

# 氮添加对油松幼苗不同径级细根碳水化合物含量的影响

谷利茶<sup>1</sup> 王国梁<sup>1,2\*</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西杨凌 712100; <sup>2</sup>西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西杨凌 712100)

**摘要** 氮(N)沉降正在对全球森林生态系统产生显著影响。目前关于氮沉降如何通过影响树木不同径级细根碳水化合物含量,进而影响树木生理特征及生长的机制尚不清楚。本文以2年生油松(*Pinus tabulaeformis*)幼苗细根为对象,研究了短期(2年)氮添加(0、3、6、9 g N · m<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup>,分别记为N0、N3、N6、N9)对不同径级(0~0.5、0.5~1和1~2 mm)细根中非结构性碳水化合物(NSC)和结构性碳水化合物(SC)含量的影响。结果表明:(1)0~0.5 mm细根中碳水化合物含量(512.97 mg · g<sup>-1</sup>)显著低于1~2 mm细根中碳水化合物含量(638.83 mg · g<sup>-1</sup>)。0~0.5 mm细根中NSC、可溶性糖和淀粉含量显著低于0.5~1及1~2 mm;(2)随着细根径级的增加,SC含量和纤维素含量呈增加趋势,而木质素含量呈降低趋势。N添加对3个径级细根中不同碳水化合物组分的影响不同。N添加对0~0.5和0.5~1 mm细根中NSC、可溶性糖和淀粉含量均无显著影响,但N9处理显著降低了1~2 mm细根中NSC和可溶性糖含量(16.20%和29.90%),对淀粉含量无显著影响。此外,N3处理显著增加了0~0.5 mm细根中可溶性糖含量(69.65%);(3)N添加对细根中SC、木质素含量没有显著影响,但N3处理显著增加了最细两级根(0~0.5和0.5~1 mm)纤维素含量(35.3%和57.0%),N9处理显著降低了1~2 mm细根中纤维素含量(30.39%);(4)N3处理显著增加了0~0.5 mm细根中NSC/SC,而对另两级根系中该比率无显著影响。结果表明,N添加可能通过影响最细两级根(0~0.5和0.5~1 mm)中NSC、可溶性糖含量及NSC/SC影响植物细根的生理功能和生长。

**关键词** 氮沉降;油松幼苗;细根;径级;非结构性碳水化合物;结构性碳水化合物

**Effects of N addition on carbohydrate contents in different diameter fine roots of *Pinus tabulaeformis* seedlings.** GU Li-cha<sup>1</sup>, WANG Guo-liang<sup>1,2\*</sup> (<sup>1</sup>*Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resource, Yangling 712100, Shaanxi, China;* <sup>2</sup>*Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China*).

**Abstract:** Increasing nitrogen (N) deposition significantly affects global forest ecosystems. It is not clear how N deposition affects carbohydrate contents of different diameter fine roots, which limits the understanding on the mechanism of plant physiology and growth affected by N deposition. We set up a N addition experiment with 2-year-old *Pinus tabulaeformis* seedlings to examine the effects of different N addition levels on nonstructural carbohydrate (NSC) and structural carbohydrate (SC) contents in different diameter fine roots. Four N treatments were designed, including N0, N3, N6 and N9 (0, 3, 6 and 9 g N · m<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup>, respectively). The results showed that: (1) the carbohydrate contents (512.97 mg · g<sup>-1</sup>) in fine roots with 0–0.5 mm diameter were significantly lower than those (638.83 mg · g<sup>-1</sup>) in fine roots with 1–2 mm diameter. The NSC, soluble sugar and starch contents in the fine roots with 0–0.5 mm diameter were significantly lower than those in fine roots with 0.5–1 and 1–2 mm diameter; (2) The SC and the cel-

lulose contents had an increasing trend with the increase of fine root diameter, while lignin content showed a decreasing trend. Different responses of carbohydrate components in different diameter fine roots to N addition were observed in this study. N addition had no significant influence on the NSC, soluble sugar and starch contents in the 0–0.5 and 0.5–1 mm fine roots, except that N9 treatment significantly reduced the NSC and soluble sugar contents in 1–2 mm fine roots (by 16.20% and 29.90%, respectively) and N3 treatment significantly increased the soluble sugar content in the 0–0.5 mm fine roots (69.65%); (3) Nitrogen addition had no significant influence on the SC and lignin contents. N3 treatment significantly increased the cellulose content in 0–0.5 and 0.5–1 mm fine roots (35.3% and 57.0%, respectively), while N9 treatment significantly reduced the cellulose content in 1–2 mm fine roots (30.39%); (4) N3 treatment significantly increased NSC/SC ratio in the fine roots with 0–0.5 mm diameter, but had no significant effect on those with 0.5–1 and 1–2 mm fine roots. Our results indicated that N addition may influence fine root physiological function and growth via affecting NSC, soluble sugar contents and NSC/SC ratio in the fine roots with 0–0.5 and 0.5–1 mm diameters.

