

# 氮沉降对森林细根动态和形态影响的研究进展

徐丽佳, 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

收稿日期: 2021年10月18日; 录用日期: 2021年11月22日; 发布日期: 2021年11月29日

## 摘要

近年来, 大气氮沉降的急剧增加是全球气候变化研究的焦点, 它对生态系统的影响极大。本文通过综述国内外学者的研究成果, 表明了氮沉降现象是呈现连年增加趋势的状态, 总结了氮沉降是如何影响细根动态和形态特征, 进而细根的生长动态(细根周转、呼吸、寿命)和生理生态(比根长、直径、生物量)又是如何响应生态系统中碳循环。在既有研究基础之上提供了很多N沉降影响细根动态和形态特征的证据, 这些证据对于未来开展细根综合研究具有重要的借鉴意义。

## 关键词

氮沉降, 细根, 动态, 形态, 影响

# Research Progress on Effects of Nitrogen Deposition on Dynamics and Morphology of Forest Fine Roots

Lijia Xu, Yajuan Xing\*

College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang

Received: Oct. 18<sup>th</sup>, 2021; accepted: Nov. 22<sup>nd</sup>, 2021; published: Nov. 29<sup>th</sup>, 2021

## Abstract

In recent years, the rapid increase of atmospheric nitrogen deposition has become the focus of global climate change research, which has a great impact on the ecosystem. This paper reviews the research results of scholars at home and abroad. It shows that the phenomenon of nitrogen deposition is present in successive years increases trend status, summarized the nitrogen deposition is

\*通讯作者。

how to affect the dynamic and fine root morphological characteristics. Furthermore, how the growth dynamics of fine roots (turnover, respiration and life span of fine roots) and ecophysiology (specific root length, diameter and biomass) affect the carbon cycle of the ecosystem. On the basis of the existing research, many pieces of evidence of the influence of N deposition on the dynamics and morphological characteristics of fine roots are provided, which have important reference significance for the comprehensive research of fine roots in the future.

## Keywords

Nitrogen Deposition, Fine Roots, Dynamics, Morphology, Effects

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

自 20 世纪以来, 化石燃料使用的增加和人口增长使 N 化合物排放达到了前所未有的水平[1], 在之前的一百年里, N 沉积率在过去一百年中增加了 3~5 倍[2]。N 沉积率已从 1995 年的 100Tg N yr<sup>-1</sup> 增加到 200 Tg N yr<sup>-1</sup> [3]。造成大气中氮浓度的升高, 引发氮沉降现象[4], 而氮沉降主要有 2 种来源方式, 其中人为来源则包括工业化燃料的燃烧[5]。有研究数据表明, 在过去的几十年里森林土壤中氮沉降的速率超出了我们的预期值, 有些甚至超出了一个数量级[6]。Galloway 和 Cowling [7]研究发现在过去的两个世纪里, 生态系统中的人为氮输入增加了将近 10 倍左右, Liu 等[8]研究发现自从 20 世纪 80 年代到 21 世纪初, 中国平均每年 N 沉降量从 13.2 kg/hm<sup>2</sup> 增加到了每年 21.1 kg/hm<sup>2</sup> [9]同时发现在中国东北和青藏高原 N 沉降也增加明显[10]。而随着全球氮沉降速率的加快, 土壤中 N 含量增加, 进而导致植物细根发生变化, 近年来, 国内外学者就细根是如何对氮沉降响应进行了深入研究, 虽然细根生物量占整个生态系统总生物量的 16%, 这一比例很低[11], 并且明显低于粗根生物量, 但其周转速度快于粗根, 且易于分解, 更有利于根系的生产[12]。

细根通常被定义为小于 2 mm 的根, 这是根系最重要的组成部分。在植物吸收养分和水之中, 细根也是重要的器官[13], 它们具有无木质部、直径小、抗逆性差、寿命短、生理活性强等特点。根据以往的研究, 不同植物或森林细根的生长和周转占净初级生产力的 20%~70% [14] [15] [16] [17], 在全球陆地净初级生产力中大约占比 33% [18]。研究发现在周转率较高的条件下, 细根不仅可以耗用植物大量的净初级生产力, 并且分解枯落物和根系, 以使得根系归还给土壤大量养分[19] [20]。在 N 作为主要的限制因素情况下[21], 土壤中大量的 N 含量会加速 N 循环, 导致森林生态系统中 C、N 分配格局发生改变[22]。从而影响植物的生长发育。大量研究同时表明, 植物会改变其养分获取的形式从而调整自身的生理形态特性, 例如通过变化细根的直径, 导致细根周转率和细根寿命下降。因此, 细根动态和形态的理解是进一步了解细根周转的重要前提。

