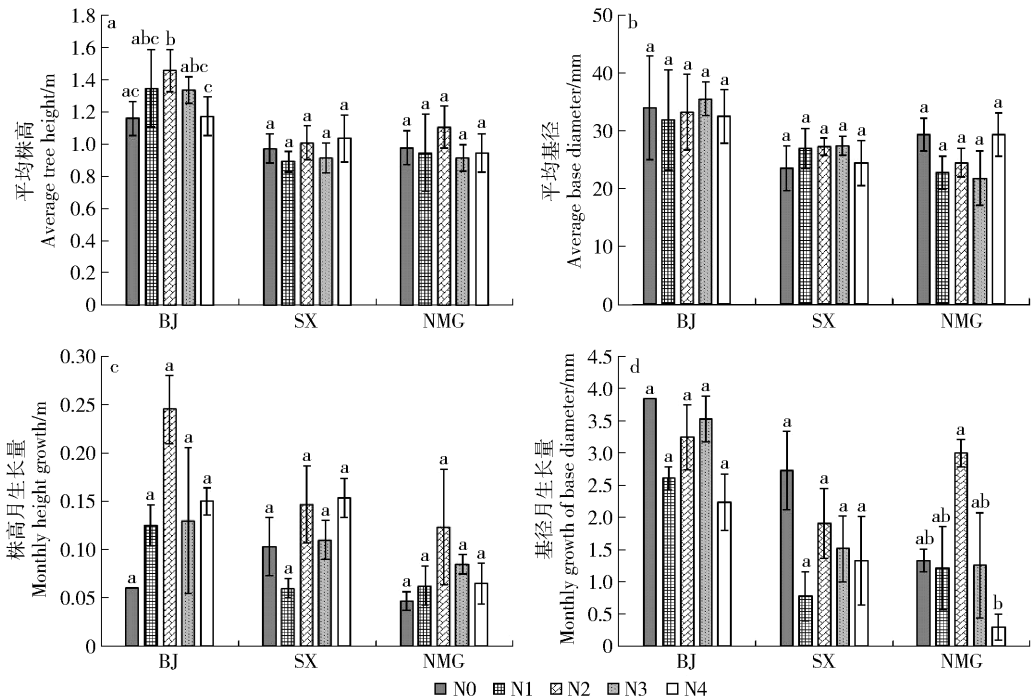
1.4 数据处理

利用单因素方差分析(ANOVA)及 LSD 多重比较检验不同处理间各指标的差异显著性,并用 Univariate two-way 双因素方差分析法分析指标变异来源;数据分析由 SPSS 18.0 软件完成;图表绘制由 SPSS 18.0 软件和 Sigma Plot 12.0 完成。

2 结果与分析

2.1 氮添加对不同种源油松幼苗基径、株高及其月生长量的影响

氮添加对不同种源油松幼苗的基径和株高影响



BJ,SX,NMG 分别表示北京、山西、内蒙古。N0、N1、N2、N3、N4 分别为 0、15、25、50、150 kg/(hm²·a) 氮添加水平。不同小写字母表示不同处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)。下同。BJ,SX,NMG represent Beijing, Shanxi and Inner Mongolia, respectively. N0,N1,N2,N3,N4 mean 0, 15, 25, 50, 150 kg/(ha·a) nitrogen addition level, respectively. Different lowercase letters indicate significant difference among nitrogen treatments at $P < 0.05$ level. Same as below.

图 1 氮添加对不同种源油松幼苗基径、株高及月生长量的影响

Fig. 1 Effects of nitrogen addition on the tree height, base diameter and monthly growth of *Pinus tabuliformis* seedlings

2.2 氮添加对不同种源油松幼苗生物量的影响

在不同氮添加浓度处理下,各种源油松幼苗的生物量变化如表 1 所示。BJ 油松幼苗受氮添加的影响较大,处理间幼苗生物量表现出显著性差异 ($P < 0.05$)。全株生物量、地上部分生物量和茎生

不同(图 1a、1b)。不同氮添加水平 BJ 油松幼苗的平均株高均高于对照,幼苗的平均株高在 N2 下最大($P < 0.05$),但是其平均基径没有显著变化。氮添加对 SX 油松幼苗平均株高的影响不显著,虽然氮添加使 SX 种源油松幼苗的基径有所增加,但变化不显著。N2 促进了 NMG 油松幼苗株高的生长,N1、N2、N3 抑制了 NMG 油松幼苗基径的增长,但这些影响均不显著。

