

功能划分方法在树木细根生物量研究中的应用: 进展与评述

谷加存* 王东男 夏秀雪 王韶仲

东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040

摘 要 树木细根具有高度的结构和功能的异质性。近20年来, 人们逐渐认识到采用某一直径阈值来定义细根并开展研究的方法(即直径法)不能准确地描述相关的生理学和生态学过程。随着越来越多的研究证实根系功能与其分支等级密切相关, 根序划分的方法(即根序法)在根系研究中得到更多的应用。但是, 采用根序法测定相关功能属性需耗费大量的人力和时间。最近, 有研究者在结合直径法和根序法优点的基础上提出了功能划分的方法。该方法将传统的细根区分为吸收根和运输根, 在充分考虑根系结构和功能联系的同时, 又能兼顾研究工作的效率和结果间的可比性, 特别适用于根系生物量与周转的研究。采用功能划分方法来研究根系生物量(包括其他功能属性)是一个较新的观点, 研究结果的规律性和存在的主要问题仍有待总结。该文作者通过查阅近年来的相关研究报告发现吸收根与运输根生物量在树种间存在较大的差异, 目前对吸收根生物量在全球尺度上的变异格局并不清楚, 吸收根与运输根对细根生物量周转的相对贡献有待探究, 运输根在界定上存在着很大的挑战性。该文最后讨论了在根系研究中应用功能划分方法的优势与不足, 并提出了建议。

关键词 吸收根; 运输根; 细根; 根序; 根系周转

引用格式: 谷加存, 王东男, 夏秀雪, 王韶仲 (2016). 功能划分方法在树木细根生物量研究中的应用: 进展与评述. 植物生态学报, 40, 1344–1351. doi: 10.17521/cjpe.2016.0167

Applications of functional classification methods for tree fine root biomass estimation: Advancements and synthesis

GU Jia-Cun*, WANG Dong-Nan, XIA Xiu-Xue, and WANG Shao-Zhong

School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract

The morphology of fine root branching of woody plants is highly variable in their forms and functions. In the past two decades, researchers have increasingly recognized that the root-diameter-based method, using an arbitrary size of root diameter, failed to precisely characterize the physiological and ecological processes involved in finest roots. The number of publications using root-order-based approaches has increased regardless the fact that root trait-measurements based on root order are time-consuming and labor-intensive. A new approach—root functional classification method—was proposed and had been applied in the literature. The functional classification of fine roots separates roots of < 2 mm to absorptive and transport pools, making it more feasible for studies on root biomass and turnover. This new concept redefines fine root guild and has great potentials for future studies. Our literature review of the topic indicates that less is known about the inter-specific differences in estimates of biomass of absorptive and/or transport roots, with a large variation of absorptive roots on global scale. In addition, our review emphasizes the importance in: a) precision estimating of the absorptive biomass of fine roots, and b) proper definition of the range of the transport roots within and among forest ecosystems. Finally, after compare the strengths and weaknesses of the functional classification method, we propose several specific suggestions to improve the applications of this approach.

Key words absorptive root; transport root; fine root; root order; root turnover

Citation: Gu JC, Wang DN Xia XX, Wang SZ (2016). Applications of functional classification methods for tree fine root biomass estimation: Advancements and synthesis. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1344–1351. doi: 10.17521/cjpe.2016.0167

细根一般指直径 ≤ 2 mm的根系组分, 是树木吸收养分和水分的重要器官。由于细根不断地进行生产、衰老、死亡和再生长过程(即周转), 在陆地生态系统碳(C)和养分循环中发挥着重要作用(Norby & Jackson, 2000; Strand *et al.*, 2008)。据估计, 全球尺度上, 如果细根每年周转一次, 将会消耗陆地生态系统净初级生产力(NPP)的33% (Jackson *et al.*, 1997)。以往大多数研究者将直径小于某一阈值(如1或2 mm)的个体根作为一个结构和功能一致的整体来研究, 然而, 近年来的研究证据显示, 以往采用直径大小对细根进行划分的方法, 很大程度上忽视了个体根在根系统上所处位置的不同, 即根序(branch order)的差异。不同根序个体根在解剖、形态和生理功能上存在明显的差异, 因此采用直径阈值来划分根系组分的方法缺乏对根系功能的充分考虑(虽然假定了根系功能与直径大小有关), 这会严重地阻碍我们对细根结构与功能的准确理解(Pregitzer *et al.*, 2002; Guo *et al.*, 2008a; Valenzuela-Estrada *et al.*, 2008; McCormack *et al.*, 2015)。

