

功能性状和立地条件决定树木根系 NO₃⁻-N 吸收能力

于淼 徐程扬*

(北京林业大学城市林业研究中心, 干旱半干旱地区森林培育及生态系统研究国家林草局重点实验室,
森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

摘要:【目的】养分是干旱瘠薄立地中树木生长的重要限制因素, 树木对干旱瘠薄立地养分吸收利用方式决定其生态适应对策。论文通过野外原位测定根系氮吸收动力学及其与根系形态性状间的耦合关系研究, 为揭示林木对干旱、瘠薄环境的适应机制奠定基础。【方法】以北京浅山区三种生长速度差异较大的观赏树种山桃、栓皮栎和元宝枫为对象, 采用 NO₃⁻-N 浓度梯度为 0.0、0.2、0.4、0.6、0.8、1.0 mmol·L⁻¹ 的改良霍格兰营养液, 对生长在百望山森林公园两种立地中的树木开展了野外原位测定根系吸收动力学研究, 并通过线性模型研究了根系养分吸收动力学参数与根系形态性状间的关系。【结果】树种生长特性、立地条件及两者的交互效应对 NO₃⁻-N 吸收速率及动力学参数 V_{max}、K_m、C_{min}、 α 均有显著或极显著的影响。三个树种对氮的亲和力均较高, 元宝枫的 V_{max} 仅为山桃的 1/10、栓皮栎的 1/5, 生长在更加干旱、瘠薄立地中的速生树种对 NO₃⁻-N 的吸收具有补偿性。根系功能性状与 NO₃⁻-N 的吸收速率有很好的耦合关系, 其中 RD 和 SRL、RTD 可分别解释吸收速率变化的 12.29%和 30.38% (p<0.001)、2.9% (p<0.05), SRA 和 BI、SRL 和 Forks、SRA 和 NL、RTD 和 NL 的交互作用可显著解释吸收速率变化的 2.19%~4.1% (p<0.05)。当考虑单一功能性状与 NO₃⁻-N 吸收速率的关系时, 仅有 RD、log₁₀SRL、log₁₀RTD 与根系 NO₃⁻-N 吸收速率达到极显著水平 (p<0.05)。【结论】生长速度较快的山桃和栓皮栎根系 NO₃⁻-N 吸收速率在极端干旱瘠薄立地胁迫下显著降低, 元宝枫则相反。采取提高最大吸收速率 (高 V_{max}) 和降低氮亲和力 (高 K_m) 的“速度策略”保障了速生树种根系对 NO₃⁻-N 的补偿性吸收。高比根长、高比根表面积、低根直径和低根组织密度的形态性状组合, 可有效提高根系在干旱瘠薄立地中对 NO₃⁻-N 的吸收速率。

关键词: 原位测定; 立地条件; 种间差异; NO₃⁻-N 吸收; 功能性状; 细根觅食

中图分类号 Q948.11;

文献标识码: A

文章编号:

Functional traits and site conditions determine the NO₃⁻-N uptake capacity of tree root

YU Miao¹ XU Cheng-yang^{1*}

(Research Center for Urban Forestry of Beijing Forestry University, The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Key Laboratory for Silviculture and Forest Ecosystem in arid and semi-arid area of State Forestry and Grassland Administration, Beijing 100083, China)

Abstract: 【Objectives】 Nutrient is an important limiting factor for tree growth in arid and barren sites, and the way trees absorb and use nutrients in arid and barren sites determines their ecological adaptation strategies. In this paper, the dynamics of root nitrogen absorption and the coupling relationship between root morphological traits were measured in situ in the field, which laid a foundation for revealing the adaptation mechanism of trees to arid and barren environments. 【Methods】 We took three common ornamental tree species (*Prunus davidiana*, *Acer truncatum* and *Quercus variabilis*) with different growth rates in shallow mountain area of Beijing as the research object. Using modified Hogland nutrient solution with NO₃⁻-N concentration gradients of 0.0, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8, 1.0 mmol·L⁻¹, The root uptake kinetics of trees grown in two sites of Baiwangshan Forest Park was studied by in-situ measurement, and the relationship between root nutrient uptake kinetics parameters and root morphological characteristics was studied by linear model. 【Results】 The difference of growth characteristics, site conditions and the interaction of the above two factors all had an significant or extremely significant on root NO₃⁻-N uptake rate and kinetic parameters, such as: V_{max}, K_m, C_{min}, α . Three tree species all had high nitrogen affinity. The V_{max} of *A. truncatum* was only 1/10 of *P. davidiana* and 1/5 of *Q. variabilis*. Under the site conditions of more drought and barren, fast growing tree species had compensatory absorption of NO₃⁻-N. Root functional traits and the uptake rate of NO₃⁻-N had a good coupling relationship, the result showed that RD, SRL and RTD could respectively explain 12.29%, 30.38%

($P < 0.001$) and 2.9% ($P < 0.05$) of the variation of uptake rate. The interaction of SRA and BI, SRL and Forks, SRA and NL, RTD and NL could also significantly explain from 2.19% to 4.1% ($P < 0.05$). When considering the linear correlation between single functional trait and $\text{NO}_3\text{-N}$ uptake rate, only RD, $\log_{10}\text{SRL}$, $\log_{10}\text{RTD}$ reached a very significant level ($P < 0.05$). 【Conclusions】 The $\text{NO}_3\text{-N}$ uptake rate of *P. davidiana* and *Q. variabilis* with a faster growth rate decreased significantly under the extremely drought and barren site stress, while *A. truncatum* was the opposite. The "speed strategy" of increasing the maximum absorption rate (high V_{max}) and reducing nitrogen affinity (high K_m) ensured the compensatory absorption of $\text{NO}_3\text{-N}$ by the roots of fast-growing tree species. The combination of morphological traits with higher SRL, higher SRA, lower RD and lower RTD can effectively improve the uptake rate of $\text{NO}_3\text{-N}$ by roots in drought and barren sites.

