

氮沉降对森林生态系统细根寿命影响研究评述

梁璐, 邢亚娟*

黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨
Email: *xingyajuan@163.com

收稿日期: 2020年12月30日; 录用日期: 2021年2月12日; 发布日期: 2021年2月20日

摘要

细根寿命是决定植物中的碳通过细根周转进入土壤的关键参数, 也是调节植物通过根系相关生理过程获取土壤水分和养分能力的一个生物学特征。但是在全球气候背景影响下对细根寿命变化机制的研究仍然有限。本文详细介绍了氮沉降背景下植物细根形态特征(包括细根直径、比根长、组织密度、分支结构等)和细根解剖特征(包括皮层厚度、中柱直径)对细根寿命的影响及潜在机制。通过分析结果表明, 在不同的研究中氮添加对细根寿命的影响结论不一致, 而细根形态结构和解剖结构是预测细根寿命的重要因素。这些结果对于理解和预测森林生态系统中碳和养分循环的动态过程具有重要的参考价值。

关键词

氮沉降, 细根寿命, 细根形态特征, 研究进展

The Effects of Nitrogen Deposition on Fine Root Longevity in Forest Ecosystem: A Review

Lu Liang, Yajuan Xing*

College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang
Email: *xingyajuan@163.com

Received: Dec. 30th, 2020; accepted: Feb. 12th, 2021; published: Feb. 20th, 2021

Abstract

The key parameter that carbon in plant enters into soil through fine root turnover is determined

*通讯作者。

by fine root longevity, which is also a biological characteristic that regulates the ability of plants to obtain soil water and nutrients through root related physiological processes. However, the research on the mechanism of fine root longevity under the influence of global climate is still limited. In this paper, the effects of fine root morphological characteristics (including fine root diameter, specific root length, tissue density, branching structure, etc.) and fine root anatomical characteristics (including cortical thickness, mid-column diameter) on fine root longevity under N deposition and their potential mechanisms were introduced in detail. The analysis results showed that the effect of N addition on the fine root longevity was inconsistent in different studies, and the morphological and anatomical structures of fine roots are important factors for predicting fine root longevity. These results are valuable for understanding and predicting the dynamic processes of carbon and nutrient cycling in forest ecosystems.

Keywords

Nitrogen Deposition, Fine Root Longevity, Fine Root Morphological Characteristics, Research Progress

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

氮(N)是动植物组织中重要的元素,也是植物生长必不可少的元素。随着人类对能源及粮食需求的增加,大量化石燃料燃烧等人类活动所产生的活性氮(Nr)远超出陆地生态系统所需求的 N [1],而这些 Nr 进入大气层之后再沉降到各生态系统当中,就导致了全球性的 N 沉降问题[2]。它通过干、湿两种沉降方式将局部氮循环扩展到全球尺度,从而影响森林生态系统[3]。当前,亚洲、欧洲和北美部分地区的 N 沉积速率比工业化前增加了大约 5 到 50 倍[4],预计到 2050 年 N 沉降速率将再次翻倍[4] [5]。上个世纪, N 沉降的主要区域集中在西欧和北美[6] [7]。随着经济的快速发展,过去 30 年我国成为 Nr 生产和排放量较大的国家[8],中国年 N 沉降量从 1980 年的 13.2 kg Nha^{-2} 增加到 2010 年的 21.1 kg Nha^{-2} ,约增加了 8 kg Nha^{-2} 。最新数据显示,我国 N 沉降量在 2000 年时达到峰值,在 2016 年到 2018 年间下降了 45% [9]。即便如此,当下全球仍然面临着减少 Nr 排放、N 沉降对人类健康和环境的负面影响等方面的挑战[10]。在工、农业化集约的东北部地区,总 N 沉降速率和 N 沉降的年平均增长速率都比较高,分别约为 22.6 kg Nha^{-1} 和 $0.42 \text{ kg Nha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ 。Nr 的大量积累对环境和对人类影响是可以串联发生,称为氮级联反应[11]。一个 N 原子可以依次增加大气 O_3 (对人类健康的影响[12] [13])、增加颗粒物(对能见度的影响)、改变森林生产力、使地表水酸化(生物多样性丧失[14] [15])、增加生态系统生产力、导致水体富营养化以及温室效应(通过 N_2O 的产生) [16]。其中, N 沉降导致森林生态系统中土壤 pH 值的降低[17] [18],将直接影响植物与土壤的交互界面——根系。

根系是植物体重要的器官,对植物生长和适应环境非常重要。通常将细根定义为直径小于 1 或 2 mm 的根[19],按照功能进行分类,并根据根序将小于 2 mm 的根进一步划分为吸收根和运输根[20]。细根周转即细根的生长、衰老、死亡,这一生理过程是调节森林生态系统中土壤碳分配的重要部分[21],这一动态会消耗大量的 C 并释放出养分,这些养分可以促进植物生长,维持这一动态将要消耗净初级生产力的 10%~75% [22]。虽然细根生物量仅占根系总生物量的 3%~30%,但因其细根拥有强大的吸收表面积,且生理活性极强,能促进植物对水分和养分的吸收[23],是植物体中对土壤环境变化最敏感的部分[24]。细

根周转取决于细根寿命, 寿命越短, 周转越快, 消耗的 C 也就越多。细根的生长和死亡影响物种间的竞争, 解剖结构能直接体现细根的生长发育水平, 而细根的形态(如直径、根长)则决定植物争夺水分和养分的能力[25]。研究发现地下部分的竞争可能比地上部分更为激烈[26], 就像多年生植物的地上结构可以使植物在光捕获方面具有优势一样, 寿命长的根系在有限的土壤资源中捕获养分和水分也有一定的优势[27]。细根寿命在不同环境条件下, 差异较大, 短则几天, 多则数月, 不同的树种、土层深度或者施氮水平等都是影响细根寿命长短的因素[28]。那么细根寿命的限制性因素到底有哪些? 一直以来也是国内外生态学家重点研究内容。McCormack 在 2014 年对细根寿命限制性因素综述时指出, 除了受根系内部形态结构影响外, 水分、温度、土壤 N、P 有效性也是影响细根寿命的重要因素。但由于难以量化, 人们对于控制细根寿命长短的关键因素和机制仍然理解有限。目前对于根系生理生态功能方面的研究还停留在起步阶段, 大部分集中在细根周转[29]、土壤环境资源与细根生长发育[30]、物种间细根的竞争[31]等。到目前为止对树木细根寿命的实验性文章少之又少, 将 N 沉降与细根寿命联系起来的文章更是屈指可数。

细根的生长受到土壤养分的调控, 日益增长的 N 沉降量使土壤 N 素增加, 必定会引起森林生态系统的细根形态和结构的变化[32], 而解剖结构的变化是形态变化的本质。形态结构的改变会导致细根从土壤中吸收养分和水分的效率发生改变[33], 进而引起细根寿命的变化。在森林生态系统中, N 素是细根生产、周转和寿命的限制性因素[23] [34] [35]。为此生态学家进行了大量的研究, 结果表明, 植物可以通过调节自身根系的生理特性、形态结构来改变其养分获取的能力, 反过来说, 土壤养分的改变也会引起根系生长动态的变化[36]。在土壤养分丰富的环境下, 养分消耗的时间较长, 细根存活时间也就会变长[37]。在养分贫瘠的土壤中, 土壤 N 素增加, 细根会迅速生长产生不同的分支结构来适应土壤养分增加而引起的环境变化。细根快速生长会改变细根形态, 例如直径变粗, 比根长下降等[38] [39], 进而引起细根寿命的变化。N 添加下不同根序细根的解剖结构与细根功能异质性存在紧密的联系, 不同的根序所承担的生理功能不同, 所以其寿命长短也不同。要了解 N 添加对细根的生长发育的影响, 就要知道 N 素如何影响单个细根的衰老过程以及从单根形成细根系统的过程。就既有研究结果来看, N 添加对于细根寿命的影响既有正相关, 也有负相关或者对于细根寿命没有影响。这可能是因为 N 添加后改变了土壤环境, 影响了细根特性, 并且存在多种影响机制。此外, N 添加对于细根寿命的影响还可能取决于土壤环境对于 N 沉降响应的强度[40]。细根关于 N 添加对细根寿命的影响及其机制方面的研究仍然存在争议。

虽然 N 沉降对森林生态系统细根动态有很大的影响, 但由于地下部分较难测量, 人们对其研究了解也比较少。随着微根管技术的广泛应用, 使得我们可以直接监测单个根的发育情况[41], 有助于我们理解影响细根寿命的因素。本文分析了细根形态结构和解剖结构对细根寿命的影响, 以及 N 沉降对细根寿命的影响机制, 并对未来的研究方向进行了展望。

