北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

功能性状和立地条件与树木根系吸收能力的关系

于淼 张碧嘉 王泽锦 于凤珍 赵新航 杨佳绒 李品 樊大勇 徐程扬

Relationship of functional traits and site conditions with uptake capacity of tree root

Yu Miao, Zhang Bijia, Wang Zejin, Yu Fengzhen, Zhao Xinhang, Yang Jiarong, Li Pin, Fan Dayong, Xu Chengyang

引用本文:
于淼, 张碧嘉, 王泽锦, 于凤珍, 赵新航, 杨佳绒, 李品, 樊大勇, 徐程扬. 功能性状和立地条件与树木根系吸收能力的关系[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(1):35–43. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220497
Yu Miao, Zhang Bijia, Wang Zejin, Yu Fengzhen, Zhao Xinhang, Yang Jiarong, Li Pin, Fan Dayong, Xu Chengyang. Relationship of functional traits and site conditions with uptake capacity of tree root[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(1):35–43. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220497

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220497

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

基于混合效应模型的新疆天山云杉单木胸径预测模型构建

Predicting model construction of single tree DBH of *Picea schrenkiana* in Xinjiang of northwestern China based on mixed effects model

北京林业大学学报, 2020, 42(7): 12–22. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190236

基于广义代数差分法的长白落叶松人工林地位指数模型

Site index model for *Larix olgensis* plantation based on generalized algebraic difference approach derivation

北京林业大学学报, 2020, 42(2): 9–18. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190036

基于抚育间伐效应的红松人工林枝条密度模型

Branch density model for *Pinus koraiensis* plantation based on thinning effects

北京林业大学学报, 2021, 43(2): 10–21. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200057

刚毛柽柳*SAIR6*长链非编码RNA耐盐功能初探

Salt stress tolerance analysis of *SAIR6* long non–coding RNA in *Tamarix hispida*

北京林业大学学报, 2021, 43(3): 36–43. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200235

基于混合效应的长白落叶松一级枝条基径预估模型

Prediction model of base diameter of primary branch for *Larix olgensis* based on mixed effects

北京林业大学学报, 2020, 42(10): 1–10. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200133

利用分位数组合预测兴安落叶松枝下高

Predicting height to crown base for *Larix gmelinii* using quantile groups

北京林业大学学报, 2021, 43(3): 9–17. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200075

DOI:10.12171/j.1000−1522.20220497

功能性状和立地条件与树木根系NO_3^-吸收能力的关系

于 淼[1] 张碧嘉[1] 王泽锦[1] 于凤珍[2] 赵新航[2] 杨佳绒[3]
李 品[1] 樊大勇[1] 徐程扬[1]

（1. 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；2. 首都绿色文化碑林管理处，北京 100094；3. 华东师范大学生态与环境科学学院，上海 200241）

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中养分的吸收利用方式决定其生态适应对策。本研究通过野外原位测定，探究根系氮吸收动力学及其与根系形态性状间的耦合关系，为揭示林木根系在干旱瘠薄环境中的生理功能奠定基础。**【方法】**以北京市百望山森林公园内的山桃、栓皮栎和元宝枫为对象，采用以硝态氮（NO_3^-）为唯一氮源的改良型梯度霍格兰营养液，在一般程度的干旱瘠薄立地和极端程度的干旱瘠薄立地中分别开展野外原位测定根系NO_3^-吸收动力学研究，并通过 Pearson 相关性分析和通径分析研究根系NO_3^-吸收速率与根系功能性状间的关系。**【结果】**树种、立地条件和两者的交互效应对NO_3^-吸收速率和动力学参数均有显著或极显著的影响。3 个树种对氮的亲和性均较高，元宝枫根系对NO_3^-的吸收速率偏低，在 2 种立地条件中均显著低于山桃和栓皮栎。生长在更加干旱瘠薄立地中的速生树种对NO_3^-的吸收具有补偿性。根系功能性状与NO_3^-的吸收速率有很好的耦合关系，比根长和比根表面积对根系NO_3^-吸收速率有显著正效应，根直径和根组织密度则相反。分支结构性状中，分支强度和链接数对根系NO_3^-吸收速率的作用较弱。**【结论】**生长速度较快的山桃和栓皮栎根系的NO_3^-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和降低氮亲和力的“速度策略”可保障速生树种根系对NO_3^-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NO_3^-的吸收速率。

关键词：原位测定；立地条件；种间差异；NO_3^-吸收；功能性状；吸收动力学
中图分类号：S728.2；Q948.11 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2024)01−0035−09
引文格式：于淼，张碧嘉，王泽锦，等. 功能性状和立地条件与树木根系NO_3^-吸收能力的关系［J］. 北京林业大学学报，2024，46(1)：35−43. Yu Miao, Zhang Bijia, Wang Zejin, et al. Relationship of functional traits and site conditions with NO_3^- uptake capacity of tree root[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(1): 35−43.

Relationship of functional traits and site conditions with NO_3^- uptake capacity of tree root

Yu Miao[1] Zhang Bijia[1] Wang Zejin[1] Yu Fengzhen[2] Zhao Xinhang[2] Yang Jiarong[3]
Li Pin[1] Fan Dayong[1] Xu Chengyang[1]

(1. Research Center for Urban Forestry of Beijing Forestry University, Key Laboratory for Silviculture and Forest Ecosystem in Arid and Semi-Arid Area of National Forestry and Grassland Administration, Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing 100083, China;
2. Capital Green Culture Forest of Steles Management Office, Beijing 100094, China;
3. School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China)

Abstract: ［**Objective**］Nutrient is an important limiting factor for tree growth in drought and barren sites, and the way trees absorbing and using nutrients in drought and barren sites determines their ecological adaptation strategies. In this paper, the kinetics of root nitrogen uptake and the coupling relationship between

