

模拟大气氮沉降对细根形态和解剖结构影响的研究进展

孙 贺, 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4月2日; 录用日期: 2021年5月5日; 发布日期: 2021年5月12日

摘 要

细根是植物吸收水分和养分的重要器官, 其形态和解剖结构对氮沉降的响应已经成为生态学热点。虽然中国区域的 NO_3^- 氮沉降仍然处于增加状态, 但是 NH_4^+ 湿沉降显著降低, 中国大气氮沉降量已经趋于稳定。氮沉降增加对细根形态以及解剖结构会产生变化, 变化因树种、土壤以及施氮量而存在差异。该文根据大量前期研究的结果综述了氮沉降对细根形态(直径、长度、比根长)、解剖结构(中柱、皮层)以及化学计量学(C、N、P)的响应趋势以及潜在的机制。这些结果对于理解森林生态系统水平上的碳和养分循环具有重要意义。

关键词

细根, 氮沉降, 形态, 解剖结构, 化学计量学

Simulated Effects of Atmospheric Nitrogen Deposition on the Morphology and Anatomical Structure of Fine Roots: A Review

He Sun, Yajuan Xing*

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

Received: Apr. 2nd, 2021; accepted: May 5th, 2021; published: May 12th, 2021

*通讯作者。

文章引用: 孙贺, 邢亚娟. 模拟大气氮沉降对细根形态和解剖结构影响的研究进展[J]. 世界生态学, 2021, 10(2): 193-201. DOI: 10.12677/ije.2021.102021

Abstract

Fine roots are important organs for water and nutrient uptake by plants, and the response of fine root morphology as well as anatomical structure to nitrogen deposition has become a hot topic in ecology. This paper reviews the trends and potential mechanisms of N deposition in response to fine root morphology (diameter, length, specific root length), anatomical structure (stele, cortex), and stoichiometry (C, N, P) based on the results of numerous previous studies. Although NO_3^- N deposition is still increasing in Chinese, NH_4^+ wet deposition is significantly reduced. What's more, atmospheric N deposition has stabilized in China. Increased N deposition produced changes in fine root morphology and anatomical structure that varied by tree species, soil, and N application rate. These results have important implications for understanding carbon and nutrient cycling at the forest ecosystem.

Keywords

Fine Root, Nitrogen Deposition, Morphology, Anatomical Structure, Stoichiometry

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

植物根系输入是森林土壤碳库的关键来源[1], 根系提供含碳底物被土壤微生物所吸收, 进而促进微生物的分解, 使植物 - 土壤 - 大气的碳循环发生变化[2]。与粗根对比, 细根(直径 ≤ 2 mm) [3]寿命短, 生理吸收功能强, 周转速率高且容易分解[4], 虽然直径小但是拥有很大的吸收表面积, 在植物根系中是最活跃且敏感的部分, 对环境变化也极其敏感。细根生理生态功能取决于其结构, 如细根形态和解剖特征[5] [6], 在大气氮沉降背景下, 细根结构和功能发生的变化备受瞩目。

以往的研究表明, 氮沉降对细根形态(细根长度、直径、比根长) [7] [8]以及解剖结构(中柱直径、皮层厚度、维根比)均有不同程度的影响[9] [10]。根据氮沉降现状, 结合细根的结构和功能对全球气候变化的响应, 将来对全球森林生态系统发展模式的研究具有重要的作用[11]。明确氮沉降增加对细根结构和功能特征影响的程度和方式, 对于理解森林生态系统的结构与功能具有重要意义。地下根系具有复杂性以及取样困难的特点, 因此关于氮沉降对细根的影响研究还存在很多矛盾结论。为此, 本文通过前期研究的数据, 探讨细根形态和解剖结构对氮沉降影响, 为今后该领域进一步开展研究提供参考资料。

