

落叶松原始林树木生长对氮添加的响应

刘修元^{1,2} 杜恩在³ 徐龙超^{1,2} 沈海花¹ 方精云¹ 胡会峰^{1*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³北京大学城市与环境学院, 北京大学地表过程分析模拟教育部重点实验室, 北京 100871

摘要 氮沉降对树木生长的影响是全球变化研究的一个核心问题。该文通过设置4种氮添加水平(对照(0)、低氮(20 kg N·hm⁻²·a⁻¹)、中氮(50 kg N·hm⁻²·a⁻¹)和高氮(100 kg N·hm⁻²·a⁻¹)), 研究了模拟氮沉降对落叶松(*Larix gmelinii*)原始林树木胸径生长的影响。结果表明: 中氮和高氮添加对落叶松胸径相对生长率有显著影响, 而且这种影响随施氮年限的增加而增强。不同高度的树木对氮添加的响应有很大差异, 较低树木(树高<16.5 m)的生长对氮添加无显著响应, 而较高(树高>16.5 m)的树木在中氮和高氮处理下胸径生长有显著加速(胸径相对生长率增幅>79.5%), 但随着树木高度的进一步增加, 这种加速作用明显下降。研究结果显示氮添加会促进落叶松胸径生长, 这种促进作用主要发生在较高的落叶松个体中。

关键词 北方森林, 胸径, 落叶松, 氮沉降, 树木生长

引用格式: 刘修元, 杜恩在, 徐龙超, 沈海花, 方精云, 胡会峰 (2015). 落叶松原始林树木生长对氮添加的响应. 植物生态学报, 39, 433–441. doi: 10.17521/cjpe.2015.0042

Response of tree growth to nitrogen addition in a *Larix gmelinii* primitive forest

LIU Xiu-Yuan^{1,2}, DU En-Zai³, XU Long-Chao^{1,2}, SHEN Hai-Hua¹, FANG Jing-Yun¹, and HU Hui-Feng^{1*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ³College of Urban and Environmental Sciences, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract

Aims Global nitrogen (N) deposition has been consistently enhanced and significantly influenced the carbon (C) cycle of forest ecosystem. However, studies on the quantitative response of C sequestration to N deposition in China's boreal forest ecosystem still remains insufficient. Tree growth is one of important components of C sequestration in forest ecosystem. In order to accurately evaluate the influence of N deposition on C sequestration in China's boreal forest ecosystem, This study was designed to investigate how N deposition influenced the tree diameter at breast height (DBH) growth of a *Larix gmelinii* primitive forest.

Methods We carried out a N enrichment experiment in an *L. gmelinii* primitive forest in Greater Khingan Mountains with four N addition levels (control (0), low N (20 kg N·hm⁻²·a⁻¹), medium N (50 kg N·hm⁻²·a⁻¹) and high N (100 kg N·hm⁻²·a⁻¹)). DBH was measured from 2012–2014 within all treatments.

Important findings Medium N and high N additions significantly influenced the relative DBH growth of *L. gmelinii*, and the influence became more pronounced through time. N deposition significantly affected the DBH growth among different tree height classes: low height class (tree height <16.5 m) did not show significant response to N deposition, while high height class (tree height >16.5 m) showed significantly accelerated growth under medium and high N additions (the relevant DBH growth rate >79.5%), and this acceleration effect decreased as the tree height increased. This study indicated that N addition did enhance the DBH growth of *L. gmelinii*, but this enhancement mainly affected taller *L. gmelinii* trees.

Key words boreal forest, diameter at breast height, *Larix gmelinii*, nitrogen deposition, tree growth

Citation: Liu XY, Du EZ, Xu LC, Shen HH, Fang JY, Hu HF (2015). Response of tree growth to nitrogen addition in a *Larix gmelinii* primitive forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 433–441. doi: 10.17521/cjpe. 2015.0042

自工业革命以来, 人类活动产生的活性氮不断增加, 全球氮沉降水平不断上升, 并且氮沉降速率在达到峰值前还会增加2到3倍(Lamarque *et al.*, 2005; Galloway *et al.*, 2008)。氮沉降的持续增加已经对森林生态系统结构和功能造成了多方面的影响(Magill *et al.*, 2000; de Vries *et al.*, 2003; Janssens & Luyssaert, 2009; Bobbink *et al.*, 2010), 其中对森林生态系统碳固存的影响是近年来生物地球化学循环领域的热点之一。作为全球最大的森林生物群区和重要的碳库组成之一, 北方森林总碳库约为272 Pg C (占全球森林碳库的32%), 且具有稳定的碳汇功能(碳汇强度为0.5 Pg C·a⁻¹, 占全球森林碳汇的20%左右)(Pan *et al.*, 2011)。此外, 由于北方森林长期以来一直处于氮限制状态(Vitousek & Howarth, 1991), 其碳固存功能在氮沉降逐渐增加的情况下将如何响应引起了广泛的关注。目前, 欧洲及美国已对此进行了较为系统的监测研究, 发现氮沉降会显著增加北方森林的碳汇功能(de Vries *et al.*, 2014)。然而, 不同研究的量化结果存在较大差异(Magnani *et al.*, 2007; de Vries *et al.*, 2008; Sutton *et al.*, 2008), 这些差异的主要来源之一是森林生态系统中树木生长对氮沉降响应的不确定性(Janssens & Luyssaert, 2009)。