**Key words:** nitrogen deposition; *Pinus tabuliformis* seedlings; fine root; diameter class; non-structural carbohydrate; structural carbohydrate.

细根是植物吸收水分和养分的重要器官,其生长特性和状况直接影响到植物个体的生长发育。根系的生长、呼吸等生理生态过程需要消耗大量的光合产物(Jackson *et al.*, 1997),根系消耗的光合产物主要作用于细根生理活动和建造(Farrar *et al.*, 2000)。碳水化合物是植物光合作用的主要产物,也是植物进行各种生命活动的重要能源物质,按其存在形式可分为结构性碳水化合物(SC)和非结构性碳水化合物(NSC)。细根中NSC和SC的组成、动态变化直接影响细根的形态、解剖、生理功能。目前,植物体内的NSC动态,尤其是细根的NSC研究一直是植物生理学研究的焦点(Hartmann *et al.*, 2016)。研究表明,细根具有显著层级结构,不同根序或径级的细根在形态、NSC组成、生理功能上具有显著差异(卫星等, 2008; 贾淑霞等, 2010; 刘莹等, 2010)。NSC含量随着根序的增加而增加(陈海波等, 2008; 于立忠等, 2009; 于丽敏等, 2011)。而SC含量随着径级或根序的增加变化情况目前尚不清楚,但多数研究表明纤维素、木质素含量随着径级增加呈现出相反的变化趋势(吕春娟等, 2013; 韩立亮等, 2015),也有研究认为纤维素、木质素含量随着根系直径的增加而降低(朱锦奇等, 2014)。

当前,受全球气候变化研究的推动,氮沉降对陆地生态系统碳循环的影响备受关注(Gill *et al.*, 2000)。一定范围内的氮沉降会促进植物的生长(Vries *et al.*, 2009; Thomas *et al.*, 2010)。N可能通过影响植物细根中NSC和SC的动态影响树木细根的生理功能和形态特征。已有研究表明:适量的N

添加能够促进植物根部碳水化合物的积累,一定浓度的N处理增加了细根中NSC、SC含量,过高的施N水平会降低根系中碳水化合物的积累(高英志等, 2009; 徐钰等, 2014),但是有关N添加对不同径级细根内碳水化合物含量的影响尚不清楚,而随着研究的深入,越来越多的证据表明细根在植物形态结构和功能上存在明显的异质性(Pregitzer *et al.*, 2002; Guo *et al.*, 2004, 2008a, 2008b),不同径级或根序的细根生理功能不同,因此通过从结构性碳水化合物和非结构性碳水化合物含量的变化来探讨植物不同径级细根对氮沉降增加的适应性,能够为氮沉降如何影响树木生长机制及生理特征提供理论基础。

刘莹等(2010)研究表明,油松(*Pinus tabuliformis*)幼苗前5级根序直径尽管有所重叠,但各级根序具有相对固定的直径区间。比如,在0~0.5 mm直径的细根主要代表1级根序,还包括少量的2级根序和3级根序,这些根在解剖上主要以初生结构为主,在功能上以水分和养分吸收为主;而直径为0.5~1 mm的细根以2~3级根序为主,还包括少量的1、4、5级根序;1~2 mm以4~5级根序为主,还包括少量的2、3级根序,高级根序如4级根序和5级根序这些在解剖上以次生结构为主,在功能上以水分和养分的运输为主。为了与其他研究(按<1 mm或<2 mm定义为细根)进行对比(梅莉等, 2006; 吴敏等, 2014; 徐钰等, 2014),本研究将细根径级分为0~0.5、0.5~1和1~2 mm 3个径级。通过对2年生油松幼苗开展野外梯度氮添加实验,分析油松幼苗

不同径级(0~0.5、0.5~1和1~2 mm)细根内碳水化合物含量对氮添加的响应,揭示不同径级细根因功能不同而引起的结构性和非结构性碳水化合物分配差异,对进一步了解氮沉降背景下油松的生长策略及其生产力变化规律具有重要的现实意义。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

试验地位于陕西省宜川县铁龙湾林场,地处黄龙山林区东缘,地理位置为 35°39' N, 110°06' E。本区地带性植被为暖温带落叶阔叶林和森林草原,以松栎林为顶极群落,气候湿润温凉,有明显的大陆性季风气候特征,四季分明,年平均气温为 9.7 °C,年均降水量 584.4 mm,但分布不均,多集中在 7—9 月,占年降水量的 60%以上,地貌为黄土梁状丘陵,海拔 860~1200 m,坡度一般 20°~25°,土壤为原生(山坡)或次生(沟谷)黄土。

