

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2019.50662

解亚鑫, 许涵, 陈洁, 陆俊锟, 李意德. 不同氮磷添加浓度对豆科3种树木幼苗生长及生物量分配的影响[J]. 植物科学学报, 2019, 37(5): 662~671

Xie YX, Xu H, Chen J, Lu JK, Li YD. Effects of varied soil nitrogen and phosphorus concentrations on the growth and biomass allocation of three leguminous tree seedlings[J]. *Plant Science Journal*, 2019, 37(5): 662~671

不同氮磷添加浓度对豆科3种树木幼苗生长及生物量分配的影响

解亚鑫, 许涵*, 陈洁, 陆俊锟, 李意德

(中国林业科学研究院热带林业研究所, 海南尖峰岭森林生态系统国家野外科学观测研究站, 广州 510520)

摘要: 选取海南尖峰岭热带山地雨林中不同功能类群的豆科树木幼苗(代表低氮需求的长脐红豆 *Ormosia balansae* Drake、中氮需求的荔枝叶红豆 *Ormosia semicastrata* Hance f. *litchifolia* How 和高氮需求的猴耳环 *Archidendron clypearia* (Jack) I. C. Nielsen)为对象, 设置5个浓度梯度的氮(N)添加和2个浓度梯度的磷(P)添加养分控制实验, 研究苗木的生长表现。结果显示: (1)氮添加条件下, 3个树种幼苗的苗高、总叶面积、根长、根表面积、生物量5个指标对中高浓度氮添加的敏感性大小均为长脐红豆 > 猴耳环 > 荔枝叶红豆; 其中, 叶总面积对氮肥浓度变化的响应最敏感, 长脐红豆的根长、根表面积以及猴耳环根长的响应敏感性次之。(2)长脐红豆和猴耳环幼苗的根冠比受氮肥添加浓度的影响不显著; 荔枝叶红豆幼苗的根冠比则随氮肥添加浓度的升高而增大, 这种适应策略反映出荔枝叶红豆幼苗对添加中高浓度氮肥有较强的耐受能力。(3)磷添加条件下, 长脐红豆和猴耳环幼苗的生长速率为低磷 > 高磷, 表明这2个树种在幼苗阶段为低氮、低磷需求; 荔枝叶红豆在低氮处理下的生长速率为高磷 > 低磷, 表明该树种幼苗阶段为低氮、高磷需求。

关键词: 豆科树木; 土壤氮添加; 苗木生长; 生物量分配; 根冠比

中图分类号: Q945.12

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2019)05-0662-10

Effects of varied soil nitrogen and phosphorus concentrations on the growth and biomass allocation of three leguminous tree seedlings

Xie Ya-Xin, Xu Han*, Chen Jie, Lu Jun-Kun, Li Yi-De

(Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Jianfengling National Key Field Research Station for Tropical Forest Ecosystem of Hainan Island, China, Guangzhou 510520, China)

Abstract: We selected three different functional groups of leguminous tree seedlings from a 60 hm² sample plot of tropical mountain rainforest in Jianfengling, Hainan, China, as the study objects. The three leguminous trees included *Ormosia balansae* Drake, *Ormosia semicastrata* Hance f. *litchifolia* How, and *Archidendron clypearia* (Jack) I. C. Nielsen, with low, medium, and high nitrogen (N) demands, respectively. We conducted a soil nutrient control experiment in a greenhouse and compared growth performance of the three leguminous plant seedlings under five N and two phosphorus (P) addition concentration gradients. Results showed that:

收稿日期: 2019-02-25, 退修日期: 2019-03-19。

基金项目: 中国林业科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2017QC003); 国家自然科学基金项目(31670628); 尖峰岭国家级森林生态站运行费。

This work was supported by grants from the National Non-Profit Institute Research Grant of CAF (CAFYBB2017QC003), National Natural Science Foundation of China (31670628), and Maintenance Funding of Jianfengling National Forest Ecosystem Station.

作者简介: 解亚鑫(1992-), 女, 硕士研究生, 主要从事森林生态学研究(E-mail: xieyaxinxy@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence): 许涵(1981-), 男, 博士, 研究员, 主要从事森林生态学研究(E-mail: hanxu81@gmail.com)。

(1) Under N enrichment, the sensitivities of the five indicators, i.e., seedling height, total leaf area, total root length, root surface area, and biomass, to medium and high N addition were in the order of *O. balansae* > *A. clypearia* > *O. semicastrata* f. *litchifolia*. Additionally, total leaf area was the most sensitive index to changes in soil N concentration, followed by total root length and root surface area of *O. semicastrata* f. *litchifolia* seedlings as well as total root length of *A. clypearia* seedlings. (2) The root shoot ratio of *O. semicastrata* f. *litchifolia* and *A. clypearia* seedlings was relatively unaffected by N addition. In contrast, the root shoot ratio of *O. semicastrata* f. *litchifolia* seedlings increased markedly with the increase in N concentration, implying that *O. semicastrata* f. *litchifolia* had a greater tolerance to medium and high soil N concentrations. (3) Under P enrichment, *O. balansae* and *A. clypearia* seedlings showed a greater growth rate under low than high P addition, indicating low N and low P demand for these two species at the seedling stage. However, *O. semicastrata* f. *litchifolia* seedlings grew faster with high P and low N treatment, thus suggesting low N and high P demand at the seedling stage.