收稿日期: 2022−12−07 **修回日期:** 2023−02−07
基金项目: 朝阳区平原生态林定向抚育关键技术集成与示范（编号 CYSF-1904）。
第一作者: 于淼。主要研究方向：根系生理生态学。Email：yumiao2020@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: 徐程扬，博士，教授。主要研究方向：城市林业。Email：cyxu@bjfu.edu.cn 地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

root morphological traits were measured in situ in the field, which laid a foundation for revealing the physiological function of trees in drought and barren environments. [**Method**] We took *Prunus davidiana*, *Acer truncatum* and *Quercus variabilis* in Baiwangshan Forest Park of Beijing as the research objectives. We used modified Hogland nutrient solution with NO_3^- concentration gradients to carry out in-situ measurement of root NO_3^- uptake kinetics in generally and extremely drought and barren site conditions, respectively. The relationship between root NO_3^- uptake rate and root functional traits was analyzed by Pearson correlation and path analysis. [**Result**] Tree species, site conditions and the interaction of above two factors all had an significant or extremely significant effect on root NO_3^- uptake rate and kinetic parameters. Three tree species all had high nitrogen affinity. The uptake rate of NO_3^- in the root of *A. truncatum* was lower, and it was significantly lower than that of *P. davidiana* and *Q. variabilis* under the above two site conditions. Under the site conditions of more drought and barren, fast growing tree species had compensatory absorption of NO_3^-. Root functional traits and the uptake rate of NO_3^- had a good coupling relationship. The result showed that the morphological traits of specific root length (SRL) and specific root surface area (SRA) had significantly positive effects on NO_3^- uptake rate of roots, while root diameter (RD) and root tissue density (RTD) had negative effects. In terms of branching structure traits, branching intensity and number of links had weak effects on NO_3^- uptake rate. [**Conclusion**] The NO_3^- uptake rate of *P. davidiana* and *Q. variabilis* with a faster growth rate decreases significantly under the extremely drought and barren site stress, while *A. truncatum* is the opposite. The "speed strategy" of increasing the maximum absorption rate and reducing nitrogen affinity ensures the compensatory absorption of NO_3^- 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 NO_3^- by roots in drought and barren sites.

Key words: in situ test; site conditions; interspecific difference; NO_3^- uptake; functional trait; uptake kinetics

作为对植物生长和生产力最具限制性的营养元素之一，氮因其在土壤中具有高度的流动性[1]，极易受到淋滤或挥发过程的影响而流失，因而氮限制普遍存在于陆地生态系统中[2]。作为林木生长所需的主要氮源，硝态氮（NO_3^-）的吸收和转运机制一直受到根系国际学者的广泛关注[3]。NO_3^- 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NO_3^-的吸收能力可以有效改善植物对氮的获取[4]。吸收动力学是研究植物根系对NO_3^- 的养分吸收特性所普遍使用的方法[5]。然而，以往对根系NO_3^- 吸收的研究多是基于吸收动力学，在实验室或大田模拟实验条件下开展的[6]，不能真实反映植物根系在野外环境下的吸收状况。

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[7]。根系形态和构型性状是决定林木从养分受限的土壤中获取养分的关键因素[8]。具有较高比根长、较低根直径的细根，或"大而密"的细根这 2 种不同的根系形态组合均可确保根系较大的吸收表面，满足植物对养分吸收的相关需求[9]。因此，将细根性状与根系NO_3^- 吸收相关联，有助于进一步理解根系NO_3^- 吸收利用机制的复杂性[10]。此外，树木生长特性的不同决定了其生态适应策略的差异[11]，这也导致了植物对NO_3^- 需求量的差异，进而直接影响根系NO_3^- 的同化吸收能力[12]。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[8]。

当前涉及根系功能性状的相关研究发现：树木会采取主动调节机制以适应干旱瘠薄的环境变化，这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[13]。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*）、元宝枫（*Acer truncatum*）和栓皮栎（*Quercus variabilis*）3 个生长速度差异较大的树种为对象，采用野外原位根系NO_3^-养分吸收动力学，拟解决以下 2 个科学问题：（1）立地条件是否对树木根系NO_3^- 的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怎样的耦合关系。本研究旨在为通过根系性状进一步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 研究区概况与研究方法

1.1 试验区概况

试验地位于北京市百望山森林公园（116°14′21″～

116°15′30″E，40°01′02″～40°02′13″N），属温带大陆性季风气候，年均温 11.6 ℃，年均降水量 630 mm。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 30 cm，且石砾含量较高[13]。

1.2　试验材料

供试材料为北京浅山区人工林中用于植被恢复的 3 种常见树种，且 3 个树种生长速度差异较大：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。各树种所在人工纯林的林分生长状况良好，林木分布均匀，未经人为过度干扰。林地内主要灌木树种为扁担杆（*Grewia biloba*）、荆条（*Vitex negundo* var. *heterophylla*）、栒子（*Cotoneaster hissaricus*）；主要草本植物为婆婆针（*Bidens bipinnata*）、益母草（*Leonurus japonicus*）、狗尾草（*Setaria viridis*）、求米草（*Oplismenus undulatifolius*）和狭叶珍珠菜（*Lysimachia pentapetala*）等。

1.3　NO_3^- 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 溶液，加 2 mL/L 500 × 钙浓缩液配制成母液。在营养液中添加 KNO_3 作为唯一氮源，配制NO_3^- 浓度为 0、0.2、0.4、0.6、0.8、1.0 mmol/L 6 个水平的培养液[14]，用 1.0 mol/L 的 NaOH 将培养液起始 pH 调节为 6.5，培养液体积 70 mL。

