

氮肥添加对川西北高寒草甸植物群落根系动态的影响

字洪标 陈 焱 胡 雷 王长庭*

西南民族大学青藏高原研究院, 四川成都 610041

摘 要 该文以川西北高寒草甸为研究对象, 采用微根管法研究了不同施氮(N)水平下高寒草甸植物群落根系现存量、生产量、死亡量和周转率的变化及其与土壤理化性质的相互关系。结果表明: N添加显著增加了土壤速效氮(AN)含量, 降低了土壤pH值, 但是对土壤有机质(SOM)和全氮(TN)含量无显著影响。在0–10 cm土层, 平均根系现存量和累积根系生产量无显著变化, 累积根系死亡量在N10处理下显著降低了 $206.1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 根系周转率在N30处理下显著提高了17%; 在10–20 cm土层, N添加处理的平均根系现存量和累积根系生产量分别显著降低了 195.3 和 $142.3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (N10)、 235.8 和 $212.1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (N20)、 198.0 和 $204.4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (N30), 累积根系死亡量和周转率无显著变化。此外, 累积根系生产量、死亡量和周转率与AN含量相关性较大, 而平均根系现存量与SOM、AN和TN含量相关性较大。综上所述, N添加对高寒草甸的影响主要通过改变土壤可利用N含量, 进而影响根系的动态特征、空间分布格局和周转以及碳分配特征。

关键词 高寒草甸; 氮肥添加; 植物根系; 微根管法

字洪标, 陈焱, 胡雷, 王长庭 (2018). 氮肥添加对川西北高寒草甸植物群落根系动态的影响. 植物生态学报, 42, 38–49. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0255

Effects of nitrogen addition on root dynamics in an alpine meadow, Northwestern Sichuan

ZI Hong-Biao, CHEN Yan, HU Lei, and WANG Chang-Ting*

Institute of Qinghai-Tibetan Plateau Research, Southwest Minzu University, Chengdu 610041, China

Abstract

Aims Our aim was to characterize the effects of nitrogen (N) addition on plant root standing crop, production, mortality and turnover in an alpine meadow on the Northwestern plateau of Sichuan Province, China.

Methods A N addition experiment was conducted in an alpine meadow on the Northwestern plateau of Sichuan Province since 2012. Urea was applied at four levels: 0, 10, 20 and $30 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, referred to as CK, N10, N20 and N30. Root samples in surface (0–10 cm) and subsurface layers (10–20 cm) were observed using Minirhizotron from May 10th to Sept. 27th in 2015. The root standing crop, production, mortality and turnover rate were estimated using WinRHIZO Tron MF software. Repeated-measure ANOVA, one-way ANOVA and Pearson correlation were performed to analyze the effect of N addition on soil and root characteristics.

Important findings N addition significantly increased soil available N content and decreased soil pH value, but did not alter soil total N and SOM contents under all treatments. N addition did not exhibit any significant effects on the mean root standing crop and cumulative root production in the 0–10 cm, but significantly reduced mean root standing crop and cumulative root production in 10–20 cm soil layer by 195.3 and $142.3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (N10), 235.8 and $212.1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (N20) and 198.0 and $204.4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (N30), respectively. The cumulative root mortality was significantly decreased by $206.1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ in N10 treatment and root turnover rate was significantly increased with 17% for N30 treatment at the 0–10 cm soil depth, but the cumulative root mortality and root turnover rate was not significantly different at 10–20 cm soil depth. In addition, cumulative root production, mortality and turnover rate in 0–10 cm soil layer were significantly correlated with the soil available N content, whereas no significant associations were observed in 10–20 cm soil. Taken together, these results demonstrate that N addition alters the soil N availability

收稿日期Received: 2017-10-10 接受日期Accepted: 2018-01-06

基金项目: 国家自然科学基金(31370542)、国家重大科学研究计划(973计划)(2013CBA01807)、四川省教育厅创新团队项目(14TD0049)和中央高校基本科研业务费专项资金(2018NZD13)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31370542), the National Basic Research Program (973 Program) (2013CBA01807), the Innovation Team Project of Education Office of Sichuan Province (14TD0049) and the Fundamental Research Funds for the Central Universities (2018NZD13).

* 通信作者Corresponding author (wangct6@163.com)

and thus induces the root dynamics and changes in root distribution as well as C allocation in alpine meadow.

Key words alpine meadow; nitrogen addition; plant roots; minirhizotron

Zi HB, Chen Y, Hu L, Wang CT (2018). Effects of nitrogen addition on root dynamics in an alpine meadow, Northwestern Sichuan. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 38–49. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0255

氮(N)是影响植物生长的最基本元素,同时也是自然陆地生态系统的主要限制性元素,在植物生长、发育和繁殖过程中具有重要的作用(Han *et al.*, 2005; 宾振钧等, 2014)。近年来,随着化石燃料的大量燃烧和化肥的过度使用,陆地生态系统中N元素摄入迅速增加(Galloway *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2015),从而刺激植物生长,增加了植物生物量和土壤碳(C)库的固存(Pregitzer *et al.*, 2008; Reay *et al.*, 2008; Thomas *et al.*, 2010)。而植物根系在陆地C循环中扮演着关键的角色,它们不仅从土壤中吸收水分和养分用于植物生产,而且通过根系呼吸和死亡后分解进行C排放(Li *et al.*, 2015)。另外, N元素摄入增加会通过影响根系形态(如根长和直径)、生物量和C循环相关的功能(如根系呼吸)来影响植物的根系(Nadelhoffer *et al.*, 2000; Rasse, 2002)。因此,探讨N添加对根系特征的影响将会更好地解释N素增加对生态系统C循环影响的潜在机制。

N增加对植物根系的影响主要通过直接破坏根系组织和间接改变土壤N的有效性来实现(Galloway *et al.*, 2004)。而土壤N的有效性在植物根系动态特征中起着重要的作用(Vogt *et al.*, 1995)。已有研究表明, N添加会降低森林生态系统的细根生物量(Nadelhoffer *et al.*, 2000; Hendricks *et al.*, 2006), 缩短(Pregitzer *et al.*, 1995)或延长(Vogt *et al.*, 1986)根系寿命,降低根系死亡率,提高根系生产量(Majdi & Andersson, 2005),增强根系吸收水分和养分的能力(Gaudinski *et al.*, 2001)。然而,草地生态系统中草本植物是否具有相似变化机制的研究依然缺乏(Bai *et al.*, 2008)。Bai等(2008)研究发现, N添加会降低0–10 cm和20–30 cm土层的根系寿命,但是10–20 cm土层根系寿命并未受到影响。Martin和Chambers (2002)研究发现, N肥显著增加河岸边草甸的地下生物量。Rytter和Rytter (2012)研究发现营养供给受限时,根密度高于原来的3倍,施N减少了根系活力和入土深度,但对根系组织和根系分解没有影响。然而,青藏高原高寒草甸植物根系生产、死亡等的动态特征对于N肥添加的响应依然不清楚。

