

ISSN 1005-264X
www.plant-ecology.com

植物生态学报

Chinese Journal of Plant Ecology

第41卷 第6期 2017年6月 Vol. 41 No. 6 June 2017



主办单位：中国科学院植物研究所
中国植物学会

Sponsors: Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences
Botanical Society of China

氮素富集对青藏高原东缘窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物碳输入的影响

何 为^{1,2} 杨雪英³ 肖 娟⁴ 张子良^{1,2} 蒋 铮^{1,2} 袁远爽^{1,2} 王 东^{1,2}
刘 庆¹ 尹华军^{1,4*}

¹中国科学院成都生物研究所, 中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 成都 610041;

²中国科学院大学, 北京 100049; ³四川省理县林业局, 四川理县 623100; ⁴西华师范大学环境科学与工程学院, 四川南充 637000

摘 要 为探究高寒灌丛生态系统根系分泌物碳(C)输入通量对大气氮(N)沉降的响应规律, 该文以青藏高原东缘窄叶鲜卑花(*Sibiraea angustata*)灌丛为研究对象, 采用根系分泌物野外原位收集法, 分析了不同施N水平(对照 $N_0 = 0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; 低N处理 $N_5 = 5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; 高N处理 $N_{10} = 10 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)对根系分泌物C输入速率与通量季节动态变化规律的影响。结果表明: (1)窄叶鲜卑花灌丛单位根生物量、单位根长、单位根表面积根系分泌物C输入速率均表现出明显的季节性动态变化, 具体表现为8月>6月>10月, 并呈现出与5 cm土壤温度相一致的变化趋势。(2)施N降低了窄叶鲜卑花灌丛单位根生物量、单位根长和单位根表面积根系分泌物C输入速率, 但仅 N_{10} 处理与对照(N_0 处理)间存在显著差异($p < 0.05$)。(3) N_5 和 N_{10} 处理下, 窄叶鲜卑花灌丛细根生物量与 N_0 处理相比分别降低了23.36%和33.84%。(4)由于施N导致根系分泌物C输入速率与细根生物量二者均显著降低, 使得施N对窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入通量($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)有显著的抑制作用, 并随着施N浓度的增加抑制作用增大。推测其可能的原因是N素富集在一定程度上缓和了植物根系对养分的微生物驱动需求, 从而降低了植物根系分泌物C输入通量, 即N素富集条件下植物采取了低N收益-低C投入的生理策略。该研究结果对于进一步认知不同环境变化下高寒灌丛生态系统根系分泌物C输入及其介导的土壤生物C-养分循环过程具有重要的理论意义。

关键词 窄叶鲜卑花灌丛; 氮添加; 根系分泌物; 细根生物量; 根系分泌物通量

引用格式: 何为, 杨雪英, 肖娟, 张子良, 蒋铮, 袁远爽, 王东, 刘庆, 尹华军 (2017). 氮素富集对青藏高原东缘窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物碳输入的影响. 植物生态学报, 41, 610–621. doi: 10.17521/cjpe.2016.0329

Effects of nitrogen enrichment on root exudative carbon inputs in *Sibiraea angustata* shrubbery at the eastern fringe of Qinghai-Xizang Plateau

HE Wei^{1,2}, YANG Xue-Ying³, XIAO Juan⁴, ZHANG Zi-Liang^{1,2}, JIANG Zheng^{1,2}, YUAN Yuan-Shuang^{1,2}, WANG Dong^{1,2}, LIU Qing¹, and YIN Hua-Jun^{1,4*}

¹Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization & Ecological Restoration Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³Lixian Forestry Bureau, Lixian, Sichuan 623100, China; and ⁴College of Environmental Science and Engineering, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637000, China

Abstract

Aims Understanding the responses of root exudative carbon (C) to increasing nitrogen deposition is important for predicting carbon cycling in terrestrial ecosystems. However, fewer studies have investigated the dynamics of root exudation in shrubbery ecosystems compared to forests and grassland ecosystems. This objective of this study was to determine the effects of nitrogen fertilization on the rate and C flux of root exudates.

Methods Three levels of nitrogen addition treatments were applied to a *Sibiraea angustata* shrubbery ecosystem situated at the eastern fringe of Qinghai-Xizang Plateau, including N_0 (without nitrogen application), N_5 (nitrogen addition rate of $5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), and N_{10} (nitrogen addition rate of $10 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), respectively, in $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ plots. Root exudates were collected in June, August and October of 2015, using a modified culture-based cuvette system. Root biomass in each plot was measured with root core method.

Important findings The rates of root exudates on biomass, length, and surface area basis all displayed apparent seasonal variations during the experimental period, with the magnitude ranked in the order of: August > June >

收稿日期Received: 2016-10-21 接受日期Accepted: 2017-04-05

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: yinhj@cib.ac.cn)

October, consistent with changes in soil temperature at 5 cm depth. With increases in the nitrogen addition rate, the rate of root exudates on biomass, length, and area basis all trended lower. Compared with the control (N_0), the N_5 and N_{10} treatments significantly reduced fine root biomass in the *Sibiraea angustata* shrubbery, by 23.36% and 33.84%, respectively. The decreasing root exudation and fine root biomass in response to nitrogen addition significantly decreased C flux of root exudates. Our results provide additional evidences toward a robust theoretical foundation for better understanding soil C-nutrient cycling process mediated by root exudation inputs in Alpine shrubbery ecosystems under various environmental changes.

Key words *Sibiraea angustata* shrubbery; nitrogen addition; root exudation; root biomass; root exudation flux

Citation: He W, Yang XY, Xiao J, Zhang ZL, Jiang Z, Yuan YS, Wang D, Liu Q, Yin HJ (2017). Effects of nitrogen enrichment on root exudative carbon inputs in *Sibiraea angustata* shrubbery at the eastern fringe of Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 610–621. doi: 10.17521/cjpe.2016.0329

氮(N)是影响陆地生态系统植物生长的首要营养元素, 其变化深刻改变陆地生态系统的植物生长和净初级生产力, 进而影响全球碳(C)循环和其他生态过程(LeBauer & Treseder, 2008; Kopacek *et al.*, 2013)。近年来, 由于化石燃料的燃烧、含N化肥的大量使用等人类活动的干扰, 大气中含N化合物浓度迅速增加, 并不断向陆地和水生生态系统沉降, 从而改变了生态系统的C、N循环(Galloway *et al.*, 2008)。研究表明, 全球亚洲区域内大气N沉降已从1961年的 $14.4 \text{ Tg} \cdot \text{a}^{-1}$ 增加到2000年的 $67.5 \text{ Tg} \cdot \text{a}^{-1}$, 预计到2030年将达到 $105.3 \text{ Tg} \cdot \text{a}^{-1}$ (Zheng *et al.*, 2002)。目前, 大气N沉降对陆地生态系统结构和功能的影响已经成为全球变化研究的重要内容, 但纵观已有研究, 主要集中在地上部分, 如植物物候、生长、生理及其生物量分配对N沉降的响应规律与机制(Fleischer *et al.*, 2013; Talhelm *et al.*, 2013; Xia & Wan 2013), 而对生态系统地下部分的研究相对缺乏。根系作为连接生态系统地上与地下过程的重要纽带, 由根系活动所介导的根际生态过程不仅是生态学研究中的“瓶颈”, 也是生态系统结构、功能研究中最不确定的因素, 因而严重制约着生态系统与全球变化研究的理论拓展(贺金生等, 2004)。

近年来, 随着地下生态学研究的深入, 植物根系在调控土壤功能和养分循环过程中的重要作用逐渐被人们关注和认知(Björk *et al.*, 2007; Volder *et al.*, 2007)。根系分泌物是植物在生长过程中通过根系分泌的一系列化合物, 主要为一些低分子(有机酸、糖类、酚类和各种氨基酸等)和高分子(蛋白质、黏液等)有机化合物(Dijkstra & Cheng, 2007), 通常被认为是源自植物最近一段时间的光合产物, 通过体内新陈代谢, 由根系持续地输入到地下(Kuzyakov & Cheng, 2001), 并最终成为根际微生态系统中植物