2. 大气氮沉降的研究现状

近几年来, 由于人类活动的增加, 农田施肥以及集约畜牧业向大气排放了大量的气体, 导致活性氮的增加以及释放, 中国的排放量也呈现增加的状态[12], 现在这种状况已经达到了前所未有的水平[13] [14]。氮沉降增加了土壤可利用性 N 元素, 氮的增加可以提高陆地生态系统生产力[15] [16], 但是对陆地生产也具有负面效应, 过量的氮沉积会造成土壤酸化以及生物多样性的丧失, 损坏生态系统结构和功能 [17] [18]。

活性氮(Nr)每年都在增长, 从 1860 年 15Tg N 到 2005 年 187Tg N, 增长了 12 倍多, 这个变化是巨大

的[19]。现在,世界上很大一部分地区的平均氮沉降速率超过 $10 \text{ kg N ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$,比自然速率高出一个数量级。到 2050 年,氮沉降速率可能增加一倍,甚至某些地区将达到 $50 \text{ kg N ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ [14]。在过去的几十年中,经过节约能源,减排措施以及经济转型,欧洲和北美的氮沉降量均呈现下降的趋势[20] [21]。

大气氮沉降的增加影响全球粮食生产、碳氮循环,并且在一定程度上反映大气环境质量。作为全球氨排放最高的国家,中国氨排放及其影响备受关注。我国作为世界上最大的发展中国家,也是全球氮沉降最严重的三大地区之一[14] [22]。根据预测,我国氮沉降还将持续增加,因此开展了氮沉降对生态环境影响的科学实验以及环境质量现状评估和改善政策的研究。但是 Yu 等[12]评估 1980 年至 2015 年期间中国氮沉降的时空变化及其组成部分的变化,发现中国氮沉降发生了三次重大转变。首先,总氮沉降量趋于稳定,主要是由于 NH_4^+ 湿沉降的减少。其次,湿沉降和干沉降大致相等。最后,大气氮沉降从基于 NH_4^+ 氮沉降模型逐渐转变为 NH_4^+ 和 NO_3^- 氮沉降并重的新模型,这是由于 $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ 比值降低, NO_3^- 氮沉降的贡献继续增加,而 NH_4^+ 氮沉降的贡献降低。Pan 等[23]提出未来的氮沉降效应研究应进一步考虑氨气干沉降,以全面评估全球氨气浓度增加对生态环境造成的潜在影响。

3. 氮沉降对细根形态的影响

植物细根形态可以稳定养分输出与吸收的关系,根系形态结构如细根直径、长度、表面积等影响植物在土壤中竞争养分的能力[24]。在大气氮沉降背景下,细根的形态结构会产生高度的可塑性[25] [26]。根系形态结构对氮沉降的响应一方面是由于其自身的生长特性对氮产生不一致的反应,另一方面是由于氮沉降增加土壤可利用性 N 元素,通过改变植物生长的环境条件来改变自身结构。有研究表明,氮沉降可以通过直接和间接方式影响土壤氮和其他养分的有效性来改变植物根系周围的局部环境[27]。

3.1. 氮沉降对细根直径的影响

McCormack 等[28]研究表明根系的寿命与根长、根直径等有关。另外,有研究表明,根序不同,细根寿命长短也有差异[29]。1 级根作为最敏感的部位,木质化低,最容易死亡,高级根承担运输功能[5],寿命较低级根更长。然而细根寿命与地下 C 动态息息相关。氮沉降对细根直径的变化可能会通过改变土壤理化性质使其自身转变[30]。有研究表明,施氮后,氮的吸收效率提高,导致 C 投入量增加,为了提高细根寿命,细根直径会增加[31]。King 等[32]也发现相似的结果,施氮肥导致火炬松(*Pinus taeda*)和美国黄松(*Pinus ponderosa*)苗木根直径增粗。Yan 等[10]研究三种共生菌根温带树种,发现氮添加增加了 1~3 级根细根直径。这可能是由于土壤中可利用 N 元素充足,为了达到最优资源吸收策略,植物会增粗根系扩大与土壤的接触面积,而不是投入大量的 C 使细根伸长生长,从而提高根系吸收水分与运输养分的效率[33]。细根直径越小,中柱面积就会减少,导管数量也会下降,不利于养分的运输。为了促进根系吸收水分和养分,细根会加粗直径,进而使细根周转延缓,加长细根寿命。但是,Chen 等[34]对亚热带竹林进项研究时发现,氮添加对细根直径没有显著影响。Li 等[7]研究森林生态系统内 54 个已经发表的数据,通过 meta 分析得到相似结果,氮沉降对细根直径没有显著影响。出现矛盾的结果可能是由于研究物种、所处的环境、生态系统差异造成的。