1 基于功能划分的根系研究方法的提出

树木具有复杂的根系分支系统, 不同根序个体根在解剖构造、形态构型和生理功能上存在明显差异。Pregitzer等(2002)研究发现, 9个北美树种不同根序(根尖为1级根, 其母根为2级根, 以此类推)的细根在形态(如直径)、氮(N)含量上存在着显著差异。Guo等(2008c)对中国温带23个树种根系解剖学的研究进一步证实: 树木前3级根普遍非木质化, 具有初生构造和完整的皮层组织, 菌根感染率较高, 主要起到养分和水分吸收的功能; 而4、5级根多数已经木质化, 皮层组织消失, 具有连续的木栓层和次生木质部, 主要起支持和储存作用。Xia等(2010)对水曲柳(*Fraxinus mandschurica*)的研究证实, 低级根(1–3级)的寿命(个体根从出生至死亡的时间)非常接近, 在2年的观测期内有超过90%的个体根死亡, 周转率(每年周转的次数, 可理解为根寿命的倒数)很高; 然而, 高级根(4、5级)同期的死亡率不足10%, 周转率较低。

综合以往研究证据可见, 传统的细根由两类功能不同的根群组成, 即吸收根群(absorptive fine roots)和运输根群(transport fine roots) (Joslin *et al.*, 2006; McCormack *et al.*, 2015)。前者由低级根组成,

是资源吸收的主体, 寿命短而周转快; 后者由高级根组成, 主要负责运输与存储, 寿命长而周转慢(图1)。从物质循环的角度看, 将传统的细根按照根序把细根分为不同的库的方法(order-based method), 或采用功能划分的方法(functional-classification method)区分为吸收根和运输根2个库, 可以更准确地评价细根在生态系统中的重要作用(Guo *et al.*, 2008b; Gaudinski *et al.*, 2010; Parton *et al.*, 2010; McCormack *et al.*, 2015)。然而, 将细根区分成单个根序进行研究, 如生物量估计, 需要消耗大量的时间和人力; 比较之下, 功能划分的方法既能减少工作量, 又能有效地进行不同处理间或树种间根系生物量及其他根系过程(如根呼吸和周转)的比较, 在根系研究的准确性和可行性上达到了更好的平衡(McCormack *et al.*, 2015)。因此, 采用功能划分方法能充分刻画树木根系统内在结构功能的异质性, 从而更加客观地评价根系主导的生态学过程及其影响。McCormack等(2015)最近基于功能划分的方法, 将传统的细根(直径 ≤ 2 mm)区分为吸收根和运输根2个库, 并估算相应的生物量和周转率, 结果显示细根周转消耗陆地生态系统NPP的比例为22%, 明显低于以往将细根按照直径阈值区分为1个库估算的结果(约33%, Jackson *et al.*, 1997)。然而, 与传统直径阈值的研究相比, 基于功能划分方法进行的根系研究是非常缺乏的。

2 基于功能划分方法的树木细根生物量研究进展

为了准确估计细根在生态系统物质分配和养分循环上的作用, 研究者需要知道细根的生物量现存量(单位面积上的干质量)和周转率(Norby & Jackson 2000; Majdi *et al.*, 2005; Guo *et al.*, 2008b)。因此, 如果采用功能划分的方法进行根系生物量和周转的估计, 需要分别获得吸收根和运输根对应的参数(McCormack *et al.*, 2015)。然而, 由于概念理解和方法学上的限制, 相应的根系参数非常缺乏。在McCormack等(2015)的研究中, 是在以往Jackson等(1997)基于直径阈值方法的基础上, 将直径 ≤ 2 mm的生物量按照以往研究中吸收根和运输根的生物量比例(木本植物为10:90、33:67和60:40等3种不同比例), 并假定吸收根周转率为1年周转1次, 而运输根周转率为1年0.1次和0.2次两种情境, 来计算细根周

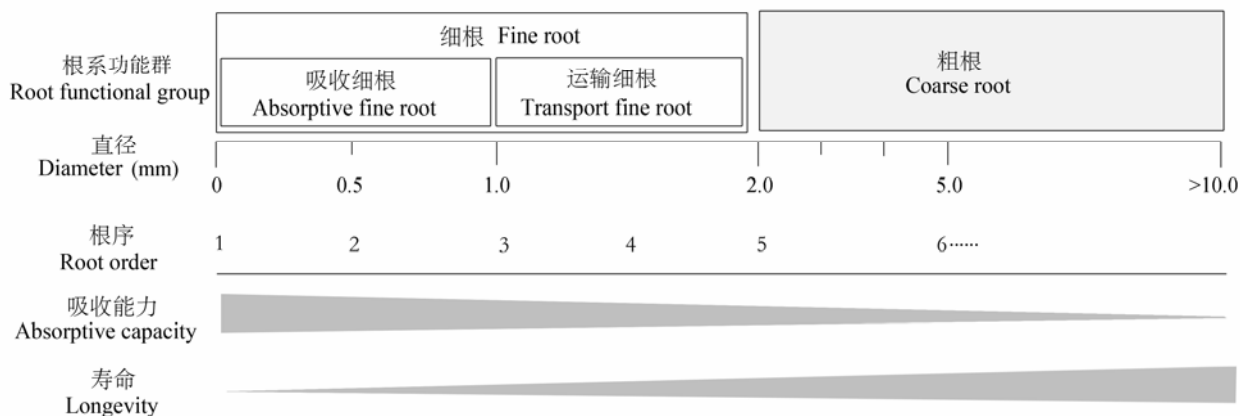


图1 根系功能群及其对应的直径、根序、吸收能力和寿命的变化趋势。

Fig. 1 Root functional groups and the corresponding variations of root diameter, branch order, absorptive capacity and longevity.