Key words: Legume trees; Soil nitrogen addition; Seedling growth; Biomass allocation; Root shoot ratio

野外条件下影响植物生长的因素很多,如温度、光照、水分和营养物质等^[1],而植物也会以各式各样的方式积极做出响应^[2]。经过长期的自然选择、协同进化,植物形成了各种各样的生态适应策略,对水分缺乏的胁迫,植物可通过减小叶面积、增加渗透调节、气孔的关闭等^[1, 3];对温度的胁迫,可通过叶片变厚、增加栅栏组织和海绵组织的层数、降低细胞含水量等^[4];对养分的胁迫,可通过提高养分利用效率、调整生物量的分配、改变根系生长等^[5, 6]。

土壤养分的空间异质性,是导致植物物种多样性分布格局与维持机制的重要因素。一般认为,土壤氮(N)是温带地区生态系统植物生长的限制因子,热带亚热带地区则氮相对富集,很大程度上不是限制因子,而磷(P)则成为限制因子^[7, 8]。尽管热带亚热带地区N并不是限制因子,但不同海拔仍有差异,一般低海拔区域土壤N含量要高于高海拔区域^[9]。豆科植物可以通过共生固氮,把大气中的氮转换为生物可利用的形式来克服土壤可利用N的不足^[10],并通过合成磷酸酶来提高对P的吸收利用^[11],所以理论上认为固氮植物在低N地区更具有竞争优势^[12]。然而,固氮的乔木在很多N不足的温带和高海拔的热带森林中相对较少,在N丰富的低海拔热带地区比较丰富^[9, 12]。那么不

同豆科树木在不同土壤N、P条件下的分布与生长表现是否一致,这对理解不同豆科植物利用氮模式的多样化和预测森林对一系列自然和人为干扰的响应具有重要意义。

海南尖峰岭热带山地雨林60 hm²大样地中有豆科树木7种:肥荚红豆(*Ormosia fordiana* Oliv.)、猴耳环(*Archidendron clypearia* (Jack) I. C. Nielsen)、亮叶猴耳环(*Archidendron lucidum* (Bentham) I. C. Nielsen)、长脐红豆(*Ormosia balansae* Drake)、荔枝叶红豆(*Ormosia semicastrata* Hance f. *litchifolia* How)、木荚红豆(*Ormosia xylocarpa* Chun ex L. Chen)和薄叶猴耳环(*Archidendron utile* (Chun & F. C. How) I. C. Nielsen)。该大样地属于低纬度热带区域,海拔870~1015 m,为中海拔山地类型;大样地为正南正北方向设置,东西向边长1000 m,南北向边长600 m;大样地土壤有效氮含量的空间分布从西南角到东北角呈现出相当明显的递增梯度^[13]。根据豆科7种树木在大样地中的空间分布状况,大致可划分为低氮、中氮、高氮3个不同偏好的功能群。为了进一步阐释这些豆科植物的分布格局,本研究选取分布于低氮区域的长脐红豆(低氮偏好种)、高氮区域的猴耳环(高氮偏好种)和介于两者之间的荔枝叶红豆(在低氮和中氮区域均有分布,但更

多个体分布在低氮至高氮的过渡区域,因此将其定义为中氮偏好种),开展苗期控制实验,通过不同浓度的氮、磷添加,分析幼苗生长情况,探索其在土壤氮/磷梯度条件下不同功能群豆科树木的生境选择与适应策略。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

控制实验地点位于海南尖峰岭林区($18^{\circ}20' \sim 18^{\circ}57'N$ 、 $108^{\circ}41' \sim 109^{\circ}12'E$),距离尖峰岭 60 hm^2 大样地直线距离约 $3\sim4\text{ km}$,同属热带山地雨林类型。该区域地处热带北缘,属低纬度热带岛屿季风气候^[14],海拔 820 m 。根据尖峰岭国家级森林生态系统定位研究站设在海拔 820 m 处26年的天池气象站资料显示,年均气温 19.8°C ,年均地面温度 22.8°C , $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 年积温 7203.9°C , $\geq 15^{\circ}\text{C}$ 年积温 6639.2°C ,1月平均气温 14.8°C ,7月平均气温 23.0°C ,年均降水量 2449 mm ,年均蒸发量 1249 mm ,年均风速 1.2 m/s ,年均相对湿度为 88.8% ,土壤类型为砖黄壤^[15]。

1.2 实验设计

为了验证天然林中不同土壤氮偏好豆科树种的自然分布格局和对氮磷添加的适应能力,本研究采用尖峰岭就地建设的大棚和原土盆栽进行控制实验。选取长脐红豆、荔枝叶红豆、猴耳环3个不同氮需求的功能群树木幼苗作为研究对象,在天然林中各随机选取3株成年树,在以树木为中心的树冠范围内挖取地表 $0\sim25\text{ cm}$ 的土壤,除去较大的石块、树根等杂质,混合均匀后装入培养盆。实验前土壤有效氮含量分别为 51.49 、 17.96 、 148.55 mg/kg ;有效磷含量为 1.5 、 0.43 、 5.7 mg/kg 。培养盆底径 20 cm 、高 18 cm ,每盆土壤质量 4 kg ,盆内套有保鲜袋,防止浇水时带走所添加的氮磷养分。

3种树木种子均来源于海南尖峰岭原产地,挑选大小均一的成熟种子,用质量分数为 98.3% 的浓硫酸处理 30 min ,以腐蚀种皮,然后用清水冲洗干净并浸泡种子至吸胀水分,放入培养盆中沙培,每天傍晚用花洒喷水以补充水分。待种子发芽生长1个月时,选取长势良好、苗木高度基本一致

的幼苗移栽到装有基质土壤的培养盆中,用锡箔纸覆盖土壤表面,减少水分蒸发。1个月后,待幼苗生长基本稳定后开始施肥。

根据我们前期在尖峰岭国家级森林生态系统定位研究站布设的氮磷添加实验对植物影响的初步观测结果(待发表数据),本施肥实验设5个N梯度、2个P梯度,每处理6个重复。为获得完整的测定数据,根据3个树种幼苗生长速度不同,长脐红豆、荔枝叶红豆、猴耳环的生长实验期分别为8个月、13个月、9个月。氮肥选用硝酸铵(NH_4NO_3),设置 0 、 75 、 150 、 300 、 600 mg N/kg 5个N梯度,分别表示为:N1、N2、N3、N4、N5;磷肥选用磷酸(H_3PO_4),设置 0 、 50 mg P/kg 2个P梯度(低磷LP、高磷HP)。本实验N、P浓度梯度设置既考虑到原生土壤环境阈值范围,也考虑了豆科树木幼苗可能的最大N、P浓度生长需要^[13]。将硝酸铵和磷酸分别配置成 10 mol/L 的母液,每次施肥时用移液枪吸取相应的量,加 100 mL 水稀释,以画圆方式均匀洒在培养盆里。在生长期的第 $2\sim5$ 个月施肥,每半个月施肥1次,共施8次,之后的几个月留下充足时间给幼苗吸收养分。

