

郑东辉, 马伟伟, 谢路路, 王丽霞, 刘庆, 尹春英. 青杨扦插苗生物量积累与分配对土壤水-氮有效性的短期响应及动态调整[J]. 应用与环境生物学报, 2022, 28 (4): 1002-1011

Zheng DH, Ma WW, Xie LL, Wang LX, Liu Q, Yin CY. Response of biomass accumulation and allocation in *Populus cathayana* cuttings to soil water and nitrogen availabilities and its dynamic adjustment [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2022, 28 (4): 1002-1011

青杨扦插苗生物量积累与分配对土壤水-氮有效性的短期响应及动态调整

郑东辉^{1,2} 马伟伟^{1,2} 谢路路^{1,2} 王丽霞¹ 刘庆¹ 尹春英¹✉

¹中国科学院成都生物研究所, 中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室 成都 610041

²中国科学院大学 北京 100049

摘要 大气氮沉降是全球气候变化的主要特征之一, 近年来关于树木对土壤水、氮有效性响应的研究很多, 但树木如何在生物量积累与分配方面动态调整以适应水、氮供应仍不清楚. 以青杨 (*Populus cathayana*) 扦插苗为材料, 通过盆栽控制试验, 采用两因素 (水分×施氮) 随机区组设计, 设置3个水分 (W1、W2、W3, 分别为最大田间持水量的40%、60%、80%) 和3个施氮梯度 (N0、N1、N2, 分别为 0、4和8 g m⁻² a⁻¹), 并于施氮处理后1、7、14、31和62 d测定青杨生物量的积累与分配、叶片及根系性状, 进而探究其对水、氮有效性的动态响应过程. 结果表明: (1) 土壤水分的增加和施氮显著地促进了青杨根、茎、叶和总生物量的积累, 在W3处理下最大; 施氮效应随时间延长更加明显, N2的促进效应明显高于N1. 水氮交互作用对其影响不显著. (2) 生物量的分配主要受杨树生长节律 (时间) 的控制, 茎重比和根重比随处理时间延长显著增加, 而叶重比显著降低. 土壤水分有效性的提高显著提高了茎重比, 降低了根重比, 而对叶重比影响不显著. 氮素及水氮交互作用对根重比、茎重比和叶重比均无显著影响. (3) 施氮对比叶重的影响随时间变化而不同. 到试验后期, 施氮在土壤水分不足处理提高了比叶重; 在水分充足处理降低了比叶重. (4) 土壤水分有效性的提高显著促进了杨树细根的比根长和比表面积, 施氮效应随处理时间逐渐变化. 试验后期, 土壤水分较好条件下 (W3) 施氮均促进根系增长; 在干旱胁迫 (W1) 下氮添加抑制了根系生长. 总体而言, 施氮先促进叶生物量积累, 随后根、茎生物量作出响应, 最终形成有利于植株生长的分配格局; 土壤水分有效性的提高显著提高了杨树扦插苗细根的比根长和比表面积, 施氮效应因土壤水分而异; 本研究结果可加深对树木响应气候变化机制的理解. (图5 表3 参63)

关键词 生物量; 根重比; 水氮有效性; 比叶重; 比根长

Response of biomass accumulation and allocation in *Populus cathayana* cuttings to soil water and nitrogen availabilities and its dynamic adjustment

ZHENG Donghui^{1,2}, MA Weiwei^{1,2}, XIE Lulu^{1,2}, WANG Lixia¹, LIU Qing¹ & YIN Chunying¹✉

¹ CAS Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization & Ecological Restoration Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract Atmospheric nitrogen deposition is one of the main features of global climate change. In recent years, many studies have been conducted to explore the effects of water and nutrient availability on tree growth. However, how trees dynamically adjust to water and nitrogen supply in terms of biomass accumulation and distribution remains unclear. Thus, *Populus cathayana* was selected as the model species in our study for a pot experiment to explore the response of biomass accumulation and allocation to water and nitrogen availability. A two-factor (water and nitrogen) randomized block experiment, including three water regimes [field water holding capacity (FC) of 40%, 60%, and 80%, as W1, W2, and W3, respectively] and three nitrogen levels (NH₄NO₃ contents of 0, 4, and 8 gN/m²/yr, as N0, N1, and N2, respectively), was designed. Samples were taken at 1, 7, 14, 31, and 62 days after nitrogen application to determine the biomass accumulation and distribution of *P. cathayana* and then to explore its dynamic response to water and nitrogen availability. The results showed that: (1) Increased soil water and nitrogen availability significantly promoted the biomass accumulation of roots, stems, leaves, as well as total biomass of *P. cathayana*, which reached a maximum under the W3 treatment, and the effect of nitrogen application became more obvious with time. The promotive effect of N2 was significantly greater than that of N1. The interaction between water and nitrogen had no effect on biomass accumulation. (2) Biomass allocation of *P. cathayana* was mainly controlled by growth rhythm (time). Specifically, the stem and root weight ratios increased, while the leaf weight ratio decreased with plant growth and treatment time extension. Increasing water availability

收稿日期 Received: 2018-02-07 接受日期 Accepted: 2018-04-10

国家自然科学基金项目 (31370495, 31770658) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (31370495 and 31770658)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: yincy@cib.ac.cn)

significantly increased the stem weight ratio and decreased the root weight ratio, but had no significant effect on the leaf weight ratio. Nitrogen and water-nitrogen interactions had no significant effect on the root weight ratio, stem weight ratio, or leaf weight ratio. (3) Effect of nitrogen addition on leaf mass per area (LMA) varied with *P. cathayana* growth time. At the end of the experiment, nitrogen addition significantly increased the LMA under insufficient soil moisture, and decreased LMA under improved water conditions. (4) With the extension of treatment time, the increase in soil moisture significantly increased specific root length and specific surface area. The effect of nitrogen application was gradually observed over time. At the later stage of the experiment, nitrogen application increased these parameters under sufficient soil water content (W3) but decreased them under drought stress (W1). In conclusion, nitrogen addition first enhanced leaf biomass, followed by root and stem biomass, and forming favorable biomass allocation patterns. High soil water availability significantly increased the specific root length and specific surface area of the cuttings, whereas the effect of nitrogen varied with soil water availability. This study can deepen our understanding of the response mechanisms of trees to climate change.

Keywords biomass; root weight ratio; water and nitrogen availability; leaf mass per area; specific root length

氮素和水分显著影响着陆地生态系统中植物的分布和生长发育^[1-2]。从全球范围来看,降水时空分布不均,土壤氮有效性也存在显著的异质性。另外,大气氮沉降作为全球气候变化的主要特征,其来源和分布一直在全球范围稳定增长和迅速扩散,到2050年,高氮沉降地区在亚洲将会大幅度增加^[3]。这必将使土壤水-氮分布的异质性更加复杂。而森林将如何响应土壤水-氮有效性,也引起了各国政府及研究者的广泛关注^[4-7]。氮参与植物形态的建成以及调节众多生理活动,是植物生长所必需的元素;是限制森林生态系统生产力的最主要的养分因子^[8-9],特别是在冻土带、北方森林和高山森林生态系统^[10]。土壤水分有效性不足也已成为制约植物生长的主要因素之一^[11-12];且土壤的水分状况影响着氮的有效性^[13-14],因此氮素和水分对植物的作用是相互依赖的,越来越多的研究表明,水分和氮素之间存在显著的耦合效应^[4, 15]。

生物量的积累是度量植物对环境响应的重要指标,特别是在生长过程中,生物量在不同器官之间分配的平衡是植物适应环境的关键^[16],也能在一定程度上反映植物降低伤害的适应策略^[4, 17]。通常,当外界环境中水分和(或)养分的改变对植物造成胁迫时,植物会表现极大的可塑性,例如改变叶形态结构^[18]、调节生物量在地上地下的分配等^[19-20]。一般情况下,干旱胁迫能够刺激植物体将更多的资源分配给地下的根系,以便促进更多的水分和养分的获取,从而缓解胁迫环境下的生存压力^[21]。研究发现,适量施入氮肥能够显著促进植物生长发育和生物量的积累以及影响植物体内的碳分配格局^[22-23],但施肥的效应因土壤的水分状况及施氮量而有所差异,目前关于水-氮耦合效应对植物的生物量积累与分配的研究结果^[6, 24-27]不一致,因此研究土壤水、氮有效性对植物体生物量积累与分配具有重要作用。

关于水分或/和施氮处理对植物生物量积累与分配的研究,绝大多数仅关注水-氮处理一段时间后的生态学效应^[15],但缺乏对水-氮耦合综合效应对植物生物量影响的动态变化研究^[14],一定程度上限制了对外界环境资源改变导致植物生物量积累与分配变化的全面认识。袁玉欣和姜岳忠等研究^[28, 29]发现毛白杨生长高峰和生物量积累高峰期在7-8月份,树木生长需要大量的营养元素,尤其是氮素。已有研究表明植物对外界水氮改变的响应表现出短时间内的动态变化特征,如Achten等研究^[20]发现在干旱处理开始到结束的52 d内,干旱对*Jatropha curcas* L.生长的抑制效应因时间而异,从2周后干旱效果开始显现,随处理时间的延长抑制效应更为明显。Li等研究^[14]发现灌溉和施氮对草地地上生长速率的促进在1个月