转消耗的 NPP 。McCormack等(2015)的研究结果显示了采用功能划分方法来研究细根生物量和相关生态学过程的重要性。然而,将根系结构与其功能,特别是与生物量和周转联系起来,只是在最近10余年才得到应有的重视(Wells *et al.*, 2002; Guo *et al.*, 2008c; Strand *et al.*, 2008; Gu *et al.*, 2011),如今,我们对吸收根和运输根生物量的变异规律、潜在机制的认识和理解并不全面。为此,我们对近年来国内外采用根系功能划分方法开展根系生物量的研究进行了总结,以期发现当前研究中存在的不足和亟待解决的问题,在应用该方法时值得注意的问题,以促进我国树木根系生态学的进一步发展。

首先,虽然树木细根生物量数据较多,但缺乏吸收根与运输根生物量的实测数据,而且已有数据存在较大的种间差异。国内外仅有几个研究测定了单位面积吸收根和运输根的生物量现存量,而且均是基于根序划分的方法(Pregitzer *et al.*, 2002)。当假定1–3级根为吸收根、4–5级根为运输根(如McCormack *et al.*, 2015)时,可以发现不同树种之间吸收根与运输根生物量(绝对值)表现出了巨大的差异。Kou等(2015)对中国江西湿地松(*Pinus elliottii*)的研究显示,土壤表层(0–10 cm)吸收根和运输根的生物量约为 $5.3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $4.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,而其他研究者的结果比此高出6–15倍。例如,Guo等(2004)对美国南方长叶松(*Pinus palustris*)人工林的研究表明,土壤表层(0–10 cm)吸收根生物量约为 $37.7 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,运输根约为 $40.7 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$; Wang等(2006)对水曲柳和落叶松(*Larix gmelinii*)人工林的研究表明,0–10 cm土壤深度吸收根和运输根生物量,水曲柳分别为 75.6

$\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $60.2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,落叶松分别是 $48.6 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $57.9 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$; 刘运科等(2012)对我国川西亚高山粗枝云杉(*Picea asperata*)人工林0–20 cm土壤深度研究发现,吸收根和运输根的生物量为 $120.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $221.5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$; Liao等(2014)对我国杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林的研究证实,土壤表层(0–10 cm)吸收根和运输根的生物量分别为 $34 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $51 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。此外,同一研究地点上(黑龙江省帽儿山),水曲柳吸收根生物量高出落叶松1.5倍(Wang *et al.*, 2006)。不同树种相同功能根群生物量间如此大的差异表明树种水平上基于功能划分方法研究细根生物量是必要的。

其次,因为吸收根周转率高,准确估计吸收根的生物量是构建森林生态系统物质循环模型的重要基础。采用微根管法(minirhizotron)观测的研究证实,树木吸收根的中值寿命短则几周,长则数月,而最长也不超过2.5年(周转率至少为1年0.4次)(Withington *et al.*, 2006; McCormack *et al.*, 2012; Liu *et al.*, 2016)。然而,通过同位素或模型模拟等方法估计的运输根(在一些研究中称为“长寿命根”)的周转率远低于吸收根,大部分为1年0.1–0.2次(Matamala *et al.*, 2003; Lynch *et al.*, 2013)。更重要的是,当排除研究方法上的差异时, Xia等(2010)采用根窗法对吸收根和运输根的研究证实,水曲柳吸收根(1–3级根)的中值寿命为510–692 d (死亡率> 90%),而运输根(4–5级根)的死亡率<10%; Liu等(2016)通过根窗法对我国新疆5种树木细根寿命的研究发现,前3级根中值寿命为95–154 d,而4–5级根均超过了550 d。因此,吸收根是树木细根中最为活跃的组分,在C和

养分循环中发挥着重要的作用。由此可见, McCormack等(2015)曾假定吸收根周转率是运输根的5至10倍, 在很大程度上是合理的。基于这样的假定, 只有运输根的生物量现存量是吸收根的5–10倍时, 二者对细根生物量周转的贡献才相等。但是, 现有实测吸收根与运输根生物量的研究中, 运输根与吸收根的比例变化范围仅为0.80 (水曲柳, Wang *et al.*, 2006)至1.85 (粗枝云杉, 刘运科等 2012), 远小于可能出现的理论值上限(如5–10)。鉴于以往通过微根管法获得了较多树木吸收根寿命(或周转率)的数据(如Withington *et al.*, 2006; Espeleta *et al.*, 2009; McCormack *et al.*, 2012; Chen & Brassard, 2013), 吸收根生物量的准确量化成为评价细根周转对森林地下生态学过程调控作用的关键。