细根的动态包括生长发育、呼吸、衰老和枯枝落叶的全过程。细根周转是细根动态的一部分, 它是通过调节根系的生理生态过程从土壤中获得养分和水分的生物学特性。细根周转一般被定义为细根生长率与死亡率的比值。是生态系统碳和养分循环的核心组成部分, 它可能在全球变化分析许多因素中都起着重要作用[23], 大气氮沉降对细根产量和周转是一个多因素影响的过程, 不同的氮素浓度对细根动态的影响水平差异很大[24]。导致地下 C 循环也会表现出巨大的差异性。故为了解 C 循环的过程, 就必须了

解细根的动态变化过程和形态特征[25] [26]。

细根的形态受多种环境因素的共同作用。一方面, 细根的形态影响着细根的功能; 通过改变细根的形态来获得最佳的营养资源是一种具有成本效益的利用策略[27] [28]。细根生物量和菌根侵染量的变化是细根生理形态研究的重点, 在氮沉降的背景下, 根表现出较高的可塑性[29]。但氮沉降对细根形态的影响与结论并不一致, 但可以肯定的是这些指标之间存在着一定的相互联系, 例如在森林生态系统中, 不同的 N 浓度水平使植物细根的直径变粗或变细, 植物细根的化学成分使得植物细根寿命缩短或延长, 进一步影响细根的周转率。因此, 了解氮沉降对细根形态的影响, 使得我们对生态系统 C 循环以及 C 模型的构建有了进一步的理解, 这对人们预测全球气候具有非常重大的意义。到目前为止, 国内外已经开展了很多的氮沉降实验方案, 然而由于相比较地上部分, 地下部分的测量难度加大, 而且由于本身时间和空间的异质性以及环境因子等差异性, 导致细根动态和形态的变化没有得出一致的规律性, 细根结构和生理也没有系统的论述。

虽然大气氮沉降对森林细根动态和形态的影响难以量化, 但是通过氮添加的实验, 我们仍然能够揭示一定的响应机制, 本文在近些年前人的研究基础之上, 总结了森林细根动态和形态是如何对 N 添加进行响应的, 进而对未来该领域的研究方向进行了展望。

## 2. 细根动态特征对氮沉降的响应

近年来, 越来越多的学者从植物地上部分的研究转到地下部分的探索[30], 其中发现细根动态对决定地下生态系统中碳流动具有重要作用。而细根周转是细根动态变化的关键因素之一, 受到生物和非生物因子的共同作用[31]。大气氮沉降通过改变细根的周转变过程来改变生态系统中的土壤碳库[32] [33], 因此, 要了解细根周转变, 就必须了解细根生长和死亡的动态变化, 其重要意义在于探索氮沉降背景下森林生态系统的碳和养分循环模式。

### 2.1. 氮沉降对细根生产的影响

细根生产一般是指细根在一年内的总生长量, 通常用一定时间间隔内细根生物量的现存量表示[34]。它是森林地下研究的重要部分。其中约占净初级生产力的 21%~33% [35]。在这一阶段, 关于氮素有效性对细根产量的影响还没有一致的结论。

Yuan 和 Chen [36]等人对荟萃进行分析的研究发现氮素有效性对细根生产的影响是随着氮素浓度的增加而增大, 当土壤中的氮量浓度达到 0.5%时, 细根生长将达到稳定不变亦或者略有降低, 同时研究中发现营养缺乏的土壤中, 植物将更多的养分分配给地下细根用于植物生长, 这可能是造成细根净初级生产力(NP)增加的可能原因。Hendricks [37]等人也得出一致的结论, 在 N 有效性增加条件下植物细根的生产 and 周转都将加大。

然而闫国永[38]等人的研究结果中发现, N 有效性的增加使得落叶松(*Larixgmelinii (Rupr.) Kuzen.*)植物细根的生产 and 周转都明显下降, 但是在土壤不同的深度下有所不同。Li [39]等人研究结果发现, 在全球范围内, 氮有效性的增加使得植物细根的生产 and 周转明显降低。同样在不同的氮浓度水平和不同土层中表现不同。然而, 在 Ostertag [40]等人在夏威夷山地森林植物细根的分析中表明, N 添加对细根的周转没有显著的变化。

对于 N 添加对细根生产的影响取决于很多的因素, 例如, 不同森林类型的差异, 森林中物种的差异以及氮添加量施用时间等的差异, 都会使得对细根生产的影响不同, 从而得出不同的结论[41], 因而在实验进行中应该探寻多种测量方法结合应用, 以使得数据更有科学性降低其他因素的影响。