氮添加使得 BJ 油松幼苗的基径月生长量增加,并在 N2 水平下影响最大,但影响不显著,同时氮添加使得 BJ 油松幼苗的株高月生长量有所增加(图 1c、1d)。SX 油松幼苗的基径月生长量和株高月生长量在氮添加下均没有发生显著变化。氮添加对 NMG 油松幼苗的株高月生长量的影响不显著,但是使株高月生长量增加,并在 N2 水平下达到最大,NMG 油松幼苗的基径月生长量在 N4 水平下均显著降低($P < 0.05$),说明 N4 水平下对 NMG 油松幼苗的增长产生了抑制作用。

物量均在 N1 氮水平下显著增加,并达到最大;在 N2、N3 水平下幼苗生物量增加的趋势不明显。氮添加对 SX 油松幼苗生物量产生了一定的抑制效应,地上生物量及茎、叶生物量以对照最大;N1 处理下根的生物量高于其他处理,但是处理间差异不

显著;N2 条件下,叶生物量发生了显著降低 ($P < 0.05$)。而氮添加对 NMG 油松幼苗生物量的影响不显著,在 N3 水平下,NMG 油松幼苗的地上生物量

和茎生物量达到最大, N4 水平对 NMG 油松幼苗的生长表现为抑制作用。

表 1 氮添加对油松幼苗生物量的影响

Tab.1 Effects of nitrogen addition on *P. tabuliformis* seedling biomass

	处理 Treatment	北京 BJ	<i>P</i>	山西 SX	<i>P</i>	内蒙古 NMG	<i>P</i>
全株生物量 Total biomass/g	N0	261.02 ± 3.39 ^a	0.042 *	199.47 ± 0.60 ^a	0.558	176.23 ± 8.67 ^a	0.99
	N1	342.10 ± 14.94 ^b		201.51 ± 1.85 ^a		167.36 ± 9.76 ^a	
	N2	260.41 ± 23.86 ^a		150.95 ± 3.99 ^a		158.86 ± 5.05 ^a	
	N3	235.46 ± 23.54 ^a		176.11 ± 14.78 ^a		172.03 ± 21.4 ^a	
	N4	238.92 ± 17.32 ^a		168.81 ± 26.71 ^a		161.93 ± 56.7 ^a	
地上生物量 Aboveground biomass/g	N0	139.57 ± 2.79 ^a	0.077	130.95 ± 8.91 ^a	0.438	102.42 ± 4.50 ^a	0.887
	N1	229.84 ± 0.85 ^b		125.93 ± 5.10 ^a		107.39 ± 9.79 ^a	
	N2	161.07 ± 38.92 ^a		94.00 ± 6.91 ^a		106.53 ± 3.54 ^a	
	N3	147.16 ± 12.27 ^a		110.27 ± 17.12 ^a		123.38 ± 20.5 ^a	
	N4	143.89 ± 6.14 ^a		105.97 ± 13.00 ^a		99.31 ± 32.61 ^a	
根生物量 Root biomass/g	N0	121.45 ± 0.60 ^a	0.58	68.52 ± 8.32 ^a	0.907	73.81 ± 3.97 ^a	0.574
	N1	112.26 ± 15.79 ^a		75.60 ± 3.04 ^a		59.97 ± 0.03 ^a	
	N2	99.35 ± 15.06 ^a		56.95 ± 2.92 ^a		52.34 ± 1.52 ^a	
	N3	88.31 ± 11.28 ^a		65.84 ± 3.32 ^a		48.65 ± 0.89 ^a	
	N4	95.03 ± 23.45 ^a		62.83 ± 14.84 ^a		62.62 ± 24.11 ^a	
茎生物量 Stem biomass/g	N0	112.44 ± 6.31 ^a	0.047 *	102.10 ± 10.67 ^a	0.617	73.85 ± 6.01 ^a	0.839
	N1	197.71 ± 5.37 ^b		100.72 ± 10.20 ^a		87.56 ± 6.75 ^a	
	N2	128.31 ± 37.36 ^a		75.44 ± 5.32 ^a		79.50 ± 0.63 ^a	
	N3	115.21 ± 9.44 ^a		87.39 ± 15.73 ^a		97.21 ± 17.18 ^a	
	N4	114.94 ± 7.58 ^a		83.01 ± 12.14 ^a		77.22 ± 30.07 ^a	
叶生物量 Leaf biomass/g	N0	27.14 ± 3.52 ^a	0.76	28.86 ± 1.76 ^a	0.034 *	28.57 ± 1.51 ^a	0.347
	N1	32.14 ± 6.22 ^a		25.21 ± 1.65 ^a		19.83 ± 3.04 ^a	
	N2	32.76 ± 1.56 ^a		18.56 ± 1.59 ^b		27.03 ± 4.16 ^a	
	N3	31.95 ± 2.83 ^a		22.89 ± 1.40 ^a		26.17 ± 3.34 ^a	
	N4	28.95 ± 1.44 ^a		22.96 ± 1.07 ^a		22.09 ± 2.54 ^a	

注:不同小写字母表示不同处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)。Note: Different lowercase letters indicate significant difference among nitrogen treatments at $P < 0.05$ level.