2. 氮沉降下细根形态特征对寿命的影响

森林生态系统细根周转对于全球碳收支平衡、生态系统养分循环和单株植物的生长都具有重要的意义, 而预测全球大气变化对细根周转的影响受到了多方面因素的限制。但是有研究发现, 根与叶子一样, 有一系列与其寿命相关的性状[42]。因此, 可以通过考虑土壤资源可利用性变化下细根形态对于细根寿命的影响来估计细根周转对全球大气 N 沉降的响应。土壤养分资源的分布对于细根形态有重要的影响, 细根形态特征可以帮助植物吸收土壤中养分和水分, 这不仅受到自身遗传特征的影响还受到环境因子的控制。细根形态特征的变化也起到了指示细根寿命长短的作用。在 N 富集的地区, 细根寿命可能会发生变化, 这取决于与更大吸收量相关的相对效益与根系构建、离子吸收和维持相关的相对收益[43]。细根的直径、长度、根长、组织密度、分支结构等都是细根形态的重要指标[44], 对细根的生理功能有极大的影响, 对环境梯度与物种间的交互作用有着高度的可塑性[45] [46]。植物可以通过改变自身根系的形态来获取最

优的养分,使其在竞争中具有更大的优势[47]。在整个根系发育的背景下,确定这些细根寿命影响因素的相对强度,对于将根系特性纳入陆地生态系统模型并评估其对未来植被变化有至关重要的影响[48]。

2.1. 氮添加下细根直径对寿命的影响

森林生态系统中 C、N 浓度和细根直径有很强的相关性,并且这种相关性受施 N 量的影响显著[49],细根组织中的 N 浓度随着直径的增大而降低[50] [51]。研究发现,细根中化学组分的改变必然会引起细根寿命的缩短或延长[52]。一般来讲,细根寿命随着根直径的增加而增加,直径越大, N 浓度越低,木质化程度越高,细根的使用寿命越长[28] [53] [54]。较大直径的细根中含有大量的化合物可以抵御食草动物的侵蚀,并且对土壤病原体的抵抗力也更强,因此比直径小的细根寿命更长[42] [55]。Prgeitzer [19]等对糖槭的呼吸作用研究发现,细根的呼吸速率是粗根的 3~4 倍,这就说明细根直径越细,生理活性就越强,代谢越快,周转就越快,那么,用于维持细根存活的 C 大于构建细根所用的 C,从而导致细根的死亡率提高,细根寿命缩短。由于植物种间差异,施氮水平不同等生物或非生物因素的影响,导致 N 添加对细根直径的影响产生不同的结果。Kulmann 等人 2020 年对桉树进行 N 添加实验时发现,施氮使细根直接变粗。N 添加使土壤中 Al^{3+} 的浓度增加,导致细胞分裂和伸长减少,就会使得细根直径变大,细根寿命变长。也可能是因为土壤 N 素的提高使得细根中生长素和细胞分裂素增加,致使 C 在根系中滞留的时间增加,进而使根系木质化程度变高[56],细根寿命延长。除此之外, N 添加会改变细根的生长策略,通过细根直径变粗和延长细根的寿命,来加速水分和养分的运输,因为直径越小,木质部的面积也就越小,导管面积越小,不利于水分和养分的运输[32]。有学者在对热带和亚热带森林进行氮沉降实验时发现,在中 N 和高 N 的处理下显著降低了细根直径,可能是 N 达到饱和后,细根中的可溶性糖含量和可溶性蛋白含量均呈下降趋势,细根活力下降[57],死亡率上升,寿命缩短。由此可见,细根中的化学组分与细根寿命密切相关,因为细根中的淀粉、可溶性糖等非结构性碳水化合物参与能量流动和物质循环,尤其粗根中的淀粉和可溶性糖含量较高。而过量氮添加后,形成了养分胁迫[18],致使细根衰老,不能正常代谢与生长。再者土壤 N 含量的增加,势必会对细根生长产生影响,也会改变非结构性碳水化合物的含量[58],那么在碳水化合物分配过程中,较大直径的根相对于较小直径的根先接收到 C,且收到的 C 较多可满足自身生理活动需求,所以死亡率较低,而较小直径的根,接收到的 C 较晚也比较少,有的甚至没有,就无法满足自身代谢,故死亡率高,寿命较短[59]。

2.2. 氮添加下细根长度对寿命的影响

N 沉降的加剧,使得土壤中 N 素的含量增多,这很可能会导致原本养分贫瘠的土壤变成氮饱和,影响细根长度[60],进而影响细根寿命。细根的主要功能是由表面积决定的,细根的表面积越大,就越有利于养分的获取,而这一指标最好用根系长度来衡量[49]。细根长度反映了植物在养分获取方面的投资,并且随着水分和养分的变化作出形态上和生理上的反应。从理论上讲,细根寿命与细根吸收资源的效率相关[61]。Eissenstat 和 Yanai [21]资源最优理论认为,细根是通过增加与土壤接触面积来提高水分和养分的吸收效率从而使根长增加。当土壤中 N 素缺乏的时候,植物就会向细根分配更多的 C 用来探寻更多的 N,促使细根长度增加,表面积随之增加。当养分充足的时候,植物就会对细根减少 C 投入,减少细根表面积从而缩短细根长度[62]。Taylor 等人 2014 年在对火炬松人工林进行 N 添加实验发现, N 添加显著增加了总根长度($p = 0.09$),而根系总长度有绝大部分都是由细根长度增加所引起的。土壤在低 N 水平下,可以刺激植物将大部分光合作用获得的 C 分配到细根,就会加速细根归还 C 的速率[63],这种生理反应促使细根长度增加来获得更大的面积,延长细根寿命,来满足细根可以持久的吸收水分和养分从而满足植物对部分 N 素的需求。此外,在养分较为贫瘠的土壤中, N 添加可以增加细根的生长速率,产生更复杂

的分支结构来适应环境变化[64]。相反, Nina Wukzburger 等人在 2015 年对巴拿马热带森林, 经过 14 年的施肥发现, N 添加显著的降低了细根长度。N 添加会降低土壤的 pH 值, 并增加可交换的 Al^{3+} 的浓度[65]。土壤溶液中游离的 Al^{3+} 可以与羧基和细胞壁上的果胶物质结合, 从而增加根细胞壁的硬度, 降低根细胞壁的延伸性抑制细根生长[66], 导致细根寿命下降。由此可见, 植物可以通过调节细根形态来适应外界环境变化。由于不同的 N 添加水平, 树种自身差异等导致了不同的结论, 所以要进一步扩大研究范围, 继续加强 N 沉降下细根长度变化对细根寿命的研究。

2.3. 氮添加下细根比根长对细根寿命的影响

比根长(SRL)是根长与根质量之比, 它被用做根效益与根成本的简单指数[67], 它不仅能表征细根生理功能的强弱[68], 还可以体现植物根系在一定的 C 投入下资源吸收效率。一般来讲, SRL 越低, 根系的吸收能力越弱, N 浓度和呼吸速率就会降低, 寿命也就越长[69]。但也有相反的结果, SRL 与根系寿命呈负相关[42] [70]。既往研究显示, SRL 对于 N 沉降的响应存在不同的结果。陈冠陶 2017 对竹子进行 N 添加实验时发现, N 添加降低了 SRL, 是由于 N 添加延缓了细根的新陈代谢, 吸收能力下降, 延长了细根的寿命。相反在对中国西部油松进行 N 添加实验时发现, 在低 N 条件下降低了细根的 SRL [71], 而高 N 的条件下, SRL 会有较小的增量。这些反应表明, 在高 N 的情况下, 分配给细根生长的 C 可能会减少, 也就是说, 通过减少对高 SRL 低阶根的相对投资, C 分配就会减少, 引起一系列与细根成本相关的性状变化, 尤其是 SRL 较高的细根寿命较短[72]。贾林巧在 2019 年对罗浮栲进行短期的 N 添加实验时发现, N 添加后罗浮栲增加细根的 SRL 来获取养分, 细根的木质素浓度较低, 所以建造所消耗的 C 成本就低, 寿命就会缩短。在细根形态的参数中, 直径、根长和比根长有着密不可分的联系, 相对于较细的根和根长较长的根, 其 SRL 较大[73]。因此施肥导致 SRL 的增加, 寿命降低, 可能和直径减小有关系。还有研究指出, N 添加对 SRL 没有影响。Noguchi 等人 2013 年对日本柳杉进行 3 年 N 添加实验研究发现, 施 N 只增加了表层土的 SRL 而深层则没有影响。可能是由于地下土壤中无机 N 的浓度比表层土壤中的浓度要高得多, 地下土壤中的无机 N 大部分是以 NO_3^- 的形式存在, 移动性强, 在这种情况下, 根可能不需要增殖来获取 N 素[74], 也就使得细根寿命没有明显的变化。此外 SRL 本质上是由细根的直径和细根的组织密度共同决定的[75], 这与 Tobner 等人的研究是一致的。由此可见, 不仅是 N 添加, 土壤的物理性质如孔隙度和容重也可能会影响到 SRL。