3.2. 氮沉降对细根长度的影响

细根的形态特征决定着植物从土壤中获取水分的能力[35]。细根长度作为形态特征的一个重要指标,影响着吸收水分和养分的功能。在土壤 N 素稀少的情况下,植物根系为了获取更多的养分与 N 素供给生长,细根会增加长度来探索养分[36],进而增加根系 C 投入,缩短根系寿命。但是大气氮沉降增加了土壤中的 N 素, N 素丰富时 C 投入主要供给植物根系呼吸和养分的吸收,会对细根长度造成一定的影响。Benton 等[37]在美国奥兰治县进行了长达 6 年增氮实验,发现氮添加明显减少了细根长度。低级根的长

度可以反映养分获取策略[28], Zhang 等[8]研究发现, 模拟氮沉降降低了各个北方树种 1~3 级根细根长度。Wang 等[38]也发现类似结果, 氮添加降低了总吸收根的根长, 这符合植物吸收资源获取效益原则。但是也发现了相反的结果, 例如 Yan 等[10]对单个根长研究发现, 氮沉降显著增加了单个根长(1~2 级根) ($P < 0.05$), 这推测可能是为了提高养分转运效率, 因此减少根长来缩短运输距离。Li 等[7]和刘瑞雪等[39]进行 meta 分析均发现氮沉降对细根长度没有显著影响。施氮虽然增加了土壤中的养分, 但是这并不足以改变细根长度。在不同的森林生态系统中, 氮添加对细根长度产生的影响是不一致的, 并且这也和施氮试验的持续时间以及质量有很大的关系。

3.3. 氮沉降对细根比根长的影响

比根长(Special root length)是指根长与干质量的比值, 比根长大小不仅能够体现细根生理功能的强弱, 而且代表着投入和产出效率的高低[40], 同时反映了土壤资源养分有效性, 是细根养分吸收效率与能力的重要指标。在根系形态指标中, 比根长的大小与细根直径有关, 细根直径相对较粗, 比根长就小, 例如: 刘金梁等[31]的研究表明施氮肥导致细根直径增粗, 但是比根长下降。比根长增加, 有利于细根加快吸收水分和养分, 杉木幼苗在施氮处理后, 为了适应土壤环境的变化, 比根长显著增加[41], 以此增加吸收土壤其他养分的机会[42]。这个结果在一定程度上表明细根补偿了资源吸收的功能, 尤其是弥补对养分(如 P)和水分的吸收。目前的研究表明, 氮沉降对比根长的影响并不一致, 对于这种差异的原因目前并没有明确的定论。根据推测, 细根对氮沉降的响应取决于物种自身的特性、土壤和大气环境、施氮方式以及年限和它们之间的相关作用。因此导致了结果的差异性。

4. 氮沉降对细根解剖结构的影响

细根的解剖结构由皮层和中柱组成, 二者的变化会引起细根形态结构的变化, 进而导致根系生理生态功能发生转变, 因此细根形态的变化可以通过解剖结构来阐述。根系皮层组织是细根中最活跃的部分, 其由很多薄壁细胞构成, 对于根系养分和水分的吸收[5]以及菌根的侵染[43]均有重要的影响。中柱作为运输资源的组织[5] [44], 即使位于根系解剖结构内侧, 也会受到环境条件的影响。根系解剖结构与植物生理之间存在紧密联系, 了解根系内在构造有助于更深入的理解根系生理生态功能。