Key words: in situ determination; site condition; different growth characteristics; $\text{NO}_3\text{-N}$ uptake; functional traits; root foraging

北京市浅山区生态公益林的建设与质量提升,是改善首都生态环境的重要窗口。其中,山桃(*Prunus davidiana* (Carrière) Franch)、元宝枫(*Acer truncatum* Bunge)和栓皮栎(*Quercus variabilis* Blume)是广泛应用于该区石质山地人工植被恢复的树种,关注其在不同程度干旱、瘠薄立地条件下的养分吸收利用机制,对于研究这三个树种的生态适应对策有重大意义。

作为对植物生长和生产力最具限制性的营养元素之一,氮限制普遍存在于陆地生态系统中(Lebauer and Treseder, 2008)。因氮在土壤中具有高度的流动性(Lynch, 2013),极易受到淋滤或挥发过程的影响而流失。作为林木生长所需的主要氮源,硝态氮($\text{NO}_3\text{-N}$)的吸收和转运机制一直受到根系国际学者的广泛关注(任浩等, 2021)。 $\text{NO}_3\text{-N}$ 主要通过土壤溶液的质量流输送到林木根系,通过提高根系 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的吸收能力可以有效改善植物对氮的获取(Nguyen et al., 2017)。吸收动力学是研究植物根系对 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的养分吸收特性所普遍使用的方法(唐艺璇等, 2011),然而以往的研究大多是在实验室或大田模拟实验条件下,利用常规耗竭法研究根系对 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的吸收,其研究结果与植物根系在野外真实环境下的吸收状况存在较大差距。

细根是植物吸收土壤水分和养分的主要器官,而养分和水分条件又会显著影响根系性状和根系更新(Olmo et al., 2014)。根系形态和构型性状是决定林木从养分受限的土壤中获得养分的关键因素(Hong et al., 2018),具有较高比根长、较低根直径的细根、或“大而密”的细根,两种不同的根系形态组合均可确保根系较大的吸收表面,满足了植物对养分吸收的相关需求(Mommer and Weemstra, 2012)。因此,将细根性状与根系 $\text{NO}_3\text{-N}$ 吸收相关联,有助于进一步理解根系 $\text{NO}_3\text{-N}$ 吸收利用机制的复杂性。此外,树木生长特性的不同决定了其生态适应策略的差异,这也导致了植物对 $\text{NO}_3\text{-N}$ 需求量的差异,进而直接影响根系 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的同化吸收能力(Wysokinski and Lozak, 2021)。然而,现有的科学研究对于根系功能性状与养分吸收耦合关系的原位观察不足。

当前涉及根系功能性状的相关研究,明确了树木会采取主动调节机制以适应干旱、瘠薄的环境变化,提高了我们对不同立地条件下树木根系功能性状变化规律的认识(韦柳端等, 2021)。为了进一步探明树木根系性状的变异是否与获取养分为直接目的的觅食行为直接相关,本研究以山桃(*Prunus davidiana* (Carrière) Franch)、元宝枫(*Acer truncatum* Bunge)和栓皮栎(*Quercus variabilis* Blume)三个生长速度差异较大的北京市浅山区常见的城市观赏树种为对象,采用野外原位根系 $\text{NO}_3\text{-N}$ 养分吸收动力学方法,拟解决以下2个科学问题:(1)立地条件是否对树木根系 $\text{NO}_3\text{-N}$ 吸收能力产生显著影响,这种影响是否存在种间效应;(2)在干旱、瘠薄立地条件中,根系性状与养分吸收能力存在什么耦合关系。旨在为进一步通过根系性状揭示树种对干旱、瘠薄立地的生态适应策略提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验区概况

试验地位于北京市百望山森林公园(东经 $116^{\circ}14'20.64''$ - $116^{\circ}15'30.023''$, 北纬 $40^{\circ}1'1.537''$ - $40^{\circ}2'12.75''$),属温带大陆性季风气候,年均温 11.6°C ,年均降雨量 630mm。百望山森林公园为典型的浅山、石质山地,主要岩石为硬砂岩,土壤以褐土、棕壤为主,土层薄,平均厚度 30cm,且石砾含量较高(Gessler et al., 1998)。

1.2 试验材料

供试材料为北京市人工林中生长速度差异较大的三种常见典型观赏树种：生长速度较快的树种山桃、生长速度中等偏慢的树种栓皮栎和生长速度缓慢的树种元宝枫。各树种所在林分生长状况良好，未经人为过度干扰。

1.3 NO₃⁻-N 营养液的配制

以缺氮的改良型霍格兰营养液（干粉+浓缩液）为母液（北京酷来搏科技有限公司），按照产品说明，用蒸馏水将营养液的干粉溶解成 881.53 mg·L⁻¹，加 2ml·L⁻¹ 500×钙浓缩液配制成母液。在营养液中添加 KNO₃ 作为唯一氮源，配制 NO₃⁻-N 浓度为 0.0、0.2、0.4、0.6、0.8、1.0 mmol·L⁻¹ 6 个水平的培养液，每个水平设置 3 次重复，用 1.0 mol·L⁻¹ 的 NaOH 将培养液起始 pH 调节为 6.5，培养液体积 70 mL。