树木生长是北方森林生态系统固碳过程的重要组成部分之一。乔木树干木质组织C:N高达500:1(Magnani *et al.*, 2007), 而且随氮沉降增加, 土壤可利用氮水平提高, 越来越多的碳将被分配至地上木质组织中(Litton *et al.*, 2007)。已有研究表明: 模拟氮沉降会促进树木生长(Magnani *et al.*, 2007; Ciais *et al.*, 2008), 但对氮添加的响应程度受到研究地点、施肥量、肥料种类、施肥年限等多种因素的影响。一般来说, 研究地点背景氮沉降水平越高, 施肥量越小, 施肥年限越长, 树龄越大, 树木生长对氮添加的响应越弱(Gundersen *et al.*, 1998; 周利勋等, 2004; Rappe-George *et al.*, 2013)。此外, 由于不同树种对氮的利用和分配不同, 导致对氮添加的响应也不相同(Hyvönen *et al.*, 2008)。除了上述因素之外, 树高也是影响树木对氮添加响应的重要因素, 尤其在树种单一的群落中。树高不仅表征了树木对地上空间和光照的竞争能力, 还与树木根系面积及侧根长度等存在联系。研究表明, 树木越高, 树木根系面积越大, 其对养分的竞争能力越强, 对氮添加的响

应程度可能越高(Kajimoto *et al.*, 1999, 2003)。此外, 树高与树龄也存在较好的正相关关系(O'Brien *et al.*, 1995)。因此, 研究不同高度树木对氮添加的响应, 将有助于树木种群发展趋势的预测以及生态系统碳汇功能的准确评估。

我国落叶松(*Larix gmelinii*)林面积约为0.99×10⁵ km², 占全国森林总面积的6.2% (徐化成, 1998), 是我国最重要的北方森林之一, 同时也是对全球气候变化极为敏感的植被类型(Ni, 2002), 尤其是原始林。近年来, 对落叶松在模拟氮沉降下的响应的研究逐渐兴起, 但目前多集中于落叶松人工林以及落叶松苗木对氮添加的响应(Chen *et al.*, 2001; 赵琼等, 2010), 对于氮添加对落叶松原始林的影响的研究还十分缺乏, 少数针对原始林的研究也没有进行树高分级研究(Du & Fang, 2014), 不同树高落叶松原始林在氮添加下的响应方式还不清楚。

为此, 本研究利用北京大学生态学系牵头建立的中国森林生态系统养分添加实验网络(Nutrient Enrichment Experiments in Chinese Forests, NEECF)平台(Du *et al.*, 2013), 对平台最北端内蒙古根河站点中的落叶松原始林进行了连续3年的乔木胸径监测, 试图回答以下两个问题: 1)落叶松胸径生长对氮添加是如何响应的, 这种响应在不同氮添加水平及不同年份下是否有差异? 2)原始林中不同树高级的落叶松胸径生长对氮添加的响应有何差异?

1 材料和方法

1.1 样地概况

本试验地为NEECF试验网络平台中最北端的根河寒温带针叶林样地, 样地位于大兴安岭西北坡的内蒙古大兴安岭森林生态系统国家野外科学观测研究站(50.93° N, 121.50° E), 海拔780–1 142 m, 地貌以丘陵为主, 平均坡度12°。年平均气温–5.4 °C, 最低气温–55 °C (2009), >10 °C积温1 403 °C, 年日照时间2 594 h。年降水量450–550 mm, 60%集中在7、8月份, 降雪厚度20–40 cm, 地表蒸散量800–1 200 mm, 无霜期80天。冬季(候平均气温<10 °C)长达9个月, 夏季(候平均气温>22 °C)不到一个月。受太平洋暖湿空气影响, 降水集中在7、8月份, 占全年降水量的50%–70%, 而冬季的11月至次年4月受蒙古高压的影响, 降水量仅占全年降水量的12%左右。典型土壤类型为棕色针叶林土, 土层平均厚度

20–40 cm, 土壤呈酸性pH为4.5–6.5 (杜恩在, 2013)。研究区域基本没有受到污染, 背景氮沉降水平仅为 $0.2 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (Sheng *et al.*, 2013)。

所选样地为落叶松纯林, 总体平均林分密度为 $(840 \pm 72) \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$, 平均胸径为 $(17.1 \pm 2.1) \text{ cm}$, 平均树高 $(15.6 \pm 1.4) \text{ m}$, 最大树龄大于300年(图1) (Du & Fang, 2014)。样地不同处理组间落叶松的起始株数、胸径及树高均无显著差异(起始株数: $p = 0.84$; 胸径: $p = 0.84$; 树高: $p = 0.87$)。样地垂直结构分为3层: (1)乔木层(>3 m), 以落叶松为优势种; (2)灌木层(0.3–3.0 m), 物种组成包括: 白桦(*Betula platyphylloides*)、柴桦(*B. fruticosa*)、杜香(*Ledum palustre*)、兴安杜鹃(*Rhododendron dauricum*)、笃斯越橘(*Vaccinium uliginosum*); (3)地被层(< 0.3 m), 包括红花鹿蹄草(*Pyrola asarifolia* subsp. *incarnate*)、舞鹤草(*Maianthemum bifolium*)、越橘(*V. vitis-idaea*)及垂枝藓(*Rhytidium rugosum*)等(杜恩在, 2013)。

1.2 研究方法

1.2.1 试验方案

模拟氮沉降试验基于NEECF试验平台而建立, 试验始于2010年, 采用随机区组设计, 分别设对照(0)、低氮($20 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)、中氮($50 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)和高氮($100 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)共4个氮添加水平的处理, 每种处理设3个重复, 样方面积为 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 。相邻样方之间留有10 m宽的缓冲带, 每块样方中心 $15 \text{ m} \times 15 \text{ m}$ 的面积划分成9个 $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 的小区, 用于观测和采样。氮添加梯度的设置考虑到与以往同类实验的可比性设置了50和 $100 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的氮添加梯度, 同时考虑到敏感森林生态系统较低的氮沉降临界负荷(Bobbink *et al.*, 2010), 设置了 $20 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的氮添加梯度。氮添加处理平均分5次在每年5月至9月每月上旬进行, 将相应量 NH_4NO_3 溶于30 L水混合均匀, 用背式喷雾器均匀地喷洒到对应的样方林下, 对照组喷洒相同量的水。非生长季有雪覆盖期间不作任何处理。详细的实验方案见文献(杜恩在, 2013)。