再次, 由于吸收根实测数据的缺乏, 吸收根生物量在区域和全球尺度上的变异和影响机制还有待进一步研究。以往对细根(如直径 ≤ 2 mm)生物量现存量 and 生产量变异所做的较多综述性研究(如Vogt *et al.*, 1996; Jackson *et al.*, 1997; Finér *et al.*, 2007, 2011a, 2011b; Yuan & Chen, 2010), 为我们提供了很好的启示。早期的研究显示, 在不同的生物区系、气候区或林型间, 细根生物量变异很大, 但是并没有表现出有规律的变化(如Vogt *et al.*, 1996; Jackson *et al.*, 1997)。近年来的研究显示, 气候因子或林分特征能够较好地解释细根生物量的变异。在区域尺度上, Yuan和Chen (2010)在分析北方森林(boreal forest)细根生物量的格局时指出, 细根生物量与年降水量和温度之间显著正相关($r = 0.4$, $p < 0.001$); Meier和Leuschner (2008)对欧洲中部沙质土壤样带上14个山毛榉(*Fagus sylvatica*)林分的研究也发现, 细根(直径 < 2 mm)生物量随年降水量的增加而增加, 但是Hertel等(2013)的结果是在砂岩土壤样带上山毛榉细根生物量随着降水量增加而降低。在全球尺度上, 尽管气候因子无法很好地解释细根生物量变异, 但是林分平均基面积(basal area)和林分年龄分别能够解释林分水平细根生物量30%和单株水平细根生物量45%的变异(Finér *et al.*, 2011a)。与以上研究相比, 目前还无法获得全球尺度上吸收根生物量的实测数据, 但是仍有少量针对单个树种的根尖(或共生真菌侵染的1–2级根)生物量大尺度空间变异的研究(Helmisaari *et al.*, 2009; Ostonen *et al.*, 2011)。由于根尖(或菌根)在根系资源吸收中的重要

作用(如Guo *et al.*, 2008c), 这些研究结果可以在一定程度上帮助我们了解吸收根生物量大尺度的变异格局。Ostonen等(2011)对欧洲12个挪威云杉(*Picea abies*)林分(纬度相差 20°)的研究证实, 林分水平的菌根(大部分属于1、2级根)生物量在高纬度地区比低纬度地区大, 而且能够被N沉降量、年平均气温和土壤C:N比较好地解释; 但是Helmisaari等(2009)对相对较小的空间范围(纬度相差 9°)的研究显示, 芬兰南部挪威云杉和欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)根尖生物量与其芬兰北部生物量均没有显著的差别。最近, Zadworny等(2016)研究了北欧地区2 000 km的梯度(纬度相差 19°)上欧洲赤松吸收根比例的变异规律, 发现2–5级根中具有吸收功能个体根的比例均随着年平均温度升高而降低(1级根全部是吸收根), 证明寒冷地区树木分配了更多的根系生物量用于养分和水分的吸收。由于气候、土壤和人为干扰等因子在大尺度空间上存在着显著的变异性, 而且不同树种根系生长对环境变异的响应也存在差异(Eissenstat *et al.*, 2015), 了解吸收根生物量在区域或全球尺度的变异规律和影响因素, 仍需在更广泛的地理区域上开展林分尺度上的研究。

此外, 目前树种间单位面积吸收根生物量的变异是很大的, 具体原因并不清楚。除了林分因子的影响(如基面积和林龄, Finér *et al.*, 2011a), 还有哪些影响因素, 我们至今并不清楚。理论上, 吸收根组分可以被认为是大量不同根序个体根(如1–3级根)的数量与其根生物量的函数。个体根的数量与分支比(1个母根对应的子根数)和分支强度(单位长度母根对应的子根数)有关; 单个根的生物量与其体积和组织密度有关, 而体积与根长和直径粗细有关(假定根系为圆柱体)。因此可以推测, 吸收根生物量与各根序间的分支比和分支强度, 特定根序的单根长度、直径、组织密度有关联。然而, 哪些因子对吸收根生物量的种间变异有重要的影响, 目前尚不清楚。Kong等(2014)对中国热带和亚热带96个木本植物根尖功能特征的研究表明, 根系种间的变异主要体现在两个维度(dimension), 即根直径和分支结构。是否树种间吸收根生物量的较大差异与这两个根系形态和结构特征有关? 最近Eissenstat等(2015)对北美6个温带树种的研究表明, 直径细、分支比高的树种, 吸收根生物量普遍高于直径粗、分支比低的树种, 但是该研究没有区分分支比和直径对吸收

根生物量的单独影响。Gu等(2014)的研究发现, 温带23个树种根尖直径的变异系数为29.7%, 远小于热带27个树种的60.7%。是否因为温带树种根直径变异较小, 种间根生物量的差异主要受到分支比的影响, 目前并不明确。Valverde-Barrantes等(2015)在群落水平上对3个天然林的研究表明, 细根(本文作者定义直径 $<1\text{ mm}$ 为细根)生物量与单位土壤体积内根尖数量和比根长(单位生物量根的长度)显著负相关, 而与根组织密度显著正相关, 但是回归方程的决定系数均较低($R^2 < 0.15$)。总之, 吸收根形态和结构特征与其生物量变异之间的联系, 有待于进一步的研究进行检验。