2.3 氮添加对不同种源油松幼苗生物量分配的影响

氮添加对不同种源油松幼苗根、茎、叶各部分的生物量分配情况也有显著影响(图2)。在氮添加的影响下,BJ 油松幼苗的根质量比、茎质量比、叶质量比、茎叶比、根叶比、根冠比均变化不显著。SX 油松幼苗的叶质量比在氮添加下发生了显著变异 ($P < 0.05$),N1、N2 条件下的叶质量比显著降低,N3 条件下的叶质量比显著增加,并在 N4 条件下达到最大(图2c)。NMG 油松幼苗的根质量比、茎质量比、根冠比均发生了显著变异 ($P < 0.05$)。随着氮添加

浓度的升高,NMG 油松幼苗的根质量比在 N1、N2、N3 水平下均表现为显著降低,并在 N3 条件下达到最低(图2a);茎质量比在 N1、N2、N3 水平下显著增加,并在 N3 条件下达到最大(图2b);氮添加使根冠比发生显著降低,并在 N3 条件下达到最低(图2f)。

2.4 生长指标变异来源分析

为了解实验中油松幼苗生长指标的变异来源,针对油松数据进行处理和种源的双因素方差分析。结果得出,油松幼苗的株高、株高月生长量、根质量比、茎质量比、叶质量比受到氮添加与种源差异的交互影响极显著 ($P < 0.01$),幼苗根冠比受到氮添加

