

亚热带6个典型树种吸收细根寿命与形态属性格局

王奕丹^{1,2} 李亮^{2,3} 刘琪璟^{1*} 马泽清^{2,3*}

¹北京林业大学林学院, 北京 100083; ²中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101; ³中国科学院千烟洲亚热带森林生态系统观测研究站, 江西吉安 343700

摘要 根周转是地下生态过程的主要驱动力, 根属性指征了物种生态策略, 根寿命与属性是理解生态系统碳氮循环和群落多样性的关键。目前对亚热带常绿阔叶林根周转等生态过程的直接观测资料缺乏。该研究对中亚热带江西樟树试验林场6个树种吸收细根动态进行了2年观测, 获取了2.8万张微根管照片, 分析了吸收细根寿命年际和季节变化特征及其与根形态属性的关系。结果显示: 1) 亚热带6个树种间吸收细根寿命变异为4.6倍, 变异系数可达73%。中值寿命排序为: 红豆杉(*Taxus wallichiana*)(426天) > 复羽叶栎树(*Koelreuteria bipinnata*)(155天) > 竹柏(*Nageia nagi*)(145天) > 樟(*Cinnamomum camphora*)(126天) > 东京樱花(*Cerasus yedoensis*)(93天) > 深山含笑(*Michelia maudiae*)(92天); 2) 树木吸收细根寿命年际、季节变异较大, 可能是适应伏秋旱、雨热不同期、年际变化大的亚热带季风气候的结果; 3) 吸收细根寿命与直径呈显著正相关关系, 与比根长呈显著负相关关系, 表明根的构建成本可以在一定程度上预测寿命。这些结果为预测亚热带地下生态过程、揭示亚热带常绿阔叶林碳氮循环、物种共存机制提供依据。

关键词 细根; 吸收根; 根周转; 根生产; 根死亡; 地下生态过程; 形态属性; 净初级生产力; 土壤有机碳

王奕丹, 李亮, 刘琪璟, 马泽清 (2021). 亚热带6个典型树种吸收细根寿命与形态属性格局. 植物生态学报, 45, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0001

Lifespan and morphological traits of absorptive fine roots across six typical tree species in subtropical China

WANG Yi-Dan^{1,2}, LI Liang^{2,3}, LIU Qi-Jing^{1*}, and MA Ze-Qing^{2,3*}

¹College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ²Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Science and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; and ³Qianyanzhou Ecological Research Station, Chinese Academy of Sciences, Ji'an, Jiangxi 343700, China

Abstract

Aims Root turnover is a primary driver of belowground ecological processes, and root functional traits can indicate species ecological strategies, hence root lifespan and morphological traits are essential for understanding ecosystem carbon and nitrogen cycling as well as community diversity. Yet, data on root ecological processes in subtropical evergreen forest is very rare.

Methods We observed root dynamics of six tree species across root orders for two years in an experimental forest farm in Zhangshu, Jiangxi Province. Based on 28 000 minirhizotron photos, we analyzed interannual and seasonal changes of absorptive fine roots in relation to both lifespan and morphology.

Important findings 1) The variation of root lifespan among the six species in subtropical forest was as high as 4.6-fold, the variation of coefficient was 73%, with median lifespan in the sequence of: *Taxus wallichiana* (426 d) > *Koelreuteria bipinnata* (155 d) > *Nageia nagi* (145 d) > *Cinnamomum camphora* (126 d) > *Cerasus yedoensis* (93 d) > *Michelia maudiae* (92 d); 2) Absorptive fine root lifespan appeared remarkable in both seasonal and interannual variations, a pattern seemingly related to the monsoon climate which is characterized by summer-to-autumn drought and the supplies of soil water resources; 3) The lifespan of absorptive roots was positively associated with diameter, but negatively correlated with specific root length, suggesting that the root construction cost is a key predictor of lifespan. These results provide parameters for modeling belowground carbon and nitrogen cycling processes in subtropical evergreen broadleaf forest, and pave the way for exploring species coexistence mechanisms from belowground.

收稿日期Received: 2021-01-04 接受日期Accepted: 2021-03-08

基金项目: 国家自然科学基金(31822010和31971633)和中国科学院基础前沿科学研究计划“从0到1”原始创新项目(ZDBS-LY-DQC023)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31822010 and 31971633), and the “0-1” Original Innovation Project of the Chinese Academy of Sciences (ZDBS-LY-DQC023).

* 通信作者Corresponding author (Ma ZQ: mazq@igsnr.ac.cn; Liu QJ: liujing@bjfu.edu.cn)

Key words fine root; absorptive root; root turnover; root productivity; root mortality; belowground ecological process; morphological trait; net primary productivity; soil organic carbon

Wang YD, Li L, Liu QJ, Ma ZQ (2021). Lifespan and morphological traits of absorptive fine roots across six typical tree species in subtropical China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0001

植物通过根系的生长、死亡、分解等过程驱动土壤碳氮养分循环,但准确定量吸收细根周转一直是陆地生态系统研究中的“瓶颈”(Jackson *et al.*, 1997; Norby *et al.*, 2004; Guo *et al.*, 2008a)。根系通常占植物总生物量的63% (Poorter *et al.*, 2012), 约占全球净初级生产力的22% (McCormack *et al.*, 2015)。由于细根中氮磷含量高(Gordon & Jackson, 2000), 细根死亡后迅速分解, 将养分归还土壤(Fan & Guo, 2010), 将碳以CO₂的形式释放回大气, 因此吸收细根周转驱动的碳氮循环一直作为陆地生态系统的核心内容来研究(Warren *et al.*, 2015)。

由于直接观测根系较为困难, 根寿命的研究具有较大的不确定性, 主要表现在3个方面(Guo *et al.*, 2008a; Huo & Cheng, 2019)。一是方法的不确定性。目前通用的微根管中值寿命(一般为1年左右)大大低估寿命, 高估了细根周转率(Guo *et al.*, 2008a), 而碳同位素(¹⁴C)法测得的根寿命(一般为5年左右)则明显高估寿命(Gaudinski *et al.*, 2001), 低估了细根周转率。二是根系观测单元的不确定性(Guo *et al.*, 2008b)。树木细根是一个高度异质的系统(Pregitzer *et al.*, 2002), 着生在根枝末端的一级根的周转率5倍于着生在根基部的五级根(Xia *et al.*, 2010)。并且, 随根系分枝等级增加, 细根个体数量呈指数下降(Guo *et al.*, 2008b)。三是根系观测周期的影响。目前观测细根寿命的研究很少有长于3年的, 而部分细根的寿命可能大于3年(Huo & Cheng, 2019), 导致难以获得所观测的所有吸收细根的完整周转过程; 因此吸收细根寿命的频率分布往往呈非正态分布(Tierney & Fahey, 2001)。此外, 根观测频率对寿命估计具有不可忽视的影响(Wells *et al.*, 2002)。由于观测困难, 研究费时耗力, 目前全球直接观测的根寿命数据缺乏, 特别是热带、亚热带木本植物的根寿命数据就更少(Ma *et al.*, 2018)。

