

DOI: 10.13332/j.1000-1522.20150436

氮、水交互对长白山阔叶红松林细根形态及生产量的影响

郭伟¹ 宫浩¹ 韩士杰² 金阳¹ 王译焱¹ 冯圆¹ 王存国¹

(1 沈阳农业大学农学院 2 中国科学院沈阳应用生态研究所)

摘要: 土壤养分和水分的变化深刻影响着森林生态系统的碳分配,进而影响树木细根形态结构和生产量。本文以我国长白山阔叶红松林为研究对象,研究氮沉降增加($50 \text{ kg}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$)和降雨量减少(30% 穿透雨,约 $210 \text{ mm}/\text{a}$)情形下,细根形态结构和生产量的时空响应特征。结果表明,细根形态结构和生产量受多种因素(处理、取样时间、取样层次)的共同影响。施氮样地(N)显著降低了0~10 cm 土壤层细根直径,从而增加了比根长;减少降雨样地(D)细根根长密度增加了1.55~3.24倍,细根生产量增加了 $104 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$;减少降雨同时施氮样地(DN)10~20 cm 土壤层细根直径和生产量显著增加。因此,长白山阔叶红松林不同土壤层细根在氮和水分吸收功能上可能存在分化,氮沉降增加、降雨格局变化及其交互作用在不同程度上驱动着细根形态和生产量的时空变化。

关键词: 氮水交互; 阔叶红松林; 细根形态; 生产量

中图分类号: S718.5 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2016)04-0029-07

GUO Wei¹; GONG Hao¹; HAN Shi-jie²; JIN Yang¹; WANG Yi-han¹; FENG Yuan¹; WANG Cun-guo¹.

Effects of nitrogen-water interaction on fine root morphology and production in a mixed *Pinus koraiensis* forest in Changbai Mountains, northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University* (2016) 38(4) 29-35 [Ch 42 ref.]

1 College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning, 110866, P. R. China;

2 Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang, Liaoning, 110016, P. R. China.

Changing soil nutrient and water profoundly influence carbon allocation in the forest ecosystem, and then impact morphology and production of tree fine roots. We studied the responses of fine root morphology and production in scenarios of increased nitrogen deposition ($50 \text{ kg}/(\text{ha} \cdot \text{yr})$) and decreased precipitation (30% throughfall, about $210 \text{ mm}/\text{yr}$) in a broadleaf-*Pinus koraiensis* forest in Changbai Mountains, northeastern China. Results demonstrated that various factors (treatment, sampling date, soil layer) collectively influenced the morphology and production of fine roots. Nitrogen fertilization (N) significantly decreased the diameter, but increased specific root length of fine roots in 0-10 cm soil layer; the root length density in dry treatment plots (D) had been raised by 1.55-2.44 times and the production of fine roots increased by $104 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{yr})$ as compared with CK plots; decreased throughfall and nitrogen fertilization (DN) significantly increased the diameter and production of fine roots in 10-20 cm soil layer. Thus, there might be the functional differentiation on nitrogen and water uptake of fine roots in different soil layers in the mixed *Pinus koraiensis* forest, and the spatial-temporal variations of fine root morphology and production are activated by nitrogen deposition, changed precipitation and their interactions.

收稿日期: 2015-11-06 修回日期: 2016-01-05

基金项目: 国家自然科学基金项目(31500354)、国家自然科学基金重点项目(41330530)、森林与土壤生态国家重点实验室开放基金课题(LFSE2015-12)。

第一作者: 郭伟, 博士。主要研究方向: 植物生态学。Email: guowei_233@163.com 地址: 110866 辽宁省沈阳市沈河区东陵路120号沈阳农业大学农学院。

责任作者: 韩士杰, 研究员, 博士生导师。主要研究方向: 森林界面生态学。Email: hansj@iae.ac.cn 地址: 110016 辽宁省沈阳市沈河区文化路72号中国科学院沈阳应用生态研究所。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

Key words nitrogen and water interaction; broadleaf-*Pinus koraiensis* forest; fine root morphology; production

全球环境变化如氮沉降、降雨格局改变将更加深刻影响着森林生态系统^[1]。通常认为,养分有效性增加能够促进森林的地上生长,降低对地下根系统的碳分配,然而对其作用机理的认识十分匮乏^[2]。在自然情况下,全球变化的多个驱动因子通过复杂的交互作用共同影响着森林生态系统碳循环^[3-4]。降雨量的多寡在一定程度上反映了氮沉降量的高低^[5]。植物对氮沉降的响应可能取决于降雨格局的变化^[6]。因此,研究森林如何响应氮沉降与降雨格局变化对于深入理解全球变化下森林的生长状况及其对生态系统碳循环的影响具有极其重要的意义。