根系-微生物-土壤之间物质、能量和信息交流的重要纽带。植物通过根系分泌物向根际输入易于土壤微生物直接利用的含C有机物, 有效地改变根际微生物数量和活性而深刻地影响土壤有机质分解和养分转化过程(Phillips *et al.*, 2011; Yin *et al.*, 2013a), 从而导致根系分泌物在调控土壤C-养分转化物质循环过程中发挥着与其含量不成比例的重要作用和功能(Cheng *et al.*, 2005)。植物根系分泌物输入及其介导下的土壤生物地球化学过程已成为地下生态学研究中的关键环节(Yin *et al.*, 2014)。

青藏高原海拔高、气温低、太阳辐射强, 是全球气候变化显现和响应的“启动器”和“放大器”(张彦成等, 2012)。窄叶鲜卑花(*Sibiraea angustata*)是青藏高原东缘高山灌丛中特有的、具有代表性的物种, 分布于我国青海南部、四川西部、西藏东南部 and 甘肃东南部, 是该地水土保持的重要植被(吴宁, 1998)。目前, 对窄叶鲜卑花灌丛的研究主要聚焦于灌丛群落学特征(吴宁, 1998)、植物生物量(曾珍英等, 2005; 雷蕾等, 2011; 金铭等, 2012)、土壤C动态(李娇等, 2014b; 高巧等, 2014)以及生态化学计量学(贺合亮等, 2015)等方面的研究, 而对该灌丛地下过程尤其是根系C源输入及其驱动的土壤生物地球化学循环过程研究甚少, 限制了我们对高寒灌丛生态系统地下生态学过程的深入认识。因此, 本研究以青藏高原东缘窄叶鲜卑花灌丛为研究对象, 采用人工施N法模拟N沉降, 在生长季节初期(6月)、中期(8月)和末期(10月)对根系分泌物进行野外原位收集, 结合细根生物量数据, 量化不同N素富集条件下窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入速率和通量的季节动态变化规律; 同时我们也将本研究根系分泌物C输入速率与前人相关研究结果进行了初步的比较分析, 以期为全球变化背景下高寒灌丛生态系统根系分泌

物C输入及其生态反馈效应研究提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

试验样地位于四川省松潘县川主寺镇章腊乡境内, 地理位置为103.52° E、32.80° N, 海拔3 300 m。本区域属高原山地气候, 春秋季短促且不明显, 冷暖季分明, 年平均气温为4.8 °C。年降水量为693.2 mm, 降水时段主要集中在5–10月, 降水量年较差大。植被覆盖率高, 主要是温带、寒温带植物。试验对象选择以窄叶鲜卑花为优势种的灌丛群落类型, 其灌木层包括窄叶鲜卑花、红花岩生忍冬(*Lonicera rupicola* var. *syringantha*)、高山绣线菊(*Spiraea alpina*)和金露梅(*Potentilla fruticosa*), 草本层包括羊茅(*Festuca ovina*)、条纹龙胆(*Gentiana striata*)、黄花野青茅(*Deyeuxia flavens*)、钟花报春(*Primula sikkimensis*)等(李娇等, 2014b)。

1.2 研究方法

1.2.1 样地布置

2012年3月在样地内选取群落结构、物种组成和生境相对均匀的窄叶鲜卑花灌丛群落, 共布置9个5 m × 5 m的处理样方, 进行3个施N梯度处理, 每种处理3个重复, 相邻样方边界之间的间隔大于10 m。参照本区域实际N沉降量(0.87–1.38 g·m⁻²·a⁻¹, Lu & Tian, 2007), 分别设置: 对照(N₀, 0 g·m⁻²·a⁻¹)、低N处理(N₅, 5 g·m⁻²·a⁻¹)、高N处理(N₁₀, 10 g·m⁻²·a⁻¹) 3个水平的控制试验。N添加试验从2012年3月开始, 在植物生长季(5–10月)每月中旬施肥一次, 根据不同N添加梯度, 将所需的硝酸铵(分析纯NH₄NO₃ ≥ 99.0%)溶于20 L水混合均匀, 于晴天傍晚用背式喷雾器均匀地喷洒在对应小区灌丛下, 对照区喷洒相同量的水。同时在每个样方地下5 cm处放置纽扣式温度记录仪, 记录仪测定频率为每30 min测定1次, 并自动输出数据存储于记录仪中。

1.2.2 根系分泌物收集

本试验采用本研究团队自制的根系分泌物收集装置进行根系分泌物原位收集, 关于该装置具体信息详见图1。在2015年生长季节初期(6月)、中期(8月)和末期(10月), 分别收集不同施N处理下窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物。收集方法简要如下:

在每个样方随机选取一株窄叶鲜卑花, 沿着其根系生长方向找寻未受损伤的根系(直径< 2 mm, 长

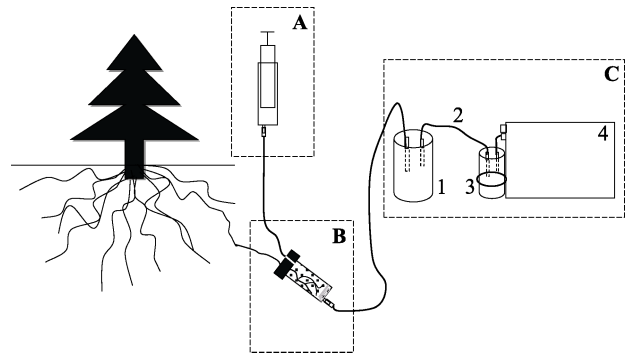


图1 根系分泌物取样装置结构示意图。A, 进样单元。B, 收集单元。C, 抽滤单元。1, 抽滤瓶; 2, 硅胶管; 3, 干燥管; 4, 真空泵。

Fig. 1 Schematic drawing of root exudate collection device. A, Sample injection unit. B, Collection unit. C, Suction filter unit. 1, suction flask; 2, silicone tube; 3, drying tube; 4, vacuum pump.

10–15 cm), 并用去离子水小心冲洗且尽量避免对细根造成伤害, 然后将洗净的细根转移到底部装有玻璃棉的针筒中(玻璃棉经2 mol·L⁻¹ HCl浸泡24 h, 以防止抽滤时玻璃珠堵塞筒口)。当根系转移完成后, 将无菌玻璃珠小心装入针筒中; 同时, 注入10 mL营养液(主要成分: MgSO₄·7H₂O, CaCl₂·2H₂O, K₂SO₄, NH₄NO₃, KH₂PO₄)以保持根系生长正常的养分需要。营养液注入完成后盖上筒帽并用封口膜包裹针筒顶部, 防止杂质流入针筒, 用铝箔包裹针筒(保持针筒清洁), 最后用泥土覆盖。间隔24 h后利用真空泵抽滤3次以保证根系分泌物被完全收集。抽滤结束以后, 再次注入10 mL营养液进行培养, 每次取样连续收集3天。

1.2.3 根系分泌物C输入速率测定

根系分泌物收集完成后, 立即用0.22 μm滤膜过滤并带回实验室置于–20 °C冷冻保存; 利用总有机碳(TOC)/总氮(TN)分析仪(Multi N/C 2100, Analytik Jena AG, Jena, Germany)测定根系分泌物中TOC含量。同时在根系分泌物收集完成后, 将装置内用于根系分泌物收集的根系剪下带回实验室, 编号后逐一扫描并采用WinRhizo软件(Regents Instruments, Québec, Canada)分析根系形态参数(细根长度和表面积等), 随即在60 °C将其烘干至恒质量, 得出生物量。结合前面测定的根系分泌物TOC含量, 利用选取根段的总生物量、总根长、总表面积等根系参数定量表征窄叶鲜卑花灌丛的根系分泌物C输入速率, 即单位根生物量根系分泌物C输入速率(μg·g⁻¹·h⁻¹)、单位根长根系分泌物C输入速率

($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)、单位根表面积根系分泌物C输入速率($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$)。

1.2.4 根系分泌物C输入通量估算

在收集根系分泌物的同时, 在每块样方内随机选取5个样点, 去除凋落物层, 用根钻(直径3.5 cm)钻取0–15 cm深的土芯样品, 混合后装入自封袋内, 带回实验室低温保存。基于外形、颜色、弹性等特征挑选出窄叶鲜卑花活细根(直径< 2 mm), 洗净后60 °C烘干至恒质量, 获得窄叶鲜卑花灌丛生态系统单位面积内细根生物量($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)。在此基础上, 利用窄叶鲜卑花灌丛生态系统单位面积内细根生物量($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)、年生长天数(d)、生长季内单位根生物量根系分泌物C输入速率的平均值, 估算生态系统水平上根系分泌物C输入年通量。具体计算方法如下:

根系分泌物C输入通量($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) = 生长季内单位根生物量根系分泌物C输入速率的平均值($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$) × 年生长天数(d) × 细根生物量($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)。

其中, 本研究中我们主要通过2015年野外物候观察结果来确定窄叶鲜卑花灌丛的年生长天数。通过观测发现: 试验样地内窄叶鲜卑花在2015年5月下旬(5月22日)开始萌芽, 6月下旬进入花期, 至10月中旬(10月17日)开始落叶, 我们将5月22日–10月17日这段时间视为窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物的有效期(即年生长天数), 共计147天。

1.2.5 土壤样品的采集与分析

在收集根系分泌物的同时, 在每块样方内依照均匀随机的取样原则, 去除凋落物层, 用土钻(直径4 cm)采0–15 cm土层, 取5钻土样均匀混合, 除去根系和石块等杂物, 过2 mm钢筛后贮存于4 °C冰箱内, 用于测定土壤硝态氮($\text{NO}_3^{-}\text{-N}$)、铵态氮($\text{NH}_4^{+}\text{-N}$)和土壤微生物生物量。土壤 $\text{NO}_3^{-}\text{-N}$ 、 $\text{NH}_4^{+}\text{-N}$ 采用紫外分光光度计法和靛酚蓝比色法测定。土壤微生物生物量采用磷脂脂肪酸方法测定(White *et al.*, 1996), 以磷脂脂肪酸总量(total PLFAs)表征总土壤微生物生物量。

1.3 与前人根系分泌物研究结果的比较

为了进一步分析本研究中窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入速率与前人研究结果的差异及其潜在的影响因素, 我们以根系分泌物(root exudation)和土壤(soil)为主题词进行检索, 通过Web of Science (ISI, 美国)和中国期刊全文数据库(CNKI, 中国)选取近年来有关植物根系分泌物C输入速率的研

究论文, 比较不同研究中植物根系分泌物C输入速率的差异。文献选取标准和处理如下: (1)仅选取以植物根生物量、根长、根表面积等根系参数定量表征的自然状况下(对照样方)根系分泌物C输入速率数据。(2)至少有1项根系分泌物C输入速率在文中有报道。(3)如果在文中根系分泌物C输入速率是通过图的形式出现的, 我们通过GetData软件进行数据化处理以提取其原始数据。通过简单筛选, 共有14篇相关文献符合我们的选取标准, 具体信息见表1。

1.4 数据分析

利用SPSS 22.0软件进行统计分析, 对不同施N水平下同一采样时间的土壤 $\text{NO}_3^{-}\text{-N}$ 、 $\text{NH}_4^{+}\text{-N}$ 和土壤PLFAs总量进行单因素方差分析。采用重复测定方差分析检验施N、采样时间、施N和采样时间交互作用对窄叶鲜卑花灌丛3种根系分泌物C输入速率的影响; 对同一采样时间的3种N添加处理进行单因素量方差分析($p < 0.05$), 采用Duncan法判断各处理间是否有显著差异。所有图形均利用SigmaPlot 12.5软件绘制。

2 研究结果

2.1 不同施N处理对窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入速率的影响

在不同季节, 施N对窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入速率均有显著的抑制作用(图2, $p < 0.05$)。具体表现为: N_{10} 处理下单位根生物量根系分泌物C输入速率在6月、8月、10月分别为13.45、18.34和11.67 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, 与对照(N_0)相比, 分别降低了51.68%、42.44%和38.44%。 N_{10} 处理使灌丛单位根长根系分泌物C输入速率在6月、8月、10月分别较对照降低了47.81%、43.78%和44.52%。与对照相比, N_{10} 处理使灌丛单位根表面积根系分泌物C输入速率在6月、8月、10月分别降低了40.56%、66.71%和39.68%。

对整个生长季节而言, 施N也显著抑制了窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入速率(图2; 表2, $p < 0.001$), 其抑制效应随着N处理浓度增加而加剧, 具体表现为: 与对照相比, N_5 和 N_{10} 处理使灌丛单位根生物量根系分泌物C输入速率分别降低了12.52%和44.75%; N_5 、 N_{10} 处理下灌丛单位根长根系分泌物C输入速率分别较对照降低7.78%和45.37%; N_5 、 N_{10} 处理的单位根表面积根系分泌物C输入速率分别较

表1 不同研究结果植物根系分泌碳(C)输入速率比较与分析
Table 1 Comparison of root exudative carbon (C) input rates among studies

植物类型 Plant type	文献来源 Reference source	植物种 Plant species	单位根生物量根系 分泌物C输入速率 Root exudative C input rate per root biomass ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)	单位根长根系 分泌物C输入速率 Root exudative C input rate per root length ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)	单位根表面积根系 分泌物C输入速率 Root exudative C input rate per root surface area ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$)
草本 Herbs	Personeni <i>et al.</i> , 2007	玉米 <i>Zea mays</i>	—	—	2.10
	Li & Chen, 2011	美人蕉 <i>Canna indica</i>	175.42	—	—
		风车草 <i>Cyperus flabelliformis</i>	220.00	—	—
		水鬼蕉 <i>Hymenocallis littoralis</i>	16.79	—	—
	Cheng <i>et al.</i> , 2016	小麦 <i>Triticum aestivum</i>	4.07–1.19	0.056–0.012	—
乔木 Trees		平均值 Mean	83.50	0.03	2.10
	Phillips <i>et al.</i> , 2009	火炬松 <i>Pinus taeda</i>	2.00–40.00	—	—
	Phillips <i>et al.</i> , 2011	火炬松 <i>Pinus taeda</i>	8.00–17.00	0.10–6.00	—
	Meier <i>et al.</i> , 2013	火炬松 <i>Pinus taeda</i>	32.00	—	—
	Yin <i>et al.</i> , 2013a	云杉 <i>Picea asperata</i>	—	0.70	9.30
		冷杉 <i>Abies faxoniana</i>	—	0.50	4.90
	Yin <i>et al.</i> , 2013b	云杉 <i>Picea asperata</i>	663.91–414.94	0.67–0.39	7.99–5.53
	Yin <i>et al.</i> , 2014	北美鹅掌楸 <i>Liriodendron tulipifera</i>	9.58	—	—
		糖枫 <i>Acer saccharum</i>	—	—	—
		北美红栎 <i>Quercus rubra</i>	17.50	—	—
		美洲水青冈木 <i>Fagus grandifolia</i>	—	—	—
	Zhang <i>et al.</i> , 2016	云杉 <i>Picea asperata</i>	396.76	—	—
	Li <i>et al.</i> , 2014a	9年生云杉人工林 9-year-old <i>Picea asperata</i>	441.86	3.20	2.75
		13年生云杉人工林 13-year-old <i>Picea asperata</i>	284.88	3.66	1.01
		31年生云杉人工林 31-year-old <i>Picea asperata</i>	315.89	3.56	1.52
		平均值 Mean	203.07	1.29	4.05
	Xiao, 2013	云杉幼苗 <i>Picea asperata</i> seedlings	79.16	0.70	9.30
		冷杉幼苗 <i>Abies faxoniana</i> seedlings	65.55	0.50	4.90
	Qiao, 2015	云杉 <i>Picea asperata</i>	570.93	0.50	4.44
		冷杉 <i>Abies faxoniana</i>	579.71	0.51	5.52
	Xiong <i>et al.</i> , 2015	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	173.68–138.04	0.37–0.14	1.67–0.46
		米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>	92.72–56.16	0.34–0.06	1.27–0.24
		平均值 Mean	203.07	1.29	4.05
灌木 Shrubs	本研究 This study	窄叶鲜卑花 <i>Sibiraea angustata</i>	26.22	0.02	0.29