我国亚热带森林生产力较高, 特别是大面积人工林的碳汇功能显著, 对于深入理解北半球生态系统能量流动和物质循环具有重要意义(Yu *et al.*, 2014)。亚热带不同树种根寿命与周转是理解森林生态系统物质循环的关键, 然而从全球来看这个区域

的数据较为匮乏(凌华等, 2011; 黄锦学等, 2012; 郑金兴等, 2012; Ma *et al.*, 2018; 于水强等, 2020)。由于亚热带森林演化时间长, 树种丰富, 不同树种根功能属性往往能够表征地下资源获取策略(Liu *et al.*, 2015), 反映出根系构建成本的选择(Eissenstat, 1997; Eissenstat *et al.*, 2000; Kong *et al.*, 2014)。例如, 同一气候区不同树种快速周转的根模块的寿命是否大致相同(Withington *et al.*, 2006)? 树种的根寿命主要受限于根系自身形态属性(Ryser, 1996; McCormack *et al.*, 2012; Iversen, 2014), 还是受植物整体的影响(Freschet *et al.*, 2010; Weemstra *et al.*, 2020); 或是更容易受到气候的影响(McCormack & Guo, 2014), 如独特的亚热带季风气候、季节性干旱等, 目前还缺乏有效数据检验这些科学假说。

为了更好地评估亚热带森林地下生态过程, 发展全球吸收细根数据库, 为生态模型提供参数, 基于2年微根管监测的2.8万张照片数据, 我们对6个代表性树种的根寿命与形态属性进行了研究, 主要目的: 1)揭示6个亚热带典型树种吸收细根的寿命变化格局; 2)探讨这6个树种吸收细根(前两级)形态属性(直径、比根长、组织密度及比根表面积)、根级、出生年份、季节与根寿命之间的关系, 更好地理解根寿命的驱动机制。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

江西省樟树市试验林场是根系生物学与生态过程观测研究网络(RhizoNet)的核心站点之一。研究样地设置在樟树市吴城乡光华山段的试验林场(中心坐标: 28.06° N, 115.23° E), 该林场的林木生活在相同气候、土壤基质条件下, 地形相对平坦、经营管理措施相当。研究区域属于中亚热带季风气候, 具有气候温润, 伏秋旱、雨热不同期、年际变化大, 霜期较短, 日照充足的特点。年平均气温19.2 °C, 7月平均气温29.7 °C, 1月平均气温7.5 °C; 极端最高日平均气温34.9 °C, 极端最低日平均气温-1.2 °C; 大于等于5 °C积温6 992.0 °C, 大于等于10 °C积温6 537.5 °C。年降水量2 019 mm, 多集中在3-6月,

约占全年降水量的50%。年日照时间为1 718 h, 无霜期273天左右。研究设计以同质园观测为理念, 以幼龄林为主, 于1999、2007、2008及2010年分别用苗龄3年的樟(*Cinnamomum camphora*), 苗龄3年的复羽叶栎树(*Koelreuteria bipinnata*)、东京樱花(*Cerasus yedoensis*)和深山含笑(*Michelia maudiae*), 苗龄5年的竹柏(*Nageia nagi*)及苗龄4年的红豆杉(*Taxus wallichiana*)的实生苗进行造林实验, 造林面积共32.3 hm²; 造林株行距为2 m × 3 m。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与微根管安装

综合考虑林场内样地树种分布、亚热带常绿阔叶林建群科属种等信息, 选取了6个树种作为研究对象: 红豆杉、复羽叶栎树、竹柏、樟、东京樱花及深山含笑, 设置观测样地(图1A)。于2014年6月在每个树种所在样地安装透明丙烯酸塑料微根管, 共8个重复, 以保证图像采集代表性和完整性。所安装微根管内径为5 cm, 观测的垂直深度为45 cm, 将微根管安装在距离观测样木根茎部30 cm的地方, 与地面夹角为30° (图1B)。每根微根管的地上裸露部分都加盖密封并缠绕黑色绝缘胶带, 以避免光线穿透。胶带外再覆盖一个铝罐, 喷涂成白色, 最大限度降低太阳辐射对管体的加热及颗粒物的进入。微根管周围地表铺盖与周边类似的覆盖物, 减少填埋等扰动对土壤造成的影响。

1.2.2 图像数据采集

微根管装置安装后自然放置1年, 使土壤微环境及细根恢复至安装前的状态。于2015年5月开始至2016年11月对其进行连续19个月包含两个生长季根系寿命监测。使用Bartz数码相机和I-CAP 4.01软件(Bartz Technology, Carpinteria, USA)对根

系图像进行采集, 每次采集的位点相同。每月上旬采集一次图片, 共包含6个样地, 共采集到28063幅监测图像, 建立了根系寿命图片数据库。对采集的图像利用根系分析软件Rootfly进行处理, 对图像中出现的根的出生、死亡、直径、长度等进行测定。

1.3 数据处理

1.3.1 根系寿命数据提取

利用Rootfly软件对采集到的微根管图像进行分析, 以在图片中首次出现的浅色(白色或棕色)根为活根, 当该根从同位置观察画面消失或者颜色变为深色(黑色或深褐色)或表面皱缩则表示该根死亡; 将观察到的一级及二级根定义为吸收细根(McCormack *et al.*, 2015)。把吸收细根从第一次出现到最后一次出现的时间间隔称为吸收细根寿命。本研究将出生状态被观测到但由于实验结束或其他因素影响导致死亡状态未被观察到的细根定义为删失细根(McCormack *et al.*, 2012)。因此在表达细根寿命时选用平均寿命与中值寿命两个指标, 以提高细根寿命数据的可靠性(Wells *et al.*, 2002)。

1.3.2 根形态属性测定

根据Pregitzer等(2002)和Guo等 (2008a)所描述的分级方法, 将采集到的根系样本分根处理后, 按根级置于培养皿中, 避免交叉重叠, 利用Epson数字化扫描仪(Expression 1640XL)进行扫描, 使用WinRHIZO (Regent Instruments, Quebec, Canada)软件对扫描图像进行处理, 获取平均根系直径、总根长、总根体积及总根表面积等数据, 并结合根样本干质量获得比根长(*SRL*)、根组织密度(*RTD*)及比根表面积(*SRA*)等关键的形态属性指标。*SRL*的计算方法为根总长度除以其干质量。*RTD*是根干质量与根体积的比值。*SRA*定义为总表面积除以其干质量。



图1 江西省樟树市亚热带典型树种吸收细根观测系统。A, 样地位点分布。B, 微根管观测装置。

Fig. 1 Observation system of absorptive root processes for subtropical tree species in Zhangshu, Jiangxi Province. A, Spatial distribution of the sampling sites. B, Illustration of minirhizotron.