青藏高原高寒草甸地处高海拔地区,是我国重

要的草地畜牧业基地,也是全球气候变化的敏感区域和生物多样性重点保护区。因为它远离工业区,在大气N沉降持续增加背景下,遭受的人为破坏相对较少,大气N沉降量远远小于N污染严重的美国东部和西欧(MacDonald *et al.*, 2002),成为观测研究N沉降对生态系统影响的理想区域。一系列N添加实验结果表明, N添加促进植物生长(Song *et al.*, 2012),增加植物群落的初级生产力(Ren *et al.*, 2010; 张杰琦等, 2010; 杨晓霞等, 2014)和叶片N含量(宾振钧等, 2014),降低植物群落的物种丰富度和多样性(Wang *et al.*, 2010)。但N添加对于陆地生态系统地下部分(尤其是根系)的影响了解甚少。为了分析青藏高原高寒草甸植物群落根系动态、空间分布格局和C分配特征对N添加的响应,本研究采用微根管法对不同N添加梯度下高寒草甸植物群落根系现存量、生产量、死亡量和周转率进行研究,旨在验证:(1) N添加提高根系生产量,而降低根系死亡量,从而提高根系周转率;(2) N添加增加了土壤速效养分,从而提高了深层根系生产量。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

研究区位于四川省阿坝藏族羌族自治州红原县,地理坐标32.83° N, 102.60° E, 海拔3 494 m。该区属于大陆性高原寒温带半湿润季风气候,日温差大,霜冻期长,四季变化不明显,年平均气温1.1 °C,最冷月(1月)平均气温为-10.3 °C,最热月(7月)平均气温为10.9 °C,平均5 °C以下的月份长达7个月。干湿季节分明,年降水量650–800 mm,主要集中在5–9月;日照时间长,太阳辐射强,年日照时间2 417.9 h,年平均相对湿度71%。草甸类型主要是矮嵩草草甸,植被盖度80%以上。其中四川嵩草(*Kobresia setchwanensis*)和高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)是主要的莎草科植物,三颖披碱草(*Elymus nutans*)和剪股颖(*Agrostis matsumurae*)是主要的禾本科植物,而杂类草主要是匙叶银莲花(*Anemone trullifolia*)、蕨麻(*Potentilla anserina*)、钝苞雪莲(*Saussurea nigrescens*)、美丽龙胆(*Gentiana formosa*)和高山唐松草

DOI: 10.17521/cjpe.2017.0255

(*Thalictrum alpinum*)占优。该地区土壤类型是亚高山草甸土,其土层深度达40 cm以上,表层(0–10 cm)土壤SOM含量 $110.92 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, TN含量 $6.38 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, AN含量 $343.00 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, pH值为5.74 (表1)。该研究区地处青藏高原东缘,是青藏高原的重要组成部分,已有研究证实青藏高原大部分草地受到N限制(Yang *et al.*, 2011)。早在20世纪90代初期就有学者在青藏高原地区开始施肥试验,我们综合前人研究发现,施加 $100 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 尿素时对地下生物量无显著影响(杨晓霞等, 2014),但是施加 $200\text{--}300 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 时高寒草甸群落生物量最高(王长庭等, 2013)。因此,我们以此为依据进行N添加梯度的试验设计来研究高寒草甸植物群落根系动态特征对N添加的响应。

1.2 试验设计

1.2.1 试验样地设置

于2012年5月下旬在研究区内选择地势相对平坦,植被分布均匀,面积为 $100 \text{ m} \times 100 \text{ m}$ 的未退化矮嵩草草甸,用围栏进行保护,作为试验样地。同时把样地分成6个 $30 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 的实验样区,4个角用木桩进行标记,样区间距为3 m。每个样区内设置4个 $3 \text{ m} \times 3 \text{ m}$ 小样方,共计24 (4×6)个小样方,小样方之间间隔不小于2 m作为缓冲区。采用随机区组试验设计把0 (CK)、10 (N10)、20 (N20)、 $30 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (N30) 4个N添加水平随机安排在小区内。所施肥为尿素($\text{CO}(\text{NH}_2)_2$, 46% N)。并于每年5月下旬选择多云的阴天,用手将N肥均匀地撒在小区内,每年施肥1次。

于2013年5月在上述的每个样方内安装一根聚碳酸酯材料微根管,微根管长度为100 cm,内径5 cm,外径6 cm。首先用特制的土钻在样方内钻取一个与地面呈 30° 夹角,深度为70–75 cm,直径为7 cm的微根管洞,然后把微根管密封的一头缓慢插入孔中。露出地面的微管用黑色棉布包裹,避免光线射入影响根系生长,同时用海绵和胶带缠绕,避免微根管因撞击而受损,顶端盖上不透光的黑盖子。此外,在微根管周围用钻出的土填平,使微管与土壤紧密接触,同时尽量减少对微根管周围的土壤扰动,在不读取数据时用塑料袋包裹并用胶带缠紧以减少微根管的热传导。

1.2.2 样品采集

1.2.2.1 土壤样品采集与测定 于2015年8月中旬,在 $3 \text{ m} \times 3 \text{ m}$ 样方内,用内径5 cm的土钻分层(0–10 cm和10–20 cm)按“S”形钻取5钻,混合为1个土壤样

品,每个处理重复6次,并做好标记。样品风干后过筛用于测定土壤pH值、SOM、TN和AN含量。其中,用电极法测定土壤pH值,丘林法测定SOM含量,凯氏定氮法测定TN含量,康惠法测定AN含量(中国科学院南京土壤研究所, 1983)。

1.2.2.2 根系生物量采集 于2015年8月中旬在 $3 \text{ m} \times 3 \text{ m}$ 样方内,用内径5 cm的土钻分层(0–10 cm和10–20 cm)取根系样品,每层取3钻混合为1个样品,每个处理6次重复。把样品带回实验室过筛去掉土壤,并用清水冲洗得到根系样品,并测量所获得根系的长度,装入信封放入烘箱在 65°C 烘干至恒质量(48 h),称质量后计算比根长。

1.2.2.3 根系图片采集和分析 于2015年5–9月对根系进行连续取样,首先将微根管外包裹的塑料袋打开,打开顶端盖子,用棉布将微根管内的水蒸气擦干,等待10 min后,待微管内外温度相同时,将标定好的摄像机放入微管内,并在微管上标记好第一次摄像头放入的位置,同时采用CI-600根系扫描仪(CID Bio-Science, Camas, USA)进行图像采集。每个微根管采集两个斜坡深,分别为0–20 cm和20–40 cm,根据根管与地面的夹角把深度换算成0–10 cm和10–20 cm垂直土层深度(D),每次测定结束后,将露出地面的根管按第一次的方法包裹好,每2周采集一次图像,共取10次图像,总共追踪标记到12 219条根系。

将CI-600扫描的图像带回实验室用WinRHIZO Tron MF (CID Bio-Science, Camas, USA)软件进行分析处理,测定每张图像中根系的直径、长度等各形态特征指标的数据,并通过图像中根系的颜色来区分活根和死根,其中白色和褐色的根定义为活根,黑色和消失的根定义为死根。全部活根和死根根系的图像和数据采集都必须完整保存。

根系的估算:首先通过根系图像分析得到根系的长度,并利用如下的公式计算单位体积的根长密度(RLD , $\text{m} \cdot \text{m}^{-3}$):

$$RLD_v = L / (A \times DOF)$$

式中, L (m)为微根窗中观察到的细根根长; A (m^2)为观测窗面积(图像大小); DOF (m)为微根管到周围土壤的距离, DOF 一般为0.002–0.003 m (Taylor *et al.*, 1970; Sanders & Brown, 1978)。由于本研究中的草地群落的细根平均直径为0.254 mm,计算中 DOF 取0.002 m (吴伊波等, 2010)。