1.4　样品采集及指标确定方法

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[13]。将试验地内的立地条件划分为一般程度的干旱瘠薄立地（A）和极端程度的干旱瘠薄立地（B）2 种，立地 A 石砾含量 50%～70%，土壤含水量为田间持水量的 20%～30%，立地 B 石砾含量 70%～90%，土壤含水量为田间持水量的 10%～20%。立地 A：pH 值（6.40 ± 0.35），硝态氮（12.81 ± 2.84）mg/kg，铵态氮（57.88 ± 2.36）mg/kg，速效氮（102.44 ± 20.22）mg/kg，速效磷（7.01 ± 1.21）mg/kg，速效钾（105.68 ± 19.47）mg/kg。立地 B：pH 值（6.24 ± 0.37），硝态氮（11.18 ± 3.84）mg/kg，铵态氮（62.40 ± 7.87）mg/kg，速效氮（119.74 ± 13.80）mg/kg，速效磷（5.51 ± 0.97）mg/kg，速效钾（134.07 ± 29.60）mg/kg。上述各项表征土壤养分含量的指标在两立地间差异均不显著。在每种立地条件中的山桃、栓皮栎、元宝枫林内，设置 20 m × 20 m 样地，选择样地内年龄相近、生长健康、长势良好的平均木作为研究对象。山桃、栓皮栎、元宝枫样树的树高、胸径分别为 1.1～1.7 m 和 9.6～12.5 cm、9.5～11.8 m 和 16.4～22.6 cm、12.3～15.8 m 和 20.4～23.7 cm。

1.4.2　根系吸收动力学的野外原位测定

在 3 个树种的 2 种立地条件下，每个样地中各随机选择 18 株样树，6 个NO_3^- 浓度处理各选择 3 株样树作为重复。在树冠垂直投影面积以内，从树干基部开始，沿样树主根的延伸方向，在 0～20 cm 土层内寻找合适的完整根系，该试验根系至少包含样树的 1～5 级根，根系长度 20～30 cm，每个处理选取 3 个不同根段进行重复。为了避免富营养斑块所产生的的觅食效应，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。

确定目标根系后，将其从土体中小心剖出，务必保持其与母根完好连接，目的是最大程度地还原根系在野外生长时真实氮吸收状况，防止根系物理损伤所带来的生理功能变化。轻轻抖落根系表面附着的土粒，用去离子水洗净，吸水纸擦干表面水分[3]。而后将根系浸入内径 2.4 cm、长 20 cm、含 70 mL 去离子水的大试管中进行饥饿处理，1 h 后转入含营养液的同尺寸试管中，营养液中加入 0.1 mL 3% 的 H_2O_2 提供 O_2，以避免因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[15]。

根系浸入营养液中培养 1 h 后，在根系与溶液接触界面处，将其从母根上切断分离。从营养液中取出根系，用吸水纸吸干其表面残留溶液，置自封袋密封，放入冷藏箱带回实验室，吸收后的营养液转入 100 mL 小白瓶中密封一并带回。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NO_3^- 浓度[16]，并计算NO_3^- 的吸收速率（V，单位干质量根系在单位时间吸收NO_3^- 的物质的量，mmol/(g·h)）[3]。

1.4.3　养分吸收动力学参数测定

根据 Lineweaver & Burke 修改的 Michaelis-Menten 方程计算动力学[16]

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

式中：C 为溶液中的离子浓度（mmol/L），V 为吸收速率（mmol/(g·h)），V_{max} 为最大吸收速率（mmol/(g·h)），K_m 为米氏常数（mmol/L）。

通过韩丛蔚[16]描述的方法计算根系养分离子内流与外溢浓度相等时（$V = 0$）的介质浓度 C_{min}（mmol/L）和离子流入根系的速度 α（L/(g·h)）。计算

公式为

$$C_{\min} = C - \frac{VK_{\mathrm{m}}}{V_{\max} - V}$$

$$\alpha = V_{\max}/K_{\mathrm{m}}$$

1.5 根系指标测定

将称量鲜质量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)和链接数(number of links)各功能性状指标[17]。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 h 杀青后，在 80 ℃ 环境中烘干 120 h 直至质量恒定，获得根系干质量。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。

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 绘制根系NO_3^- 离子吸收直方图，制作图表。为避免因树种遗传因素引起的差异和由于量纲不同造成的干扰，在利用 R 4.1.2 进行 Pearson 相关性分析(n = 89)及显著性检验之前，对每个树种的平均根系直径、比根长、比根表面积、根组织密度、根干物质含量、根分支强度、根尖数、链接数 8 个性状值进行标准化[13]。利用 SPSS 22.0 的线性回归“Linear”程序获得通径系数，对根系功能性状与NO_3^- 吸收速率进行通径分析[18]。

2 结果与分析

2.1 立地、树种和NO_3^- 浓度对根系NO_3^- 吸收速率的影响

2.1.1 单一影响

树种、立地、NO_3^- 浓度均对 3 个树种根系NO_3^- 的吸收速率有极显著影响，其中，树种的影响最大(表 1)。树种和立地对NO_3^- 的吸收动力学参数均有显著或极显著的影响，从 F 值上判断，$V_{\max}$ 和 α 受种间差异的影响更大，立地条件则对 K_{m} 和 $C_{\min}$ 的影响更大(表 2)。

表 1 树种、立地条件及NO_3^- 梯度浓度处理对根系NO_3^- 吸收影响的方差分析

Tab. 1 ANOVA results for compound effects of tree species, site conditions and NO_3^- concentration gradient on root NO_3^- uptake rate

变异来源 Source of variation	df	NO_3^- 吸收速率 NO_3^- uptake rate (V)/(mmol·g^{-1}·h^{-1})	
		F	p
树种 Tree species (Sp)	2	137.441	< 0.001
立地 Site (Si)	1	27.182	< 0.001
NO_3^- 浓度 NO_3^- concentration (Con)	4	15.086	< 0.001
Sp × Si	2	10.440	< 0.001
Sp × Con	8	3.562	0.002
Si × Con	4	0.293	0.881
Sp × Si × Con	8	1.343	0.241