左右显现,之后促进效果随时间延长而增大;灌溉和施氮对活根生物量的促进效果也是在1个月左右显现,但随后处理的效果随时间延长基本平稳,以上研究表明水-氮处理能在很短时间内影响植物生长。目前关于短期内水氮处理对植物不同器官生物量积累与分配模式的影响仍不多见。植物生长是一个连续的过程,而且生物量的分配受自身生长节律的影响。因此,本研究试图探讨植物生物量积累与分配对水-氮短期(2个月内)处理的适应表现。杨树属于速生植物,具有较高的生长速率,对土壤水、氮有效性的变化反应敏感,特别是幼苗对于水、氮变化更为敏感并能迅速响应^[30-31]。因此,本研究采用木本模式植物杨树,特别是在青藏高原东缘(川西)有着广泛分布的青杨(*Populus cathayana* Rehd)为材料,通过模拟氮沉降和控制土壤水分的方法,探讨水-氮处理后不同时间青杨幼苗生物量积累与分配对土壤水氮耦合效应的响应。对此动态的生态学过程探究,可加深树木对于气候变化响应机制的理解,并为林业的经营和可持续管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验地基本概况

试验在四川省阿坝州中国科学院成都生物研究所茂县山地生态系统定位研究站(31°42'N, 103°54'E, 海拔1 826 m)进行。该区地处青藏高原东缘横断山系北段,是青藏高原东缘和长江上游生态环境十分脆弱的高山峡谷地带的典型代表。该区平均温度为8.9℃,年积温为2 690.8℃,年降水量919.5 mm,年蒸发量795.8 mm,年均日照时数1 139.8 h。该地区属于暖温带亚高山季风气候,植被属针阔叶落叶常绿混交林,土壤主要为淋溶褐土和棕壤土。

1.2 试验材料和试验设计

2017年3月初选取青杨(*P. cathayana*)直径为1.0-1.5 cm的1年生枝条,截成长15-20 cm的扦插条,上端剪成平口,下端剪成斜口,采用直插法进行扦插,覆土浇水,同时用塑料薄膜覆盖。2017年5月初,扦插苗萌发并长势稳定后,选择大小一致的幼苗(基径 2.33 ± 0.04 mm,苗高 21.56 ± 0.51 cm)移栽到直径30 cm、高28 cm装有15 kg土壤的圆形塑料花盆。土壤采自当地主要次生林林下,经过筛、混匀后使用。土壤基本情况:有机质和全氮含量分别为27.5、2.2 g/kg,土壤pH 6.88,硝态氮、铵态氮含量分别为32.20、5.28 mg/kg。移栽缓苗后,待长势稳定,开始试验处理。

采用两因素(水分和氮素)随机区组设计,根据实测的当

地土壤旱季极端含水量及前期的预备实验,设置3个水分梯度,即最大田间持水量的40% (W1, 重度干旱)、60% (W2, 轻度干旱)和80% (W3, 水分充足) (即实际土壤含水量分别为15.7%、23.6%和31.5%), 土壤水分控制方法: 采用称重法每3天补充一次水分, 使其土壤含水量维持在设定的水分梯度。基于茂县当地大气氮沉降的实际情况 ($3.86 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$) [32], 设置施氮梯度为 0 (N0, 对照)、4 (N1, 当地氮沉降水平) 和 8 (N2, 当地氮沉降水平加倍) $\text{g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 。由于氮沉降主要离子是 NH_4^+ , 而近年来 NO_3^- 增加显著 [33], 为避免多次施氮对时间动态的干扰, 因此采用一次性向土壤中施加 NH_4NO_3 溶液的办法模拟氮沉降 [34], 为确保氮素不流失, 控水和施肥不选在同一天。水、氮交互共9个处理, 每处理重复72株, 共计648株。试验期间幼苗生长在自然光照的遮雨塑料大棚内, 以避免自然降雨和氮沉降的影响, 大棚离地1 m高度之间为遮阳网, 保证大棚内具有良好的通风性。所有幼苗均在同一大棚、相同环境下生长, 为避免大棚内部微环境的影响, 每周对大棚边缘和中间位置的花盆进行位置互换。

6月上旬 (移栽40 d后), 幼苗长势稳定后, 测量其株高在各处理间差异不显著, 进行水分控制实验。水分控制开始处理时, 按正常试验程序称重, 低于设置的土壤水分时可浇水。1个月后 W1达到设定的水分梯度时, 于2017年7月15日进行施氮处理。

1.3 试验方法

于施氮后1 d、7 d、14 d、31 d和62 d采样。采样时间 (7月16日-9月16日) 均处于当地植物的生长季。生物量的测定: 每处理随机选取6株进行全株收获, 用水轻轻冲洗干净后, 在 65°C 烘干至恒量, 测定叶片、茎和根系的干重, 并计算叶

重比 (叶干重/全株干重)、茎重比 (茎干重/全株干重)、根重比 (根干重/全株干重)。取样后, 每个处理再随机选择3株幼苗, 用去离子水将叶片及根系冲洗干净并带回实验室, 采用 WinRHIZO 图像分析软件 (Régent Instruments, Quebec, QC, Canada) 的扫描软件扫描, 然后分析得到叶片的面积、根系的根长及根表面积, 之后将扫描过后的叶片及根系置于 65°C 的烘箱中烘干至恒重, 称重记录被测叶片及根系的生物量。并计算比叶重 (leaf mass per area, LMA) = 叶片生物量/叶片面积, 比根长 (specific root length, SRL) = 总根长/根干重, 比表面积 (specific surface area, SRA) = 总表面积/根干重。

1.4 数据处理

使用SPSS 17.0软件, 采用三因素重复测量的方差分析 (Three-way ANOVA) 研究不同时间水分、施氮对生物量积累与分配的影响; 采用双因素方差分析, 比较在相同取样时间, 水分、施氮及其交互作用对青杨根、茎、叶及总生物量、叶片和根系性状的影响; 相同水分条件下不同施氮梯度间的多重比较采用邓肯氏 (Duncan) 新复极差法进行检验。用 OriginPro 8.5绘制图表。

2 结果与分析

2.1 施氮后不同时间的生物量积累

在水-氮处理后的不同时间, 土壤水分和施氮处理对青杨的生物量积累有不同程度的影响 (图1和表1)。试验期间, 土壤水分均显著地影响青杨的根、茎、叶及总生物量, 即土壤水分有效性的增加显著提高了各器官及总生物量的积累, 且不论