其次, 通过比根长(SRL , $\text{m} \cdot \text{g}^{-1}$)将 RLD_V 转化为单位体积的生物量(RBD , $\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$)。

$$RBD = RLD_V / SRL$$

式中, SRL 为土钻法所得每克根(直径 <1 mm)生物量的根长($\text{m} \cdot \text{g}^{-1}$)。

最后, 通过单位体积生物量(RBD)乘以取样土壤剖面深度(D)将 RBD 转换成单位面积根系生物量(RLD_A , $\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$):

$$RLD_A = RBD / D$$

根系周转运用上述介绍的方法, 计算出单位面积根系生物量(RLD_A), 在每次微根管取样时能够作为细根现存量的估计值, 每次测定的细根生产量累加来估算年生物量产量(Norby *et al.*, 2004; Majdi & Andersson, 2005):

$$T = P / Y$$

式中, T 为根系周转率(a^{-1}); P 为细根年生物量产量; Y 为活细根现存量平均根系生物量密度。

根系生产量是在 t 时不存在而在 $t + 1$ 时所增加的新鲜根长总和, 再加上所有在 t 时原有根系上延长的长度来估算。根系死亡量是 t 时所有活根和新鲜根在 $t + 1$ 时死亡和消失掉的根长总和, 根系现存量根据季节性生产和死亡的差异来计算(Majdi & Andersson, 2005), 根系生产、死亡和现存量都是用单位面积根系生物量(RLD_A)计算得出。

1.3 统计分析

采用SPSS 19.0对土壤理化性质(土壤pH值, SOM、TN和AN含量)、根系特征(根系现存量、生产量、死亡量和周转率)进行单因素方差分析, 用最小显著极差法(LSD)进行不同处理之间的显著性检验($p < 0.05$)。不同土层(0–10 cm和10–20 cm)之间的

差异则采用独立样本 t 检验。采用重复测量方差方法分析取样时间、施肥梯度及交互作用对根系现存量、生产量和死亡量动态特征的影响; 用Turkey HSD法进行施肥梯度间的多重比较。此外, 采用Pearson相关性分析0–10 cm和10–20 cm土层土壤理化性质和根系累积生产量、死亡量、现存量和年周转率($n = 6$)的相关性($p = 0.05$)。所有图表绘制均在Origin 8.5中进行。

2 结果

2.1 土壤理化性质变化

在0–10 cm土层, 土壤pH值在N添加后显著降低; AN的含量在N10处理显著降低, 但N20和N30处理显著增加; SOM和TN含量对N添加无显著响应(表1)。在10–20 cm土层, 土壤pH值在N20和N30处理下显著降低, AN则显著提高($p < 0.05$); SOM和TN含量对N添加则无显著响应(表1)。此外, 土壤pH值在N10处理0–10 cm土层显著小于10–20 cm, 其他处理均无显著变化; SOM、AN和TN含量则随土层深度的增加而降低(表1)。

2.2 根系动态变化

重复测量方差分析表明, 在0–10 cm和10–20 cm土层, 取样时间和N添加梯度均显著影响根系现存量($p < 0.05$), 但它们的交互作用对根系现存量无显著影响($p > 0.05$; 表2)。在0–10 cm土层, N10和N20处理仅在生长初期(5月份)显著降低根系现存量, 但是N30处理在整个生长季均显著降低根系现存量($p < 0.05$; 图1A)。在10–20 cm土层, N添加对生长初期(5月份)根系现存量无显著影响($p > 0.05$), 但是6月到9月根系现存量则表现出CK显著大于N添加

表1 氮添加梯度对寒草甸土壤养分的影响(平均值 \pm 标准偏差, $n = 6$)

Table 1 Effect of nitrogen addition on soil nutrients of alpine meadow (mean \pm SD, $n = 6$)

土层 Soil layer (cm)	处理 Treatment	pH值 pH value	有机质 SOM ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	速效氮 AN ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	全氮 TN ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)
0–10 cm	CK	$5.74 \pm 0.10^{\text{Aa}}$	$110.92 \pm 10.48^{\text{Aa}}$	$343.00 \pm 9.40^{\text{Ac}}$	$6.38 \pm 0.84^{\text{Aa}}$
	N10	$5.42 \pm 0.14^{\text{Bb}}$	$119.61 \pm 19.21^{\text{Aa}}$	$323.40 \pm 9.96^{\text{Ad}}$	$7.01 \pm 0.81^{\text{Aa}}$
	N20	$5.50 \pm 0.25^{\text{Ab}}$	$121.68 \pm 25.26^{\text{Aa}}$	$392.00 \pm 2.46^{\text{Ab}}$	$6.95 \pm 0.70^{\text{Aa}}$
	N30	$5.44 \pm 0.08^{\text{Ab}}$	$124.58 \pm 11.78^{\text{Aa}}$	$418.95 \pm 9.15^{\text{Aa}}$	$7.27 \pm 0.97^{\text{Aa}}$
10–20 cm	CK	$5.73 \pm 0.08^{\text{Aa}}$	$94.60 \pm 11.23^{\text{Aa}}$	$290.33 \pm 7.99^{\text{Bb}}$	$5.34 \pm 0.93^{\text{Aa}}$
	N10	$5.69 \pm 0.27^{\text{Aa}}$	$88.10 \pm 24.43^{\text{Ba}}$	$276.85 \pm 8.20^{\text{Bb}}$	$5.20 \pm 0.71^{\text{Aa}}$
	N20	$5.62 \pm 0.19^{\text{Ab}}$	$91.91 \pm 17.75^{\text{Ba}}$	$328.30 \pm 6.12^{\text{Ba}}$	$5.40 \pm 0.83^{\text{Aa}}$
	N30	$5.48 \pm 0.16^{\text{Ab}}$	$95.30 \pm 16.64^{\text{Ba}}$	$316.05 \pm 4.85^{\text{Ba}}$	$5.64 \pm 0.85^{\text{Aa}}$

CK、N10、N20、N30, 尿素添加量分别为0、10、20、30 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。不同小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$); 不同大写字母表示不同土层间差异显著($p < 0.05$)。

CK, N10, N20, N30, urea addition 0, 10, 20, 30 $\text{m} \cdot \text{g}^{-2}$, respectively. AN, available nitrogen; SOM, soil organic matter; TN, total nitrogen. Different lowercase letters indicate significant differences in different treatment ($p < 0.05$). Different capital letters indicate significant different in different soil layers ($p < 0.05$).

处理($p < 0.05$; 图1B)。此外, 根系现存量随土层深度增加而显著降低(图1)。

根系生产量主要受到取样时间以及取样时间与N添加梯度交互作用的显著影响, 但N添加梯度对根系生产量无显著影响(表2)。在0–10 cm土层, 根系

生产量仅在观测初期(6月11日)表现为N10处理显著低于CK, 其余生长期N添加对根系生产量均无显著影响($p > 0.05$; 图1C)。10–20 cm土层, N添加对5月份和7月份根系生产量无显著影响($p > 0.05$), 但N添加显著降低了6月份和9月底的根系生产量, 而8月