2.3 分析方法

生长期完成后收获全株,按根、茎、叶进行测定。用便携式叶面积仪(LI-3000C)测量幼苗的叶面积,用米尺测量苗高;再将茎和叶分别称量鲜重,然后装入信封,于烘箱 105°C 杀青 30 min ,再 70°C 烘干至恒重,称其干重。

根系用清水冲洗干净,用吸水纸将根系表面水分吸干,称其鲜重;将根系放入根系扫描仪扫描整个根系,摆放根系时避免根系的重叠和交叉,采用根系分析软件WinRHIZO(Pro 2013a, Regent Instrument Inc.)分析根系扫描图片,获得总根长、根表面积;再将根装入信封,于烘箱 70°C 烘干至恒重,称其干重。

$$\text{根冠比} = \text{根干重}/\text{地上部分干重}^{[5]}$$

2.4 数据统计分析

用Excel 2007对数据进行统计,用SPSS 19.0软件绘制复式条形图并进行单因素方差分析。对5个氮处理间进行单因素方差分析(One-way

AVONA), 多重比较采用最小显著差异法(LSD), 显著水平设定为 $P = 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 三种幼苗地上部生长对氮磷添加的响应

2.1.1 苗高对氮磷添加的响应

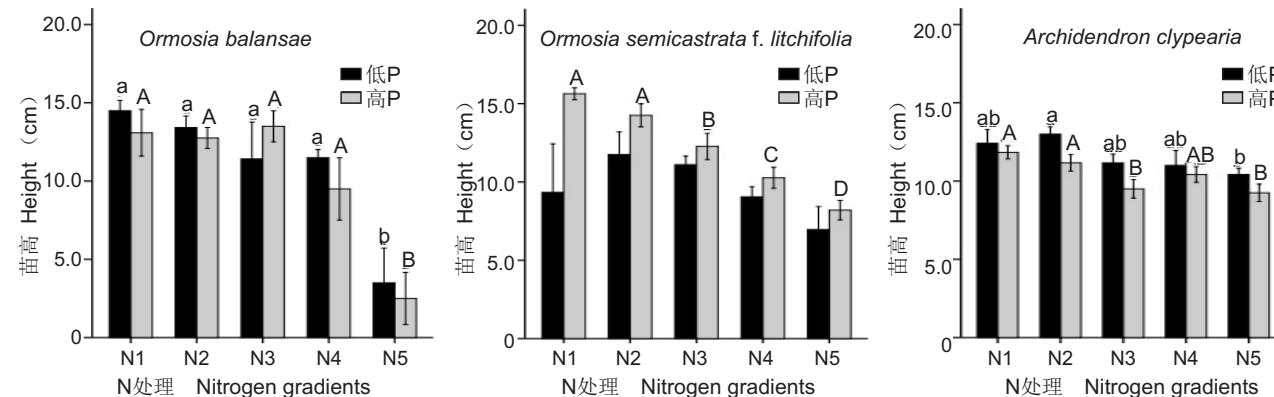
低磷(LP)条件下(图1), 长脐红豆和猴耳环幼苗苗高均受到不同浓度氮肥添加的影响, 长脐红豆幼苗在N5处理下苗高明显最小, 且N5与其他4个处理间差异显著($P < 0.05$), 表明高浓度的N5处理对长脐红豆幼苗苗高有明显的抑制作用; 猴耳环幼苗中, 只有N2与N5苗高有显著差异, 表明与N2处理相比, N5处理下的猴耳环幼苗苗高受到抑制。荔枝叶红豆幼苗在5个处理间苗高无

显著差异, 表明其受不同浓度氮肥添加影响较小, 对土壤可利用氮添加有较强的适应能力。

高磷(HP)条件下(图1), 3种树木幼苗苗高均受到不同浓度氮肥添加的影响。其中, 长脐红豆幼苗苗高的表现与LP条件相同; 荔枝叶红豆幼苗随着氮肥浓度的增加, 苗高显著降低($P < 0.05$), 对不同氮肥浓度响应显著, 中高浓度处理(N3、N4、N5)下的幼苗均受到抑制作用; 猴耳环幼苗苗高呈降低趋势, N1、N2分别与N3、N5有显著差异($P < 0.05$), 表明N3、N5处理下的猴耳环幼苗苗高受到抑制。

2.1.2 叶面积对氮磷添加的响应

LP条件下(图2), 3种植物幼苗不同氮浓度处理间的总叶面积均有显著差异。其中, 长脐红豆



不同字母表示各生长指标处理间差异显著($P < 0.05$)、相同字母表示不显著($P > 0.05$)。小写字母表示低磷(LP)条件下不同氮肥添加浓度处理(N1 = 0 mg N/kg, N2 = 75 mg N/kg, N3 = 150 mg N/kg, N4 = 300 mg N/kg, N5 = 600 mg N/kg)间的差异显著性; 大写字母表示高磷(HP)条件下不同氮肥添加浓度处理间的差异显著性。下同。

Different letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$) and same letters indicate not significant ($P > 0.05$). Lowercase letters indicate significant differences among nitrogen treatments (N1 = 0 mg N/kg, N2 = 75 mg N/kg, N3 = 150 mg N/kg, N4 = 300 mg N/kg, N5 = 600 mg N/kg) under low phosphorus (LP), and capital letters indicate significant differences among nitrogen treatments under high phosphorus (HP). Same below.

图1 三种植物苗高对不同氮磷处理的响应

Fig. 1 Responses of height of three species to different nitrogen and phosphorus treatments

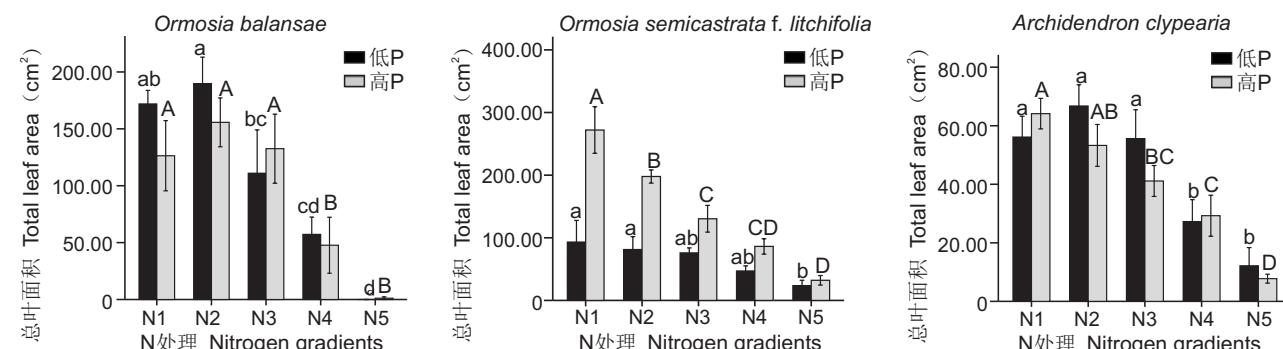


图2 三种植物总叶面积对不同氮磷添加处理的响应

Fig. 2 Responses of total leaf area of three species to different nitrogen and phosphorus treatments