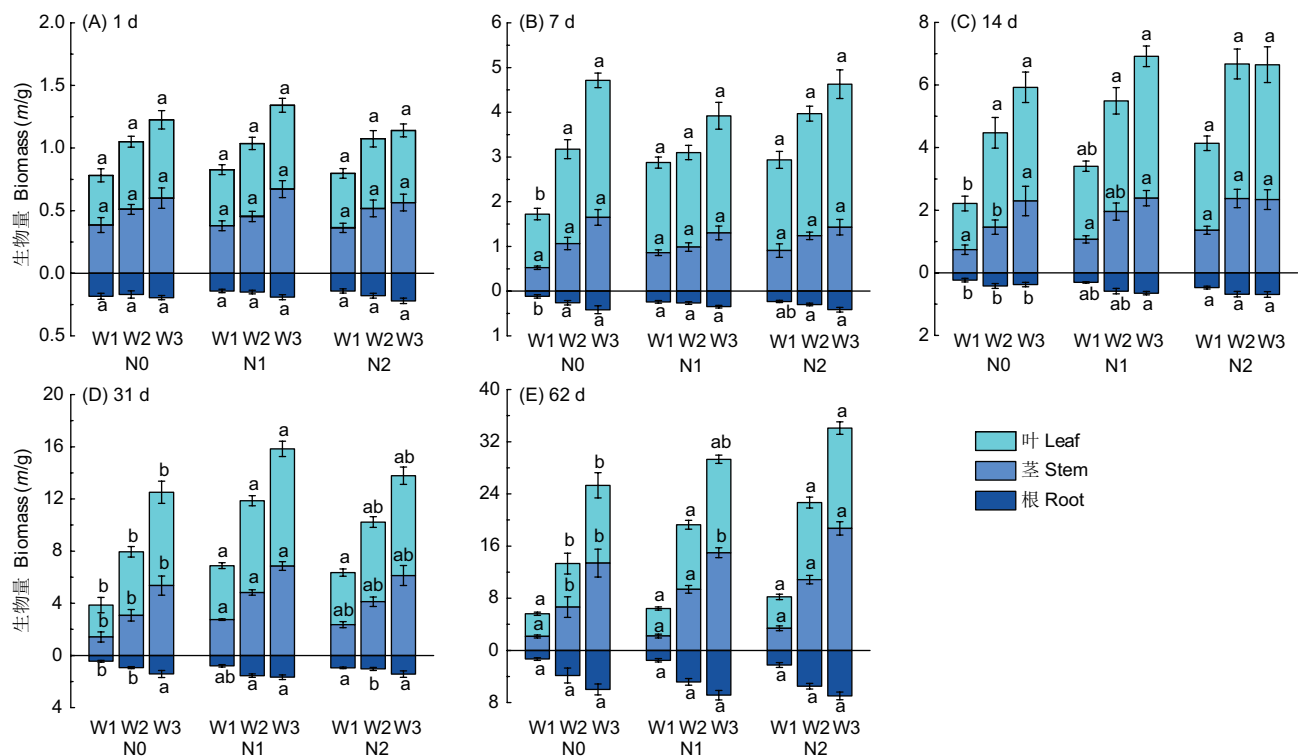


图1 施氮后不同时间 (1 d、7 d、14 d、31 d、62 d) 青杨生物量积累对土壤水-氮处理的响应 (平均值 $\pm$ 标准误)。W1、W2、W3分别为最大田间持水量的40%、60%、80%; N0、N1、N2为3个施氮梯度, 分别为0、4、8 $\text{g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 。误差线上方不同的字母表示相同水分处理不同施氮梯度之间差异显著 ($P < 0.05$)。Fig. 1 Response of the biomass accumulation of *Populus cathayana* to soil water and nitrogen treatments at different times (1 d, 7 d, 14 d, 31 d, 62 d) after nitrogen application (mean $\pm$ SE). W1, W2, and W3 are 40%, 60%, and 80% of the maximum field water capacity, respectively; 0, N1, and N2 are three nitrogen application gradients, which are 0, 4, and 8 $\text{g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, respectively. Different lowercase letters above the error bars indicate significant differences between nitrogen levels under the same water regime ($P < 0.05$).

施氮与否, W3处理下生物量积累最大(图1)。施氮的效应是随处理时间延长逐渐呈现的(图1和表1): 施氮7 d后, 显著促进了叶的生物量和总生物量的积累; 14 d后, 显著促进了叶的生物量、根生物量和总生物量的积累; 31 d后, 显著促进了青杨的根、茎、叶各部分及总生物量的积累; 62 d后, 显著促进了青杨的叶生物量、茎生物量和总生物量的积累, 而对根生物量影响已经不显著。随着处理时间的延长, 施氮效应表现越明显, 到试验后期, N2的促进效应明显大于N1。在整个试验期间, 水、氮处理对青杨生物量的积累无显著的交互作用。

2.2 施氮后不同时间的生物量分配

在水-氮处理后的不同时间, 土壤水分和施氮对生物量分配也有不同影响(图2和表2)。根重比、茎重比、叶重比三者随时间变化显著($P < 0.001$) (表2), 根重比和茎重比随处理时间的延长而增加, 而叶重比随处理时间延长而下降(图2)。在整个试验期间, 施氮和水氮交互作用对三者均不显著, 土壤水分对青杨的根重比和茎重比有显著影响, 而对叶根重比影响不显著; 土壤水分和处理时间的交互作用、施氮和处理时间的交互作用以及水、氮、时间三者的交互作用对根重比影响均不显著, 对茎重比均显著; 土壤水分和时间的交互作用对叶重比影响极显著($P < 0.001$), 氮和时间的交互作用以及水、氮、时间三者的交互作用对青杨的叶重比影响不显著(表2)。土壤水分、施氮的效应是随处理时间的延长逐渐影响生物量的分配的(图2和表3)。各处理的根重比随时间延长均呈先降

低后增加趋势(W3N1除外), 茎重比随处理时间延长均呈增加趋势(W1N1除外), 叶重比均呈降低趋势(图2)。施氮62 d后, 在土壤水分不足时(W1), 叶重比大于茎重比和根重比, 在轻度干旱的情况下(W2), 叶重比与茎重比趋于相同且大于根重比; 在水分充足的情况下(W3), 茎重比超过叶重比, 且均大于根重比。施氮后14 d、31 d和62 d, 在N1处理, 随土壤水分的增加根重比呈先增加后降低的趋势, 在W2达到最大。在N2处理, 根重比随土壤水分的增加呈降低趋势。施氮后31 d和62 d, 同一施氮梯度随土壤水分的增加茎的重比均呈上升趋势, 而叶重比均呈下降趋势。

2.3 施氮后不同时间的比叶重

土壤水分和施氮处理及其交互作用在不同处理时间对青杨的LMA有不同程度的影响(图3)。在水氮处理后的不同时间, 土壤水分有效性的增加均显著降低了LMA。施氮的效应随时间变化逐渐呈现(图3): 施氮7 d后, 显著降低了LMA, 14 d后, 显著促进了LMA, 在水氮处理的前期(7 d和14 d), 水氮交互作用对LMA影响不显著; 31 d后, 在土壤水分不足时, 施氮促进了LMA, 在土壤水分充足时, 施氮降低了LMA, 施氮效果不显著, 水氮交互作用显著。62 d后, LMA受到土壤水分、施氮及水-氮耦合效应的显著影响。随着土壤水分含量的增加, LMA呈降低趋势。当土壤水分缺乏时(W1), 施氮导致LMA增加。当土壤水分充足时(W3), 施氮导致LMA降低。

表1 水-氮处理对青杨生物量积累的双因素方差分析结果
Table 1 Two-way ANOVA results of water and nitrogen treatments on biomass accumulation in *Populus cathayana*

时间 Time (t/d)	参数 Parameter	F值及其显著性 F and its significance		
		水分效应 Watering effect	氮肥效应 Nitrogen effect	水氮交互作用 The interaction of watering and nitrogen
1	总生物量 Total biomass	13.223***	0.042ns	0.161ns
	根生物量 Root biomass	4.168*	1.210ns	0.692ns
	茎生物量 Stem Biomass	10.798***	0.117ns	0.687ns
	叶生物量 Leaf biomass	13.190***	0.172ns	0.100ns
7	总生物量 Total biomass	22.54***	3.134*	1.901ns
	根生物量 Root biomass	17.228***	1.141ns	1.244ns
	茎生物量 Stem Biomass	18.749***	1.112ns	1.604ns
	叶生物量 Leaf biomass	19.14***	4.312*	1.768ns
14	总生物量 Total biomass	17.169***	4.209*	0.418ns
	根生物量 Root biomass	9.203***	8.555***	0.465ns
	茎生物量 Stem Biomass	17.096***	2.482ns	0.622ns
	叶生物量 Leaf biomass	16.56***	4.263*	0.476ns
31	总生物量 Total biomass	62.02***	10.058***	0.417ns
	根生物量 Root biomass	17.802***	4.648*	1.629ns
	茎生物量 Stem Biomass	62.992***	8.668**	0.094ns
	叶生物量 Leaf biomass	56.693***	9.599***	0.504ns
62	总生物量 Total biomass	105.103***	8.9***	0.702ns
	根生物量 Root biomass	40.687***	2.236ns	0.178ns
	茎生物量 Stem Biomass	141.559***	11.805***	1.638ns
	叶生物量 Leaf biomass	76.604***	8.334***	0.941ns

*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ns: 差异不显著。
*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ns: Not significant.

表2 水-氮处理后不同时间青杨生物量分配的三因素重复测量方差分析结果。
Table 2 Results of three-way repeated measures ANOVA of biomass allocation of *Populus cathayana* at different times after water and nitrogen treatments.

参数 Parameter	F值及其显著性 F and its significance						
	水分效应 Watering effect	氮肥效应 Nitrogen effect	时间 Time	水氮交互作用 Interaction of watering and nitrogen	水分效应×时间 Watering effect × time	氮肥效应×时间 Nitrogen effect × time	水分效应×氮肥效应×时间 Watering effect × nitrogen effect × time
根重比 Root mass ratio	6.272*	1.399ns	81.871***	0.383ns	0.507ns	0.491ns	0.797ns
茎重比 Stem mass ratio	13.943**	3.311ns	35.629***	0.227ns	5.021**	2.257*	2.090*
叶重比 Leaf mass ratio	2.934ns	2.837ns	135.672***	0.629ns	6.278***	1.885ns	1.947ns

*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ns: 差异不显著。
*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ns: Not significant.