### 1.2 实验设计

2014 年 4 月,选取了林场附近的一片林地,样方内的 2 年生油松幼苗是 2013 年 10 月从陕西省宜川县铁龙湾林场苗圃地里进行移栽而得。中国平均氮沉降量变化范围为 0.1~7.43 g N · m<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup>,部分地区每年增加 0.034 g N · m<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup> (Lü *et al.*, 2007)。所用土壤的有机碳含量为 (12.02±2.46) g · kg<sup>-1</sup>,全氮含量为 (1.04±0.06) g · kg<sup>-1</sup>,全磷含量 (0.51±0.02) g · kg<sup>-1</sup>。因此,本试验共设置 4 个处理,分别为对照(N0)、低氮沉降量(N3)、中氮沉降量(N6)、高氮沉降量(N9)。年施氮量分别为 0、3、6、9 g N · m<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup>,肥料选用尿素,每年 4、6、8、10 月份 4 次等量喷施。样地面积为 10 m×15 m。整个样地分为 4 个施氮区域,每个区域间用石砖隔开以避免每个氮水平相互影响。每一个施氮区域内设置 3 个 2 m×3 m 的小样方,每个小样方内有 30 株苗木,不同施氮水平间小样方间隔为 1 m,共 12 个样方。自 2014 年 4 月份开始,至 2016 年 10 月份结束,采用喷雾器对试验田土壤直接喷施来模拟氮沉降,对照样方喷洒等量的水。每次施肥于雨前一天喷施,以尽量减少尿素挥发。施 N 肥后,N3、N6、N9 处理下土壤有机碳含量分别为 (15.62±1.33)、(16.15±1.57)、(13.13±2.01) g · kg<sup>-1</sup>,土壤全磷含量分别为 (0.53±0.01)、(0.52±0.01)、(0.51±0.03) g · kg<sup>-1</sup>,土壤全氮含量分别为 (1.39±0.11)、(1.33±0.09)、(1.06±0.06) g · kg<sup>-1</sup>。

### 1.3 样品采集与分析

2016 年 5 月,在每 1 块样地随机选择 4 株油松,进行现场挖掘油松幼苗根系,挖取发育相对完整的根系,编号后放入塑料袋内,并在当地(宜川铁龙湾林场场部水池)用 100 目筛网在流水中冲洗,将洗净后的根系及其他残留物一起迅速放入塑料袋,带回实验室低温保存。利用游标卡尺测量,分为 3 级(<0.5、0.5~1、1~2 mm),用微波炉将不同径级根系全部高温杀死,因为有实验证实此方法可有效防止根系组织中碳、氮的代谢流失(Hoch *et al.*, 2003),在 70 °C 烘干至恒重(48 h),在电子天平上(精度 0.001g)称量各级根系的干重,编号记录。然后对不同处理的不同径级细根样品进行粉碎,称取不同质量用于测定可溶性糖、淀粉、纤维素、木质素的含量。可溶性糖、淀粉含量的测定采用蒽酮比色法(王晶英,2003),木质素和纤维素含量采用酸性洗涤纤维法测定(Roberts *et al.*, 1998)。实验中将可溶性糖含量与淀粉含量之和定义为非结构性碳水化合物(NSC)含量,纤维素与木质素含量之和定义为结构性碳水化合物(SC)含量。

### 1.4 数据处理与分析

本文中利用单因素方差分析比较同一氮处理下,细根不同径级之间差异显著性;以及不同施氮处理对细根同一径级显著性。数据的统计分析用 SPSS 18.0 完成,不同水平间的多重比较用 LSD 法,在方差分析之前先检验数据的正态性以及方差齐性。并对细根生物量与各组分进行 Pearson 相关性分析,相关图表制作在 Excel 2013 中完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 氮添加对油松幼苗细根非结构性碳水化合物(NSC)含量的影响

油松幼苗细根中的 NSC、可溶性糖和淀粉含量都随着细根直径的增加而增加(图 1),但 0.5~1 与 1~2 mm 细根中淀粉含量无显著差异。

N 添加对最细两级根(0~0.5 和 0.5~1 mm)中 NSC、可溶性糖和淀粉含量都没有显著影响,但 N9 处理降低了 1~2 mm 细根中可溶性糖、NSC 含量,对淀粉含量无显著影响。此外,N3 处理显著增加了 0~0.5 mm 根系中可溶性糖含量。