幼苗的总叶面积呈现 $N2 > N1 > N3 > N4 > N5$ 的趋势, $N1$ 与 $N4$ 、 $N5$ 有显著差异, 表明高浓度的 $N4$ 、 $N5$ 处理对长脐红豆幼苗总叶面积有抑制作用; 荔枝叶红豆幼苗总叶面积呈下降趋势, $N5$ 处理与其他 4 个处理间有显著差异, 表明高浓度的 $N5$ 处理产生了抑制作用; 猴耳环幼苗总叶面积呈现 $N2 > N1 > N3 > N4 > N5$ 的趋势, $N4$ 、 $N5$ 分别于 $N1$ 、 $N2$ 、 $N3$ 间有显著差异, 表明高浓度 $N4$ 、 $N5$ 处理下的猴耳环幼苗总叶面积受到抑制。

HP 条件下(图 2), 长脐红豆幼苗总叶面积呈先增加后减小趋势, 且下降幅度较大, 表明长脐红豆幼苗叶面积对氮肥浓度比较敏感, 甚至高浓度 $N5$ 处理下的幼苗叶片后期全部枯萎凋落, 所以数值为 0, 但 $N1$ 只与 $N4$ 、 $N5$ 处理间有显著差异, 表明高浓度的 $N4$ 、 $N5$ 处理会产生抑制作用; 荔枝叶红豆幼苗总叶面积随氮浓度的增加显著减小, 表明低、中、高浓度的 N 肥添加均对总叶面积产生抑制作用; 猴耳环幼苗的总叶面积呈减小的趋势, $N1$ 与 $N3$ ~ $N5$ 间有显著差异, 表明高浓度的 $N3$ ~ $N5$ 处理对总叶面积产生抑制作用。

2.2 三种幼苗地下部生长对氮磷添加的响应

2.2.1 总根长对氮磷添加的响应

LP 条件下(图 3), 长脐红豆幼苗总根长随氮浓度的增加而减小, $N4$ 、 $N5$ 处理的降低幅度明显增大, 表明高浓度的 $N4$ 、 $N5$ 处理对长脐红豆幼苗总根长有抑制作用; 荔枝叶红豆幼苗总根长呈先增加后下降趋势, 但 5 个氮处理间无显著差异, 表明荔枝叶红豆幼苗总根长对氮肥浓度不敏感或是适应能力较强; 猴耳环幼苗总根长 $N3$ ~ $N5$ 处理明显低于 $N1$ 、 $N2$, 且有显著差异, 表明中高浓度($N3$ 、

$N4$ 、 $N5$) 处理对猴耳环幼苗总根长有抑制作用。

HP 条件下(图 3), 长脐红豆幼苗总根长呈先增加后下降趋势, $N3$ 处理达到最高, $N4$ 、 $N5$ 处理明显小于前 3 个处理, 但 $N1$ 处理只与 $N5$ 处理有显著差异, 即: 与对照相比, 高浓度的 $N5$ 处理才会产生抑制作用; 荔枝叶红豆幼苗总根长对氮肥浓度较敏感, 随氮浓度的增加而显著减小, 从中等浓度的 $N3$ 处理开始产生抑制作用; 猴耳环的差异情况与 LP 条件下相似。

2.2.2 根表面积对氮磷添加的响应

LP 条件下(图 4), 长脐红豆幼苗根表面积随氮浓度升高而显著减小, 从高浓度的 $N4$ 处理开始产生抑制作用, $N5$ 处理已经有明显的抑制作用; 荔枝叶红豆幼苗根表面积差异情况与 LP 条件下的总根长一样; 猴耳环幼苗根表面积在 $N5$ 处理下明显变小, 且与其他 4 个处理间有显著差异, 表明高浓度的 $N5$ 处理对猴耳环幼苗根表面积有抑制作用。

HP 条件下(图 4), 长脐红豆幼苗根表面积差异情况与 LP 条件下的总根长相似; 荔枝叶红豆幼苗根表面积随氮浓度增加而显著减小, 从中等浓度的 $N3$ 处理开始产生抑制作用; 猴耳环幼苗根表面积呈下降趋势, 但只有 $N5$ 处理与 $N1$ 、 $N2$ 间有显著差异, 表明高浓度的 $N5$ 处理对猴耳环幼苗根表面积有抑制作用。

2.3 三种幼苗生物量对氮磷添加的响应

LP 条件下(图 5), 随着 N 肥浓度的增加, 长脐红豆、荔枝叶红豆和猴耳环幼苗生物量分别呈 $N1 > N2 > N3 > N4 > N5$ 、 $N1 > N3 > N2 > N4 > N5$ 、 $N2 > N1 > N3 > N4 > N5$ 的趋势。长脐红豆