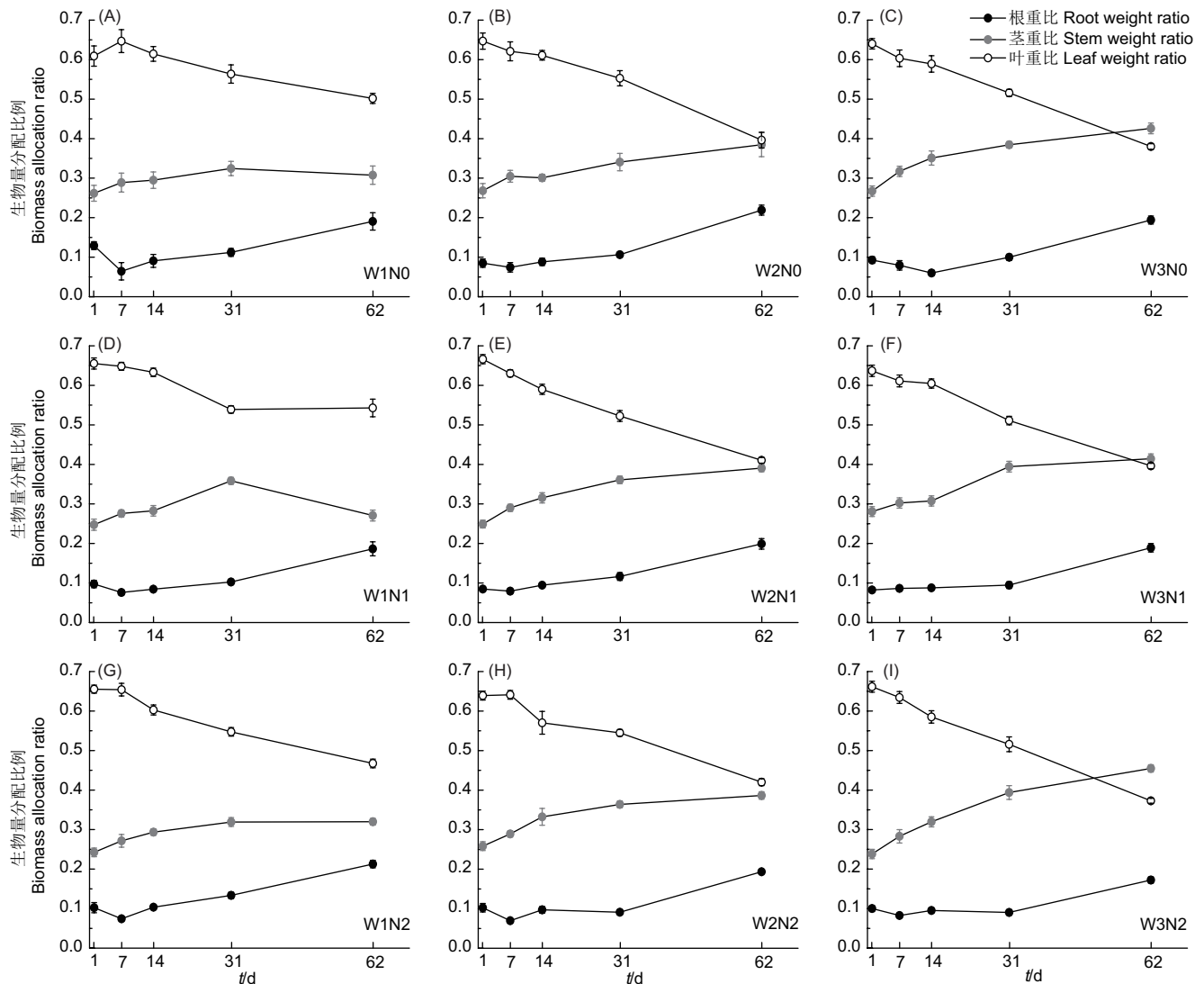


图2 施氮后不同时间(1 d、7 d、14 d、31 d、62 d)青杨生物量分配对土壤水-氮处理的响应(平均值±标准误)。

Fig. 2 Response of the biomass allocation of *Populus cathayana* to soil water and nitrogen treatments at different times (1 d, 7 d, 14 d, 31 d, 62 d) after nitrogen supplementation (mean ± SE).

2.4 施氮后不同时间杨树细根的比根长和比表面积

土壤水分和施氮处理及其交互作用在不同处理时间对青杨的比根长和比表面积有不同程度的影响(图4和图5)。随着处理时间的延长,青杨幼苗的比根长、比表面积在不同的水-氮处理下表现出了不同的变化趋势。从图中可以看出,土壤水分含量的增加均显著增加了青杨幼苗的比根长和比表面积($P < 0.001$),施氮的效应是随处理时间变化而逐渐呈现的:施氮7 d后(图4B和图5B),氮素添加显著增加了比根长,而比表面积影响不显著,水-氮交互作用两者均不显著;施氮14 d后(图4C和图5C),在W3梯度下,氮素添加显著增加了青杨的比表面积,但施氮及水-氮耦合效应不显著,而比根长受到施氮与水-氮耦合效应的显著影响($P < 0.001$)并且在W2梯度下,氮素浓度越大对比根长的促进效果越明显;施氮31 d后,在W2和W3梯度下,氮素添加显著增加了比根长和比表面积,在W1梯度下,氮素添加对比根长和比表面积的影响未达到显著水平,而水-氮耦合效应对比根长和比表面积影响均显著;施氮62 d后,在W2和W3情况下,氮素添加显著增加了比根长和比表面积,在W1情况下,N2显著地降低了比根长和比表面积,施氮和水-氮交互作用对比根长和比表面积两者影响均显著。随着处理时间的增加,施氮效应表现越明显,到试验后期,

N2的促进效应明显大于N1。

3 讨论

3.1 水-氮处理对生物量累积和分配的影响

在本研究中,对于青杨扦插苗生物量的积累与分配,土壤水分和施氮并没有表现出显著的交互作用(表1和2)。这与Brinks等对*Platanus occidentalis* L.和*Robinia pseudoacacia* L.^[26]、闫慧等对*Pinus massoniana*^[27]及吴茜等对*Liquidambar formosana*、*Schima superba*和*Cyclobalanopsis glauca*^[35]的研究结论相似,水-氮处理对生物量的积累都无显著影响。但更多的研究表明水-氮处理对于生物量积累有着显著的交互作用,如董雯怡等对*Populus tomentosa*的研究^[24]、Yin等对*Populus cathayana*、*Populus przewalskii*和*Jatropha curcas*的研究^[4, 15]等。我们认为试验结果的不同可能是由试验树种、水分状况、施氮浓度和试验周期等因素的不同所导致的。Elazab等^[36]和Yin等^[4]发现水-氮处理对于生物量积累有着显著的交互作用,这与本研究结果不同,导致差异的原因可能是施氮浓度的不同。关于施氮浓度,在近年来关于树木幼苗对土壤水氮有效性的研究中,涉及的施氮浓度从0-180 g m⁻² a⁻¹

表3 水-氮处理对青杨生物量分配的双因素方差分析结果
Table 3 Two-way ANOVA results of water and nitrogen treatments on biomass allocation of *Populus cathayana*

时间 Time (t/d)	参数 Parameter	F值及其显著性 F and its significance		
		水分效应 Watering effect	氮肥效应 Nitrogen effect	水氮交互作用 The interaction of watering and nitrogen
1 d	根重比 Root mass ratio	5.978**	0.528ns	2.583ns
	茎重比 Stem mass ratio	0.546ns	1.569ns	1.301ns
	叶重比 Leaf mass ratio	0.395ns	1.478ns	1.583ns
7 d	根重比 Root mass ratio	1.339ns	0.641ns	0.175ns
	茎重比 Stem mass ratio	1.887ns	1.606ns	0.195ns
	叶重比 Leaf mass ratio	3.140*	1.154ns	0.157ns
14 d	根重比 Root mass ratio	2.429ns	4.211*	1.434ns
	茎重比 Stem mass ratio	3.987*	0.858ns	0.983ns
	叶重比 Leaf mass ratio	1.867ns	1.678ns	0.374ns
31 d	根重比 Root mass ratio	4.729*	0.023ns	3.596*
	茎重比 Stem mass ratio	13.842***	1.869ns	0.998ns
	叶重比 Leaf mass ratio	5.357**	1.535ns	0.287ns
62 d	根重比 Root mass ratio	1.415ns	0.427ns	0.773ns
	茎重比 Stem mass ratio	63.120***	4.904*	1.783ns
	叶重比 Leaf mass ratio	61.885***	4.965**	3.184*

*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ns: 差异不显著.
*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ns: Not significant.