树木根系是森林生态系统地下生态过程组成的重要部分^[7],除对地上部分起固定和支撑作用,根系还在养分和水分的吸收等方面起到重要作用^[8]。而细根是森林生态系统地下生态过程中最活跃的部分,是树木吸收养分和水分的主要器官^[9-10]。树木能够通过调整细根生长(总根长和生产量)、形态特征(单根长、直径、比根长和根组织密度)等以优化资源获取策略^[7,11]。土壤水分和养分有效性影响着细根的形态特征,而细根形态反映细根的功能,决定着树木获取土壤有效资源的策略^[12-13]。因此,在全球变化背景下,树木将采取一系列地下策略以获取和响应土壤水分和养分等资源及其在时间和空间上的变化^[14]。

东北森林生态系统在吸收 CO₂ 和减缓气候变暖方面具有重要作用^[15]。长白山原始阔叶红松林是我国东北典型森林类型之一,2005 年长白山地区的干湿氮沉降量为 23 kg/(hm²·a),预计到 2020 年将达 54 kg/(hm²·a)^[16]。另外,自 1958 年以来,长白山地区年降雨量总体呈降低趋势^[5,17],气候的年际变化特别是降雨量或许能够解释树木生长对养分有效性响应的较大变异^[4]。因此,本研究拟选取长白山原始阔叶红松林(约 200 年)为研究对象,以大型野外控水、施氮双因子试验平台为基地,运用内生生长袋法研究氮沉降增加、降雨量减少及其交互作用下细根形态和生产量的变化,揭示长白山原始阔叶红松林细根对氮、水变化的时空响应特征,以期为评估全球气候变化背景下我国温带森林生态系统的固碳速率和潜力提供数据支撑。

1 研究地概况与研究方法

1.1 研究地概况

本研究选择了长白山阔叶红松林作为研究对象,位于中国科学院长白山森林生态系统定位站 1 号标准地附近(42°24'N、128°05'E),海拔 738 m。在长白山林区,阔叶红松林分布于海拔 500~1 100 m 的玄武岩台地上,坡度平缓,排水良好。该地区靠近太平洋的东亚沿海季风气候区,属于典型的大陆性季风气候,冬季寒冷漫长、春秋较短,夏季气温较高,全年平均气温为 3.5℃,最高月温度为 20.5℃(8 月),最低月温度为 -16.5℃(1 月);年平均降雨量为 700 mm,70%~80% 发生在每年的 5—10 月。土壤类型为在火山灰母质上发育的暗棕壤,由于冬季寒冷,土壤季节性冻层分布很广,且持续时间较长,融冻形成土壤上层滞水,导致土壤发生潜育化和白浆化。另外,夏季高温多雨,植物生长繁茂,有机质大量积累,而分解缓慢,使土壤表层覆盖较厚的有机物 0~10 cm 土壤层的密度为 0.35 g/cm³,10~20 cm 为 0.68 g/cm³^[17]。

长白山阔叶红松林平均冠层高度为 15.0 m,平均胸径为 34.2 cm,平均树密度为 560 株/hm²,郁闭度为 80%^[18]。主要针叶树种以红松(*Pinus koraiensis*)为主,阔叶树种包括水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、色木槭(*Acer mono*)、簇毛槭(*A. barbinerve*)等(表 1);主要灌木为东北山梅花(*Philadelphus schrenkii*)、卫矛(*Euonymus alatus*)、忍冬(*Lonicera japonica*)、毛榛(*Corylus mandshurica*)和溲疏(*Deutzia scabra*);草本主要包括多被银莲花(*Anemone raddeana*)、莎草(*Cyperus microiria*)、延胡索(*Funaria officinalis*)、侧金盏

表 1 研究样地重要树种林分特征

Tab. 1 Stand characteristics of important species in the study area

树种 Tree species	平均冠层 高度 Mean canopy height/m	平均 胸径 Mean DBH/cm	平均林密度/ (株·hm ⁻²) Mean tree density/ (trees·ha ⁻¹)
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	21.4	36.3	181
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	24.1	69.2	33
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	13.6	25.5	274
色木槭 <i>Acer mono</i>	2.9	1.6	1 256

(*Adonis vernalis*)、山茄子 (*Brachybotrys paridiformis*)、银莲花 (*Anemone cathayensis*)、蚊子草 (*Filipendula palmata*)。