最后, 运输根的界定在实际应用中仍然存在不确定性。这里我们提到的运输根是指同时拥有运输和周转功能的根系组分, 即这类根系的周转过程对森林生态系统的物质循环有贡献。虽然已知吸收根主要由根系统末端的低级根(如1–2或1–3级根)组成, 但是如果把运输根组分定义为直径 $\leq 2\text{ mm}$ 的细根中除吸收根以外的部分也是过于简化的(如McCormack *et al.*, 2015), 因为直径 $> 2\text{ mm}$ 的根系部分仍然存在着明显的周转。例如, Matamala等(2003)采用添加 ^{13}C 的FACE (free-air CO_2 enrichment)系统来研究细根的周转过程, 结果显示火炬松(*Pinus taeda*)直径2–5 mm的根系中C的平均存留时间为6.3年, 而直径1–2 mm和 $<1\text{ mm}$ 的根系中C的平均存留时间分别是5.7年和4.2年, 表明直径2–5 mm根系组分对根系C周转也具有相当重要的贡献。那么, 如何定义这些具有相对较快周转率的根系呢? 目前来看, 可以采取“先两端, 后中间”的方法。当我们假定根系的寿命与树体的寿命相同时(如几十年至几百年), 其周转对生态系统物质循环的贡献很小, 那么, 这部分长命根可被认为是周转慢的“一端”, 而根系末端的吸收根则构成周转快的“另一端”, 中间剩余的根系组分则是我们要明确的运输根。由此可见, 确定这些周转慢的长命根的具体范围至关重要。刘金梁(2008)对我国东北5个温带树种完整根系系统分支结构的研究显示, 从主根至根系最末端的1级根(根尖), 可以分支出8–9级根序。据此, 如果采用 ^{14}C 同位素的方法能够确定高级根序中哪些属于长命根, 则可以较准确地定义运输根的范围。不过, 目前还未见到相关的数据报道。此外, 也期待一些新的测定方法能够被应用到确定运输根范畴的研究

中来。

3 功能划分方法在研究应用中存在的不足和建议

近年来的研究揭示了树木细根在结构和功能上存在着高度的复杂性和异质性, 这为我们准确地理解细根在生态系统水平上的作用奠定了基础。早期研究者采用直径阈值的方法将细根和粗根区分开来, 也是考虑到二者在结构和功能上存在差异; 而近年来采用根序划分的方法证实单一直径阈值的方法忽略了个体根在根系分支上位置的不同, 因此, 基于根序开展研究可最大程度上减小取样单元内在的异质性(Pregitzer *et al.*, 2002; Guo *et al.*, 2008c)。由于将细根区分为单个根序进行研究, 特别是以获取生物量为目的的研究, 对人力和时间的需求巨大, 导致该方法不能被广泛应用。因此, 采取根系功能划分的方法是一个折中的、高效的方法(McCormack *et al.*, 2015)。但是应当认识到, 在具体的根系研究中应用功能划分的方法仍存在着一些限制, 这里我们提出该方法存在的几点不足, 并提出一些建议供研究者参考。

首先, 采用根系功能划分的方法在获取吸收根和运输根生物量上展现出了很大的优势(例如Kong & Ma, 2014), 而且这一方法也可以应用到估计不同类群根系形态、组织化学和寿命与周转的研究中(Eissenstat *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2015)。但是, 在测定某些根系功能属性时采用根序划分的方法可能是必要的, 例如根系解剖特征(如Guo *et al.*, 2008c; Gu *et al.*, 2014; Kong *et al.*, 2014), 这是因为将不同根序解剖特征的数据混合并取平均数, 没有实质上的生物学意义, 而且可能引入新的测量误差。

其次, 在研究吸收根生物量和其他功能属性时, 一定要对不同树种的吸收根范围进行定义和检验(卫星等, 2008; McCormack *et al.*, 2015), 这应该作为一个标准的研究环节而受到重视。可以先通过根解剖属性的测定判断哪些类群具有明显的吸收功能, 因为对于不同树种而言, 具有吸收能力的根系所包括的根序范围可能是不同的(Long *et al.*, 2013)。例如, Valenzuela-Estrada等(2008)对根直径很细的高丛蓝莓(*Vaccinium corymbosum*)研究发现, 前3级根均未出现次生长, 且明显受到真菌侵染; Long等(2013)研究证实, 根直径较粗的合果木

(*Paramichelia baillonii*)中1–5级根均存在完整的皮层组织并具有菌根侵染特征。但是Guo等(2008c)研究的23个树种前3级根中均存在皮层组织, 且受树种吸收根直径大小的影响不明显。因此, 树种吸收根直径大小可能并不是影响吸收根界定范围(包括几级根序)的重要因子, 表明树种水平上根系解剖学检验是必要的, 尤其是当研究中包括其他类群植物(如草本植物)时更应如此(Dong *et al.*, 2015)。值得注意的是, 目前并不清楚树木吸收根类群是否因地理区域的不同而发生明显的变化, 例如对一些广布种(如栎类), 是否在不同的环境梯度下包括了相同的低级根类群。因此, 即使对于同一物种, 也有必要在地理位置相距较远的不同地点上检验其吸收根所包括的根序范围(Zadworny *et al.*, 2016), 并以此为基础研究根生物量和功能属性的变化。