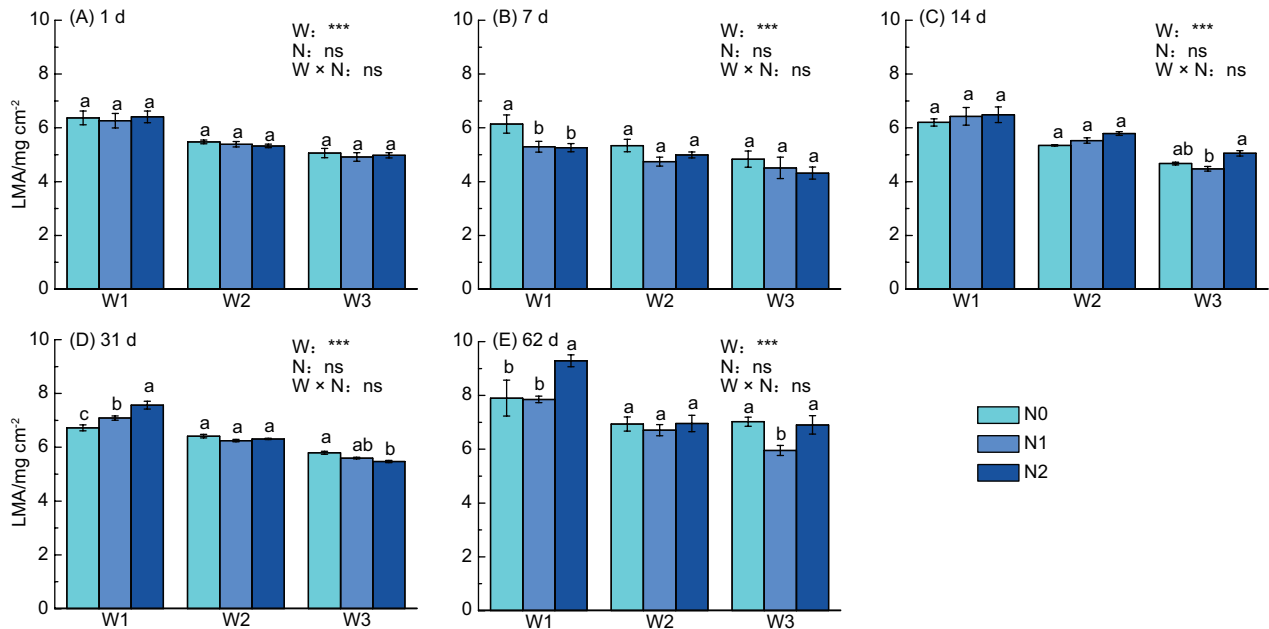


图3 施氮后不同时间青杨比叶重 (LMA) 对土壤水-氮处理的响应 (平均值±标准误)。误差线上方不同字母表示相同水分处理不同施氮梯度之间差异显著 ($P < 0.05$)。W: 水分效应; N: 氮肥效应; W × N: 水氮交互作用。*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ns: 差异不显著。

Fig. 3 Response of leaf mass per area (LMA) of *Populus cathayana* to soil water and nitrogen treatments at different times after nitrogen supplementation (mean ± SE). Different lowercase letters above the error bars indicate significant differences between nitrogen levels under the same water regime ($P < 0.05$). W: Watering effect; N: Nitrogen effect; W × N: The interaction of watering and nitrogen. *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ns: Not significant.

[15], 大部分集中在几十 $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ [27, 35], 本研究的施氮浓度最大为 $8 \text{ g m}^{-2} \text{a}^{-1}$, 这应该是造成试验结果差异的主要原因, 但文中涉及的施氮浓度应该可以相对真实地模拟该区域大气氮沉降对树木生长的影响。

一般而言, 一定范围土壤水分、氮素供应的增加都会促进植物生物量的积累 [29, 36]。本研究发现, 水-氮处理对青杨生物量积累与分配的影响在处理不同时间逐渐显现。由于水分处理先进行了一段时间, 在整个实验的不同取样时间, 土壤水分的增加均显著提高了青杨的根、茎、叶生物量及总生物量的积累, 而施氮的效应在 7 d 后逐渐显现, 显著促进了叶和总生物量的积累。在胁迫环境下, 植物对外界响应机制之一就是光合作用的碳优先分配到能够最有效地获得该限制资源的器官 [37-38]。施氮 14 d 及其之后, 施氮显著增加了比叶重, 在

一定程度上可以说明, 氮素首先用于地上部分的生长, 且氮素最先应用于叶片的生长与延展, 以便于获取更多光资源。施氮 14 d 后, 显著促进了叶的生物量、根生物量和总生物量的积累 (图 1)。植物将更多的资源分配给地下的根系, 以便促进更多的水分和养分的获取, 从而缓解胁迫环境下的生存压力 [21, 39]。在 14 d 时, 根和叶均成为光合产物的主要分配部位, 在生长的前期将光合产物分配到根, 有利于获得更多的水分和养分。施氮 31 d 后, 显著促进了青杨的根、茎、叶及总生物量的积累。到试验后期, 施氮显著促进了茎的生物量的积累, 这是因为外界资源供应不足时, 植物加大对根系、叶片等器官的投资, 以获得更多的限制性资源, 用以维持植物生存和繁衍; 而当外界资源供应不足得到缓解, 植物减少了在根和叶上的投资, 其他结构如负责支持和运输的茎的分配比例就会相应提升 [40-41]。施

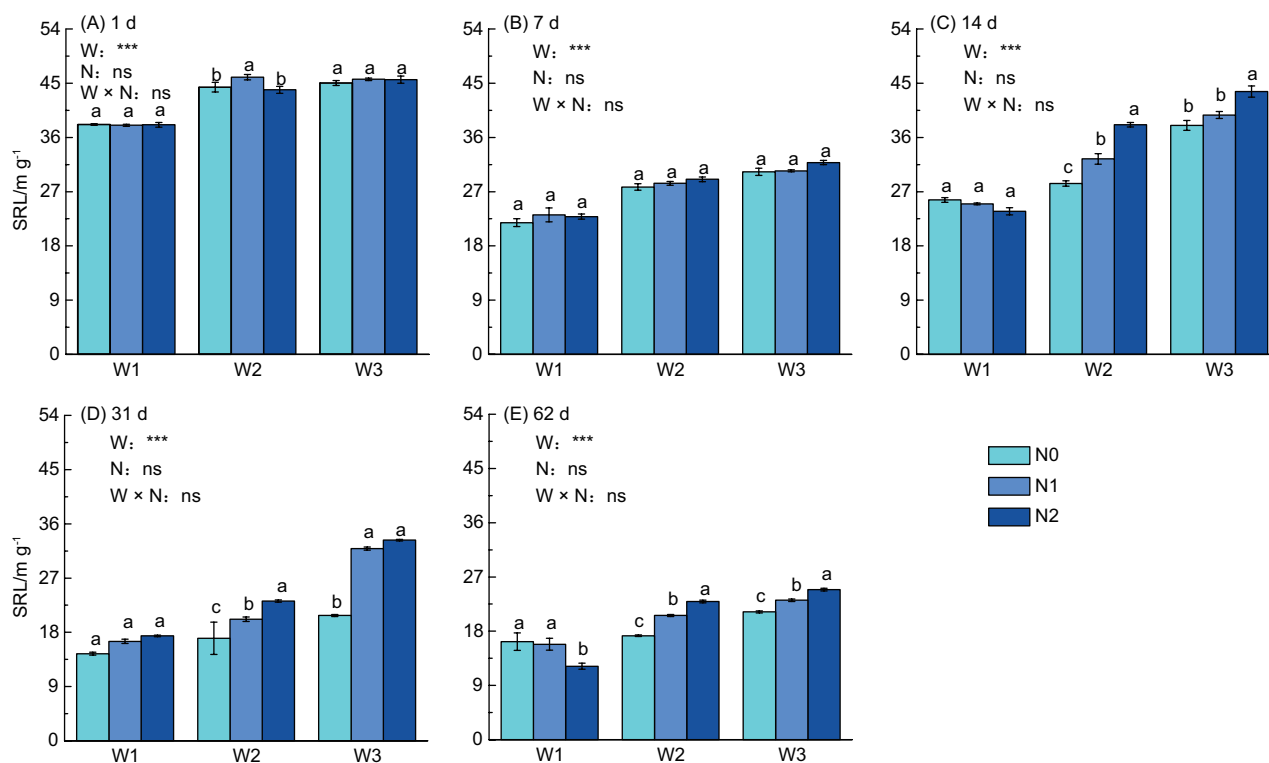


图4 施氮后不同时间青杨比根长 (SRL) 对土壤水-氮处理的响应 (平均值 $\pm$ 标准误)。误差线上方不同的字母表示相同水分处理不同施氮梯度之间差异显著 ($P < 0.05$)。W: 水分效应; N: 氮肥效应; W x N: 水氮交互作用。*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ns: 差异不显著。

Fig. 4 Response of specific root length (SRL) of *Populus cathayana* to soil water and nitrogen treatments at different times after nitrogen supplementation (mean $\pm$ SE). Different lowercase letters above the error bars indicate significant differences between nitrogen levels under the same water regime ($P < 0.05$). W: Watering effect; N: Nitrogen effect; W x N: The interaction of watering and nitrogen. *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ns: Not significant.