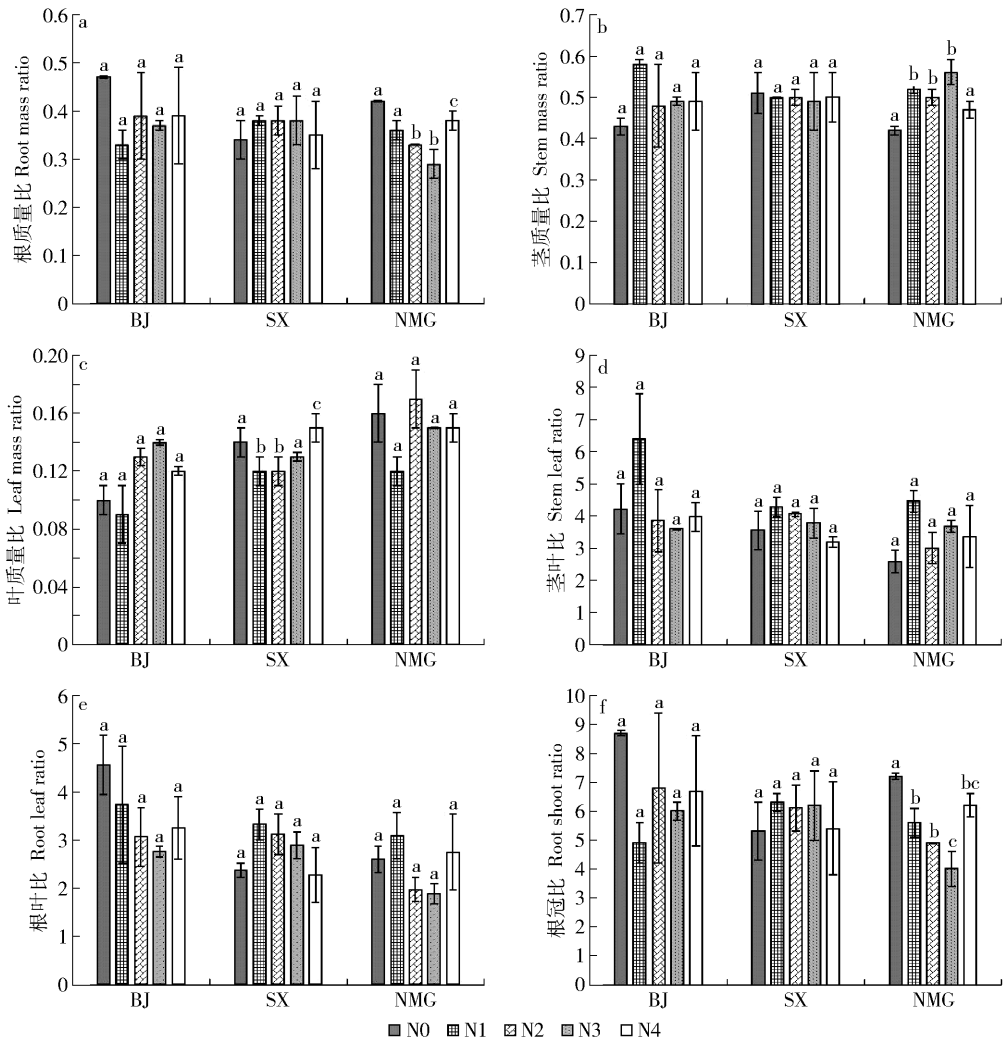


图 2 氮添加对 3 个种源油松幼苗生物量分配的影响

Fig. 2 Effects of nitrogen addition on biomass allocation of *P. tabuliformis* seedlings (mean ± SE)

与种源差异的交互影响显著 ($P < 0.05$)。幼苗基径月生长量、叶质量比以及根叶比的显著性差异亦均来源于种源的不同。此外,幼苗的基径、基径的月生长量、茎叶比和根叶比与氮添加处理和种源的交互作用没有显著的相关性,同时各生物量分配比值与氮沉降处理无相关关系(表 2)。

表 2 氮添加处理和种源对油松幼苗生长指标影响效应的方差分析

Tab. 2 Variance analysis in growth index effect of nitrogen addition treatment and provenance on *P. tabuliformis* seedlings

变异来源	df	基径	株高	基径月生长量	株高月生长量	根质量比
Sources of variation		Base	Tree	Monthly growth of	Monthly growth of	Root mass
		diameter/mm	height/m	base diameter/mm	tree height/m	ratio
氮添加 Nitrogen addition	4	0.954	0.223	0.176	0.671	0.451
种源 Provenance	2	0.040	0.000**	0.014*	0.202	0.438
氮添加 × 种源 Nitrogen addition × provenance	8	8.552	0.007**	1.447	0.002**	0.002**
		茎质量比	叶质量比	茎叶比	根冠比	根叶比
		Stem mass	Leaf mass	Stem leaf	Root shoot	Root leaf
		ratio	ratio	ratio	ratio	ratio
氮添加 Nitrogen addition	4	0.219	0.147	0.085	0.384	0.433
种源 Provenance	2	0.958	0.016*	0.084	0.327	0.046*
氮添加 × 种源 Nitrogen addition × provenance	8	0.002**	0.000**	0.381	0.011*	0.296

注：* 表示差异显著, $P < 0.05$ ；** 表示差异极显著, $P < 0.01$ 。Notes: * means significant difference at $P < 0.05$ level; ** means extremely significant difference at $P < 0.01$ level.

3 讨 论

植物在幼苗时期对环境变化的适应性具有明显的可塑性,因此在幼苗时期研究其对环境养分(如氮素)变化的适应,对了解植物对环境的适应机制具有重要的指示作用^[31]。

研究表明,在氮缺乏生态系统中,适量的氮添加可以促进植物生长,而过量的氮素添加会造成土壤酸化,改变植物元素之间的平衡,减少植物的生产力^[32-33]。本研究中,N2 水平下的氮添加处理使 BJ 种源油松幼苗的株高有显著增加;与 BJ 种源的油松幼苗相比,SX 和 NMG 油松幼苗的生长对氮添加的响应并不显著,高浓度氮抑制了 NMG 油松的生长。氮添加使得 BJ 油松幼苗的基径月生长量在 N2 水平下均增长较快,而株高月生长量有所降低,NMG 油松幼苗的基径月生长量在 N4 水平下显著降低。这与之前许多研究所得结果一致。例如:Magill^[34]的氮添加处理实验表明,随着氮浓度的增大,松树的生物量先增后减;日本赤松(*Pinus densiflora*)幼苗的生长在高氮浓度下,也受到了抑制了^[35]。在 Magill 等^[9]、方运霆等^[11]、肖迪等^[36]的研究中也得出,有些树种受氮素限制,其生产力会在氮添加条件下显著增加,而对于生存环境中氮素饱和的树种而言,持续的高氮输入会使其生产力下降。同时,随着氮添加浓度的升高,不同种源的油松对氮添加的响应能力不同。实验结果表现出,BJ 种源的油松幼苗在 N2 条件下表现为促进生长,同时在 N4 条件下未表现出显著的抑制,而 NMG 种源的油松幼苗在 N2 条件下表现为促进生长,而在 N4 条件下表现出显著的抑制,造成这种结果的原因是北京和内蒙古 2 个地区的氮沉降量有所差异,北京地区的氮沉降量比内蒙古地区氮沉降量高,造成 2 个种源的油松原有生境中的土壤的氮含量不同^[37]。Santiago 等^[38]在热带树种幼苗增氮实验中得出,施氮对幼苗生长与其生境土壤含氮量的饱和度有关。较高的土壤氮饱和度使得已经适应高氮条件的 BJ 种源的油松幼苗在 N4 条件下仍未表现出显著的降低;而较低土壤氮饱和度使得适应原有低氮条件的 NMG 种源的油松幼苗在 N4 条件下表现出显著的降低,山西地区的氮沉降量最大,影响土壤的饱和度^[39-40],所以氮添加并未对 SX 种源的油松幼苗产生显著影响。因此,不同种源油松的生长受到氮添加的影响已经表现出不同程度的促进或限制,进而影响其生产力。