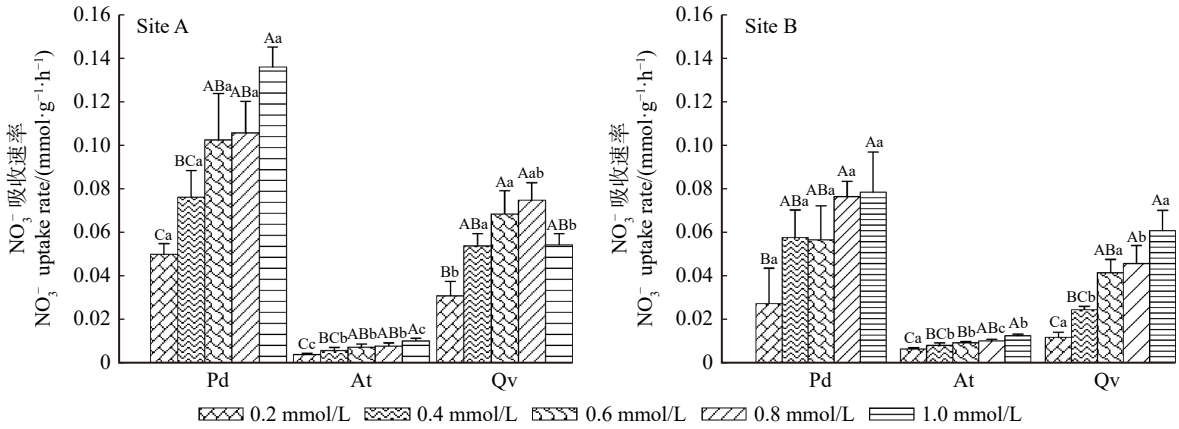
表 2 树种、立地条件及其交互效应对NO_3^- 吸收动力学参数影响的方差分析

Tab. 2 ANOVA on the tree species, site conditions and their interaction on kinetic parameters of NO_3^- uptake

动力学参数 Kinetic parameter	树种 Tree species		立地 Site		树种 × 立地 Tree species × site	
	F	p	F	p	F	p
$V_{\max}$	542.3	< 0.001	5.5	0.038	189.9	< 0.001
K_{m}	994.2	< 0.001	1 120.6	< 0.001	1 701.6	< 0.001
$C_{\min}$	1 328.0	< 0.001	1 697.0	< 0.001	2 556.0	< 0.001
α	785.7	< 0.001	303.7	< 0.001	119.8	< 0.001

注：$V_{\max}$.最大吸收速率；K_{m}.米氏常数；$C_{\min}$.根系养分离子内流与外溢浓度相等时(V = 0)的介质浓度，α为离子流入根系的速度。Notes: $V_{\max}$, maximum uptake rate; K_{m}, Michaelis constant; $C_{\min}$, medium concentration at which nutrient ions inflo and outflow from roots are equal (V = 0); α, velocity of ions flowing into roots.

在立地 A 和立地 B 中，3 个树种根系对NO_3^-的吸收速率总体上呈现随NO_3^- 溶液浓度的提高而迅速提高的趋势(图 1)，并在树种间有极显著差异(p < 0.001)，种间影响程度分别是立地、NO_3^- 溶液浓度影响的 5.1 和 9.1 倍(表 1)。2 种立地条件下，元宝枫根系对NO_3^- 的吸收速率均偏低，且显著低于山桃和栓皮栎(图 1)。在立地 A 和立地 B 中，山桃根系的NO_3^- 吸收速率对营养液NO_3^-浓度的线性关系斜率分



Site A. 一般程度的干旱瘠薄立地；Site B. 极端程度的干旱瘠薄立地；Pd. 山桃；At. 元宝枫；Qv. 栓皮栎。大写字母表示同一树种不同NO_3^-浓度处理之间的差异显著性，小写字母表示同一NO_3^-浓度处理不同树种之间的差异显著性。Site A, a generally drought and barren site; Site B, an extremely drought and barren site; Pd, *Prunus davidiana*; At, *Acer truncatum*; Qv, *Quercus variabilis*. Capital letters indicate significant difference among different NO_3^- concentration treatments of the same tree species, and small letters indicate significant difference among varied tree species under the same NO_3^- concentration treatment.

图 1　不同立地条件中山桃、元宝枫、栓皮栎根系的NO_3^- 吸收差异

Fig. 1　Difference of NO_3^- uptake of *Prunus davidiana*, *Acer truncatum* and *Quercus variabilis* under different site conditions

别为 0.12 和 0.08，分别比栓皮栎高 108.7%、27.3%，比元宝枫高 1 235.5% 和 608.3%(图 1)，因此，山桃根系NO_3^-的吸收速率对营养液NO_3^- 浓度的变化最为敏感。

生长速度越快的树种通常具有越高的 V_{max} 和 α，但较好的立地加大了树种间 V_{max} 和 α 值的差距(表 3)。V_{max} 和 α 的种间差异极显著(表 2)。由表 3 可见，在立地 A 中，元宝枫的 V_{max} 仅为山桃和栓皮栎的 7.5% 和 14.3%；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 88.3%。立地 A 中，山桃 α 值比栓皮栎和元宝枫高出 18.4% 和 1 186.7%；而在更加干旱瘠薄的立地 B 中，山桃的 α 值是栓皮栎的 2.3 倍、元宝枫的 5.8 倍(表 3)。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NO_3^-补偿性吸收能力。