1.4 样品采集及指标测定方法

1.4.1 样地确定与样木选择

2021年9月在试验地进行野外试验并取样。利用环刀法采集土壤样品，测定土壤田间持水量，同时利用称重法测定土壤石砾含量（韦柳端等，2021）。将试验地内的立地条件划分为极瘠薄、干旱立地（A）和较瘠薄、干旱立地（B）两种，立地A石砾含量90%、田间持水量10%，立地B石砾含量50%、田间持水量20%。在每种立地条件中的山桃、栓皮栎、元宝枫林内，选择年龄相近、生长健康、长势良好的平均木作为研究对象。山桃、栓皮栎、元宝枫样木的树高、胸径分别为1.1m-1.7m和9.6cm-12.5cm、9.5m-11.8m和16.4cm-22.6cm、12.3m-15.8m和20.4cm-23.7cm。

1.4.2 根系吸收动力学的野外原位测定

在树冠垂直投影面积以内，沿样木主根的延伸方向，在0-20cm土层内寻找一段完整根系，该试验根系至少包含样木的1-5级根，根系长度20-30cm。为了避免富营养斑块的觅食效应，选择的根系微地形与立地条件总体地形相一致，即选择正常坡面，避开“凹型”微地块。从土体中剖出，注意保持其与母根的完好连接，轻轻抖落表面黏着的土粒，用去离子水洗净，吸水纸擦干表面水分（任浩等，2021）。将根系浸入内径2.4cm、长20cm、含70ml去离子水的大试管中饥饿处理1h后，转入含营养液的同尺寸试管中培养1h，营养液中加入0.1 mL 3%的H₂O₂提供O₂，以避免缺氧对根系的吸收能力造成不利影响，培养期间将装有营养液的试管固定在土壤中并进行遮光处理（Henke *et al.*, 2014）。每个NO₃⁻-N浓度处理进行三次重复。1h后将根系从营养液中取出并剪断，用吸水纸吸干根系表面残留溶液，置自封袋密封，放入冷藏箱带回实验室，吸收后的营养液一并带回。利用Cary 300 UV-Vis紫外分光光度计，采用直接比色法测定吸收后营养液中的NO₃⁻-N浓度（韩丛蔚，2018），并计算NO₃⁻-N的吸收速率（单位干重根系在单位时间吸收的NO₃⁻-N的物质的量，VN）（任浩等，2021）。

1.4.3 养分吸收动力学参数测定

根据Michaelis-Menten方程的LB转换式计算动力学参数（韩丛蔚，2018）：

$$\frac{1}{V} = \frac{1}{V_{\max}} + \frac{K_m}{V_{\max} C}$$

其中，C为溶液中的离子浓度，V为吸收速率，V_{max}(mmol·g⁻¹·h⁻¹)为最大吸收速率、K_m(mmol·L⁻¹)为米氏常数。通过韩丛蔚描述的方法（韩丛蔚，2018）计算根系养分离子内流与外溢浓度相等（V=0）时的介质浓度C_{min}(mmol·L⁻¹)、离子流入根系的速度α(L·g⁻¹·h⁻¹)。计算公式如下：

$$C_{\min} = C - \frac{V \times K_m}{V_{\max} - V}$$

$$\alpha = V_{\max} / K_m$$

1.5 根系指标测定

将称量鲜重后的根系放入盛有少量蒸馏水的透明亚克力根盘内，用镊子将交叉重叠的根系分开，使用根系扫描仪 Epson Perfection V800 扫描根系获得根系形态图像，采用 Win RHIZO Pro 2004a 根系分析软件计算平均根系直径 (Average Root Diameter, RD)、根长 (Root Length, RL)、根表面积 (Root Area, RA)、根尖数 (Forks)、分支数 (NofLinks, NL) 及链接数 (Tips) 各功能性状指标 (白雪等, 2021)。根系形态性状分析完成后，将根系样本放入精密鼓风干燥箱内 105℃ 下 12 小时杀青后，在 80℃ 环境中烘干 120 小时至恒重，获得根系干重。利用根系扫描及烘干结果，计算比根长 (Specific Root Length, SRL)、比根表面积 (Specific Root Area, SRA)、根组织密度 (Root Tissue Density, RTD)、根分支强度 (Branching Intensity, BI) 等功能性状形态和构型指标 (韦柳端等, 2021)。

1.6 数据处理

利用 Microsoft Excel 2016 进行初始数据预处理，Origin 2019b 对数据进行正态分布检验，在 R 4.1.2 中进行多因素方差分析，运用 Sigmaplot 14.0 拟合并绘制根系 NO₃⁻-N 离子吸收曲线，制作图表。为避免因树种遗传因素引起的差异以及由于量纲不同造成的干扰，在进行相关性分析之前，对每个树种的 8 个性状值进行标准化 (韦柳端等, 2021)。利用一般线性模型 (GLM, General Linear Model) 量化不同功能性状指标对根系 NO₃⁻-N 吸收速率的影响，同时利用 Pearson 相关性分析 (n=15) 检验功能性状指标变量之间的多重共线性。模型中包含了多个功能性状指标变量的子集，最终的模型中包括对 VN 有显著影响的单一性状变量，以及交互效应项，利用逐步回归法选择 AIC (Akaike Information Criterion) 值最低的模型为最终模型 (Li *et al.*, 2014)。另外，将通用线性模型中对 VN 存在显著相关的各功能性状及交互作用项分别与 VN 单独进行回归分析，并利用 Sigmaplot 14.0 拟合响应面，以上所有统计分析在 R 4.1.2 中完成。

