

土壤水分与养分对树木细根生物量及生产力的影响

张小朋¹, 殷 有¹, 于立忠², 姚立海³, 英 慧¹, 张 娜⁴

(1. 沈阳农业大学 林学院, 辽宁 沈阳 110161; 2. 中国科学院 沈阳应用生态研究所 清原森林生态实验站, 辽宁 沈阳 110016; 3. 辽宁省森林经营研究所, 辽宁 丹东 118002; 4. 辽宁工程技术大学 资源与环境工程学院, 辽宁 阜新 123000)

摘要: 树木细根是吸收水分和养分的重要器官, 它的生长、死亡、分解在森林生态系统养分循环中起着重要作用。根系对水分和养分的吸收密切复杂地联系在一起, 土壤水分和养分有效性对细根生长与发育影响不同, 但细根生长的季节动态与土壤水分的季节动态分布规律一致, 增加土壤水分显著增加细根生物量; 而增加土壤养分对细根生长变化的影响较复杂, 多数研究结果认为随土壤养分的增加, 细根生物量增加或减少, 低级根的根长和直径普遍增大, 比根长减小。水肥耦合处理下的细根生物量显著大于灌溉和施肥处理下的细根生物量, 并具有明显的季节规律性; 水肥耦合会使细根根长密度增大; 细根寿命暂时性缩短或延长等。在分析了不同树种在不同立地条件下细根生长规律及变化原因后, 依据研究现状提出将来水肥耦合处理条件下树木根细的研究方向。参 56

关键词: 森林生态学; 树木根系; 细根; 生物量; 生产力; 综述

中图分类号: S718.54 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-5692(2010)04-0606-08

Influence of water and soil nutrients on biomass and productivity of fine tree roots: a review

ZHANG Xiao-peng¹, YIN You¹, YU Li-zhong², YAO Li-hai³, YING Hui¹, ZHANG Na⁴

(1. Forestry College, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, Liaoning, China; 2. Qingyuan Experimental Station of Forest Ecology, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, Liaoning, China; 3. Liaoning Institute of Forest Management, Dandong 118002, Liaoning, China; 4. College of Resource and Environment Engineering, Liaoning Technical University, Fuxin 123000, Liaoning, China)

Abstract: Fine tree roots are important organs that absorb water and nutrients from the soil; their growth, death, and decomposition processes play a major role in forest ecosystem recycling. Root absorption of one factor (water or nutrients) can influence the other, and soil moisture and nutrient availability can affect fine root growth and development. Seasonal dynamics of fine root growth coincide with seasonal dynamics of soil moisture distribution. When soil moisture increases, fine root biomass also increases. Nevertheless, the effect of soil nutrients on fine root growth is complicated; for example, an increase in nutrients can produce: a) an increase or decrease in fine root biomass, b) generally an increase in root length and diameter of the lower root, and c) a decrease in specific root length. Repeated applications of water and fertilizer greatly improved fine root biomass with notable seasonal changes, such as an increase in length density of fine roots and fine root longevity more short or long temporarily. After considering growth laws and reasons for changes in fine roots for different species and different site conditions, we suggest that future research with fine roots should focus on the combined effects of water and nutrients. [Ch, 56 ref.]

Key words: forest ecology; tree root system; fine root; biomass; productivity; review

收稿日期: 2009-07-25; 修回日期: 2009-11-16

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30771707)

作者简介: 张小朋, 从事森林经理研究。E-mail: zxpys@126.com。通信作者: 殷有, 副教授, 从事森林经营研究。E-mail: yyzyb@163.com

树木细根通常是指直径小于 2 ~ 5 mm 的根, 由于其有巨大的吸收表面积, 生理活性强, 多数具有菌根侵染, 是树木吸收水分和养分的主要器官, 是根系中最活跃和最敏感的部分^[1-2]。细根生长受到土壤养分、水分、pH 值、温度以及二氧化碳浓度等因素的影响^[3], 其中土壤水分、养分对细根生长影响最明显^[4]。在当前大气二氧化碳浓度升高和氮沉降增加等全球变化背景下, 明确水分、养分及两者对细根的影响过程, 对于揭示全球变化条件下, 森林生态系统生产力的形成机制等具有重要理论意义。植物在生长过程中, 为获取充足的水分和养分, 保证自身的生存和繁衍, 必须要把大部分年净生产物质分配给根系, 用于自身的生长和维持, 以保证一定的细根生物量^[5], 这种能力受到土壤水分、养分、温度等因素的影响^[6-7]。当土壤资源有效性增加时, 能促进植物细根生长和生物量的积累, 同时细根吸收水分和养分的能力也会增强^[8-10]。研究表明, 土壤水分和养分有效性提高能刺激细根的生长, 使细根生物量增加或减少^[11-12]; 能够促进根系发育, 使侧根分枝增加, 新根明显增多^[13]; 能够促使细根寿命延长或缩短^[8, 14-15]; 能够提高细根的呼吸速率等^[16]。

