

森林细根动态和形态对氮有效性增加响应的研究进展

董 宁, 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: 2021年1月6日; 录用日期: 2021年2月15日; 发布日期: 2021年2月23日

摘 要

逐年增加的大气氮沉降会影响森林生态系统的结构和功能。细根是植物根系中最具活力的组成部分, 在森林碳、养分及水分循环中发挥着重要作用。细根对土壤氮有效性增加的响应成为森林生态学和根系生态学的研究热点。本文综述了国内外有关土壤氮有效性增加对森林细根动态(生产、周转、寿命)与形态(比根长、直径、生物量)影响的研究概况, 归纳总结了各相关研究的试验结果, 进一步探讨了这一研究领域存在的问题和新的研究方向, 以为氮添加对森林细根动态和形态影响的研究提供理论依据和参考。

关键词

氮沉降, 细根形态, 细根动态, 研究进展

Research Progress of Forest Fine Root Dynamics and Morphology Respond to Increased Nitrogen Availability

Ning Dong, Yajuan Xing*

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

Received: Jan. 6th, 2021; accepted: Feb. 15th, 2021; published: Feb. 23th, 2021

*通讯作者。

文章引用: 董宁, 邢亚娟. 森林细根动态和形态对氮有效性增加响应的研究进展[J]. 世界生态学, 2021, 10(1): 100-111.
DOI: 10.12677/ije.2021.101010

Abstract

The increasing atmospheric nitrogen deposition will affect the structure and function of forest ecosystem. Fine roots are the most active component of plant roots and play an important role in forest carbon nutrient and water cycle. The response of fine roots to the increase of soil nitrogen availability has become a focus of forest ecology and root ecology. In this paper, the effect of soil nitrogen availability increased on the forest fine roots dynamics (production, turnover, lifespan) and morphology characteristics (specific root length, diameter, biomass) of domestic and international research profile were reviewed. The experimental results of various related studies were summarized and the existing problems and new research directions in this research field were discussed in order to provide theoretical basis and reference for the study of the effect of nitrogen addition on the dynamics and morphology of fine roots in forest.

Keywords

Nitrogen Deposition, Fine Root Morphological, Fine Root Dynamic, 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

森林是陆地生态系统中重要的主体。森林生态系统因其突出的环境效益在缓解全球变暖及维持全球碳循环方面中起着重要作用[1]。化石燃料燃烧及其他人类活动产生的氮沉积增加了对森林生态系统的氮输入。目前全球氮沉降的分布中心正在发生变化,从欧美等发达国家转向发展中国家,从温带区域扩展到热带亚热带区域[2]。我国是全球大气氮沉降速率最高的三大地区之一,从1980年至2010年,我国人为源活性氮产生量增加了近3倍(从 1.68×10^7 t增加到 4.82×10^7 t)。森林作为氮沉降的受体,全球氮沉降增加对森林生态系统产生显著影响[3] [4] [5]。由于森林生态系统的生产通常受氮有效性的限制,来源于大气中的氮输入增加将同时影响森林的地上和地下部分的生产[6]。

细根是森林地下部分资源获取的主要器官,是地下最具活力和生理活性的组成部分。细根的特性使其成为链接植物与土壤生态过程的枢纽。细根在土壤养分、水分和碳循环中起关键作用[7],在全球范围内,高达三分之一的陆地净初级生产力被分配给细根[8]。因此,研究土壤氮有效性增加对细根生长过程的影响机制与影响程度对我们更好地了解大气氮沉降增加情景下的生态系统碳循环有所助益。但目前针对森林生态系统对氮沉降增加的响应研究主要集中在地上部分。与之相比,地下部分对氮添加的响应研究较少,仍然处于初级阶段且研究结果具有很大的不确定性。这种地上与地下生态过程研究之间的不平衡使我们无法深入了解细根对氮沉降响应的内在机制。而且在以往进行的有关细根对外源氮添加的响应研究中,不同的试验结果也具有差异性。细根动态及形态的变化与土壤氮素有效性之间的不确定关系导致我们无法准确预测氮有效性增加将如何影响森林树木细根的生长策略,进而无法深入理解森林生态系统的碳及养分循环的过程。

虽然大气氮沉降综合了各种难以量化的因素共同改变森林细根的动态和形态,但我们可以通过模拟氮沉降的实验来揭示其响应。本文综合了近年来土壤氮有效性增加(包括氮添加和自然氮有效性梯度)对细

根多个重要的动态(生产、周转、寿命)和形态指标(直径、比根长、生物量)影响的研究结果, 并指出该领域未来可能的研究方向。

2. N 沉降对细根动态的影响

2.1. 细根动态

细根动态对陆地生态系统中碳的流动起着重要的调节作用[7] [9] [10]。大气氮沉降增加通过改变细根动态等森林生态系统中碳循环的关键过程来改变土壤碳库[8] [11]。研究 N 沉降对细根动态的影响对理解和预测森林生态系统碳及养分循环具有重要意义。

2.2. 细根周转

细根的周转是细根持续生长和死亡的过程且对地下碳循环有重要贡献[12]。据估计, 细根的生产 and 周转量约占全球陆地净初级生产力的 33% [13]。由于细根是森林生态系统隐藏在地下的另一部分, 我们预测环境变化对细根动态影响的能力由于测量根系动态的困难而受到限制。同时不同的测量方法各有其优缺点, 这使准确的估算细根周转率成为地下生态学的一个挑战[14]。此外, 细根的周转率在同一物种内部、不同物种间和不同森林类型中变化量很大[15]。以往进行的大量研究结果具有高度的差异性, 在这些研究中, 氮添加对细根周转可能增加、抑制或没有影响。