根质量比、茎质量比、叶质量比、根叶比、茎叶比和根冠比,反映了植株各部分生物量的分配情况,是衡量植物生长状况的重要指标。同时,氮素的改变

也会影响植物体内的碳分配格局^[41]。在本研究中,SX 种源油松幼苗在 N3 水平下的叶质量比显著增加,表明高氮(N3)水平下有利于 SX 种源油松幼苗叶的生长。羊留冬等^[42]研究峨眉冷杉(*Abies fabri*)幼苗的总生物量、叶生物量和叶质量比发现,施氮处理后,叶片生物量比例有所增加,说明施氮促进了叶片生长。同时也有类似研究表明,一定量的氮添加可以增加土壤中有效氮的含量,促进植物包括叶茎在内的地上部分的生长,从而使植物生物量分配发生变化,影响幼苗生长^[43-44]。除大部分热带植物外,大多数的陆地植物在生长过程中均受氮素制约,在不饱和的氮环境中,氮沉降能有效促进植物叶片的生长及其养分吸收并用于植物的生长,而氮沉降超过生态系统的氮饱和则对植物叶片产生抑制作用,而植物叶片生长最为有利的情况通常是中等水平的氮沉降量,而具体量因地域不同有差异^[11]。山西地区的油松已经适应高浓度的氮沉降,在 N3 水平下仍在 SX 种源油松幼苗耐受范围之内,表现为显著促进叶片的生长,其他 2 个种源油松幼苗在该浓度下已经达到氮饱和,并未有显著变化。随着氮添加浓度的升高,NMG 种源油松幼苗的根质量比在 N2、N3、N4 水平下均表现为显著降低,表明高氮抑制 NMG 种源油松幼苗根的生长。当外界营养元素供应不足时,植物为了保证自身的生存和繁衍,会在养分吸收和合成的器官上投资比较多,促进植物根系和叶片的生长,用来增加对养分的吸收。当外界养分供应充足时,植物对吸收器官的投资减弱,而对其他结构如茎和枝的投资会有所提升^[45]。同时 NITREX 实验研究表明,施氮促进地上部分的生长,而对根系的生长不利^[18]。根系直接接触土壤,成为对氮素最先响应的器官,氮素含量过高会导致细根生物量以及根尖数减少^[46],对于 NMG 种源油松幼苗而言,中氮水平的氮添加已经属于饱和状态,当土壤氮饱和后过量的氮素会对油松造成伤害,植株侧根发育受到抑制^[47]。对于另外的 2 个种源油松幼苗,尤其是 SX 种源油松幼苗而言,氮添加水平仍在氮饱和范围之内,因此没有出现显著变化。从本文的氮添加实验结果看出,油松在适应周围环境的过程中,不同种源的油松在其生物量分配及适应策略上发生了改变,

此外,在该研究中对于 3 个种源油松幼苗生长指标变异来源的分析得出,氮添加与种源差异的交互作用对油松幼苗的株高月生长量、根质量比、茎质量比、叶质量比的影响极显著($P < 0.01$),说明相对于其他指标而言,这些指标能够更加准确并且客观的反映植物受到氮素和种源共同影响时的生长状

况,氮沉降对油松的适应性产生了很大的影响。而对基径、株高、基径月生长量、叶质量比以及根叶比的显著性差异亦均来源于种源的不同。说明对于已经形成明显遗传变异的油松种群在氮添加条件下对氮处理差异没有太大关联,在针对不同种源植物的研究中,杜启燃等^[48]在对栓皮栎(*Quercus variabilis*)的营养元素和非结构性碳水化合物含量及生物量的研究中也得出,不同种源栓皮栎对环境的适应机制不同。经过上述研究发现,不同种源的油松生长对氮添加处理的结果表现的比较多样,而想要深入的研究引起这种差异的内在原因,需要对油松的生理特性作出进一步的分析。