1 土壤水分有效性对树木细根的影响

1.1 土壤水分对树木细根生物量的影响

土壤水分状况直接影响树木细根的生物量、生产和周转。土壤水分有效性改变影响养分的释放、迁移、吸收等^[17-18]。Fabiao 等^[18]对蓝桉 *Eucalyptus globulus* 人工林细根的研究结果表明, 不同处理条件下细根生物量大小顺序是: 施肥灌溉处理 > 灌溉处理 > 施肥处理 > 对照, 表明水分与养分的耦合效应能够使细根生物量显著增加, 与土壤养分相比, 水分是限制细根生长的较重要因素; 在灌溉处理下, 蓝桉细根生物量在整个生长季均明显大于对照或施肥处理^[17]。Schuur^[19]对夏威夷热带雨林研究表明, 土壤温度、树种结构、年龄、地形条件相似而年平均降水量不同(2 200 ~ 5 000 mm·a⁻¹)的 6 块样地, 随降水量的增加, 细根分解速率下降。

细根生长的季节动态与土壤水分的季节动态分布规律一致, 这主要与土壤水分有关^[17, 20]。生物量高峰出现在雨季而低峰出现在旱季^[17-21]。Kavenagh 等^[20]研究了热带干旱地区森林细根($d \leq 2$ mm)生长的季节模式, 发现细根生长集中在雨季开始后的一段时期。Katterer 等^[17]对蓝桉的水肥耦合实验表明, 在春、夏季, 细根生长依靠水分的供给, 细根增长呈线性规律; 在未灌溉区域, 细根无明显增长。在未灌溉处理地区, 大量降水后, 细根含量立刻增加。杨玉盛等^[22]对福建格氏栲 *Castanopsis kawakamii* 天然林和人工林的细根生物量与生产力的季节动态进行研究发现, 该地区细根生物量峰值出现在林木地上部分旺盛生长期。早春细根的旺盛生长可能与土壤温度回升、含水量升高(雨季开始)有关, 炎夏降水量小时, 土壤因强度蒸发及林木强烈蒸腾作用而使土壤含水量下降, 导致林木活细根生物量下降, 不同林分 5 月或 7 月的活细根生物量显著降低。可见, 细根生长季节动态与土壤水分动态一致, 细根生物量和细根产量具有明显的季节变化。

1.2 土壤水分对细根分布的影响

土壤水分分布影响细根的分布。王海迪等^[23]采用土钻法对安塞县和长武县刺槐 *Robinia pseudoacacia* 细根垂直分布特征调查, 发现刺槐细根的垂直分布与水分生态环境密切相关, 安塞县长武降水量小, 安塞刺槐的细根密度和垂直分布深度大于长武。Fischer 等^[24]认为, 植物的耐旱性与细根的垂直分布相关, 受干旱胁迫最明显的树种在深土层的细根生物量最小。增加土壤水分能够显著增加细根生产量, 减少细根分解。细根的垂直分布与土壤水分密切相关, 水分含量低的深层土壤中细根含量最少。细根生长的季节动态与土壤水分的季节动态分布规律一致, 在雨水丰富的季节, 细根的生产量会达到高峰。

2 土壤养分有效性对树木细根的影响

土壤养分有效性影响树木细根周转与寿命。在贫瘠立地上, 树木会分配更多的光合产物用于细根生产, 细根周转率高, 寿命缩短; 在肥沃立地或施肥处理下, 细根生产量低, 周转率低, 寿命延长^[6, 25-26]。Burton 等^[8]对密歇根州南部的阔叶林细根($d \leq 1$ mm)研究发现土壤养分有效性(氮有效性)高的地方细

根周转率较低, 细根的平均寿命较长; 表明养分丰富地区细根的代谢活动较旺盛, 致使养分耗尽时碳水化合物更多地分配到细根中, 树木通过这种机制控制细根的生命。而梅莉等^[27]应用分室模型法分析施氮肥对水曲柳 *Fraxinus mandshurica* 人工林细根周转的影响时发现, 施肥样地细根的平均周转率 ($0.917 \text{ 次} \cdot \text{a}^{-1}$) 大于对照样地 ($0.710 \text{ 次} \cdot \text{a}^{-1}$), 施肥样地细根生产量显著提高。

一般认为, 在缺乏养分条件下, 施肥能直接增加组织中易分解的成分, 从而提高分解速率。Ostertag 等^[28]对发育在不同母岩年龄上的铁心木 *Metrosideros collina* 细根分解研究表明, 中等年龄立地的养分有效性最高, 细根分解最快。而在发育时间最长和最短的立地上, 养分有效性较低, 分解速率也低。