2.4. 氮添加下细根组织密度对细根寿命的影响

细根组织密度是反应细根功能性状的一个特征, 与细根的生理活动密切相关, 也是预测植物生长策略的重要因子[76], 因为它制约着植物对环境养分资源的吸收和利用。细根组织密度表示单位体积上的生物量, 用来指示每个单独根上的生物量累积情况[60]。组织密度较低的细根可以实现较快的和相对较快的生长速率和养分获取速率, 但会降低细根寿命, 而它的值越大, 就表示细根组织的伸展能力越强[77] [78], 寿命越长。在对米楮进行 N 添加实验时发现, 米楮通过提高细根组织密度来延长细根寿命, 以延长获取养分和水分的时间[79], 从而导致细根的 SRL 和比表面积降低。一般来说, SRL 的改变是由直径和组织密度共同决定的[80], 与细根组织密度成负相关, 这可能是由于根细胞壁厚度变化, 根细胞大小的改变或根组织类型的解剖学排列发生了变化[81] [82]。组织密度不是恒定的, 其变化可能在生态学中有着重要作用。早在 1996 年 Ryser 等人就研究认为, 作为根系寿命的预测因子, 细根组织密度要比 SRL 和直径重要的多。Ostonen 等人在 2017 年对云杉进行 N 添加实验时发现, 云杉运输根的组织密度增加了 1.5 倍, 细根寿命增加了 3 倍。施 N 后降低了细根的 SRL 和比表面积, 这就说明, 云杉并非是通过扩大土壤体积占有量来获取养分, 而是通过增加细根寿命, 使获取养分的时间更加持久, 由于高阶根的 C 成本较高, 投

资较大,因而更应该延长细根寿命增加高阶根养分获取时间,所以高阶根的组织密度对N添加的响应强烈[79]。由于在根系的功能中运输养分较为重要,所以木质部的导管直径也随之重要起来。张龙宁 2013 对杨树施 N 肥研究发现,施 N 量越高,细根的组织密度越大。因为 N 肥的添加增加了土壤中养分的含量,使得土壤资源的可利用性整体提高。而细根吸收养分是依靠 C 投入,这就促进了树木向地下分配更多的 C,进一步提高了每条根组织上生物量的积累,提高了细根对水分和养分的吸收,从而延长细根寿命。Liu [83]等人 2015 年对 14 种亚热带树种进行 N 添加实验,细根组织密度在物种间的变化不明显,可能是由于不同树种的组织密度保守性高,对养分的变化不敏感。因此,不同物种之间的组织细根组织密度对 N 添加响应不同。此外,还有研究显示,细根组织密度的变化与木质部相关,如导管数量、通气组织数量[84]、中柱和中柱细胞壁比例[85]等等。

2.5. 氮添加下菌根真菌感染对细根寿命的影响

菌根是土壤中某些真菌感染植物细根皮层组织形成的共生体[86]。许多树木的细根都会受到菌根的感染,菌根定殖可以通过多种机制提高根系的寿命[87],包括改变细根直径、组织密度、N 浓度、菌根感染[42]来改变细根形态和寿命。这些细根性状具有高度的可塑性,并受二氧化碳、氮、磷和水供应的影响。菌根还可以影响 C 在细根中的分配和植物获取养分的速率[88] [89]。菌根定殖可以通过改善营养、增强对干燥土壤的耐受性、减少病原菌和草食的有害影响等多种效应来降低细根死亡率[42]。但这些好处并不是适用于所有树种。例如,Hooker 发现内生菌根感染降低了杨树根系寿命,根系、菌根真菌、非菌根真菌与土壤生物群的相互作用是复杂的[90],不论是 N 添加速率还是形态对菌根都有影响。Kou [91]等人 2017 年对华南湿地松人工林进行 N 添加实验发现,N 添加可使外生菌根的寿命延长 13.7%,可能是由于该地土壤本身的养分较为贫瘠,施 N 肥后,原来受养分限制的菌根真菌开始生长并且丰富度也有所增加[92]。外生菌根因施 N 而延长寿命可能是与植物对磷的需求有关。然而,如果这些有机体把有菌根的根视为比没有菌根的根更有营养的食物来源,那么细根寿命可能会延长。因此,菌根共生对与细根寿命的影响可能更多的依赖于局部物理化学和生物土壤因素,以及植物独特形态、生理和生活特征[93]。相反,并不是所有的研究都是成正相关,丛生菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)主要是从土壤中吸收大量的磷(P)来满足植物的生长需求[94]。植物与 AMF 共生不仅可扩大共生体对 P 的吸收范围,还可以分泌酸性磷酸酶的细菌到根表面[95] [96],使土壤加快有无机磷的转换,促进植物吸收。此外,AMF 在一定程度上也会帮助植物获取其生长所需的 N 素。N 添加使细根形态发生变化,引起细根寿命延长,捕获更多的养分从而加快植物生长,这样一来,随着 N 沉降逐渐增加,缓解了 N 限制,植物就会对其他养分如磷的需求增加[97]。Li [98]等人 2015 年进行 meta 分析时发现,N 添加降低了菌根感染率约 17%。由此可见,施 N 后不但抑制了菌根的生长及产量[99],还降低了土壤中菌根真菌的数量、生物量和群落结构[100],致使菌根的感染率降低,使养分受到限制,细根无法获得足够的养分,死亡率就会上升,寿命就会缩短。再者,在 P 丰富的土壤中,施 N 肥会使根系削弱对 AMF 的依赖,根系向菌根分配的 C 减少,从而向菌根真菌供应的 C 也会减少,致感染率降低[101]。还有研究对亚热带植物进行 N 添加实验时发现,内生菌根的定殖率和细根直径、单个根的细根长呈极显著的正相关,与 SRL 呈显著负相关[83]。许多研究表明,随着养分可用性的增加,细根根长会增加,菌根定殖会减少,可能是由于菌丝的维护和增殖的额外成本增加,再加上由于养分不受限制而使菌根获取养分潜在降低[102] [103] [104]。未来研究需要考虑环境在控制外生菌根寿命方面的重要性,以及在研究 N 添加对于细根寿命影响时需考虑菌根形态类型之间潜在的差异。