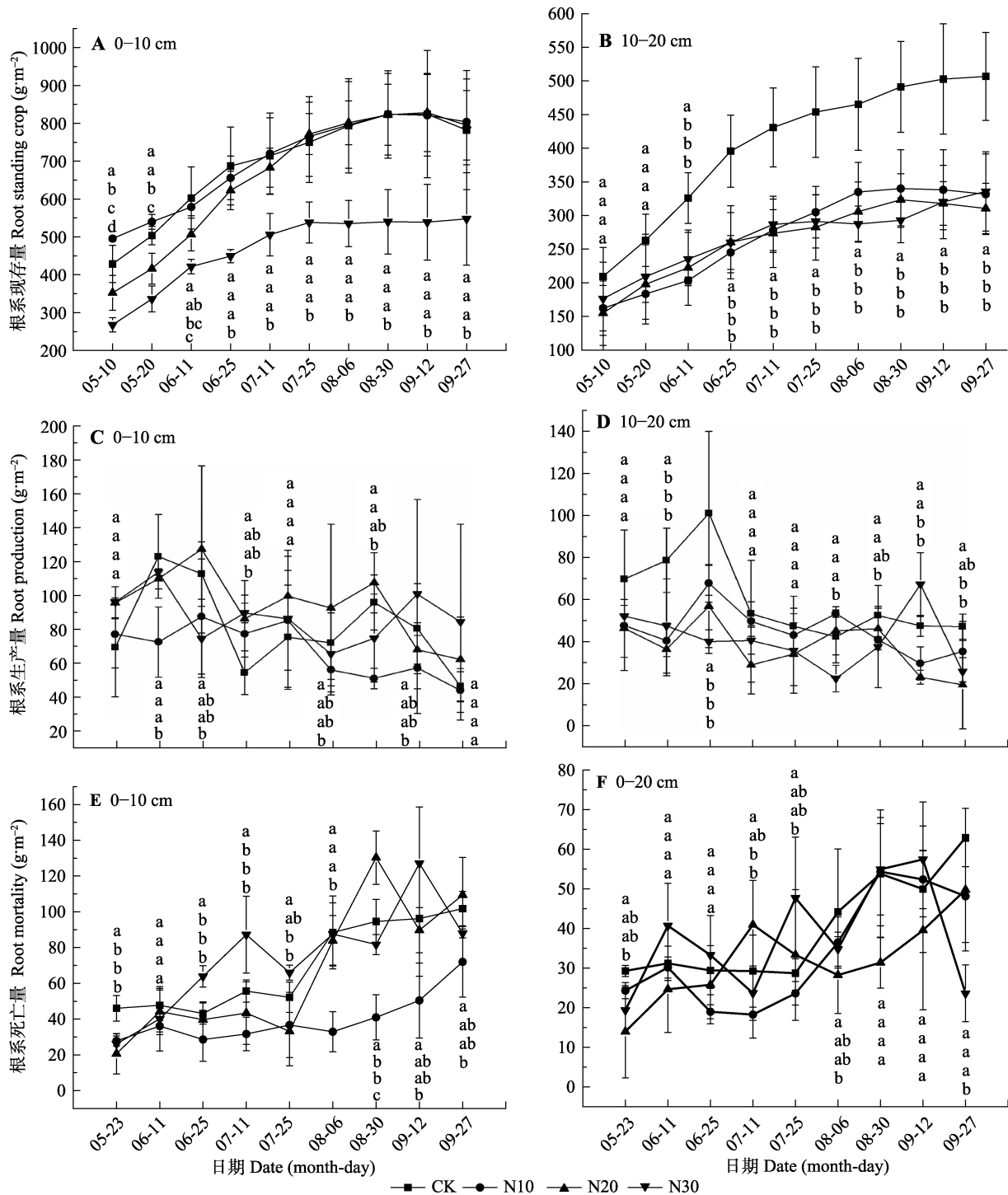


图1 不同氮添加梯度根系的季节动态(平均值 \pm 标准偏差, $n = 6$)。不同小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$)。CK、N10、N20、N30同表1。

Fig. 1 Seasonal patterns of root for different nitrogen addition gradients (mean \pm SD, $n = 6$). Different lowercase letters indicate significant differences in different treatment ($p < 0.05$). CK, N10, N20, N30, see Table 1.

份N30处理显著降低了根系生产量($p < 0.05$; 图1D)。

根系死亡量在0–10 cm土层受到取样时间和N添加梯度及二者交互作用的影响, 但是10–20 cm土层主要受到取样时间及二者交互作用的影响(表2)。在0–10 cm土层, N添加显著降低生长初期(5月份)的根系死亡量, 生长中期(6月初到7月底) N30处理显著提高根系死亡量, 生长后期(8月初到9月底) N10处理显著降低根系死亡量($p < 0.05$, 图1E)。在10–20 cm土层, 生长初期(5月份) N20处理显著提高根系死亡量, 生长季末期(9月底) N30处理显著降低根系死亡量($p < 0.05$), 其他时期添加对根系死亡量无显著影响(图1F)。

2.3 累积根系生产量和死亡量、平均现存量 and 周转率的变化

对N添加梯度和土层深度进行双因素分析发现, 施肥梯度显著影响累积根系死亡量, 土层深度显著影响累积根系生产量、平均根系现存量和周转率, 但是二者的交互作用对根系特征无显著影响(表3)。在0–10 cm土层, 累积根系生产量和平均根系现存量对N添加无显著响应; 根系死亡量在N10处理显著降低; 根系周转率表现为N30 (1.48) > N20 (1.38) > CK (1.26) > N10 (1.17), 而且在N10处理显著降低, N30处理显著提高(图2)。在10–20 cm土层, N添加显著降低了累积根系生产量和平均根系现存

量, 但对根系死亡量无显著影响; 根系周转率变化较大且表现为N20 (1.77) > N10 (1.44) > N30 (1.24) > CK (1.21), 但各处理间均无显著差异(图2)。此外, 累积根系生产量和平均现存量均表现为0–10 cm显著高于10–20 cm土层; 累积根系死亡量在N10处理不同土层间无显著变化, 其余处理均表现为0–10 cm土层显著高于10–20 cm土层; 根系周转率除N10处理10–20 cm土层显著高于0–10 cm土层外, 其余处理均无显著差异(图2)。

2.4 土壤理化性质与根系特征间的相关性

在0–10 cm土层, 土壤pH值和SOM含量与根系现存量、死亡量、生产量和周转率均无显著相关性, 但是AN含量与根系生产量呈显著负相关关系, 与死亡量和周转率呈显著正相关关系; TN含量与根系现存量 and 周转率呈显著正相关关系, 与根系死亡量 and 周转率无显著相关性。在10–20 cm土层, 除根系现存量与SOM和AN含量呈显著负相关关系, 与TN呈显著正相关关系外, 其余根系指标与土壤理化性质均无显著相关性(表4)。

3 讨论

3.1 不同N添加梯度下土壤理化性质的变化

青藏高原高寒草甸生态系统N素的输入主要来源于自然N沉降和人为施N (彭琴等, 2008), 据报道, 该地区N限制的草地面积已达 $5.17 \times 10^5 \text{ km}^2$, 占该

表2 不同N添加梯度根系动态的重复测量方差分析($n = 6$)

Table 2 Repeated-measure variance analysis on the dynamic of plant roots of the different N addition fertilizer gradients ($n = 6$)

土层 Soil layer	根系指标 Root index	取样时间 Sampling time		N添加梯度 N addition gradient		取样时间×N添加梯度 Sampling time × N addition gradient	
		<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
0–10 cm	根系现存量 Root standing crop	81.262	< 0.001	7.468	0.010	1.579	0.239
	根系生产量 Root production	63.809	< 0.001	1.078	0.412	9.53	< 0.001
	根系死亡量 Root mortality	131.752	< 0.001	4.477	0.04	9.693	0.001
10–20 cm	根系现存量 Root standing crop	104.472	< 0.001	7.793	0.009	3.918	0.250
	根系生产量 Root production	60.200	< 0.001	3.460	0.071	12.932	< 0.001
	根系死亡量 Root mortality	138.540	< 0.001	0.482	0.704	14.224	< 0.001

表3 不同N添加梯度和土层深度对根系特征的方差分析($n = 6$)