土壤养分有效性的发挥与土壤养分含量密切相关, 土壤养分含量高时, 细根的周转率低, 寿命长; 土壤养分含量低时, 细根周转率高, 寿命短。

2.1 施肥对树木细根生物量的影响

目前, 关于施肥对树木细根生物量影响的结论还存在争议。有研究表明, 施肥会导致细根生物量增加^[12,16], 也有研究表明施肥会导致细根生物量减少^[2,11]。土壤养分直接影响细根活力和碳水化合物的分配, 从而影响树木细根生产和周转^[3]。土壤养分有效性的提高对细根生产也会产生不同影响。Albaugh 等^[29]用土钻法研究施肥对北美温带地区火炬松 *Pinus taeda* 人工林细根的影响, 发现施肥后细根生产量下降。Pregitzer 等^[25]等对大齿白杨 *Populus grandidentata*, 北美红栎 *Quercus rubra*, 美国红枫 *Acer rubrum* 为优势树种的北美次生硬阔叶林的施肥试验发现, 施氮肥后细根生产量明显增加, 细根寿命延长, 周转率明显下降; 但 Lee 等^[30]对火炬松施氮肥发现, 细根的生产并没有显著变化。Majdi^[16]对挪威云杉 *Picea abies* 的研究发现: 施用固体肥料的细根生物量与对照样地相比显著增加, 直径在 $0.5 \sim 2.0 \text{ mm}$ 的细根生物量增加超过 1 倍, 而施用液体肥料和灌溉处理对细根生物量没有显著影响。

另一些对温带森林的研究表明, 细根对施氮肥的反应是生物量降低^[2]。于立忠等^[12]对日本落叶松 *Larix kaempferi* 人工林施肥研究表明, 施氮肥导致细根生物量显著下降, 施氮磷肥导致细根生物量增加。梅莉等^[27]对水曲柳人工林施肥试验表明, 施氮肥显著降低了活细根的现存生物量, 而死细根的生物量无明显变化。Magill 等^[31]对 70 年生的美国脂松 *Pinus resinosa* 和以黑橡 *Quercus velutina* 和北美红橡 *Quercus rubra* 为主的阔叶林进行 9 a 的施氮肥处理后, 发现细根生物量没有发生显著的变化。Lee 等^[30]在灌溉条件良好, 砂质土壤条件下对佛罗里达州西北部 7 年生杨树和火炬松按 (施氮肥 $0, 56, 112, 224 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) 梯度施肥, 应用内生长法研究表明施肥对 2 个树种的细根生产量没有显著影响。

施肥会使细根生物量增加、减少或无显著变化; 对于不同径级的细根生物量, 这种影响也不相同。究其原因, 主要是因为不同树种生长的立地条件不同, 土壤养分含量不同, 而不同树种对施用肥料的吸收和利用程度也各异, 因此, 细根生物量的变化无法达到统一^[32-34]。

2.2 施肥对树木细根形态的影响

土壤养分有效性对树木细根形态特征也会产生影响。于立忠等^[35]对日本落叶松施肥 (氮、磷、氮 + 磷肥) 研究发现, 施肥对各级细根平均直径、根长和比根长的影响主要表现在 1 ~ 2 级根上, 对 3 级根序以上的细根影响不显著。其中, 施氮肥显著降低了 1 ~ 2 级根的平均直径, 施氮肥以及氮磷肥显著降低了表层土壤 ($0 \sim 10 \text{ cm}$) 中 1 级根的平均根长, 表层土壤中细根的比根长在施氮肥的条件下显著增加。一般来说, 在贫瘠立地条件下, 增加养分有效性, 细根生长迅速, 分枝加快, 形态容易改变^[31-34]。对大部分植物来说, 养分有效性 (磷有效性) 较低时会促进细根根毛的延长^[33]。Guo 等^[34]等对长叶松 *Pinus palustris* 的施肥研究发现 1、2 级根的直径和长度相似, 2 级根以上的根的直径和长度显著增加; 1 ~ 5 级根的比根长显著减小; 相似区域内的 1 ~ 4 级根的生物量增加了, 而第 5 级根的生物量减少了; 根总长和总表面积随根序增加而减少, 1 ~ 2 级根的根长占总根长的 75%, 表面积占总根 (1 ~ 5 级) 表面积超过 60%。Pregitzer 等^[36]研究了施肥对北美 9 种树木细根形态的影响, 发现平均细根直径随根序增大而增大, 而这种增大因树种的差别而有差异, 如北美鹅掌楸 *Liriodendron tulipifera* 有发达的根系, 而白栎 *Quercus alba* 和杨树 *Populus balsamifera* 的根系不发达; 对于某些树种如糖槭 *Acer*

saccharum, 1~3 级根直径几乎没有变化, 而个别根的长度增加了 1 倍, 对于另一些树种如北美鹅掌楸和北美白云杉 *Picea glauca* 的细根长度和直径都有增大; 随着根序的增加比根长减小, 树种、林龄和施肥等的差异影响都不明显, 而个体发育和环境变异是主要的影响因素, 如该地区的糖槭和杨树的比根长远高于裸子植物而北美鹅掌楸的比根长低于裸子植物。