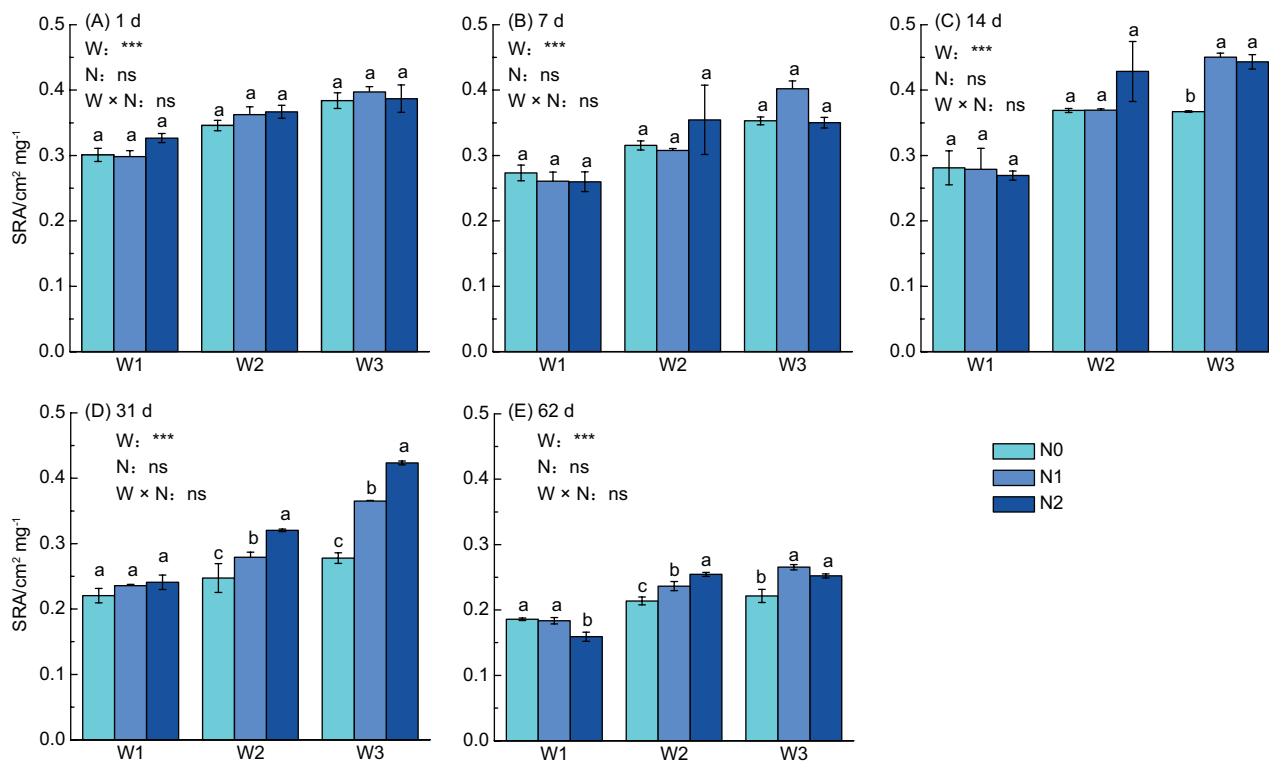


图5 施氮后不同时间青杨比表面积 (SRA) 对土壤水-氮处理的响应 (平均值 $\pm$ 标准误)。误差线上方不同的字母表示相同水分处理不同施氮梯度之间差异显著 ($P < 0.05$)。W: 水分效应; N: 氮肥效应; W x N: 水氮交互作用。*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ns: 差异不显著。

Fig. 5 Response of specific root area (SRA) of *Populus cathayana* to soil water and nitrogen treatments at different times after nitrogen supplementation (mean $\pm$ SE). Different lowercase letters above the error bars indicate significant differences between nitrogen levels under the same water regime ($P < 0.05$). W: Watering effect; N: Nitrogen effect; W x N: The interaction of watering and nitrogen. *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ns: Not significant.

氮62 d后,显著促进了青杨的叶生物量、茎生物量和总生物量的积累,而对根生物量影响不显著。这可能是由于在生长后期,植物会将更多生物量分配到地下,用以对地下资源的探索^[42],因而在生长后期所有处理的根生物量增加,且不同处理间差异不显著(图3)。

叶重比、茎重比和根重比反映了生物量在叶、茎和根各器官之间分配的比例,经常作为衡量植株生长状态尤其是植株对土壤水分、养分状态反应的重要指标^[35]。在生长发育中,植物为了适应环境变化要不断地调整其生长和生物量的分配策略以便将逆境伤害降到最低^[17]。各处理的根重比随时间变化均呈先降低后增加的趋势(W3N1除外),在实验前期,根重比呈下降趋势可能是地上生物量增加要快于地下生物量增加。研究表明植物在生长初期,植物会把更多生物量分配到地上以竞争光资源,而后期,则将更多生物量分配到地下,用于对地下资源的探索^[42],这与本研究实验后期根生物量与根重比均增加的结果相符。茎重比随时间延长均呈增加趋势,且随着土壤水分含量的增加,实验后期茎重比明显大于前期,即土壤水分和处理时间的交互效应显著($P < 0.01$)。叶重比随处理时间延长呈降低趋势,且随着土壤水分含量的增加,水和时间的交互效应显著降低了叶重比($P < 0.001$),这可能是土壤水氮供应不足得到缓解,植物减少了在根和叶上的投资,茎的分配比例相应得到提升^[40-41],这与上述研究中不同器官生物量积累先后响应水氮处理的结果共同解释了植物对土壤水氮资源供应的应对策略。在本研究中,时间效应始终影响根重比、茎重比、叶重比($P < 0.001$),各处理随处理时间延长趋势相似,这应该是自身生长节律的表现,而水、氮处理只是增加或减小了生物量在器官的分配比例。这与邱权对楸树的研究结果^[43]相似,水、氮处理没有改变植物生长节律,只是生长速率和峰值不同。在14 d、31 d和62 d,在N1施氮处理,根重比随土壤水分的增加呈先增加后降低的趋势,在W2达到最大,说明干旱胁迫下施氮促进了幼苗地下部分生长,提高生物量向根的分配,这与已有的研究结果^[25, 43]相符。Duan等的研究^[44]也发现胁迫环境下的施氮能够改善幼苗(山脊松和白云杉)的生长,这是由于幼苗增加对地下根系的投入,促进根系对氮的吸收,从而提高幼苗生长。

3.2 水-氮处理对叶片和细根性状的影响

叶片是植物对环境胁迫最敏感的器官之一^[18],其性状的变化能够在一定程度上反映植物对资源获取和贮存策略以及对胁迫的适应对策^[45]。LMA能够在一定程度上衡量植物的相对生长速率^[46],并能反映不同时期光合碳同化及其分配趋势^[47]。随着土壤水分的减少,LMA呈增加趋势,叶片厚度较大而面积较小,说明植物为了适应干旱胁迫环境,在叶片结构性状上做出了一定的适应策略。施氮7 d后,显著降低了LMA,增加了单位重量的叶面积。植物形成较大的叶面积有利于植物对光能的捕获,促进光合产物的积累,但受到干旱胁迫的风险会增大;植物形成厚度较大而面积较小的有较小LMA的叶片,能够增强植物在逆境中的存活能力^[45, 48]。施氮14 d后,显著促进了LMA,高LMA的叶片细胞壁组分和碳含量较高,而其叶片水分含量、叶片含氮量较低,以致其光合能力较低^[49-50]。62 d后,LMA受到土壤水分、氮素供应及水-氮耦合效应的显著影响,在土壤水分不足(W1)时,施氮提高了LMA,在土壤水分充足(W3)时,施氮降低了LMA。在土壤水分不足的情况下,氮素添加加剧水分胁迫对植物造成的伤害,比叶重增加;在水分充足的条件下,氮素添加降低了比叶重,增加叶面积,有利于光能的捕获,促进植物生物量的积累^[51]。

植物根系在吸收水分和营养物质过程中发挥着重要作

用,土壤中的水分和营养物质具有高度的时空变异特征,植物必须调整生长策略,通过形态和生理的变化来改变自身形态,以适应环境变化^[52]。比根长和比表面积是表征植物根系形态与生理功能的重要指标^[53]。比根长在一定程度上能表征单位生物量的吸收效率^[49],比根长越大,根系能够获取的水分和养分更多^[54]。比表面积可以间接反映根系吸收效率,较大的比表面积表明单位质量的有效表面积和土壤接触的面积大,根系的吸收能力也相对增强^[55]。比根长和比表面积的大小与土壤资源的有效性相关^[53]。除此之外,比根长也与植物生长节律密切相关,并受到外界环境条件的影响^[56]。植物响应土壤水分和养分有效性以及其他因子主要通过权衡根系形态特征之间的相互关系^[57-58]。

土壤水分是改变植物根系分布及形态结构特征的重要因素之一,而根系形态及构型在很大程度上决定了生物量形成和对水、氮有效吸收以及生态功能的发挥^[59-60]。根系的生长发育是一个可塑的过程,且与环境因子的变化密切相关^[53]。土壤水分状况直接影响植物根系生物量形成^[56],而根系生物量的大小则直接影响根系长度和根表面积,比根长和比表面积相对更能反映根系本身的生理状况^[53]。一般认为,根系具有较大的比根长和比表面积,其养分与水分的吸收效率相对较高,更为有利于水分和养分的获取^[53-55]。在本研究中,土壤水分含量增加显著增加了青杨幼苗的比根长和比表面积($P < 0.001$),施氮的效应是随处理时间变化而逐渐呈现的,施氮62 d后,在W1情况下,N2显著地降低了比根长和比表面积。在W2和W3情况下,施氮显著增加了青杨的SRL和SRA,说明在水分相对湿润环境下的施氮促进了植物根系的生长,需要更大的根长和面积去获取养分和水分等物质满足自身的生长需求。梁斌等的研究^[61]也发现水分胁迫降低了根系的总表面积和生物量,而适量水分和氮素添加可以促进根系生长,扩大水分和养分的吸收空间,增加植物吸收和运输水分的能力^[62]。在水分不足时,施氮造成的显著降低效应表明施氮条件下根系没有调节自身通过形态变化抵御胁迫,反而施氮抑制这种调节作用,可能原因是土壤水分不足抑制了氮肥有效性,且降低了根系吸收水分的能力,该结果在前人研究^[61, 63]中已有证实。