尽管种间生长速度差异很大，3 个树种总体上对NO_3^- 的亲和性(K_m)较高；但是，栓皮栎在相对优越立地中对NO_3^- 的亲和性显著较低，且养分有效性(以 C_{min} 大小表示)也远低于山桃和元宝枫(表 3)。

2.1.2　交互影响

树种与NO_3^- 浓度、树种与立地的交互作用对 3 个树种根系NO_3^-吸收速率均有显著或极显著的影响，立地与NO_3^- 浓度、三者交互作用则对 3 个树种根系NO_3^- 吸收速率的影响未达显著水平(表 1)。树种与立地条件的交互作用对NO_3^- 吸收动力学参数 V_{max}、K_m、C_{min}、α 均产生极显著影响(表 2)，且对 K_m、C_{min} 的影响具有强力的加性效应，因为树种与立地条件交互作用对 K_m、C_{min} 影响的 F 值分别是单

表 3　不同立地条件中山桃、元宝枫、栓皮栎根系NO_3^- 吸收的动力学参数及方程

Tab. 3　Kinetic parameters and equations of NO_3^- uptake of *P. davidiana*, *A. truncatum* and *Q. variabilis* roots under different site conditions

动力学参数 Kinetic parameter	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	0.070 ± 0.005Ba	0.144 ± 0.005Aa	0.010 ± 0.000Ab	0.012 ± 0.002Ab
K_m/(mmol·L^{-1})	0.346 ± 0.009Ab	0.291 ± 0.005Ba	0.214 ± 0.010Bc	1.239 ± 0.012Aa	0.340 ± 0.017Ab	0.259 ± 0.009Bb
C_{min}/(mmol·L^{-1})	1.236 ± 0.017Ab	1.007 ± 0.005Ba	0.708 ± 0.003Bb	4.216 ± 0.066Aa	1.227 ± 0.008Ab	0.991 ± 0.026Ba
α/(L·g^{-1}·h^{-1})	0.386 ± 0.011Aa	0.266 ± 0.004Bb	0.326 ± 0.010Aa	0.116 ± 0.009Bb	0.030 ± 0.004Bc	0.046 ± 0.003Ac
方程 Equation	$1/V = 3.057/C + 5.020$	$1/V = 5.892/C + 6.056$	$1/V = 4.312/C + 9.663$	$1/V = 16.925/C - 1.187$	$1/V = 35.082/C + 74.124$	$1/V = 16.387/C + 73.634$
R^2	0.987	0.956	0.860	0.996	0.980	0.935

注：C代表营养液中NO_3^- 浓度，V代表NO_3^- 吸收速率。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。Notes: C represents NO_3^- concentration. V represents NO_3^- uptake rate. Capital letters indicate significant difference among varied site conditions of the same tree species, and small letters indicate significant difference among varied tree species under the same site conditions.

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NO_3^- 吸收速率的关系

2.2.1 根系功能性状与NO_3^-吸收速率的相关性分析

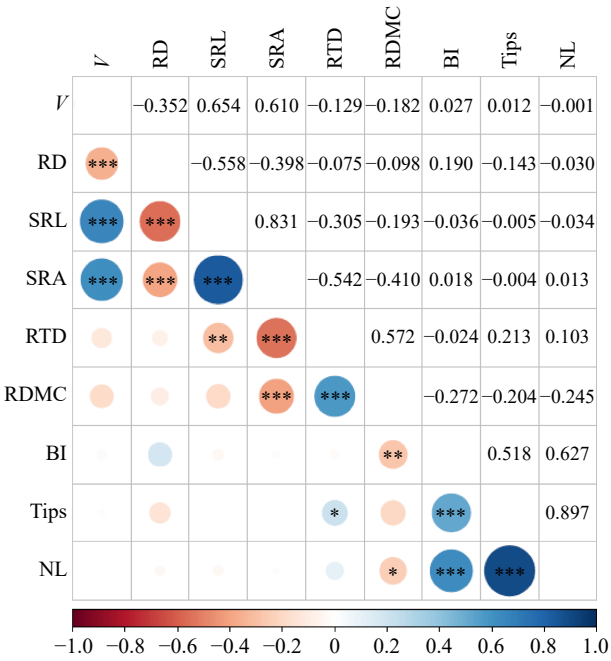
根系NO_3^- 吸收速率与根系形态性状的变化密切相关，主要体现为：NO_3^- 吸收速率分别与比根长和比根表面积有极显著的正相关关系，而与根直径显著负相关(图 2)，但涉及根系构型的性状，如根分支强度、根尖数和根链接数与NO_3^- 吸收速率的相关性较弱(相关性系数均 < 0.1)。

在 8 个功能性状之间，比根长与比根表面积、根组织密度与根干物质含量、根分支强度与根尖数和根链接数、根尖数与根链接数两两之间呈极显著的正相关关系($p < 0.001$)，表明这几个性状间存在强协同作用。根直径与比根长、根直径与比根表面积、比根长与根组织密度、比根表面积与根组织密度和根干物质含量、根干物质含量和根分支强度两两之间呈极显著的负相关关系($p < 0.01$)，说明这些根系性状间存在显著的权衡关系。因此，比根长、比根表面积、根系直径与NO_3^- 吸收速率间的关系，是根系性状间协同或权衡作用的结果。

2.2.2 根系功能性状对NO_3^-吸收速率的影响途径

通径分析结果(表 4)表明，比根长和比根表面积是本研究中决定NO_3^- 吸收速率的关键指标。比根长、比根表面积和根组织密度与NO_3^- 吸收速率均呈现显著的直接正效应，表明根系NO_3^- 吸收速率随着比根长、比根表面积、根组织密度的提高而显著提高。根干物质含量和根尖数对NO_3^- 吸收速率的负效应较明显，但未达显著；根分支强度和根链接数对NO_3^- 吸收速率的直接通径系数均 < 0.1，作用效果较弱(表 4)。