一般来说, 试验性添加氮会显著增加土壤氮素的有效性[16] [17]。Hendricks [7]等人提出了两种氮有效性影响细根周转的假说, 他认为细根的周转率会随土壤氮有效性增加而增加, 这一假说得到的理论支持更多。Nadelhoffer [6]等人综合分析了当时的研究结果也支持这个假说。郭大力[18]等人综述了 2000 年以来的最新研究结果和大量的微根管研究结果, 也同样支持这一假说。近年来, 一些研究结果也验证了这一假说, 例如 Wang [19]等人对东北阔叶红松林的短期增氮实验中发现细根的周转率随施氮量的增加而增加, 这表明在高氮环境下地下碳循环速率增加。Kou [20]等人对亚热带湿地松的细根研究发现, 施氮增加了吸收根的周转率但对运输根无影响, 这主要与吸收根的特性和环境因素有关[8]。施氮使原本氮限制的土壤转变为磷限制, 负责获取养分的吸收根代谢活跃需要大量的碳来维持[21]。当土壤局部的养分耗尽时植物会为了降低维护成本优先替换它们, 而运输根的建造成本较高, 植物将维持它们继续生存, 以保持资源运输进而优化碳分配策略, 以提高资源获取速率进而导致吸收根的周转速率增加[10] [21]。

相反, 一些研究结果并不支持这一假说。Burton [22]等人对密歇根北部阔叶林细根动态研究发现, 在氮素有效性较高的地方根系周转率较低。Yan [23]等人对北方森林细根动态的研究中得出了类似的结论。其原因可以用成本—效益理论解释[24], 该理论认为植物必须在充分吸收养分和最少的 C 投资之间进行权衡, 只要细根获取养分的效益超过维持它们存活的碳成本, 根系就可以继续生存。所以, 增氮使细根的周转率降低。Ostertag [25]等人对夏威夷山地森林细根研究表明, 根系和叶片在养分供应方面的表现不一定一致, 叶片倾向于通过增加周转率来响应养分有效性的增加。而在他的研究中短期的氮添加对细根的周转并未发生显著变化。

研究得出相互矛盾的结论, 其原因可能是由于不同的森林类型对氮有效性增加的响应不同[26]。此外, 不同的物种、施氮的时间以及不同的氮素形式产生的效果也可能不同[25] [27] [28]。不同的测量方法也会对细根的周转率的估测产生影响[29]。在未来的研究中要扩大研究范围以加强不同树种细根周转速率之间的对比并将多种研究方法结合使用。

2.3. 细根生产

细根生产是森林地下生产的最大组成部分, 在陆地生态系统的生物地球化学循环中起着重要作用

[30]。人类活动导致氮沉降增加,地上净初级生产力有望增加,但地下部分中细根生产对氮沉降的响应尚无一致结论。

Nadelhoffer [6]等人提出了四种细根生产与氮有效性相关变化的假设,分析了主要来自 N 平衡法的数据,认为随着土壤 N 有效性的提高,细根生产与周转都增加,这一假说得到的理论支持最充分。Yuan 和 Chen [31]等人的 meta 分析结果也表明,在陆地生态系统中,细根产量随着土壤氮和磷含量的增加而增加。因为在自然“贫瘠”的生态系统中,植物的生长往往会受到土壤养分的限制。细根从土壤中吸收养分以供给植物地上部分的生长,养分吸收越多细根中的养分浓度就越高,新陈代谢更快,导致更多养分被转移到地上部分[32] [33],光合作用速率因此升高,高光合速率可以提供更多的碳,以满足增加根系生长和养分吸收的代谢需求,继而较高的地上植被净初级生产力(Net Primary Productivity, NPP)也会促进地下生产[34]。

Peng [35]等人在根据从全球氮添加试验中收集的数据得出了相反的结论,他的研究结果显示,外源氮添加显著降低了细根生产,说明氮的添加降低了碳分配到根系的比例。而 Li [26]等人综合分析了 54 篇论文的研究结果,得出模拟氮沉降没有显著改变细根生产这一结论。以上研究结果也可以用根系的“投入-收益”原则解释,即当土壤 N 有效性增加,树木维持细根生理活性的投入(消耗 C)比重新构建新根的投入低,细根能长时间占据土壤营养空间,有机会吸收更多的 N (收益 N),使细根生产量保持不变或降低[25]。

氮添加对细根生产影响的变化方向和程度取决于多种因素。理解土壤养分有效性变化如何影响根系生产的因素很复杂[25]。首先,不同的研究方法对细根产量的估计值在数量上存在很大差异[36]。其次,在树种组成和其他环境因素不同的地点之间进行比较也存在差异。例如, Majdi 和 Kangas [37]等人对高氮沉积的云杉林进行施氮的研究结果表明,氮添加会降低根系产量和寿命。而在低氮沉积的云杉林中施氮却提高了细根的生产量[38]。此外施氮的长期效应可能不同于短期[18] [19]。由于这些因素产生的局限性,使我们很难在不同的研究中比较这些结果。今后的研究应囊括更多的森林类型和测量方法,在物种组成、气候条件和氮有效性梯度上相对恒定的不同地点之间进行氮添加处理实验并将结果进行比较,进一步推动我们对细根生产与土壤氮有效性之间关系的探索。