增加土壤养分使细根形态结构发生了改变, 主要对低级别的根有显著影响, 如生物量的增加、根系直径的增大、比根长减小等。

3 水肥耦合对细根的影响

水肥耦合效应影响树木体内养分含量, 改变碳分配, 使呼吸强度改变, 从而改变细根生产与周转^[37], 但水肥耦合对不同立地条件下细根生产与周转的影响结果并不相同。

水肥耦合处理对不同土层中细根生长影响不同。Majdi 等^[15]对挪威云杉林枯枝落叶层和矿质土壤层(0~30 cm)进行 2 a 的灌溉和施肥 + 灌溉 2 种处理, 分析不同处理对细根($d < 1$ mm)生物量(内生法)、生产和周转(微根管法)的影响。研究表明: 2 种土层中, 灌溉处理下的根长生产都大于施肥 + 灌溉处理下的根长生产, 枯枝落叶层中, 施肥+灌溉处理下的细根生物量最大, 矿质土壤层中灌溉处理下的细根生物量最大; 不同土层中的 2 个处理下细根生产量均高于对照; 施肥增加了 2 种土层中细根现存生物量和生产量, 加快细根中氮周转。

细根生长有明显的季节规律, 水肥耦合处理促使细根在雨季生长加快。Katterer 等^[17]对蓝桉林的施肥、灌溉和水肥耦合处理试验结果表明: 对照和施肥处理下的细根含量在 8 月有显著增加, 特别是大量降水过后细根含量增加更显著; 灌溉处理下的细根在春季和夏季生长不明显, 而施肥处理下的细根在秋季和冬季生长不明显; 水肥耦合处理下的细根含量最高, 灌溉处理下细根含量较低, 而对照和施肥处理下的细根含量最低; 水肥耦合促进了树木中的碳流向土壤, 水肥处理下的细根死亡量最高, 这种处理增加了土壤的肥效。

水肥耦合处理能显著增加细根生物量, 但对细根周转可能没有显著影响。King 等^[10]用微根管法研究水肥耦合对 8 年生火炬松细根生长的影响。试验表明, 施肥能增加细根($d < 1$ mm 和 $1 \text{ mm} \leq d \leq 2$ mm)和菌根的年净生产量及死亡率; 施肥和灌溉处理对细根周转没有显著影响, 直径 < 0.3 mm 的细根周转最快, 寿命最短; 水分和养分有效性对细根生物量增长率有影响, 养分有效性的影响更显著, 施肥处理下的平均生物量比对照增加 19%, 施肥+灌溉处理下的平均生物量比对照增加 99%; 而 Al-baugh 等^[29]的实验结果(根钻法和决策矩阵法)却表明: 施肥明显减少细根($d < 2$ mm)的生产量。

水肥耦合能够影响细根结构的变化, 从而影响细根作为碳汇媒介的作用。Coleman^[38]对 4 个树种幼龄林进行水肥耦合实验, 研究细根的根长密度和生物量的变化。结果表明: 细根生物量和根长密度在受到样本年龄、基因型、垂直深度和空间异质性的影响下, 施肥和灌溉处理增加 4 个树种细根的根长密度, 施肥处理下的根长密度大于灌溉处理; 施肥和灌溉处理下的细根生物量增加, 施肥处理大于灌溉处理。

水肥耦合效应影响细根寿命, 使细根寿命延长或缩短^[14]。细根的寿命很短, 一般在几天至数周^[1,39], 长的也仅有数月至几年^[40]。研究表明, 随着土壤有效氮的增加, 细根寿命变短^[10]。为保证根系呼吸速率与组织氮含量的协调, 植物可能缩短细根的寿命, 促使周转加快^[14-15]。另有试验结果表明, 细根寿命随有效氮的增加而延长, 如糖槭细根平均寿命在有效氮含量较高的样地高于有效氮含量低的样地^[10]。Burton 等^[8]认为土壤有效氮增加, 能够在较长时间内为细根生长提供其所需养分, 只要有足够的碳投入到具有吸收功能的细根中去, 就可使细根的寿命延长。Hendrick 等^[41]研究也认为细根寿命与土壤有效养分的关系取决于植物种类、器官或整个植物碳平衡及有效养分在土壤中分布的空间异质性等。他们还认为施肥试验导致细根寿命的延长或缩短仅是暂时现象, 并不能说明细根寿命对肥沃土壤有效氮的长期反应。