在间接作用中，由于比根长与比根表面积有强共线性(相关性系数为 0.831，图 2)，比根长通过比根表面积对NO_3^- 吸收速率的间接正效应为 0.342，而比根表面积通过比根长对NO_3^- 吸收速率的间接正效应为 0.322(表 4)。此外，根组织密度对链接数的



V. NO_3^- 吸收速率；RD. 平均根系直径；SRL. 比根长；SRA. 比根表面积；RTD. 根组织密度；RDMC. 根干物质含量；BI. 根分支强度；Tips.根尖数；NL. 链接数；红色代表负相关关系，蓝色代表正相关关系。***代表 $p < 0.001$，**代表 $p < 0.01$，*代表 $p < 0.05$。下同。*V*, NO_3^- uptake rate; RD, average root diameter; SRL, specific root length; SRA, specific root area; RTD, root tissue density; RDMC, root dry matter content; BI, branching intensity; NL, number of links. Red represents negative correlation, and blue represents positive correlation. *** means $p < 0.001$; ** means $p < 0.01$; * means $p < 0.05$. The same below.

图 2 根系功能性状与NO_3^- 吸收速率的相关性分析

Fig. 2 Correlation analysis of root functional traits and NO_3^- uptake rate

表 4 根系功能性状与根系NO_3^- 吸收速率的通径分析

Tab. 4 Path analysis of root functional traits and NO_3^- uptake rate

性状 Trait	简单相关系数 Simple correlation coefficient	直接通径系数 Direct path coefficient	显著性 Significance	间接通径系数 Indirect path coefficient									决策系数 Decision coefficient
				RD	SRL	SRA	RTD	RDMC	BI	Tips	NL	合计 Total	
RD	−0.352	0.018	0.873		−0.230	−0.154	−0.022	0.011	0.011	0.015	0.000	−0.369	−0.013
SRL	0.654	0.412	0.016	−0.010		0.322	−0.091	0.023	−0.002	0.001	0.000	0.243	0.369
SRA	0.610	0.387	0.032	−0.007	0.342		−0.162	0.048	0.001	0.000	0.000	0.222	0.322
RTD	−0.129	0.298	0.017	−0.001	−0.126	−0.210		−0.067	−0.001	−0.023	0.001	−0.427	−0.166
RDMC	−0.182	−0.117	0.295	−0.002	−0.080	−0.158	0.171		−0.016	0.022	−0.002	−0.065	0.029
BI	0.027	0.057	0.606	0.003	−0.015	0.007	−0.007	0.032		−0.055	0.005	−0.030	0.000
Tips	0.012	−0.106	0.597	−0.003	−0.002	−0.001	0.064	0.024	0.030		0.007	0.118	−0.014
NL	−0.001	0.008	0.969	−0.001	−0.014	0.005	0.031	0.029	0.036	−0.095		−0.009	0.000

间接正效应、链接数对分支数的间接负效应，改变了链接数和分支数对NO_3^-吸收速率的作用方向。所以，根系功能性状的可塑性变化是本研究中干旱瘠薄立地条件影响根系NO_3^-吸收速率的重要因素。

3　讨　　论

3.1　根系NO_3^-吸收与供需关系

养分需求决定了植物根系养分吸收能力[19]，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NO_3^-吸收速率的影响程度最高，其次是立地条件，而营养液NO_3^-浓度的影响最低。这表明树种对NO_3^-的需求是养分吸收的决定性因子[20]，在长期适应养分胁迫环境下，个体对NO_3^-有效性有较高的敏感性，这与前人的研究结论一致[21]。在 2 种立地条件下，V_{max}、K_m、α 均基本呈现从速生树种到慢生树种依次降低的趋势，表明速生树种因其养分需求较高[22]，导致养分吸收速率对立地条件的变化更为敏感。即便是形成了大量细根，提高了细根生物量和根表面积[13]，生长速度缓慢的元宝枫在 2 种立地中的 V_{max} 和 α 仍非常低，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NO_3^-吸收所受遗传影响是第一位的[22]。山桃、栓皮栎根系NO_3^-吸收的 V_{max} 有极显著的立地间差异（表 2），且随干旱瘠薄胁迫的加强而大幅度降低（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、土壤养分有效性较低，尤其是有效磷[23]。干旱胁迫通过降低土壤养分矿化度和供给量来降低养分有效性，并同步降低了养分在土壤中的质流速率和扩散能力[24]。所研究的 3 个树种在养分吸收上均采取“速度策略”适应干旱瘠薄立地环境，体现为系统动力学中较高的 V_{max}、高 K_m 组合[25]。3 个树种在 2 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 3 个树种NO_3^-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情况下，K_m 值多在 100 μmol/L 以下[26]，而研究地区的土壤全氮浓度均在 200 μmol/L 以上。综上，供需关系是 3 个树种根系NO_3^-吸收的主要限制因素，即立地条件对树木根系NO_3^-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　根系性状对根系NO_3^-吸收的贡献

根系可塑性是植物在适应复杂环境的过程中有效获取养分的重要性状[27]，侧根的可塑性变化比主根更加敏感[19]。通过根系吸收获取，可满足树木几乎所有的氮素需求[28]，土壤中氮有效性较低可引起根系内氮含量同步降低，环境中和根系内氮的浓度可共同控制侧根发育[29]，并可能因NO_3^-的有效性而优化根系形态性状[28]。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[19]，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[27]。