1.2 试验设置

2009年7月建立穿透雨转移(Throughfall displacement experiment, TDE)及人工添加氮肥(Artificial fertilization experiment, AFE)长期试验平台。本试验选用高透光性(透光性95%)的聚碳酸酯V字形透光板实现对穿透雨的拦截(透光板用钢管支架支撑),按照林地30%的面积拦截穿透雨量。此外,截雨板下留有足够的空间(高约1 m),保证空气的正常流动。本试验施氮水平为50 kg/(hm²·a)。将每次所需要喷施的NH₄NO₃溶解在40 L水中后,在每年生长季节的5—10月的月初以肩背式喷雾器在样地内人工来回均匀喷洒,每次施氮量相当于全年总施氮量的1/6,对照及减少降雨样地则喷施等量的水。本研究选择对照(CK)、施氮(N)、减少降雨(D)以及减少降雨同时施氮(DN)4个处理,每个处理3个样地重复(面积均为25 m×50 m),任意2个样地之间均具有至少20 m宽的缓冲区。

1.3 细根分析方法

内生长袋是由240个聚乙烯网袋(网孔2 mm、长20 cm、直径5 cm)制作而成。在阔叶红松林样地外取0~10 cm的土壤过2 mm筛子后风干作为无根土。2009年9月,在每块样地内随机选取10个样点(任意2个样点之间至少距离5 m),用内径为5 cm的土钻打孔,深度为20 cm,然后在孔中放入充满无根土的内生长袋,做好标记。分别于2010年和2011年9月取回内生长袋,先用利刀割断内生长袋外围的根,取出生长袋分为0~10 cm和10~20 cm 2层标记后放入自封袋内低温保存。

在实验室把土芯放在2、1、0.5、0.25 mm土壤套筛中反复淘洗,洗净土粒后将根转移到蒸发皿中,用镊子将细根从杂质中挑出,同时依据细根的形态学特征(外形、颜色、弹性、根皮与中柱分离的难易程度)区分死细根和活细根^[19-20]。对分离的活细根进行染色,应用扫描仪扫描后,用Rootedge根系分析软件对细根图像分析计算以下形态指标:直径、比根长(单位质量细根的总长度)、根长密度(单位面积内细根的总长度),然后将细根在65℃烘至恒质量后称质量。将2010年生长袋内细根现存量视为当年细根生产量,将2011年与2010年细根现存量之差视为2011年细根生产量。

1.4 数据分析

不同处理、取样时间、土壤层次及其交互作用对细根形态和生产量的影响采用方差分析,不同处理效应采用最小显著差法(LSD)多重比较,细根各指标之间相关性采用Pearson相关分析。

2 结果与分析

2.1 氮、水交互对细根形态的影响

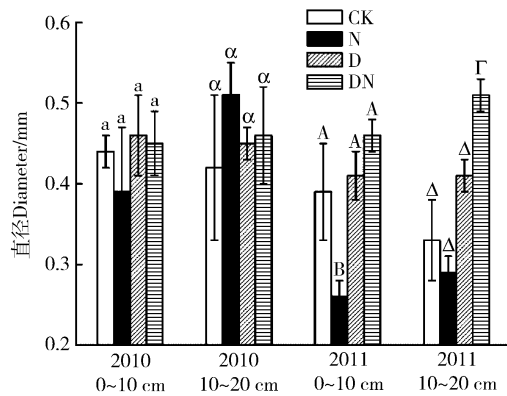
长白山阔叶红松林细根的形态结构受不同处理、取样时间、取样层次及其交互作用的显著影响(表2)。不同处理在2010年对0~10 cm及10~20 cm土壤层细根直径均无显著影响(图1)。在2011年,施氮(N)样地0~10 cm土壤层细根直径显著小于其他样地(CK、D和DN,图1);而对于10~20 cm土壤层,DN样地细根直径显著大于其他样地(CK、N和D,图1)。同样,在2010年,不同处理对0~10 cm及10~20 cm土壤层细根比根长无显著影响(图2)。在2011年,N样地0~10 cm和10~20 cm土壤层细根比根长显著大于其他样地(CK、D和DN,图2)。

表2 不同处理、取样时间、土壤层次及其交互作用对细根形态和生产量影响

Tab. 2 Effects of treatment, sampling date, soil layer and their interactions on morphology and production of fine roots

因子 Factors	自由度 Degree of freedom	直径 Diameter/ mm	比根长 Specific root length/(m·g ⁻¹)	根长密度 Root length density/(g·m ⁻²)	生产量 Production/ (g·m ⁻²)
处理 Treatment	3	3.908 ^{**}	14.136 ^{***}	6.090 ^{***}	5.571 ^{***}
取样时间 Sampling date	1	10.246 ^{***}	1.007 ^{NS}	21.724 ^{***}	0.138 ^{NS}
土壤层次 Soil layer	1	0.185 ^{NS}	15.107 ^{***}	89.223 ^{***}	29.093 ^{***}
处理×取样时间 Treatment×sampling date	3	3.373 [*]	13.487 ^{***}	7.089 ^{***}	32.923 ^{***}
处理×取样层次 Treatment×soil layer	3	1.451 ^{NS}	0.684 ^{NS}	2.402 ^{NS}	5.966 ^{***}
取样时间×取样层次 Sampling date×soil layer	1	0.589 ^{NS}	20.272 ^{***}	1.588 ^{NS}	20.241 ^{***}
处理×取样时间×取样层次 Treatment×sampling date×soil layer	3	0.347 ^{NS}	0.451 ^{NS}	4.133 [*]	5.436 ^{***}