水肥耦合对细根生物量、细根结构、细根寿命乃至细根中氮与碳含量的变化都有不同程度的影响, 相对于单一的施肥和灌溉处理, 水肥耦合处理下的细根产量能够显著增加。

4 存在问题与展望

土壤水分、养分及两者的耦合效应对细根生物量、生产与周转、寿命等的研究结果存在很多的差异,影响因素很多。除了研究对象的遗传因素不同之外,主要是因为研究过程中细根定义的标准不同,研究方法的差异以及土壤养分与水分的空间异质性所导致。

4.1 细根的定义

目前,细根的定义还没有统一,以上研究针对的细根径级不同。以直径小于某一范围的根为研究对象时,不仅工作量大,而且树种不同研究结果也有很大差异。如 King 等^[10]在火炬松水肥耦合的实验中,施肥能够增加直径 $<2\text{ mm}$ 的细根生产量,而 Albaugh 等^[29]在同一地点的火炬松水肥耦合实验的研究结果却表明施肥明显减少直径 $<2\text{ mm}$ 的细根的生产量。Phillips 等^[42]对美国黄松幼龄林细根研究表明,施肥对细根($d\leq 2\text{ mm}$)的生产量没有季节性影响。Pregitzer 等^[43]的研究指出根据所研究的树种,可以将细根的直径标准更小化。因此,在以后的研究中,可以根据该树种根的直径和根序特点,规定细根的研究范围,再选取细根进行研究分析。

4.2 研究方法

采样方法和生物量的测定方法差异会导致不同结论。由于根钻法不能考虑细根分泌、呼吸和脱落等损失^[44-45],会造成细根生产的低估。而采样的间隔期过长也会导致误差^[45]。生长袋法、极差法和积分法也可能导致细根生产的低估^[45,47-48]。而分室模型法常因网袋法低估细根分解速率而被限制应用^[47]。微根管法(minirhizotrons)可进行不同层次细根生长动态研究,如获取细根长度、密度和生长结构等^[6],也可用于不同处理的影响研究,如施肥、灌溉、水分胁迫等^[5,49-50]。微根管法避免了根钻法的一系列问题,并将空间变异性降到最低,因对细根周转的观察更接近于实际^[41,49]。但由于安放时对根系会造成伤害,根生长需要重新取得平衡,所以需要较长的观察时期^[5,50-51]。因此在研究细根生物量、生产和周转时,应根据研究对象和研究目的的不同,尽量采用多种研究方法相结合的方法,这样才能更客观更真实地反映细根的生长状况。

4.3 土壤水分、养分的空间异质性

土壤水分、养分的空间异质性分布使植物根系在生长的过程中,遭遇到各种不同的水分、养分斑块。植物在进化过程中,为满足在异质环境中对富营养斑块中养分的吸收,根系会产生不同的机制^[52-53]。土壤养分的空间异质性对根系的影响主要表现在生物量密度的增加^[54]、周转和呼吸效率加快^[28]、根系吸收动力的变化^[55]和寿命延长等方面^[56]。同时,土壤水分的空间异质性也会相应影响到土壤养分的有效性发挥。因此,在研究细根的生产与周转与土壤养分、水分的关系时,土壤养分和水分的空间异质性不容忽视。因不同植物种根系对土壤养分、水分空间异质性的反应不同,结果可能会导致植物根系生长的差异^[25,54-55]。

4.4 展望

地下生态系统过程(简称地下过程)不仅是目前生态学过程研究中的“瓶颈”,也是生态系统功能研究中最不确定的因素。近年来国内外开展水肥耦合效应对植物细根影响研究表明,水肥耦合效应直接影响树木细根的生理生态功能,从而影响地下生态过程,但由于受到种种因素的限制,目前对地下细根的水肥耦合效应具体影响机制还不是十分清楚,已经影响到对森林生态系统地下生态过程的认识与了解。目前土壤水分、养分对细根生长的影响及两者的耦合效应研究还存在如下几个方面的问题:①施肥对细根的影响存在时间效应,长期施肥的影响可能有别于短期施肥的影响;②许多研究是物种对斑块水平条件下的水肥耦合反应,而不是在种群水平条件下对土壤养分浓度长期变化的反应,因此研究结果可能会误导研究者;③因为许多自然和人为等因素的干扰,细根对水肥耦合效应表现十分复杂,如细根研究方法上的差异、样地土壤的肥力、物种组成和其他生态特征的差异;与植物组织寿命相关的其他生活史特征等差异。

细根是树木最重要的吸收器官,细根的生长不仅能够反映树木体内的碳循环,甚至反映树木的生产力和生态系统中的碳循环。然而,水肥耦合及其他因子对细根生长的影响尚未研究清楚,研究细根