1.3.3 数据分析

吸收细根的生存分析主要采用统计软件Origin 2019b中的Kaplan-Meier法,即直接用概率乘法原理估计生存率,得到研究树种吸收细根的平均寿命、中值寿命及生存曲线。对于不同树种及不同出生年份、季节与根级的根生存曲线差异采用对数秩检验比较;种间的吸收细根比较时,混合前两级根寿命数据。对于不同树种根寿命与形态属性的相关性,在R 3.5.1软件中采用线性回归方法分析和作图。统计检验显著性水平未特别说明时,均为 $p < 0.05$ 。

2 结果

2.1 吸收细根寿命及形态属性

亚热带6个典型树种的吸收细根的中值寿命变异是4.6倍(92–426天),物种间差异显著($p < 0.05$),

变异系数达73%。红豆杉的中值寿命最长,为426天,深山含笑中值寿命最短,为92天(表1)。平均寿命与中值寿命略有不同,变异是3.3倍,变异系数为48% (126–417天),最长仍为红豆杉,为417天,最短是东京樱花,为126天(表1)。本研究追踪了在6个样地内3 556个所观察到吸收细根,其中复羽叶栎样地内观察到的细根数量最多,为1 745个,占总数的49.1%,红豆杉仅有31个,占总数的0.9%。

不同树种形态属性差异较大,根级与直径及根组织密度均呈正比关系,与比根长及比根表面积呈反比关系(表2)。树种间根直径在不同根级间具有显著差异($p < 0.05$),随着根级增加而增加。一级根直径变异为2倍,变异系数为25% (0.28–0.57 mm);二级根直径变异为1.9倍,变异系数为27% (0.61–1.14 mm)。

表1 亚热带6个典型树种吸收细根寿命格局(平均值±标准误)
Table 1 Absorptive fine root lifespan across six common subtropical tree species (mean ± SE)

树种 Tree species	中值寿命 Median lifespan	95%置信区间		平均寿命 Mean lifespan	观测细根数 Number Observed	删失细根数 Number censored
		LCL	UCL			
红豆杉 <i>Taxus wallichiana</i>	426 ± 103 ^d	242	426	417 ± 21 ^d	31	17
复羽叶栎树 <i>Koelreuteria bipinnata</i>	155 ± 35 ^c	153	175	216 ± 4 ^{bc}	1 745	488
竹柏 <i>Nageia nagi</i>	145 ± 20 ^{bc}	128	154	178 ± 7 ^b	436	102
樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	126 ± 11 ^{ab}	105	188	179 ± 12 ^b	128	54
东京樱花 <i>Cerasus yedoensis</i>	93 ± 7 ^a	93	96	126 ± 3 ^a	772	155
深山含笑 <i>Michelia maudiae</i>	92 ± 63 ^{ab}	92	120	180 ± 9 ^b	444	192

95% LCL(置信区间下限)和95% UCL(置信区间上限)指中值寿命的95%置信区间下限与上限。“删失细根数”指在观测结束时未观测到根死亡状态或其他影响导致根死亡状态无法观测的根数。同列不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$, Duncan多重比较)。95% LCL and 95% UCL refer to the lower and upper confidence interval for root median lifespan, respectively. “Number censored” refers to roots for which death events were not observed by the time the experiment is terminated, or due to other reasons that death events cannot be determined. Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$, Duncan multiple comparison).

表2 亚热带6个典型树种吸收细根形态属性特征(平均值±标准误)
Table 2 Morphological traits of absorptive fine root across six common subtropical tree species (mean ± SE)

树种 Tree species	根级 Root order	直径 Diam (mm)	比根长 SRL (m·g ⁻¹)	根组织密度 RTD (g·cm ⁻³)	比根表面积 SRA (cm ² ·g ⁻¹)
红豆杉 <i>Taxus wallichiana</i>	1	0.57 ± 0.03 ^{Aa}	19.06 ± 0.81 ^{Aa}	0.21 ± 0.02 ^{Aa}	340.61 ± 27.04 ^{Aa}
	2	1.14 ± 0.06 ^{Ab}	3.43 ± 0.10 ^{Ab}	0.29 ± 0.03 ^{Aab}	123.26 ± 9.52 ^{Ab}
复羽叶栎树 <i>Koelreuteria bipinnata</i>	1	0.33 ± 0.00 ^{Aa}	26.62 ± 5.94 ^{Aa}	0.47 ± 0.11 ^{aB}	275.29 ± 61.28 ^{Aa}
	2	0.61 ± 0.03 ^{Ab}	7.18 ± 0.11 ^{Ab}	0.49 ± 0.05 ^{aBb}	137.74 ± 9.50 ^{Ab}
竹柏 <i>Nageia nagi</i>	1	0.45 ± 0.00 ^{Aa}	23.15 ± 0.27 ^{Aa}	0.27 ± 0.00 ^{AaB}	328.68 ± 3.77 ^{Aa}
	2	0.66 ± 0.02 ^{Ab}	7.27 ± 0.49 ^{Ab}	0.41 ± 0.04 ^{AaBb}	151.14 ± 11.97 ^{Ab}
樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	1	0.40 ± 0.01 ^{Aa}	25.61 ± 0.25 ^{Aa}	0.31 ± 0.01 ^{AaB}	323.48 ± 7.77 ^{Aa}
	2	0.63 ± 0.05 ^{Ab}	8.92 ± 1.08 ^{Ab}	0.40 ± 0.09 ^{AaBb}	178.26 ± 35.13 ^{Ab}
东京樱花 <i>Cerasus yedoensis</i>	1	0.28 ± 0.01 ^{Aa}	35.41 ± 1.39 ^{Aa}	0.45 ± 0.04 ^{aB}	317.36 ± 19.73 ^{Aa}
	2	0.71 ± 0.05 ^{Ab}	4.92 ± 0.10 ^{Ab}	0.52 ± 0.07 ^{aBb}	110.46 ± 9.41 ^{Ab}
深山含笑 <i>Michelia maudiae</i>	1	0.45 ± 0.00 ^{Aa}	28.26 ± 0.64 ^{Aa}	0.23 ± 0.00 ^{Aa}	397.19 ± 8.56 ^{Aa}
	2	0.70 ± 0.05 ^{Ab}	9.26 ± 0.16 ^{Ab}	0.27 ± 0.05 ^{Aab}	205.60 ± 18.67 ^{Ab}

不同上标字母表示Duncan多重比较存在显著差异,大写字母表示种间差异,小写字母表示根级间差异。Diam, diameter; SRL, specific root length; RTD, root tissue density; SRA, specific root area. Different superscript letters denote significant differences based on Duncan multiple comparison. Uppercase letters indicate differences between species, while lowercase letters between root orders.