4 结 论

在本研究中,较 SX 和 NMG 种源的油松幼苗,高浓度的氮添加处理对 BJ 种源油松幼苗的生长有更显著的促进作用。3 个不同种源油松幼苗在不同氮添加浓度下发生的生长变化,SX 种源的油松幼苗更能适应高氮浓度,不会在高氮浓度下产生抑制作用,而内蒙古地区的油松幼苗不太适应高氮浓度,从而影响油松的生长。较其他 2 个种源的油松幼苗高氮水平下有利于 SX 种源的油松幼苗叶的生长,而高氮会显著抑制 NMG 种源油松幼苗根的生长。因此对于不同种源的油松而言,不论是生长状况还是生物量分配情况都会在氮添加下表现出不同的响应机制。而这些差异的响应机制均与种源差异有明显的关系。说明对于同一物种在对氮沉降的响应机制上,会由于种源的不同而产生差异性的生长规律,并影响了油松种群的内部稳定性。

参 考 文 献

[1] MATTHEWS E. Nitrogenous fertilizers: global distribution of consumption and associated emissions of nitrous oxide and ammonia [J]. Global Biogeochemical Cycles, 1994, 8 (4): 411-439.

[2] LOVETT G M, GOODALE C L. A new conceptual model of nitrogen saturation based on experimental nitrogen addition to an oak forest [J]. Ecosystems, 2011, 14 (4): 615-631.

[3] XIA J, WAN S. Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition [J]. New Phytologist, 2008, 179 (2): 428-439.

[4] CROWLEY K F, MCNEIL B E, LOVETT G M, et al. Do nutrient limitation patterns shift from nitrogen toward phosphorus with increasing nitrogen deposition across the northeastern United States? [J]. Ecosystems, 2012, 15 (6): 940-957.

[5] ZHAO J, WANG F, LI J, et al. Effects of experimental nitrogen and/or phosphorus additions on soil nematode communities in a secondary tropical forest [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 75: 1-10.

[6] TEMPLER P H, WEATHERS K C, LINDSEY A, et al. Atmospheric inputs and nitrogen saturation status in and adjacent to Class I wilderness areas of the northeastern US [J]. Oecologia, 2015, 177 (1): 5-15.

[7] ABER J, MCDOWELL W, NADELHOFFER K, et al. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems [J]. BioScience, 1998, 48 (11): 921-934.

[8] TATE R L. Nitrogen in terrestrial ecosystems questions of productivity, vegetational changes, and ecosystem stability [J]. Soil Science, 1992, 154 (6): 508.

[9] MAGILL A H, ABER J D, BERNTSON G M, et al. Long-term nitrogen additions and nitrogen saturation in two temperate forests [J]. Ecosystems, 2000, 3 (3): 238-253.

[10] MAGILL A H, ABER J D, HENDRICKS J J, et al. Biogeochemical response of forest ecosystems to simulated chronic nitrogen deposition [J]. Ecological Applications, 1997, 7 (2): 402-415.

[11] 方运霆,莫江明,周国逸,等. 鼎湖山主要森林类型植物胸径生长对氮沉降增加的初期响应 [J]. 热带亚热带植物学报, 2005, 13 (3): 198-204.

FANG Y T, MO J M, ZHOU G Y, et al. Response of diameter at breast height increment to N additions in forests of Dinghushan Biosphere Reserve [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2005, 13 (3): 198-204.

[12] NIU S, WU M, HAN Y I, et al. Nitrogen effects on net ecosystem carbon exchange in a temperate steppe [J]. Global Change Biology, 2010, 16 (1): 144-155.

[13] 张蕊,王艺,金国庆,等. 施氮对木荷 3 个种源幼苗根系发育和氮磷效率的影响 [J]. 生态学报, 2013, 33 (12): 3611-3621.

ZHANG R, WANG Y, JIN G Q, et al. Nitrogen addition affects root growth, phosphorus and nitrogen efficiency of three provenances of *Schima superba* in barren soil [J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33 (12): 3611-3621.

[14] THOMAS R Q, ZAEHLE S, TEMPLER P H, et al. Global patterns of nitrogen limitation: confronting two global biogeochemical models with observations [J]. Global Change Biology, 2013, 19 (10): 2986-2998.

[15] THOMAS R Q, BROOKSHIRE E N, GERBER S. Nitrogen limitation on land: how can it occur in earth system models? [J]. Global Change Biology, 2015, 21 (5): 1777-1793.

[16] NIU S, CLASSEN A T, DUKES J S, et al. Global patterns and substrate-based mechanisms of the terrestrial nitrogen cycle [J]. Ecology Letters, 2016, 19 (6): 697-709.