再次, 如前面所述, 虽然吸收根生物量和生产对森林生态系统地下C分配的估计具有重要影响, 但是树种水平上吸收根生物量的实测数据很少, 生态系统水平上的数据更是缺乏。不过, 以往研究中已经总结了许多基于直径阈值(如< 2 mm)的细根生物量和周转的大量数据(如Vogt *et al.*, 1996; Gill & Jackson, 2000; Yuan & Chen, 2010)。因此, 如果能够建立树种或生态系统水平上吸收根生物量与细根生物量之间的数量关系, 将有助于揭示生态系统至全球尺度吸收根生物量和周转的变异格局和影响机制。

最后, 本文主要关注了采用功能划分方法开展细根生物量与周转研究的进展, 但是功能划分方法在其他研究领域中的应用亟待开展。例如, 细根分解是树木向土壤中输入养分和有机质的重要途径(Silver & Miya, 2001; Freschet *et al.*, 2013), 但是目前采用功能划分方法进行的相关研究较少(Fan & Guo, 2010; Goebel *et al.*, 2011); 根系觅食策略(foraging strategy)及其对土壤资源异质性的响应, 也是长期以来受关注的研究问题(Campbell *et al.*, 1991; McNickle *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2015), 吸收根概念的引入将有助于准确地理解根系功能属性与养分的互作机制。因此, 在根系生物量分配、生产和周转相关的研究中, 都有必要考虑功能划分方法的适用性。

总之, 树木根系结构和功能的复杂性毫不逊色于其地上部分, 特别是根系的共生真菌会在很大程度上影响其生理和生态功能, 而数量众多的土壤动

物也同时作用于根系的功能与动态(Weemstra *et al.*, 2016)。因此, 根系与土壤生物因子之间的相互作用, 大大增加了根系生态学研究的复杂性和挑战性(He *et al.*, 2004), 但也正因为如此, 才涌现出许多新的科学问题和挑战, 吸引着研究者们去构建新的视角, 思考新的方法, 应用新的技术, 去探索隐藏在土壤中的生态学前沿问题。基于功能划分的方法开展根系研究, 无疑有助于我们对不同树种、不同生态系统开展根系功能属性的研究与比较, 增进我们对根系主导的生态学过程的准确理解, 从而更全面地评价森林对全球气候变化的响应和潜在机制。

基金项目 黑龙江省自然科学基金(C2016004)和国家自然科学基金(31100470)。

致谢 感谢东北林业大学林学院肖立娟、高国强同学在文献数据收集集中给予的帮助。

参考文献

- Campbell BD, Grime JP, Mackey JML (1991). A trade-off between scale and precision in resource foraging. *Oecologia*, 87, 532–538.
- Chen HY, Brassard BW (2013). Intrinsic and extrinsic controls of fine root life span. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 32, 151–161.
- Dong XY, Wang HF, Gu JC, Wang Y, Wang ZQ (2015). Root morphology, anatomy and chemistry of nine fern species (pteridophyta) in a temperate forest. *Plant and Soil*, 393, 215–227.
- Eissenstat DM, Kucharski JM, Zadworny M, Adams TS, Koide RT (2015). Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest. *New Phytologist*, 208, 114–24.
- Espeleta JF, West JB, Donovan LA (2009). Tree species fine-root demography parallels habitat specialization across a sandhill soil resource gradient. *Ecology*, 90, 1773–1787.
- Fan PP, Guo DL (2010). Slow decomposition of lower order roots: A key mechanism of root carbon and nutrient retention in the soil. *Oecologia*, 163, 509–515.
- Finér L, Helimisaari HS, Lõhmus K, Majdi H, Brunner I, Børja I, Eldhuset T, Godbold D, Grebenc T, Konôpka B, Kraigher H, Möttönen MR, Ohashi M, Oleksyn J, Ostonen I, Uri V, Vanguelova E (2007). Variation in fine root biomass of three European tree species: Beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Plant Biosystems*, 141, 394–405.
- Finér L, Ohashi M, Noguchi K, Hirano Y (2011a). Factors causing variation in fine root biomass in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 261, 265–277.