4 结论

综上所述,青杨扦插苗的生物量积累和分配、叶片及根系特征,在短期内(2个月)受土壤水氮有效性的显著影响。随土壤水分或氮素有效性的增加,生物量积累显著增加,且随处理时间延长效应越显著。生物量在不同器官间的分配也受到水、氮供应的显著影响,并随施氮时间而做出动态调整:初期施氮显著促进叶生物量积累,但叶重比降低;14 d后,施氮显著促进叶和根的生物量积累,31 d后,茎生物量的积累最后响应氮添加,最终形成有利于植株生长的分配格局。施氮对比叶重的影响随时间变化而不同。到试验后期,施氮在土壤水分不足处理提高了比叶重;在水分充足处理降低了比叶重。土壤水分有效性的提高显著促进了杨树细根的比根长和比表面积,施氮效应随处理时间逐渐变化。试验后期,土壤水分较好条件下(W3)施氮均促进根系增长;在干旱胁迫(W1)下氮添加抑制了根系生长。本研究阐明了杨树生物量积累与分配、叶片及根系性状对土壤水-氮有效性响应的动态过程,可加深对树木响应气候变化响应机制的理解。本研究仅阐明了杨树在短期内响应土壤水氮有效性的动态过程,但土壤水氮有效性对植物生长的影响是连续且长期的过程,因此全面理解水、氮有效性对植物的长期和综合影响,还需要更为长期的监测和后续研究。

参考文献 [References]

- Chapin FS, Bloom AJ, Field CB, Waring RH. Plant-responses to multiple environmental-factors [J]. *Bioscience*, 1987, **37** (1): 49-57
- Stoneman GL, Crombie DS, Whitford K, Hingston FJ, Giles R, Portlock CC, Galbraith JH, Dimmock GM. Growth and water relations of *Eucalyptus marginata* (jarrah) stands in response to thinning and fertilization [J]. *Tree Physiol*, 1997, **17** (4): 267-274
- Galloway JN, Dentener FJ, Capone DG, Boyer EW, Howarth RW, Seitzinger SP, Asner GP, Cleveland CC, Green PA, Holland EA. Nitrogen cycles: past, present, and future [J]. *Biogeochemistry*, 2004, **70** (2): 153-226
- Yin CY, Pang XY, Chen K. The effects of water, nutrient availability and their interaction on the growth, morphology and physiology of two poplar species [J]. *Environ Exp Bot*, 2009, **67** (1): 196-203
- Song CJ, Ma KM, Qu LY, Liu Y, Xu XL, Fu BJ, Zhong JF. Interactive effects of water, nitrogen and phosphorus on the growth, biomass partitioning and water-use efficiency of *Bauhinia faberi* seedlings [J]. *J Arid Environ*, 2010, **74** (9): 1003-1012
- Meyer-Grunefeldt M, Calvo L, Marcos E, Oheimb G, Hardtle W. Impacts of drought and nitrogen addition on Calluna heathlands differ with plant life-history stage [J]. *J Ecol*, 2015, **103** (5): 1141-1152
- Xu NN, Guo WH, Liu J, Du N, Wang RQ. Increased nitrogen deposition alleviated the adverse effects of drought stress on *Quercus variabilis* and *Quercus mongolica* seedlings [J]. *Acta Physiol Plant*, 2015, **37** (3): 107-119
- Fahey TJ, Battles JJ, Wilson GF. Responses of early successional northern hardwood forests to changes in nutrient availability [J]. *Ecol Monogr*, 1998, **68** (2): 183-212
- Treseder KK, Vitousek PM. Effects of soil nutrient availability on investment in acquisition of N and P in Hawaiian Rain Forests [J]. *Ecology*, 2001, **82** (4): 946-954
- Xu XL, Ouyang H, Pei ZY, Zhou CP. Fate of 15 N labeled nitrate and ammonium salts added to an alpine meadow in the Qinghai-Xizang Plateau, China [J]. *Acta Bot Sin*, 2003, **45** (3): 276-281
- 杨帆, 苗灵凤, 胥晓, 李春阳. 植物对干旱胁迫的响应研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2007, **13** (4): 586-591 [Yang F, Miao LF, Xu X, Ling CY. Progress in research of plant responses to drought stress [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2007, **13** (4): 586-591]
- Simpson KLS, Jackson GE, Grace J. The response of aphids to plant water stress-the case of *Myzus persicae* and *Brassica oleracea* var. *capitata* [J]. *Entomol Exp Appl*, 2012, **142** (3): 191-202
- Burgess SSO, Adams MA, Turner NC, Ong CK. The redistribution of soil water by tree root systems [J]. *Oecologia*, 1998, **115** (3): 306-311
- Li JZ, Lin S, Taube F, Pan QM, Dittert K. Above and belowground net primary productivity of grassland influenced by supplemental water and nitrogen in Inner Mongolia[J]. *Plant Soil*, 2011, **340** (1-2): 253-264
- Yin CY, Pang XY, Chen K, Gong RG, Xu G, Wang X. The water adaptability of *Jatropha curcas* is modulated by soil nitrogen availability [J]. *Biomass Bioenergy*, 2012, **47** (3): 71-81
- Bijlsma RJ, Lambers H, Kooijman SALM. A dynamic whole-plant model of integrated metabolism of nitrogen and carbon. 1. comparative ecological implications of ammonium-nitrate interactions [J]. *Plant Soil*, 2000, **220** (1-2): 49-69
- 肖冬梅, 王淼, 姬兰柱. 水分胁迫对长白山阔叶红松林主要树种生长及生物量分配的影响[J]. 生态学报, 2004, **23** (5): 93-97 [Xiao DM, Wang M, Ji LZ. Influence of water stress on growth and biomass allocation of dominant tree species in mixed forest of broad-leaved and Korean pine at Changbai Mountain [J]. *Chin J Ecol*, 2004, **23** (5): 93-97]
- Farooq M, Kobayashi N, Ito O, Wahid A, Serraj R. Broader leaves result in better performance of indica rice under drought stress [J]. *J Plant Physiol*, 2010, **167** (13): 1066-1075
- Iivonen S, Kaakinen S, Jolkkonen A, Vapaavuori E, Linder S. Influence of long-term nutrient optimization on biomass, carbon, and nitrogen acquisition and allocation in Norway spruce [J]. *Can J For Res*, 2006, **36** (6): 1563-1571
- Achten WMJ, Maes WH, Reubens B, Mathijs E, Singh VP, Verchot L, Muys B. Biomass production and allocation in *Jatropha curcas* L. seedlings under different levels of drought stress [J]. *Biomass Bioenergy*, 2010, **34** (5): 667-676
- 孙书存, 陈灵芝. 辽东栎幼苗对干旱和去叶的生态反应的初步研究[J]. 生态学报, 2000, **20** (5): 893-897 [Sun SC, Chen LZ. A preliminary study on the ecological responses of seedlings to drought and simulated defoliation in *Quercus liaotungensis* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2000, **20** (5): 893-897]
- Berger TW, Glatzel G. Response of *Quercus petraea* seedlings to nitrogen fertilization [J]. *For Ecol Manag*, 2001, **149** (1-3): 1-14.
- 马立祥, 赵薏, 毛子军, 刘林馨, 赵溪竹. 不同氮素水平下增温及[CO₂]升高综合作用对蒙古栎幼苗生物量及其分配的影响[J]. 植物生态学报, 2010, **34** (3): 279-288 [Ma LX, Zhao M, Mao ZJ, Liu LX, Zhao XZ. Effects of elevated temperature and [CO₂] under different nitrogen regimes on biomass and its allocation in *Quercus mongolica* seedlings [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, **34** (3): 279-288]
- 董雯怡, 赵燕, 张志毅, 李吉跃, 聂立水. 水肥耦合效应对毛白杨苗木生物量的影响[J]. 应用生态学报, 2010, **21**(9): 2194-2200 [Dong WY, Zhao Y, Zhang ZY, Li JY, Nie LS. Coupling effects of water and fertilizer on the biomass of *Populus tomentosa* seedlings [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2010, **21** (9): 2194-2200]
- 贺正山, 蔡志全, 蔡传涛. 不同水分和施氮量对催吐萝芙木光合特性和生长的影响[J]. 中国生态农业学报, 2010, **18** (4): 758-764 [He ZS, Cai ZQ, Cai CT. Effect of water and nitrogen on photosynthetic characteristics and growth of *Rauvolfia vomitoria* [J]. *Chin J Eco-Agric*, 2010, **18** (4): 758-764]
- Brinks JS, Lhotka JM, Barton CD, Warner RC, Agouridis CT. Effects of fertilization and irrigation on American sycamore and black locust planted on a reclaimed surface mine in Appalachia [J]. *For Ecol Manage*, 2011, **261** (3): 640-648
- 闫慧, 吴茜, 丁佳, 张守仁. 不同降水及氮添加对浙江古田山4种树木幼苗光合生理生态特征与生物量的影响[J]. 生态学报, 2013, **33** (14): 4226-4236 [Yan H, Wu Q, Ding J, Zhang SR. Effects of precipitation and nitrogen addition on photosynthetically eco-physiological characteristics and biomass of four tree seedlings in Gutian Mountain, Zhejiang Province, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, **33** (14): 4226-4236]
- 姜岳忠, 吴晓星, 马玲. 毛白杨苗期生长特性及需肥量研究[J]. 甘肃农业大学学报, 2004, **26** (4): 423-426 [Jiang YZ, Wu XX, Ma L. Relationship of growth and nutrient requirement of *Populus tomentosa* seedlings [J]. *J Gansu Agric Univ*, 2004, **26** (4): 423-426]
- 袁玉欣, 孙时轩, 屠泉洪, 裴保华. 毛白杨人工幼林施用N、P、K效果的研究[J]. 北京农学院学报, 1990, **19** (1): 39-46.[Yuan YX, Sun SX, Tu QH, Pei BH. Studies on the effect of N.P.K. applied to the young artificial forest of *Populus tomentosa* Carr [J]. *J B Agric Coll*, 1990, **19** (1): 39-46]
- Liu M, Liu XC, Du XH, Korpelainen H, Niinemets Ülo, Li CY. Anatomical variation of mesophyll conductance due to salt stress