一级根比根长变异为1.9倍(19.06–35.41 $\text{m}\cdot\text{g}^{-1}$), 变异系数是21%; 二级根的比根长变异为2.7倍(3.43–9.26 $\text{m}\cdot\text{g}^{-1}$), 变异系数是30%。一级根的根组织密度变异为2.2倍(0.21–0.47 $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), 二级根的根组织密度变异为1.8倍(0.29–0.52 $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$)。一级根的比根表面积变异为1.4倍(275.3–397.2 $\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$), 变异系数为12%, 二级根的比根表面积变异为1.9倍(110.5–205.6 $\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$), 变异系数为24%。

2.2 树种间吸收细根寿命的差异

树种的吸收细根中值寿命分布在92–426天, 表现为: 红豆杉(常绿针叶) > 复羽叶栎树(落叶阔叶) > 竹柏(常绿针叶) > 樟(常绿阔叶) > 东京樱花(落叶阔叶) > 深山含笑(常绿阔叶)(图2)。6个树种的分析表明不同生活型的吸收细根寿命没有系统性的差异。例如, 复羽叶栎树与东京樱花同为落叶阔叶树种, 但复羽叶栎树吸收细根中值寿命(155天)高于常绿针叶树种竹柏(145天)而东京樱花(93天)低于竹柏(145天)。另有, 樟与深山含笑同属常绿阔叶树种, 但深山含笑吸收细根中值寿命(92天)低于落叶阔叶树

种东京樱花(93天)而樟(126天)高于东京樱花(93天)。

2.3 出生年份、季节与根级对吸收细根寿命的影响

出生于2015年的吸收细根中值寿命(152天)显著高于2016年的(124天)($p < 0.05$)(图3A)。约40%的根出现于夏季, 只有不到5%的根出现于冬季。春季出现的吸收细根中值寿命为93天, 显著低于其他季节。夏、秋季与冬季出现的吸收细根中值寿命分别为155天、153天、154天, 差异并不显著。但总体来看, 出现于春夏的吸收细根寿命明显长于秋冬(图3B)。根级对于吸收细根寿命有显著影响($p < 0.05$), 一级根中值寿命(127天)显著低于二级根(278天)(图3C)。

2.4 吸收细根寿命与形态属性相关性分析

吸收细根直径与寿命显著正相关($p < 0.01$), 这种关系主要是由不同根级来驱动(图4A, 黑线); 6个树种的一级根之间有相关但统计不显著(图4A)。吸收细根比根长与寿命显著负相关($p < 0.05$)(图4B); 6个树种的一级根内有相关但二级根无相关关系(图4B, 蓝点)。吸收细根根组织密度与寿命无相关关系($p > 0.05$)(图4C); 6个种的一级根(或二级根)有相

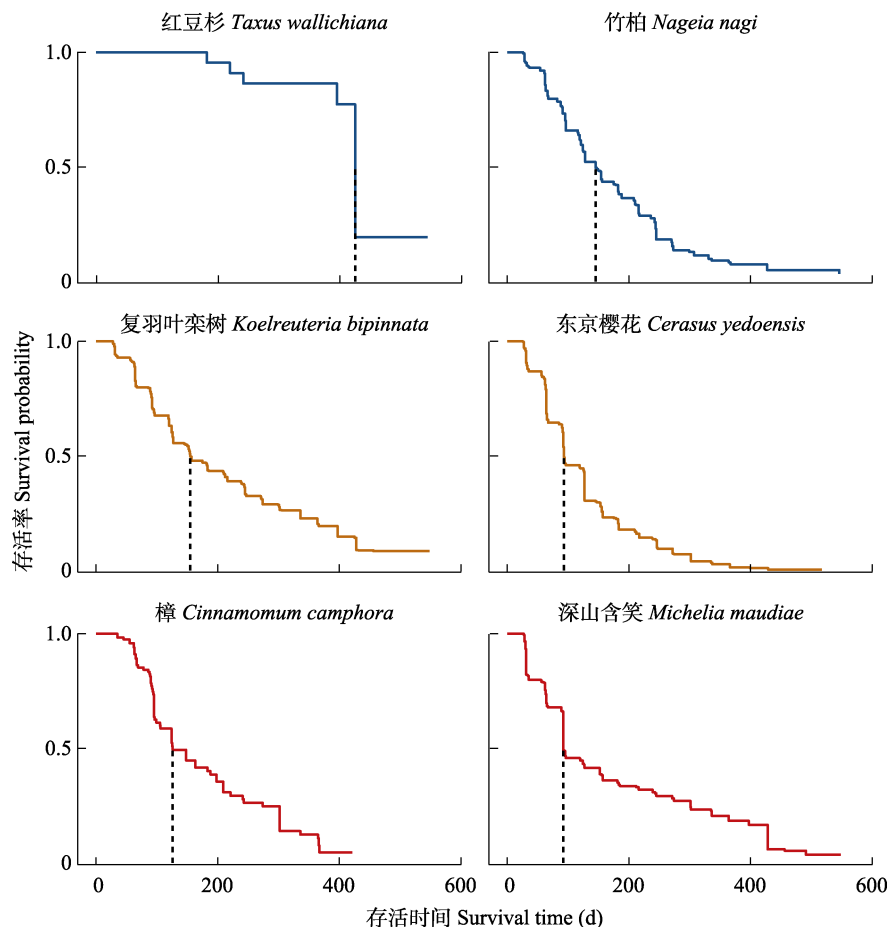


图2 亚热带6个典型树种吸收细根生存曲线。

Fig. 2 Survival curves of absorptive fine root across six common subtropical tree species.

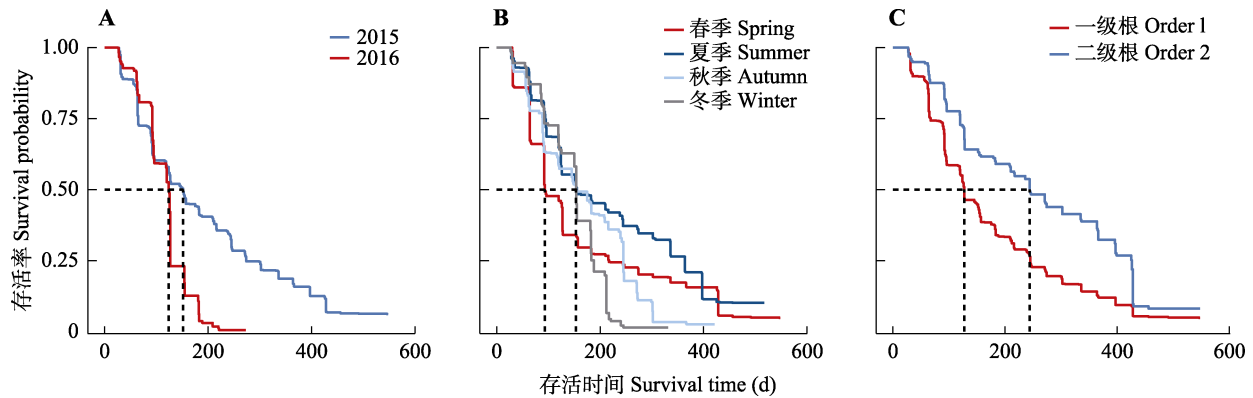


图3 亚热带6个典型树种吸收细根不同出生年份(A)、季节(B)及根级(C)的生存曲线。

Fig. 3 Annual (A), seasonal (B) absorptive fine root processes and survival probability of different root order (C) across six common subtropical tree species.