### 2.2. 氮沉降对细根周转速率的影响

根系周转对陆地生态系统碳循环和养分循环具有重要作用, 主要受细根生产和死亡控制, 对于精确

测算细根周转速率来说既是生长到死亡的动态变化,但是由于根系周转率的测定方法很多,不同的方法得出的结果差异很大,而且估计的年限也不同[42][43],由于地下生态系统研究的复杂性和方法的多样性,使得N沉降对细根周转率的影响难以量化。此外,细根在不同物种间周转率也很高[44]。在这些研究中发现不同的环境影响因子通过影响氮添加的方式,从而对细根周转也造成不同的影响。

Nadelhoffer [45]等人综合分析认为随着土壤N有效性的增加,细根周转速率将加快,Marocco [46]等人研究发现N添加增加了土壤中N的含量,导致了N和有活性的氧化离子与细根的细胞壁以及核酸等进行反应,其反应进程产生的某种物质对细根造成危害[47]。这解释了N沉降可能会增加细根的周转,缩短细根的使用寿命。但是同样有相反的结论出现,Burton [48]等人通过对密歇根北部阔叶林植物细根分析表明,在氮有效性较高的条件下周转率降低,分析原因可能是因为在实验过程中实验所在地的气候条件具有特殊性以及实验的方法,研究的植物对象都是造成得出不同结果的可能原因。然而,Ostertag [40]等人在对夏威夷山地森林进行的植物细根动态分析发现,在短期实验中,氮添加并没有对细根的周转产生明显的影响。而且植物细根和叶片中营养的运输传递方式表现明显不同。

有学者研究发现,N沉降通过对土壤中N浓度影响进而间接影响土壤中的理化性质,造成植物细根周转速率的增加或者降低,目前对于细根的周转速率对N沉降的响应还没有得出一致的结论。而且由于影响的方法很多,因而今后我们应进行多种方法比较研究以及不同树种之间周转速率的测算。

### 2.3. 氮沉降对细根寿命的影响

细根中重要的生理生态学特征之一是细根寿命,它通常指细根从出生到死亡这一段时间存活的时期。在细根周转过程中,其决定性因素很大程度上在于细根寿命[49],即细根的寿命越长,周转速率越慢。反之,细根寿命越短,周转速率便越快。从另一方面来讲,周转速率快既归还到林地的养分越多。目前,氮添加对细根寿命的影响引起广泛的关注,但是对细根寿命影响的论述还没有一致性的结论。

Aber [50]等通过对栎树细根研究发现,在N有效性含量低的土壤中栎树细根平均寿命延长。反之,细根的平均寿命缩短,故表明细根寿命会随着土壤中N有效性含量的升高而缩短。分析其原因可能是地上部分对根的碳分配受到地下部分的调节作用。在对糖槭(*Acer saccharum* Marsh)细根进行研究时,Burton [51]等通过研究得出相反的结论,在N含量低的土壤中,细根的平均寿命反而会缩短。反之,细根的平均寿命会延长。故表明细根寿命会随土壤中N有效性含量的升高而延长。分析可能原因是由于细根获得了充足的C量,从而使得细根能够进行正常的生理活动。同时Adams [52]等人的研究也证实了这一结论,他对椴叶槭(*Acer negundo* L.)和白杨(*Sect. Populus*)两种树种进行的细根研究发现,在局部施氮的情况下,细根寿命明显延长。然而陈冠陶[53]等人的分析表明了扁刺栲(*Castanopsis echidnocarpa*)短期N有效性的增加并没有对植物细根寿命产生明显的影响。分析原因可能是因为样地土壤中较高的氮素含量,使得该地区天然林植被处于氮饱和或过剩状态。

这些研究中,往往只有一两年的观察时间,这只能说明短时间内细根动态对氮素的响应。因树种研究对象等原因,会对实验结果产生很大的影响。因而,在研究细根寿命对氮素响应的机理时,还需延长试验时间,以探索植物根系长效机制。

### 3. 植物细根形态特征对氮沉降的响应

细根形态的特征决定着地下根系和运输作用[54],进而影响生态系统C循环,在全球N沉降的背景下,通过影响森林细根的形态生理结构进而改变细根获取养分和水分的策略,细根直径、比根长、生物量等形态学指标能反映出细根水分和养分的吸收能力,这表明了细根形态对N沉降的响应,进而使我们了解和预测通过N添加的方式森林地上部分如何生长。