4.1. 氮沉降对皮层厚度的影响

氮沉降导致土壤酸化, 引起 Al^{3+} 浓度增加, 进而影响到根系外侧最敏感的皮层组织, 损害皮层细胞, 影响皮层生长发育[45]。皮层厚度发生变化可能影响细根吸收养分, 又因为皮层细胞拥有活性高的特性, 可能影响根系呼吸速率进而影响 C 循环。目前关于氮沉降对皮层组织影响机制的研究还比较稀少。Nagel 等[46]研究发现, 皮层厚度在高氮处理下显著降低, 低氮处理下显著增加。陈海波等[47]对水曲柳的研究发现相似的结果, 低氮处理下皮层厚度增加与维管束直径和皮层层数不相关, 随着氮浓度的增加, 皮层厚度缩短以及皮层细胞直径降低, 这可能是造成细根直径减小的主要原因。闫国永等[48]对兴安落叶松的研究中发现, 低氮和中氮处理下显著增加 1 级根皮层厚度, 其变化可能与 1 级根呼吸和组织 N 浓度有关。Wang 等[9]对六个温带树种解剖结构研究发现施氮仅显著增加兴安落叶松皮层厚度, 这是由于其余树种皮层细胞直径以及皮层细胞层数均未发生变化。Zhang 等[8]研究发现, 模拟氮沉降降低了红松 3 级根和水曲柳 2~3 级根皮层厚度, 但是氮沉降也有可能增大养分吸收的阻力, 黄菠萝和蒙古栎的 4 级根以及紫椴 1~2 级细根皮层厚度均显著增加。氮沉降增加土壤可利用性 N 元素, 导致菌根侵染率提高, 为了提高细根吸收速率, 细根会增加皮层厚度为菌根定殖提供空间。出现矛盾的结论, 可能因为环境、研究对象以及施氮量的不同等造成的。

4.2. 氮沉降对中柱的影响

Krasowski 等[49]对白云杉(*Picea glauca*) 幼苗施肥(NH_4NO_3)研究发现, 高氮(125 ppm)不仅显著增加了根尖木质部横截面积, 也显著增加了管胞直径和管胞壁厚度。谷加存等[50]研究认为, 细根直径变异与皮层厚度和中柱直径相关。Wang 等[9]研究发现, 施氮增加了 6 个温带树种的总导管横截面积, 这是中柱半径和细根直径增加的主要原因。中柱直径是影响细根运输养分效率的因素, 氮沉降导致白桦中柱直径显著增加, 为了满足土壤中 N 素丰富促进细根快速生长, 白桦细根降低皮层厚度增加中柱直径来提高维根比[51]。先前研究发现[48], 低氮和中氮显著增加了落叶松前 3 级根维管束直径和维根比, 皮层厚度减小, 维管束直径增加, 会影响细根周转从而影响根系 C 循环, 并且, 在低氮处理下, 1 级根维管束直径增加的幅度要高于皮层厚度, 2 级根的结果正与其相反, 皮层增加范围大于维管束直径, 3 级根的皮肤厚度没有产生显著变化, 但是 3 级根维管束直径和维根比都处于增加的趋势; 高氮处理下, 1 级根的皮肤厚度增加幅度大于维管束直径, 2 级根皮层厚度没有显著差异, 但是维管束直径和维根比显著增加, 3 级根的皮肤厚度显著增加。此研究表明不同施氮处理导致细根内部结构所占比重均有差异, 而细根解剖结构对氮沉降的响应主要体现在皮层和中柱结构的变异, 进而影响根系的生理功能[11]。

5. 氮沉降对细根化学计量学的影响

在全球气候变化的背景下, 细根化学计量学也相应变化, 这符合自然适应策略[52] [53]。碳(C)、氮(N)元素能够直接影响植物的生理代谢过程以及生长发育过程。C 元素是供应植物体结构养分的基本元素; N 元素是根系从土壤中吸收最多的矿质元素之一, 也是蛋白质的主要构成成分, 并且参与植物生长发育; P 元素是叶绿素 DNA 的主要成分, 参与光合作用的物质转化[54]。细根化学计量学的变化可能直接影响细根生理活性, 间接影响细根分解速率, 进而影响地下生态系统 C、N 循环。