2.4. 细根寿命

细根的寿命对碳和养分循环至关重要,是土壤有机质和生态系统碳平衡长期变化的关键环节[24]。随着微根管技术的发展,我们可以观察到根系的生长过程,但根系研究中最具挑战性的一个方面就是确定单个根的寿命,即细根死亡或不再发挥资源捕获作用的时间[12]。我们预测某一特定物种或生态系统的根系寿命的能力有限,因为细根的死亡并不是瞬时发生的,这使细根的寿命成为一个随着时间的推移而发生的、需要多次反复观察的过程,同时也是一个决定植物碳通过根系周转进入土壤的重要但却难被量化的参数。虽然氮添加对细根寿命的影响现已引起了人们的广泛关注,但细根的寿命在空间和时间上都是高度可变的,目前尚未形成广泛的共识。

Burto [22]等人研究发现,在氮素有效性较高的地方根系平均寿命较长。这表明,只要根系所提供的营养物质超过了维持其生存所需的成本,根系就有可能继续存活。他认为在云杉、冷杉和杨树的幼树细根研究中得出相反结论的原因可能是由于不同树种的细根寿命对土壤氮有效性变化的响应不同,即细根的寿命对增加土壤氮有效性的响应可能是所研究物种的特定反应,细根寿命的增加、减少和不变都是有可能发生的。Adams [39]等人的研究验证了这一结论,他认为生长在富氮土壤中的根系应具有更长的寿命,因为相比于在养分不充足土壤中觅食的根系,它们可为植物提供更多的限制性资源。他对桤叶槭和白杨这两个高比根长的树种的细根研究结果显示,细根寿命在局部施氮的情况下显著延长。但在两种低

比根长的树种黄樟和鹅掌楸中却未观察到明显的差异。资源优化理论预测具有低比根长的物种应该有更长的寿命, 因为构建这些根的成本更高[40]。于水强[41]等人的研究发现水曲柳的细根对 N 有效性提高的响应较敏感, 而落叶松细根的反应较迟缓。施氮处理增加了水曲柳细根的寿命而对落叶松细根寿命无影响。

土壤初始养分状况的差异对于细根寿命对氮添加的响应有重要的影响。陈冠陶[42]等人的研究发现短期氮添加对扁刺栲细根寿命未产生显著影响。他认为原因可能是由于该样地内土壤氮素含量较高, 使该区域的天然林植被可能处于氮饱和状态, 因此进一步的氮添加未对扁刺栲根寿命产生显著影响。Luk [43]等人也认为细根寿命对养分和水分添加的响应可能取决于添加处理前土壤养分和水分的限制程度。他的研究发现细根寿命没有随着土壤氮的添加而改变。

细根寿命是由植物的内在特性(例如根直径、分枝顺序、生根深度和菌根共生体)和外环境(例如土壤氮和水分利用率、温度和大气二氧化碳浓度)等多种因素共同作用决定的, 任何一个因素的改变都可能导致细根达不到预期寿命[44]。此外, 可变的方法、树种内和树种间的差异、土壤环境的复杂相互作用以及短期和长期施氮都可能导致所观察到的结果的多样性[45]。在今后的研究中, 需要加强在同一林型内及不同林型间细根寿命沿不同自然土壤氮有效性梯度的比较研究, 扩大研究范围, 进行不同树种之间的对比, 同时在氮添加对细根寿命影响的情况下, 必须考虑在施氮前被添加的土壤资源状态。

3. 氮沉降对细根形态的影响

细根的形态变化是森林生态系统对氮添加响应的重要组成部分。细根的形态结构与其生理功能之间联系紧密, 全球氮沉降增加通过改变森林细根的形态影响其生理功能进而改变细根获取资源的策略(例如水分及养分的吸收过程) [46]。细根的比根长、直径和生物量是评估细根水分和养分吸收能力的重要指标, 其变化可以反映细根的形态结构对氮添加的响应, 进而使我们可以了解和预测氮添加如何影响森林地上部分的生长[40]。

3.1. 细根比根长

比根长(SRL)是根长和生物量的比值, 代表细根单位重量的根长。是一个可以表征根系效益与根系成本的指标[47] [48] [49] [50]。细根在其生长过程中对土壤氮素有效性增加的响应表现出高度的可塑性。一般来说, 假定根组织密度恒定, 直径小的根具有高的比根长, 高 SRL 的细根可能更有效地增加细根表面积并以相对较低的生物量投资来获取土壤资源, 同时也意味着根系的生长具有更大的可塑性, 水分及养分吸收能力也有更大的可塑性, 可能会从土壤中吸收更多的养分[51] [52]。

以往关于细根的比根长对氮添加响应的结论存在分歧。Ostonen [53]等人的 meta 分析表明, 细根的 SRL 一般随施氮量的增加而降低。近年来一些研究结果支持这一结论, 例如 Wan [19]等人对中国西部的油松人工林中进行三年的氮添加试验发现, 随着施氮量的增加, 油松一、二级细根的单根长和比根长均随施氮量的增加下降了 20%。Chen [54]等人对亚热带的苦竹林进行 7 年的增氮实验也得出了相似的结论。根系形态对土壤养分变化具有可塑性, 当外源氮添加使土壤氮有效性增加时, 植物更偏向于在寿命更长的高阶根中投入更多的碳, 以提高碳的利用效率[55]。其次, 增氮导致土壤酸化和 Al^{3+} 毒性增强, 使根系功能退化[56] [57] [58]。研究发现 SRL 与根系呼吸呈正相关($P < 0.001$, $R^2 = 0.93$) [59], 与根系寿命呈负相关($P < 0.001$, $\chi^2 = 26.2$) [44]。低阶根的 SRL 降低可能意味着氮的添加降低了根系代谢, 同时延长了寿命。低阶根的生长和代谢受到氮的抑制, 可能导致地下碳循环减慢[54]。