### 3.1. 氮沉降对细根比根长的影响

根长度和生物量之比定义为根长(SRL), 它表示根的长度单位重量。一般说来, 较高的比根长往往代表细根直径较小, 其更能有效地增加细根表面积去吸收土壤中更多营养性资源[55]。但是对于氮沉降对于比根长的影响机理, 目前的结论存在的争议还很多。

史顺增[56]等人通过研究表明杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.)幼苗细根比根长和氮添加水平呈现明显的正相关关系, 这表明植物细根具有对营养资源吸收的补偿作用, 比根长的增加弥补了细根生物量的降低。而 Ostonen [57]等人分析表明, 随着施氮量的增加, 细根的 SRL 一般呈下降趋势, Wan [58]等人为期三年在中国西部的油松(*Pinus tabulaeformis* Carrière)林中的分析表明, 油松一、二级细根的单根长和比根长随着 N 有效性的增加而降低, 大约降低了 20%。Chen [59]等人在为期 7 年对亚热带苦竹林增氮研究也得出相一致的结果。随着氮有效性的增加导致根系功能退化。同时发现根系形态基于土壤养分变化表现出高度的可塑性, 并且可能存在着一定的协同效应。贾林巧[60]等人在亚热带常绿阔叶林中进行的短期 N 添加实验中表明罗浮栲(*Castanopsis fabri* Hance)和米槠(*Castanopsis carlesii* (Hemsl.) Hay.)的细根低序级根的比根长、根组织密度、比表面积都具有明显的可塑性响应, 但是两种不同的外生菌根罗浮栲和米槠响应性不同, 增氮后罗浮栲比根长、比表面积和根长表现为正向可塑性响应, 而米槠则表现为负向可塑性响应。分析原因可能是因为比根长对环境变化的响应方式是由于物种间的反应差异。Liang [61]等人进行对湿地松(*pinus elliottii*)为期 1.5 年的实验表明湿地松细根的比根长不会随 N 添加而发生改变。Tobner [62]等人分析得出的结果与此相一致。

由于不同的森林气候条件下土壤氮有效性的差异, 不同的研究对象, 表现出细根形态的差异, 使得细根比根长对 N 有效性的响应程度也有所不同。今后应该增加研究范围, 在不同土壤、不同物种间丰富比根长的可靠性数据。

### 3.2. 氮沉降对细根直径的影响

细根直径是水分和养分速率的重要指标, 同时也最具有直观性, 大量的研究学者在以往的分析中发现细根直径与周转时间表现为正相关关系, 既细根越细, 周转时间越慢, 反之, 周转时间越快[63] [64]。即氮沉降通过影响细根直径, 从而间接影响细根周转。

陈海波[65]等人分析表明 N 有效性升高促进了植物细根直径的增大。但同时使细根的周转速率下降, 分析其可能的原因是 Al 离子浓度或者单宁酸浓度在土壤中相应的增加, 促使了细根直径的增加, 也可能是由于土壤 N 有效性增加, 养分和水分的运输需要通过增加细根中柱直径。但也有相反的研究结论, Wang [66]等人在亚热带森林细根研究中表明 N 有效性的增加使得植物细根直径降低, 其原因可能是由于该地区的 P 限制因素, 较小的细根直径具有高的周转率, 从而提高了对 P 的获取能力, 通过这种方式调整了生长策略[67]。郭伟 2016 [68]年对长白山阔叶红松林研究也得出一致的结论, 氮添加降低了细根的直径。

然而对于植物生长策略, 目前并没有权威的有力证据, 未来仍然需要加大树种内与树种间的探索以及将细根形态特征与解剖结构相结合。

### 3.3. 氮沉降对细根生物量的影响

细根生物量是基于细根生长发育状况而进行测定的, 因而细根的变化会影响其生物量的变化, 而细根生物量作为地下生态系统重要碳储量的形态指标, 急需探明与生态系统碳循环的响应机制, 为全球生态问题提供策略。但目前氮添加对细根生物量的影响仍然存在三种争论: 增加、减少、无影响。

有研究发现在受到 N 限制的生态系统中, 植物通过增加根系吸收 N 元素加速植物生长, 因而可能导致生物量的增加。然而在史增顺[57]等人的研究结果中发现, 杉木植物细根中的生物量随着 N 有效性水平的增加而降低, 同时发现植物对 N 素的消耗利用并不充分, 从而会引发 N 素在土壤中的堆积, 可能和土壤中的离子发生作用潜在的影响根系, 从而造成生物量降低[69]。如 N 沉降的改变降低了土壤的 pH 值, 以及土壤中可移动 Al 离子的增加抑制了细根根系的生长, 使得根系生物量减少。Li [70]等人在研究水曲柳和落叶松细根时发现表明, N 有效性的升高使得水曲柳的细根生物量下降, 但是对落叶松没有明显的变化。