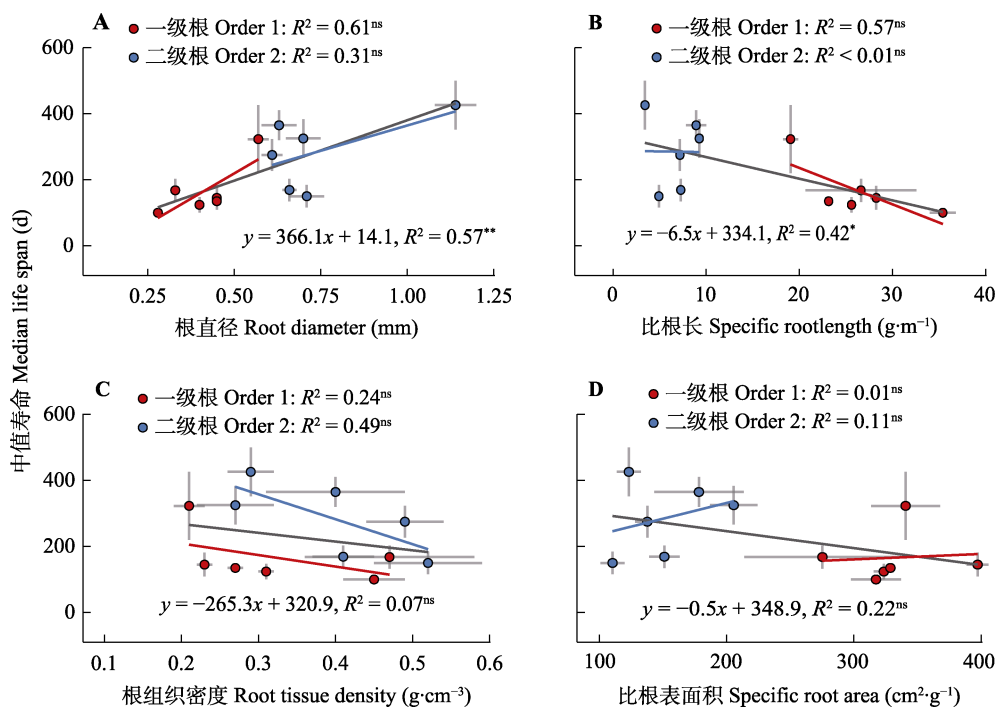


图4 亚热带6个典型树种吸收细根中值寿命与根形态属性的关系。ns, 不显著; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

Fig. 4 Relations between morphological traits and median lifespan of absorptive fine root across six common subtropical tree species. ns, not significant; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

关趋势($R^2 > 0.24$), 但统计上不显著($p > 0.05$)(图4C)。吸收细根比根表面积与细根寿命无相关关系($R^2 < 0.22$, $p > 0.05$)(图4D)。

2.5 吸收细根寿命受不同因素影响程度分析

出生季节对复羽叶栎树、竹柏、樟及深山含笑的吸收细根寿命具有显著影响($p < 0.05$), 竹柏、樟及深山含笑的吸收细根寿命受根级影响显著($p < 0.05$), 而出生年份仅对红豆杉及竹柏有显著影响($p < 0.05$)(表3)。与冬季相比, 复羽叶栎树生于春季与夏季的根寿命相对会延长36%与58%, 樟生于春季的吸收细根死亡危险率降低了95%, 深山含笑生于

夏季的吸收细根寿命相对延长了59%。根级对于竹柏的吸收细根寿命影响最大, 二根级寿命相对延长71%。与2016年相比, 出生在2015年的红豆杉吸收细根寿命相对延长97%。

3 讨论

吸收细根寿命是指根系从出生到死亡所经历的时间, 是植物重要的生理生态学特性; 吸收细根个体寿命的变异程度、频度分布的偏态程度是准确评估根系周转在生态系统碳平衡和养分循环中的重要性的先决条件。本研究通过2年的观测, 发现

表3 3种因素对亚热带不同树种吸收细根寿命的Cox比例风险回归分析

Table 3 Cox analysis for absorptive fine roots lifespan and its drivers across different subtropical tree species

影响因素 Effect factor			红豆杉 <i>Taxus wallichiana</i>		复羽叶栎树 <i>Koelreuteria bipinnata</i>		竹柏 <i>Nageia nagi</i>		樟 <i>Cinnamomum camphora</i>		东京樱花 <i>Cerasus yedoensis</i>		深山含笑 <i>Michelia maudiae</i>	
			<i>p</i>	Exp(B)	<i>p</i>	Exp(B)	<i>p</i>	Exp(B)	<i>p</i>	Exp(B)	<i>p</i>	Exp(B)	<i>p</i>	Exp(B)
出生 季节 Season	春季 Spring		0.157	0.378	0.001	0.639	0.792	1.055	0.013	0.046	0.152	0.478	0.642	0.823
	夏季 Summer		0.000		0.000	0.425	0.426	0.826	0.931	0.916	0.102	0.449	0.037	0.410
	秋季 Autumn		0.825	0.644	0.620	0.930	0.021	1.640	0.397	0.414	0.379	0.598	0.384	0.671
	冬季 Winter				0.000		0.002		0.000		0.355		0.000	
根级	Root Order		0.413	0.624	0.073	1.252	0.000	0.291	0.000	9.059	0.135	1.828	0.000	3.355
出生年份	Year		0.017	0.029	0.083	0.860	0.001	1.917	0.614	1.188	0.755	0.921	0.922	0.986

风险函数值比值Exp(B)代表死亡危险率。分析细根寿命的影响因素时,参考出生季节为“冬季”,参考根级为“order 2”,参考出生年份为“2016年”。由于红豆杉冬季未观测到新生吸收细根,所以红豆杉参考季节为“夏季”。表内加粗值表示 $p < 0.05$,达到显著水平。
Risk function value ratio (Exp(B)) represents the hazard ratio for mortality. When examining the driving factors on the lifespan of absorptive fine roots across tree species, “winter” was set as the reference season of birth, “order 2” the reference of root order, and “2016” the year of birth. Since no new absorptive fine roots were observed in *Taxus chinensis* in winter, “summer” was set as the reference season instead. Bold values indicate $p < 0.05$.