基于功能性状的研究方法是探究根系生理机制的最有效方法之一[30]，本研究中，高的比根长、比根表面积的性状组合对根系NO_3^-吸收能力有显著的正效应。基于NO_3^-在土壤水溶液中较高的的溶解度[28]，具有较高比根长的致密根系能有效与土壤颗粒结合[31]，增加土壤孔隙度的同时减少土壤中的氮淋溶[32]，间接促进表层土壤氮循环[33]。根表面积是养分吸收的另一重要驱动因素[9]，较高的比根表面积扩大了根系与土壤的接触几率，提高根系养分和水分吸收能力[34]。平均根系直径和根组织密度是根经济谱中的关键性状，通常被认为与养分获取速率呈负相关[35]。有趣的是，我们的研究发现，平均根系直径和根组织密度对NO_3^-吸收速率的直接作用为潜在正效应，但比根长和比根表面积对二者的强间接负效应可以抵消正效应，最终导致平均根系直径和根组织密度与NO_3^-吸收速率的负相关关系，这可能是由根组织密度和平均根系直径与NO_3^-吸收速率的非线性相关的性状关系引起的[35]。根分支强度和根尖数与NO_3^-吸收速率呈弱正效应，根系采取适当增加分支和链接数，并结合扩大根长和根表面积的生态对策[36]，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[37]，更有利于保证植株对NO_3^-的快速获取利用。上述对策符合树木采取“低精度高规模，最大限度地扩大觅食范围”的觅食策略[38]，即树木产生了“广布性”的觅食行为。因此，长期适应干旱瘠薄立地过程中，本研究的山桃、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。

原位NO_3^-吸收及其与根系性状的关系为进一步理解根系生理功能和预测NO_3^-获取策略提供了突破口[28]。尽管基于吸收动力学的方法可以很好地揭示根系对局地养分吸收能力变化，但是，该方法难以解释树木根系的精确觅食和远距离觅食行为对根系NO_3^-吸收的影响。此外，菌根共生的存在对于植物地下部分资源的获取有重要贡献[39]，在今后的研究中，应更多地关注养分在根系与真菌间的交换速率，并将其应用于构建一个树木根系NO_3^-吸收能力的模型[9]，为更好地理解根系性状变异如何驱动生态系统

地下氮循环提供理论依据[40]。

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^-吸收速率，元宝枫与二者相反。3 个树种根系对NO_3^-的吸收速率总体上呈现随NO_3^-溶液浓度的提高而提高的趋势。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^-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^-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^-的吸收速率。

参 考 文 献

[1] Smolander A, Henttonen H M, Nöjd P, et al. Long-term response of soil and stem wood properties to repeated nitrogen fertilization in a N-limited Scots pine stand[J]. European Journal of Forest Research, 2022, 141(3): 421−431.

[2] Lynch J P. Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems[J]. Annals of Botany, 2013, 112(2): 347−357.

[3] 任浩, 高国强, 马耀远, 等. 不同年龄红松根系氮素吸收及其与根形态和化学性状的关系 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(10): 65−72.
Ren H, Gao G Q, Ma Y Y, et al. Root nitrogen uptake and its relationship with root morphological and chemical traits in Korean pine (*Pinus koraiensis*) at different ages[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(10): 65−72.

[4] Nguyen T, Xu C Y, Tahmasbian I , et al. Effects of biochar on soil available inorganic nitrogen: a review and meta-analysis[J]. Geoderma, 2017, 288: 79−96.

[5] Griffiths M, York L M. Targeting root ion uptake kinetics to increase plant productivity and nutrient use efficiency[J]. Plant Physiology, 2020, 182(4): 1854−1868.

[6] Li C, Li Q, Qiao N, et al. Inorganic and organic nitrogen uptake by nine dominant subtropical tree species[J]. IForest-Biogeosciences and Forestry, 2015, 9(2): 253.

[7] Olmo M, Lopez-Iglesias B, Villar R. Drought changes the structure and elemental composition of very fine roots in seedlings of ten woody plant species. Implications for a drier climate[J]. Plant and Soil, 2014, 384(1−2): 113−129.

[8] Hong J T, Ma X X, Yan Y, et al. Which root traits determine nitrogen uptake by alpine plant species on the *Tibetan Plateau*?[J]. Plant and Soil, 2018, 424(1−2): 63−72.

[9] Weemstra M, Kiorapostolou N, van Ruijven J, et al. The role of fine-root mass, specific root length and life span in tree performance: a whole-tree exploration[J]. Functional Ecology, 2020, 34(3): 575−585.

[10] Liu Q, Wang H, Xu X. Root nitrogen acquisition strategy of trees and understory species in a subtropical pine plantation in southern China[J]. European Journal of Forest Research, 2020, 139(5): 791−804.

[11] Nikolova P S, Bauerle T L, Häberle K H, et al. Fine-root traits reveal contrasting ecological strategies in European beech and Norway spruce during extreme drought[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 1211.

[12] Wysokinski A, Lozak I. The dynamic of nitrogen uptake from different sources by pea (*Pisum sativum* L.)[J]. Agriculture, 2021, 11(1): 81.

[13] 韦柳端, 朱济友, 李夏榕, 等. 根系功能性状对干瘠立地适应的种间差异: 以北京石质山地主要观赏树种为例 [J]. 生态学报, 2021, 41(23): 9492−9501.
Wei L D, Zhu J Y, Li X R, et al. Interspecific trait variation in the adaptation of root functional traits to dry-barren sites: a case study of the main ornamental plant species in stony mountainous region of Beijing[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(23): 9492−9501.

[14] 吕德国, 王英, 秦嗣军, 等. 冷凉条件对山荆子幼苗根系氮素吸收动力学参数的影响 [J]. 园艺学报, 2010, 37(9): 1493−1498.
Lü D G, Wang Y, Qin S J, et al. Effects of cool and cold conditions on nitrogen uptake kinetics in *Malus baccata* Borkh. seedlings[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2010, 37(9): 1493−1498.

[15] Henke M, Sarlikioti V, Kurth W, et al. Exploring root developmental plasticity to nitrogen with a three-dimensional architectural model[J]. Plant & Soil, 2014, 385(1−2): 49−62.