2.6. 氮添加下细根分支结构对寿命的影响

根系的最终结构在很大程度上取决于其各部分的出生和死亡,细根系统的构建和维持也会影响 C 和

养分的消耗, 而细根的死亡则会影响到这些资源归还给土壤[105]。在根系结构上, 分支是最基本的特征。细根分支结构长期以来被认为是根系适应生存环境的重要组成部分[106], 最近研究进一步强调了分支结构在确定地下植物资源获取策略中可能发挥的重要作用[107] [108]。细根结构分为细根的形状和结构, 形状是根在土壤中的位置和分布, 结构则是单个根短及其在系统内的组织[109]。树木为了适应环境变化, 根系形成了复杂的分支结构, 根序由此形成, 众多学者将其按照拓扑分支结构将根系从远到近分为 1、2、3 级根, 以此类推[94]。传统意义上将根系按照直径的大小把根系分为粗根和细根, 同时还认为在某一直径阈值内的根系有同样的功能和寿命特征, 忽略了单个根在复杂的侧枝系统中的位置, 导致在量化细根动态时误差较大[21] [110]。例如, 有些植物直径小于 1 mm 的细根, 就可能包含了 1、2、3 级根, 细根寿命差异明显。通常来讲, 在细根系统的分支结构中, 没有子根的(即最远端的根)细根往往比带有子根的二级根或三级根具有更高的 N 浓度、更快的呼吸速率、更高的 SRL 和更短的寿命[93] [111]。于水强等人在 2020 年对四种树木的细根寿命研究发现, 细根的直径每增加 1 毫米, 死亡风险平均下降 11.2%, 二级根比一级根的死亡风险降低了 50%。同样, Fine-Root Ecology Database 数据集中显示, 所有根级之间的根系直径都呈正相关关系, 直径越大, 长度越长, 根系的寿命就越长。细根对土壤有效性氮的变化较为敏感, 当氮添加引起养分发生变化时, 最远端的低阶根首先作出反应, 相比之下, 与运输功能有关的高阶根, 对于养分变化的响应较为缓慢, 这是因为其平均寿命较长[112]。细根在根系统中的位置是 SRL 和 N 浓度的重要预测因子, 因此了解 N 浓度是否随着侧枝在分支系统中的位置变化而变化是非常重要的。2014 年在对我国亚热带地区 14 种共生树种进行实验时发现, N 添加明显增加了根系分支[113]。在分支结构上高阶根对于 N 添加有正效应, 有学者研究发现木质化的高阶根相对低阶根寿命较长[114]。根据成本效益分析理论[21], 高低阶梯根同时增加会导致对根的投资成本增加, 物种间的竞争通常会减少植物在给定土壤体积大小中的根系总量[115], 因此当局部养分被占用或耗尽时, 高阶根可能会向土壤更深处扩展, 形成低阶梯根来进行吸收营养[116]。也可能是由于低阶根的增殖所引起的。但是在对中国油松进行 N 添加实验时发现, N 添加导致了根系分支减少, 因为在所有的 N 处理中, 最远端的根的比例都下降了[71]。可能是由于 N 沉降速率、季节性和土壤深度的交互影响, 会出现复杂的响应。也可能是由于物种间的差异引起的, 也可能是观察的时间较短。这些研究结果强调了根系构型特性的可塑性对环境变化响应的重要性, 并且根系觅食策略很大程度上依赖于土壤肥料, 根系结构的变化可能使树木能够有效地利用更大的土壤体积, 优先减少养分的限制, 使根系寿命延长。

3. 氮沉降下细根解剖结构对寿命的影响

细根的寿命不仅与细根形态特征有关系, 与细根解剖结构也密不可分。细根的解剖结构是由皮层和中柱构成[66]。这两类组织在横截面中占有不同的比例, 它们的变化将直接影响细根的直径[117], 进而引起细根寿命的变化。细根的形态结构变化只能反应其对环境变化外在的适应能力, 而解剖结构可以让我们更加全面的了解其内在的变化规律。细根的皮肤厚度和中柱直径影响着养分和水分的吸收与运输, 而细根寿命变化又表现在细根养分资源的利用效率上。研究表明[118], 细根皮层厚度降低、中柱直径增加有助于细根吸收并运输养分和水分。因为皮层组织(表皮和内皮之间的组织)用于吸收养分, 而中柱则负责养分和水分的运输[72]。皮层较厚的细根可以为菌根定殖提供空间, 菌根的形成可帮助细根捕获大量的养分[119]。中柱直径较大的细根可以提高养分的运输能力, 因为较大直径的中柱可以容纳更多的导管来进行运输, 大量的养分流动, 能满足和维持细根生存所需资源, 细根寿命就会延长。由此, 我们可以用皮层厚度和中柱直径的变化来评价植物细根寿命对土壤养分变化的适应能力。

3.1. 氮沉降下皮层厚度对寿命的影响

N 添加对于细根解剖的影响, 是通过调节植物激素浓度影响皮层的厚度。皮层组织是在细根的表面,

由多层细胞壁组成, 所以它对土壤养分变化较为敏感。闫国永在 2016 年在研究 N 添加对兴安落叶松细根解剖结构时发现, 在低 N 和中 N 处理下, 增加了 1 级根的皮肤厚度。土壤 N 素增加常常被认为是菌根侵染增加的主要因素, 皮肤厚度增加就会为菌根定殖提供空间, 来提高细根吸收资源的效率, 兴安落叶松细根的皮肤厚度增加就会导致菌根侵染增加, 较高的菌根侵染可以增强细根对养分的吸收, 还可以抵御外界胁迫, 如干旱、病害、草食或者水分饱和[120], 进而延长细根寿命。也可能是包括皮层在内的初级组织在发育时衰老, 细胞壁增厚, 细根内沉积木栓素。而且随着次生生长的增加, 次生木质部内部导管直径不断增大, 运输能力也增加[121] [122], 细根寿命也随之延长。而陈海波等人对水曲柳进行 N 添加实验时发现, 在高 N 处理下, 水曲柳的前 3 级根皮层厚度降低, 这主要是皮层细胞直径降低或皮层细胞层数减少的结果。皮层厚度降低就意味着土壤中的养分和水分进入维管束的阻碍降低。这样就使得物质交换频繁, 细根活跃, 寿命降低。也就是说, 细根的皮肤组织可以随着土壤养分环境的变化而变化, 来应对土壤中养分急速增长[123]。一般来讲, 皮层厚度的变化是皮层细胞直径和皮层层数变化引起的[124]。N 添加往往会导致土壤酸化, 会使皮层细胞中大量的酚类化合物沉淀积累, 加速皮层的木质化, 使其活力下降, 代谢变慢。同时, 初生根逐步发育, 失去皮层也就失去了菌根侵染的影响, 大量的吸收表面积丧失, 吸收养分的能力受到了限制, 从而引起细根寿命的变化。但是由于根系生理功能的测量较为困难, 所以皮层厚度对于 N 添加的响应研究仍然较少, 在此后的研究中应当予以加强。

3.2. 氮沉降下中柱直径对寿命的影响

细根的中柱直径内包括导管数量和导管的总面积, 也受植物激素浓度的调控[69] [125]。导管平均直径和数量增加就会使中柱直径变粗, 这在很大程度上提高了水分和养分的运送[126]。尽管中柱直径外围有皮层组织包围, 但是对于土壤 N 素变化也会产生强烈反应。洪梓明等人对东北山梅花进行氮添加实验时发现, 低 N 和高 N 的处理下, 中柱直径显著增加。N 添加不仅显著增加了木质部的横截面积, 也增加了导管的平均直径和个数, 就会加快养分的输送[127] [128], 使得细根更快且高效利用土壤中的营养物质。也就是说, 在低 N 水平下, 低阶根吸收了大量的养分和水分, 同时需要扩张运输根的中柱直径来加速养分运输[129]。而高 N 相比低 N 中柱直径进一步增加可能是为了防止过多的 N 积累在细根内, 对细根造成毒害, 减少细根寿命[124]。也可能是 N 添加引起土壤 Nr 含量增加, 因为 Nr 和有活性的氧化离子处于不稳定的还原态, 改变细胞壁的结构, 引起 DNA 和蛋白质的损伤, 可能危害细根细胞功能[130]。但是也有研究发现[131], N 添加使得导管壁厚度增加, 导管面积降低, 这就使得养分和水分输送的阻力增加, 而降低水分的运送效率。这样一来, 可以降低因为土壤环境变化而引起的导管栓塞的风险, 降低中柱直径来抑制 N 的流入量, 以保证 N 添加后细根的生长安全, 延长寿命, 来维持资源的持续流动。Hishi 等人通过对日本扁柏单个细根的解剖变化和根系发育进行分析, 以解释不同寿命的细根的生长和衰老的过程中, 细根的生长发育状况[57]。假设土壤 N 素增加对细根中柱直径的影响具有普遍规律, 那么对于两者进行研究将有助于揭示不同 N 处理下细根寿命变化的潜在机制。

4. 结论和展望

鉴于根系性状对植物生长起着关键作用, 确定根系性状变异与更广泛的气候变量之间的联系显得尤为重要。对于细根寿命的研究存在的最大问题在于它的不确定性。N 添加对细根寿命的影响得到的不同结果因研究方法差异而加剧, 如施 N 的持续时间、物种、研究系统的规模和细根寿命测定的差异。综上所述, 适量的 N 沉积可以作为营养供给来促进细根长度、直径等形态的生长发育使得细根与土壤养分的接触面积增加, 养分吸收增多, 从而延长细根寿命[132] [133]。然而, 当 N 沉积量超过一个临界值, 过量的 N 就会成为养分胁迫, 通过在细胞组织中积累活性氮和氧化物而诱发呼吸压力, 缩短细根的寿命。