施氮后不同树种的细根可能会采取不同的养分觅食策略。贾林巧[60]等人对亚热带常绿阔叶林主要优势树种罗浮栲和米楮的短期氮添加实验的研究结果显示, 施氮后罗浮栲细根低阶根的比根长和比表面积均具有显著正向的氮可塑性响应, 同时根组织密度降低。而米楮的低阶根的比根长则表现为负向效应伴

随着根组织密度增加。表明施氮后罗浮栲采取了快速获取养分的策略, 而米槠采取了相对保守的策略。Zhang [61]等人对三种温带阔叶红松林的优势树种进行八年的氮添加试验发现, 增氮使紫段和水曲柳的第二至第五根级的比根长减少, 而红松却没有类似的变化。

SRL 对环境变化的指示性差异被认为是物种间的反应, 但它可能对物种内的氮添加反应较小。Kou [62]等人对湿地松的增氮 1.5 年试验得出细根的 SRL 并没有随氮添加而改变。这与 Tobner [63]等人研究结果一致, 他认为 SRL 不会随土壤养分的变化而发生变化。SRL 本质上由细根的直径和根组织密度共同决定, 细根直径和根组织密度具有更大的 Blomberg 的 K 值[64], 细根直径和根组织密度的保守性也可能导致比根长变化不显著。

不同气候类型的森林土壤氮有效性的情况不同, 细根比根长的响应程度也不同。SRL 对环境变化的指示性差异也被认为是物种间的反应, 不同树种的细根形态特征对增氮的响应不尽相同, 这使得 SRL 的数据在树种间存在较大差异。在未来的研究中, 应该扩大研究范围, 对不同土壤条件下树种的比根长进行归纳总结, 丰富不同树种间比根长的数据。

3.2. 细根直径

细根直径是一个与养分和水分吸收直接相关的重要指标。与其他根系性状相比, 直径可能是最重要的形态特征[65]。根系的吸收效率与直径相关, 细根的直径对土壤养分供应的变化具有可塑性[66]。直径小、比根长高的根可能从土壤中吸收更多的水分和养分, 其寿命较短, 周转速率更快[51]。氮沉降通过改变细根的直径改变细根对养分和水分的吸收效率, 进一步改变了地上部分的生长。

增氮可以通过改变细根解剖性状来驱动直径的变化。Krasowski [67]等人的研究显示, 在较高的氮处理下根系中柱增加。Wang [68]等人对六种温带树种进行增氮试验的结果与之类似, 他发现增氮使细根的直径显著增加主要是由于细根的中柱直径增加而不是皮层厚度增加。导致中柱半径增大的主要原因可以解释为细胞水平上的一些解剖性状对增氮的不同反应, 即导管的总横截面积显著增大。因此, 这是导致中柱半径增大和根直径增大的主要原因。

细根直径在增氮条件下增加也会延长细根寿命, 在土壤氮含量较高的情况下, 较长的寿命为吸收性细根提供了更长的时间来吸收资源, 从营养吸收和维护成本的角度来看, 可能提供更好的成本价值比[69]。Wang [70]等人研究结果表明, 施氮增加了油松高阶根的中柱和管胞直径但对细根直径的变化无显著影响。这表明增氮可以通过影响高阶根的解剖特征来提高水分运输能力。Liu [71]等人对黄土高原的油松林进行不同梯度的增氮实验发现低阶根比高阶根对施氮更敏感, 低氮水平显著降低了一二级根的直径而细根的平均直径差异不显著。由此可见, 即使是同一树种, 由于环境因素和施氮量的不同, 细根直径的变化也会存在差异。

Wang [72]等人的研究发现增氮显著降低了亚热带森林细根的直径, 其原因可能是由于氮添加加剧了该样地内的磷限制, 细根通过增加周转速率提高对 P 的获取, 直径较小的细根具有较高的周转率, 细根通过降低直径和增加比根长来调整生长策略, 在土壤磷含量较低条件下扩大细根单位质量的吸收面积[24] [73]。

根系直径在树种内和树种间存在差异, 在日后的研究中要扩大研究范围, 在更广泛的环境条件下, 增加对不同树种的采样研究对比。将根系形态的变异性及其与解剖结构的关系相结合, 加强细根的解剖结构的变化与形态变化之间的联系。

3.3. 细根生物量

根系生物量是陆地生态系统地下碳储量的重要组成部分, 细根生物量是生态系统氮添加试验中最常

研究的根系指标[73]。大量的研究表明土壤中氮的有效性对细根生物量有直接影响[74] [75]。细根通过生物量的变化响应土壤氮含量的变化, 关于树木细根响应氮添加的变化结论不一, 仍需继续深入研究。