模拟氮沉降降低了细根 C 含量, 并且显著增加了细根 N 含量[7] [41], 氮沉降的增加使更多的 N 元素用于根的吸收与储存[16] [55], 因此促进陆地生态系统 C、N 循环[56] [57]。Kochsiek 等[58]发现, N 添加后白云杉(*Picea glauca*)细根 C 浓度升高。郭润泉等[59]对杉木幼苗(*Cunninghamia lanceolata*)研究发现氮添加增加了细根 N 浓度, 相反的降低了细根 C 浓度, 这可能是因为土壤 N 有效性增加, 细根呼吸加强的原因。但是后期研究中, 高氮处理显著增加细根 C 浓度, 怀疑可能是由于氮沉降导致土壤酸化, 引起根外皮层细胞中酚类物质的累积, 加速外层细胞木质化或栓质化[60]。氮沉降对细根化学计量学的影响研究主要集中在对细根 C、N 元素的影响上, 而对细根 P 浓度的影响研究较少。郭润泉等[59]研究表明, 氮添加下, 细根(特别是 0~1 mm 细根) P 浓度降低。氮沉降使 pH 值降低, 土壤里的 P 元素与金属离子形成难溶性化合物, 因此降低土壤 P 有效性[61] [62], 此外氮沉降还下调细根对 P 的吸收能力[63]。罗浮栲和木荷在施 N 处理下, 细根 N、P 浓度随着序级的增加而明显降低, 1 级根位于根系最前端, 作为活跃且敏感的序级, 细胞分裂快速, 因此 N、P 浓度最高。况且先前研究也表明, 植物代谢旺盛的组织, N、P 浓度最高[64]。综上, 氮沉降对细根化学计量特征的影响仍存在较大的争议, 氮沉降背景下细根吸收利用养分的机制还有待进一步的深入研究。

6. 问题与展望

总之, 在大气氮沉降增加的背景下, 细根的形态特征与解剖结构均会发生不一致的变化。以前的研究结论显示, 地下根系具有复杂性, 不同树种细根的形态以及解剖结构对氮沉降的响应具有差异性, 这可能是由于其自身的生物学特性或者对养分需求量多少所造成的。即使根系的结构与功能相似, 但是不同地区所处的环境不一致, 以及施氮方式或者施氮量的差异也会造成根系对氮沉降的响应出现差异。氮沉降对细根形态结构的影响只体现出表面的结果, 还需结合解剖内在结构(皮层和中柱)来反映潜

在机制。针对目前存在的问题, 为了更深入的理解氮沉降与根系生理特征的一系列复杂的联系, 提出以下建议:

1) 氮沉降增加对细根形态结构产生显著的影响, 但不足以说明根系发生变化的机理, 解剖结构可以说明根系生理与生长策略变化, 因此应该结合解剖结构与细根动态, 更全面的理解细根结构与功能的变异。

2) 增加模拟氮沉降试验的时间, 并且为了保证实验数据更真实有效, 施用氮肥浓度应尽量与试验样地的氮沉降速率相当, 这对了解全球森林生态系统结构与功能更有益。

3) 我国森林生态系统复杂且多样, 目前大部分研究集中于温带、热带和亚热带森林生态系统, 缺乏其他类型的系统研究, 且森林土壤类型的多样也导致了结果的差异性。今后的研究可以选择探讨不同森林生态系统不同树种或者相同森林生态系统不同树种对氮沉降的响应。虽然开展室内与野外的实验还有很多的难题亟待解决, 但是时代不断进步, 我们仍需满怀信心去探索未知。