[17] HÄTTENSCHWILER S, KÖRNER C. Biomass allocation and canopy development in spruce model ecosystems under elevated CO₂ and increased N deposition [J]. Oecologia, 1997, 113 (1): 104-114.

[18] PERSSON H, AHLSTRÖM K, CLEMENSSON-LINDELL A. Nitrogen addition and removal at Gårdsjön: effects on fine-root growth and fine-root chemistry [J]. Forest Ecology and Management, 1998, 101 (1): 199-205.

[19] MO J M, ZHANG W, ZHU W X, et al. Nitrogen addition reduces soil respiration in a mature tropical forest in southern China [J]. Global Change Biology, 2008, 14 (2): 403-412.

[20] SCHULZE E D. Air pollution and forest decline in a spruce (*Picea*

- abies*) forest[J]. Science, 1989, 244: 776-783.
- [21] 李德军, 莫江明, 方运霆, 等. 模拟氮沉降对南亚热带两种乔木幼苗生物量及其分配的影响[J]. 植物生态学报, 2005, 29(4): 543-549.
- LI D J, MO J M, FANG Y T, et al. Effects of simulated nitrogen deposition on biomass production and allocation in *Schima superba* and *Cryptocarya concinna* seedlings in subtropical china[J]. Acta Phytocologica Sinica, 2005, 29(4): 543-549.
- [22] VAN DIJK H F G, DE LOUW M H J, ROELOFS J G M, et al. Impact of artificial, ammonium-enriched rainwater on soils and young coniferous trees in a greenhouse (Part II): effects on the trees[J]. Environmental Pollution, 1990, 63(1): 41-59.
- [23] 陈云明, 梁一民. 黄土高原林草植被建设的地带性特征[J]. 植物生态学报, 2002, 26(3): 339-345.
- CHEN Y M, LIANG Y M. The zonal character of vegetation construction on loess plateau[J]. Acta Phytocologica Sinica, 2002, 26(3): 339-345.
- [24] 徐化成, 李长喜, 唐谦. 北京地区油松生态型变异的研究[J]. 林业科学研究, 1992, 5(2): 142-148.
- XU H C, LI C X, TANG Q. *Pinus tabuliformis* variation of ecological research in Beijing[J]. Forest Research, 1992, 5(2): 142-148.
- [25] LIU X J, DUAN L, MO J M, et al. Nitrogen deposition and its ecological impact in China: an overview[J]. Environmental Pollution, 2011, 159(10): 2251-2264.
- [26] 姬明飞. 中国主要森林树种功能性状变化规律以及驱动力的研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2011.
- JI M F. The patterns and driving forces of plant functional traits in the forest biomes of China[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2011.
- [27] 汪金松. 模拟氮沉降对暖温带油松林土壤碳循环过程的影响[D]. 北京: 北京林业大学, 2013.
- WANG J S. Effects of simulated nitrogen deposition on soil carbon cycling processes of *Pinus tabuliformis* forests in warm temperate of China[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2013.
- [28] 朱建奎. 山西太岳山地区森林土壤理化性状研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2009.
- ZHU J K. Study on physico-chemical characteristics of forest soil on Taiyue Mountain in Shanxi Province[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2009.
- [29] 刘保新. 生长季山西太岳山油松人工林土壤呼吸速率研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2011.
- LIU B X. A study on the soil respiration rate of *Pinus tabuliformis* plantation in the growing season in Taiyue Mountain, Shanxi Province, China[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2011.
- [30] 蒋思思, 魏丽萍, 杨松, 等. 不同种源油松幼苗的光合色素和非结构性碳水化合物对模拟氮沉降的短期响应[J]. 生态学报, 2015, 35(21): 1-11.
- JIANG S S, WEI L P, YANG S, et al. Short term responses of photosynthetic pigments and nonstructural carbohydrates to simulated nitrogen deposition in three provenances of *Pinus tabuliformis* Carr. seedlings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(21): 1-11.
- [31] ELBERSE I A M, VAN DAMME J M M, VAN TIENDEREN P H. Plasticity of growth characteristics in wild barley (*Hordeum spontaneum*) in response to nutrient limitation[J]. Journal of Ecology, 2003, 91(3): 371-382.
- [32] BAUER G A, BAZZAZ F A, MINOCHA R, et al. Effects of chronic N additions on tissue chemistry, photosynthetic capacity, and carbon sequestration potential of a red pine (*Pinus resinosa* Ait.) stand in the NE United States[J]. Forest Ecology and Management, 2004, 196(1): 173-186.
- [33] LU X, MAO Q, GILLIAM F S, et al. Nitrogen deposition contributes to soil acidification in tropical ecosystems[J]. Global Change Biology, 2014, 20(12): 3790-3801.
- [34] MAGILL A H, ABER J D, CURRIE W S, et al. Ecosystem response to 15 years of chronic nitrogen additions at the Harvard Forest LTER, Massachusetts, USA[J]. Forest Ecology and Management, 2004, 196(1): 7-28.
- [35] NAKAJI T, FUKAMI M, DOKIYA Y, et al. Effects of high nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* seedlings[J]. Trees, 2001, 15(8): 453-461.
- [36] 肖迪, 王晓洁, 张凯, 等. 模拟氮沉降对五角枫幼苗生长的影响[J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(10): 50-57.
- XIAO D, WANG X J, ZHANG K, et al. Effects of simulated nitrogen deposition on growth of *Acer mono* seedlings[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2015, 37(10): 50-57.
- [37] 顾峰雪, 黄玫, 张远东, 等. 1961—2010 年中国区域氮沉降时空格局模拟研究[J]. 生态学报, 2016, 36(12): 3591-3600.
- GU F X, HUANG M, ZHANG Y D, et al. Modeling the temporal-spatial patterns of atmospheric nitrogen deposition in China during 1961-2010[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(12): 3591-3600.
- [38] SANTIAGO L S, WRIGHT S J, HARMS K E, et al. Tropical tree seedling growth responses to nitrogen, phosphorus and potassium addition[J]. Journal of Ecology, 2012, 100(2): 309-316.
- [39] 汪金松, 赵秀海, 张春雨, 等. 模拟氮沉降对油松林土壤有机碳和全氮的影响[J]. 北京林业大学学报, 2016, 38(10): 88-94.
- WANG J S, ZHAO X H, ZHANG C Y, et al. Effects of simulated nitrogen deposition on soil organic carbon and total nitrogen content in plantation and natural forests of *Pinus tabuliformis*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2016, 38(10): 88-94.
- [40] 汪金松, 王晨, 赵秀海, 等. 模拟氮沉降对油松林单一及混合叶凋落物分解的影响[J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(10): 14-21.
- WANG J S, WANG C, ZHAO X H, et al. Effects of simulated nitrogen deposition on decomposition of single and mixed leaf litters in the plantation and natural forests of *Pinus tabuliformis*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2015, 37(10): 14-21.
- [41] POORTER H, NAGEL O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review[J]. Functional Plant Biology, 2000, 27(12): 1191-1191.
- [42] 羊留冬, 王根绪, 杨阳, 等. 峨眉冷杉幼苗叶片功能特征及其 N, P 化学计量比对模拟大气氮沉降的响应[J]. 生态学杂志, 2012, 31(1): 44-50.