### 2.2 施氮对油松幼苗细根结构性碳水化合物(SC)含量的影响

油松幼苗最细两级根(0~0.5和0.5~1 mm)与

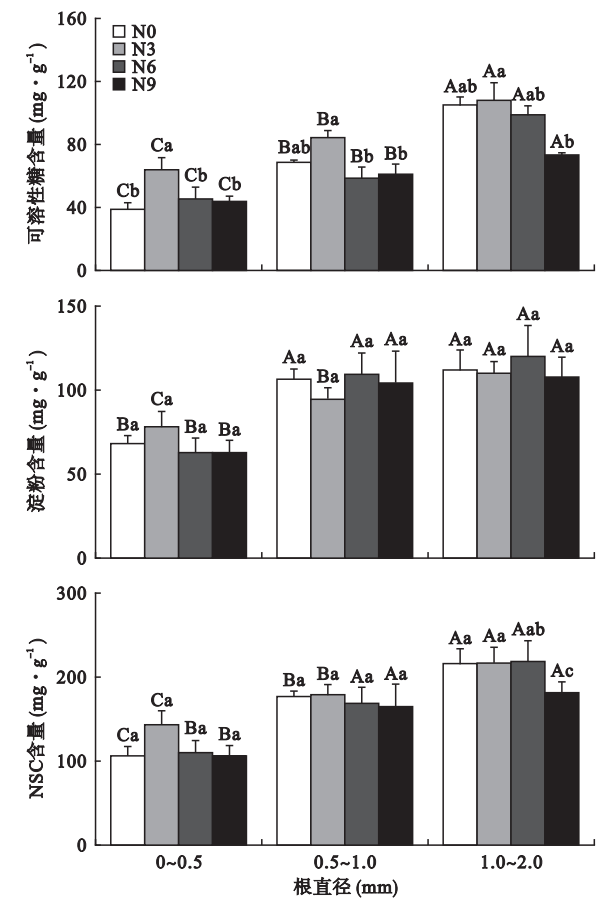


图1 施氮处理对油松幼苗不同径级细根可溶性糖、淀粉、NSC 含量影响 (mm)

Fig.1 Effects of N addition on soluble sugar, starch and NSC contents in different diameter fine roots of *Pinus tabulaeformis* seedlings

平均值±标准误。不同小写字母代表同一径级细根在不同氮添加水平下差异达 0.05 显著水平;不同大写字母代表同一氮添加水平下不同径级细根间差异达 0.05 显著水平。下同。

1~2 mm 细根之间纤维素含量具有显著差异,而不同径级细根之间木质素和 SC 含量都无显著差异,但纤维素含量随着细根直径的增加有增加趋势,木质素含量有降低趋势,而 SC 含量相对稳定 (图 2)。

N3 处理显著增加了最细两级根 (0~0.5 和 0.5~1 mm) 纤维素含量,N9 处理显著降低了 1~2 mm 细根中纤维素含量,而对 3 个径级细根中木质素和 SC 含量都没有显著影响。

### 2.3 氮添加对油松幼苗细根总碳水化合物含量的影响

油松幼苗细根 (0~0.5 mm) 中碳水化合物含量最低 (512.97 mg·g⁻¹)。随着径级增加,细根中碳水化合物含量呈增加趋势,1~2 mm 细根中碳水化合物含量 (638.83 mg·g⁻¹) 最高 (图 3)。

N 添加对 3 个径级细根中碳水化合物含量均无

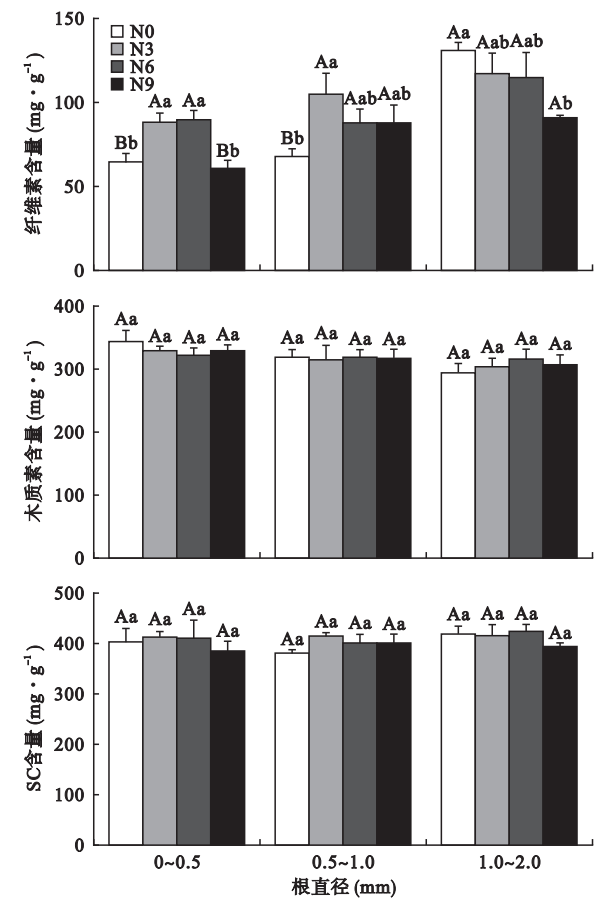


图2 施氮处理对油松幼苗不同径级细根纤维素、木质素、SC 含量影响 (mm)