2 结果与分析

2.1 立地和树种对根系 NO₃⁻-N 吸收的影响

2.1.1 根系、立地、NO₃⁻-N 浓度对根系氮吸收的单一影响

树种、立地、NO₃⁻-N 浓度均对三个树种根系氮吸收速率以及吸收动力学参数均有显著或极显著影响。从 *F* 值上判断，*V*_{max} 以及 α 主要受种间差异影响，立地条件和 NO₃⁻-N 浓度对其影响较弱；立地条件对 *K*_m 和 *C*_{min} 的影响更大 (表 1、表 2)。

三个树种根系对 NO₃⁻-N 的吸收速率均随 NO₃⁻-N 溶液浓度的提高而迅速提高，并在树种间有极显著差异 (表 1)，种间影响程度分别是立地、NO₃⁻-N 溶液浓度影响的 5.1 和 9.1 倍。元宝枫根系对 NO₃⁻-N 的吸收速率偏低，仅为山桃的 1/10 左右、栓皮栎的 1/5 左右 (图 1)。山桃根系 NO₃⁻-N 的吸收速率对营养液 NO₃⁻-N 浓度变化最敏感，在立地 A 和立地 B 中的 NO₃⁻-N 吸收速率对营养液 NO₃⁻-N 浓度的线性关系斜率分别为 0.12 和 0.08，分别比栓皮栎高 108.7%、27.3%，比元宝枫高 1235.5% 和 608.3%。

表 1 树种、立地条件及 NO₃⁻-N 梯度浓度处理对根系 NO₃⁻-N 吸收影响的方差分析

Table 1 Multivariate ANOVAs results for compound effects of species, site conditions and NO₃⁻-N concentration gradient on root NO₃⁻-N uptake rate

变异来源 Source of variation	v	VN	
		F	p
树种 Species (Sp)	2	137.441	< 0.001
立地 Site (Si)	1	27.182	< 0.001
NO ₃ ⁻ -N 浓度 NO ₃ ⁻ -N concentration (Con)	4	15.086	< 0.001
Sp×Si	2	10.44	< 0.001
Sp×Con	8	3.562	0.002
Si×Con	4	0.293	0.881
Sp×Si×Con	8	1.343	0.241

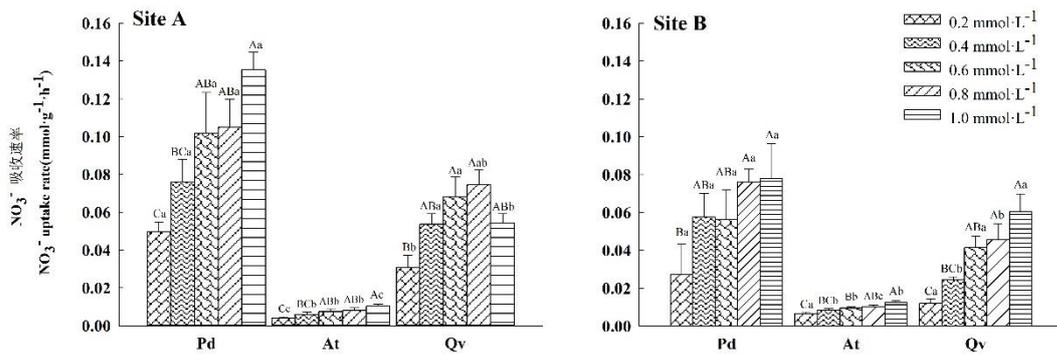


图 1 立地 A、B 条件下不同生长特性树种的 NO₃⁻-N 吸收差异

Fig.1 Difference of NO₃⁻-N uptake of tree species with different growth characteristics under site A and B

注: Pd: 山桃; At: 元宝枫; Qv: 栓皮栎; 大写字母表示同一树种不同 NO₃⁻-N 浓度处理之间的差异显著性, 小写字母表示同一 NO₃⁻-N 浓度处理不同树种之间的差异显著性。

Note: Pd: *P. davidiana* At: *A. truncatum* Qv: *Q. variabilis*; Capital letters indicate the significant difference between different NO₃⁻-N concentration treatments of the same tree species, and small letters indicate the significant difference between different tree species under the same NO₃⁻-N concentration treatment.