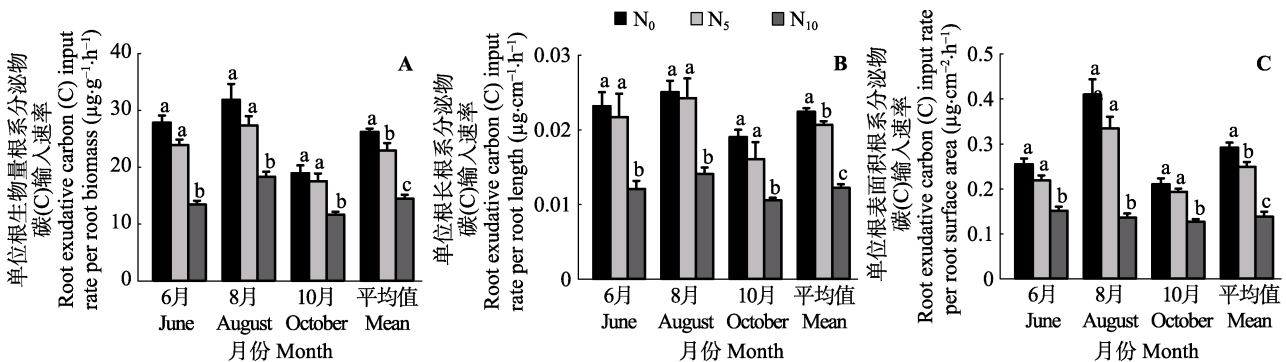


图2 不同施氮(N)处理下窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物碳(C)输入速率差异(平均值±标准偏差, $n = 3$)。A, 单位根生物量根系分泌物C输入速率。B, 单位根长根系分泌物C输入速率。C, 单位根表面积根系分泌物C输入速率。不同小写字母表示同一采样时间各处理间在 $p < 0.05$ 水平上差异显著。 N_0 、 N_5 和 N_{10} 为3种施氮梯度(N_0 : $0\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$; N_5 : $5\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$; N_{10} : $10\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)。
Fig. 2 Differences in root exudative carbon (C) input rates in *Sibiraea angustata* shrubbery among different nitrogen fertilization treatments (mean \pm SD, $n = 3$). A, Root exudative C input rate per root biomass. B, Root exudative C input rate per root length. C, Root exudative C input rate per root surface area. Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among treatments on a given sampling date. Three nitrogen addition levels: N_0 ($0\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), N_5 ($5\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), N_{10} ($10\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$).

表2 窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物碳(C)输入速率对施氮(N)和采样日期的重复测量方差分析 p 值
Table 2 Summary of repeated measures ANOVA showing the p values for responses of root exudative carbon (C) input rates of *Sibiraea angustata* shrubbery to nitrogen (N) fertilization and sampling date

	施N N fertilization	采样日期 Sampling date	采样日期×施N Sampling date × N fertilization
单位根生物量根系分泌物C输入速率 Root exudative C input rates per root biomass	<0.001	<0.001	0.255
单位根长根系分泌物C输入速率 Root exudative C input rates per root length	<0.001	0.019	0.844
单位根表面积根系分泌物C输入速率 Root exudative C input rates per root surface area	<0.001	<0.001	<0.001

对照降低14.69%和52.59%。

2.2 窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入速率季节动态变化

窄叶鲜卑花灌丛单位根生物量、根长、根表面积根系分泌物C输入速率均具有显著的季节变化(图2; 表2, $p < 0.05$)。具体而言, 上述3种根系分泌物C输入速率最高值均出现在8月, 6月次之, 最低值出现在10月(图2)。相关性分析表明, N_0 、 N_5 、 N_{10} 处理下窄叶鲜卑花灌丛单位根生物量根系分泌物C输入速率与5 cm土壤温度之间均呈显著的正相关性(图3, $p < 0.05$), 表现出与土壤温度变化相一致的趋势。此外, 施N与季节交互作用仅对窄叶鲜卑花灌丛单位根表面积根系分泌物C输入速率有极显著影响(表2, $p < 0.001$)。

2.3 不同施N处理下窄叶鲜卑花灌丛细根生物量变化

在不同季节, 施N均显著降低了窄叶鲜卑花灌丛0–15 cm土层细根生物量(图4, $p < 0.05$)。具体表现为: 与对照相比, N_5 处理使灌丛细根生物量在6月、8月和10月分别降低了14.16%、31.96%和18.49%; N_{10} 处理下灌丛细根生物量在6月、8月、10月与对照相比分别降低了28.57%、38.33%和37.15%。从整个生长季节来看, N_5 和 N_{10} 两种处理下灌丛细根生物量平均值为129.65和111.93 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$, 与对照相比, 分别降低了23.36%和33.84%, 表明N添加抑制了植物根系生长, 并且随着N添加浓度升高, 其抑制作用越明显($p < 0.05$)。

2.4 不同施N处理下窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入通量变化

N_5 和 N_{10} 处理显著降低了窄叶鲜卑花灌丛单位根生物量根系分泌物C输入速率, 与对照相比, 分别降低了0.11和0.32 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$; N_5 和 N_{10} 处理下灌丛细根生物量分别比对照低了39.52和57.24 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ (表3)。由于窄叶鲜卑花灌丛单位根生物量根系分泌物C输入速率和细根生物量在N处理下均显著降低, 使

得N处理显著降低了灌丛根系分泌物C输入通量, 其降低程度随着施N水平提高而加剧($p < 0.05$)。其中, N_5 处理下窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入通量为

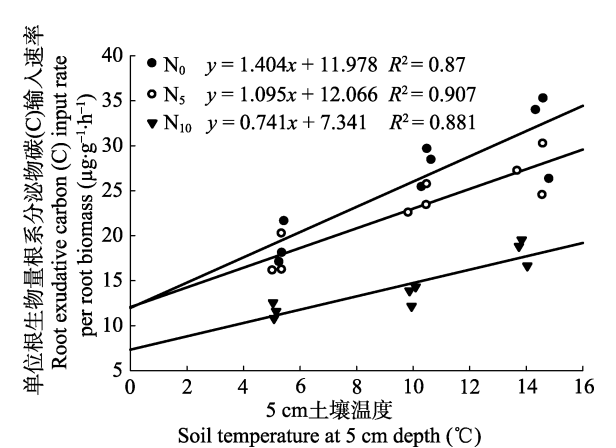


图3 窄叶鲜卑花灌丛单位根生物量根系分泌物碳(C)输入速率与5 cm土壤温度的相关性分析。 N_0 、 N_5 和 N_{10} 为3种施氮梯度(N_0 : $0\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$; N_5 : $5\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$; N_{10} : $10\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)。

Fig. 3 Correlation analysis between root exudative carbon (C) input rate per root biomass and soil temperature at 5 cm depth. Three nitrogen addition levels: N_0 ($0\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), N_5 ($5\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), N_{10} ($10\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$).

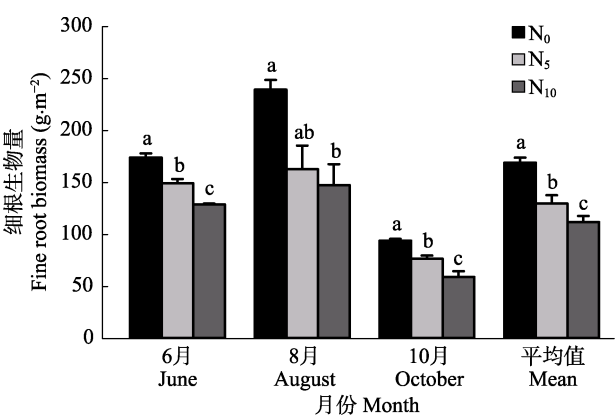


图4 不同施N处理下窄叶鲜卑花灌丛细根生物量变化(平均值±标准偏差, $n = 3$)。不同小写字母表示同一采样时间各处理间在 $p < 0.05$ 水平上差异显著。 N_0 、 N_5 和 N_{10} 为3种施氮梯度(N_0 : $0\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$; N_5 : $5\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$; N_{10} : $10\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)。

Fig. 4 Changes in fine root biomass in *Sibiraea angustata* shrubbery under different nitrogen fertilization treatments (mean \pm SD, $n = 3$). Different lowercase letters indicate significant differences among treatments on a given sampling date ($p < 0.05$). Three nitrogen addition levels: N_0 ($0\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), N_5 ($5\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), N_{10} ($10\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$).