Table 3 ANOVA of on the dynamic of plant roots of the different N addition gradients ($n = 6$)

因子 Factor	处理 Treatment		深度 Depth		处理×深度 Treatment × Depth	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
累积根系生产量 Cumulative root production	1.328	0.300	47.14	< 0.001	2.661	0.083
平均根系现存量 Mean root standing crop	1.770	0.190	29.93	< 0.001	1.237	0.329
根系周转 Root turnovers	1.655	0.220	0.689	0.420	1.573	0.235
累积根系死亡量 Cumulative root mortality	3.280	0.050	38.11	< 0.001	2.538	0.093

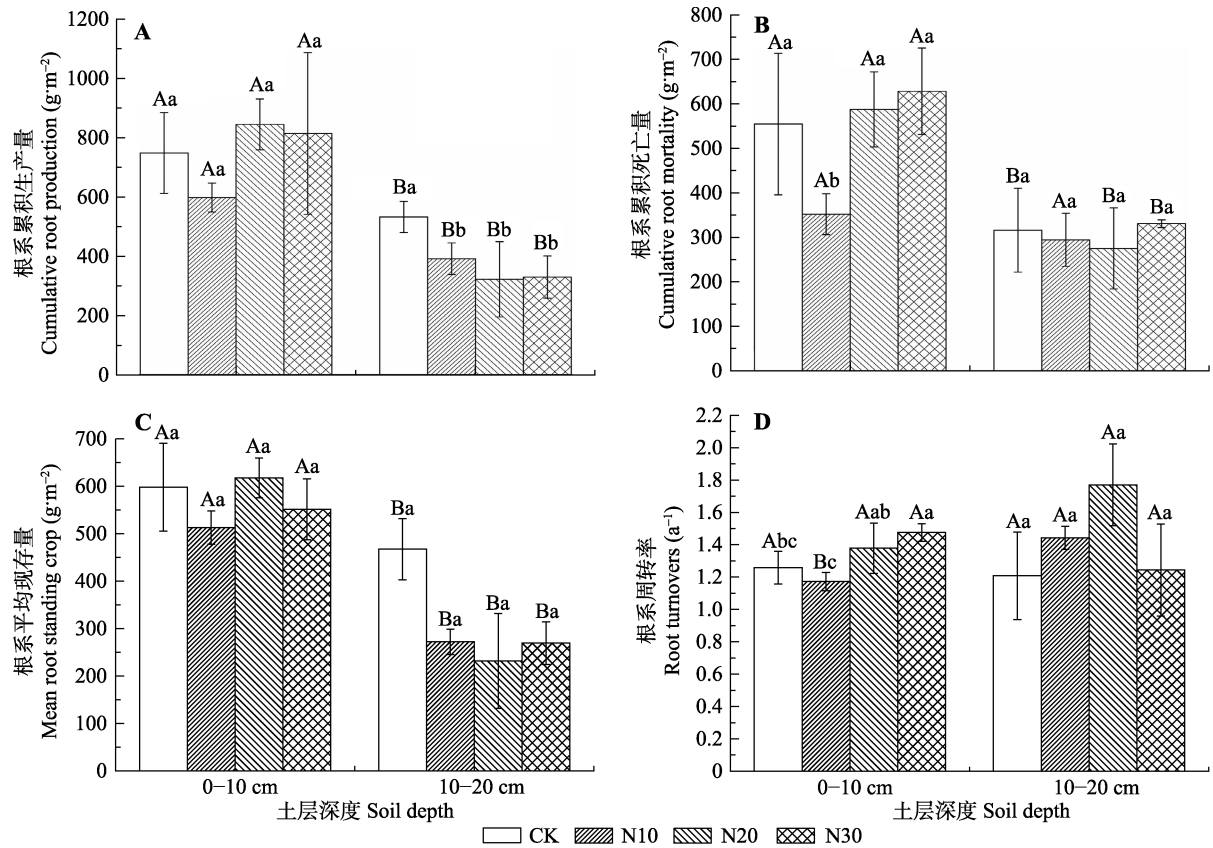


图2 不同氮添加梯度根系年生产量和死亡量、平均现存量 and 周转率的变化(平均值±标准差, $n = 6$)。不同小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$); 不同大写字母表示不同土层间差异显著($p < 0.05$)。CK、N10、N20、N30同表1。

Fig. 2 Cumulative length production, cumulative length mortality, mean root standing crop and Annual root turnovers over the growing season different nitrogen addition gradients (mean \pm SD, $n = 6$). Different lowercase letters indicate significant differences in different treatment ($p < 0.05$). Different capital letters indicate significant different in different soil layers ($p < 0.05$). CK, N10, N20, N30, see Table 1.

表4 土壤理化性质与根系特征的相关性($n = 6$)

Table 4 Pearson correlation analysis between soil physicochemical properties and root characteristics ($n = 6$)

土层 Soil layer	项目名称 Item	pH值 pH value	有机质 SOM ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	速效氮 AN ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	全氮 TN ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)
0–10 cm	根系现存量 Root standing crop	–0.27	–0.414	0.487	0.622*
	根系生产量 Root production	0.280	–0.421	–0.843**	–0.167
	根系死亡量 Root mortality	0.315	–0.044	0.716**	0.021
	根系周转率 Root turnover	–0.459	–0.225	0.673*	0.691*
10–20 cm	根系现存量 Root standing crop	–0.075	–0.590*	–0.684*	0.624*
	根系生产量 Root production	0.371	0.005	–0.413	0.095
	根系死亡量 Root mortality	–0.095	–0.038	–0.404	0.300
	根系周转率 Root turnover	–0.193	–0.476	0.287	0.293

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. AN, available nitrogen; SOM, soil organic matter; TN, total nitrogen.

地区草地总面积的34% (Yang *et al.*, 2008), 而且牧草生产主要受N限制, 但是施N肥会造成土壤酸化 (Chen & Bai, 2013; Wei *et al.*, 2014), 本研究结果同样证实这一观点, 即在N20和N30处理下土壤pH值显著降低。一方面, N添加促进了植物生长, 积累了大量有机物质, 增加了表层SOM的含量(表1), 而有机物质的大量累积会产生有机酸, 导致土壤pH值的

下降(Cammeraat & Risch, 2008); 另一方面, 由于土壤微生物的硝化作用产生 NH_4^+ 和 H^+ , 从而增加了土壤酸度(Birkhofer *et al.*, 2008; Luo *et al.*, 2015)。此外, 青藏高原高寒草甸地处高海拔地区, 虽然土壤中储藏着大量SOM, 但是寒冷气候条件导致土壤矿化速率较低, 而草地施肥有效地解除了土壤速效养分的限制(孔彬彬等, 2016), 使得土壤速效养分(速效N)

含量显著提高(如N20和N30 (表1))。土壤TN含量并未随着N肥添加而显著改变, 说明TN含量相对稳定, 其含量变化需要一个长期扰动, 短期施肥(施肥期3年)不足以引起TN含量改变。