α 和 V_{max} 的种间差异达极显著水平 (表 2), 生长速度越快的树种通常具有越高的 V_{max} 和 α , 但较好的立地会加大树种间 V_{max} 和 α 值的差距 (表 3)。在立地 A 中, 元宝枫的 V_{max} 仅为山桃和栓皮栎的 7.5% 和 6.9%; 而在立地 B 中, 元宝枫的 V_{max} 则分别是山桃和栓皮栎的 15.6% 和 17.1%。立地 A 中, 山桃 α 值比栓皮栎和元宝枫高出 232.7% 和 1186.7%; 在更加干旱瘠薄的立地 B 中, 山桃 α 与栓皮栎相近, 却是元宝枫 α 的 5.78 倍。这表明速生树种在长期干旱瘠薄环境胁迫中可能具有更强的 NO₃⁻-N 补偿性吸收能力 (表 3)。

尽管种间生长速度差异很大, 三个树种总体上对氮的亲合性 (K_m) 较高; 但是, 栓皮栎在相对优越立地中对氮的亲合性较低, 且养分有效性 (可以 C_{min} 值大小表示) 也远远低于山桃和元宝枫 (表 3)。

表 2 树种、立地条件及其交互效应对 NO₃-N 吸收动力学参数影响的方差分析

Table 2 ANOVA on the species, site and their interaction on kinetic parameters of NO₃-N uptake

动力学参数 kinetic parameters	v	树种 species		立地 site		树种×立地 species×site	
		F	p	F	p	F	p
V_{max} (mmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	2	542.3	<0.001	5.5	0.038	189.9	<0.001
K_m (mmol·L ⁻¹)	2	994.2	<0.001	1120.6	<0.001	1701.6	<0.001
C_{min} (mmol·L ⁻¹)	2	1328.0	<0.001	1697.0	<0.001	2556.0	<0.001
α (L·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	2	785.7	<0.001	303.7	<0.001	119.8	<0.001

表 3 不同立地条件中山桃、元宝枫、栓皮栎根系 NO₃-N 吸收的动力学参数及方程

Table 3 Kinetic parameters and equation of gradient NO₃-N uptake by *P. davidiana*, *A. truncatum* and *Q. variabilis* under different site conditions

处理 Treatment	Pd		Qv		At	
	Site A	Site B	Site A	Site B	Site A	Site B
V_{max} (mmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	0.134±0.002Aa	0.077±0.004Ba	0.144±0.005Aa	0.070±0.005Ba	0.010±0.000Ab	0.012±0.002Ab
K_m (mmol)	0.346±0.009Ab	0.291±0.005Ba	1.239±0.012Aa	0.214±0.010Bc	0.340±0.017Ab	0.259±0.009Bb
C_{min} (mmol·L ⁻¹)	1.236±0.017Ab	1.007±0.005Ba	4.216±0.066Aa	0.708±0.003Bb	1.227±0.008Ab	0.991±0.026Ba
α (L·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	0.386±0.011Aa	0.266±0.004Bb	0.116±0.009Bb	0.326±0.010Aa	0.030±0.004Bc	0.046±0.003Ac
Equation(1/V=)	3.057/C+5.020	5.892/C+6.056	16.925/C-1.187	4.312/C+9.663	35.082/C+74.124	16.387/C+73.634
R ²	0.987	0.956	0.996	0.860	0.980	0.935

注：Equation: 动力学方程, x 代表营养液中 NO₃-N 浓度的倒数, y 代表 NO₃-N 吸收速率的倒数。大写字母表示同一树种内不同立地条件之间的差异显著性, 小写字母表示同一立地条件中不同树种之间的差异显著性。

Note: Equation: Dynamic equation, x represents the reciprocal of NO₃-N concentration, y represents the reciprocal of NO₃-N uptake rate. Capital letters indicate the significant difference between different site conditions of the same tree species, and small letters indicate the significant difference between different tree species under the same site condition.

2.1.1 根系、立地、NO₃-N 浓度对根系氮吸收的交互影响

树种与立地、树种与 NO₃-N 浓度对三个树种根系氮吸收速率均有极显著的交互影响, 立地与 NO₃-N 浓度、三者交互作用则对三个树种根系氮吸收速率的影响为达显著水平 (表 1)。树种与立地条件对 NO₃-N 吸收动力学参数 V_{max} 、 K_m 、 C_{min} 、 α 均产生极显著交互影响 (表 2), 且对 K_m 、 C_{min} 交互影响具有强力的加性效应, 因为树种与立地条件对 K_m 、 C_{min} 交互影响的 F 值分别是单一影响的 1.7、1.5 和 1.9、1.5 倍 (表 2)。

2.2 根系功能性状与 NO₃-N 吸收速率的关系

三个树种在两种立地条件中根系对 NO₃-N 的吸收与树种对立地条件长期适应密切相关。RD 和 SRL 两个指标分别解释了吸收速率变异的 12.29%和 30.38% ($p<0.001$) (表 4), 表明这两个指标对三个树种根系 NO₃-N 吸收起到重要作用。简相关分析结果表明, 三个树种根系氮吸收速率随着 SRL 的提高而极显著提高、随着 RD 的提高极显著降低, 并随 RTD 提高而显著降低 (图 2)。这进一步证明, 三个树种的根系氮吸收速率变化在一定程度上是由根系形态性状变化引起的。尽管 RTD、SRL×Forks、SRA×NL、RTD×NL 也可以显著解释根系 NO₃-N 吸收速率的变化, 它们的解释率仅为 2.19~4.1%; 其中, 根系构型指标 Forks、NL、BI 的单独解释力很低, 且在简相关中也未达显著水平, SRL×Forks、SRA×NL、SRA×BI 以及 RTD×NL

的作用主要来 SRL、SRA 和 RTD (表 4)。因此, 根系构型和根系分枝数、根尖数量、根系连接数量等形态性状变化与三个树种根系氮吸收速率有弱度的影响。

表 4 功能性状指标对根系吸收 NO₃-N 速率影响的一般线性模型

Table 4 Summary of general linear models for the effects of functional traits on root NO₃-N uptake