9.58 g·m⁻²·a⁻¹, 比对照减少了43.28%; 而N₁₀处理下根系分泌物C输入通量仅为5.81 g·m⁻²·a⁻¹, 与对照相比减少了65.60%。

2.5 不同施N处理下土壤有效N和总PLFAs含量分析

施N显著影响了窄叶鲜卑花灌丛土壤有效N(NO₃⁻-N和NH₄⁺-N)含量。在不同季节, 窄叶鲜卑花灌丛土壤NO₃⁻-N和NH₄⁺-N含量均随施N水平的提高而明显上升, 但仅N₁₀处理下土壤NO₃⁻-N和NH₄⁺-N含量与对照间存在显著差异(表4)。

在不同季节, 施N均显著降低了窄叶鲜卑花灌丛土壤微生物PLFAs总量(图5, $p < 0.05$)。具体表现为: 与对照相比, N₅处理使土壤微生物PLFAs总量在6月、8月和10月分别降低了22.54%、15.55%和29.31%; N₁₀处理下土壤微生物PLFAs总量在6月、8月、10月与对照相比分别降低了42.78%、34.20%和41.96%。从整个生长季节来看, 施N对土壤微生物PLFAs总量有明显的抑制作用($p < 0.05$), 总体表现为N添加浓度越高, 其抑制作用越明显。

2.6 根系分泌物C输入速率比较与分析

为了进一步分析本研究根系分泌物C输入速率与前人研究结果的差异及其潜在的影响因素, 我们初步收集了近年来关于植物根系分泌物C输入速率研究的相关文献(表1)。通过比较发现, 不同植物间根系分泌物C输入速率差异较为明显, 总体表现出如下规律: (1)乔木树种根系分泌物速率相对较高, 单

位根生物量、根长、根表面积根系分泌物C输入速率平均值分别为203.07 μg·g⁻¹·h⁻¹、1.29 μg·cm⁻¹·h⁻¹、4.05 μg·cm⁻²·h⁻¹; 草本植物根系分泌物C输入速率较低, 上述3种根系分泌物C输入速率平均值分别为83.50 μg·g⁻¹·h⁻¹、0.03 μg·cm⁻¹·h⁻¹、2.10 μg·cm⁻²·h⁻¹。其中, 多年生草本植物(美人蕉(*Canna indica*)、风车草(*Cyperus flabelliformis*)、水鬼蕉(*Hymenocallis littoralis*))的根系分泌物C输入速率远高于一年生草本植物(小麦), 二者之间存在数量级上的差异。本研究中自然状况下(对照样方)窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入速率大于小麦、水鬼蕉等草本植物, 而小于云杉、冷杉等乔木树种。(2)同一树种根系分泌物C输入速率在不同生长阶段也存在较大差异(李娇等, 2014a), 表现为幼苗期植物根系分泌物C输入速率较低(肖娟, 2013), 而成株根系分泌物C输入速率则相对较高(Yin *et al.*, 2013a, 2013b; 乔明锋, 2015)。

3 讨论

3.1 不同植物根系分泌物C输入速率比较

前期研究表明, 植物根系分泌物输入受多种生物和非生物因素影响, 主要包括土壤理化特性、植物种类和发育阶段、矿质营养、光温条件以及根际微生物组成和数量等(Hodge *et al.*, 1996; Uselman *et al.*, 1999)。通过比较分析发现, 不同植物间根系分泌物C输入速率呈现出较明显的差异(表1), 这说明植物种类、自身遗传特性对根系分泌物输入有着

表3 不同施氮(N)处理下窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物碳(C)通量(平均值±标准偏差, $n = 3$)

Table 3 Root exudative carbon (C) flux in *Sibiraea angustata* shrubbery under different nitrogen (N) fertilization treatments (mean ± SD, $n = 3$)

处理 Treatment	单位根生物量根系分泌物C输入速率 Root exudative C input rate per root biomass (mg·g ⁻¹ ·d ⁻¹)	细根生物量 Fine root biomass (g·m ⁻²)	根系分泌物C通量 C flux of root exudates (g·m ⁻² ·a ⁻¹)
N ₀	0.68 ± 0.02 ^a	169.17 ± 47.83 ^a	16.89 ± 0.31 ^a
N ₅	0.57 ± 0.04 ^b	129.65 ± 81.71 ^b	9.58 ± 0.24 ^b
N ₁₀	0.36 ± 0.02 ^c	111.93 ± 58.49 ^c	5.81 ± 0.12 ^c

N₀、N₅和N₁₀为3种施氮梯度(N₀: 0 g·m⁻²·a⁻¹; N₅: 5 g·m⁻²·a⁻¹; N₁₀: 10 g·m⁻²·a⁻¹)。不同小写字母表示各施N处理间差异显著($p < 0.05$)。

Three nitrogen addition levels: N₀ (0 g·m⁻²·a⁻¹), N₅ (5 g·m⁻²·a⁻¹), N₁₀ (10 g·m⁻²·a⁻¹). Different lowercase letters indicate significant differences among nitrogen fertilization treatments ($p < 0.05$).

表4 不同施N水平下土壤NO₃⁻-N、NH₄⁺-N含量(平均值±标准偏差, $n = 3$)

Table 4 Changes in nitrate nitrogen and ammonium nitrogen under different nitrogen fertilization treatments (mean ± SD, $n = 3$)

处理 Treatment	2015-06		2015-08		2015-10	
	NO ₃ ⁻ -N (mg·kg ⁻¹)	NH ₄ ⁺ -N (mg·kg ⁻¹)	NO ₃ ⁻ -N (mg·kg ⁻¹)	NH ₄ ⁺ -N (mg·kg ⁻¹)	NO ₃ ⁻ -N (mg·kg ⁻¹)	NH ₄ ⁺ -N (mg·kg ⁻¹)
N ₀	20.88 ± 0.91 ^a	7.44 ± 0.16 ^a	23.92 ± 0.23 ^a	8.66 ± 0.54 ^a	25.88 ± 0.83 ^a	7.63 ± 0.28 ^a
N ₅	22.19 ± 0.71 ^a	12.57 ± 0.64 ^b	24.51 ± 0.31 ^a	13.21 ± 0.27 ^b	26.21 ± 0.24 ^a	12.42 ± 0.59 ^b
N ₁₀	30.38 ± 0.71 ^b	14.29 ± 0.85 ^b	28.98 ± 0.65 ^b	16.18 ± 0.56 ^b	29.38 ± 0.17 ^b	13.94 ± 0.71 ^b

N₀、N₅和N₁₀为3种施氮梯度(N₀: 0 g·m⁻²·a⁻¹; N₅: 5 g·m⁻²·a⁻¹; N₁₀: 10 g·m⁻²·a⁻¹)。不同小写字母表示各施N处理间差异显著($p < 0.05$)。

Three nitrogen addition levels: N₀ (0 g·m⁻²·a⁻¹), N₅ (5 g·m⁻²·a⁻¹), N₁₀ (10 g·m⁻²·a⁻¹). Different lowercase letters indicate significant differences among nitrogen fertilization treatments ($p < 0.05$).

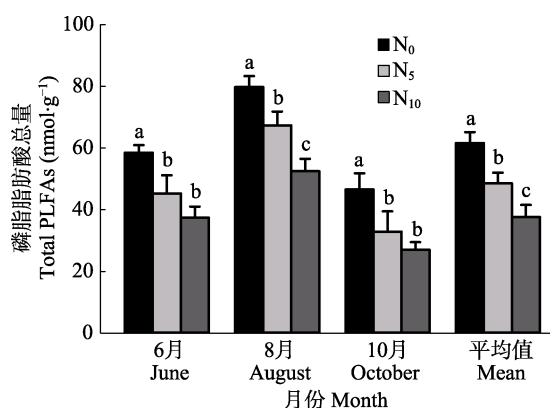


图5 不同施N处理下土壤微生物磷脂脂肪酸(PLFAs)总量变化(平均值±标准偏差, $n = 3$)。不同小写字母表示同一采样时间各处理间在 $p < 0.05$ 水平上差异显著。N₀、N₅和N₁₀为3种施氮梯度(N₀: $0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₅: $5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₁₀: $10 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)。

Fig. 5 Changes in total soil microbial phospholipid fatty acid (PLFAs) under different nitrogen fertilization treatments (mean \pm SD, $n = 3$). Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among treatments on a given sampling date. Three nitrogen addition levels: N₀ ($0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), N₅ ($5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), N₁₀ ($10 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$).