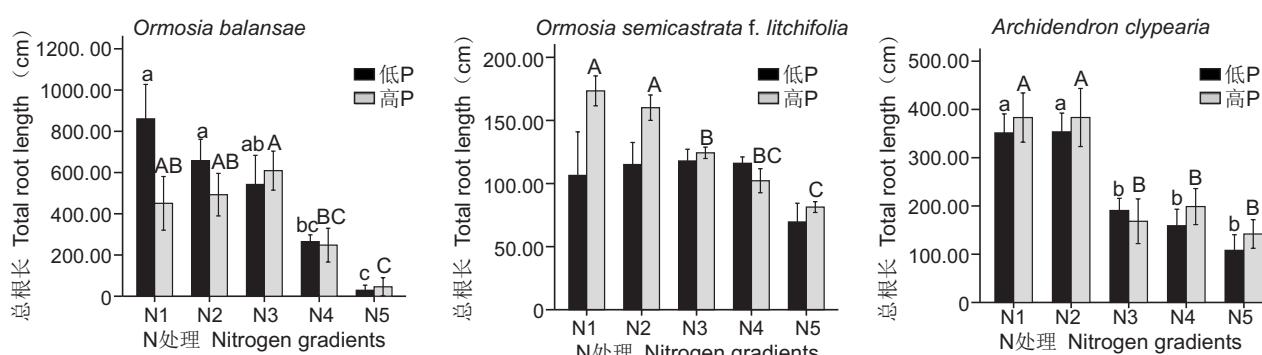


图 3 三种植物总根长对不同氮磷添加处理的响应

Fig. 3 Responses of root length of three species to different nitrogen and phosphorus treatments

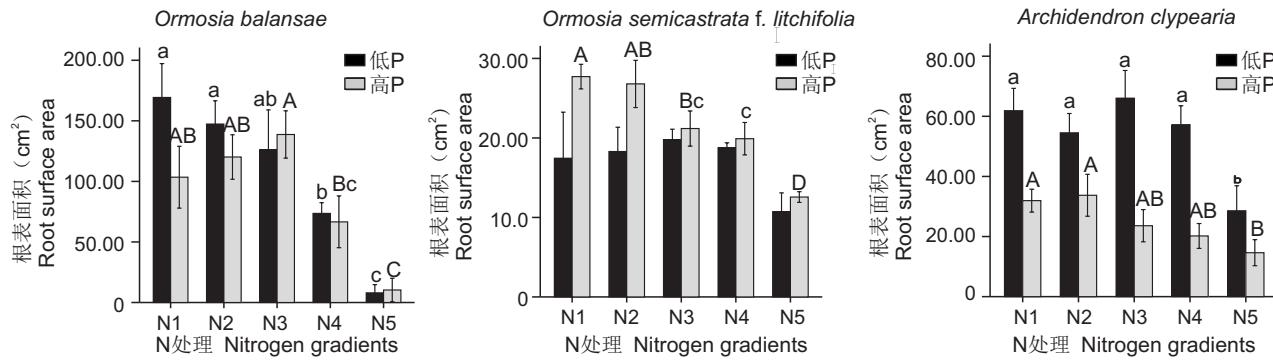


图 4 三种植物总根表面积对不同氮磷添加处理的响应

Fig. 4 Responses of total root surface area of three species to different nitrogen and phosphorus treatments

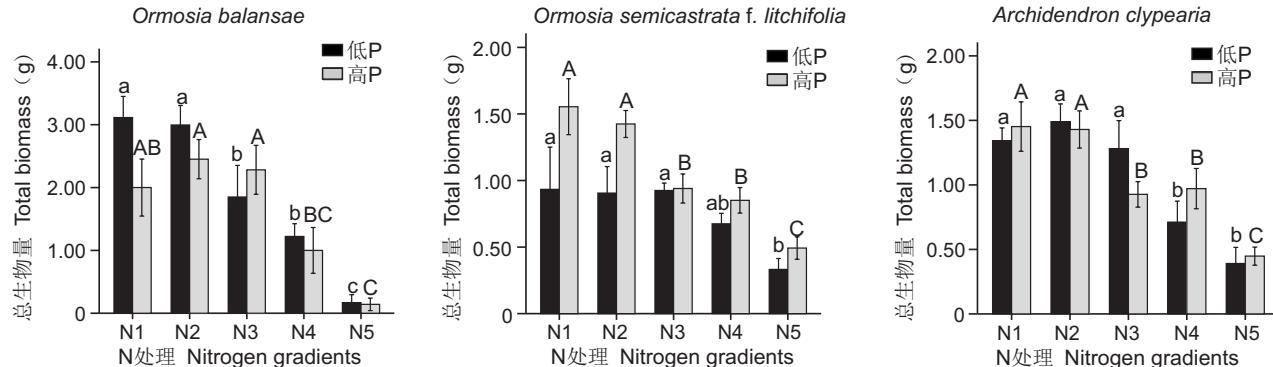


图 5 三种植物总生物量对不同氮磷添加处理的响应

Fig. 5 Responses of total biomass of three species to different nitrogen and phosphorus treatments

幼苗中, N1、N2 与 N4、N5 间生物量有极显著性差异, 与 N3 有显著差异, 表明 N4、N5 处理有明显抑制作用, N3 处理有抑制作用。荔枝叶红豆幼苗中, N5 与 N1、N2、N3 间有显著差异, 表明 N5 处理有显著抑制作用。猴耳环幼苗中, N1、N2、N3 与 N5 有极显著差异, 与 N4 有显著差异, 表明 N5 处理有明显的抑制作用, N4 处理有抑制作用。

HP 条件下(图 5), 随着 N 肥浓度的增加, 长脐红豆、荔枝叶红豆和猴耳环幼苗的生物量分别呈 N2 > N3 > N1 > N4 > N5、N1 > N2 > N3 > N4 > N5、N1 > N2 > N4 > N3 > N5 的趋势。长脐红豆幼苗中, N5 与 N1、N2、N3 间生物量有极显著差异, 表明 N5 处理有抑制作用。荔枝叶红豆幼苗中, N1、N2 与 N5 有极显著差异, 与 N3、N4 有显著差异, 表明 N5 处理有明显的抑制作用, N3、N4 处理有抑制作用。猴耳环幼苗中, N1、N2 与 N5 有极显著差异, 与 N3、N4 有显著差异, 表明

N5 处理有明显的抑制作用, N3、N4 处理有抑制作用。

2.4 三种幼苗根冠比对氮磷添加的响应

LP 条件下(表 1), 随着 N 肥浓度的升高, 长脐红豆、荔枝叶红豆和猴耳环幼苗根冠比分别呈 N4 > N3 > N1 > N2 > N5、N5 > N4 > N3 > N2 > N1、N2 > N1 > N5 > N3 > N4 的趋势。长脐红豆幼苗中, N5 处理的根冠比明显最小, 但 5 个 N 处理间无显著差异, 表明 N 肥添加对根冠比影响不大。荔枝叶红豆幼苗根冠比呈明显上升趋势, 但只有 N4、N5 处理有显著性差异, 表明高浓度的 N 肥促进根冠比的增大。猴耳环幼苗根冠比无显著性差异, 表明 N 肥添加对其影响不大。