Factor	R	ν	SS%	F	p
RD	-0.35***	1	12.39	22.77	< 0.001
SRL	0.65***	1	30.38	55.84	< 0.001
SRA	0.61***	1	1.43	2.62	0.110
RTD	-0.13	1	2.99	5.49	0.022
BI	0.03	1	0.09	0.16	0.694
Tips	0.01	1	0.26	0.48	0.491
Forks	-0.02	1	0.13	0.23	0.630
NL	—	1	0.10	0.19	0.666
RD×BI	—	1	0.43	0.79	0.377
RD×Tips	—	1	0.05	0.09	0.764
RD×NL	—	1	0.15	0.28	0.598
SRL×Tips	—	1	0.17	0.31	0.577
SRL×Forks	—	1	3.80	6.99	0.010
SRL×NL	—	1	0.02	0.04	0.836
SRA×BI	—	1	4.10	7.54	0.008
SRA×Forks	—	1	0.82	1.51	0.224
SRA×NL	—	1	2.90	5.32	0.024
RTD×Forks	—	1	0.06	0.10	0.749
RTD×NL	—	1	2.19	4.03	0.049
Residuals		69	37.54		

注 (Note): ν : 自由度 degree of freedom; SS%: 变量解释的方差比例 proportion of variances explained by the variable; RD: 平均根系直径 Average root diameter; SRL: 比根长 Specific root length; SRA: 比根表面积 Specific root area; RTD: 根组织密度 Root tissue density; BI: 根分支强度 Branching intensity; Tips: 根尖数; Forks: 分支数; NL: 链接数。

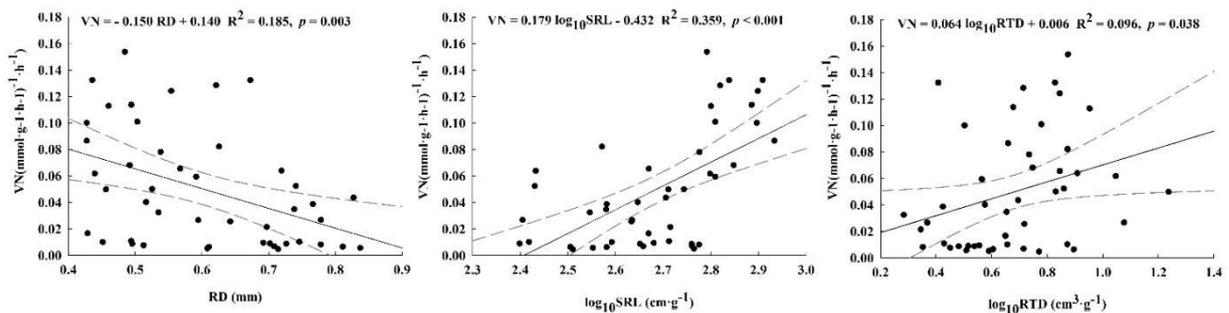


图 2 根系功能性状与 NO₃-N 吸收速率的线性回归分析

Fig.2 Linear regression analysis of root functional traits and NO₃-N uptake rate

3 讨论

3.1 根系 NO₃-N 吸收与供需关系

养分需求决定了植物根系养分吸收能力 (López *et al.*, 2003), 但立地条件可在一定程度上改变这一规律。本研究中, 树种对 NO₃-N 吸收速率的影响程度最高, 其次是立地条件, 营养 NO₃-N 液浓度的影响最低。这表明树种对氮的需求是养分吸收的决定性因子 (Boer *et al.*, 2020), 在长期适应养分胁迫环境个体对氮有效性有较高的敏感性, 这与前人的研究结论一致 (Li *et al.*, 2017)。V_{max}、K_m、α 均从速生树种到慢生

树种显著依次降低,表明速生树种因其养分需求较高 (Swift *et al.*, 2020), 导致养分吸收速率对立地条件的变化更加敏感。即便是形成了大量细根、提高了细根生物量和根表面积 (韦柳端等, 2021), 生长速度缓慢的元宝枫在两种立地中的 V_{max} 和 α 均非常低, 进一步证实了养分需求是树木根系吸收效率的重要驱动力, 即根系氮吸收的遗传影响是第一位的 (Swift *et al.*, 2020)。山桃、栓皮栎根系氮吸收的 V_{max} 产生极显著的立地间差异 (表 2), 且随干旱瘠薄胁迫加强而大幅度降低 (表 3), 这与土壤养分有效性发生变化密切相关。一般来说, 北京石质山地土壤普遍瘠薄, 主要是土层较薄、持水能力差、水土流失严重、土壤石粒含量较高、养分库非常低, 土壤养分有效性较低, 尤其是有效磷 (沈文森, 2013)。干旱可通过降低土壤养分矿化度和供给量而降低养分有效性, 并降低养分在土壤中的质流速率和扩散能力 (León *et al.*, 2020)。所研究的三个树种在养分吸收上均采用“速度策略”适应干旱、瘠薄立地环境, 在系统动力学上体现为较高 V_{max} 、高 K_m 组合 (Mou *et al.*, 2013)。三个树种在两种立地条件中的 K_m 均较高, 表明目前的干旱、瘠薄立地并没有显著诱发三个树种氮吸收的“亲和策略”, 即没有体现出显著的主动吸收变化, 高亲和力一般发生在养分有效性极低的水平上, K_m 值多在 $100\mu\text{molL}^{-1}$ 以下 (Sterck and Poorter, 2006), 而研究地区的土壤全氮浓度均在 $200\mu\text{molL}^{-1}$ 以上。所以, 供需关系是三个树种根系氮吸收的主要限制因素, 即立地条件对树木根系 $\text{NO}_3\text{-N}$ 吸收能力产生了显著影响, 这种影响存在着显著的种间效应。