在物种间, 细根内部形态结构的影响远大于外源 N 添加对于细根寿命的影响。在陆地生态系统中 N 沉降对于细根寿命的影响不仅仅是矿物营养的改变这么简单, 还会与生物和非生物因素相互作用, 产生复杂的影响。当前, 氮添加对于细根形态结构以及解剖结构的影响并没有系统结论, 对细根寿命的影响也没有一致规律。但是这些问题的解决, 对于理解氮添加对细根寿命影响的潜在控制和限制因素有重要意义。同时, 陆地生态系统地下碳库的固存也依赖植物如何调整他们的细根生产力和寿命来适应次生演替[134]、物种损失[135]、未来气候变化[136]等。今后的研究工作重点关注这些方面: 首先, N 添加是影响细根形态结构变化的重要因素, 而解剖结构的变化是细根形态结构变化的本质, 而解剖学基础在研究时经常被忽略。因此应该将细根形态、解剖和生理特性联系起来同时开展研究, 以便全面深入地了解 N 添加对细根寿命的影响机制。其次, 由于细根对环境变化高度敏感, 地下影响因子众多且较为复杂, N 沉降对生态系统的影响是一个漫长且复杂的过程, 应该扩大尺度, 延长野外试验的周期, 以便更好且更准确地观测根系动态变化。再者, C 分配是地下控制细根寿命的主要机理之一, 细根本身形态结构的生长发育与 C 消耗有密切关系, 在加强细根形态结构与功能性状之间影响机制研究的同时, 应更充分, 更全面地了解 C 分配和有效性资源的获取, 充分发挥两者之间的相互关系。最后, 对细根形态动态的研究方法应运用现代科学技术手段来更新观测的设备, 提升观测水平, 使其更加清晰精确地呈现树木根系的生长变化, 从而更加深入地理解环境因子对根系影响的内在机制, 更好地理解森林生态系统养分循环。

参考文献

- [1] Erisman, J.W., Sutton, M.A., Galloway, J., *et al.* (2008) How a Century of Ammonia Synthesis Changed the World. *Nature Geoscience*, **1**, 636-639. <https://doi.org/10.1038/ngeo325>
- [2] IPCC (2014) Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report. IPCC, Geneva, Switzerland, 151.
- [3] Fowler, D., Coyle, M., Skiba, U., *et al.* (2018) The Global Nitrogen Cycle in the Twenty-First Century. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **368**, Article ID: 20130164. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0164>
- [4] Simpson, D., Aas, W., Bartnicki, J., *et al.* (2011) Atmospheric Transport and Deposition of Reactive Nitrogen in Europe. In: Sutton, M.A., Howard, C.M., Erisman, J.W., *et al.*, Eds., *The European Nitrogen Assessment*, Cambridge University Press, New York, 298-316.
- [5] Galloway, J.N., Townsend, A.R., Erisman, J.W., *et al.* (2008) Transformation of the Nitrogen Cycle: Recent Trends, Questions, and Potential Solutions. *Science*, **320**, 889-892. <https://doi.org/10.1126/science.1136674>
- [6] Lamarque, J.-F. (2005) Assessing Future Nitrogen Deposition and Carbon Cycle Feedback Using a Multimodel Approach: Analysis of Nitrogen Deposition. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, **110**, D19303. <https://doi.org/10.1029/2005JD005825>
- [7] Galloway, J.N., Dentener, F.J., Capone, D.G., *et al.* (2004) Nitrogen Cycles: Past, Present, and Future. *Biogeochemistry*, **70**, 153-226. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-0370-0>
- [8] Liu, X., Duan, L., Mo, J., *et al.* (2011) Nitrogen Deposition and Its Ecological Impact in China: An Overview. *Environmental Pollution*, **159**, 2251-2264. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.08.002>
- [9] Zhang, W., Xu, W., Li, Q., *et al.* (2020) Changes of Nitrogen Deposition in China from 1980 to 2018. *Environment International*, **144**, Article ID: 106022. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2020.106022>
- [10] 付伟, 武慧, 赵爱花, 等. 陆地生态系统氮沉降的生态效应: 研究进展与展望[J]. 植物生态学报, 2020, 44(5): 475-493.
- [11] Galloway, J.N., Aber, J.D., Erisman, J.W., *et al.* (2003) The Nitrogen Cascade. *BioScience*, **53**, 341-356. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0341:TNC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0341:TNC]2.0.CO;2)
- [12] Wolfe, A.H. and Patz, J.A. (2002) Reactive Nitrogen and Human Health: Acute and Long-Term Implications. *AMBIO*, **31**, 120-125. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-31.2.120>
- [13] Follett, R.F. and Hatfield, J.L. (2001) Nitrogen in the Environment: Sources, Problems, and Management. *The Scientific World Journal*, **1**, 920-962. <https://doi.org/10.1100/tsw.2001.269>
- [14] Hooper, D.U. and Vitousek, P.M. (1997) The Effects of Plant Composition and Diversity on Ecosystem Processes.

- Science*, **277**, 1302-1305. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1302>
- [15] Aber, J., McDowell, W., Nadelhoffer, K., *et al.* (1998) Nitrogen Saturation in Temperate Forest Ecosystems. *Bioscience*, **48**, 921-934. <https://doi.org/10.2307/1313296>
- [16] Johnson, J., Graf Pannatier, E., Carnicelli, S., *et al.* (2018) The Response of Soil Solution Chemistry in European Forests to Decreasing Acid Deposition. *Global Change Biology*, **24**, 3603-3619. <https://doi.org/10.1111/gcb.14156>
- [17] Mayor, J.R., Wright, S.J. and Turner, B.L. (2013) Species-Specific Responses of Foliar Nutrients to Long-Term Nitrogen and Phosphorus Additions in a Lowland Tropical Forest. *Journal of Ecology*, **102**, 36-44. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12190>
- [18] Wang, W., Mo, Q., Han, X., *et al.* (2019) Fine Root Dynamics Responses to Nitrogen Addition Depend on Root Order, Soil Layer, and Experimental Duration in a Subtropical Forest. *Biology and Fertility of Soils*, **55**, 723-736. <https://doi.org/10.1007/s00374-019-01386-3>
- [19] Pregitzer, K.S., Laskowski, M.J., Burton, A.J., *et al.* (1998) Variation in Sugar Maple Root Respiration with Root Diameter and Soil Depth. *Tree Physiology*, **18**, 665-670. <https://doi.org/10.1093/treephys/18.10.665>
- [20] McCormack, M.L., Crisfield, E., Raczka, B., *et al.* (2015) Sensitivity of Four Ecological Models to Adjustments in Fine Root Turnover Rate. *Ecological Modelling*, **297**, 107-117. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.11.013>
- [21] Eissenstat, D.M. and Yanai, R.D. (1997) The Ecology of Root Lifespan. In: *Advances in Ecological Research*, Vol. 27, Elsevier, Amsterdam, 1-60. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60005-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60005-7)
- [22] Gill, R.A. and Jackson, R.B. (2000) Global Patterns of Root Turnover for Terrestrial Ecosystems. *New Phytologist*, **147**, 13-31. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00681.x>
- [23] Vogt, K.A., Grier, C.C. and Vogt, D.J. (1986) Production, Turnover, and Nutrient Dynamics of Above- and Below-ground Detritus of World Forests. *Advances in Ecological Research*, **15**, 303-377. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60122-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60122-1)
- [24] Hendricks, J.J., Nadelhoffer, K.J. and Aber, J.D. (1993) Assessing the Role of Fine Roots in Carbon and Nutrient Cycling. *Trends in Ecology & Evolution*, **8**, 174-178. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90143-D](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90143-D)
- [25] 余明, 蔡金桓, 薛立. 樟树(*Cinnamomum camphora*)幼苗细根形态对氮磷添加和幼苗密度的响应[J]. 生态学报, 2019, 39(20): 7641-7648.
- [26] Wilson, E.O. (1988) The Current State of Biological Diversity. In: Wilson, E.O. and Peter, F.M., Eds., *Biodiversity*, National Academies Press, Washington DC.
- [27] Gregory, P.J. (2006) *Plant Roots: Growth, Activity, and Interaction with Soils*. Blackwell Publishing, Oxford, Ames, IA.
- [28] 于水强, 王静波, 郝倩葳, 等. 四种不同生活型树种细根寿命及影响因素[J]. 生态学报, 2020, 40(9): 3040-3047.
- [29] Wang, N., Wang, C. and Quan, X. (2020) Variations in Fine Root Dynamics and Turnover Rates in Five Forest Types in Northeastern China. *Journal of Forestry Research*, **31**, 871-884. <https://doi.org/10.1007/s11676-019-01065-x>
- [30] Ellsworth, P.Z. and Sternberg, L.S.L. (2019) Linking Soil Nutrient Availability, Fine Root Production and Turnover, and Species Composition in a Seasonally Dry Plant Community. *Plant and Soil*, **442**, 49-63. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04153-3>
- [31] 王政权, 张彦东. 水曲柳落叶松根系之间的相互作用研究[J]. 植物生态学报, 2000, 24(3): 346-350.
- [32] 闫国永, 邢亚娟, 王晓春, 等. 氮沉降对细根动态和形态特征的影响研究进展[J]. 中国农学通报, 2016, 32(15): 79-85.
- [33] Cavaleri, M.A., Reed, S.C., Smith, W.K. and Wood, T.E. (2015) Urgent Need for Warming Experiments in Tropical Forests. *Global Change Biology*, **21**, 2111-2121. <https://doi.org/10.1111/gcb.12860>
- [34] Nadelhoffer, K.J. (2000) The Potential Effects of Nitrogen Deposition on Fine-Root Production in Forest Ecosystems. *New Phytologist*, **147**, 131-139. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00677.x>
- [35] Gower, S.T., Vogt, K.A. and Grier, C.C. (1992) Carbon Dynamics of Rocky Mountain Douglas-Fir: Influence of Water and Nutrient Availability. *Ecological Monographs*, **62**, 43-65. <https://doi.org/10.2307/2937170>
- [36] Bassirirad, H. (2010) Kinetics of Nutrient Uptake by Roots: Responses to Global Change. *New Phytologist*, **147**, 155-169. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00682.x>
- [37] Burton, A.J., Pregitzer, K.S. and Hendrick, R.L. (2000) Relationships between Fine Root Dynamics and Nitrogen Availability in Michigan Northern Hardwood Forests. *Oecologia*, **125**, 389-399. <https://doi.org/10.1007/s004420000455>
- [38] 于水强, 王政权, 史建伟, 等. 氮肥对水曲柳和落叶松细根寿命的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(10): 2332-2338.