1.2.2 落叶松胸径测量

2011年5月, 对所有样方($20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$)内胸径(1.3 m处)大于5 cm的落叶松植株进行编号、挂牌和定位, 并测量株高、胸径。每个样方所有落叶松均安装自制测树器(band dendrometer), 监测5–9月胸围的月生长量。测定期间气温应在 $-5 \text{ }^\circ\text{C}$ 以上, 因为

低于此温度树干会有显著收缩。当弹簧过紧时调整更换测树器, 重新记录新初始窗口大小。当有小树胸径达到5 cm时, 安装新测树器开始记录其生长。如果有大树倒下, 记录其编号、位置和类型(断根、风折)(杜恩在, 2013)。

树高定义为树冠最高点离地面的垂直距离, 区别于树的地上长度。分别于2011年和2012年树高生长结束时用超声波测高测距仪(Vertex IV, Haglof, Långsele, Sweden)测定树高, 读数精确到0.1 m。取两次树高读数的平均值为文中使用的树高值(杜恩在, 2013)。

1.2.3 数据处理

根据初始胸径和监测得到的胸围月生长量, 计算得到每月胸径值, 进一步得到胸径相对生长率。

胸径相对生长率(%)=(本年胸径值–上年胸径值)/上年胸径值 $\times 100\%$

结合胸径相对生长率随树高变化的特征(图2), 将所有样方落叶松按树高排列四等分, 以确保每个树高级中树木数量相同, 分为<12.5 m、12.5–16.5 m、16.5–19 m和>19 m四级(分别代表了图2中的上升区、平缓区、下降区1和下降区2), 分别计算各树高级的年胸径相对生长率。采用R统计软件进行协方差分析以去除树高对乔木胸径相对生长率的影响, 对于没有显著相关关系的树高级则直接使用单因素方差分析得到其在不同氮处理间的差异。采用R (3.12. R Development Core Team, 2014, <http://www.r-project.org/>)和Excel作图。降水 and 气温数据为2012–2014年数据, 来自中国气象科学数据共享服务网(<http://cdc.cma.gov.cn/>)。

2 结果

2.1 落叶松胸径相对生长率对氮添加的响应

年际间, 各施肥水平下2013年落叶松胸径相对生长率均显著大于2012和2014年(表1; 图3)。而各年内不同氮添加处理下落叶松胸径相对生长率间均存在显著差异($p < 0.001$, 表1), 且3年间的响应趋势相似, 除2012年对照与处理间无显著差异外, 均是高氮($100 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)处理和中氮($50 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)处理显著大于对照和低氮($20 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)处理(图3)。多重比较显示, 3年间低氮处理下落叶松胸径相对生长率相比对照均没有显著差异, 中氮和高氮处理下落叶松胸径相对生长率在2012年相比对照分别

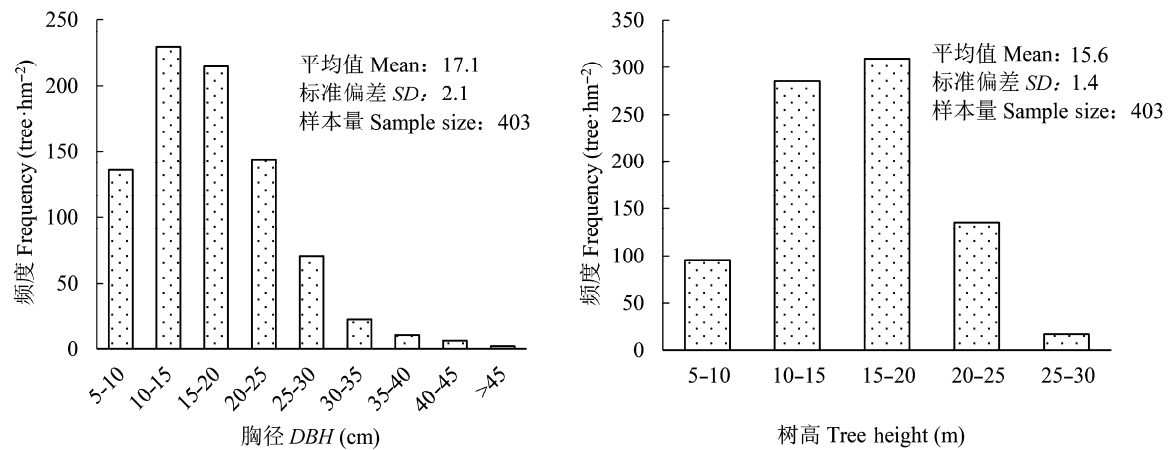


图1 落叶松原始林样地胸径和树高频率分布图(杜恩在, 2013)。
Fig. 1 Diameter at breast height (DBH) and tree height frequency distribution in *Larix gmelinii* primitive forest stand (Du, 2013).