研究表明, 细根生物量与温度、纬度等环境因素以及实验方法等因素有关[71]。故仍然需要在未来的研究中扩大有效的研究种类和方法去进一步探索。

#### 4. 展望

综上所述, 在氮沉降严重的背景下, 由于地下部分是非常复杂变化的生态系统, 根系对氮沉降的响应也非常敏感, 同时对调节 C 循环有着重要的作用, 但是在现研究阶段, 由于各生态系统之间根的结构与功能差异极大, 导致植物根系对氮沉降的反应也有很大差异。仅仅针对氮沉降对细根的影响是远远不够的。不能忽略环境因子对细根的影响。最近的研究发现, 越来越多的细根研究对细根的定义更加明确, 指的不仅仅是根小于 2 mm, 更多的是对细根的水平进行了细化。像传统以往的细根定义可能会带来不同的根分支层次结构中的显著性差异。随着研究的不断深入, 将细根进一步分为成吸收性细根和运输性细根。与此同时, 菌根是根系研究中不可或缺的研究部分, 菌根菌和植物根系共同构成菌根形成互惠共生体, 研究发现全球气候变化对丛枝菌根真菌的侵染率具有重要影响。因此, 菌根在地下部分的重要性不容忽视。细根动态和形态结构对 N 沉降的响应仍然没有得到一致性的结论, 而解决这些难题, 对理解全球气候变化反应的机理有着重要的意义。

#### 参考文献

- [1] Gruber, N. and Galloway, J.N. (2008) An Earth-System Perspective of the Global Nitrogen Cycle. *Nature*, **451**, 293-296. <https://doi.org/10.1038/nature06592>
- [2] Jefferson, M. (2015) IPCC Fifth Assessment Synthesis Report: "Climate Change 2014: Longer Report": Critical Analysis. *Technological Forecasting and Social Change*, **92**, 362-363. <https://doi.org/10.1016/j.techfore.2014.12.002>
- [3] Galloway, J.N., Townsend, A.R., Willem Erisman, J., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J.R., Martinelli, L.A., 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>
- [4] Ryan, M.G., Hubbard, R.M., Pongracic, S., Raison, R.J. and McMurtrie, R.E. (1996) Foliage, Fine-Root, Woody-Tissue and Stand Respiration in Pinus radiata in Relation to Nitrogen Status. *Tree Physiology*, **16**, 333-343. <https://doi.org/10.1093/treephys/16.3.333>
- [5] Anderson, D.M., Glibert, P.M. and Burkholder, J.M. (2002) Harmful Algal Blooms and Eutrophication: Nutrient Sources, Composition, and Consequences. *Estuaries*, **25**, 704-726. <https://doi.org/10.1007/BF02804901>
- [6] Dan, B. and Valentine, S.D.W. (2000) Do Forests Receive Occult Inputs of Nitrogen? *Ecosystems*, **3**, 321-331. <https://doi.org/10.1007/s100210000029>
- [7] Cowling, G. (2002) Optimizing Nitrogen Management in Food and Energy Productions, and Environmental Change. Reactive Nitrogen and the World: 200 Years of Change. *Ambio*, **31**, 64-71. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-31.2.64>
- [8] Liu, X., Zhang, Y., Han, W., Tang, A., Shen, J., Cui, Z., et al. (2013) Enhanced Nitrogen Deposition over China. *Nature*, **494**, 459-462. <https://doi.org/10.1038/nature11917>
- [9] Hyvönen, R., Persson, T., Andersson, S., Olsson, B., Ågren, G.I. and Linder, S. (2008) Fluxes of C and N<sub>2</sub>O in Swedish Forest Land—Results from the Lustra Programme. Impact of Long-Term Nitrogen Addition on Carbon Stocks in Trees and Soils in Northern Europe. *Biogeochemistry*, **89**, 121-137. <https://doi.org/10.1007/s10533-007-9121-3>
- [10] Vogt, K.A., Vogt, D.J., Moore, E.E., Littke, W., Grier, C.C. and Leney, L. (1985) Estimating Douglas-Fir Fine Root Biomass and Production from Living Bark and Starch. *Canadian Journal of Forest Research*, **15**, 177-179.