注: NS表示不显著, $P > 0.05$; *表示 $P < 0.05$; **表示 $P < 0.01$; ***表示 $P < 0.001$ 。下同。Notes: NS means not significant, $P > 0.05$; * means $P < 0.05$; ** means $P < 0.01$; *** means $P < 0.001$. The same below.



CK. 对照; N. 施氮; D. 减少降雨; DN. 减少降雨同时施氮。不同大、小写英文及拉丁字母代表差异显著 ($P < 0.05$)。下同。CK: control plot; N: nitrogen fertilization; D: decreased throughfall; DN: decreased throughfall and nitrogen fertilization. Different capital and small English and Latin letters indicate significant difference at $P < 0.05$ level. The same below.

图1 2010和2011年不同处理对0~10 cm和10~20 cm土壤层细根直径的影响

Fig. 1 Effects of treatment on fine root diameter in 0-10 cm and 10-20 cm soil layers during the sampling period in 2010 and 2011

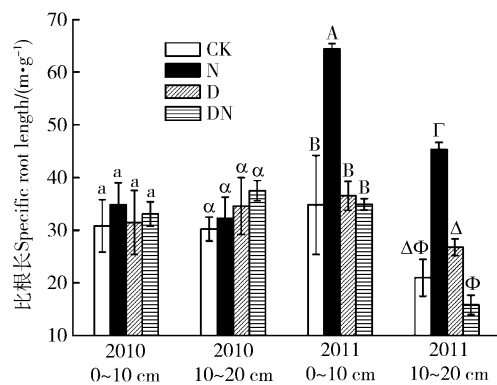


图2 2010和2011年不同处理对0~10 cm和10~20 cm土壤层细根比根长的影响

Fig. 2 Effects of treatment on specific root length of fine roots in 0-10 cm and 10-20 cm soil layers during the sampling period in 2010 and 2011

2.2 氮、水交互对细根根长密度和生产量的影响

不同处理、取样层次和取样时间显著影响长白山阔叶红松林细根根长密度,而各因子的交互作用影响不明显(表2)。在2010年,与CK相比,D的0~10 cm和10~20 cm土壤层细根的根长密度分别增加了1.55和3.24倍,而N及DN则无显著变化(图3)。在2011年,N的0~10 cm土壤层细根根长密度分别是CK、D和DN的1.98、1.58和2.69倍;与CK相比,N和D的10~20 cm土壤层细根根长密度均无显著变化,而DN的10~20 cm土壤层细根根长密度则显著下降(图3)。

不同处理、取样层次及其相互作用显著影响长

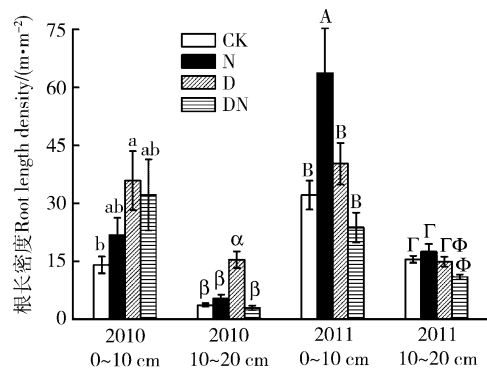


图3 2010和2011年不同处理对0~10 cm和10~20 cm土壤层细根根长密度的影响

Fig. 3 Effects of treatment on root length density of fine roots in 0-10 cm and 10-20 cm soil layers during the sampling period in 2010 and 2011

白山阔叶红松林细根生产量,而取样时间效应不明显,但取样时间与其他因素相互作用共同影响细根生产量(表2)。在2010年,D显著增加了0~10 cm和10~20 cm土壤层细根生产量,而DN却显著减少了细根生产量,但N的细根生产量无显著变化(图4)。在2011年,DN的0~10 cm土壤层细根生产量显著高于N和D,但与CK细根生产量无显著差异(图4)。对于10~20 cm土壤层,N和DN细根生产量显著高于CK和D(图4)。