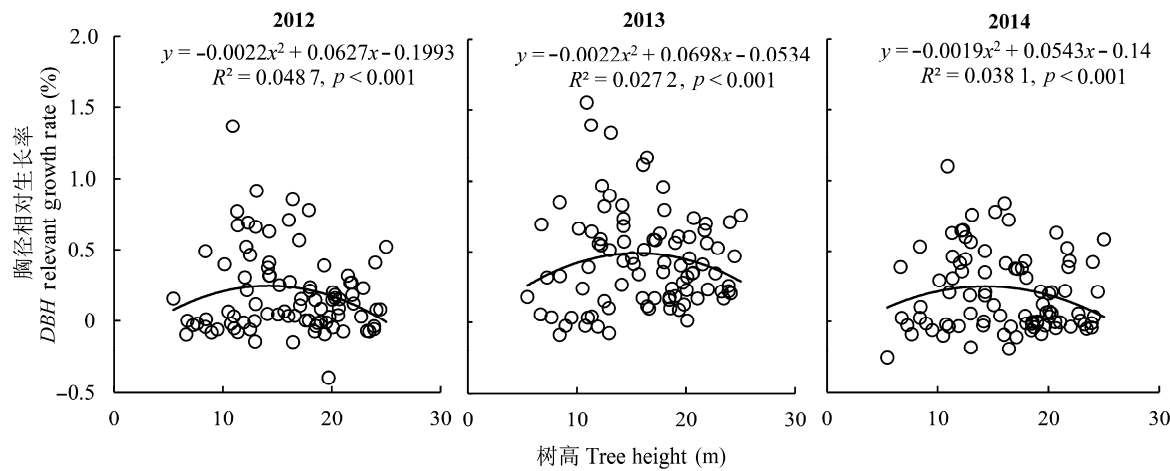


图2 不同年份落叶松胸径相对生长率随树高变化特征。
Fig. 2 The characteristics of *Larix gmelinii* diameter at breast height (DBH) relevant growth rate change along with the tree height in different years.

表1 落叶松胸径相对生长率与氮添加和年份的双因素方差分析
Table 1 Two-way ANOVA between *Larix gmelinii* diameter at breast height relative growth rate and N addition and year

方差来源 Sources of variation	df	均方 Mean square	F	p
氮添加 N addition	3	4.21	32.64	<0.001
年份 Year	2	11.26	87.31	<0.001
氮添加×年份 N addition × Year	6	0.19	1.44	0.20
误差 Residuals	1 107	0.13		

增加了38.0%和59.4%，但并不显著($p = 0.38$, $p = 0.05$)。而从2013年起，中氮和高氮处理开始显著促进落叶松胸径相对生长率(2013年: $p = 0.04$, $p < 0.001$; 2014年: $p = 0.02$, $p < 0.001$)。2013年，与对照相比，中氮和高氮处理分别使落叶松胸径相对生长率增加了39.5%和70.3%。这种促进作用在2014年更

为明显，中氮和高氮处理分别使落叶松胸径相对生长率比对照增加了79.7%和124.5% (图3)。

2.2 不同树高级原始林落叶松胸径相对生长率对氮添加的响应

分析表明，不同树高级落叶松胸径相对生长率对氮添加的响应存在差异。

在<12.5 m树高级下，落叶松胸径相对生长率均与树高呈显著正相关关系($p < 0.01$)，而不同氮处理间则均无显著差异(表2; 图4)。12.5–16.5 m树高级落叶松胸径相对生长率与树高在3年间均无显著相关关系(2012: $p = 0.55$; 2013: $p = 0.9$; 2014: $p = 0.99$)，且其对氮添加并无显著响应(表2; 图4)。

随着树高的增加，落叶松胸径相对生长率对氮添加开始产生响应。三年间16.5–19.0 m树高级落叶

表2 2012-2014年各树高级落叶松胸径相对生长率(%)(平均值±标准误差)

	氮添加水平 N addition level (kg N·hm ⁻² ·a ⁻¹)											
	0				20				50			
	2012	2013	2014	2012	2013	2014	2012	2013	2014	2012	2013	2014
树高级<12.5 m	0.22 ± 0.07	0.42 ± 0.09	0.25 ± 0.06	0.08 ± 0.04	0.33 ± 0.07	0.08 ± 0.06	0.15 ± 0.06	0.43 ± 0.12	0.26 ± 0.11	0.19 ± 0.09	0.55 ± 0.16	0.27 ± 0.13
Tree height class < 12.5 m												
树高级12.5-16.5 m	0.30 ± 0.07	0.56 ± 0.09	0.27 ± 0.08	0.16 ± 0.06	0.52 ± 0.07	0.24 ± 0.07	0.27 ± 0.06	0.62 ± 0.08	0.32 ± 0.07	0.32 ± 0.07	0.78 ± 0.10	0.49 ± 0.08
12.5-16.5 m of tree height class												
树高级16.5-19.0 m	0.15 ± 0.06	0.40 ± 0.07	0.11 ± 0.05	0.14 ± 0.03	0.40 ± 0.05	0.17 ± 0.05	0.29 ± 0.05	0.68 ± 0.08	0.42 ± 0.06*	0.40 ± 0.07*	0.90 ± 0.10**	0.62 ± 0.09***
16.5-19.0 m of tree height class												
树高级>19 m	0.10 ± 0.03	0.39 ± 0.04	0.14 ± 0.04	0.12 ± 0.04	0.37 ± 0.04	0.16 ± 0.04	0.31 ± 0.07	0.67 ± 0.10*	0.45 ± 0.10*	0.26 ± 0.06*	0.72 ± 0.09***	0.38 ± 0.07*
Tree height class > 19 m												

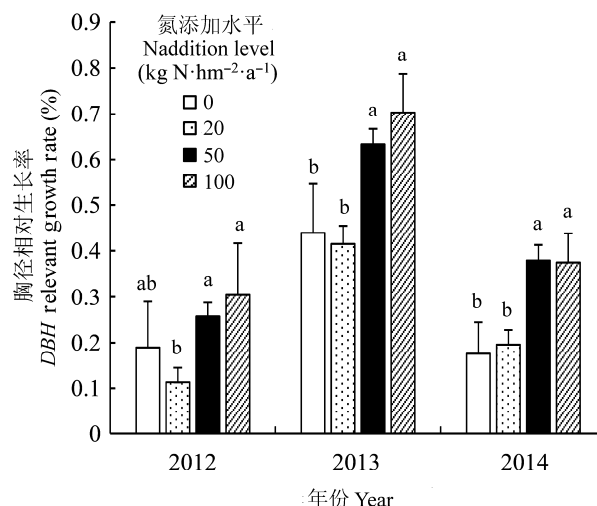
*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.图3 不同年份落叶松胸径相对生长率对不同氮添加水平的响应。字母a和b表示各年份中不同施氮水平落叶松胸径相对生长率的多重比较显著水平($p < 0.05$)。

Fig. 3 Responses of *Larix gmelinii* diameter at breast height (DBH) relative growth rate under different N treatments in different years. a and b represent the significant level of multiple comparisons of mean DBH relevant growth rate under different N treatments in each year ($p < 0.05$).