参考文献

- [1] 王兵, 王燕, 赵广东, 包青春. 中国森林生态系统碳平衡研究进展[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2008(2): 194-199.
- [2] Högborg, P., Nordgren, A., Buchmann, N., *et al.* (2001) Large-Scale Forest Girdling Shows That Current Photosynthesis Drives Soil Respiration. *Nature*, **411**, 789-792. <https://doi.org/10.1038/35081058>
- [3] Liu, Y., Wang, G., Yu, K., *et al.* (2018) A New Method to Optimize Root Order Classification Based on the Diameter Interval of Fine Root. *Scientific Reports*, **8**, Article No. 2960. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21248-6>
- [4] 倪惠菁, 苏文会, 范少辉, 等. 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.
- [5] Guo, D., Xia, M., Wei, X., *et al.* (2008) Anatomical Traits Associated with Absorption and Mycorrhizal Colonization Are Linked to Root Branch Order in Twenty-Three Chinese Temperate Tree Species. *New Phytologist*, **180**, 673-683. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02573.x>
- [6] 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/s11004-015-2420-x>
- [7] 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>
- [8] 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>
- [9] Wang, W., Wang, Y., Hoch, G., *et al.* (2018) Linkage of Root Morphology to Anatomy with Increasing Nitrogen Availability in Six Temperate Tree Species. *Plant and Soil*, **425**, 189-200. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3563-3>
- [10] Yan, G., Zhou, M., Wang, M., *et al.* (2019) Nitrogen Deposition and Decreased Precipitation Altered Nutrient Foraging Strategies of Three Temperate Trees by Affecting Root and Mycorrhizal Traits. *Catena*, **181**, Article ID: 104094.
- [11] 张鑫, 邢亚娟, 贾翔, 等. 北方森林细根对氮沉降和二氧化碳浓度升高的响应[J]. 中国农学通报, 2017, 33(30): 84-90.
- [12] Yu, G., Jia, Y., He, N., *et al.* (2019) Stabilization of Atmospheric Nitrogen Deposition in China over the Past Decade. *Nature Geoscience*, **12**, 424-429. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0352-4>
- [13] Liu, X.J., *et al.* (2013) Enhanced Nitrogen Deposition over China. *Nature*, **494**, 459-462. <https://doi.org/10.1038/nature11917>
- [14] 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>
- [15] Quinn, T.R., Canham, C.D., Weathers, K.C., *et al.* (2009) Increased Tree Carbon Storage in Response to Nitrogen Deposition in the US. *Nature Geoscience*, **3**, 229-244. <https://doi.org/10.1038/ngeo721>
- [16] Reay, D.S., Dentener, F., Smith, P., *et al.* (2008) Global Nitrogen Deposition and Carbon Sinks. *Nature Geoscience*, **1**, 430-437. <https://doi.org/10.1038/ngeo230>