[16] 韩丛蔚. PBZ 和 TIBA 对大叶黄杨苗木养分吸收的影响 [D]. 北京: 北京林业大学, 2018.
Han C W. Effects of PBZ and TIBA on nutrient uptake of *Euonymus japonicus* seedlings[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2018.

[17] 白雪, 赵成章, 康满萍. 金塔绿洲不同林龄多枝柽柳根系分叉数与分支角度的关系 [J]. 生态学报, 2021, 41(5): 1878−1884.
Bai X, Zhao C Z, Kang M P. Relationship between root forks and branch angle of *Tamarix ramosissima* at different stand ages in oasis of Jinta county[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(5): 1878−1884.

[18] 宋小园, 朱仲元, 刘艳伟, 等. 通径分析在 SPSS 逐步线性回归中的实现 [J]. 干旱区研究, 2016, 33(1): 108−113.
Song X Y, Zhu Z Y, Liu Y W, et al. Application of path analysis in stepwise linear regression SPSS[J]. Aird Zone Research, 2016, 33(1): 108−113.

[19] López-Bucio J, Cruz-Ramírez A, Herrera-Estrella L. The role of nutrient availability in regulating root architecture[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2003, 6: 280−287.

[20] Boer M D, Santos T J, Ten T K H. Modeling of root nitrate responses suggests preferential foraging arises from the integration of demand, supply and local presence signals[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 708.

[21] Li Q, Wu Y, Chen W, et al. Cultivar differences in root nitrogen

uptake ability of maize hybrids[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1060.

[22] Swift J, Alvarez J M, Araus V, et al. Nutrient dose-responsive transcriptome changes driven by Michaelis-Menten kinetics underlie plant growth rates[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2020, 117(23): 12531−12540.

[23] 沈文森. 北京低山地区人工林土壤质量的研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2013.
Shen W S. Soil quality of different man-made forest types in lower mountain area, Beijing[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2013.

[24] León-Sánchez L, Nicolás E, Prieto I, et al. Altered leaf elemental composition with climate change is linked to reductions in photosynthesis, growth and survival in a semi-arid shrubland[J]. Journal of Ecology, 2020, 108(1): 47−60.

[25] Mou P, Jones R H, Tan Z, et al. Morphological and physiological plasticity of plant roots when nutrients are both spatially and temporally heterogeneous[J]. Plant & Soil, 2013, 364(1−2): 373−384.

[26] Sterck F J, Poorter G L. Mechanical branch constraints contribute to life-history variation across tree species in a Bolivian forest[J]. Journal of Ecology, 2006, 94(6): 1192−1200.

[27] Sun C H, Yu J Q, Hu D G. Nitrate: a crucial signal during lateral roots development[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 485.

[28] Ito T, Tanaka-Oda A, Masumoto T, et al. Different relationships of fine root traits with root ammonium and nitrate uptake ratess in conifer forests[J]. Journal of Forest Research, 2023, 28(1): 25−32.

[29] Asim M, Ullah Z, Xu F Z, et al. Nitrate signaling, functions, and regulation of root system architecture: insights from *Arabidopsis thaliana*[J]. Genes, 2020, 11: 633.

[30] McCormack M L, Guo D, Iversen C M, et al. Building a better foundation: improving root-trait measurements to understand and model plant and ecosystem processes[J]. New Phytologist, 2017, 215: 27−37.

[31] Bardgett R D, Mommer L, de Vries F T. Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2014, 29(12): 692−699.

[32] Abalos D, de Deyn G B, Kuyper T W, et al. Plant species identity surpasses species richness as a key driver of N_2O emissions from grassland[J]. Global Change Biology, 2014, 20(1): 265−275.

[33] Cardon Z G, Stark J M, Herron P M, et al. Sagebrush carrying out hydraulic lift enhances surface soil nitrogen cycling and nitrogen uptake into inflorescences[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2013, 110(47): 18988−18993.

[34] 毛兰花, 查轩, 张婧, 等. 红壤侵蚀退化地马尾松幼苗生长及养分利用效率对施肥的响应 [J]. 水土保持学报, 2022, 36(1): 316−324.
Mao L H, Zha X, Zhang J, et al. Response of *Pinus massoniana* seedling growth and fertilizer uptake efficiency to fertilization in eroded and degrade red soil regions of southern China[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2022, 36(1): 316−324.

[35] Kong D, Wang J, Wu H, et al. Nonlinearity of root trait relationships and the root economics spectrum[J]. Nature Communications, 2019, 10(1): 1−9.

[36] Mommer L, Weemstra M. The role of roots in the resource economics spectrum[J]. New Phytologist, 2012, 195: 725−727.

[37] 张立芸, 段青松, 李永梅. 坡耕地山原红壤大豆根系构型及根土复合体力学特性 [J]. 中国生态农业学报 (中英文), 2022, 30(9): 1464−1476.
Zhang L Y, Duan Q S, Li Y M. Research on soybean roots architecture and root-soil cpmplex mechanical properties in mountain red soil on sloping farmland[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2022, 30(9): 1464−1476.

[38] Wang P, Shu M, Mou P, et al. Fine root responses to temporal nutrient heterogeneity and competition in seedlings of two tree species with different rooting strategies[J]. Ecology and Evolution, 2018, 8(6): 3367−3375.

[39] Teste F P, Jones M D, Dickie I A. Dual-mycorrhizal plants: their ecology and relevance[J]. New Phytologist, 2020, 225(5): 1835−1851.

[40] Chen W, Koide R T, Eissenstat D M. Nutrient foraging by mycorrhizas: from species functional traits to ecosystem processes[J]. Functional Ecology, 2018, 32(4): 858−869.

（责任编辑　范　娟　赵田芸
责任编委　孟　平）