松胸径相对生长率与树高的关系均呈显著负相关关系(2012: $p = 0.03$; 2013: $p = 0.01$; 2014: $p = 0.02$), 而氮添加对其胸径相对生长率具有促进作用(图4), 其中3年高氮处理和2014年中氮处理的促进作用均显著, 胸径相对生长率增幅大于124.2% (表2)。>19 m 树高级胸径相对生长率与树高均无显著相关关系(2012: $p = 0.3$; 2013: $p = 0.92$; 2014: $p = 0.89$), 但对氮添加表现正向响应(图4), 3年中氮以及后两年高氮处理下胸径相对生长率均显著增加, 增幅大于79.5% (表2)。

3 讨论

3.1 落叶松胸径生长对氮添加的响应及年际间变化

总体而言, 氮素添加增加了落叶松原始林的胸径相对生长速率, 说明氮是研究区域内森林生态系统中的一个限制因素, 这与已有对加拿大北方森林短期氮添加研究的结果一致(Newton & Amponsah, 2006; Jung & Chang, 2012)。然而, 研究区域内落叶松乔木在不同氮添加水平下的响应却是不一样的。低水平氮添加(20 kg N·hm⁻²·a⁻¹)在短期内对树木相对生长影响不显著, 而在中氮(50 kg N·hm⁻²·a⁻¹)和