许多研究表明, 细根的生物量与土壤养分有效性相关, 但变化的方向和幅度主要取决于树种和方法[25]。Li [27]等人发现施氮显著降低了水曲柳细根的生物量, 但对落叶松没有影响。这可能是由于当土壤氮的有效性因氮添加而增加时, 更多的资源投入到地上, 分配给根系的碳减少, 导致细根生物量减少[25]。而落叶松是一种外生菌根树种, 很可能是这些菌丝比细根本身对土壤氮有效性的变化更敏感[78]。此外, 针叶树与阔叶树对土壤氮有效性的响应可能也不同。然而 Kou [63]等人对亚热带湿地松的增氮实验中发现, 细根的生物量随氮添加水平的升高显著增加, 这可能与该研究地点的 P 含量较低有关, 该研究地点最初受到 N 和 P 的限制。外源氮添加缓解了氮限制同时持续加重了磷限制, 细根感受到环境的变化, 当矿质元素缺乏时, 更多比例的生物量被分配到根系。

在不同生态系统和气候类型下, 土壤养分条件的差异以及其他生物和非生物因素的不同, 模拟氮沉降对细根生物量的影响也不同。Li [27]等人的 Meta 分析结果表明模拟氮沉降显著增加了北方气候条件下的细根生物量, 但没有改变热带、亚热带和温带气候条件下的细根生物量。然而 Yuan 和 Chen [74]对北方森林的 meta 分析发现, 北方森林细根生物量随土壤氮有效性增加显著降低。丁丽智[76]等人也得出了相似的结论。

细根生物量与林分特征或环境条件、气温、研究方法等多种因素有关。施氮对细根生物量的影响可能取决于林龄、试验时间和土壤性质。不同植被类型对氮添加的敏感性不同[77]。此外土壤温度和湿度可能是控制细根生物量的重要因素。例如, 在一些地区, 土壤变暖增加了氮矿化, 减少了细根生物量, 从而降低了地下碳的分配[78]。增氮对细根生物量的影响至今仍未有一致的结论, 在今后的研究中应包括更多的种类和方法, 可进一步加深我们对细根生物量与土壤氮有效性之间关系的理解。

4. 展望

综上, 氮沉降是全球森林生态系统面临的一个严峻问题。细根作为森林生态系统中不可或缺的组成部分, 对氮添加的响应机制十分复杂且受多种因素共同影响。生长环境的差异和技术的局限性阻碍了我们对细根的深入了解。随着科学技术的发展, 为推动根系生态学的研究, 在未来的研究中, 需要我们加强以下方面。

4.1. 重新定义细根

长期以来, 根系科学家们一直在寻求分类和了解具有复杂多样性根系的方法。传统意义上树木的细根被有些武断的定义为直径 ≤ 2 mm 的根。但最近的研究指出, 这种单一的基于直径的分类是不合理的, 细根的动态和生理功能在这个直径范围内有显著的变化。Fitter 及 Pergiter 等人研究细根的结构属性和它们功能之间的联系大力推动了基于根序分类方法的发展。近年来许多研究表明细根性状在不同的根分支层次结构中差异显著[79] [80]。这些在根序间不同的细根性状(例如细根寿命、周转、直径、比根长等)通常对陆地碳、水和养分循环极其重要。将具有不同功能特性的细根组合成一个单一的样本进行研究可能会混淆我们对营养循环相关过程的理解。随着研究的深入许多研究人员认为应该将细根分成两个不同的类别: 吸收性细根和运输性细根。吸收性细根是低阶的远端根, 主要负责获取和吸收土壤资源。运输性细根是较高阶的根, 主要起结构和运输作用。二者之间的功能差异类似于植物地上部分中叶片和细枝之间的功能差异。通过考虑吸收性和运输性细根中氮和其他元素的不同浓度以及不同的季节动态, 可以改善通过细根的生态系统水平养分通量的估计[21] [81]。这种基于功能分类的方法与基于根序的方法相比, 加快了测量速度, 同时仍然可以跨植物物种进行有意义的比较。

未来研究的主要方向是开发快速区分细根功能分类的工具以及更广泛地采用功能分类的方法对细根进行建模, 这会为更好地了解陆地生物圈的地下过程提供机会。

4.2. 多种研究方法结合

因为根系是大多数陆地生态系统“隐藏的一半”, 我们观察细根动态的能力受到严重限制。细根动态的测量结果可能高度依赖于所使用的调查方法。不同的方法在测量各种细根动态和形态的指标上各有其独特的适用性[82] [83]。目前对于这些研究方法没有一种是绝对可靠的, 因为没有任何一种方法可以对细根的动态做出直接的测量。科学家们也一直致力于优化测量方法, 推动根系研究的发展, 并将不同的方法联合使用来提高测量细根动态和形态指标的精度。由于不同研究方法的局限性, 如何更好地估测细根的动态和形态指标尚未达成共识。因此, 在今后的研究中不要依赖单一的方法, 而应该在资源允许的情况下, 采用多种技术组合来验证对细根各项指标的估计。鉴于细根对森林生态系统功能的重要性和对C循环的重大贡献, 我们有必要解决测量方法上的困难, 并提高测量精度使其结果更具有可靠性。