HP 条件下(表 1), 随着 N 肥浓度的增加, 长脐红豆、荔枝叶红豆和猴耳环幼苗根冠比分别呈现 N4 > N3 > N1 > N2 > N5、N2 > N1 > N3 > N4 > N5、N3 > N4 > N1 > N2 > N5 的趋势。长脐红豆幼苗中, N4 处理的根冠比明显增加, N5 处理明显

表 1 三种植物根冠比对不同氮磷添加处理的响应
Table 1 Responses of root shoot ratio of three species to different nitrogen and phosphorus treatments

磷处理 Phosphorus treatment	氮处理 Nitrogen treatment	根冠比 Root shoot ratio (mean ± SD)		
		长脐红豆 <i>O. balansae</i>	荔枝叶红豆 <i>O. semicastrata f. litchifolia</i>	猴耳环 <i>A. clypearia</i>
低磷 LP	N1	0.65 ± 0.10	0.32 ± 0.21a	0.44 ± 0.07
	N2	0.65 ± 0.15	0.46 ± 0.18ab	0.46 ± 0.06
	N3	0.79 ± 0.52	0.57 ± 0.08ab	0.39 ± 0.13
	N4	0.94 ± 0.54	0.83 ± 0.34bc	0.38 ± 0.04
	N5	0.52 ± 0.94	0.99 ± 0.56c	0.39 ± 0.16
高磷 HP	N1	0.61 ± 0.19	0.44 ± 0.39ab	0.42 ± 0.08ab
	N2	0.71 ± 0.36	0.35 ± 0.05a	0.50 ± 0.06a
	N3	0.77 ± 0.28	0.46 ± 0.14ab	0.36 ± 0.0ab
	N4	1.01 ± 1.17	0.71 ± 0.18bc	0.42 ± 0.13bc
	N5	0.34 ± 0.69	0.82 ± 0.46c	0.57 ± 0.16c

下降, 但各个 N 处理间无显著差异, 表明 N 肥添加对长脐红豆幼苗根冠比影响不显著。荔枝叶红豆幼苗根冠比呈先下降后升高趋势, 但只有 N5 处理与其他 4 个处理间有显著性差异, 表明高浓度的 N5 处理能够增大根冠比。猴耳环幼苗中, 只有 N5 处理与其他 4 个 N 处理的根冠比有显著差异, 表明高浓度的 N5 处理能促进根冠比增大。

3 讨论

3.1 豆科树种幼苗叶面积对中高浓度氮添加较为敏感, 但根系表现出较强耐受性

豆科树种幼苗期对土壤氮添加浓度的适应性主要体现在叶面积对中高氮浓度的敏感性上, 从地上生长指标来看, 3 种树木幼苗对氮肥出现抑制效应的浓度不同, LP 条件下, 长脐红豆、荔枝叶红豆和猴耳环苗对氮肥出现抑制效应的浓度分别为 N5、无差异、N5; 总叶面积分别为 N4、N5、N4。可以看出, 3 种幼苗对不同浓度 N 存在适应性差异, 荔枝叶红豆幼苗地上部分生长指标对高浓度 N 的耐受能力比另外两种要高; 虽然长脐红豆和猴耳环幼苗对氮肥出现抑制效应的浓度相同, 但长脐红豆幼苗相应的地上生长指标降低幅度较大, 且与对照处理 N1 有极显著差异, 表现出明显的抑制效应, 而猴耳环幼苗则无极显著差异存在。总叶面积随 N 浓度升高而降低的幅度较大, 且开始出现抑制效应的 N 浓度较低, 可以看出叶面积指数对中高浓度氮肥最敏感, 这可能是在氮肥过量情况下, 会导致水分和养分的供给失衡^[16], 叶面积的

变化可能与营养胁迫和适应干扰的生态策略等有密切关系^[17]。

从地下生长指标来看, 3 种植物幼苗对氮肥出现抑制效应的浓度不同, LP 条件下, 长脐红豆、荔枝叶红豆和猴耳环幼苗总根长对氮肥出现抑制效应的浓度分别为 N4、无差异、N3。荔枝叶红豆幼苗地下生长指标对中高浓度氮肥的耐受能力最强, 虽然 N5 处理有下降, 但无显著差异; 从总根长来看, 长脐红豆幼苗对氮肥浓度的耐受能力 > 猴耳环幼苗; 从根表面积来看, 猴耳环幼苗对氮浓度的耐受能力 > 长脐红豆幼苗。长脐红豆幼苗总根长和根表面积随氮浓度增加下降的幅度较大, 对氮浓度比较敏感; 猴耳环幼苗总根长在中等浓度的 N3 处理下就开始受到抑制, 而根表面积却只在高浓度 N5 处理下才大幅度下降、受到抑制, 根系对土壤氮添加浓度的耐受性可能是导致自然林中树木分布格局差异的影响因子。

综合来看, 3 种植物幼苗对氮肥浓度耐受力的敏感性依次为长脐红豆 > 荔枝叶红豆 > 猴耳环。不同类型或功能群植物的生长指标(个体形态)对不同氮肥浓度的响应差异可能影响了生态系统中物种的分布格局^[5]。

3.2 土壤氮添加降低了 3 种豆科树种幼苗总生物量, 而非根冠比

生物量积累是植物生长最重要的参数之一, 是衡量植物生长发育的一个重要指标^[18]。不同植物对氮肥需求量不尽相同^[19-21], 不同类型、不同功

能群或不同生活史的植物生长对氮的需求也不相同^[22, 23], 即使同属豆科植物也不例外。自然条件下, 土壤中包括氮在内的养分含量差异比较大^[24, 25], 而植物本身对氮需求的不同导致在野外分布格局的多样性^[26, 27]。从本实验生物量研究结果来看, LP条件下, 总生物量(长脐红豆、荔枝叶红豆和猴耳环幼苗)开始受到抑制的氮浓度梯度分别为N3、N5、N4。3种植物幼苗总生物量对氮的敏感性依次为长脐红豆>猴耳环>荔枝叶红豆。