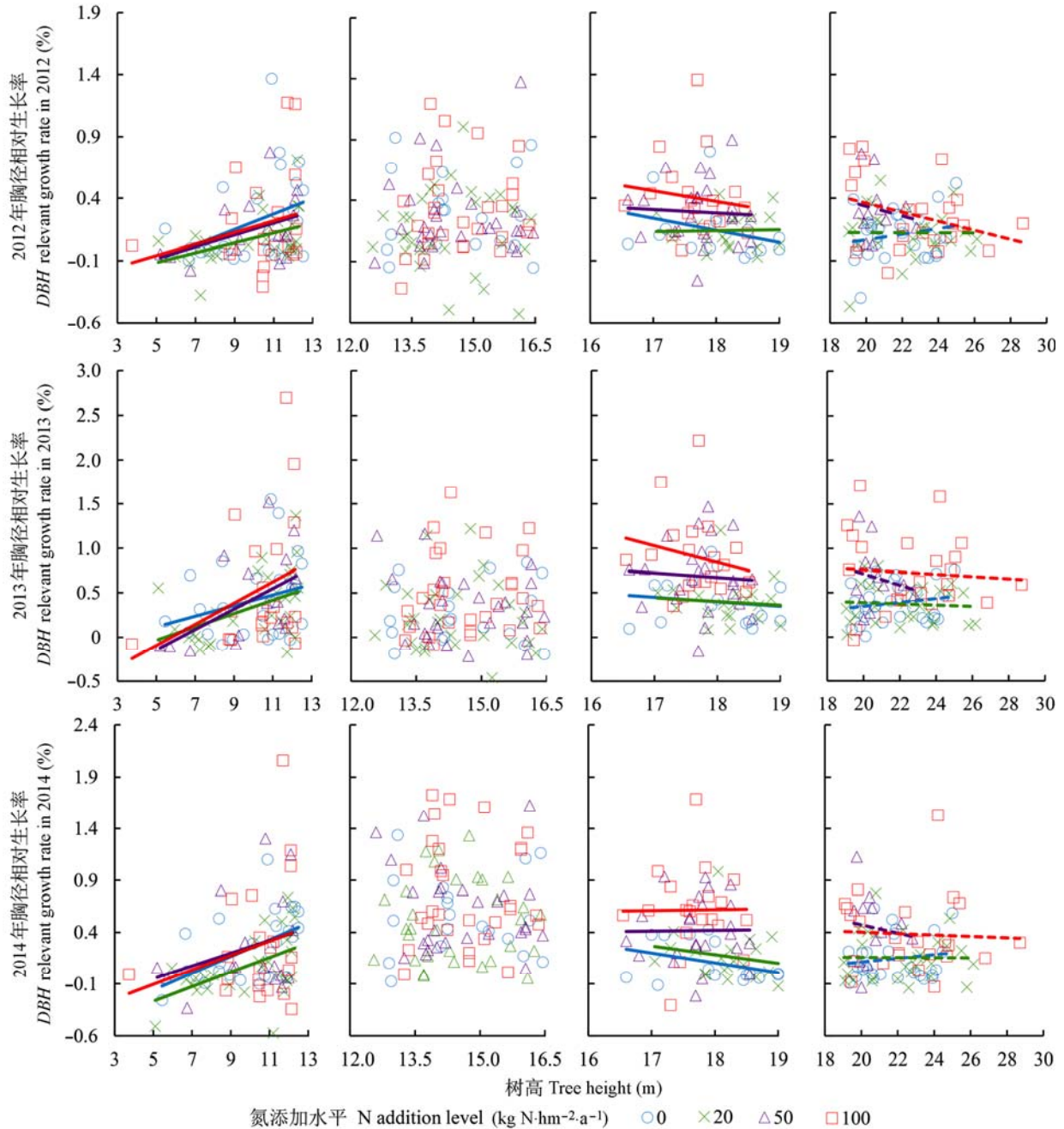


图4 落叶松胸径相对生长率与树高和氮添加的协方差分析。实线表示胸径相对生长率与树高存在显著相关关系($p < 0.05$); 虚线表示胸径相对生长率与树高不存在显著相关关系, 但单因素方差分析显示各氮添加处理间存在显著差异($p < 0.01$)。只有点而无线段则表示胸径相对生长率与树高不存在显著相关关系, 且单因素方差分析显示各氮添加处理间不存在显著差异。
Fig. 4 The analysis of covariance (ANCOVA) between *Larix gmelinii* diameter at breast height (DBH) relevant growth rate and tree height and N addition. The solid line represents there exists significant correlativity between DBH relevant growth rate and tree height ($p < 0.05$). The dash line represents there does not exist significant correlativity between DBH relevant growth rate and tree height, but the ANOVA shows significant difference between different nitrogen treatments ($p < 0.01$). The figure with only point represents there does not exist significant correlativity between DBH relevant growth rate and tree height, and the ANOVA shows no significant difference between different nitrogen treatments.

高氮(100 kg N·hm⁻²·a⁻¹)处理下, 落叶松胸径相对生长率对氮添加存在显著响应(图3), 这与Houle和Moore (2008)对加拿大北方森林为期3年的研究结

果一致。事实上, 北方森林乔木在高水平氮添加与自然情况下低水平氮沉降的响应机制确实存在差异。例如, 研究表明在自然情况下较低水平的氮沉

降对北方森林乔木的影响受到苔藓层的抑制,而在高氮添加水平下,活性氮将绕过苔藓层直接作用于乔木(Gundale *et al.*, 2011; Du *et al.*, 2014)。但是, Högberg等(2006)和Magnani等(2007)的长期研究结果则表明,低水平氮添加也会促进氮限制森林乔木的生长。因此,还需要继续对落叶松进行低水平、长时期的氮添加试验,以模拟真实氮沉降情况和预测乔木的响应(Högberg *et al.*, 2006)。

随着模拟氮沉降年限的增加,落叶松胸径相对生长率对于中氮和高氮处理的响应逐渐增强(图3),说明氮添加的影响存在累积效应,过去施用的氮依然会对现在的树木生长产生作用,符合Aber等(1998)提出的氮滞留假设。值得注意的是,除氮添加会影响到年际间落叶松胸径生长外,不同年份的气候条件也会对落叶松胸径生长造成强烈的影响(张先亮等, 2010; 刘欣和刘滨辉, 2014)。本研究中,2013年与其他两年相比,其整体落叶松胸径相对生长率显著增大。额尔古纳左旗气象站的数据显示,2012–2014三年间温度变化并不显著,但降水表现了极大的差异,特别是在生长季5–9月期间,2013年降水比其他两年高出了50%以上(2013: 584.8 mm; 2012: 252.6 mm; 2014: 371.2 mm)。因此,2013年极高的降水量是落叶松胸径生长异常的一个重要影响因素。就2012年和2013年数据进行初步分析(2014年降水数据未更新完)显示,降水与氮添加对树木相对生长率的影响存在显著交互作用($p < 0.01$),说明降水可能会增加树木相对生长率对氮添加的响应程度。目前关于降水与氮添加对落叶松生长影响的研究较少,但关于落叶松在干旱胁迫和氮添加下的研究显示,干旱与氮添加间并不存在明显的交互作用(李娜, 2014)。这一部分结果还有待进一步研究。

3.2 不同树高级树木胸径生长及其对氮添加的响应

树高不仅可以表征树木对地上空间和光照的竞争能力,还与树龄间存在较好的正相关关系(O'Brien *et al.*, 1995),是树木生长的重要影响因素之一。落叶松原始林中树龄组成丰富,树高差异很大,研究区域中的落叶松高差甚至可达到20 m以上,可以推测不同树高级间对光的竞争十分激烈,甚至成为落叶松幼龄生长的限制因素。此外,研究表明,当林龄超过100年时,为了更好地竞争地下养分,无论冠层是否郁闭,林分根系分布均可达到郁闭,而且其根系面积与侧根长度随着落叶松树龄、

树高和胸径的增加有增加的趋势(Kajimoto *et al.*, 1999, 2003),此时树高还会影响到落叶松胸径相对生长率对氮添加的响应程度。因此,不同树高级落叶松在光照、养分竞争以及老龄化三者不同分配比例作用下,对氮添加表现出了差异响应。

具体来说,较低树高级(<12.5 m)树木胸径相对生长率均与树高呈显著正相关关系,而不同氮处理间均无显著差异(图4),这可能是由于该树高级落叶松对光与养分的竞争均处于劣势地位,这部分落叶松多为林中幼树或被压木,自然状态下其生长非常有限,光照是其生长的限制性因素。随着树高增加,至12.5–16.5 m树高级,光照将不再是落叶松胸径生长的限制因素,落叶松在养分竞争中的劣势虽有所减缓,但还不足以表现出显著响应。直至16.5–19.0 m树高级,其对光照及地下养分的竞争均处于优势地位(Kajimoto *et al.*, 2003),对氮添加表现出显著响应,但同时随树高增大树龄也逐渐增大,大量光合作用产物被分配于维持性呼吸代谢(Murty *et al.*, 1996),落叶松胸径相对生长率反而随树高增加而下降。这个等级的落叶松为样地中的优势个体,其对氮添加的响应可以影响其他树高等级落叶松的生长及其对氮添加的响应,最终影响到样地落叶松种群的发展趋势。当树高继续增加,到达>19 m树高级,此时落叶松已多为老龄个体,由于老龄个体过高的维持性呼吸使其自身净初级生产力降至较低水平(Murty *et al.*, 1996),导致随树高增加胸径相对生长率降低减缓,甚至不再显著降低。但由于长期处于氮限制状态,其生长对氮添加的响应仍然十分敏感,表现出显著的促进作用。