4.3. 整合菌根

菌根是绝大多数陆地植物根系功能的正常组成部分, 菌根共生是植物与土壤真菌长期共同进化的结果。细根和相关菌根真菌在资源觅食中进化出各种类型的可塑性(例如, 形态、生理和菌根可塑性), 以响应不同的环境条件[56]。这种共生关系具有改变土壤的理化性质和根系形态及化学成份的能力, 也会从根本上改变植物获取地下资源的策略。菌根共生体的多样性和复杂性阻碍了我们对不同物种间的根性状进行比较研究。在全球气候变化的背景下, 细根和菌根的形态特征也会发生改变, 从而改变了根系的地下觅食策略。我们对菌根定殖如何响应氮(N)沉降的认知仍然是初步的[84]。如果只关注菌根共生体的一部分(根)而忽视另一部分(土壤中的真菌菌丝和根茎菌), 那么在离体根上测量的根系养分获取率不能完全代表真实的养分吸收的数量和速度。尤其是在一些外生菌根的树种中, 很可能是这些菌丝而不是细根本身对土壤氮有效性的变化敏感[85]。

菌根真菌在氮循环中具有重要作用但至今仍被忽略。在今后的研究中我们要综合描述根系和菌根的特性, 这将有助于全面了解不同树种的养分获取策略。不同树种之间的营养觅食策略是互补的, 只有同时考虑根系和菌根真菌, 地下性状和养分获取之间的预测关系才是较为准确的。

参考文献

- [1] Gordon, B.B. (2008) Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science*, **320**, 1444-1449. <https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- [2] 鲁显楷, 莫江明, 张炜, 等. 模拟大气氮沉降对中国森林生态系统影响的研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(5): 500-522.
- [3] Pregitzer, K.S., Burton, A.J., Zak, D.R. and Talhelm, A.F. (2008) Simulated Chronic Nitrogen Deposition Increases Carbon Storage in Northern Temperate Forests. *Global Change Biology*, **14**, 142-153. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01465.x>
- [4] Brookshire, E.N.J., Valett, H.M., Thomas, S.A. and Webster, J.R. (2007) Atmospheric N Deposition Increases Organic N Loss from Temperate Forests. *Ecosystems*, **10**, 252-262. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9019-x>
- [5] Aber, J., McDowell, W., et al. (1998) Nitrogen Saturation in Temperate Forest Ecosystems. *BioScience*, **48**, 921-934. <https://doi.org/10.2307/1313296>
- [6] Nadelhoffer, K.J. (2000) Research Review: 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>
- [7] Joseph, J., et al. (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)
- [8] Matamala, R., 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>
- [9] Liu, L.L. and Greaver, T.L. (2010) A Global Perspective on Belowground Carbon Dynamics under Nitrogen Enrichment. *Ecology Letters*, **13**, 819-828. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01482.x>
- [10] Luke, M.M., et al. (2015) Redefining Fine Roots Improves Understanding of Below-Ground Contributions to Terrestrial Biosphere Processes. *The New Phytologist*, **207**, 505-518. <https://doi.org/10.1111/nph.13363>
- [11] Nadelhoffer, K.J., Aber, J.D. and Melillo, J.M. (1985) Fine Roots, Net Primary Production, and Soil Nitrogen Availability: A New Hypothesis. *Ecology*, **66**, 1377-1390. <https://doi.org/10.2307/1939190>
- [12] Robinson, D. (2012) Measuring Roots: An Updated Approach. *Experimental Agriculture*, **48**, 466-467. <https://doi.org/10.1017/S0014479712000294>
- [13] Jackson, R.B., Mooney, H.A. and Schulze, E.D. (1997) A Global Budget for Fine Root Biomass, Surface Area, and Nutrient Contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **94**, 7362-7366. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.14.7362>
- [14] Helmisaari, H.S., Ostonen, I., Lhmus, K., Derome, J. and Njå, P. (2009) Ectomycorrhizal Root Tips in Relation to Site and Stand Characteristics in Norway Spruce and Scots Pine Stands in Boreal Forests. *Tree Physiology*, **29**, 445-456. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpn042>
- [15] 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 & Soil*, **187**, 159-219. <https://doi.org/10.1007/BF00017088>
- [16] Deng, L., Peng, C., Zhu, G., et al. (2017) Positive Responses of Belowground C Dynamics to Nitrogen Enrichment in China. *Science of the Total Environment*, **616-617**, 1035-1044. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.215>
- [17] Lu, M., Yang, Y., Luo, Y., Fang, C. and Li, B. (2011) Responses of Ecosystem Nitrogen Cycle to Nitrogen Addition: A Meta-Analysis. *New Phytologist*, **189**, 1040-1050. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03563.x>
- [18] 郭大立, 范萍萍. 关于氮有效性影响细根生产量和周转率的四个假说[J]. 应用生态学报, 2007(10): 2354-2360.
- [19] 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**, e31042. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031042>
- [20] Kou, L., 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>
- [21] 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>
- [22] 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>
- [23] Yan, G., Chen, F., Zhang, X., Wang, J., Han, S., Xing, Y., 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>
- [24] Eissenstat, D.M. (1997) The Ecology of Root Lifespan. *Advances in Ecological Research*, **27**, 1-60. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60005-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60005-7)
- [25] 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)
- [26] 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>
- [27] Mei, L., Gu, J., Zhang, Z. and Wang, Z. (2017) 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>
- [28] Jourdan, C., Silva, E.V., Goncalves, J.L.M., Ranger, J., Moreira, R.M. and Laclau, J.P. (2008) Fine Root Production and Turnover in Brazilian Eucalyptus Plantations under Contrasting Nitrogen Fertilization Regimes. *Forest Ecology & Management*, **256**, 396-404. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.034>
- [29] Guo, D.L., et al. (2007) Fine Root Heterogeneity by Branch Order: Exploring the Discrepancy in Root Turnover Estimates between Minirhizotron and Carbon Isotopic Methods. *New Phytologist*, **177**, 443-456. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02242.x>
- [30] Jackson, N.R.B. (2000) Research Review: Root Dynamics and Global Change: Seeking an Ecosystem Perspective.