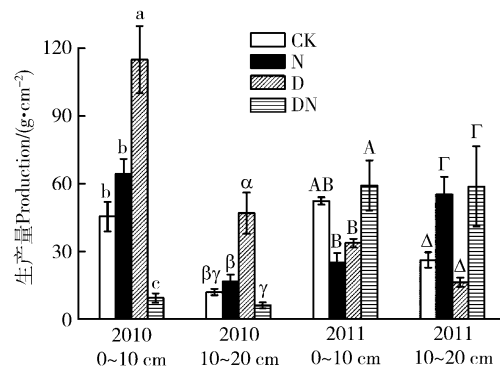


图4 2010和2011年不同处理对0~10 cm和10~20 cm土壤层细根生产量的影响

Fig. 4 Effects of treatment on production of fine roots in 0-10 cm and 10-20 cm soil layers during the sampling period in 2010 and 2011

2.3 细根形态结构与生产量之间相关关系

长白山阔叶红松林0~10 cm土壤层细根直径与比根长、根长密度存在显著负相关关系,而细根比根长与根长密度呈显著正相关关系,另外0~10 cm土壤层细根生产量与各形态指标之间无显著关系(表3)。对于10~20 cm土壤层,细根根长密度与直径呈显著负相关,而与生产量呈显著正相关(表3)。

表3 细根直径、比根长、根长密度和生产量之间 Pearson 相关分析

Tab. 3 Pearson correlation among fine root diameter, specific root length, root length density and production in 0–10 cm and 10–20 cm soil layers during the sampling period in 2010 and 2011

土层 Soil layer	项目 Items	比根长 Specific root length	根长密度 Root length density	生产量 Production
0 ~ 10 cm	直径 Diameter	-0.806 **	-0.602 **	0.193
	比根长 Specific root length		0.709 **	-0.319
	根长密度 Root length density			-0.136
10 ~ 20 cm	直径 Diameter	-0.136	-0.425 *	-0.083
	比根长 Specific root length		0.000	0.087
	根长密度 Root length density			0.554 **

3 讨 论

3.1 氮、水交互对细根直径的影响

细根直径是反映树木细根结构和功能的重要参数之一,影响着细根的吸收功能^[21–22]。直径较小的细根组织密度较低,比根长较高,因此具有较强的养分和水分吸收能力^[23]。另外,细根直径与寿命的关系密切,通常细根直径越大,其寿命也越长^[24]。本研究中,施氮(N)降低了长白山阔叶红松林0~10 cm土壤层细根直径,而减少降雨同时施氮(DN)却显著增加了10~20 cm土壤层细根直径(图1)。这可能是长白山阔叶红松林表层土壤(0~10 cm)中养分比较充足,细根组织氮含量较高,导致细根呼吸增加,从而消耗更多的光合产物,同时,树木对地下的光合产物的相对分配减少,氮的投入不能满足呼吸消耗,而导致细根直径减小^[25–26]。因此,在肥沃的立地条件下,树木通常生长较细的根^[27]。对于养分和水分相对贫瘠的亚表层土壤(10~20 cm),土壤水分的减少以及养分的增加可能改变了细根的生存策略,根据成本—效益理论,细根通过直径增加和延长寿命获取的效益(大量的水分和养分)大于细根的维持成本(消耗碳),更可能大于生长新根的成本^[23, 28]。另外,在土壤水分减少以及养分增加条件下,树木细根的直径增加有利于提高养分和水分的运输效率^[28]。

长白山阔叶红松林内不同土壤层次细根直径对

氮、水变化的响应存在一定的差异,许多学者在其他研究中也得到相同的结果^[29–30],这可能与细根所处土壤中氮、水有效性有关。长白山阔叶红松林表层土壤养分和水分含量要高于亚表层土壤,树木细根直径的不同响应是其对土壤资源有效性长期适应的结果^[10]。另外,本研究结果也表明长白山阔叶红松林土壤表层氮有效性对细根的直径起到主导作用,而在土壤亚表层,水分和氮有效性共同影响着细根直径。因此,长白山阔叶红松林细根直径对氮、水交互的响应差异可能意味着不同土壤层细根在养分和水分的吸收功能上存在分化^[31]。

3.2 氮、水交互对细根比根长的影响

比根长是指单位质量细根的总根长,也是表征细根形态与生理功能的重要参数之一,与土壤资源有效性密切相关^[32]。若植物对根系的投入与根系的生物量成正比,根系养分吸收能力与根系的长度成正比,则比根长就是反应根系投入与产出的指标,通常认为,比根长较大的根系,其养分和水分的吸收效率也相对较高^[31–33]。