决定性的影响(罗永清等, 2012)。总体而言, 自然状况下窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入速率介于草本植物和乔木之间。这可能与灌丛植物自身的光合速率、根系形态、生理特征、生产力以及地下C分配格局有关。另外, 同一树种在幼苗阶段根系分泌物C输入速率低于成株, 这可能与植物所处生长阶段的不同生理状态以及环境条件有关, 但具体机理尚不清楚, 有待进一步深入研究分析。

此外, 植物所处环境条件、取样方法(原位收集和室内培养收集)、取样时间和取样频度等也可能导致不同研究中植物根系分泌物C输入速率存在较大差异(涂新书和吴佳, 2010; 李讯和段增强, 2013)。因此, 为更深入、有效地开展植物根系分泌物C输入及其介导的生物地球化学过程研究, 未来该领域研究不仅需要进一步改进和创新根系分泌物收集方法, 构建更为有效的不扰动根系生长的原位收集装置, 而且要尽可能地排除其他生物与非生物因素对试验结果的潜在影响。

3.2 N素富集对窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入速率的影响

N素是植物生长必要的矿质营养元素, 深刻地影响着植物的新陈代谢和生长发育。本研究表明, 连续三四年的N素富集明显抑制了窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入速率(图2), 表现出与前人类似的研究结果。例如, Jacqueline等(2005)研究发现: 高N

处理($100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)导致二年生云杉(*Picea asperata*)根系分泌物C输入显著降低。此外, Phillips等(2011)通过对火炬松(*Pinus taeda*)幼苗进行连续5年施N处理后也发现, 根系分泌物C输入速率随着CO₂浓度增加而增加的情况仅发生在低N条件下, 而在高N处理下CO₂浓度富集对根系分泌物C输入的正效应消失, 进一步证实了持续高强度的N添加抑制植物根系分泌物C输入。

N素富集对窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入速率的抑制作用可通过如下机制来解释: (1)导致窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入速率降低的一个重要原因可能与N富集下植物根系生长抑制有关。研究表明, 植物根系分泌物输入与根系生长及生理活性密切相关(刘子雄等, 2005)。一般地, N沉降在短期内通常会促进植物地上部分生物量的积累, 抑制植物地下根系的生长(Fenn *et al.*, 2005; Phillips & Fahey, 2007), 从而导致细根生物量和地下C分配降低(Magill *et al.*, 2004)。本研究中N素富集下窄叶鲜卑花灌丛细根生物量降低这一结果(图4)也进一步佐证了上述推测。(2)N富集所导致的窄叶鲜卑花灌丛根系对养分的微生物需求变化可能也是植物根系分泌物C输入速率降低的重要原因。根系分泌物是驱动根际微生物群落组成和活性的重要因子, 在调控土壤生物地球化学过程中具有重要的生态学作用(Drake *et al.*, 2013)。本研究中, 窄叶鲜卑花灌丛受气候条件的限制, 土壤有机质分解缓慢, 养分匮乏, 属于典型N素受限的高寒生态系统类型(宗宁等, 2013)。在非施肥条件下, 由于受土壤N有效性的限制, 土壤微生物将根系分泌物输入的C作为能源, 以刺激和促进土壤有机质分解和N素转化, 从而满足植物和微生物生长所需要的养分(Jones *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2011)。相反, 持续而高强度的N素富集在一定程度上增加了窄叶鲜卑花灌丛土壤有效N水平, 使得植物能更轻易地获取所需的养分, 从而缓和了植物根系对养分的微生物驱动需求。在此情况下, 植物采取了低N收益-低C投入的养分获取策略(Phillips *et al.*, 2011; Yin *et al.*, 2014), 即植物在面对N素富集时通过自我生理调节降低了根系分泌物C输入。本研究中N素富集下窄叶鲜卑花土壤有效N含量(表4)与微生物PLFAs总量(图5)降低也进一步佐证了我们的推测。

然而, 一些研究也发现相反的结果, 即N素富

集促进了植物根系分泌物的输入。例如, 杨建华 (2015)通过研究发现, N沉降显著提高蒙古栎(*Quercus mongolica*)单位表面积根系分泌物C输入量。这可能与供试土壤N素有效性、植物种类、N素添加方式、处理时间长短等因素有关(李德军等, 2003), 但具体原因有待于进一步深入研究。

3.3 窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入速率的季节变化动态

在本研究中, 不同N处理下窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入速率均呈现出相似的季节动态变化模式, 在生长中期(8月)达到最大, 而在生长季末期(10月)降至最低(图2), 表现出与土壤温度变化相一致的趋势(图3)。植物根系分泌物输入呈现出明显的季节动态变化, 其原因可能与植物在不同季节采取的C投入-N收益策略有关(Yin *et al.*, 2014)。在生长季初期和中期, 环境温度相对较高, 植物生长旺盛, 对养分的需求量较大(熊德成等, 2015), 根系通过自我生理调节促使植物将较多的光合产物分配到根际, 进而调控微生物N矿化代谢过程以获取植物生长所需要的养分, 即在生长季节旺盛期植物采取了高C投入-高养分收益策略; 而在生长季末期, 环境温度较低, 植物对养分的需求量减小, 植物根系对土壤养分的微生物驱动需求减弱, 植物通过生理调节降低了根系分泌物C输入。此外, 伴随着温度季节变化, 其他环境因子(如水分)的季节性波动可能对植物细根生理生长和根系分泌物输入也具有重要的调控作用(Joslin *et al.*, 2001; Wells *et al.*, 2005)。因此, 未来研究需要深入探究植物根系分泌物季节动态规律及其潜在的影响因子; 同时, 本研究也暗示着未来在揭示根系分泌物季节动态变化时, 我们应尽可能地增加根系分泌物取样次数, 以便更精确地估算生态系统水平上植被根系分泌物输入通量。

3.4 施N对窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C通量的影响

植物根系分泌物C输入通量大小受单位根生物量根系分泌物C输入速率和细根生物量共同制约。本研究表明, 施N使窄叶鲜卑花灌丛0–15 cm土层的细根生物量显著降低。这与Majdi等(2001)对挪威云杉(*Norway spruce*), Inagaki等(2009)对马占相思(*Acacia mangium*)细根生物量的研究结果一致。这可能是由于施N提高了土壤有效N水平(表4), 促进了植物地上部分生长, 减少了光合产物向地下根

系的分配, 从而导致细根生物量降低(Nadelhoffer, 2000)。

由于N素富集对根系分泌物C输入速率和细根生物量的双重抑制作用, 使得窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物输入通量显著降低(表3)。根系分泌物作为土壤物质养分循环的重要“启动者”和“驱动者”(Paterson *et al.*, 2007), N沉降背景下高寒灌丛生态系统根系C输入的降低势必会对该区域土壤C、N循环过程产生重要的潜在影响, 并将进一步反馈于高寒灌丛生态系统结构和功能。因此, 未来研究应加强高寒灌丛根系C输入通量变化与土壤生物地球化学循环过程的耦合机制研究, 以便更深入地揭示高寒生态系统地下过程对不同环境变化的响应机制及其生态反馈效应。

4 结论

主要结论如下: (1)窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入速率表现出明显的季节变化动态, 具体表现为生长季中期>生长季初期>生长季末期。(2)施N显著增加了灌丛土壤有效N水平, 从而缓和了窄叶鲜卑花灌丛对土壤微生物养分的需求, 进而降低了根系分泌物C输入。(3)由于N素富集对根系分泌物C输入速率和细根生物量的双重抑制作用, N富集处理显著降低了窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物C输入通量。需要说明的是, 本研究中我们重点关注了N素富集对根系分泌物C输入的生态学效应, 而缺乏N沉降背景下灌丛根系分泌物C输入变化与土壤生物化学循环过程的偶联效应与机制深入研究, 这将是我們下一步研究工作关注的重点。

基金项目 中国科学院前沿科学重点研究项目(QYZDB-SSW-SMC023)、中国科学院青年创新促进会人才项目(20132420)、国家自然科学基金(31670449)和四川省青年科技基金(2016JQ0037)。

致谢 感谢中国科学院成都生物研究所茂县生态站在野外监测和采样工作中给予的帮助。

参考文献

- Björk RG, Majdi H, Klemetsson L, Lewisjonsson L, Molau U (2007). Long-term warming effects on root morphology, root mass distribution, and microbial activity in two dry tundra plant communities in northern Sweden. *New Phytologist*, 176, 862–873.