- New Phytologist*, **147**, 3-12. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00676.x>
- [31] Yuan, Z.Y. and Chen, H.Y.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/10.1098/rspb.2012.0955>
- [32] Hendricks, J.J., Aber, J.D. and Hallett, N.R.D. (2000) Nitrogen Controls on Fine Root Substrate Quality in Temperate Forest Ecosystems. *Ecosystems*, **3**, 57-69. <https://doi.org/10.1007/s100210000010>
- [33] Lebauer, D.S. and Treseder, K.K. (2008) Nitrogen Limitation of Net Primary Productivity in Terrestrial Ecosystems Is Globally Distributed. *Ecology*, **89**, 371-379. <https://doi.org/10.1890/06-2057.1>
- [34] Elser, J.J., Bracken, M.E.S., Cleland, E.E., Gruner, D.S., Harpole, W.S., Hillebrand, H., *et al.* (2007) Global Analysis of Nitrogen and Phosphorus Limitation of Primary Producers in Freshwater, Marine and Terrestrial Ecosystems. *Ecology Letters*, **10**, 1135-1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>
- [35] Peng, Y., Guo, D. and Yang, Y. (2017) Global Patterns of Root Dynamics under Nitrogen Enrichment. *Global Ecology & Biogeography*, **26**, 102-114. <https://doi.org/10.1111/geb.12508>
- [36] Hendricks, J.J., Hendrick, R.L., Wilson, C.A., Mitchell, R.J., Pecot, S.D. and Guo, D. (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>
- [37] Majdi, K. (1997) Demography of Fine Roots in Response to Nutrient Applications in a Norway Spruce Stand in Southwestern Sweden. *Écoscience*, **4**, 199-205. <https://doi.org/10.1080/11956860.1997.11682396>
- [38] Andersson, H.M. (2005) Fine Root Production and Turnover in a Norway Spruce Stand in Northern Sweden: Effects of Nitrogen and Water Manipulation. *Ecosystems*, **8**, 191-199. <https://doi.org/10.1007/s10021-004-0246-0>
- [39] 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*, **9**, 940-948. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt067>
- [40] Weemstra, M., Kiorapostolou, N., Ruijven, J.V., Mommer, L. and Sterck, F. (2020) The Role of Fine-Root Mass, Specific Root Length and Life Span in Tree Performance: A Whole-Tree Exploration. *Functional Ecology*, **34**, 575-585. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13520>
- [41] 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.
- [42] 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.
- [43] 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>
- [44] Luke, M., *et al.* (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>
- [45] 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>
- [46] Hishi, T. (2007) 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>
- [47] 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>
- [48] Poorter, H. and Ryser, P. (2015) The Limits to Leaf and Root Plasticity: What Is So Special about Specific Root Length? *New Phytologist*, **206**, 1188-1190. <https://doi.org/10.1111/nph.13438>
- [49] Ostonen, I., Puttsepp, U., Blec, C., *et al.* (2007) Specific Root Length as an Indicator of Environmental Change. *Plant Biosystems—An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, **141**, 426-442. <https://doi.org/10.1080/11263500701626069>
- [50] Fitter, A.H. (1982) Morphometric Analysis of Root Systems: Application of the Technique and Influence of Soil Fertility on Root System Development in Two Herbaceous Species. *Plant, Cell & Environment*, **5**, 313-322. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1982.tb00928.x>
- [51] Eissenstat, D.M. (1992) Costs and Benefits of Constructing Roots of Small Diameter. *Journal of Plant Nutrition*, **15**, 763-782. <https://doi.org/10.1080/01904169209364361>
- [52] Robinson, D., Hodge, A. and Fitter, A. (2003) Constraints on the Form and Function of Root Systems. In: *Root Ecology*, Springer, Berlin, 1-31. https://doi.org/10.1007/978-3-662-09784-7_1
- [53] Ivika, O., *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>
- [54] Chen, G.T., Tu, L.-H., Peng, Y., *et al.* (2017) 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>
- [55] Chapin, J.B.A., Stuart, F., *et al.* (1985) Resource Limitation in Plants—An Economic Analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**, 363-392. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.002051>
- [56] Hodge, A. (2006) Plastic Plants and Patchy Soils. *Journal of Experimental Botany*, **57**, 401-411. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri280>
- [57] Mao, Q.G., *et al.* (2017) Effects of Long-Term Nitrogen and Phosphorus Additions on Soil Acidification in an n-Rich Tropical Forest. *Geoderma*, **285**, 57-63. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.09.017>
- [58] Hirano, Y., Isomura, A. and Kaneko, S. (2003) Root Morphology and Nutritional Status of Japanese Red Cedar Saplings Subjected to *in Situ* Levels of Aluminum in Forest Soil Solution. *Journal of Forest Research*, **8**, 209-214. <https://doi.org/10.1007/s10310-003-0027-1>
- [59] Jia, S.X., McLaughlin, N.B., *et al.* (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/tpi040>
- [60] 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.
- [61] Zhang, X., Xing, Y., Wang, Q., *et al.* (2020) Effects of Long-Term Nitrogen Addition and Decreased Precipitation on the Fine Root Morphology and Anatomy of the Main Tree Species in a Temperate Forest. *Forest Ecology and Management*, **455**, Article ID: 117664. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117664>
- [62] 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>
- [63] 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**, 242. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00242>
- [64] Kong, D., Ma, C., Zhang, Q., Li, L., Chen, X., Zeng, H., *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>
- [65] Gu, J., Xu, Y., Dong, X., Wang, H. and Wang, Z. (2014) Root Diameter Variations Explained by Anatomy and Phylogeny of 50 Tropical and Temperate Tree Species. *Tree Physiology*, **34**, 415-425. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu019>
- [66] Zobel, R.W., Kinraide, T.B. and Baligar, V.C. (2007) Fine Root Diameters Can Change in Response to Changes in Nutrient Concentrations. *Plant and Soil*, **297**, 243-254. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9341-2>
- [67] Krasowski, M.J. and Owens, J.N. (1999) Tracheids in White Spruce Seedling's Long Lateral Roots in Response to Nitrogen Availability. *Plant and Soil*, **217**, 215-228.
- [68] Wang, G., Liu, F. and Xue, S. (2017) Nitrogen Addition Enhanced Water Uptake by Affecting Fine Root Morphology and Coarse Root Anatomy of Chinese Pine Seedlings. *Plant and Soil*, **418**, 177-189. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3283-0>
- [69] 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)
- [70] Wang, G., Fahey, T.J., Xue, S. and Liu, F. (2012) 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>
- [71] Liu, Y., Li, P., Wang, G., Liu, G. and Li, Z. (2016) Above- and Below-Ground Biomass Distribution and Morphological Characteristics Respond to Nitrogen Addition in *Pinus tabulaeformis*. *New Zealand Journal of Forestry Science*, **46**, 25. <https://doi.org/10.1186/s40490-016-0083-x>
- [72] Wang, W., Mo, Q., Han, X., Hui, D. and Shen, W. (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>
- [73] Eissenstat, W.D.M. (2001) Marked Differences in Survivorship among Apple Roots of Different Diameters. *Ecology*, **82**, 882-892. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0882:MDISAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0882:MDISAA]2.0.CO;2)
- [74] Yuan, Z.Y. and Chen, H.Y.H. (2010) Fine Root Biomass, Production, Turnover Rates, and Nutrient Contents in Boreal Forest Ecosystems in Relation to Species, Climate, Fertility, and Stand Age: Literature Review and Meta-Analyses. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **29**, 204-221. <https://doi.org/10.1080/07352689.2010.483579>