植物生物量分配是生物和非生物因素综合作用的结果^[28], 从而使其资源获取和生物量积累达到最大化^[29]。土壤中养分含量的大小影响植物对生物量的分配^[30], 当养分缺乏时, 植物会增加对根的养分供给, 加大根生物量的分配比例, 促进根的生长, 从而提高根系对氮的吸收^[31]; 反之, 当养分充足时则会增加对地上部分的投入, 促进植物生长^[32]。植物对生物量的分配是一种对地上、地下资源的权衡^[33]。根冠比是反映这种权衡的重要指标和适应策略^[25], 受很多因素的影响^[34], 其中生物量的分配格局受氮素供应能力的影响^[35]。当氮素缺乏时, 增施一定量的氮肥会使根冠比减小^[36]。本实验中随着氮肥浓度的增加, 长脐红豆和猴耳环幼苗的总生物量显著下降, 根冠比虽然有所变化, 但5个氮处理间却无显著差异; 荔枝叶红豆幼苗总生物量只在高浓度N5处理受到抑制, 根冠比呈显著增加趋势, 表明随氮浓度的增加, 分配到根部的营养物质也随之增, 且大于地上部分, 导致根冠比变大。总的来看, 土壤氮添加浓度增加可导致豆科树木苗期总生物量下降, 但根冠比变化因种类不同而其响应迥异, 本结果与贺星等^[36]对草原植物的研究结果不同, 这可能是研究对象和实验条件不同所致, 本研究中土壤氮素供应比草原要充足, 且豆科树木幼苗对高浓度氮肥的适应策略是增加根冠比, 这是植物保证自身竞争优势的一种策略^[32, 37, 38]。

3.3 不同种类豆科树木对氮磷的需求存在差异

N和P作为植物生长必须的矿质营养元素, 其主要功能不同, 在植物吸收、利用方面又相互影响^[39], 通常增施氮肥可以促进植株对磷的吸收和利用^[5]。本实验结果显示, 长脐红豆和猴耳环幼

苗对氮磷的需求表现为LP>HP, 说明长脐红豆和猴耳环幼苗阶段为低氮、低磷需求。荔枝叶红豆幼苗对氮磷的需求则表现为HP>LP(尤其是低浓度氮肥处理下的苗高、总叶面积、总根长、根表面积和总生物量), 表明荔枝叶红豆在幼苗阶段为低氮、高磷需求, 这与该树种在大样地中天然分布区域的土壤氮磷特征(低氮+高磷、高氮+高磷)^[13]具有相似之处, 但又不完全相同。因此, 这类豆科树木分布与生长对氮磷的偏好机理还有待进一步研究。

致谢: 感谢陈德祥博士、周璋博士和骆土寿高级工程师对本研究的指导。

参考文献:

- [1] 安玉艳. 杠柳适应黄土丘陵干旱环境的生产生态策略[D]. 北京: 中国科学院研究生院(教育部水土保持与生态环境研究中心), 2011: 7-8.
- [2] Seki M, Umezawa T, Urano K, Shinozaki K. Regulatory metabolic networks in drought stress responses[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, 10(3): 296-302.
- [3] 程军回, 张元明. 水分胁迫下荒漠地区2种草本植物生物量分配策略[J]. 干旱区研究, 2012, 29(3): 432-439. Cheng JH, Zhang YM. Strategies for biomass allocation of two desert plant species under water stress[J]. *Arid Zone Research*, 2012, 29(3): 432-439.
- [4] 贾凤勤. 植物对环境胁迫的适应策略[J]. 生物学教学, 2009, 34(11): 8-9. Jia FQ. Adaptive policies against environmental stress in plants[J]. *Biology Teaching*, 2009, 34(11): 8-9.
- [5] 郭丰辉. 天然草原三种类型植物对低磷环境的适应能力及适应策略研究[D]. 呼和浩特: 中国农业科学院, 2016: 15-16.
- [6] 施宇. 延河流域植物功能性状对环境变化的响应和植物适应策略研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012: 19-21.
- [7] Reich PB, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [8] Wardle DA, Walker LR, Bardgett RD. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences[J]. *Science*, 2004, 305: 509-513.
- [9] Hedin LO, Brookshire ENJ, Menge DNL, Barron AR. The nitrogen paradox in tropical forest ecosystems[J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2009, 40(1): 613-635.
- [10] Ng AYS, Hau BCH. Nodulation of native woody legumes in Hong Kong, China[J]. *Plant and Soil*, 2009, 316(1-2): 35-43.