- [39] 丁国泉. 连续两年施肥对日本落叶松细根形态和养分含量影响研究[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2009.
- [40] 陈冠陶, 郑军, 彭天驰, 等. 扁刺栲不同根序细根形态和化学特征及其对短期氮添加的响应[J]. 应用生态学报, 2017, 28(11): 3461-3468.
- [41] Majdi, H., Pregitzer, K., Morén, A.-S., *et al.* (2005) Measuring Fine Root Turnover in Forest Ecosystems. *Plant and Soil*, **276**, 1-8. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-3104-8>
- [42] Eissenstat, D.M., Wells, C.E., Yanaij, L. and Whitbeck, R.D. (2000) Building Roots in a Changing Environment: Implications for Root Longevity. *New Phytologist*, **147**, 33-42. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00686.x>
- [43] Fitter, A.H. and Peat, H. (1994) The Ecological Flora Database. *Journal of Ecology*, **82**, 415-425. <https://doi.org/10.2307/2261309>
- [44] McCormack, M.L., Guo, D., Iversen, C.M., *et al.* (2017) Building a Better Foundation: Improving Root-Trait Measurements to Understand and Model Plant and Ecosystem Processes. *New Phytologist*, **215**, 27-37. <https://doi.org/10.1111/nph.14459>
- [45] Bardgett, R.D., Mommer, L. and De Vries, F.T. (2014) Going Underground: Root Traits as Drivers of Ecosystem Processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **29**, 692-699. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.10.006>
- [46] Wurzburger, N. and Wright, S.J. (2016) Fine Root Responses to Fertilization Reveal Multiple Nutrient Limitation in a Lowland Tropical Forest. *Ecology*, **96**, 2137-2146. <https://doi.org/10.1890/14-1362.1>
- [47] Valverde-Barrantes, O.J., Smemo, K.A., Feinstein, L.M., Kershner, M.W. and Blackwood, C.B. (2013) The Distribution of Below-Ground Traits Is Explained by Intrinsic Species Differences and Intraspecific Plasticity in Response to Root Neighbours. *Journal of Ecology*, **101**, 933-942. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12087>
- [48] Laliberté, E. (2017) Below-Ground Frontiers in Trait-Based Plant Ecology. *New Phytologist*, **213**, 1597-1603.
- [49] Taylor, B.N., Strand, A.E., Cooper, E.R., *et al.* (2014) Root Length, Biomass, Tissue Chemistry and Mycorrhizal Colonization Following 14 Years of CO₂ Enrichment and 6 Years of N Fertilization in a Warm Temperate Forest. *Tree Physiology*, **34**, 955-965. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu058>
- [50] Jackson, R.B., Cook, C.W., Phippen, J.S. and Palmer, S.M. (2009) Increased Belowground Biomass and Soil CO₂ Fluxes after a Decade of Carbon Dioxide Enrichment in a Warm-Temperate Forest. *Ecology*, **90**, 3352-3366. <https://doi.org/10.1890/08-1609.1>
- [51] Iversen, C.M., Ledford, J. and Norby, R.J. (2010) CO₂ Enrichment Increases Carbon and Nitrogen Input from Fine Roots in a Deciduous Forest. *New Phytologist*, **179**, 837-847. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02516.x>
- [52] 王文娜, 高国强, 李俊楠, 等. 去叶对水曲柳苗木根系非结构性碳水化合物分配的影响[J]. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2315-2322.
- [53] 郑金兴, 黄锦学, 王珍珍, 等. 闽楠人工林细根寿命及其影响因素[J]. 生态学报, 2012, 32(23): 7532-7539. <https://doi.org/10.5846/stxb201110231566>
- [54] 刘运科, 苏宇, 李德会, 等. 川中丘陵区 3 个树种的细根形态和功能异质性分析[J]. 西北植物学报, 2016, 36(5): 1012-1020.
- [55] Wells, C.E., Glenn, D.M. and Eissenstat, D.M. (2002) Soil Insects Alter Fine Root Demography in Peach (*Prunus persica*). *Plant Cell & Environment*, **25**, 431-439. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00793.x>
- [56] Takei, K., Sakakibara, H., Taniguchi, M. and Sugiyama, T. (2001) Skip Nav Destination Article Navigation Nitrogen-Dependent Accumulation of Cytokinins in Root and the Translocation to Leaf: Implication of Cytokinin Species that Induces Gene Expression of Maize Response Regulator. *Plant & Cell Physiology*, **42**, 85-93. <https://doi.org/10.1093/pcp/pce009>
- [57] Hishi, T. (2017) Heterogeneity of Individual Roots within the Fine Root Architecture: Causal Links between Physiological and Ecosystem Functions. *Journal of Forest Research*, **12**, 126-133. <https://doi.org/10.1007/s10310-006-0260-5>
- [58] 冯建新, 熊德成, 史顺增, 等. 土壤增温对杉木幼苗细根生理生态性质的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(1): 35-43.
- [59] Matamala, R., Gonzalez-Meier, M.A., Jastrow, J.D., *et al.* (2003) Impacts of Fine Root Turnover on Forest NPP and Soil C Sequestration Potential. *Science*, **302**, 1385-1387. <https://doi.org/10.1126/science.1089543>
- [60] 蒋宗培. 福建柏与杉木人工林细根氮磷养分现存量的动态变化[J]. 浙江林学院学报, 2007, 24(1): 33-38.
- [61] Zhang, Q., Xie, J., Lyu, M., *et al.* (2017) Short-Term Effects of Soil Warming and Nitrogen Addition on the N:P Stoichiometry of *Cunninghamia lanceolata* in Subtropical Regions. *Plant & Soil*, **411**, 395-407. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3037-4>
- [62] 闫国永. 模拟氮沉降对兴安落叶松细根动态和形态结构的影响[D]. [硕士学位论文]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2017.