- in *Populus cathayana* females and males growing under different inorganic nitrogen sources [J]. *Tree Physiol*, 2021, **41** (8): 1462–1478.
- 31 Liu M, Korpelainen H, Li CY. Sexual differences and sex ratios of dioecious plants under stressful environments [J]. *J Plant Ecol*, 2021, **14** (5): 920–933
 - 32 Zhu J, He N, Wang Q, Yuan G, Wen D, Yu G, Jia Y. The composition, spatial patterns, and influencing factors of atmospheric wet nitrogen deposition in Chinese terrestrial ecosystems [J]. *Sci Environ*, 2015, **511** (12): 777-785
 - 33 Zhao CZ, Liang J, He J, Liu Q. Effects of elevated temperature and nitrogen fertilization on nitrogen metabolism and nutrient status of two coniferous species [J]. *Soil Sci Plant Nutr*, 2012, **58** (6): 772-782
 - 34 Liu X, Zhang Y, Han W, Tang A, Shen J, Cui Z, Vitousek P, Erisman JW, Goulding K, Christie P. Enhanced nitrogen deposition over China [J]. *Nature*, 2013, **494** (7438): 459-471
 - 35 吴茜, 丁佳, 闫慧, 张守仁, 方腾, 马克平. 模拟降水变化和土壤施氮对浙江古田山5个树种幼苗生长和生物量的影响[J]. 植物生态学报, 2011, **35** (3): 256-267 [Wu Q, Ding J, Yan H, Zhang SR, Fang T, Ma KP. Effects of simulated precipitation and nitrogen addition on seedling growth and biomass in five tree species in Gutian Mountain, Zhejiang Province, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2011, **35** (3): 256-267]
 - 36 Elazab A, Serret MD, Araus JL. Interactive effect of water and nitrogen regimes on plant growth, root traits and water status of old and modern durum wheat genotypes [J]. *Planta*, 2016, **44** (10): 125-144
 - 37 Chapin FS. The mineral-nutrition of wild plants [J]. *Annu Rev Ecol Sys*, 1980, **11** (1): 233-260
 - 38 Zhu Y, Cal H, Song L. Impacts of oxygation on plant growth, yield and fruit quality of tomato [J]. *Tran Chin Soc Agric Mach*, 2017, **48** (8): 199-211
 - 39 Zhang JH, He NP, Liu CC, Xu L, Yu Q, Yu GR. Allocation strategies for nitrogen and phosphorus in forest plants [J]. *Oikos*, 2018, **127** (6): 1506-1514
 - 40 Johansson M. The influence of ammonium nitrate on the root growth and ericoid mycorrhizal colonization of *Calluna vulgaris* (L.) Hull from a Danish heathland [J]. *Oecologia*, 2000, **123** (3): 418-424
 - 41 肖迪, 王晓洁, 张凯, 康峰峰, 何念鹏, 侯继华. 模拟氮沉降对五角枫幼苗生长的影响[J]. 北京林业大学学报, 2015, **37** (10): 50-57 [Xiao D, Wang XJ, Zhang K, Kang FF, He NP, Hou JH. Effects of simulated nitrogen deposition on growth of *Acer mono* seedlings [J]. *J B For Univ*, 2015, **37** (10): 50-57]
 - 42 宋聪, 曾凡江, 刘波, 张利刚, 罗维成, 彭守兰, Arndt SK. 不同水分条件对头状沙拐枣幼苗形态特征及生物量的影响[J]. 生态学杂志, 2012, **31** (9): 2225-2233 [Song C, Zeng FJ, Liu B, Luo WC, Peng SL, Arndt SK. Influence of water condition on morphological characteristics and biomass of *Calligonum caput-medusae* Schrenk seedlings [J]. *Chin J Ecol*, 2012, **31** (9): 2225-2233]
 - 43 邱权. 楸树无性系苗期水肥光互作效应研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2016 [Qiu Q. Interactive effects of light with water and fertilizer on the growth and physiological characteristics of catalpa bungei clones seedlings [D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2016]
 - 44 Duan M, Chang SX. Nitrogen fertilization improves the growth of lodgepole pine and white spruce seedlings under low salt stress through enhancing photosynthesis and plant nutrition [J]. *For Ecol Manage*, 2017, **404** (13): 197-204
 - 45 Ibrahim L, Proe MF, Cameron AD. Main effects of nitrogen supply and drought stress upon whole-plant carbon allocation in poplar [J]. *Can J For Res*, 1997, **27** (9): 1413-1419
 - 46 Freschet GT, Cornelissen JHC, Logtestijn RSP, Aerts R. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora [J]. *J Ecol*, 2010, **98** (2): 362-373
 - 47 Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences [J]. *Adv Ecol Res*, 1992, **65** (1), 187-261
 - 48 Board JE. Soybean cultivar differences on light interception and leaf area index during seed filling [J]. *Agr J*, 2004, **96** (1): 305-310
 - 49 Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, **428** (6985): 821-827
 - 50 Warren CR, Adams MA. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis [J]. *Trends Plant Sci*, 2004, **9** (6): 270-274
 - 51 Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency [J]. *Funct Ecol*, 2004, **18** (3): 419-425
 - 52 Yahara H, Tanikawa N, Okamoto M. Characterizing fine-root traits by species phylogeny and microbial symbiosis in 11 co-existing woody species [J]. *Oecologia*, 2019, **191** (4): 983-993
 - 53 Yang Z, Zhou B, Ge X. Species-specific responses of root morphology of three co-existing tree species to nutrient patches reflect their root foraging strategies [J]. *Front Plant Sci*, 2021, **11** (3): 618-622
 - 54 Weemstra M, Kiorapostolou N, Ruijven JV. The role of fine-root mass, specific root length and life span in tree performance: A whole-tree exploration [J]. *Funct Ecol*, 2020, **34** (3): 575-585
 - 55 Wong E, Ward PR, Murphy DV. Soil water repellency in sandy soil depends on the soil drying method, incubation temperature and specific surface area [J]. *Geoderma*, 2021, **402** (6): 115-124
 - 56 Nascimento G, Souza T, Silva L. Soil physico-chemical properties, biomass production, and root density in a green manure farming system from tropical ecosystem, North-eastern Brazil [J]. *J Soils Sed*, 2021, **56** (1): 1-9
 - 57 Burton AJ, Pregitzer KS, Hendrick RL. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests [J]. *Oecologia*, 2000, **125** (3): 389-399
 - 58 Olff SH. Biomass partitioning, architecture and turnover of six herbaceous species from habitats with different nutrient supply [J]. *Plant Ecol*, 2000, **149** (2): 219-231
 - 59 Chun HC, Lee S, Choi YD. Effects of drought stress on root morphology and spatial distribution of soybean and adzuki bean [J]. *J Integ Agric*, 2021, **20** (10): 13-29
 - 60 Guo DL. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest [J]. *Oecologia*, 2004, **140** (3): 450-457
 - 61 梁斌, 王群艳, 董静, 张峻伟, 李俊良. 水氮管理对设施番茄根系生长的影响[J]. 环境科学研究. 2019, **32** (4): 126-139 [Liang B, Wang Q Y, Dong J, Zhang JW, Li JL. Effects of irrigation and nitrogen managements on root growth of tomato under greenhouse condition [J]. *Res Environ Sci*, 2019, **32** (4): 126-139]
 - 62 Zhu Y, Cal H, Song L. Impacts of oxygation on plant growth, yield and fruit quality of tomato [J]. *Transac Chin Soc Agric Mach*, 2017, **48** (8): 199-211
 - 63 曲秋玲, 王国梁, 刘国彬, 刘涛, 曹艳春, 袁子成. 施氮对白羊草细根形态和生长的影响[J]. 水土保持通报, 2012, **32** (2): 74-79 [Qu QL, Wang GL, Liu GB, Liu T, Cao YC, Yuan ZC. Effect of N addition on root morphological characteristics and growth of *bothriochloa ischaemum* [J]. *Bulle Soil Water Convers*, 2012, **32** (2): 74-79]