3.2 根系性状可塑性对根系氮吸收有一定的补偿作用

根系可塑性是植物适应复杂环境过程中有效获取养分的重要性状 (Sun *et al.*, 2017), 侧根的可塑性变化比主根更加敏感 (López *et al.*, 2003)。土壤中氮有效性较低可引起根系内氮含量同步降低, 环境中氮和根系内氮浓度可共同控制侧根发育 (Asim *et al.*, 2020), 较低的氮供给和根系氮含量均可刺激侧根发育 (Sun *et al.*, 2017)。植物对土壤养分有效性变化的响应能力是其适应环境的重要基础 (López *et al.*, 2003), 提高根系的局地精确觅食能力和/或远距离觅食能力是植物在土壤养分受限环境中高效获取养分的重要策略 (Sun *et al.*, 2017)。尽管本研究中三个树种的根系形态性状 RD、SRL、SRA 在立地间发生了显著变化, 但变化幅度不大; 元宝枫的根系构型性状则发生了极显著的立地间差异, 在一定程度上呈现出在更加干旱、瘠薄立地上侧根增生变化 (图 3)。栓皮栎和元宝枫的 RTD 随立地条件降低而显著降低, 符合 RTD 通常随着土壤养分有效性的变化规律 (Kramer *et al.*, 2016), 但速生树种山桃 RTD 随立地变化不显著。具有较高的 RTD 是植物适应瘠薄立地的共同特征 (Kramer *et al.*, 2016), 这表明三个树种 RTD 很难单独解释其与氮吸收间的关系 (表 4), 而是在一定程度上受根系构型指标变化的影响 (图 4)。元宝枫根系为鲱鱼骨模式, 表现为增加分叉数、减小分支角度, 根系向土壤纵深延伸来提高觅养能力, 根系呈“紧缩型”构型 (韦柳端等, 2021); 山桃与栓皮栎根系表现为分叉数减少、分支角度增大, 根系在土壤内的拓展幅度加大的叉状模式, 呈“扩散型”构型 (白雪等, 2021)。树木通过根系的伸长生长, 采取扩大根长和根表面积的生态策略 (Mommer and Weemstra, 2012), 并适当增加分支强度与链接数, 构建出复杂的密集型根系系统, 缩短了对养分的吸收和传输距离 (张立芸等, 2022), 更有利于保证植株对 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的快速获取利用 (图 4)。所以, 较高的 SRL 和 SRA, 扩大了根系与土壤的接触几率, 提高了根系养分和水分吸收能力 (毛兰花等, 2022)。较细的吸收根 RTD 通常小于 0.3gcm^{-3} (Kong *et al.*, 2015), 但三个树种拥有较粗的吸收根, 构型指数呈提高土壤资源获取能力势态变化, 在根系功能性状上总体属于慢速-资源节约型适应策略 (Kong *et al.*, 2015), 符合树木采取低精度高规模、最大限度地扩大觅食范围的觅食策略 (Wang *et al.*, 2018), 即发生了“广布性”的觅食行为。因此, 长期适应干旱、瘠薄立地过程中, 山桃、栓皮栎、元宝枫在一定程度上发生了根系可塑性变化, 这种变化在一定程度上提高了树木获取土壤资源的效率。

在土壤资源高度异质性的立地环境中, 根系在富营养斑块总快速增生是植物发生精确觅食行为的主要表现形式 (Rajaniemi, 2022)。本研究采取的根系吸收动力学方法主要研究的是植物对局地养分的吸收能力, 并没有区分精确觅食和远距离觅食根段对氮吸收的影响。因此, 在今后的研究中, 应当将就地觅食和远距离觅食策略并举。同时, 更多地关注野外自然条件下, 影响林木细根养分觅食策略的其它因素, 如根系与菌根真菌的互惠共生关系 (Teste *et al.*, 2020)、土壤中与根系主动吸收作用相关酶的活性 (Lazcano *et al.*, 2020) 等, 这对于更好地了解地下生态过程非常有现实意义 (Chen *et al.*, 2018), 也为根系性状经济学和根系生态策略的研究提供了理论依据 (Wang *et al.*, 2018)。