- Finér L, Ohashi M, Noguchi K, Hirano Y (2011b). Fine root production and turnover in forest ecosystems in relation to stand and environmental characteristics. *Forest Ecology and Management*, 262, 2008–2023.
- Freschet GT, Cornwell WK, Wardle DA, Elumeeva TG, Liu WD, Jackson GB, Onipchenko VG, Soudzilovskaia NA, Tao JP, Conelissen HC (2013). Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology*, 101, 943–952.
- Gaudinski JB, Torn MS, Riley WJ, Dawson TE, Joslin JD, Majdi H (2010). Measuring and modeling the spectrum of fine-root turnover times in three forests using isotopes, minirhizotrons, and the Radix model. *Global Biogeochemical Cycles*, 24, 1480–1493.
- Gill RA, Jackson RB (2000). Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 147, 13–31.
- Goebel M, Hobbie SE, Bulaj B, Zadworny M, Archibald DD, Oleksyn J, Reich PB, Eissenstat DM (2011). Decomposition of the finest root branching orders: Linking carbon and nutrient dynamics belowground to fine root function and structure. *Ecological Monographs*, 81, 89–102.
- Gu JC, Sun Y, Yu SQ, Wang ZQ, Guo DL (2011). Influence of root structure on fine root survivorship: An analysis of 18 tree species using a minirhizotron method. *Ecological Research*, 26, 755–762.
- Gu JC, Xu Y, Dong XY, Wang HF, Wang ZQ (2014). Root diameter variations explained by anatomy and phylogeny of 50 tropical and temperate tree species. *Tree Physiology*, 34, 415–425.
- Guo DL, Li H, Mitchell RJ, Han WX, Hendricks JJ, Fahey TJ, Hendrick RL (2008a). Fine root heterogeneity by branch order: Exploring the discrepancy in root turnover estimates between minirhizotron and carbon isotopic methods. *New Phytologist*, 177, 443–456.
- Guo DL, Mitchell RJ, Hendricks JJ (2004). Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest. *Oecologia*, 140, 450–457.
- Guo DL, Mitchell RJ, Withington JM, Fan PP, Hendricks JJ (2008b). Endogenous and exogenous controls of root life span, mortality and nitrogen flux in a longleaf pine forest: Root branch order predominates. *Journal of Ecology*, 96, 737–745.
- Guo DL, Xia MX, Wei X, Chang WJ, Liu Y, Wang ZQ (2008c). Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytologist*, 180, 673–683.
- He JS, Wang ZQ, Fang JY (2004). Issues and prospects of belowground ecology with special reference to global climate change. *Chinese Science Bulletin*, 49, 1891–1899.
- Helmisaari HS, Ostonen I, Lohmus K, Derome J, Lindroos AJ, Merilä P, Nöjd P (2009). Ectomycorrhizal root tips in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands in boreal forests. *Tree Physiology*, 29, 445–456.
- Hertel D, Strecker T, Müller-Haubold H, Leuschner C, (2013). Fine root biomass and dynamics in beech forests across a precipitation gradient—Is optimal resource partitioning theory applicable to water-limited mature trees? *Journal of Ecology*, 101, 1183–1200.
- 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.
- Joslin JD, Gaudinski JB, Torn MS, Riley WJ, Hanson PJ (2006). Fine-root turnover patterns and their relationship to root diameter and soil depth in a ^{14}C -labeled hardwood forest. *New Phytologist*, 172, 523–535.
- Kong DL, Li L, Ma CE, Chen XY, Zeng H, Guo DL (2014). Leading dimensions of root trait variation in subtropical forests. *New Phytologist*, 203, 863–872.
- Kong DL, Ma CE (2014). Acquisition of ephemeral module in roots: A new view and test. *Scientific Reports*, 4, 1–4.
- Kou L, Guo DL, Yang H, Gao WL, Li SG (2015). Growth, morphological traits and mycorrhizal colonization of fine roots respond differently to nitrogen addition in a slash pine plantation in subtropical China. *Plant and Soil*, 391, 207–218.
- Liao YC, McCormack ML, Fan HB, Wang HM, Wu LP, Tu J, Liu WF, Guo DL (2014). Relation of fine root distribution to soil C in a *Cunninghamia lanceolata* plantation in subtropical China. *Plant and Soil*, 381, 225–234.
- Liu B, He JX, Zeng FJ, Lei JQ, Arndt SK (2016). Life span and structure of ephemeral root modules of different functional groups from a desert system. *New Phytologist*, 211, 103–112.
- Liu BT, Li HB, Zhu B, Koide RT, Eissenstat DM, Guo DL (2015). Complementarity in nutrient foraging strategies of absorptive fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi across 14 coexisting subtropical tree species. *New Phytologist*, 208, 125–136.
- Liu JL (2008). *Root Structure of Five Tree Species in Northeast China*. Master degree dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. [刘金梁 (2008). 东北5个树种根系结构研究. 硕士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]
- Liu YK, Fan C, Li XW, Ling YH, Zhou YG, Feng MS, Huang CD (2012). Effects of thinning on fine root biomass and carbon storage of subalpine *Picea asperata* plantation in Western Sichuan Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 645–654. (in Chinese with English abstract) [刘运科, 范川, 李贤伟, 凌银花, 周义贵, 冯茂松, 黄从德 (2012). 间伐对川西亚高山粗枝云杉人工林细根生物量及碳储量的影响. 植物生态学报, 36, 645–654.]