亚热带6种树木吸收细根中值寿命为92–426天,粗根物种的根寿命是细根物种根寿命的4.6倍(表1)。随根直径等构建成本增加,根个体数量呈线性增加(图4A)。根寿命随根级增加,前两级根的中值寿命差异为2倍,可认为是短寿命吸收细根模块(图3C);不同树种根寿命的年际变异大(图3A),表明物种对根寿命调控起核心的作用。这些结果为理解亚热带季风气候条件的根结构、功能和资源获取策略奠定了基础,未来需精准评估建群种、伴生种不同根级的根寿命,提高根系周转对亚热带森林生产力和地下生态过程的贡献。

3.1 亚热带典型树种吸收细根根寿命变异格局

亚热带6个树种的吸收细根中值寿命为92–426天(表1),变异范围略高于北美温带森林12种树木吸收细根寿命(95–336天)(McCormack *et al.*, 2012),低于北温带波兰同质园内11个乔木树种细根寿命(231–900天)(Withington *et al.*, 2006)。亚热带常绿阔叶林代表性树种如细柄蕈树(*Altingia gracilipes*)(约184天)、米槠(*Castanopsis carlesii*)(约212天)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)(约220天)、闽楠(*Phoebe bournei*)(约89天)、柳杉(*Cryptomeria japonica*)(280天)的吸收细根寿命基本也位于该区间(凌华等, 2011; 黄锦学等, 2012; 郑金兴等, 2012; 于水强等, 2020);表明绝大多数亚热带树种根系周转至少1年1次;如果沿用1年的一次周转率(Jackson *et al.*, 1997),可能会低估亚热带森林生态系统的根碳周转的贡献。根系的萌生和停止可能更多地受到土壤温度和资源供应有效性的控制(Radville *et al.*, 2016),尽管亚热带冬季不受冻融的影响,但这6个树种冬

季出生率较低,死亡率较高,因此亚热带植物冬季的根叶物候的权衡是理解该区域树木碳分配的关键。

3.2 树种间的吸收细根寿命具有显著差异

亚热带常绿针叶树种寿命是常绿阔叶树种根寿命的1.5倍;主要树种吸收细根中值寿命格局:红豆杉(常绿针叶)>复羽叶栎树(落叶阔叶)>竹柏(常绿针叶)>樟(常绿阔叶)>东京樱花(落叶阔叶)>深山含笑(常绿阔叶)(图2)。由于观测物种较少,本研究中并没有发现生活型具有系统性的差异。从全球来看,北方寒温带树种松树根寿命较长,如欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)的细根寿命为924天(Hansson *et al.*, 2013),红松(*Pinus koraiensis*)的细根寿命最长为434天(Gu *et al.*, 2017),帽儿山的落叶松(*Larix gmelinii*)的一级根寿命为264天,二级根可以达到990天(Huo & Cheng, 2019)。常绿针叶树种红豆杉(460天)(图1)和柳杉(280天)的根寿命也较长(于水强等, 2020),而杉科树木与松科不同,其获取土壤资源更依赖内生菌根(Comas *et al.*, 2014)。总体来看,针叶裸子植物的根寿命通常较长(Majdi *et al.*, 2001; Withington *et al.*, 2006),这类常绿针叶生活型是应对资源稀缺的一种生态对策(Aerts, 1995),具有更粗的根和更低的比根长(Bauhus & Messier, 1999; Comas & Eissenstat, 2004),有可能会表现为慢策略(Reich, 2014)。总之,长期的进化过程中,物种是决定根寿命的关键因素。

亚热带常绿阔叶林代表性树种以壳斗科、木兰科和樟科植物为主(Liu *et al.*, 2018)。研究表明壳斗科麻栎(*Quercus acutissima*)(约69天)和石栎(*Lithocarpus glaber*)(约124天)的根周转较快(于水强

等, 2020), 米楮根寿命约为212天(黄锦学等, 2012); 本研究表明木兰科的深山含笑和樟科的樟的根寿命较短, 分别为92天和126天, 即地带性植被具有较高的根周转速率和获取土壤资源的能力。深山含笑的比根长与其他5个物种相似, 但组织密度较小, 说明其物理防御功能较弱(Zadworny *et al.*, 2017); 物种间获取土壤资源、防御功能的差异与寿命相关(Comas & Eissenstat, 2004; Courchesne *et al.*, 2020; Niinemets & Ostonen, 2020), 一定程度上可以预测根的寿命(Ryser, 1996)。树木整体而言, 理论上认为速生树种具有较快的根周转率(McCormack *et al.*, 2012; Weemstra *et al.*, 2020)。温带槭树科和壳斗科生长快的植物细根对磷的吸收也比生长慢的植物快, 而松科植物对磷的吸收差异不大(Comas *et al.*, 2002), 据此推断地带性的亚热带优势植物理论上应该有较高的磷获取效率, 未来根寿命研究工作需与养分获取速率研究相结合。

此外, 在对粗根树种红豆杉的监测中获取的有效根系数量较少, 一方面是粗根物种很少且根周转较慢, 另一方面是微根管视野小且2年观测时间不够长, 意味着亚热带和热带森林根寿命的原位观测挑战大, 粗根物种要结合菌丝一起观测, 并针对性地延长监测时间、增加微根管数量和观测视野, 从而获得更多可靠的粗根树种根寿命数据。

3.3 亚热带湿润季风气候对吸收细根寿命的影响

东亚亚热带季风气候具有伏秋旱、雨热不同期、年际变化大等特点。在这种气候条件下, 亚热带常绿阔叶林典型树种的根寿命年际间变异和季节变化较大(图3A、3B)。根寿命与水分等资源的供应关系密切(Eissenstat & Yanai, 1997), 实验期内2015年和2016年的年平均气温分别为19.04和19.35 °C, 差异不显著; 但2015年的降水量2213 mm高于2016年的1825 mm, 表明干旱会一定程度加速根的死亡(McCormack & Guo, 2014)。春季出生的吸收细根具有中值寿命较小的特点, 树种水平上具有出生于秋季>冬季而夏季>春季的季节性寿命规律(图3B); 夏季为生长高峰期, 观察到新生根数量最大为38.8%, 冬季为相对休眠期, 观察到的根数量只有4.8%, 基本上符合春夏两季出生, 冬季死亡(Burton *et al.*, 2000)。在北方、温带和亚热带生物群落中, 根和地上部生长与月平均气温和月平均降水量呈正相关(Abramoff & Finzi, 2015); 根叶生长具有很强的协同

性, 根系萌发和停止可能更多地受到土壤温度和碳有效性限制(Radville *et al.*, 2016)。由于资源供应时间上的异质性, 物种间根生长的时间生态位分化, 目前数据还不足以描述亚热带树木根物候及其季节动态变化规律(凌华等, 2011; 黄锦学等, 2012; 郑金兴等, 2012; 于水强等, 2020)。