- <https://doi.org/10.1139/x85-030>
- [11] Thomas, R.Q., Canham, C.D., Weathers, K.C. and Goodale, C.L. (2010) Increased Tree Carbon Storage in Response to Nitrogen Deposition in the US. *Nature Geoscience*, **3**, 13-17. <https://doi.org/10.1038/ngeo721>
- [12] Logan, J.A. (1983) Nitrogen Oxides in the Troposphere: Global and Regional Budgets. *Journal of Geophysical Research Oceans*, **88**, 10785-10807. <https://doi.org/10.1029/JC088iC15p10785>
- [13] Razaq, M., Salahuddin, Shen, H.-L., Sher, H. and Zhang, P. (2017) Influence of Biochar and Nitrogen on Fine Root Morphology, Physiology, and Chemistry of *Acer Mono*. *Scientific Reports*, **7**, Article No. 5367. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-05721-2>
- [14] Dan, B. and Valentine, S.D.W. (2000) Do Forests Receive Occult Inputs of Nitrogen? *Ecosystems*, **3**, 321-331. <https://doi.org/10.1007/s100210000029>
- [15] 倪惠菁, 苏文会, 范少辉, 曾宪礼, 金艺. 养分输入方式对森林生态系统土壤养分循环的影响研究进展[J]. 生态学杂志, 2019, 38(3): 863-872.
- [16] Nadelhoffer, K.J. and Raich, J.W. (1992) Fine Root Production Estimates and Belowground Carbon Allocation in Forest Ecosystems. *Ecology*, **73**, 1139-1147. <https://doi.org/10.2307/1940664>
- [17] Kalyn, A.L. and Van Rees, K.C.J. (2006) Contribution of fine Roots to Ecosystem Biomass and Net Primary Production in Black Spruce, Aspen, and Jack Pine Forests in Saskatchewan. *Agricultural and Forest Meteorology*, **140**, 236-243. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2005.08.019>
- [18] Tateno, R., Hishi, T. and Takeda, H. (2004) Above- and Below-Ground Biomass and Net Primary Production in a Cool-Temperate Deciduous Forest in Relation to Topographical Changes in Soil Nitrogen. *Forest Ecology & Management*, **193**, 297-306. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.11.011>
- [19] Dowling, J.E. and Wald, G. (1981) Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. *Nutrition Reviews*, **39**, 135-138. <https://doi.org/10.1111/j.1753-4887.1981.tb06752.x>
- [20] 王玉霞. 地下净生产力、光合产物分配及根系周转对不同草地恢复措施响应[D]: [硕士学位论文]. 长春: 东北师范大学, 2014.
- [21] Vogt, K.A., Grier, C.C., Gower, S.T., Sprugel, D.G. and Vogt, D.J. (1986) Overestimation of Net Root Production: A Real or Imaginary Problem? *Ecology*, **67**, 577-579. <https://doi.org/10.2307/1938601>
- [22] Tonitto, C., Goodale, C. L., Weiss, M.S., Frey, S.D. and Ollinger, S.V. (2014) The Effect of Nitrogen Addition on Soil Organic Matter Dynamics: A Model Analysis of the Harvard Forest Chronic Nitrogen Amendment Study and Soil Carbon Response to Anthropogenic N Deposition. *Biogeochemistry*, **117**, 431-454. <https://doi.org/10.1007/s10533-013-9887-4>
- [23] Jackson, G. (2000) Special Issue: Root Dynamics and Global Change: An Ecosystem Perspective. Global Patterns of Root Turnover for Terrestrial Ecosystems. *New Phytologist*, **147**, 13-31. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00681.x>
- [24] 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>
- [25] Hasselquist, N.J., Metcalfe, D.B., Marshall, J.D., Lucas, R.W. and Höglberg, P. (2016) Seasonality and Nitrogen Supply Modify Carbon Partitioning in Understorey Vegetation of A Boreal Coniferous Forest. *Ecology*, **97**, 671-683. <https://doi.org/10.1890/15-0831.1>
- [26] Leppalammi-Kujansuu, J., Salemaa, M., Kleja, D.B., Linder, S. and Helmisaari, H.-S. (2014) Fine Root Turnover and litter production of Norway Spruce in a Long-Term Temperature and Nutrient Manipulation Experiment. *Plant and Soil*, **374**, 73-88. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1853-3>
- [27] Hodge, A., Berta, G., Doussan, C., Merchan, F. and Crespi, M. (2009) Plant Root Growth, Architecture and Function. *Plant and Soil*, **321**, 153-187. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9929-9>
- [28] 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**, 399-342. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12087>
- [29] 江俐妮, 魏红旭, 刘勇, 徐程扬, 马履一. 长白落叶松播种苗根系形态可塑性与氮素空间异质性关系[J]. 东北林业大学学报, 2010, 38(1): 24-27.
- [30] Reich, P.B., Walters, M.B. and Ellsworth, D.S. (1997) From Tropics to Tundra: Global Convergence in Plant Functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **94**, 13730-13734. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730>
- [31] Anderson, L.J., Comas, L.H., Lakso, A.N. and Eissenstat, D.M. (2003) Multiple Risk Factors in Root Survivorship: A 4-Year Study in Concord Grape. *New Phytologist*, **158**, 489-501. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00757.x>