- Cheng LS, Cheng W, Bian ZF, Lei SG (2016). Wheat root exudation and soil nitrogen transformations in farmland reclaimed from coal gangle. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 32, 397–403. (in Chinese with English abstract) [程林森, 程伟, 卞正富, 雷少刚 (2016). 煤矸石复垦对小麦根系分泌特征和土壤氮转化的影响. *生态与农村环境学报*, 32, 397–403.]
- Cheng WX, Kuzyakov Y, Zobel RW, Wright S (2005). Root effects on soil organic matter decomposition. In: Zobel RW, Wright SF eds. *Roots and Soil Management: Interactions Between Roots and the Soil, Agronomy Monograph No. 48*. American Society of Agronomy, Madison, USA. 119–143.
- Dijkstra FA, Cheng WX (2007). Interactions between soil and tree roots accelerate long-term soil carbon decomposition. *Ecology Letters*, 10, 1046–1053.
- Drake JE, Darby BA, Giasson MA, Kramer MA, Phillips RP, Finzi AC (2013). Stoichiometry constrains microbial response to root exudation—insights from a model and a field experiment in a temperate forest. *Biogeosciences*, 10, 821–838.
- Fenn ME, Poth MA, Terry JD, Blubaugh TJ (2005). Nitrogen mineralization and nitrification in a mixed-conifer forest in southern California: Controlling factors, fluxes, and nitrogen fertilization response at a high and low nitrogen deposition site. *Canadian Journal of Forest Research—revue Canadienne de Recherche Forestière*, 35, 1464–1486.
- Fleischer K, Rebel KT, Molen MK, Erisman JW, Wassen MJ, Loon EE, Montagnani L, Gough CM, Herbst M, Janssens IA, Gianelle D, Dolman AJ (2013). The contribution of nitrogen deposition to the photosynthetic capacity of forests. *Global Biogeochemical Cycles*, 27, 187–199.
- Galloway JN, Townsend AR, Erisman JW, Bekunda MA, Cai Z, Freney JR, Martinelli LA, Seitzinger SP, Sutton MA (2008). Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320, 889–892.
- Gao Q, Yang XC, Yin CY, Liu Q (2014). Estimation of biomass allocation and carbon density in alpine dwarf shrubs in Garzê Zangzu Autonomous Prefecture of Sichuan Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 355–365. (in Chinese with English abstract) [高巧, 阳小成, 尹春英, 刘庆 (2014). 四川省甘孜藏族自治州高寒矮灌丛生物量分配及其碳密度的估算. *植物生态学报*, 38, 355–365.]
- He HL, Yang XC, Wang D, Sun YY, Yin CY, Li T, Li YX, Zhou GY, Zhang L, Liu Q (2015). Ecological stoichiometric characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus of *Sibiraea angustata* shrub in eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology*, 21, 1128–1135. (in Chinese with English abstract) [贺合亮, 阳小成, 王东, 孙誉育, 尹春英, 李婷, 黎云祥, 周国英, 张林, 刘庆 (2015). 青藏高原东部窄叶鲜卑花灌丛土壤C、N、P生态化学计量学特征. *应用与环境生物学报*, 21, 1128–1135.]
- He JS, Wang ZQ, Fang JY (2004). The below-ground ecology under global change: Problems and prospect. *Chinese Science Bulletin*, 49, 1226–1233. (in Chinese) [贺金生, 王政权, 方精云 (2004). 全球变化下的地下生态学: 问题与展望. *科学通报*, 49, 1226–1233.]
- Hodge A, Grayson SJ, Ord BG (1996). A novel method for characterization and quantification of plant root exudates. *Plant and Soil*, 184, 97–104.
- Inagaki M, Inagaki Y, Kamo K, Titin J (2009). Fine-root production in response to nutrient application at three forest plantations in sabah, malaysia: Higher nitrogen and phosphorus demand by *Acacia mangium*. *Journal of Forest Research*, 14, 178–182.
- Jacqueline A, Peterson A, Kalbitz K (2005). Short-term response on the quantity and quality of rhizo-deposited carbon from Norway spruce exposed to low and high N inputs. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 168, 687–693.
- Jin M, Li Y, Wang SL, Zhang XL, Lei L (2012). Alpine shrubs biomass and its distribution characteristics in Qilian Mountains. *Arid Land Geography*, 35, 952–959. (in Chinese with English abstract) [金铭, 李毅, 王顺利, 张学龙, 雷蕾 (2012). 祁连山高山灌丛生物量及其分配特征. *干旱区地理*, 35, 952–959.]
- Jones DL, Hodge A, Kuzyakov Y (2004). Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New Phytologist*, 163, 459–480.
- Joslin JD, Wolfe MH, Hanson PJ (2001). Factors controlling the timing of root elongation intensity in a mature upland oak stand. *Plant and Soil*, 228, 201–212.
- Kopacek J, Cosby BJ, Evans CD, Hruska JD, Moldan F, Oulehle F, Santrůckova H, Tahovská K, Wright RF (2013). Nitrogen, organic carbon and sulphur cycling in terrestrial ecosystems: Linking nitrogen saturation to carbon limitation of soil microbial processes. *Biogeochemistry*, 115, 33–51.
- Kuzyakov Y, Cheng WX (2001). Photosynthesis controls of rhizosphere respiration and organic matter decomposition. *Soil Biology & Biochemistry*, 33, 1915–1925.
- LeBauer DS, Treseder KK (2008). Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 89, 371–379.
- Lei L, Liu XD, Wang SL, Li Y, Zhang XL (2011). Assignment rule of alpine shrubs biomass and its relationships to environmental factors in Qilian Mountains. *Ecology and Environmental Sciences*, 20, 1602–1607. (in Chinese with English abstract) [雷蕾, 刘贤德, 王顺利, 李毅, 张学龙 (2011). 祁连山高山灌丛生物量分配规律及其与环境因子的关系. *生态环境学报*, 20, 1602–1607.]