Fig.2 Effects of N addition on cellulose, lignin and SC contents in different diameter fine roots of *Pinus tabulaeformis* seedlings

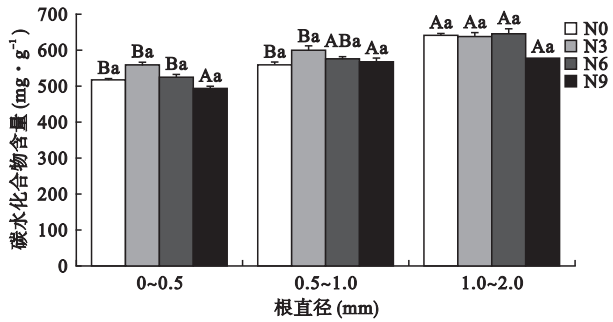


图3 氮处理对油松幼苗不同径级细根碳水化合物含量的影响 (mm)

Fig.3 Effects of N addition on carbohydrate contents in different diameter fine roots of *Pinus tabulaeformis* seedlings

显著影响。

### 2.4 施氮对油松细根 NSC/SC 的影响

图 4 可见,油松幼苗最细一级根系 (0~0.5 mm) 中 NSC/SC 最低 (0.26),显著低于 0.5~1 及 1~2 mm 细根中 NSC/SC (分别为 0.45 和 0.51)。



表 1 油松幼苗不同径级细根碳水化合物含量与不同径级细根生物量之间的相关分析  
Table 1 Correlation analysis between carbohydrate contents and biomass in different diameter fine roots of *Pinus tabulaeformis* seedlings

变异	径级 (mm)	可溶性糖	淀粉	NSC	纤维素	木质素	SC
细根生物量	0~0.5	-0.831 **	-0.626 *	-0.790 **	-0.744 **	0.269	-0.292
	0.5~1	-0.864 **	0.271	-0.388	-0.487	0.038	-0.248
	1~2	-0.307	-0.180	-0.199	-0.464	0.207	-0.125
	0~2	-0.908 **	-0.028	-0.643 *	-0.703 *	0.042	-0.439

\* \*:  $P<0.01$ ; \*:  $P<0.05$ ; ns,  $P>0.05$ 。

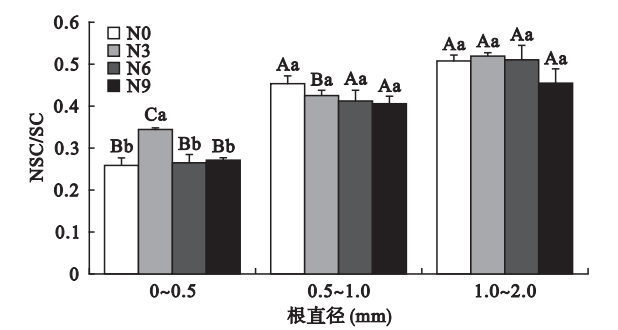


图 4 施氮处理对油松幼苗不同径级细根 NSC/SC 的影响  
Fig.4 Effects of N addition on NSC/SC in different diameter fine roots of *Pinus tabulaeformis* seedlings

N 添加对 3 个径级细根 NSC/SC 均无显著影响,但 N3 处理显著增加了 0~0.5 mm 细根中 NSC/SC。

2.5 油松幼苗不同径级细根碳水化合物含量与不同径级细根生物量之间的关系

不同径级油松幼苗细根生物量与各成分含量相关性不一致(表 1);0~0.5 mm 细根生物量与可溶性糖、纤维素、NSC 含量呈极显著负相关( $P<0.01$ ),与淀粉含量呈显著负相关( $P<0.05$ ),0.5~1 mm 细根生物量与可溶性糖含量呈极显著负相关,0~2 mm 细根生物量与可溶性糖、纤维素、NSC 含量显著负相关( $P<0.05$ ),并与可溶性糖含量极显著负相关( $P<0.01$ );而与其他指标相关性不显著( $P>0.05$ )。说明 0~0.5 mm 细根中 NSC、可溶性糖和淀粉含量对该级细根生物量有显著影响,0.5~1 mm 细根中可溶性糖含量是影响该级细根生物量的主要因素。