- [75] Li, Y., Niu, S. and Yu, G. (2016) Aggravated Phosphorus Limitation on Biomass Production under Increasing Nitrogen Loading: A Meta-Analysis. *Global Change Biology*, **22**, 934-943. <https://doi.org/10.1111/gcb.13125>
- [76] 丁丽智, 邢亚娟, 闫国永, 等. 北方森林细根对大气 N 沉降增加和温度升高的响应[J]. 中国农学通报, 2020, 36(11): 63-73.
- [77] Finér, L., Ohashi, M., Noguchi, K. and Hirano, Y. (2011) Factors Causing Variation in Fine Root Biomass in Forest Ecosystems. *Forest Ecology and Management*, **261**, 265-277. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.016>
- [78] Zhou, Y., *et al.* (2011) Root Standing Crop and Chemistry after Six Years of Soil Warming in a Temperate Forest. *Tree Physiology*, **31**, 707-717. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr066>
- [79] Mucha, J., Zadworny, M., Helmisaari, H.S., Nihlgrd, B. and Oleksyn, J. (2019) Fine Root Classification Matters: Nutrient Levels in Different Functional Categories, Orders and Diameters of Roots in Boreal *Pinus sylvestris* across a Latitudinal Gradient. *Plant and Soil*, **447**, 507-520. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04395-1>
- [80] Guo, D.L., Mitchell, R.J. and Hendricks, J.J. (2004) Fine Root Branch Orders Respond Differentially to Carbon Source-Sink Manipulations in a Longleaf Pine Forest. *Oecologia*, **140**, 450-457. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1596-1>
- [81] Jia, S., *et al.* (2011) Effect of Nitrogen Fertilizer, Root Branch Order and Temperature on Respiration and Tissue N Concentration of Fine Roots in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica*. *Tree Physiology*, **31**, 718-726. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr057>
- [82] Majdi, H., Pregitzer, K., Morén, A., *et al.* (2005) Measuring Fine Root Turnover in Forest Ecosystems. *Plant & Soil*, **276**, 1-8. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-2582-z>
- [83] 张小全, 吴可红, Dieter Murach. 树木细根生产与周转研究方法评述[J]. 生态学报, 2000(5): 875-883.
- [84] Ostonen, I., Helmisaari, H.S., Borken, W., Tedersoo, L., Kukum Gi, M., Bahram, M., *et al.* (2011) Fine Root Foraging Strategies in Norway Spruce Forests across a European Climate Gradient. *Global Change Biology*, **17**, 3620-3632. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02501.x>
- [85] Treseder, K.K. and Allen, M.F. (2000) Research Review: Mycorrhizal Fungi Have a Potential Role in Soil Carbon Storage under Elevated CO₂ and Nitrogen Deposition. *New Phytologist*, **147**, 189-200. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00690.x>