3.2 不同N添加梯度下根系动态的变化

根系是植物的重要器官, 除具有贮藏营养物质、供给植物营养和水分、调节植物生长发育、支撑植物体等基本功能外, 还对植物生产力的形成和生态系统功能(如固C、养分循环和物质分解等)的正常发挥产生重要的影响(Bessler *et al.*, 2009), 这些功能的稳定发挥主要取决于根系的分布格局和现存量(Kurz *et al.*, 2006)。而根系的分布格局和现存量又会受到外界环境因素(增温、降雨和N沉降等)的影响(Majdi & Ohrvik, 2004; Wan *et al.*, 2004; Bai *et al.*, 2010)。本研究发现, N添加显著降低深层根系现存量。这一结果与梅莉等(2008)的研究结果相类似, 即N添加降低根系现存量。其主要原因是N添加提高了N的有效性(表1), 而随N的有效性的提高, 分配给细根的碳的相对比例下降, 从而降低根系生物量(Nadelhoffer *et al.*, 2000; Hendricks *et al.*, 2006)。相关性分析结果也同样证实, 根系现存量与N的有效性呈负相关关系(表3)。另外, N添加会显著降低土壤pH值(表1), 从而改变生产木质素降解酶的真菌环境, 导致相关酶活性降低, 抑制根系生长(涂利华等, 2014)。

根系的动态变化不仅体现在现存量的变化上, 而且体现在根系生产量、死亡量和周转率等方面。先前的研究认为细根的生产和死亡约占全球年净初级生产的30% (Jackson *et al.*, 1997), 是理解陆地生态系统C和养分循环必不可少的指标(Woodward & Osborne, 2000)。N添加对表层根系生产量无显著影响, 但是显著降低深层根系生产量。这一结果与Majdi和Ohrvik (2004)的研究结果相似。因为N添加显著提高了土壤中速效养分含量, 缓解了高寒草甸植物的养分限制, 促进了植物地上部分生长, 植物将会拥有更多的地上生物量分配, 从而减缓地下根系生长(Bai *et al.*, 2008; 杨晓霞等, 2014)。另外, 养分资源丰富的环境中, 根系分布空间相对较浅(熊淑萍等, 2011), 从而导致深层根系生产量显著低于CK。根系死亡量仅在N10处理的表层显著降低, 其他处理均无显著变化。这是由于土壤可利用养分含量差异所致, 在低养分含量的环境中植物通过降低

根系死亡来储存其所需要的营养物质(van der Krikt & Berendse 2002), 但提高土壤养分资源, 植物将会分配更多C在地上部分, 降低根系C的累积从而缩短根系寿命(Bai *et al.*, 2008)。本研究我们发现N10处理降低土壤AN含量, 而N20和N30处理显著提高AN含量(表1), 而且根系死亡量与AN含量呈显著正相关关系(表2)。因此, 根系死亡量显著降低。

3.3 不同N添加梯度下根系年周转率的变化

根系周转不仅是生态系统营养动力学和C储量的重要组成部分, 同时也是维持植物初级生产力的重要汇(Gill & Jackson, 2000)。根据已有的报道, 随着土壤可利用N的增加, 根系周转率主要表现为提高或降低(郭大立和范萍萍, 2007)。我们的研究表明, 随N添加, 根系周转率均呈增加趋势, 这与Li等(2015)通过Meta分析得到的结果相一致。主要机理是: 1) N添加增加N的有效性, 导致根系代谢活性增加(Gill & Jackson, 2000)、呼吸加快(Li *et al.*, 2015), 从而缩短了植物群落根系寿命(Eissenstat *et al.*, 2000; Bai *et al.*, 2008), 而根系寿命决定细根周转, 细根寿命越短, 周转越快(Schoettle & Fahey, 1994; Pregitzer *et al.*, 1995); 2) 菌根能够延长根系寿命, 降低根系的死亡率和周转率(Tierney & Fahey, 2001), 但是N添加降低菌根真菌感染率(Li *et al.*, 2015), 从而降低了菌根抵御病原菌、土壤动物对细根侵害的能力(Linderman, 1994; Eissenstat *et al.*, 2000), 导致根系寿命降低, 加快根系周转。同时, 在陆地生态系统中细根年周转率的范围在0.019–2.644, 平均年周转率为0.56 (Jackson *et al.*, 1997; Gill & Jackson, 2000)。本研究中细根年周转率在1.0–1.8, 施N后根系周转率明显提高, 这种相对较高的细根周转率说明N添加促进高寒草甸植物生命活动, 使它们可以不断产生新的细根以代替旧的细根来吸收水分和营养物质, 增加根系对水分和营养物质利用效率(赵学春等, 2014)。同时, 周转率的提高会导致根系生产消耗的C增加, 从而改变了土壤C库。另外, 细根的周转可以将大量营养物质和养分带进土壤, 促进根系微生物活动, 改善土壤的理化性质(裴智琴等, 2011)。因此, 根系周转可能是控制土壤养分有效性的一个重要指标。

3.4 N添加梯度和土层深度对根系特征的影响

许多研究证明, 高寒草甸随施N量的增加, 地上生产力呈先增加后降低的趋势(张杰琦等, 2010),

而地上和地下部分是相互联系的,在养分条件较好时,植物倾向于将生物量较多地分配于地上部分,在养分条件较差时则倾向于分配到地下部分(Müller *et al.*, 2000)。本研究随施N量的增加AN含量增加,但是根系特征对N添加梯度增加无显著响应。这可能是由于土壤中N浓度的增加,导致可利用的P受到限制,而N在青藏高原倾向于降低地下生物量,P则倾向于增加地下生物量(杨晓霞等, 2014)。因此,不同N肥梯度间根系特征无显著差异。此外,高寒草甸根系特征还受到土层深度的影响,随着土层深度增加根系生产量显著降低。这是因为随土层深度增加,土壤温度、含水量、有效养分和通气条件逐渐恶劣,植物为了适应生态环境的变化采用减少根量的生存策略(周兴民, 2001)。同时,土层深度增加会延长根系寿命(于水强等, 2007),土层深度每增加1 cm, *Vitis labruscana* 细根的死亡危险率降低0.3%–0.7% (Anderson *et al.*, 2003)。

4 结论

川西北高寒草甸N添加后显著提高土壤速效N含量,降低土壤pH值,进而影响根系生长动态。其中,N添加在土壤表层主要影响根系死亡量和周转率,而在土壤深层主要影响根系现存量和生产量。同时,根系动态特征与土壤速效N含量显著相关。此外,N添加改变了高寒草甸植物根系的生物量分配,促使根系向表层集中。而根系在空间层次上的差异主要是由土壤资源有效性差异造成,而资源有效性的差异又会引起根系寿命的变化,但是本研究并未涉及根系寿命对N添加梯度和土层深度变化的响应。因此,在今后研究的中,我们应该关注N添加对高寒草甸植物根系寿命的影响以及根系寿命与根系生产、周转和死亡之间的相互关系,这将有助于我们更好地认识高寒草甸植物群落根系对N添加的响应机制。

参考文献

Anderson LJ, Comas LH, Lakso AN, Eissenstat DM (2003). Multiple risk factors in root survivorship: A 4-year study in Concord grape. *New Phytologist*, 158, 489–501.

Bai WM, Wan SQ, Niu SL, Liu WX, Chen QS, Wang QB, Zhang WH, Han XG, Li LH (2010). Increased temperature and precipitation interact to affect root production, mortality, and turnover in a temperate steppe: Implications for

ecosystem C cycling. *Global Change Biology*, 6, 1306–1316.

Bai WM, Wang ZW, Chen QS, Zhang WH, Li LH (2008). Spatial and temporal effects of nitrogen addition on root life span of *Leymus chinensis* in a typical steppe of Inner Mongolia. *Functional Ecology*, 22, 583–591.

Bessler H, Temperton VM, Roscher C, Buchmann N, Schmid B, Schulze ED, Weisser WW, Engels C (2009). Aboveground overyielding in grassland mixtures is associated with reduced biomass partitioning to belowground organs. *Ecology*, 90, 1520–1530.