3 讨论

根系中的碳水化合物主要用于植物的生长、呼吸、养分吸收、有机物分泌等生理活动(梅莉等, 2004),它在植物体内的储存对于植物的代谢、生长、防御、抗旱性的形成以及推迟或防止植物死亡有重要作用(Kozłowski *et al.*, 1992)。本研究中,根系中结构性碳水化合物含量为 38.6%~42.8%,非结构

性碳水化合物含量为 11.6%~20.7%。可见,根系中碳水化合物含量较高,且以结构性碳水化合物为主,非结构性碳水化合物含量相对较低。此外,本研究发现,随着施氮水平的增加,3 个径级(0~0.5, 0.5~1 和 1~2 mm)细根内碳水化合物含量均呈现出先增加后减少的变化规律,这与高英志等(2009)研究结果类似。

树木细根为层级结构,不同根序或径级细根在形态(梅莉等, 2006;王向荣等, 2006;贾淑霞等, 2010)、解剖(卫星等, 2008;刘冠志等, 2014)、化学计量(于立忠等, 2009)和生理特征(李又芳等, 2008;贾淑霞等, 2010;吴敏等, 2014)方面具有显著差异。本研究表明,不同径级的油松幼苗细根碳水化合物含量之间有差异,并且 0~0.5 与 1~2 mm 细根中的碳水化合物含量具有显著差异,Guo 等(2004)对北美长叶松(*Pinus palustris*)研究结果也发现,直径 0.35 mm 细根构建和维持单位长度细根消耗的碳水化合物比直径 0.80 mm 细根的较少。

随着径级增加,油松幼苗细根 NSC 含量增加和可溶性糖增加,意味着较粗的根系中储存有更多的 NSC,并且不同径级细根中可溶性糖、NSC 含量也有显著差异;原因可能是 0~0.5 mm 区间主要由 1~2 级根序组成(刘莹等, 2010),主要生理功能是吸收养分和水分,1 级根也是整个根系中最活跃的部分,呼吸速率较快,而根的呼吸和吸收养分消耗了大量非结构性碳水化合物(Burton *et al.*, 2000;Eissenstat *et al.*, 2005;于立忠等, 2009)。不同径级细根在 SC、木质素含量方面无显著差异,这与 Thomas 等(2013)研究欧洲桦木(*Betula*)和冷杉(*Abies*)在不同径级根中纤维素和木质素浓度结果不同,原因可能是该研究是将 0.5~2 和 2 mm 以上的根作比较,并且所处地理位置,树木种类有差异,导致研究结果不同。随着径级增加,油松幼苗细根 SC 含量呈增加趋势,其中纤维素含量增加趋势较明显,而木质素含量呈降低趋势,这与研究植物力学特性与纤维素、木

质素之间的关系时,得到的结论一致(吕春娟等, 2013;韩立亮等, 2015),随着细根径级增加,细根木质化程度增加,高级根序的细根木质化程度较高,主要起运输和支持作用(Eissenstat *et al.*, 1997;梅莉等, 2004)。小直径的细根主要是承担养分与水分的吸收功能,在其形态构成上对 C 需求较低,大直径的根系有较高的运输能力和外部抗逆性能,在形态构成上 C 投入也较高。

NSC 是参与植物生命代谢的重要物质,它是植物初级和次级新陈代谢的主要基质,通常认为细根(直径<2 mm)是 NSC 的汇和养分的源,植物体内 NSC 的代谢在很大程度上影响着植株的生长发育和对环境因子的响应(Loewe *et al.*, 2000;潘庆民等, 2002)。本研究发现,N 添加对 3 个径级细根中碳水化合物不同组分的影响有显著差异。N 添加对最细两级根(0~0.5 和 0.5~1 mm)中 NSC、可溶性糖和淀粉含量都没有显著影响,但 N9 处理显著降低了 1~2 mm 细根中 NSC 和可溶性糖含量,对淀粉含量无显著影响。此外,N3 处理显著增加了 0~0.5 mm 根系中可溶性糖含量。原因可能是适当的氮素水平可以促进幼苗的根系活力,过高的氮素水平会抑制幼苗的根系活力(陈雄伟等, 2012;张金浩等, 2014),适量的施氮处理促进土壤氮有效性升高,土壤有效氮升高增加了细根中氮含量,细根吸收的氮越多,需要投入的非结构性碳水化合物也越多(Chapin, 1980;Körner, 2003;Son *et al.*, 2003),Desrochers 等(2002)研究表明,根的呼吸速率与根组织中的氮浓度呈较好的正相关,细根呼吸速率提高,需要消耗大量的 NSC,而较高的氮抑制了根系活性,使得细根对氮吸收利用的能量物质消耗大于其碳投入,从而导致 NSC 含量下降,植物体内可溶性糖的含量在植物生长发育过程中变化很大,且与环境因子变化密切相关,是植物通过生理调节适应环境变化的重要机制(Hoch *et al.*, 2003),淀粉是植物主要的长期能量储存物质之一,因此淀粉含量变化不大,NSC 含量的变化以可溶性糖含量的变化为主。