生长动态的最佳方法还需要进一步的探索。因此, 对于未来的研究工作, 应注意以下几点: ①对不同生态系统进行长期的水肥耦合定位研究, 同时扩大研究区的面积, 分析水肥耦合的短期效应与长期效应, 及水肥的斑块效应与大面积的水肥耦合效应的差异; ②在不同的生态系统中进行不同空间尺度的水分与养分及其他环境因子的多因素互作试验, 分析由于水肥耦合而引起的其他因子变化规律及其效应; ③从树木个体、林分水平及整体森林生态系统等不同水平来探究水肥耦合对细根的影响机制; ④针对不同研究对象和研究目的, 探究不同研究方法之间的异同, 建立统一的细根研究方法; ⑤充分考虑研究样地的水肥与养分空间异质性, 以明确区分施肥及控水的效果。此外, 由于植物细根和土壤及微生物三者间的相互作用关系密切, 因此, 探究植物细根-土壤-微生物三者间相互关系变化对水肥耦合的潜在响应将可能成为今后地下生态研究的热点问题之一。

参考文献:

- [1] HENDRICKS J J, NADELHOFFER K J, ABER J D. Assessing the role of fine roots in carbon and nutrient cycling [J]. *Trends Ecol Evol*, 1993, **8** (5): 174 – 178.
- [2] NADELHOFFER K J. The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems [J]. *New Phytol*, 2000, **147** (1): 131 – 139.
- [3] 张小全. 环境因子对树木细根生物量、生产与周转的影响[J]. 林业科学研究, 2001, **14** (5): 566 – 573.
ZHANG Xiaoquan. Fine-root biomass, production and turnover of trees in relations to environmental conditions [J]. *For Res*, 2001, **14** (5): 566 – 573.
- [4] AERTS R, CHAPIN F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns [J]. *Adv Ecol Res*, 2000, **30**: 1 – 67.
- [5] HENDRICK R L, PREGITZER K S. The demography of fine roots in a northern hardwood forest [J]. *Ecology*, 1992, **73** (3): 1094 – 1104.
- [6] GOWER S T, VOGT K A, GRIER C C. Carbon dynamics of Rocky Mountain Douglas-fir: influence of water and nutrient availability [J]. *Ecol Monogr*, 1992, **62** (1): 43 – 65.
- [7] DOMISCH T, FINER L, LEHTO T. Growth, carbohydrate and nutrient allocation of Scots pine seedlings after exposure to simulated low soil temperature in spring [J]. *Plant and Soil*, 2002, **246** (1): 75 – 86.
- [8] BURTON A J, PREGITZER K S, HENDRICK R L. Relationship between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forest [J]. *Oecologia*, 2000, **125**: 389 – 399.
- [9] GAUDINSKI J B, TRUMBORE S E, DAVIDSON E A, *et al.* The age of fine-root carbon in three forests of the eastern United States measured by radiocarbon [J]. *Oecologia*, 2001, **129** (3): 420 – 429.
- [10] KING J S, ALBAUGH T J, ALLEN H L, *et al.* Below-ground carbon input to soil is controlled by nutrient availability and fine root dynamics in loblolly pine [J]. *New Phytol*, 2002, **154**: 389 – 398.
- [11] MAJDI H, NYLUND J E. Does liquid fertilization affect fine root dynamics and lifespan of mycorrhizal short roots? [J]. *Plant and Soil*, 1996, **185** (2): 305 – 309.
- [12] 于立忠, 丁国泉, 朱教君, 等. 施肥对日本落叶松人工林细根生物量的影响[J]. 应用生态学报, 2007, **18** (4): 713 – 720.
YU Lizhong, DING Guoquan, ZHU Jiaojun, *et al.* Effects of fertilization on fine root biomass of *Larix kaempferi* plantation [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2007, **18** (4): 713 – 720.
- [13] MOU P, MITCHELL R J, JONES R H. Root distribution of two tree species under a heterogeneous nutrient environment [J]. *J Appl Ecol*, 1997, **34** (3): 645 – 656.
- [14] JOHNSON M G, PHILLIPS D L, TINGEY D T, *et al.* Effects of elevated CO₂, N-fertilization, and season on survival of ponderosa pine fine roots [J]. *Can J For Res*, 2000, **30** (2): 220 – 228.
- [15] MAJDI H, ANDERSSON P. Fine root production and turnover in a Norway spruce stand in northern Sweden: effects of nitrogen and water manipulation [J]. *Ecosystems*, 2005, **8** (2): 191 – 199.
- [16] MAJDI H. Changes in fine root production and longevity in relation to water and nutrient availability in a Norway spruce in northern Sweden [J]. *Tree Physiol*, 2001, **21** (14): 1057 – 1061.
- [17] KATTERER T, FABIAO A, MADEIRA M, *et al.* Fine-root dynamics, soil moisture and soil carbon content in *Euca-*