YANG L D, WANG G X, YANG Y, et al. Responses of leaf functional traits and nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Abies Fabiri* seedlings in Gongga Mountain to simulated nitrogen deposition[J]. Chinese Journal of Ecology, 2012, 31(1): 44-50.

[43] FLÜCKIGER W, BRAUN S. Nitrogen deposition in Swiss forests and its possible relevance for leaf nutrient status, parasite attacks and soil acidification [J]. Environmental Pollution, 1998, 102(1): 69-76.

[44] 段洪浪, 刘菊秀, 邓琦, 等. CO₂ 浓度升高与氮沉降对南亚热带森林生态系统植物生物量积累及分配格局的影响[J]. 植物生态学报, 2009, 33(3): 570-579.

DUAN H L, LIU J X, DEGN Q, et al. Effects of elevated CO₂ and N deposition on plant biomass accumulation and allocation in subtropical forest ecosystems; a mesocosm study [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2009, 33(3): 570-579.

[45] JOHANSSON M. The influence of ammonium nitrate on the root growth and ericoid mycorrhizal colonization of *Calluna vulgaris* (L.) Hull from a Danish heathland [J]. Oecologia, 2000, 123(3): 418-424.

[46] WALCH-LIU P, IVANOV I I, FILLEUR S, et al. Nitrogen regulation of root branching[J]. Annals of Botany, 2006, 97(5): 875-881.

[47] ZHANG H, JENNINGS A, BARLOW P W, et al. Dual pathways for regulation of root branching by nitrate [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1999, 96(11): 6529-6534.

[48] 杜启燃. 不同种源栓皮栎幼苗对 CO₂ 增加和 N 增加的生理生态特性响应[D]. 武汉: 华中农业大学, 2013: 1-81.

DU Q R. The eco-physiological response of different source *Quercus variabilis* seedlings to increased atmospheric CO₂ and N addition [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2013: 1-81.

(责任编辑 赵 勃
责任编辑 臧润国)