- [17] De Schrijver, D.E., *et al.* (2011) Cumulative Nitrogen Input Drives Species Loss in Terrestrial Ecosystems. *Global Ecology & Biogeography*, **20**, 803-816. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00652.x>
- [18] 朱莹, 李焕茹, 庾强, 等. 呼伦贝尔草原土壤养分及生物学特性对氮沉降的响应[J]. 应用生态学报, 2018, 29(10): 3221-3228.
- [19] 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>
- [20] Engardt, M., Simpson, D., Schwikowski, M., *et al.* (2017) Deposition of Sulphur and Nitrogen in Europe 1900-2050. Model Calculations and Comparison to Historical Observations. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, **69**, Article ID: 1328945. <https://doi.org/10.1080/16000889.2017.1328945>
- [21] Du, E.Z. (2016) Rise and Fall of Nitrogen Deposition in the United States. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **113**, E3594-E3595.
- [22] Lü, C. and Tian, H. (2007) Spatial and Temporal Patterns of Nitrogen Deposition in China: Synthesis of Observational Data Art. No. D22S05. *Journal of Geophysical Research*, **112**, D22S05. <https://doi.org/10.1029/2006JD007990>
- [23] Pan, Y., Tian, S., Wu, D., *et al.* (2020) Ammonia Should Be Considered in Field Experiments Mimicking Nitrogen Deposition. *Atmospheric and Oceanic Science Letters*, **13**, 248-251. <https://doi.org/10.1080/16742834.2020.1733919>
- [24] Sattelmacher, B. (1990) Effects of the Temperature of the Rooting Zone on the Growth and Development of Roots of Potato (*Solanum tuberosum*). *Annals of Botany*, **1**, 1.
- [25] 江俐妮, 魏红旭, 刘勇, 等. 长白落叶松播种苗根系形态可塑性及氮素空间异质性关系[J]. 东北林业大学学报, 2010, 38(1): 24-27.
- [26] Wright, S., *et al.* (2015) Fine-Root Responses to Fertilization Reveal Multiple Nutrient Limitation in a Lowland Tropical Forest. *Ecology: A Publication of the Ecological Society of America*, **96**, 2137-2146. <https://doi.org/10.1890/14-1362.1>
- [27] Lucas, R.W., Klaminder, J., Futter, M.N., *et al.* (2011) A Meta-Analysis of the Effects of Nitrogen Additions on Base Cations: Implications for Plants, Soils, and Streams. *Forest Ecology and Management*, **262**, 95-104. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.03.018>
- [28] McCormack, M.L., Dickie, I.A., Eissenstat, D.M., *et al.* (2015) Redefining Fine Roots Improves Understanding of Below-Ground Contributions to Terrestrial Biosphere Processes. *New Phytologist*, **207**, 505-518. <https://doi.org/10.1111/nph.13363>
- [29] Wells, C.E., Glenn, D.M. and Eissenstat, D.M. (2002) Changes in the Risk of Fine-Root Mortality with Age: A Case Study in Peach, *Prunus persica* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, **89**, 79-87. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.1.79>
- [30] 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.
- [31] 刘金梁, 梅莉, 谷加存, 等. 内生生长法研究施氮肥对水曲柳和落叶松细根生物量和形态的影响[J]. 生态学杂志, 2009, 28(1): 1-6.
- [32] King, J.S., Thomas, R.B. and Strain, B.R. (1997) Morphology and Tissue Quality of Seedling Root Systems of *Pinus taeda* and *Pinus ponderosa* as Affected by Varying CO₂, Temperature, and Nitrogen. *Plant & Soil*, **195**, 107-119. <https://doi.org/10.1023/A:1004291430748>
- [33] Wang, G., Fahey, T.J. and Xue, S. (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>
- [34] Chen, G.T., Tu, L.H., Peng, Y., *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>
- [35] 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.
- [36] 郭大立, 王政权. 根系生态学[J]. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1213-1216.
- [37] 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>
- [38] 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 & Soil*, **418**, 177-189. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3283-0>
- [39] 刘瑞雪, 吴泓瑾, 黄国柱, 等. 氮添加对树木根系特性的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(5): 316-323.
- [40] Valenzuela-Estrada, L.R., Vera-Caraballo, V., Ruth, L.E., *et al.* (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>
- [41] 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.
- [42] Latt, C.R., Nair, P.K.R. and Kang, B.T. (2001) Reserve Carbohydrate Levels in the Boles and Structural Roots of Five Multipurpose Tree Species in a Seasonally Dry Tropical Climate. *Forest Ecology and Management*, **146**, 145-158. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00456-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00456-4)