- lyptus globulus* plantation under different irrigation and fertilization regimes [J]. *For Ecol Manage* 1995, **74**: 1 – 12.
- [18] FABIAO A, MADEIRA M, STEEN E, *et al.* Development of root biomass in an *Eucalyptus globulus* plantation under different water and nutrient regimes [J]. *Plant and Soil*, 1995, **168/169**: 215 – 223.
- [19] SCHUUR E A G. The effect of water on decomposition dynamics in mesic to wet Hawaiian Montane forests [J]. *Ecosystems*, 2001, **4**: 259 – 273.
- [20] KAVANAGH T, KELLMAN M. Seasonal pattern of fine root proliferation in a tropical dry forest [J]. *Biotropica*, 1992, **24** (2A): 157 – 165.
- [21] KHIEWTAM R S, RAMAKRISHNAN P S. Litter and fine root dynamics of a relict sacred grove forest at Cherrapunji in north-eastern India [J]. *For Ecol Manage*, 1993, **60**: 327 – 344.
- [22] 杨玉盛, 陈光水, 林鹏, 等. 格氏栲天然林与人工林细根生物量、季节动态及净生产力[J]. *生态学报*, 2003, **23** (9): 1719 – 1730.
- YANG Yusheng, CHEN Guangshui, LIN Peng, *et al.* Fine root distribution, seasonal pattern and production in a native forest and monoculture plantations in subtropical China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2003, **23** (9): 1719 – 1730.
- [23] 王海迪, 赵忠, 薛文鹏, 等. 水分生态环境对刺槐细根垂直分布的影响[J]. *水土保持研究*, 2005, **12** (5): 200 – 202.
- WANG Haidi, ZHAO Zhong, XUE Wenpeng, *et al.* Effect of soil water environment on vertical fine root distribution of *Robinia pseudoacacia* [J]. *Res Soil Water Conserv*, 2005, **12** (5): 200 – 220.
- [24] FISCHER S, BRIENZA S Jr, VIELHAUER K, *et al.* Root distribution in enriched fallow vegetations in NE Amazonia, Brazil [C]// LIEBEREI R, VOSS K, BIANCHI H. *Proceedings of The Third SHIFT-Workshop Manaus, March 15 – 19. Brasil*; Hans-Hermann Wulff GKSS-Forschungszentrum Geesthacht GmbH, 1998: 181 – 184.
- [25] PREGITZER K S, HENDRICK R L, FOGEL R. The demography of fine roots in response to patches of water and nitrogen [J]. *New Phytol*, 1993, **125** (3): 575 – 580.
- [26] HAYNES B E, GOWER S T. Belowground carbon allocation in unfertilized and fertilized red pine plantations in northern Wisconsin [J]. *Tree Physiol*, 1995, **15** (5): 317 – 325.
- [27] 梅莉, 王政权, 张秀鹂, 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 Li, WANG Zhengquan, ZHANG Xiujuan, *et al.* Effects of nitrogen fertilization on fine root biomass production and turnover of *Fraxinus mandshurica* plantation [J]. *Chin J Ecol*, 2008, **27** (10): 1663 – 1668.
- [28] OSTERTAG R, HOBBIIE S E. Early stages of root and leaf decomposition in Hawaiian forest: effect of nutrient availability [J]. *Oecologia*, 1999, **121** (4): 564 – 573.
- [29] ALBAUGH T J, ALLEN H L, DOUGHERTY P M, *et al.* Leaf area and above- and belowground growth responses of loblolly pine to nutrient and water additions [J]. *For Sci*, 1998, **44** (2): 317 – 328.
- [30] LEE K H, JOSE S. Soil respiration, fine root production, and microbial biomass in cottonwood and loblolly pine plantations along a nitrogen fertilization gradient [J]. *For Ecol Manage*, 2003, **185** (3): 263 – 273.
- [31] MAGILL A H, ABER J D, BERNTSON G M, *et al.* Long-term nitrogen additions and nitrogen saturation in two temperate forests [J]. *Ecosystems*, 2000, **3** (3): 238 – 253.
- [32] ROBINSON D. The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients [J]. *New Phytol*, 1994, **127** (4): 635 – 674.
- [33] BATES T R, LYNCH J P. Stimulation of root hair elongation in *Arabidopsis thaliana* by low phosphorus availability [J]. *Plant Cell Environ*, 1996, **19** (5): 529 – 538.
- [34] GUO D L, MITCHELL R J, HENDRICKS J J. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest [J]. *Oecologia*, 2004, **140** (3): 450 – 457.
- [35] 于立忠, 丁国泉, 朱教君, 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 Lizhong, DING Guoquan, ZHU Jiaojun, *et al.* Effects of fertilization on fine root diameter, root length and specific root length in *Larix kaempferi* plantation [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2007, **18** (5): 957 – 962.
- [36] PREGITZER K S, DEFOREST J L, BURTON A J, *et al.* Fine root architecture of nine north American trees [J]. *Ecol Monogr*, 2002, **72** (2): 293 – 309.
- [37] 郭大立, 范萍萍. 关于氮有效性影响细根生产量和周转率的4个假说[J]. *应用生态学报*, 2007, **18** (10): 2354 – 2360.