在长白山阔叶红松林,N显著增加了0~10 cm和10~20 cm土壤层细根的比根长,而同时DN却降低了10~20 cm土壤层细根的比根长(图2)。结合不同土壤层细根直径对氮、水变化的不同响应以及直径与比根长之间的显著负相关关系(表3),我们推测细根直径的响应特征影响着比根长的对氮、水变化的响应。直径较小的细根,其比根长较高,对土壤水分和养分的吸收能力也较高,但细根寿命较短;反之,直径较大的细根,其比根长较低,对土壤水分和养分的吸收能力也较低,但细根寿命较长^[22, 24, 34]。植物通过改变细根比根长来响应土壤资源的变化,其优势在于细根并不需要额外的光合产物来构建和维持,因此,是植物提高水分和养分吸收非常重要的策略^[35]。研究细根比根长的变化对于深入理解植物细根如何适应环境变化具有重要意义,然而由于生物因素(如碳水化合物的供应及其在植物体内的分配)和非生物因素(如环境因子、养分状况等)的共同影响,通常细根比根长的研究会得出相互矛盾的结果^[32]。所以,长白山阔叶红松林不同土壤层细根形态(直径、比根长)对氮、水交互作用产生的可塑性反应表明在研究细根比根长的同时,要与根长密度和细根生产量等指标相互结合,从而更加全面的阐述细根形态和过程及其潜在的重要驱动因子^[14, 27, 36]。

3.3 氮、水交互对细根根长密度和生产量的影响

本研究结果表明长白山阔叶红松林不同土壤层细根以不同方式响应氮、水有效性的变化。N显著

增加了0~10 cm土壤层的根长密度,但未显著影响细根生产量(图3、4),表明土壤表层细根通过改变其形态结构(如直径、比根长),而非改变地下光合产物分配来响应氮有效性的变化。研究表明,施氮肥加快了水曲柳细根周转而生产量不变^[37]。本研究中N的细根直径变小(图1),意味着细根寿命降低,周转加快^[24]。而土壤养分较低的亚表层细根通过增加光合产物分配(细根生产量增加)以及形态结构改变(细根比根长增加)来响应氮有效性的增加(表3)。在土壤养分有效性不足条件下,增加养分有效性,可以使细根迅速生长,产生不同的分枝结构,以适应环境变化^[29,38-39]。因此,长白山阔叶红松林土壤氮有效性是导致细根生产量和根长密度在不同土壤层之间分布差异的主要因子之一^[40]。

最优化资源分配理论(Optimal resource partitioning theory)认为,在水分供应缺乏条件下,植物将增加根系的吸收面积^[41]。本研究中D显著增加了细根的根长密度和生产量(图3、4),这表明土壤水分有效性减少后树木增加了对地下光合产物的分配,从而增加细根生产量以及根系的总长度。沿降雨量梯度(820~540 mm/a)对12个成熟山毛榉(*Fagus sylvatica*)林细根生产量进行的研究表明,降雨量每减少100 mm/a,细根生产量增加83~166 g/(m²·a)^[41]。本研究中减少降雨30%(约210 mm/a),细根生产量增加了104 g/(m²·a),增量略小于成熟山毛榉林,这可能是由于长白山地区相对较充沛的降雨所致。氮、水耦合对细根生产量的影响表现为复杂的交互效应,如处理第1年(即2010年)DN显著降低了0~10 cm土壤层细根生产量,而处理第2年(即2011年)显著增加了10~20 cm土壤层细根生产量,显著减少了根长密度。这可能由于细根直径的增加(图1)及比根长的下降(图2),从而导致细根根长密度的减少(图3、表3),表明在长白山阔叶红松林亚表层,土壤水分和养分共同影响着树木的碳分配过程。因此,氮、水交互对长白山阔叶红松林细根形态和生产量的影响存在空间和时间的变异^[42],这意味着树木生长过程中,地下根系对养分和水分的吸收受其空间异质性分布的影响。