Bin ZJ, Wang JJ, Zhang WP, Xu DH, Cheng XH, Li KJ, Cao DH (2014). Effects of N addition on ecological stoichiometric characteristics in six dominant plant species of alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 231–237. [宾振钧, 王静静, 张文鹏, 徐当会, 程雪寒, 李柯杰, 曹德昊 (2014). 氮肥添加对青藏高原高寒草甸6个群落优势种生态化学计量学特征的影响. 植物生态学报, 38, 231–237.]

Birkhofer K, Bezemer TM, Bloem J, Bonkowski M, Christensen S, Dubois D, Ekelund F, Fließbach A, Gunst L, Hedlund K, Mäder P, Mikola J, Robin C, Setälä H, Tatin-Froux F, van der Putten WH, Scheu S (2008). Long-term organic farming fosters below and aboveground biota: Implications for soil quality, biological control and productivity. *Soil Biology and Biochemistry*, 40, 2297–2308.

Cammeraat ELH, Risch AC (2008). The impact of ants on mineral soil properties and processes at different spatial scales. *Journal of Applied Entomology*, 132, 285–294.

Chen D, Bai Y (2013). Evidence that acidification-induced declines in plant diversity and productivity are mediated by changes in below-ground communities and soil properties in a semi-arid steppe. *Journal of Ecology*, 101, 1322–1334.

Eissenstat DM, Wells CE, Yanai RD (2000). Building roots in a changing environment: Implications for root longevity. *New Phytologist*, 147, 33–42.

Galloway JN, Dentener FJ, Capone DG, Boyer EW, Howarth RW, Seitzinger SP, Asner GP, Cleveland CC, Green PA, Holland EA (2004). Nitrogen cycles: Past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70, 153–226.

Gaudinski JB, Trumbore SE, Davidson EA, Cook AC, Markewitz D, Richter DD (2001). The age of fine root carbon in three forests of the eastern United States measured by radiocarbon. *Oecologia*, 129, 420–429.

Gill RA, Jackson RB (2000). Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 147, 13–31.

Guo DL, Fan PP (2007). Four hypotheses about the effects of

- soil nitrogen availability on fine root production and turnover. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 2354–2360. [郭大立, 范萍萍 (2007). 关于氮有效性影响细根生产量和周转率的四个假说. 应用生态学报, 18, 2354–2360.]
- Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377–385.
- Hendricks JJ, Hendrick RL, Wilson CA, Mitchell RJ, Pecot SD, Guo D (2006). Assessing the patterns and controls of fine root dynamics: An empirical test and methodological review. *Journal of Ecology*, 94, 40–57.
- Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences (1983). *Analysis of Soil Physical-Chemical Feature*. Shanghai Science and Technology Press, Shanghai. [中国科学院南京土壤研究所 (1983). 土壤理化分析. 上海科学技术出版社, 上海.]
- 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.
- Kong BB, Wei XH, Du JL, Li YN, Zhu ZH (2016). Effects of clipping and fertilization on the temporal dynamics of species diversity and functional diversity and their relationships in an alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 187–199. [孔彬彬, 卫欣华, 杜家丽, 李英年, 朱志红 (2016). 刈割和施肥对高寒草甸物种多样性和功能多样性时间动态及其关系的影响. 植物生态学报, 40, 187–199.]
- Kurz I, O'Reilly CD, Tunney H (2006). Impact of cattle on soil physical properties and nutrient concentrations in overland flow from pasture in Ireland. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 113, 378–390.
- Li WB, Jin CJ, Guan DX, Wang QK, Wang AZ, Yuan FH, Wu JB (2015). The effects of simulated nitrogen deposition on plant root traits: A meta-analysis. *Soil Biology & Biochemistry*, 82, 112–118.
- Linderman RG (1994). Role of VAM fungi in biocontrol. In: Fleger FLP, Linderman RG eds. *Mycorrhizae and Plant Health*. American Phytopathological Society, St. Paul, USA. 1–25.
- Luo P, Han X, Wang Y, Han M, Shi H, Liu N, Bai HZ (2015). Influence of long-term fertilization on soil microbial biomass, dehydrogenase activity, and bacterial and fungal community structure in a brown soil of northeast China. *Annals of Microbiology*, 65, 533–542.
- Macdonald JA, Dise NB, Matzner E, Armbruster M, Gundersen P, Forsius M (2002). Nitrogen input together with ecosystem nitrogen enrichment predict nitrate leaching from European forests. *Global Change Biology*, 8, 1028–1033.
- Majdi H, Andersson P (2005). Fine root production and turnover in a Norway spruce stand in northern Sweden: Effects of nitrogen and water manipulation. *Ecosystems*, 8, 191–199.
- Majdi H, Ohrvik J (2004). Interactive effects of soil warming and fertilization on root production, mortality, and longevity in a Norway spruce stand in Northern Sweden. *Global Change Biology*, 10, 182–188.
- Martin D, Chambers J (2002). Restoration of riparian meadows degraded by livestock grazing: Above- and belowground responses. *Plant Ecology*, 163, 77–91.
- Mei L, Wang ZQ, Cheng YH, Guo DL (2004). A review: Factors influencing fine root longevity in forest ecosystems. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 704–710. [梅莉, 王政权, 程云环, 郭大立 (2004). 林木细根寿命及其影响因子研究进展. 植物生态学报, 28, 704–710.]
- Mei L, Wang ZQ, Zhang XJ, Yu LZ, Du Y (2008). Effects of nitrogen fertilization on fine root biomass production and turnover of *Fraxinus mandshurica* plantation. *Chinese Journal of Ecology*, 27, 1663–1668. [梅莉, 王政权, 张秀娟, 于立忠, 杜英 (2008). 施氮肥对水曲柳人工林细根生产和周转的影响. 生态学杂志, 27, 1663–1668.]
- Müller I, Schmid B, Weiner J (2000). The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 3, 115–127.
- Nadelhoffer KJ, Norby R, Fitter A, Jackson R (2000). The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *New Phytologist*, 147, 131–139.
- Norby RJ, Joanne L, Reilly CD, Miller NE, O'Neill EG (2004). Fine-root production dominates response of a deciduous forest to atmospheric CO₂ enrichment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 9689–9693.
- Pei ZQ, Yong Z, Zheng YR, Xiao CW (2011). Contribution of fine root turnover to the soil organic carbon cycling in a *Reaumuria soongorica* community in an arid ecosystem of Xinjiang Uygur Autonomous Region, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1182–1191. [裴智琴, 周勇, 郑元润, 肖春旺 (2011). 干旱区琵琶柴群落细根周转对土壤有机碳循环的贡献. 植物生态学报, 35, 1182–1191.]
- Peng Q, Dong Y, Qi YC (2008). Influence of external nitrogen input on key processes of carbon cycle in terrestrial ecosystem. *Advances in Earth Science*, 23, 874–883. [彭琴, 董云社, 齐玉春 (2008). 氮输入对陆地生态系统碳循环关键过程的影响. 地球科学进展, 23, 874–883.]
- Pregitzer KS, Burton AJ, Zak DR, Talhelm AF (2008).