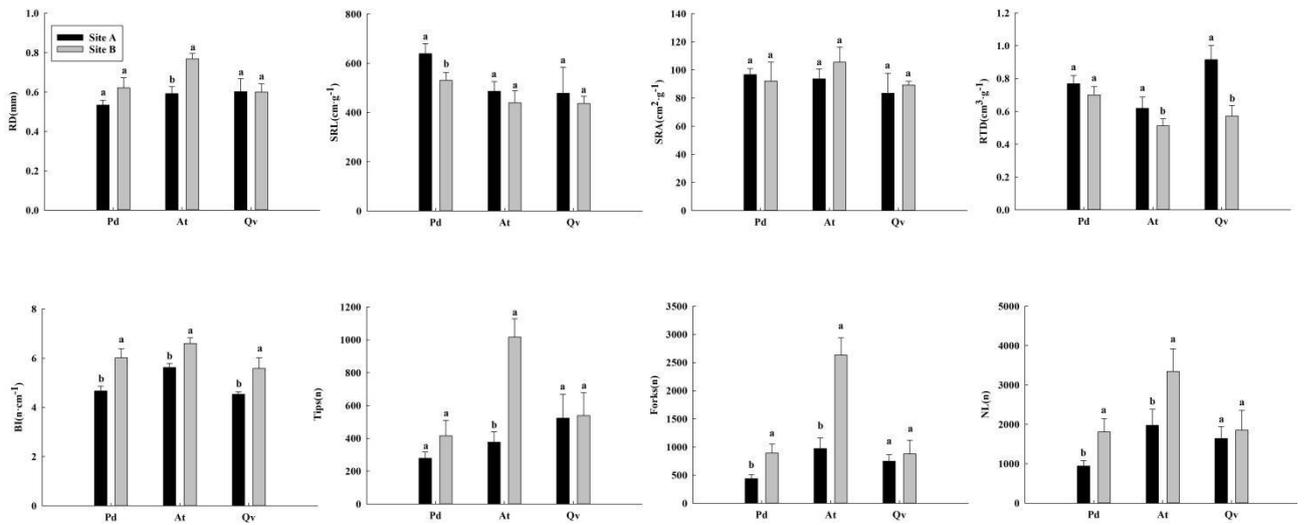


图 3 三个树种的根系功能性状对立地差异的响应
Fig.3 Response of root functional traits of three tree species to site differences

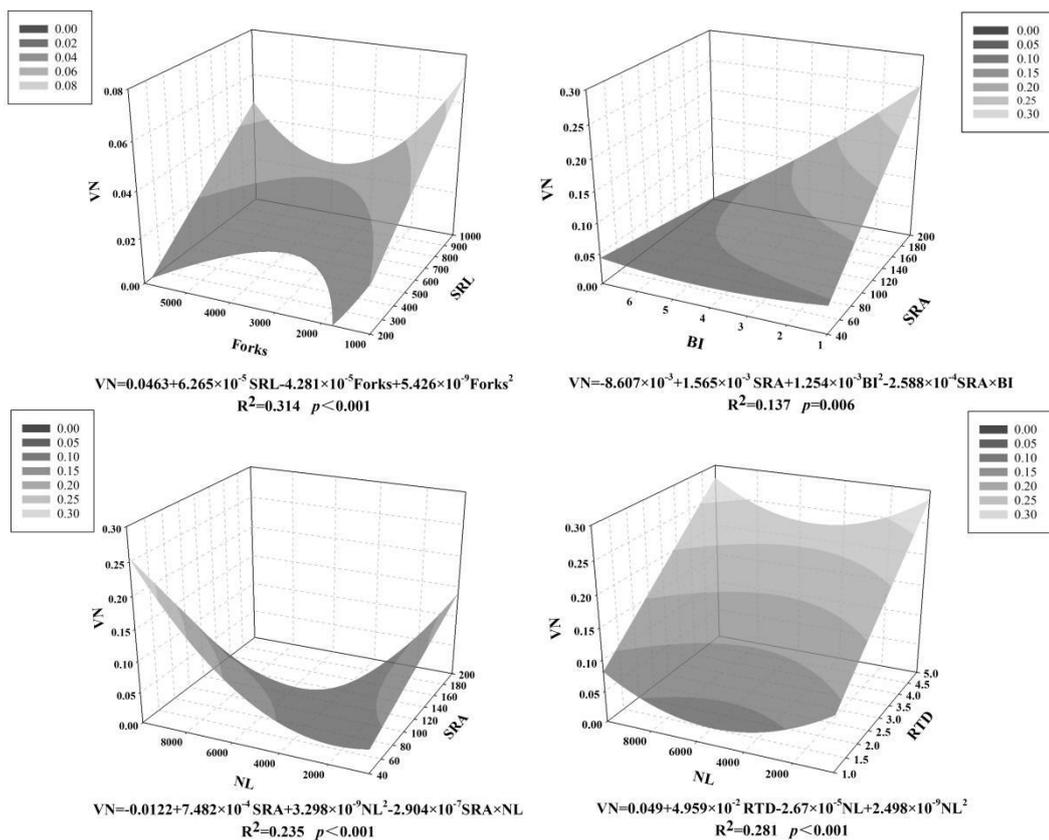


图 4 功能性状的交互效应项对 NO_3^- -N 吸收的影响趋势图
Fig.4 Influence trend of interaction terms of functional traits on NO_3^- -N uptake

4 结论

立地条件中干旱瘠薄程度的加剧显著降低了山桃和栓皮栎根系 NO_3^- -N 吸收速率, 元宝枫与二者相反。三个树种根系对 NO_3^- -N 的吸收速率均随 NO_3^- -N 溶液浓度的提高而迅速提高。生长速度较快的山桃和栓皮栎在极端干旱瘠薄环境的长期胁迫下, 采取高 V_{max} 、高 K_m 组合的“速度策略”提高对 NO_3^- -N 的补偿性吸

收能力。

山桃、栓皮栎和元宝枫根系功能性状的可塑性变化影响根系 NO_3^- -N 吸收速率。根系分支结构的影响效果极弱。高比根长、高比根表面积、低根直径和低根组织密度的形态性状组合，符合低精度高规模的“广布性”觅食策略，有效提高了根系在干旱瘠薄立地中对 NO_3^- -N 的吸收速率。