参 考 文 献

- [1] KINTISCH E. In new report, IPCC gets more specific about warming risks[J]. Science, 2014, 344(6179): 21.
- [2] LEBAUER D S, TRESEDER K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed[J]. Ecology, 2008, 89(2): 371-379.
- [3] LUO Y, GERTEN D, MAIRE G L E, et al. Modeled interactive effects of precipitation, temperature, and CO₂ on ecosystem carbon and water dynamics in different climatic zones[J]. Global Change Biology, 2008, 14(9): 1986-1999.
- [4] LIM H, OREN R, PALMROTH S, et al. Inter-annual variability of precipitation constrains the production response of boreal *Pinus sylvestris* to nitrogen fertilization[J]. Forest Ecology and Management, 2015, 348: 31-45.
- [5] 周旺明, 郭焱, 朱保坤, 等. 长白山森林生态系统大气氮素湿沉降通量和组成的季节变化特征[J]. 生态学报, 2015, 35(1): 158-164.
ZHOU W M, GUO Y, ZHU B K, et al. Seasonal variations of nitrogen flux and composition in a wet deposition forest ecosystem on Changbai Mountain[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(1): 158-164.
- [6] ST CLAIR S B, SUDDERTH E A, CASTANHA C, et al. Plant responsiveness to variation in precipitation and nitrogen is consistent across the compositional diversity of a California annual grassland[J]. Journal of Vegetation Science, 2009, 20(5): 860-870.
- [7] 贺金生, 王政权, 方精云. 全球变化下的地下生态学: 问题与展望[J]. 科学通报, 2004, 49(13): 1226-1233.
HE J S, WANG Z Q, FANG J Y. Belowground ecology under global change: problems and prospect[J]. Chinese Science Bulletin, 2004, 49(13): 1226-1233.
- [8] NOGUCHI K, NAGAKURA J, KANEKO S. Biomass and morphology of fine roots of sugi (*Cryptomeria japonica*) after 3 years of nitrogen fertilization[J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 1-7.
- [9] FINÉR L, OHASHI M, NOGUCHI K, et al. Factors causing variation in fine root biomass in forest ecosystems[J]. Forest Ecology and Management, 2011, 261(2): 265-277.
- [10] WANG C G, HAN S J, ZHOU Y M, et al. Responses of fine roots and soil N availability to short-term nitrogen fertilization in a broad-leaved Korean pine mixed forest in northeastern China[J]. PloS One, 2012, 7(3): e31042.
- [11] KOU L, GUO D, YANG H, et al. Growth, morphological traits and mycorrhizal colonization of fine roots respond differently to nitrogen addition in a slash pine plantation in subtropical China[J]. Plant and Soil, 2015, 391(1-2): 207-218.
- [12] PREGITZER K S, KING J S, BURTON A J, et al. Responses of tree fine roots to temperature[J]. New Phytologist, 2000, 147(1): 105-115.
- [13] EGHBALL B, MARANVILLE J W. Root development and nitrogen influx of corn genotypes grown under combined drought and nitrogen stress[J]. Agronomy Journal, 1993, 85: 147-152.
- [14] BARDGETT R D, MOMMER L, DE VRIES F T. Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2014, 29(12): 692-699.
- [15] FANG J Y, CHEN A P, PENG C H, et al. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998[J]. Science, 2001, 292(5525): 2320-2322.
- [16] LÜ C Q, TIAN H Q. Spatial and temporal patterns of nitrogen deposition in China: synthesis of observational data[J]. Journal of Geophysical Research, 2007, 112(D22): D22S05.
- [17] YU M X, LI Q F, HAYES M J, et al. Are droughts becoming more frequent or severe in China based on the standardized precipitation evapotranspiration index: 1951-2010? [J]. International Journal of Climatology, 2014, 34(3): 545-558.
- [18] 杨丽韞, 罗天祥, 吴松涛. 长白山原始阔叶红松林(*Pinus koraiensis*)及其次生林细根物量与垂直分布特征[J]. 生态学报, 2007, 27(9): 3609-3617.