3.3 展望

由于落叶松原始林地上和地下部分竞争不同,影响其对模拟氮沉降的响应,进而影响种群内不同竞争力个体的生长趋势。初步预测,氮添加对氮限制的缓解会促进原始林乔木种群内部个体生长产生分化,竞争力强的老龄个体更占优势,而处于弱势的幼龄个体其竞争力将被进一步削弱,且死亡率上升。这将对落叶松原始林造成巨大的威胁,极有可能使其碳源汇特征发生改变,由碳汇转变为碳源。但也有研究表明,经过40年的氮添加试验,样地乔木胸径生长依然在增加(Rappe-George *et al.*, 2013),具有稳定的碳汇功能,并未出现本文及Aber等(1998)预测的负面效应。因此,还需要进一步长期性

的试验研究, 以更好地预测落叶松原始林在氮沉降下的响应和明确其碳源汇特征。

基金项目 国家重大科学研究计划(2010CB950-600)、国家自然科学基金(31330012)和中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050300和XDA0505-0700)。

参考文献

- Aber J, McDowell W, Nadelhoffer K, Magill A, Berntson G, Kamakea M, McNulty S, Currie W, Rustad L, Fernandez I (1998). Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems—hypotheses revisited. *BioScience*, 48, 921–934.
- Bobbink R, Hicks K, Galloway J, Spranger T, Alkemade R, Ashmore M, Bustamante M, Cinderby S, Davidson E, Dentener F, Emmett B, Erismann JW, Fenn M, Gilliam F, Nordin A, Pardo L, de Vries W (2010). Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: A synthesis. *Ecological Applications*, 20, 30–59.
- Chen YL, Han SJ, Su BL (2001). Effects of different N sources on growth, nutrient uptake and ionic balance of *Larix gmelinii* seedlings. *Journal of Forestry Research*, 12, 153–156.
- Ciais P, Schelhaas MJ, Zaehle S, Piao SL, Cescatti A, Liski J, Luyssaert S, Le-Maire G, Schulze ED, Bouriaud O, Freibauer A, Valentini R, Nabuurs GJ (2008). Carbon accumulation in European forests. *Nature Geoscience*, 1, 425–429.
- de Vries W, Du EZ, Butterbach-Bahl K (2014). Short and long-term impacts of nitrogen deposition on carbon sequestration by forest ecosystems. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 9–10, 90–104.
- de Vries W, Reinds GJ, Vel E (2003). Intensive monitoring of forest ecosystems in Europe: 2: Atmospheric deposition and its impacts on soil solution chemistry. *Forest Ecology and Management*, 174, 97–115.
- de Vries W, Solberg S, Dobbertin M, Sterba H, Laubhahn D, Reinds GJ, Nabuurs G-J, Gundersen P, Sutton MA (2008). Ecologically implausible carbon response? *Nature*, 451, E1–E3.
- Du EZ, Zhou Z, Li P, Hu XY, Ma YC, Wang W, Zheng CY, Zhu JX, He JS, Fang JY (2013). NEECF: A project of nutrient enrichment experiments in China's forests. *Journal of Plant Ecology*, 6, 428–435.
- Du EZ (2013). *Impacts of Nitrogen Enrichment on Carbon Cycling in an Old-growth Larch (Larix gmelinii Rupr.) Forest*. PhD dissertation, Peking University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [杜恩在 (2013). 氮添加对兴安落叶松原始林碳收支主要过程的影响. 博士学位论文, 北京大学, 北京.]
- Du EZ, Fang JY (2014). Weak growth response to nitrogen deposition in an old-growth boreal forest. *Ecosphere*, 5, 9.
- Du EZ, Liu XY, Fang JY (2014). Effects of nitrogen additions on biomass, stoichiometry and nutrient pools of moss *Rhytidium rugosum* in a boreal forest in Northeast China. *Environmental Pollution*, 188, 166–171.
- Galloway JN, Townsend AR, Erismann JW, Bekunda M, Cai ZC, Freney JR, Martinelli LA, Seitzinger SP, Sutton MA (2008). Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320, 889–892.
- Gundale MJ, Deluca TH, Nordin A (2011). Bryophytes attenuate anthropogenic nitrogen inputs in boreal forests. *Global Change Biology*, 17, 2743–2753.
- Gundersen P, Emmett BA, Kjonaas OJ, Koopmans CJ, Tietema A (1998). Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forests: A synthesis of NITREX data. *Forest Ecology and Management*, 101, 37–55.
- Högberg P, Fan HB, Quist M, Binkley D, Tamm CO (2006). Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest. *Global Change Biology*, 12, 489–499.
- Houle D, Moore JD (2008). Soil solution, foliar concentrations and tree growth response to 3-year of ammonium-nitrate addition in two boreal forests of Québec, Canada. *Forest Ecology and Management*, 255, 2049–2060.
- Hyvönen R, Persson T, Andersson S, Olsson B, Ågren G, Linder S (2008). Impact of long-term nitrogen addition on carbon stocks in trees and soils in northern Europe. *Biogeochemistry*, 89, 121–137.
- Janssens IA, Luyssaert S (2009). Carbon cycle: Nitrogen's carbon bonus. *Nature Geoscience*, 2, 318–319.
- Jung K, Chang SX (2012). Four years of simulated N and S depositions did not cause N saturation in a mixedwood boreal forest ecosystem in the oil sands region in northern Alberta, Canada. *Forest Ecology and Management*, 280, 62–70.
- Kajimoto T, Matsuura Y, Osawa A, Prokushkin AS, Sofronov MA, Abaimov AP (2003). Root system development of *Larix gmelinii* trees affected by micro-scale conditions of permafrost soils in central Siberia. *Plant and Soil*, 255, 281–292.
- Kajimoto T, Matsuura Y, Sofronov MA, Volokitina AV, Mori S, Osawa A, Abaimov AP (1999). Above- and below-ground biomass and net primary productivity of a *Larix gmelinii* stand near Tura, central Siberia. *Tree Physiology*, 19, 815–822.
- Lamarque JF, Kiehl JT, Brasseur GP, Butler T, Cameron-Smith P, Collins WD, Collins WJ, Granier C, Hauglustaine D, Hess PG, Holland EA, Horowitz L, Lawrence MG, McKenna D, Merilees P, Prather MJ, Rasch PJ, Rotman D, Shindell D, Thornton P (2005). Assessing future nitrogen deposition and carbon cycle feedback using a multimodel approach: Analysis of nitrogen deposition. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 110, D19303.
- Li N (2014). *Physiological and Ecological Response of Larix*