- [32] Lucas, R.W., Klaminder, J., Futter, M.N., Bishop, K.H., Egnell, G., Laudon, H., *et al.* (2016) A Meta-Analysis of the Effects of nitrogen additions on base cations: Implications for Plants, Soils, and Streams. *Forest Ecology & Management*, **262**, 95-104. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.03.018>
- [33] 梅莉, 王政权, 程云环, 郭大立. 林木细根寿命及其影响因子研究进展[J]. 物生态学报, 2004, 28(5): 704-710.
- [34] 胡琪娟, 王霖娇, 盛茂银. 植物细根生产和周转研究进展[J]. 世界林业研究, 2019, 32(2): 29-34.
- [35] 陈光水. 杉木林年龄序列土壤呼吸与地下碳分配[D]: [博士学位论文]. 福州: 福建师范大学, 2009.
- [36] Yuan, Z.Y. and Chen, H. (2012) A Global Analysis of Fine Root Production as Affected by Soil Nitrogen and Phosphorus. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 3796-3802. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90143-D](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90143-D)
- [37] 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)
- [38] 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.
- [39] Li, W., Jin, C., Guan, D., Wang, Q., Wang, A., Yuan, F., *et al.* (2015) The Effects of Simulated Nitrogen Deposition on Plant Root Traits: A Meta-Analysis. *Soil Biology & Biochemistry*, **82**, 112-118. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.01.001>
- [40] Ostertag, R. (2001) Effects of Nitrogen and Phosphorus Availability on Fine-Root Dynamics in Hawaiian Montane Forests. *Ecology*, **82**, 485-499. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0485:EONAPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0485:EONAPA]2.0.CO;2)
- [41] Hendricks, J.J., Hendrick, R.L., Wilson, C.A., Mitchell, R.J., Pecot, S.D. and Guo, D. *et al.* (2010) Assessing the Patterns and Controls of Fine Root Dynamics: An Empirical Test and Methodological Review. *Journal of Ecology*, **94**, 40-57. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01067.x>
- [42] Trumbore, S.E. and Gaudinski, J.B. (2003) The Secret Lives of Roots. *Science*, **302**, 1344-1345. <https://doi.org/10.1126/science.1091841>
- [43] Gaul, D., Hertel, D., Borken, W., Matzner, E. and Leuschner, C. (2008) Effects of Experimental Drought on the Fine Root System of Mature Norway Spruce. *Forest Ecology and Management*, **256**, 1151-1159. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.016>
- [44] Vogt, K.A., Vogt, D.J., Palmiotto, P.A., Boon, P., O'Hara, J. and Asbjornsen, H. (1996) Review of Root Dynamics in Forest Ecosystems Grouped by Climate, Climatic Forest Type And Species. *Plant and Soil*, **187**, 159-219. <https://doi.org/10.1007/BF00017088>
- [45] 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>
- [46] Delledonne, M., Zeier, J., Marocco, A. and Lamb, C. (2001) Signal Interactions between Nitric Oxide and Reactive Oxygen Intermediates in the Plant Hypersensitive Disease Resistance Response. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 13454-13459. <https://doi.org/10.1073/pnas.231178298>
- [47] 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>
- [48] Burton, A.J., Jarvey, J.C., Jarvi, M.P., Zak, D.R. and Pregitzer, K.S. (2015) Chronic N Deposition Alters Root Respiration-Issue N Relationship in Northern Hardwood Forests. *Global Change Biology*, **18**, 258-266. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02527.x>
- [49] Adams, T.S. and Eissenstat, D.M. (2015) On the Controls of Root Lifespan: Assessing the Role of Soluble Phenolics. *Plant & Soil*, **392**, 301-308. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2465-x>
- [50] Galloway, J.N., Aber, J.D., Erisman, J.W., Seitzinger, Sybil P., Howarth, R.W., Cowling, E.B., *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)
- [51] Pregitzer, K.S., Laskowski, M.J., Burton, A.J., Lessard, V.C. and Zak, D.R. (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>
- [52] Adams, T.S., Luke, M.C.M. and Eissenstat, D.M. (2013) Foraging Strategies in Trees of Different Root Morphology: The Role of Root Lifespan. *Tree Physiology*, **33**, 940-948. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt067>
- [53] 陈冠陶, 彭勇, 郑军, 等. 氮添加对亚热带次生常绿阔叶林扁刺栲细根生物量、寿命和形态的短期影响[J]. 植物生态学报, 2017, 41(10): 1041-1050. <https://doi.org/10.17521/cjpe.2016.0317>
- [54] Xia, M., Guo, D. and Pregitzer, K.S. (2010) Ephemeral Root Modules in *Fraxinus mandshurica*. *New Phytologist*, **188**, 1065-1074. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03423.x>