SC 主要由纤维素和木质素组成,SC 是长链分子,用于构建和固化生物量的组分和结构,包括细胞壁、根、茎等。N 添加对油松幼苗细根中 SC、纤维素含量没有显著影响,但 N3 处理显著增加了最细两级根(0~0.5 和 0.5~1 mm)纤维素含量(35.3%和 57.0%),N9 处理显著降低了 1~2 mm 细根中纤维素含量(30.39%)。有研究表明(Hoch *et al.*, 2003;

侯新村等, 2011),施 N 对纤维素、木质素含量没有产生显著影响,但适量的施 N 能够增加纤维素含量,施用过多 N 肥则会降低纤维素含量。关于施 N 对不同径级中 SC 含量的研究鲜有报道。NSC/SC 能够反映植物碳在代谢活性和形态结构两个方面的投入情况,在一定程度上能够表明植物生命代谢活性强度的大小。从本研究结果可以看出,0~0.5 mm 的细根代谢活动强度最大,1~2 mm 细根代谢活动强度最弱。说明了不同径级的油松幼苗细根对氮的敏感程度不同,直径更小的细根对土壤有效氮的敏感程度更大。

## 4 结 论

随着 N 添加水平的升高,不同径级细根内的碳水化合物含量呈现出先增加后降低的趋势,说明了适度的氮添加可以增加细根中碳水化合物的含量。N 添加可能通过影响最细两级根(0~0.5 和 0.5~1 mm)中 NSC、可溶性糖含量及 NSC/SC,影响植物细根的生理功能和形态特征,从而对树木生长及森林生态系统的组成、结构和生产力的机制产生影响。

## 参考文献

- 陈海波. 2008. 水曲柳苗木根系对氮胁迫的形态和生理反应(硕士学位论文). 哈尔滨:东北林业大学.
- 陈雄伟,郑春梅,李晓丹,等. 2012. 不同氮营养水平对水葫芦根系活力的影响. 安徽农业科学, **40**(3): 1657-1659.
- 高英志,王艳华,王静婷,等. 2009. 草原植物碳水化合物对环境胁迫响应研究进展. 应用生态学报, **20**(11): 2827-2831.
- 韩立亮,宋桂龙. 2015. 护坡木本植物根系的力学特性及其与细胞壁成分的关系. 北京林业大学学报, **37**(11): 120-127.
- 侯新村,范希峰,武菊英,等. 2011. 草本能源植物生物品质对氮肥的响应. 中国草地学报, **33**(1): 11-17.
- 贾淑霞,赵妍丽,丁国泉,等. 2010. 落叶松和水曲柳不同根序细根形态结构、组织氮浓度与根呼吸的关系. 植物学报, **45**(2): 174-181.
- 李又芳,高 人,李 营,等. 2008. 不同径级杉木根参数与离体根呼吸. 亚热带资源与环境学报, **3**(2): 19-24.
- 刘 莹,王国梁,刘国彬,等. 2010. 不同分类系统下油松幼苗根系特征的差异与联系. 植物生态学报, **34**(12): 1386-1393.
- 刘冠志,刘果厚,贺 晓,等. 2014. 黄柳不同级序根的解剖结构及其细根的研究. 西北植物学报, **34**(5): 932-937.
- 吕春娟,陈丽华. 2013. 华北典型植被根系抗拉力学特性及其与主要化学成分关系. 农业工程学报, **29**(23): 69-78.
- 梅 莉,王政权,程云环,等. 2004. 林木细根寿命及其影响