- [63] Yan, G., Chen, F., Zhang, X., *et al.* (2017) Spatial and Temporal Effects of Nitrogen Addition on Root Morphology and Growth in a Boreal Forest. *Geoderma*, **303**, 178-187. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.05.030>
- [64] 郭伟, 宫浩, 韩士杰, 等. 氮、水交互对长白山阔叶红松林细根形态及生产量的影响[J]. 北京林业大学学报, 2016, 38(4): 29-35.
- [65] Lu, X., Mao, Q., Gilliam, F.S., *et al.* (2015) Nitrogen Deposition Contributes to Soil Acidification in Tropical Ecosystems. *Global Change Biology*, **20**, 3790-3801. <https://doi.org/10.1111/gcb.12665>
- [66] 王文娜, 王燕, 王韶仲, 等. 氮有效性增加对细根解剖、形态特征和菌根侵染的影响[J]. 应用生态学报, 2016, 27(4): 1294-1302.
- [67] Fitter, A.H. and Stickland, T.R. (1991) Architectural Analysis of Plant Root Systems 2. Influence of Nutrient Supply on Architecture in Contrasting Plant Species. *New Phytologist*, **118**, 383-389. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00019.x>
- [68] Comas, L.H. and Eissenstat, D.M. (2009) Patterns in Root Trait Variation among 25 Co-Existing North American Forest Species. *New Phytologist*, **182**, 919-928. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02799.x>
- [69] Jia, S.X., Wang, Z.Q., Li, X.P., *et al.* (2010) N Fertilization Affects on Soil Respiration, Microbial Biomass and Root Respiration in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* Plantations in China. *Plant and Soil*, **333**, 325-336. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0348-8>
- [70] McCormack, M.L., Adams, T.S., Smithwick, E.A.H. and Eissenstat, D.M. (2012) Predicting Fine Root Lifespan from Plant Functional Traits in Temperate Trees. *New Phytologist*, **195**, 823-831. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04198.x>
- [71] Wang, G., Fahey, T.J., Xue, S., *et al.* (2013) Root Morphology and Architecture Respond to N Addition in *Pinus tabulaeformis*, West China. *Oecologia*, **171**, 583-590. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2441-6>
- [72] Guo, D., Mitchell, R.J., Withington, J.M., *et al.* (2008) Endogenous and Exogenous Controls of Root Life Span, Mortality and Nitrogen Flux in a Longleaf Pine Forest: Root Branch Order Predominates. *Journal of Ecology*, **96**, 737-745. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01385.x>
- [73] 梅莉, 韩有志, 于水强, 等. 水曲柳人工林细根季节动态及其影响因素[J]. 林业科学, 2006, 42(9): 7-12.
- [74] Hodge, A. (2004) The Plastic Plant: Root Responses to Heterogeneous Supplies of Nutrients. *New Phytologist*, **162**, 9-24. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01015.x>
- [75] Ostonen, I., Püttsepp, Ü., Biel, C., *et al.* (2007) Specific Root Length as an Indicator of Environmental Change. *Plant Biosystems*, **141**, 426-442. <https://doi.org/10.1080/11263500701626069>
- [76] Birouste, M., Zamora-Ledezma, E., Bossard, C., Pérez-Ramos, I.M. and Roumet, C. (2014) Measurement of Fine Root Tissue Density: A Comparison of Three Methods Reveals the Potential of Root Dry Matter Content. *Plant & Soil*, **374**, 299-313. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1874-y>
- [77] Aerts, R., Boot, R.G.A. and van der Aart, P.J.M. (1991) The Relation between Above- and Belowground Biomass Allocation Patterns and Competitive Ability. *Oecologia*, **87**, 551-559. <https://doi.org/10.1007/BF00320419>
- [78] Craine, J.M., Froehle, J., Tilman, D.G., Wedin, D.A. and Chapin III, F.S. (2001) The Relationships among Root and Leaf Traits of 76 Grassland Species and Relative Abundance along Fertility and Disturbance Gradients. *Oikos*, **93**, 274-285. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.930210.x>
- [79] 贾林巧, 陈光水, 张礼宏, 等. 罗浮栲和米槠细根形态功能性状对短期氮添加的可塑性响应[J]. 应用生态学报, 2019, 30(12): 4003-4011.
- [80] Ivika, O., Krista, L., Helj-Sisko, H., *et al.* (2007) Fine Root Morphological Adaptations in Scots Pine, Norway Spruce and Silver Birch along a Latitudinal Gradient in Boreal Forests. *Tree Physiology*, **27**, 1627-1634. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.11.1627>
- [81] Jia, S., McLaughlin, N.B., Gu, J., Li, X.P. and Wang, Z.Q. (2013) Relationships between Root Respiration Rate and Root Morphology, Chemistry and Anatomy in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica*. *Tree Physiology*, **33**, 579-589. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt040>
- [82] Berntson, G.M. (2010) Modelling Root Architecture: Are There Tradeoffs between Efficiency and Potential of Resource Acquisition? *New Phytologist*, **127**, 483-493. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb03966.x>
- [83] Liu, B., Li, H., Zhu, B., *et al.* (2015) Complementarity in Nutrient Foraging Strategies of Absorptive Fine Roots and Arbuscular Mycorrhizal Fungi across 14 Coexisting Subtropical Tree Species. *New Phytologist*, **208**, 125-136. <https://doi.org/10.1111/nph.13434>
- [84] Fan, M., Zhu, J., Richards, C., *et al.* (2003) Physiological Roles for Aerenchyma in Phosphorus-Stressed Roots. *Functional Plant Biology*, **30**, 493-506. <https://doi.org/10.1071/FP03046>
- [85] Wahl, S. and Ryser, P. (2010) Root Tissue Structure Is Linked to Ecological Strategies of Grasses. *New Phytologist*,

- 148, 459-471. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00775.x>
- [86] 刘润进, 黄艺, 林先贵. 菌根学研究新进展[J]. 菌物研究, 2009, 7(2): 116-124.
- [87] Hooker, J.E., Black, K.E., Perry, R.L. and Atkinson, D. (1994) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Induced Alteration to Root Longevity of Poplar. *Plant & Soil*, **172**, 327-329. <https://doi.org/10.1007/BF00011335>
- [88] Rygielwicz, P.T. and Andersen, C.P. (1994) Mycorrhizae Alter Quality and Quantity of Carbon Allocated below Ground. *Nature*, **369**, 58-60. <https://doi.org/10.1038/369058a0>
- [89] Kuzyakov, Y. and Blagodatskaya, E. (2015) Microbial Hotspots and Hot Moments in Soil: Concept & Review. *Soil Biology & Biochemistry*, **84**, 184-199. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.01.025>
- [90] Marika, T., Ivika, O., Jens-Konrad, P., et al. (2017) Elevated Air Humidity Changes Soil Bacterial Community Structure in the Silver Birch Stand. *Frontiers in Microbiology*, **8**, 577. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00557>
- [91] Kou, L., Jiang, L., Fu, X., et al. (2018) Nitrogen Deposition Increases Root Production and Turnover but Slows Root Decomposition in *Pinus elliottii* Plantations. *New Phytologist*, **218**, 1450-1461. <https://doi.org/10.1111/nph.15066>
- [92] Treseder, K.K. (2010) A Meta-Analysis of Mycorrhizal Responses to Nitrogen, Phosphorus, and Atmospheric CO₂ in Field Studies. *New Phytologist*, **164**, 347-355. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01159.x>
- [93] Chen, H.Y.H. and Brassard, B.W. (2013) Intrinsic and Extrinsic Controls of Fine Root Life Span. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **32**, 151-161. <https://doi.org/10.1080/07352689.2012.734742>
- [94] 郭静. 氮、磷施加对花楸和无梗五加根系特征及养分吸收的影响[D]: [硕士学位论文]. 长春: 东北师范大学, 2019.
- [95] Zhang, L., Xu, M., Liu, Y., et al. (2016) Carbon and Phosphorus Exchange May Enable Cooperation between an Arbuscular Mycorrhizal Fungus and a Phosphate-Solubilizing Bacterium. *New Phytologist*, **210**, 1022-1032. <https://doi.org/10.1111/nph.13838>
- [96] Battini, F., GroNlund, M., Agnolucci, M., Giovannetti, M. and Jakobsen, I. (2017) Facilitation of Phosphorus Uptake in Maize Plants by Mycorrhizosphere Bacteria. *Scientific Reports*, **7**, Article No. 4686. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-04959-0>
- [97] Gradowski, T. and Thomas, S.C. (2006) Phosphorus Limitation of Sugar Maple Growth in Central Ontario. *Forest Ecology & Management*, **226**, 104-109. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.062>
- [98] Li, W., Jin, C., Guan, D., et al. (2015) The Effects of Simulated Nitrogen Deposition on Plant Root Traits: A Meta-Analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, **82**, 112-118. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.01.001>
- [99] Nilsson, L.O. and Wallander, H. (2003) Production of External Mycelium by Ectomycorrhizal Fungi in a Norway Spruce Forest Was Reduced in Response to Nitrogen Fertilization. *New Phytologist*, **158**, 409-416. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00728.x>
- [100] Treseder, K.K. and Allen, M.F. (2010) Direct Nitrogen and Phosphorus Limitation of Arbuscular Mycorrhizal Fungi: A Model and Field Test. *New Phytologist*, **155**, 507-515. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00470.x>
- [101] 张俐予, 张军辉, 张蕾, 等. 兴安落叶松和白桦细根形态对环境变化的响应[J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(6): 15-23.
- [102] Li, K.M. (1991) Mycorrhizal Fungi and the Nutrient Ecology of Three Oldfield Annual Plant Species. *Oecologia*, **85**, 403-412. <https://doi.org/10.1007/BF00320617>
- [103] Wallander, H., Nilsson, L.O., Hagerberg, D. and Rosengren, U. (2003) Direct Estimates of C:N Ratios of Ectomycorrhizal Mycelia Collected from Norway Spruce Forest Soils. *Soil Biology & Biochemistry*, **35**, 997-999. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00121-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00121-4)
- [104] Sharda, J.N. and Koide, R.T. (2010) Exploring the Role of Root Anatomy in P-Mediated Control of Colonization by Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Botany*, **88**, 165-173. <https://doi.org/10.1139/B09-105>
- [105] Iversen, C.M., et al. (2017) A Global Fine-Root Ecology Database to Address Below-Ground Challenges in Plant Ecology. *New Phytologist*, **215**, 15-26. <https://doi.org/10.1111/nph.14486>
- [106] Fitter, A.H. (2008) An Architectural Approach to the Comparative Ecology of Plant Root Systems. *New Phytologist*, **106**, 61-77. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04683.x>
- [107] Beidler, K.V., Taylor, B.N., Strand, A.E., et al. (2015) Changes in Root Architecture under Elevated Concentrations of CO₂ and Nitrogen Reflect Alternate Soil Exploration Strategies. *New Phytologist*, **205**, 1153-1163. <https://doi.org/10.1111/nph.13123>
- [108] Rebecca, L., Katrin, A. and Meier, I.C. (2017) Root Branching Is a Leading Root Trait of the Plant Economics Spectrum in Temperate Trees. *Frontiers in Plant Science*, **8**, 315. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00315>
- [109] Hodge, A. (2009) Root Decisions. *Plant, Cell & Environment*, **32**, 628-640. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01891.x>