3.4 根级对吸收细根寿命的影响

亚热带树种的根级对吸收细根寿命有着显著的影响, 随根级增加, 根寿命延长(图3C)。树木细根是一个高度异质的系统, 根构型是预测寿命的核心因素, 着生在根枝末端的一级根的周转率5倍于着生在根枝基部的五级根(Xia *et al.*, 2010)。乔木的根级最大可以到10级(Kajimoto, 2010), 前五级根是重点关注的单元(Guo *et al.*, 2008b), 但微根管的观测视野较小, 很难观测到全部5个根级, 针对这个缺点, 根窗法或扫描根系的方法能够全面地理解异质性的根系统, 值得推荐(Xia *et al.*, 2010; Huo & Cheng, 2019)。通常认为一级根和二级根能被共生真菌侵染且具有皮层, 划分为短寿命的吸收功能模块, 四五级根为长寿命的吸收运输根功能模块, 三级根主要为过渡; 为了方便研究, 把前三级根或前两级根作为短命吸收细根模块(Xia *et al.*, 2010)。本研究也证实这6个树种前两级根的根寿命基本上是连续的变异, 并未出现突变的结果; 这与北方落叶松的情况有区别, 一级根和二级根的寿命相差4倍(Huo & Cheng, 2019), 表明外生菌根侵染的一级根(根尖)是频繁死亡、半独立、快速周转的单元模块。在草本植物中, 根周转与物种本身的构型具有密切的关系(Sun *et al.*, 2016; Bai *et al.*, 2017), 不同植物根系的构型和生长是否具有功能模块化的构造, 是否能够预测寿命等功能, 也是一个颇有研究价值的问题(Xia *et al.*, 2010; Sun *et al.*, 2016; Huo & Cheng, 2019)。解决这一问题需要采集完整根系的形态结构指标, 这是一项困难的工作, 其成功很大程度上依赖于根系观测技术和采样方法的改进。

3.5 根构建成本与寿命正相关

吸收细根寿命与直径显著正相关, 与比根长显著负相关, 与根组织密度无相关关系, 表明根的构建成本可以在一定程度上预测寿命, 支持弱的根经济谱的理论(Weemstra *et al.*, 2016; Ma *et al.*, 2018; Weemstra *et al.*, 2020)。如果根直径之间变异范围足够大, 根直径足够粗, 碳构建成本越高, 它就需要

用较长的寿命来确保高碳投资回报率(McCormack *et al.*, 2012)。草本植物中根直径普遍细, 根构建成本与根寿命之间权衡不太明显(Roumet *et al.*, 2006), 但根组织密度能够在一定程度上预测根的寿命(Ryser, 1996)。Tierney 和 Fahey (2001)发现美国东北部硬木林的腐殖质层和矿质表层中细根的存活率随根直径的增加而显著提高: 直径每增加0.1 mm, 存活率提高43%; 本研究发现亚热带6个树种根直径每增加0.1 mm, 存活率提高近30%。根寿命符合成本效益比, 服从植物整体生态策略, 受控于器官内碳水化合物数量及分配(Eissenstat & Yanai, 1997)。从细胞水平上讲, 吸收细根衰老是衰老皮层细胞的细胞核逐渐解体, 成熟区细胞壁栓质加厚, 吸收细根成熟区细胞吸收能力下降; 物质吸收和运输通道衰解的过程, 说明根衰老是一种程序化死亡的结果(Liljeroth & Bryngelsson, 2001), 目前对单根尺度根皮层细胞死亡的机制还缺乏研究(吴楚等, 2004)。只有准确测定不同直径和根级的根寿命, 我们才能定量出根系通过周转和分解向土壤系统输送的碳和养分的数量。本研究由于涉及的物种较少, 同一根级的根寿命与属性关系不显著, 未来需增加样本量。

4 小结

根寿命和根属性是理解物种生态策略的关键, 是发展根经济谱理论的依据, 是理解群落多样性形成不可或缺的环节。本研究揭示了6个亚热带典型树种吸收细根寿命出生年份、季节、根级和4个关键根形态属性对其的影响机制, 为深入理解亚热带地下生态过程提供数据支持。由于研究手段限制, 目前吸收细根寿命数据依旧十分匮乏, 对根构建与寿命的权衡的认识存在较大的不确定性。直接观测的根寿命数据不到叶寿命数据的1/10, 而且数据大多来源于根偏细的温带森林, 对热带和亚热带森林特别是粗根物种(一级根直径> 0.6 mm)的根寿命还了解不多。在物种丰富的群落, 很难原位确定目标物种的根寿命; 而在同质园中根寿命可能会被高估, 因为生境避免了种间竞争。总之, 树木根周转存在较大的不确定性, 仍需要更多的研究来跨物种观测根寿命, 研究根寿命的调控机制, 如构建成本、菌根类型、资源类型及供应水平、竞争、边际收益等。

参考文献

- Abramoff RZ, Finzi AC (2015). Are above- and below-ground phenology in sync? *New Phytologist*, 205, 1054-1061.
- Aerts R (1995). The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 402-407.
- Bai WM, Zhou M, Fang Y, Zhang WH (2017). Differences in spatial and temporal root lifespan of three *Stipa* grasslands in northern China. *Biogeochemistry*, 132, 293-306.
- Bauhus J, Messier C (1999). Evaluation of fine root length and diameter measurements obtained using RHIZO image analysis. *Agronomy Journal*, 91, 142-147.
- Burton AJ, Pregitzer KS, Hendrick RL (2000). Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. *Oecologia*, 125, 389-399.
- Comas LH, Bouma TJ, Eissenstat DM (2002). Linking root traits to potential growth rate in six temperate tree species. *Oecologia*, 132, 34-43.
- Comas LH, Callahan HS, Midford PE (2014). Patterns in root traits of woody species hosting arbuscular and ectomycorrhizas: implications for the evolution of belowground strategies. *Evolutionary and Ecology*, 4, 2979-2990.
- Comas LH, Eissenstat DM (2004). Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology*, 18, 388-397.
- Courchesne DN, Wilson AZ, Ryser P (2020). Regional distribution patterns of wetland monocots with different root turnover strategies are associated with local variation in soil temperature. *New Phytologist*, 226, 86-97.
- Eissenstat DM (1997). Trade-offs in root form and function//Jackson LE. *Ecology in Agriculture*. Academic Press, San Diego, USA. 173-199.
- Eissenstat DM, Wells CE, Yanai RD, Whitbeck JL (2000). Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist*, 147, 33-42.
- Eissenstat DM, Yanai RD (1997). The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, 27, 1-60.
- 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.
- Freschet GT, Cornelissen JHC, van Logtestijn RSP, Aerts R (2010). Evidence of the "plant economics spectrum" in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 98, 362-373.
- Gaudinski J, Trumbore S, Davidson E, Cook A, Markewitz D, Richter D (2001). The age of fine-root carbon in three forests of the eastern United States measured by radiocarbon. *Oecologia*, 129, 420-429.
- Gordon WS, Jackson RB (2000). Nutrient concentrations in fine roots. *Ecology*, 81, 275-280.
- Gu JC, Wang Y, Fahey TJ, Wang ZQ (2017). Effects of root diameter, branch order, soil depth and season of birth on