- Li DJ, Mo JM, FANG YT, Peng SL, Gundersen P (2003). Impact of nitrogen deposition on forest plants. *Acta Ecologica Sinica*, 23, 1891–1900. (in Chinese with English abstract) [李德军, 莫江明, 方运霆, 彭少麟, Per Gundersen (2003). 氮沉降对森林植物的影响. *生态学报*, 23, 1891–1900.]
- Li HY, Chen ZH (2011). Growth and dissolved organic carbon exudates from roots of three wetland plants. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 6, 536–542. (in Chinese with English abstract) [李海燕, 陈章和 (2011). 三种湿地植物的生长及根系溶解性有机碳分泌物研究. *热带亚热带植物学报*, 6, 536–542.]
- Li J, Jiang XM, Yin HJ, Yin CY, Wei YH, Liu Q (2014a). Root exudates and soil microbes in three *Picea asperata* plantations with different stand ages. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 325–332. (in Chinese with English abstract) [李娇, 蒋先敏, 尹华军, 尹春英, 魏宇航, 刘庆 (2014a). 不同林龄云杉人工林的根系分泌物与土壤微生物. *应用生态学报*, 25, 325–332.]
- Li J, Yin CY, Zhou XB, Wei YH, Gao Q, Liu Q (2014b). Effects of nitrogen addition on soil respiration of *Sibiraea angustata* shrub in the eastern margin of Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 5558–5569. (in Chinese with English abstract) [李娇, 尹春英, 周晓波, 魏宇航, 高巧, 刘庆 (2014b). 施氮对青藏高原东缘窄叶鲜卑花灌丛土壤呼吸的影响. *生态学报*, 34, 5558–5569.]
- Li X, Duan ZQ (2013). Progress on the research methods for root exudates. *Genomics and Applied Biology*, 32, 540–547. (in Chinese with English abstract) [李讯, 段增强 (2013). 植物根系分泌物的研究方法. *基因组学与应用生物学*, 32, 540–547.]
- Liu ZX, Zhu TH, Zhang J (2005). Research advances in root exudates and rhizosphere microorganisms of forest trees. *World Forestry Research*, 18(6), 25–31. (in Chinese with English abstract) [刘子雄, 朱天辉, 张建 (2005). 林木根系分泌物与根际微生物研究进展. *世界林业研究*, 18(6), 25–31.]
- Lu CQ, Tian HQ (2007). Spatial and temporal patterns of nitrogen deposition in China synthesis of observational data. *Journal of Geophysical Research*, 112(D22), 1–10.
- Luo YQ, Zhao XY, Li MX (2012). Ecological effect of plant root exudates and related affecting factors: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 3496–3504. (in Chinese with English abstract) [罗永清, 赵学勇, 李美霞 (2012). 植物根系分泌物生态效应及其影响因素研究综述. *应用生态学报*, 23, 3496–3504.]
- Magill AH, Aber JD, Currie WS, Nadelhoffer KJ, Martin ME, McDowell WH, Melillo JM, Steudler P (2004). Ecosystems response to 15 years of chronic nitrogen additions at the Harvard Forest LTER, Massachusetts, USA. *Forest Ecology and Management*, 196, 7–28.
- Majdi H (2001). Changes in fine root production and longevity in relation to water and nutrient availability in a Norway spruce stand in northern Sweden. *Tree Physiology*, 21, 1057–1061.
- Meier IC, Avis PG, Phillips RP (2013). Fungal communities influence root exudation rates in pine seedlings. *FEMS Microbiology Ecology*, 83, 585–595.
- Nadelhoffer KJ (2000). The potential effects of nitrogen deposition on fine root production in forest ecosystems. *New Phytologist*, 147, 131–139.
- Paterson E, Gebbing T, Abel C, Sim A, Telfer G (2007). Rhizodeposition shapes rhizosphere microbial community structure in organic soil. *New Phytologist*, 173, 600–610.
- Personeni E, Nguyen C, Marcha P, Pages L (2007). Experimental evaluation of an efflux-influx model of C exudation by individual apical root segments. *Journal of Experimental Botany*, 58, 2091–2099.
- Phillips RP, Bernhardt ES, Schlesinger WH (2009). Elevated CO₂ increases root exudation from loblolly pine (*Pinus taeda*) seedlings as an N-mediated response. *Tree Physiology*, 29, 1513–1523.
- Phillips RP, Fahey TJ (2007). Fertilization effects on fine root biomass, rhizosphere microbes and respiratory fluxes in hard wood forest soils. *New Phytologist*, 176, 655–664.
- Phillips RP, Finzi AC, Bernhardt ES (2011). Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a pine forest under long-term CO₂ fumigation. *Ecology Letters*, 14, 187–194.
- Qiao MF (2015). *Effects of Night Warming and Nitrogen Fertilization on Root Exudates of the Seedlings of Two Subalpine Coniferous Species in Western Sichuan*. PhD dissertation, Sichuan University, Chengdu. (in Chinese with English abstract) [乔明锋 (2015). 增温条件下川西亚高山针叶林云杉和冷杉根系分泌物及其生态学效应研究. 博士学位论文, 四川大学, 成都.]
- Talhelm AF, Burton AJ, Pregitzer KS, Campione MA (2013). Chronic nitrogen deposition reduces the abundance of dominant forest understory and groundcover species. *Forest Ecology and Management*, 293, 39–48.
- Tu SX, Wu J (2010). A review on research methods of root exudates. *Ecology and Environmental Sciences*, 19, 2493–2500. (in Chinese with English abstract) [涂书新, 吴佳 (2010). 植物根系分泌物研究方法评述. *环境科学学报*, 19, 2493–2500.]
- Usselman SM, Qualls RG, Thomas RB (1999). A test of a potential short cut in the nitrogen cycle: The role of exudation of symbiotically fixed nitrogen from the roots of a N-fixing tree and the effects of increased atmospheric CO₂ and temperature. *Plant and Soil*, 210, 21–32.
- Volder A, Gifford RM, Evans JR (2007). Effects of elevated atmospheric CO₂, cutting frequency, and differential day/night atmospheric warming on root growth and turnover of phalaris swards. *Global Change Biology*, 13,

- 1040–1052.
- Wells CE, Glenn DM, Eissenstat D (2005). Soil insects alter fine root demography in peach (*Prunus persica*). *Plant, Cell & Environment*, 25, 431–439.
- White DC, Stair JO, Ringelberg DB (1996). Quantitative comparisons of *in situ* microbial biodiversity by signature biomarker analysis. *Journal of Industrial Microbiology*, 17, 185–196.
- Wu N (1998). The community types and biomass of *Sibiraea angustata* scrub and their relationship with environmental factors in northwestern Sichuan. *Acta Botanica Sinica*, 40, 860–870. (in Chinese with English abstract) [吴宁 (1998). 川西北窄叶鲜卑花灌丛的类型和生物量及其与环境因子的关系. 植物学报, 40, 860–870.]
- Xia J, Wan S (2013). Independent effects of warming and nitrogen addition on plant phenology in the Inner Mongolian steppe. *Annals of Botany*, 111, 1207–1217.
- Xiao J (2013). *Effects of Night Warming and Nitrogen Fertilization on Root Exudates of the Seedlings of Two Subalpine Coniferous Species in Western Sichuan*. PhD dissertation, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu. (in Chinese with English abstract) [肖娟 (2013). 夜间增温和施N对两种川西亚高山针叶树幼苗根系分泌物的影响研究. 博士学位论文, 中国科学院成都生物研究所, 成都.]
- Xiong DC, Huang JX, Chen GS, Xie JS, Yang YS (2015). A preliminary report on the fine root exudate of *Castanopsis carlesii* and *Cunninghamia lanceolata* in subtropical zone. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 10 (1), 83–86. (in Chinese) [熊德成, 黄锦学, 陈光水, 谢锦升, 杨玉盛 (2015). 中亚热带米槠和杉木细根分泌物研究初报. 亚热带资源与环境学报, 10(1), 83–86.]
- Yang JH (2015). *Influence of Nitrogen Deposition and Rainfall Manipulation on Concentration of Forest Tree Root Exudates*. Master degree dissertation, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang. (in Chinese with English abstract) [杨建华 (2015). N沉降与降水变化对森林根系分泌物的影响. 硕士学位论文, 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳.]
- Yin HJ, Li Y, Xiao J, Xu ZF, Cheng XY, Liu Q (2013a). Enhanced root exudation stimulates soil nitrogen transformations in a subalpine coniferous forest under experimental warming. *Global Change Biology*, 19, 2158–2167.
- Yin HJ, Wheeler E, Phillips RP (2014). Root-induced changes in nutrient cycling in forests depend on exudation rates. *Soil Biology & Biochemistry*, 78, 213–221.
- Yin HJ, Xiao J, Li YF, Chen Z, Cheng XY, Zhao CZ, Liu Q (2013b). Warming effects on root morphological and physiological traits the potential consequences on soil C dynamics as altered root exudation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 180, 287–296.
- Zeng ZY, Liu QJ, Zhang JP, Zeng HQ, Cai Z (2005). A study on the pertinence of measure factors and organic biomass of shrub. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 27, 694–699. (in Chinese with English abstract) [曾珍英, 刘琪璟, 张建萍, 曾慧卿, 蔡哲 (2005). 灌木各测树因子相关性以及器官生物量相关性的研究. 江西农业大学学报, 27, 694–699.]
- Zhang YC, Hou SG, Pang HX (2012). Preliminary study on spatiotemporal pattern of climate change over Tibet Plateau during past millennium. *Marine Geology & Quaternary Geology*, 32(3), 135–146. (in Chinese with English abstract) [张彦成, 侯书贵, 庞洪喜 (2012). 青藏高原地区近千年气候变化的时空特征. 海洋地质与第四纪地质, 32(3), 135–146.]
- Zhang ZL, Qiao MF, Li DD, Yin HJ, Liu Q (2016). Do warming-induced changes in quantity and stoichiometry of root exudation promote soil N transformations via stimulation of soil nitrifiers, denitrifiers and ammonifiers? *European Journal of Soil Biology*, 74, 60–68.
- Zheng XH, Fu CB, Xu XK, Yan XD, Huang Y, Han SH, Hu F, Chen GX (2002). The Asian nitrogen cycle case study. *AMBIO*, 31, 79–87.
- Zong N, Shi PL, Jiang J, Xiong DP, Meng FS, Song MH, Zhang XZ, Shen ZX (2013). Interactive effects of short-term nitrogen enrichment and simulated grazing on ecosystem respiration in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 6191–6201. (in Chinese with English abstract) [宗宁, 石培礼, 蒋婧, 熊定鹏, 孟丰收, 宋明华, 张宪洲, 沈振西 (2013). 短期N素添加和模拟放牧对青藏高原高寒草甸生态系统呼吸的影响. 生态学报, 33, 6191–6201.]

责任编辑: 吕晓涛 责任编辑: 王 葳



扫码向作者提问