- GUO Dali, FAN Pingping. Four hypotheses about the effects of soil nitrogen availability on fine root production and turnover [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2007, **18** (10): 2354 – 2360.
- [38] COLEMAN M. Spatial and temporal patterns of root distribution in developing stands of four woody crop species grown with drip irrigation and fertilization [J]. *Plant and Soil*, 2007, **299**: 195 – 213.
- [39] COLEMAN M D, DICKSON R E, ISEBRANDS J G, *et al.* Root growth and physiology of potted and field-grown trembling aspen exposed to tropospheric ozone [J]. *Tree Physiol*, 1996, **16**: 145 – 152.
- [40] 张小全, 吴可红, Dieter MURACH. 树木细根生产与周转研究方法评述[J]. *生态学报*, 2000, **20** (5): 875 – 883.
ZHANG Xiaoquan, WU Kehong, MURACH D. A review of methods for fine-root production and turnover of tree [J]. *Acta Ecol Sin*, 2000, **20** (5): 875 – 883.
- [41] HENDRICK R L, PREGITZER K S. Applications of minirhizotrons to understand root function in forests and other natural ecosystems [J]. *Plant and Soil*, 1996, **185** (2): 293 – 304.
- [42] PHILLIPS D L, JOHNSON M G, TINGEY D T, *et al.* CO₂ and N-fertilization effects on fine-root length, production, and mortality: a 4-year ponderosa pine study [J]. *Oecologia*, 2006, **148** (3): 517 – 525.
- [43] PREGITZER K S, DE FOREST J L, BURTON A J, *et al.* Fine root architecture of nine North American trees [J]. *Ecol Monogr*, 2002, **72**: 293 – 309.
- [44] VOGT K A, PERSSON H. Measuring growth and development of roots[M]//LASOIE J P, HINCKLEY T M. *Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology*. Boston: CRC Press, Inc, 1991: 477 – 501.
- [45] VOGT K A, VOGT D J, BLOOMFIELD J. Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level [J]. *Plant Soil*, 1998, **200** (1): 71 – 89.
- [46] LEHMANN J, ZECH W. Fine root turnover of irrigated hedgerow intercropping in northern Kenya [J]. *Plant Soil*, 1998, **198** (1): 19 – 31.
- [47] FAHEY T J, HUGHES J W. Fine root dynamics in a northern hardwood forest ecosystem, Hubbard Brook Experimental Forest, NH [J]. *J Ecol*, 1994, **82** (3): 533 – 548.
- [48] SUNDARAPANDIAN S, SWAMY P S. Fine root biomass distribution and productivity patterns under open and closed canopies of tropical forest ecosystems at Kodayar in western Ghats, south India [J]. *For Ecol Manage*, 1996, **86** (1/3): 181 – 192.
- [49] MAJDI H. Root sampling methods-applications and limitations of the minirhizotron technique [J]. *Plant and Soil*, 1996, **185** (2): 255 – 258.
- [50] RYTTER R M, HANSSON A C. Seasonal amount, growth and depth distribution of fine roots in an irrigated and fertilized *Salix viminalis* L. plantation [J]. *Biomass Bioenergy*, 1996, **11** (2/3): 129 – 137.
- [51] BURKE M K, RAYNAL D J. Fine root growth phenology, production, and turnover in a northern hardwood forest ecosystem [J]. *Plant Soil*, 1994, **162** (1): 135 – 146.
- [52] CAMPBELL B D, GRIME J P, MACKEY J M L. A trade-off between scale and precision in resource foraging [J]. *Oecologia*, 1991, **87** (4): 532 – 538.
- [53] WIJESINGHE D K, HUTCHINGS M J. The effects of spatial scale of environmental heterogeneity on the growth of a clonal plant: an experimental study with *Glechoma headracea* [J]. *J Ecol*, 1997, **85** (1): 17 – 28.
- [54] EINSMANN J C, JONES R H, MOU P, *et al.* Nutrient foraging traits in 10 co-occurring plant species of contrasting life forms [J]. *J Ecol*, 1999, **87** (4): 609 – 619.
- [55] BURNS G. Short- and long-term effects of a change in the spatial distribution of nitrate in the root zone on N uptake, growth and root development of young lettuce plants [J]. *Plant Cell Environ*, 1991, **14** (1): 21 – 33.
- [56] HODGE A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients [J]. *New Phytol*, 2004, **162** (1): 9 – 24.