- [55] Kramer-Walter, K.R., Bellingham, P.J., Millar, T.R., Smissen, R.D., Richardson, S.J. and Laughlin, D.C. (2016) Root Traits Are Multidimensional: Specific Root Length Is Independent from Root Tissue Density and the Plant Economic Spectrum. *Journal of Ecology*, **104**, 1299-1310. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12562>
- [56] 史顺增, 熊德成, 冯建新, 等. 模拟氮沉降对杉木幼苗细根的生理生态影响[J]. 生态学报, 2017, 37(1): 74-83.
- [57] Ostonen, I., Lõhmus, K., Helmisaari, H.-S., Truu, J. and Meel, S. (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>
- [58] Wang, C., Han, S., Zhou, Y., Yan, C., Cheng, X., Zheng, X., et al. (2012) Responses of Fine Roots and Soil N Availability to Short-Term Nitrogen Fertilization in a Broad-Leaved Korean Pine Mixed Forest in Northeastern China. *PLoS ONE*, **7**, Article ID: e31042. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031042>
- [59] Chen, G.T., Tu, L.H., Peng, Y., Hu, H.-L., Hu, T.-X., Xu, Z.-F., et al. (2016) Effect of Nitrogen Additions on Root Morphology and Chemistry in a Subtropical Bamboo Forest. *Plant & Soil*, **412**, 441-451. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3074-z>
- [60] 贾林巧, 陈光水, 张礼宏, 陈廷廷, 姜琦, 陈宇辉, 范爱连, 王雪. 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.
- [61] Kou, L., Guo, D., Yang, H., Gao, W. and Li, S. (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>
- [62] Tobner, C.M., Paquette, A. and Messier, C. (2013) Interspecific Coordination and Intraspecific Plasticity of Fine Root Traits in North American Temperate Tree Species. *Frontiers in Plant Science*, **4**, Article No, 242. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00242>
- [63] Yong, Z., Su, J., Janssens, I.A., Zhou, G. and Xiao, C. (2014) Fine Root and Litterfall Dynamics of Three Korean Pine (*Pinus koraiensis*) Forests along an Altitudinal Gradient. *Plant and Soil*, **374**, 19-32. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1816-8>
- [64] Pregitzer, K.S., Deforest, J.L., Burton, A.J., Allen, M.F., Ruess, R.W. and Hendrick, R.L. (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)
- [65] Burton, A.J., Melillo, J.M. and Frey, S.D. (2010) Adjustment of Forest Ecosystem Root Respiration as Temperature Warms. *Journal of Integrative Plant Biology*, **50**, 1467-1483. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2008.00750.x>
- [66] Hang, J., Zhou, H., Wang, G., Xue, S., Liu, G. and Duan, M. (2017) Nitrogen Addition Changes the Stoichiometry and Growth Rate of Different Organs in *Pinus tabuliformis* Seedlings. *Frontiers in Plant Science*, **8**, Article No. 1922. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01922>
- [67] Boldt-Burisch, K.M., Gerke, H.H., Nii-Annang, S., Schneider, B.U. and Hüttl, R.F. (2013) Root System Development of *Lotus corniculatus* L. in Calcareous Sands with Embedded Finer-Textured Fragments in an Initial Soil. *Plant & Soil*, **368**, 281-296. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1505-z>
- [68] 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.
- [69] Martin, M.H. (1988) Reviewed Work: The Mineral Nutrition of Higher Plants by H. Marschner. *Journal of Ecology*, **76**, 1250. <https://doi.org/10.2307/2260650>
- [70] Mei, L., Gu, J., Zhang, Z. and Wang, Z. (2010) Responses of Fine Root Mass, Length, Production and Turnover to Soil Nitrogen Fertilization in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* Forests in Northeastern China. *Journal of Forest Research*, **15**, 194-201. <https://doi.org/10.1007/s10310-009-0176-y>
- [71] Wang, G., Fahey, T.J., Xue, S. and Liu, F. (2012) Root Morphology and Architecture Respond to N Addition in *Pinus tabuliformis*, West China. *Oecologia*, **171**, 583-590. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2441-6>