- [11] Houlton BZ, Wang YP, Vitousek PM, Field CB. A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere [J]. *Nature*, 2008, 454: 327–330.
- [12] ter Steege H, Pitman NCA, Philips OL, Chave J, Sabatier D, Duque A. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia [J]. *Nature*, 2006, 443: 444–447.
- [13] 许涵, 李意德, 骆土寿, 等. 海南尖峰岭热带山地雨林: 群落特征、树种及其分布格局 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2015: 14–21.
- [14] 李意德, 许涵, 骆土寿, 等. 中国生态系统定位观测与研究数据集: 生物物种数据集 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2012: 2–3.
- [15] 周璋, 李意德, 林明献, 陈德祥, 许涵, 骆土寿, 等. 海南尖峰岭热带山地雨林区 26 年的气候变化特征: 光、水和风因子 [J]. *生态学报*, 2009, 29(3): 1112–1120.
- Zhou Z, Li YD, Lin MX, Chen DX, Xu H, Luo TS, et al. Climate changes characteristics over tropical mountain rainforest in Jianfengling during the recent 26 years: radiation, moisture, and wind factors [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(3): 1112–1120.
- [16] Higuchi H, Sakuratani T, Utsunomiya N. Photosynthesis, leaf morphology, and root growth as affected by temperatures in cherimoya (*Annona cherimola* Mill.) trees [J]. *Sci Hortic*, 1999, 80(1–2): 91–104.
- [17] Cornelissen J, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich D, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Aust J Bot*, 2003, 51(4): 335–380.
- [18] 薛海霞. 白刺生物量分配和养分含量对施肥的响应 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2016: 12–23.
- [19] Adams MA, Turnbull TL, Sprent JI, Buchmann N. Legumes are different: leaf nitrogen, photosynthesis, and water use efficiency [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2016, 113(5): 4098–4103.
- [20] Bhaskar R, Porder S, Balvanera P, Edwards EJ. Ecological and evolutionary variation in community nitrogen use traits during tropical dry forest secondary succession [J]. *Ecology*, 2016, 97(5): 1194–1206.
- [21] Nasto MK, Alvarez CS, Lekberg Y, Sullivan BW, Townsend AR, Cleveland CC. Interactions among nitrogen fixation and soil phosphorus acquisition strategies in lowland tropical rain forests [J]. *Ecol Lett*, 2014, 17(10): 1282–1289.
- [22] 张振琦. 内蒙古温带典型草原八种植物的资源分配策略及其对氮素水平的响应 [D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2006: 12–20.
- [23] 魏明吉. 氮磷钾对萝卜生长发育、产量及品质的影响 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2004: 9–17.
- [24] 林建平, 邓爱珍, 赵小敏, 江叶枫, 韩逸, 谢雨. 南方典型丘陵山区耕地土壤养分随高程变化特征分析 [J]. *农业机械学报*, 2019, 50(5): 300–309.
- Lin JP, Deng AZ, Zhao XM, Jiang YF, Han Y, Xie Y. Variation characteristics of soil nutrients of cultivated land in different elevation fields in typical hilly areas of southern mountains [J]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2019, 50(5): 300–309.
- [25] 李晓华, 田原润, 何永美, 郭先华, 苏友波, 胡怡悦, 张建育. 元阳梯田景区森林土壤养分的分布特征 [J]. *西部林业科学*, 2018, 47(6): 112–120.
- Li XH, Tian YR, He YM, Guo XH, Su YB, Hu YY, Zhang JY. Distribution characteristics of forest soil nutrients in yuanyang terrace [J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2018, 47(6): 112–120.
- [26] 雷斯越, 赵文慧, 杨亚辉, 吕渡, 白云斌, 何亮, 等. 不同坡位植被生长状况与土壤养分空间分布特征 [J]. *水土保持研究*, 2019, 26(1): 86–91, 105.
- Lei SY, Zhao WH, Yang YH, Lü D, Bai YB, He L, et al. Spatial distribution characteristics of soil nutrients and vegetation growth status in different slopes [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2019, 26(1): 86–91, 105.
- [27] 李宁宁, 张光辉, 王浩, 张宝军, 杨寒月. 黄土丘陵沟壑区浅层滑坡堆积体植被演替特征及土壤养分响应 [J]. *山地学报*, 2018, 36(5): 669–678.
- Li NN, Zhang GH, Wang H, Zhang BJ, Yang HY. Properties of vegetation succession on shallow landslide deposits in loess hilly and gully region and the related response of soil nutrient [J]. *Mountain Research*, 2018, 36(5): 669–678.
- [28] 何季. 荒漠植物白刺对模拟增雨的生理生态响应及适应策略 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2015: 10–12.
- [29] Chapin FS, Matson PA, Mooney HA. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology* [M]. New York: Springer, 2011: 164–166.
- [30] 邓瑞明. 戴云山不同类型森林生物量差异特征及其与土壤养分的关系 [J]. *林业建设*, 2018(6): 29–32.
- Deng RM. Relationship between the biomass characteristics and soil nutrients among different forest types in Daiyun Mountain [J]. *Forestry Construction*, 2018(6): 29–32.
- [31] 李雯, 张程, 王庆成, 郝龙飞, 刘爽. 指数施肥对白桦裸根苗生长动态、生物量分配及光合作用的影响 [J]. *植物研究*, 2015, 35(3): 391–396, 405.
- Li W, Zhang C, Wang QC, Hao LF, Liu S. Effect of exponential fertilization on growth dynamic, biomass allocation

- and photosynthesis of *betula platyphylla* bare-rooted seedlings [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2015, 35 (3): 391–396, 405.
- [32] 荀挚峰, 白龙, 曲波, 许玉凤, 李光海, 詹忠浪, 石九曜. 不同氮添加对入侵植物瘤突苍耳和本地近缘植物苍耳及两者杂交种的生长影响 [J]. 草业学报, 2017, 26(5): 51–61. Xun ZF, Bai L, Qu B, Xu YF, Li GH, Zhan ZL, Shi JY. Effect of nitrogen treatment on growth of the invasive plant *Xanthium strumarium*, the native plant *Xanthium sibiricum*, and their reciprocal crosses [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2017, 26(5): 51–61.
- [33] Enquist BJ, Niklas KJ. Invariant scaling relations across tree-dominated communities [J]. *Nature*, 2001, 410 (6829): 655–60.
- [34] 单立山, 李毅, 段雅楠, 耿东梅, 李真银, 张荣, 等. 红砂幼苗根系形态特征和水分利用效率对土壤水分变化的响应 [J]. 西北植物学报, 2014, 34(6): 1198–1205. Shan LS, Li Y, Duan YN, Geng DM, Li ZY, Zhang R, et al. Response of root morphology and water use efficiency of *Reaumuria soongorica* to soil water change [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, 34 (6): 1198–1205.
- [35] Farrar JF, Jones DL. The control of carbon acquisition by roots [J]. *New Phytol*, 2010, 147(1): 43–53.
- [36] 贺星, 马文红, 梁存柱, 红梅, 柴曦, 赵巴音那木拉, 等. 养分添加对内蒙古不同草地生态系统生物量的影响 [J]. 北京大学学报(自然科学版), 2015, 51(4): 657–666. He X, Ma WH, Liang CZ, Hong M, Chai X, Zhao Bayin-namula, et al. Effects of nutrient additions on community biomass varied among different grassland ecosystems of Inner Mongolia [J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2015, 51(4): 657–666.
- [37] Lei Y, Xiao H. Impacts of alien plant invasions on biodiversity and evolutionary responses of native species [J]. *Biodiversity Science*, 2010, 18(6): 622–630.
- [38] Mealor BA, Hild AL. Post-invasion evolution of native plant populations: a test of biological resilience [J]. *Oikos*, 2010, 116(9): 1493–1500.
- [39] 邰书静. 氮磷钾配施对饲用玉米产量和品质的影响 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2006: 9–13.

(责任编辑: 张平)