- YANG L Y, LUO T X, WU S T. Fine root biomass and its depth distribution across the primitive Korean pine and broad-leaved forest and its secondary forests in Changbai Mountain, northeast China[J]. *Acta Ecologica Sinica* 2007, 27(9): 3609–3617.
- [19] MCCLAUGHERTY C A, ABER J D, MELILLO J M. The role of fine roots in the organic matter and nitrogen budgets of two forested ecosystems[J]. *Ecology*, 1982, 63(5): 1481–1490.
- [20] PERSSON H Å, STADENBERG I. Fine root dynamics in a Norway spruce forest (*Picea abies* (L.) Karst) in eastern Sweden [J]. *Plant and Soil* 2010, 330: 329–344.
- [21] ROBINSON D. The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients[J]. *New Phytologist*, 1994, 127(4): 635–674.
- [22] GU J C, XU Y, DONG X Y, et al. Root diameter variations explained by anatomy and phylogeny of 50 tropical and temperate tree species[J]. *Tree Physiology*, 2014, 34: 415–425.
- [23] EISSENSTAT D M, YANAI R D. The ecology of root lifespan [J]. *Advances in Ecological Research*, 1997, 27: 1–60.
- [24] WELLS C E, GLENN D M, EISSENSTAT D M. Changes in the risk of fine-root mortality with age: a case study in peach, *Prunus persica* (Rosaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 2002, 89(1): 79–87.
- [25] 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, 18(10): 2354–2360.
- GUO D L, FAN P P. Four hypotheses about the effects of soil nitrogen availability on fine root production and turnover [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(10): 2354–2360.
- [26] BAE K, FAHEY T J, YANAI R D, et al. Soil nitrogen availability affects belowground carbon allocation and soil respiration in northern hardwood forests of New Hampshire [J]. *Ecosystems*, 2015, 18: 1179–1191.
- [27] 张娜, 段海侠, 于立忠, 等. 水肥耦合对细根形态的影响[J]. *辽宁工程技术大学学报(自然科学版)*, 2009, 28(1): 220–222.
- ZHANG N, DUAN H X, YU L Z, et al. Coupling effects between water and fertilizers on fine root morphology [J]. *Journal of Liaoning Technical University (Natural Science)*, 2009, 28(1): 220–222.
- [28] 刘金梁, 梅莉, 谷加存, 等. 内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.
- LIU J L, MEI L, GU J C, et al. Effects of nitrogen fertilization on fine root biomass and morphology of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*: a study with in-growth core approach [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28(1): 1–6.
- [29] 于立忠, 丁国泉, 史建伟, 等. 施肥对日本落叶松人工林细根直径、根长和比根长的影响[J]. *应用生态学报*, 2007, 18(5): 957–962.
- YU L Z, DING G Q, SHI J W, et al. Effects of fertilization on fine root diameter, root length and specific root length in *Larix kaempferi* plantation [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(5): 957–962.
- [30] 苗宇, 陈栋霖, 李贤伟, 等. 施肥对台湾栎木-扁穗牛鞭草复合模式下栎木细根形态特征、生物量及组织碳氮含量的影响[J]. *植物生态学报* 2013, 37(7): 674–683.
- MIAO Y, CHEN L L, LI X W, et al. Effects of fertilization on *Alnus formosana* fine root morphological characteristics, biomass and issue content of C, N under *A. formosana*-*Hemarthria compressa* compound mode [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, 37(7): 674–683.
- [31] BURTON A J, PREGITZER K S, HENDRICK R L. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests [J]. *Oecologia*, 2000, 125(3): 389–399.
- [32] OSTONEN I, PTTSEPP Ü, BIEL C, et al. Specific root length as an indicator of environmental change [J]. *Plant Biosystems*, 2007, 141(3): 426–442.
- [33] PREGITZER K S, DEFOREST J L, BURTON A J, et al. Fine root architecture of nine North American trees [J]. *Ecological Monographs*, 2002, 72(2): 293–309.
- [34] COMAS L, EISSENSTAT D. Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species [J]. *New Phytologist*, 2009, 182(4): 919–928.
- [35] WITHINGTON J M, REICH P B, OLEKSYN J, et al. Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees [J]. *Ecological Monographs*, 2006, 76(3): 381–397.
- [36] METCALFE D, MEIR P, ARAG O L, et al. The effects of water availability on root growth and morphology in an Amazon rainforest [J]. *Plant and Soil*, 2008, 311(1): 189–199.
- [37] 梅莉, 王政权, 张秀娟, 等. 施氮肥对水曲柳人工林细根生产和周转的影响[J]. *生态学杂志* 2008, 27(10): 1663–1668.
- MEI L, WANG Z Q, ZHANG X J, et al. Effects of nitrogen fertilization on fine root biomass production and turnover of *Fraxinus mandshurica* plantation [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(10): 1663–1668.
- [38] BATES T R, LYNCH J P. Stimulation of root hair elongation in *Arabidopsis thaliana* by low phosphorus availability [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1996, 19(5): 529–538.
- [39] SCHIEFELBEIN J W, BENFEY P N. The development of plant roots: new approaches to underground problems [J]. *The Plant Cell Online*, 1991, 3(11): 1147–1154.
- [40] 梅莉, 王政权, 韩有志, 等. 水曲柳根系生物量、比根长和根长密度的分布格局[J]. *应用生态学报* 2006, 17(1): 1–4.
- MEI L, WANG Z Q, HAN Y Z, et al. Distribution patterns of *Fraxinus mandshurica* root biomass, specific root length and root length density [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(1): 1–4.
- [41] HERTEL D, STRECKER T, MILLER-HAUBOLD H, et al. Fine root biomass and dynamics in beech forests across a precipitation gradient—is optimal resource partitioning theory applicable to water-limited mature trees? [J]. *Journal of Ecology*, 2013, 101: 1183–1200.
- [42] 王树堂, 韩士杰, 张军辉, 等. 长白山阔叶红松林表层土壤木本植物细根生物量及其空间分布[J]. *应用生态学报* 2010, 21(3): 583–589.
- WANG S T, HAN S J, ZHANG J H, et al. Woody plant fine root biomass and its spatial distribution in top soil of broad-leaved Korean pine forest in Changbai Mountain [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(3): 583–589.

(责任编辑 李 斐
责任编辑 张春雨 周志勇)