- [110] Yanai, R.D., Fahey, T.J. and Miller, S.L. (1995) Efficiency of Nutrient Acquisition by Fine Roots and Mycorrhizae. In: Smith, W.K. and Hinckley, T.M., Eds., *Resource Physiology of Conifers*, Academic Press, Cambridge, MA, 75-103. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-092591-2.50008-X>
- [111] McCormack, M.L. and Iversen, C.M. (2019) Physical and Functional Constraints on Viable Belowground Acquisition Strategies. *Frontiers in Plant Science*, **10**, 1215. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01215>
- [112] Valenzuela-Estrada, L.R., Vera-Caraballo, V., Ruth, L.E. and Eissenstat, D.M. (2008) Root Anatomy, Morphology, and Longevity among Root Orders in *Vaccinium corymbosum* (Ericaceae). *American Journal of Botany*, **95**, 1506-1514. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800092>
- [113] Kong, D., Ma, C., Zhang, Q., et al. (2014) Leading Dimensions in Absorptive Root Trait Variation across 96 Subtropical Forest Species. *New Phytologist*, **203**, 863-872. <https://doi.org/10.1111/nph.12842>
- [114] Kou, L., Guo, D., Yang, H., et al. (2015) Growth, Morphological Traits and Mycorrhizal Colonization of Fine Roots Respond Differently to Nitrogen Addition in a Slash Pine Plantation in Subtropical China. *Plant and Soil*, **391**, 207-218. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2420-x>
- [115] Casper, B.B. and Jackson, R.B.. (1997) Plant Competition Underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 545-570. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.545>
- [116] Pregitzer, K.S., DeForest, J.L., Burton, A.J., et al. (2002) Fine Root Architecture of Nine North American Trees. *Ecological Monographs*, **72**, 293-309. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2002\)072\[0293:FRAONN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2002)072[0293:FRAONN]2.0.CO;2)
- [117] 谷加存, 赵妍丽, 王文娜, 等. 皮层和中柱对水曲柳和落叶松吸收根直径变异的影响[J]. 林业科学, 2014, 50(10): 59-66.
- [118] Wang, W., Wang, Y., Hoch, G., Wang, Z.Q. and Gu, J.C. (2018) Linkage of Root Morphology to Anatomy with Increasing Nitrogen Availability in Six Temperate Tree Species. *Plant & Soil*, **425**, 189-200. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3563-3>
- [119] Brundrett, M.C. (2010) Coevolution of Roots and Mycorrhizas of Land Plants. *New Phytologist*, **154**, 275-304. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x>
- [120] 张鑫. 增氮减水对长白山主要树种细根形态和解剖的影响[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 黑龙江大学, 2019.
- [121] 高彩龙, 金光泽, 刘志理. 小兴安岭 3 种植物细根形态和解剖性状的变异[J]. 应用生态学报, 2019, 30(12): 4041-4048.
- [122] Long, Y., Kong, D., Chen, Z. and Zeng, H. (2013) Variation of the Linkage of Root Function with Root Branch Order. *PLoS ONE*, **8**, e57153. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057153>
- [123] Kong, D., Wang, J., Zeng, H., et al. (2017) The Nutrient Absorption-Transportation Hypothesis: Optimizing Structural Traits in Absorptive Roots. *New Phytologist*, **213**, 1569-1572. <https://doi.org/10.1111/nph.14344>
- [124] 洪梓明. 天然次生林优势灌木细根形态与解剖对氮沉降的响应[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 黑龙江大学, 2019.
- [125] Aloni, R., Aloni, E., Langhans, M., et al. (2016) Role of Cytokinin and Auxin in Shaping Root Architecture: Regulating Vascular Differentiation, Lateral Root Initiation, Root Apical Dominance and Root Gravitropism. *Annals of Botany*, **97**, 883-893. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl027>
- [126] 洪梓明, 邢亚娟, 闫国永, 等. 长白山白桦山杨次生林细根形态特征和解剖结构对氮沉降的响应[J]. 生态学报, 2020, 40(2): 608-620.
- [127] Wang, Y., Dong, X., Wang, H., Wang, Z.Q. and Gu, J.C. (2016) Root Tip Morphology, Anatomy, Chemistry and Potential Hydraulic Conductivity Vary with Soil Depth in Three Temperate Hardwood Species. *Tree Physiology*, **36**, 99-108. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv094>
- [128] Oliveras, I., Martínez-Vilalta, J., Jimenez-Ortiz, T., Lledó, M.J., Escarré, A. and Piñol, J. (2003) Hydraulic Properties of *Pinus halepensis*, *Pinus pinea* and *Tetraclinis articulata* in a Dune Ecosystem of Eastern Spain. *Plant Ecology*, **169**, Article No. 131.
- [129] Rodríguez-Gamir, J., Intrigliolo, D.S., Primo-Millo, E. and Forner-Giner, M.A. (2010) Relationships between Xylem Anatomy, Root Hydraulic Conductivity, Leaf/Root Ratio and Transpiration in Citrus Trees on Different Rootstocks. *Physiologia Plantarum*, **139**, 159-169. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2010.01351.x>
- [130] Zaninotto, F., La Camera, S., Polverari, A. and Delledonne, M. (2006) Cross Talk between Reactive Nitrogen and Oxygen Species during the Hypersensitive Disease Resistance Response. *Plant Physiology*, **141**, 379-383. <https://doi.org/10.1104/pp.106.078857>
- [131] Hacke, U.G. and Sperry, J.S. (2013) Functional and Ecological Xylem Anatomy. *Perspectives in Plant Ecology Evolution & Systematics*, **4**, 97-115. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00017>
- [132] McCormack, M.L. and Guo, D. (2014) Impacts of Environmental Factors on Fine Root Lifespan. *Frontiers in Plant*

- Science*, **5**, 205. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00205>
- [133] Smithwick, E.A.H., Eissenstat, D.M., Lovett, G.M., *et al.* (2013) Root Stress and Nitrogen Deposition: Consequences and Research Priorities. *New Phytologist*, **197**, 712-719. <https://doi.org/10.1111/nph.12081>
- [134] Yuan, Z.Y. and Chen, H.Y.H. (2012) Fine Root Dynamics with Stand Development in the Boreal Forest. *Functional Ecology*, **26**, 991-998. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02007.x>
- [135] Lei, P., Scherer-Lorenzen, M. and Bauhus, J. (2012) The Effect of Tree Species Diversity on Fine-Root Production in a Young Temperate Forest. *Oecologia*, **169**, 1105-1115. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2259-2>
- [136] Brassard, B.W., Chen, H.Y.H. and Bergeron, Y. (2009) Influence of Environmental Variability on Root Dynamics in Northern Forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **28**, 179-197. <https://doi.org/10.1080/07352680902776572>