- 因子研究进展. 植物生态学报, **28**(5): 704–710.
- 梅莉, 王政权, 韩有志, 等. 2006. 水曲柳根系生物量、比根长和根长密度的分布格局. 应用生态学报, **17**(1): 1–4.
- 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 等. 2002. 植物非结构性贮藏碳水化合物生理生态学研究进展. 植物学报, **19**(1): 30–38.
- 王晶英. 2003. 植物生理生化实验技术与原理. 哈尔滨: 东北林业大学出版社.
- 王向荣, 谷加存, 梅莉, 等. 2006. 水曲柳和落叶松细根形态及母根与子根比例关系. 生态学报, **26**(6): 1686–1692.
- 卫星, 刘颖, 陈海波. 2008. 黄波罗不同根序的解剖结构及其功能异质性. 植物生态学报, **32**(6): 1238–1247.
- 吴敏, 张文辉, 周建云, 等. 2014. 干旱胁迫对栓皮栎幼苗细根的生长与生理生化指标的影响. 生态学报, **34**(15): 4223–4233.
- 徐钰, 许凯, 王文娟, 等. 2014. 不同林龄杨树细根糖化学组分对氮沉降的响应. 南京林业大学学报: 自然科学版, (3): 13–18.
- 于立忠, 丁国泉, 朱教君, 等. 2009. 施肥对日本落叶松不同根序细根养分浓度的影响. 应用生态学报, **20**(4): 747–753.
- 于丽敏, 王传宽, 王兴昌. 2011. 三种温带树种非结构性碳水化合物的分配. 植物生态学报, **35**(12): 1245–1255.
- 张金浩, 周再知, 杨晓清, 等. 2014. 氮素营养对肯氏南洋杉幼苗生长、根系活力及氮含量的影响. 林业科学, **50**(2): 31–36.
- 朱锦奇, 王云琦, 王玉杰, 等. 2014. 根系主要成分含量对根系固土效能的影响. 水土保持通报, **34**(3): 166–170.
- Burton AJ, Pregitzer KS, Hendrick RL. 2000. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. *Oecologia*, **125**: 389–399.
- Chapin FS. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**: 233–260.
- Desrochers A, Landhäusser SM, Lieffers VJ. 2002. Coarse and fine root respiration in aspen (*Populus tremuloides*). *Tree Physiology*, **22**: 725–732.
- Eissenstat DM, Volder A. 2005. The Efficiency of Nutrient Acquisition over the Life of a Root// Nutrient Acquisition by Plants. Berlin: Springer: 185–220.
- Eissenstat DM, Yanai RD. 1997. The Ecology of Root Lifespan. *Advances in Ecological Research*, **27**: 1–60.
- Farrar JF, Jones DL, Norby R, et al. 2000. The control of carbon acquisition by roots. *New Phytologist*, **147**: 43–53.
- Gill RA, Jackson RB. 2000. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, **147**: 13–31.
- Guo D, Mitchell RJ, Withington JM, et al. 2008a. Endogenous and exogenous controls of root life span, mortality and nitrogen flux in a longleaf pine forest; Root branch order predominates. *Journal of Ecology*, **96**: 737–745.
- Guo D, Mitchell RJ. 2004. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest. *Oecologia*, **40**: 450–457.
- Guo D, Xia M, Wei X, et al. 2008b. 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.
- Hartmann H, Trumbore S. 2016. Understanding the roles of non-structural carbohydrates in forest trees: From what we can measure to what we want to know. *New Phytologist*, **211**, doi: 10.1111/nph.13955.
- Hoch G, Richter A, Körner C. 2003. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment*, **26**: 1067–1081.
- Jackson RB, Mooney HA, Schulze ED. 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.
- Körner C. 2003. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, **91**: 4–17.
- Kozłowski TT. 1992. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *The Botanical Review*, **58**: 107–222.
- Loewe A, Einig W, Shi L, et al. 2000. Mycorrhiza formation and elevated CO<sub>2</sub> both increase the capacity for sucrose synthesis in source leaves of spruce and aspen. *Parasites & Vectors*, **145**: 565–574.
- Lü C, Tian H. 2007. Spatial and temporal patterns of nitrogen deposition in China: Synthesis of observational data. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, **112**: 229–238.
- Pregitzer KS, DeForest JL, Burton AJ, et al. 2002. Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, **72**: 293–309.
- Roberts JD, Rowland AP. 1998. Cellulose fractionation in decomposition studies using detergent fibre pre-treatment methods. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **29**: 2109–2118.
- Son Y, Hwang JH. 2003. Fine root biomass, production and turnover in a fertilized *Larix leptolepis* plantation in central Korea. *Ecological Research*, **18**: 339–346.
- Thomas FM, Molitor F, Werner W. 2013. Lignin and cellulose concentrations in roots of Douglas fir and European beech of different diameter classes and soil depths. *Trees*, **28**: 309–315.
- Thomas RQ, Canham CD, Weathers K C, et al. 2010. Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nature Geoscience*, **3**: 229–244.
- Vries WD, Oijen MV, Gundersen P, et al. 2009. The impact of nitrogen deposition on carbon sequestration by European forests and heathlands. *Forest Ecology and Management*, **258**: 1814–1823.

作者简介 谷利茶,女,1990年生,硕士,主要研究方向为植被恢复。E-mail: 779315802@qq.com  
责任编辑 张敏