- Long YQ, Kong DL, Chen ZX, Zeng H (2013). Variation of the linkage of root function with root branch order. *PLOS ONE*, 8, e57153. doi: 10.1371/journal.pone.0057153.
- Lynch DJ, Matamala R, Iversen CM, Norby RJ, Gonzalez-Meler MA (2013). Stored carbon partly fuels fine-root respiration but is not used for production of new fine roots. *New Phytologist*, 199, 420–430.
- Majdi H, Pregitzer K, Morén AS, Nylund JE, Ågren GI (2005). Measuring fine root turnover in forest ecosystems. *Plant and Soil*, 276, 1–8.
- Matamala R, Gonzalez-Meler MA, Jastrow JD, Norby RJ, Schlesinger WH (2003). Impacts of fine root turnover on forest NPP and soil C sequestration potential. *Science*, 302, 1385–1387.
- McCormack ML, Adams TS, Smithwick EAH, Eissenstat DM (2012). Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. *New Phytologist*, 195, 823–831.
- McCormack ML, Dickie IA, Eissenstat DM, Fahey TJ, Fernandez CW, Guo DL, Helmisaari HS, Hobbie EA, Iversen CM, Jackson RB, Leppälampi-Kujansuu J, Norby RJ, Phillips RP, Pregitzer KS, Pritchard SG, Rewald B, Zadworny M (2015). Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207, 505–518.
- McNickle GG, St. Clair CC, Cahill Jr. JF (2009). Focusing the metaphor: Plant root foraging behaviour. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 419–426.
- Meier I, Leuschner C (2008). Belowground drought response of European beech: Fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Global Change Biology*, 14, 2081–2095.
- Norby RJ, Jackson RB (2000). Root dynamics and global change: Seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist*, 147, 3–12.
- Ostonen I, Helmisaari HS, Borken W, Tedersoo L, Kukumägi M, Bahram M, Lindroos AJ, Nöjd P, Uri V, Merilä P, Asi E, Lohmus K (2011). Fine root foraging strategies in Norway spruce forests across a European climate gradient. *Global Change Biology*, 17, 3620–3632.
- Parton WJ, Hanson PJ, Swanston C, Torn M, Trumbore SE, Riley W, Kelly R (2010). ForCent model development and testing using the enriched background isotope study experiment. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, 115, 5613–5618.
- Pregitzer KS, DeForest JL, Burton AJ, Allen MF, Ruess RW, Hendrick RL (2002). Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 72, 293–309.
- Silver WL, Miya RK (2001). Global patterns in root decomposition: Comparisons of climate and litter quality effects. *Oecologia*, 129, 407–419.
- Strand AE, Pritchard SG, McCormack ML, Davis MA, Oren R (2008). Irreconcilable differences: Fine-root life spans and soil carbon persistence. *Science*, 319, 456.
- Valenzuela-Estrada LR, Vera-Caraballo V, Ruth LE, Eissenstat DM (2008). Root anatomy, morphology, and longevity among root orders in *Vaccinium corymbosum* (Ericaceae). *American Journal of Botany*, 95, 1506–1514.
- Valverde-Barrantes OJ, Smemo KA, Feinstein LM, Kershner MW, Blackwood CB (2015). Aggregated and complementary: Symmetric proliferation, overyielding, and mass effects explain fine-root biomass in soil patches in a diverse temperate deciduous forest landscape. *New Phytologist*, 205, 731–742.
- Vogt KA, Vogt DJ, Palmiotto PA, Boon P, O'Hara J, Asbjornsen H (1996). Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil*, 187, 159–219.
- Wang ZQ, Guo DL, Wang XR, Gu JC, Mei L (2006). Fine root architecture, morphology, and biomass of different branch orders of two Chinese temperate tree species. *Plant and Soil*, 288, 155–171.
- Weemstra M, Mommer L, Visser EJW, van Ruijven J, Kuyper TW, Mohren GMJ, Sterck FJ (2016). Towards a multidimensional root trait framework: A tree root review. *New Phytologist*, 211, 1159–1169. doi: 10.1111/nph. 14003.
- Wei X, Liu Y, Chen HB (2008). Anatomical and functional heterogeneity among different root orders of *Phellodendron amurense*. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1238–1247. (in Chinese with English abstract) [卫星, 刘颖, 陈海波 (2008). 黄波罗不同根序的解剖结构及其功能异质性. 植物生态学报, 32, 1238–1247.]
- Wells CE, Glenn DM, Eissenstat DM (2002). Changes in the risk of fine-root mortality with age: A case study in peach, *Prunus persica* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 89, 79–87.
- Withington JM, Reich PB, Oleksyn J, Eissenstat DM (2006). Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs*, 76, 381–397.
- Xia MX, Guo DL, Pregitzer KS (2010). Ephemeral root modules in *Fraxinus mandshurica*. *New Phytologist*, 188, 1065–1074.
- Yuan ZY, Chen Han YH (2010). Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, climate, fertility, and stand age: Literature review and meta-analyses. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 29, 204–221.
- Zadworny M, McCormack ML, Mucha J, Reich PB, Oleksyn J (2016). Scots pine fine roots adjust along a 2000-km latitudinal climatic gradient. *New Phytologist*, 212, 389–399.

责任编辑: 吕晓涛 责任编辑: 王 葳

doi: 10.17521/cjpe.2016.0167



植物生态学报官网



微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布



微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览