- Simulated chronic nitrogen deposition increases carbon storage in northern temperate forests. *Global Change Biology*, 14, 142–153.
- Pregitzer KS, Zak DR, Curtis PS, Kubiske ME, Teeri JA, Vogel CS (1995). Atmospheric CO₂, soil nitrogen and turnover of fine roots. *New Phytologist*, 129, 579–585.
- Rasse DP (2002). Nitrogen deposition and atmospheric CO₂ interactions on fine root dynamics in temperate forests: A theoretical model analysis. *Global Change Biology*, 8, 486–503.
- Reay DS, Dentener F, Smith P, Grace J, Feely RA (2008). Global nitrogen deposition and carbon sinks. *Nature Geoscience*, 1, 430–437.
- Ren ZW, Li Q, Chu CJ, Zhao LQ, Zhang JQ, Ai DXC, Yang YB, Wang G (2010). Effects of resource additions on species richness and ANPP in an alpine meadow community. *Journal of Plant Ecology*, 3, 25–31.
- Rytter RM, Rytter L (2012). Quantitative estimates of root densities at minirhizotrons differ from those in the bulk soil. *Plant and Soil*, 350, 205–220.
- Sanders JL, Brown DA (1978). A new fiber optic technique for measuring root growth of soybeans under field conditions. *Agronomy Journal*, 70, 1073–1076.
- Schoettle AW, Fahey T (1994). Foliage and fine root longevity in pines. *Ecological Bulletins*, 43, 136–153.
- Song MH, Yu FH, Ouyang H, Cao GM, Xu XL, Cornerlissen JHC (2012). Different inter-annual responses to availability and form of nitrogen explain species coexistence in an alpine meadow community after release from grazing. *Global Change Biology*, 18, 3100–3111.
- Taylor HM, Ruck MG, Klepper B, Lund ZF (1970). Measurement of soil-grown roots in a rhizotron. *Agronomy Journal*, 62, 807–809.
- Thomas RQ, Canham CD, Weathers KC, Goodale CL (2010). Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nature Geoscience*, 3, 13–17.
- Tierney GL, Fahey TJ (2001). Evaluating minirhizotron estimates of fine root longevity and production in the forest floor of a temperate broadleaf forest. *Plant and Soil*, 229, 167–176.
- Tu LH, Chen G, Peng Y, Hu HL, Hu TX, Zhang J (2014). Response of fine root decomposition to simulated nitrogen deposition in *Pleioblastus amarus* plantation, rainy area of west China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 2176–2182. [涂利华, 陈刚, 彭勇, 胡红玲, 胡庭兴, 张健 (2014). 华西雨屏区苦竹细根分解对模拟氮沉降的响应. *应用生态学报*, 25, 2176–2182.]
- van der Krift TAJ, Berendse F (2002). Root life spans of four grass species from habitats differing in nutrient availability. *Functional Ecology*, 16, 198–203.
- Vogt KA, Grier CC, Vogt DJ (1986). Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research*, 15, 303–377.
- Vogt KA, Vogt DJ, Palmiotto PA, Boon P, O'Hara J, Asbjornsen H (1995). Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil*, 187, 159–219.
- Wan SQ, Norby RJ, Pregitzer KS, Ledford J, O'Neill EG (2004). CO₂ enrichment and warming of the atmosphere enhance both productivity and mortality of maple tree fine roots. *New Phytologist*, 162, 437–446.
- Wang CT, Long RJ, Wang QL, Liu W, Jing ZC, Zhang L (2010). Fertilization and litter effects on the functional group biomass, species diversity of plants, microbial biomass, and enzyme activity of two alpine meadow communities. *Plant and Soil*, 331, 377–389.
- Wang CT, Wang GX, Liu W, Wang QL (2013). Effects of fertilization gradients on plant community structure and soil characteristics in alpine meadow. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 3103–3113. [王长庭, 王根绪, 刘伟, 王启兰 (2013). 施肥梯度对高寒草甸群落结构、功能和土壤质量的影响. *生态学报*, 33, 3103–3113.]
- Wang R, Balkanski Y, Boucher O, Ciais P, Peñuelas J, Tao S (2015). Significant contribution of combustion-related emissions to the atmospheric phosphorus budget. *Nature Geoscience*, 8, 48–54.
- Wei C, Huang QT, Hu SR, Zhang HQ, Zhang WX, Wang ZM, Zhu MG, Dai PW, Huang LZ (2014). Simultaneous electrochemical determination of hydroquinone, catechol and resorcinol at Nafion/multi-walled carbon nanotubes/carbon dots/multi-walled carbon nanotubes modified glassy carbon electrode. *Electrochimica Acta*, 149, 237–244.
- Woodward FI, Osborne CP (2000). The representation of root processes in models addressing the responses of vegetation to global change. *New Phytologist*, 147, 223–232.
- Wu YB, Che RX, Ma S, Deng YC, Zhu MJ, Cui XY (2010). Estimation of root production and turnover in an alpine meadow: Comparison of three measurement methods. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 3529–3537. [吴伊波, 车荣晓, 马双, 邓永翠, 朱敏健, 崔晓勇 (2014). 高寒草甸植被细根生产和周转的比较研究. *生态学报*, 34, 3529–3537.]
- Xiong SP, Wang XC, Li CM, Ma XM, Du SY, Zhang YW, Ling SZ (2011). Responses of the spatial-temporal distribution of winter wheat (*Triticum aestivum*) roots and yield to different ratios of nitrogen sources. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 759–768. [熊淑萍, 王小纯, 李春明, 马新明, 杜少勇, 张营武, 蔺世召 (2011). 冬小麦根系

时空分布动态及产量对不同氮源配施的响应. 植物生态学报, 35, 759–768.]

- Yang XX, Ren F, Zhou HK, He JS (2014). Responses of plant community biomass to nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 159–166. [杨晓霞, 任飞, 周华坤, 贺金生 (2014). 青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应. 植物生态学报, 38, 159–166.]
- Yang YH, Fang JY, Tang YH, Ji CJ, Zheng CY, He JS, Zhu B (2008). Storage, patterns and controls of soil organic carbon in the Tibetan grassland. *Global Change Biology*, 14, 1592–1599.
- Yang ZL, van Ruijven J, Du GZ (2011). The effects of long-term fertilization on the temporal stability of alpine meadow communities. *Plant and Soil*, 345, 315–324.
- Yu SQ, Wang ZQ, Shi JW, Quan XK, Mei L, Sun Y, Jia SX, Yu LJ (2007). Estimating fine-root longevity of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii* using minirhizotrons. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 102–109. [于水强, 王政权, 史建伟, 全先奎, 梅莉, 孙玥, 贾淑霞, 于立中 (2007). 水曲柳和落叶松细根寿命的估计.

植物生态学报, 31, 102–109.]

- Zhang JQ, Li Q, Ren ZW, Yang X, Wang G (2010). Effects of nitrogen addition on species richness and relationship between species richness and aboveground productivity of alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 23, 33–38. [张杰琦, 李奇, 任正炜, 杨雪, 王刚 (2010). 氮素添加对青藏高原高寒草甸植物群落物种丰富度及其与地上生产力关系的影响. 植物生态学报, 34, 1125–1131.]
- Zhao XC, Lai LM, Zhu LH, Wang JJ, Wang YJ, Zhou JH, Jiang LH, Ma YJ, Zhao CQ, Zhen YR (2014). Fine root biomass, decomposition and turnover of *Reaumuria soongorica* communities in the Sangong River Basin. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 4295–4303. [赵学春, 来利明, 朱林海, 王健健, 王永吉, 周继华, 姜联合, 马远见, 赵春强, 郑元润 (2014). 三工河流域两种琵琶柴群落细根生物量、分解与周转. 生态学报, 34, 4295–4303.]
- Zhou XM (2001). *Chinese Kobresia Meadows*. Science Press, Beijing. [周兴民 (2001). 中国嵩草草甸. 科学出版社, 北京.]

责任编辑: 王政权 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答