- gmelinii* Seedlings Under Soil Drought Stress and Different Nitrogen Levels. Master degree dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. (in Chinese with English abstract) [李娜 (2014). 落叶松幼苗对干旱胁迫及氮添加的生理生态响应. 硕士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]
- Litton CM, Raich JW, Ryan MG (2007). Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology*, 13, 2089–2109.
- Liu X, Liu BH (2014). Response of *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen radial growth to climate for different slope direction in Daxing'an Mountain. *Journal of Northeast Forestry University*, 42(12), 13–17, 21. (in Chinese with English abstract) [刘欣, 刘滨辉 (2014). 大兴安岭不同坡向兴安落叶松径向生长对气候变化的响应. 东北林业大学学报, 42(12), 13–17, 21.]
- Magill AH, Aber JD, Berntson GM, McDowell WH, Nadelhoffer KJ, Melillo JM, Steudler P (2000). Long-term nitrogen additions and nitrogen saturation in two temperate forests. *Ecosystems*, 3, 238–253.
- Magnani F, Mencuccini M, Borghetti M, Berbigier P, Berninger F, Delzon S, Grelle A, Hari P, Jarvis PG, Kolari P, Kowalski AS, Lankreijer H, Law BE, Lindroth A, Loustau D, Manca G, Moncrieff JB, Rayment M, Tedeschi V, Valentini R, Grace J (2007). The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature*, 447, 849–851.
- Murty D, McMurtrie RE, Ryan MG (1996). Declining forest productivity in aging forest stands: A modeling analysis of alternative hypotheses. *Tree Physiology*, 16, 187–200.
- Newton PF, Amponsah IG (2006). Systematic review of short-term growth responses of semi-mature black spruce and jack pine stands to nitrogen-based fertilization treatments. *Forest Ecology and Management*, 237, 1–14.
- Ni J (2002). Effects of climate change on carbon storage in boreal forests of China: A local perspective. *Climatic Change*, 55, 61–75.
- O'Brien ST, Hubbell SP, Spiro P, Condit R, Foster RB (1995). Diameter, height, crown, and age relationship in eight neotropical tree species. *Ecology*, 76, 1926–1939.
- Pan YD, Birdsey RA, Fang JY, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, McGuire AD, Piao SL, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333, 988–993.
- Rappe-George MO, Gärdenäs AI, Kleja DB (2013). The impact of four decades of annual nitrogen addition on dissolved organic matter in a boreal forest soil. *Biogeosciences*, 10, 1365–1377.
- Sheng WP, Yu GR, Jiang CM, Yan JH, Liu YF, Wang SL, Wang B, Zhang JH, Wang CK, Zhou M, Jia BR (2013). Monitoring nitrogen deposition in typical forest ecosystems along a large transect in China. *Environmental Monitoring and Assessment*, 185, 833–844.
- Sutton MA, Simpson D, Levy PE, Smith RI, Reis S, van Oijen M, de Vries WIM (2008). Uncertainties in the relationship between atmospheric nitrogen deposition and forest carbon sequestration. *Global Change Biology*, 14, 2057–2063.
- Vitousek PM, Howarth RW (1991). Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, 13, 87–115.
- Xu HC (1998). *Daxing'an Mountains Forests in China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [徐化成 (1998). 中国大兴安岭森林. 科学出版社, 北京.]
- Zhang XL, Cui MX, Ma YJ, Wu T, Chen ZJ, Ding WH (2010). *Larix gmelinii* tree-ring width chronology and its responses to climate change in Kuduer, Great Xing'an Mountains. *Journal of Applied Ecology*, 21, 2501–2507. (in Chinese with English abstract) [张先亮, 崔明星, 马艳军, 吴涛, 陈振举, 丁玮航 (2010). 大兴安岭库都尔地区兴安落叶松年轮宽度年表及其与气候变化的关系. 应用生态学报, 21, 2501–2507.]
- Zhao Q, Liu XY, Hu YL, Zeng DH (2010). Effects of nitrogen addition on nutrient allocation and nutrient resorption efficiency in *Larix gmelinii*. *Scientia Silvae Sinicae*, 46(5), 14–19. (in Chinese with English abstract) [赵琼, 刘兴宇, 胡亚林, 曾德慧 (2010). 氮添加对兴安落叶松养分分配和再吸收效率的影响. 林业科学, 46(5), 14–19.]
- Zhou LX, Liu GP, Wang JB (2004). The effect of fertilization on the growth of *Larix gmelinii*. *Journal of Northeast Forestry University*, 32(2), 16–18. (in Chinese with English abstract) [周利勋, 刘广平, 王金波 (2004). 落叶松人工林的施肥效应. 东北林业大学学报, 32(2), 16–18.]

责任编辑: 程晓莉 责任编辑: 王 葳