- fine root life span in five temperate tree species. *European Journal of Forest Research*, 136, 727-738.
- 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, Xia MX, Wei X, Chang WJ, Liu Y, Wang ZQ (2008b). Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytologist*, 180, 673-683.
- Hansson K, Helmisaari HS, Sah SP, Lange H (2013). Fine root production and turnover of tree and understorey vegetation in Scots pine, silver birch and Norway spruce stands in SW Sweden. *Forest Ecology and Management*, 309, 58-65.
- Huang JX, Ling H, Yang ZJ, Lu ZL, Xiong DC, Chen GS, Yang YS (2012). Fine root longevity and controlling factors in subtropical *Altingia grilipes* and *Castanopsis carlesii* forests. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 1932-1942. [黄锦学, 凌华, 杨智杰, 卢正立, 熊德成, 陈光水, 杨玉盛 (2012). 细柄阿丁枫和米槠细根寿命影响因素. 生态学报, 32, 1932-1942.]
- Huo CF, Cheng WX (2019). Improved root turnover assessment using field scanning rhizotrons with branch order analysis. *Ecosphere*, 10(8), DOI: 10.1002/ecs2.2793.
- Iversen CM (2014). Using root form to improve our understanding of root function. *New Phytologist*, 203, 707-709.
- 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.
- Kajimoto T (2010). Root system development of larch trees growing on siberian permafrost. *Permafrost Ecosystems*, 209, 303-330.
- Kong DL, Ma CG, Zhang Q, Li L, Chen XY, Zeng H, Guo DL (2014). Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species. *New Phytologist*, 203, 863-872.
- Liljeroth E, Bryngelsson T (2001). DNA fragmentation in cereal roots indicative of programmed root cortical cell death. *Physiologia Plantarum*, 111, 365-372.
- Ling H, Yuan YD, Yang ZJ, Huang JX, Chen GS, Yang YS (2011). Influencing factors of fine root lifespans in two Chinese fir plantations in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 1130-1138. [凌华, 袁一丁, 杨智杰, 黄锦学, 陈光水, 杨玉盛 (2011). 杉木人工林细根寿命的影响因素. 生态学报, 31, 1130-1138.]
- 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 XJ, Trogisch S, He JS, Niklaus PA, Bruehlheide H, Tang ZY, Erfmeier A, Scherer-Lorenzen M, Pietsch KA, Yang B, Kühn P, Scholten T, Huang YY, Wang C, Staab M, Leppert KN, Wirth C, Schmid B, Ma KP (2018). Tree species richness increases ecosystem carbon storage in subtropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 1240.
- Ma ZQ, Guo DL, Xu XL, Lu MZ, Bardgett RD, Eissenstat DM, McCormack ML, Hedin LO (2018). Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 555, 94-97.
- Majdi H, Damm E, Nylund JE (2001). Longevity of mycorrhizal roots depends on branching order and nutrient availability. *New Phytologist*, 150, 195-202.
- 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.
- McCormack ML, Guo DL (2014). Impacts of environmental factors on fine root lifespan. *Frontiers in Plant Science*, 5, 205.
- Niinemets Ü, Ostonen I (2020). Plant organ senescence above- and belowground in trees: How to best salvage resources for new growth? *Tree Physiology*, 40, 981-986.
- Norby RJ, Ledford J, 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.
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P, Mommer L (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193, 30-50.
- 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.
- Radville L, McCormack ML, Post E, Eissenstat DM (2016). Root phenology in a changing climate. *Journal of Experimental Botany*, 67, 3617-3628.
- Reich PB (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275-301.
- Roumet C, Urcelay C, Díaz S (2006). Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytologist*, 170, 357-368.

- Ryser P (1996). The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology*, 10, 717.
- Sun K, McCormack ML, Li L, Ma ZQ, Guo DL (2016). Fast-cycling unit of root turnover in perennial herbaceous plants in a cold temperate ecosystem. *Scientific Reports*, 6, 19698. DOI: 10.1038/srep19698.
- 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.
- Warren JM, Hanson PJ, Iversen CM, Kumar J, Walker AP, Wulfschleger SD (2015). Root structural and functional dynamics in terrestrial biosphere models: evaluation and recommendations. *New Phytologist*, 205, 59-78.
- Weemstra M, Kiorapostolou N, van Ruijven J, Mommer L, de Vries J, Sterck F (2020). The role of fine-root mass, specific root length and life span in tree performance: a whole-tree exploration. *Functional Ecology*, 34, 575-585.
- 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.
- 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.
- Wu C, Wang ZQ, Fan ZQ (2004). Significance of senescence study on tree roots and its advances. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15, 1276-1280. [吴楚, 王政权, 范志强 (2004). 树木根系衰老研究的意义与现状. 应用生态学报, 15, 1276-1280.]
- Xia MX, Guo DL, Pregitzer KS (2010). Ephemeral root modules in *Fraxinus mandshurica*. *New Phytologist*, 188, 1065-1074.
- Yu GR, Chen Z, Piao SL, Peng CH, Ciais P, Wang QF, Li XR, Zhu XJ (2014). High carbon dioxide uptake by subtropical forest ecosystems in the East Asian monsoon region. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 4910-4915.
- Yu SQ, Wang JB, Hao QW, Wang WF, Wang Q, Zhan LF (2020). Fine root lifespan and influencing factors of four tree species with different life forms. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 3040-3047. [于水强, 王静波, 郝倩葳, 王维枫, 王琪, 詹龙飞 (2020). 四种不同生活型树种细根寿命及影响因素. 生态学报, 40, 3040-3047.]
- Zadworny M, McCormack ML, Żytkowiak R, Karolewski P, Mucha J, Oleksyn J (2017). Patterns of structural and defense investments in fine roots of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) across a strong temperature and latitudinal gradient in Europe. *Global Change Biology*, 23, 1218-1231.
- Zheng JX, Huang JX, Wang ZZ, Xiong DC, Yang ZJ, Chen GS (2012). Fine root longevity and controlling factors in a *Phoebe bournei* plantation. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 7532-7539. [郑金兴, 黄锦学, 王珍珍, 熊德成, 杨智杰, 陈光水 (2012). 闽楠人工林细根寿命及其影响因素. 生态学报, 32, 7532-7539.]

特邀编委: 白文明 责任编辑: 李 敏