- [43] Enstone, D.E., Peterson, C.A. and Ma, F. (2002) Root Endodermis and Exodermis: Structure, Function, and Responses to the Environment. *Journal of Plant Growth Regulation*, **21**, 335-351. <https://doi.org/10.1007/s00344-003-0002-2>
- [44] Ma, Z.Q., *et al.* (2018) Evolutionary History Resolves Global Organization of Root Functional Traits. *Nature*, **570**, E25. <https://doi.org/10.1038/nature26163>
- [45] Jin, X., Yang, X., Islam, E., *et al.* (2008) Effects of Cadmium on Ultrastructure and Antioxidative Defense System in Hyperaccumulator and Non-Hyperaccumulator Ecotypes of *Sedum alfredii* Hance. *Journal of Hazardous Materials*, **156**, 387-397. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2007.12.064>
- [46] Nagel, O.W., Konings, H. and Lambers, H. (2001) The Influence of a Reduced Gibberellin Biosynthesis and Nitrogen Supply on the Morphology and Anatomy of Leaves and Roots of Tomato (*Solanum lycopersicum*). *Physiologia Plantarum*, **111**, 40-45. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2001.1110106.x>
- [47] 王政权, 陈卫王. 水曲柳苗木根系形态和解剖结构对不同氮浓度的反应[J]. 林业科学, 2010, 46(2): 61-66.
- [48] 闫国永, 王晓春, 邢亚娟, 等. 兴安落叶松林细根解剖结构和化学组分对 N 沉降的响应[J]. 北京林业大学学报, 2016, 38(4): 36-43.
- [49] Krasowski, M. and Owens, J. (2000) Tracheids in White Spruce Seedling's Long Lateral Roots in Response to Nitrogen Availability. In: *The Supporting Roots of Trees and Woody Plants: Form, Function and Physiology*, Springer, Berlin, 357-370. https://doi.org/10.1007/978-94-017-3469-1_35
- [50] 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.
- [51] 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.
- [52] Mei, L., *et al.* (2004) A Review: Factors Influencing Fine Root Longevity in Forest Ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **28**, 704-710. <https://doi.org/10.17521/cjpe.2004.0094>
- [53] 陈廷廷, 杨玉盛, 史顺增, 等. 土壤增温对幼龄杉木细根化学计量学特征的影响[J]. 亚热带资源与环境学报, 2018, 13(2): 13-21.
- [54] 王春雪, 何光熊, 宋子波, 等. 元江元谋干热河谷土壤氮磷水平对酸角叶片氮磷含量及光合的影响[J]. 生态学杂志, 2019, 38(3): 710-718.
- [55] Hyvnen, R., Persson, T., Andersson, S., *et al.* (2008) 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>
- [56] Hendricks, J.J., Nadelhoffer, K.J. and Aber, J.D. (1993) Assessing the Role of Fine Roots in Carbon and Nutrient Cycling. *Tree*, **8**, 174-178. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90143-D](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90143-D)
- [57] 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>
- [58] Kochsiek, A., Tan, S. and Russo, S.E. (2013) Fine Root Dynamics in Relation to Nutrients in Oligotrophic Bornean Rain Forest Soils. *Plant Ecology*, **214**, 869-882. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0215-9>
- [59] 郭润泉, 熊德成, 宋涛涛, 等. 模拟氮沉降对杉木幼苗细根化学计量学特征的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(17): 6101-10.
- [60] Kraus, T.E.C., Zasoski, R.J. and Dahlgren, R.A. (2004) Fertility and pH Effects on Polyphenol and Condensed Tannin Concentrations in Foliage and Roots. *Plant and Soil*, **262**, 95-109. <https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000037021.41066.79>
- [61] Vance, C.P., Uhde-Stone, C. and Allan, D.L. (2003) Phosphorus Acquisition and Use: Critical Adaptations by Plants for Securing a Nonrenewable Resource. *New Phytologist*, **157**, 423-447. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00695.x>
- [62] Zhu, F., Yoh, M., Gilliam, F.S., *et al.* (2013) Nutrient Limitation in Three Lowland Tropical Forests in Southern China Receiving High Nitrogen Deposition: Insights from Fine Root Responses to Nutrient Additions. *PLoS ONE*, **8**, e82661. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082661>

-
- [63] Ostertag, R. (2010) Foliar Nitrogen and Phosphorus Accumulation Responses after Fertilization: An Example from Nutrient-Limited Hawaiian Forests. *Plant & Soil*, **334**, 85-98. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0281-x>
- [64] 熊德成, 黄锦学, 杨智杰, 等. 亚热带六种天然林树种细根养分分异质性[J]. 生态学报, 2012, 32(14): 4343-4351.