水曲柳和落叶松细根寿命的估计

于水强 王政权* 史建伟 全先奎 梅 莉 孙 玥 贾淑霞 于立忠

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘 要 树木细根(直径 ≤ 2 mm)是控制树木与其周围环境进行能量交换和物质分配的主要器官,其寿命的长短决定了每年被分配到土壤中碳和养分的数量。我们使用微根管技术监测了水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)和落叶松(*Larix gmelinii*)细根生长、衰老、死亡的动态过程,运用 Kaplan-Meier 方法估计细根存活率及中位值寿命(Median root lifespan, *MRL*),做存活曲线(Survival curve),用对数秩检验(Log-rank test)比较不同树种、不同土壤层次、不同季节出生的细根寿命差异程度。研究结果表明,随观测期延长,细根存活率逐渐下降,在观测期内的各个时点上,水曲柳细根存活率显著高于落叶松($p < 0.001$),说明水曲柳细根寿命明显长于落叶松,两树种的 *MRL* 分别为 111 ± 7 d 和 77 ± 4 d。无论是水曲柳还是落叶松,土壤下层(20~40 cm)的细根存活率始终高于上层(0~20 cm),差异程度均达到显著水平($p_{\text{落}} = 0.001$, $p_{\text{水}} < 0.001$)。落叶松上下两层的 *MRL* 分别为 62 ± 11 d 和 95 ± 11 d,水曲柳为 111 ± 6 d 和 124 ± 20 d。这与土壤环境因子的垂直分布有关,下层土壤延长细根寿命。不同同龄根群(Root cohort)的细根寿命不同。落叶松夏季产生的细根存活率显著高于春季($p = 0.042$),中位值寿命分别是 $MRL_{\text{春}} = 47 \pm 13$ d, $MRL_{\text{夏}} = 82 \pm 6$ d。水曲柳不同细根同龄根群与落叶松具有相似的季节性,夏季产生的细根存活率在同一时间点上要显著高于春季($p = 0.014$)。

关键词 细根寿命 微根管 生存分析 水曲柳 落叶松

ESTIMATING FINE-ROOT LONGEVITY OF *FRAXINUS MANDSHURICA* AND *LARIX GMELINII* USING MINI-RHIZOTRONS

YU Shui-Qiang, WANG Zheng-Quan*, SHI Jian-Wei, QUAN Xian-Kui, MEI Li, SUN Yue, JIA Shu-Xia, and YU Li-Zhong

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

Abstract **Aims** Fine-roots (≤ 2 mm diameter) are important in controlling energy and matter exchange between tree and soil. Fine-root longevity is a critical determinant of fine-root turnover and therefore carbon allocation and nutrients returned to the soil. However, little is known about variation in fine-root longevity in relation to spatial and temporal heterogeneity in availability of soil resources (such as temperature, moisture and nitrogen). How does availability of soil resources affect fine root longevity? Do different tree species, soil depths and root cohorts have different fine-root longevity in the same forest site? To answer these questions it is important to understand the fate of fine roots in soil with heterogeneous resource availability. The objectives of this study were to: 1) compare fine-root longevity between ash (*Fraxinus mandshurica*) and larch (*Larix gmelinii*) in the same site, 2) define patterns of fine-root longevity in different soil depths and elucidate the effect of availability of soil resources on fine-root longevity and 3) analyze seasonal changes of fine-root longevity for both species.

Methods Mini-rhizotrons (root observation tubes) were used to estimate fine-root longevity. We established three 20 m $\times$ 30 m plots in an ash and larch plantation, and installed six clear PVC (polyvinyl chloride) mini-rhizotron tubes (90 cm long $\times$ 5.5 cm inside diameter) in each plot in October 2003. From 16 April to 30 October in 2004, video images were collected from the mini-rhizotron tubes at approximately two-week intervals and analyzed with an image analysis system (RooTracker software). We compared differences in longevity between tree species, soil depths and seasonal root cohorts using cumulative survival rate and median root longevity (*MRL*) of fine roots by Kaplan-Meier methods in survival analysis.

Important findings Cumulative survival rate of fine roots decreased gradually with time. Survivorship curves

showed that cumulative survival rate of fine roots in ash was significantly higher than that in larch ($p < 0.001$); *MRL* was 111 ± 7 d in ash and 77 ± 4 d in larch. Higher fine root mortality was found in 0–20 cm soil, as *MRL* was 62 ± 11 d for larch and 111 ± 6 d for ash, contrasting with 95 ± 11 d for larch and 124 ± 20 d for ash in deep soil. This study also indicated longer lifespans of fine roots produced in summer (82 ± 6 d for larch) than spring (47 ± 13 d). Similar seasonal pattern was found for ash. Fine-root longevity was different between tree species due to different root genetics, physiology and architecture. High soil temperature and high N content can decrease fine root longevity. In summer, photosynthates are allocated to roots and fine roots grow rapidly and have increased longevity. Our results suggested that fine-root longevity is correlated with genetics of the species, physiological status and soil resource availability.

Key words fine-root longevity, mini-rhizotron, survival analysis, *Fraxinus mandshurica*, *Larix gmelinii*

树木细根寿命(Longevity)指从出生到死亡这段时间,是控制细根周转的关键因子(Schoettle & Fahy, 1994; Eissenstat & Yanai, 1997; 梅莉等, 2004)。细根寿命的长短影响树木对光合产物的地下分配(Black *et al.*, 1998; Gill & Jackson, 2000)以及生态系统中养分的循环过程(Norby & Jackson, 2000)。由于细根生长动态的复杂性和寿命估计方法的局限性,限制了对细根寿命深入了解(Eissenstat *et al.*, 2000)。近年来微根管(Minirhizotron)技术的应用,促进了细根寿命的研究(Wells *et al.*, 2002)。该技术作为非破坏性研究方法,最大优点是连续观测细根的生长、衰老和死亡,而不干扰其生命过程(黄建辉等, 1999),因而能比较准确地估计细根寿命(Burton *et al.*, 2000; Johnson *et al.*, 2001)。

细根寿命受许多因素影响(Eissenstat & Yanai, 1997; 张小全, 2001),即使采用微根管估计细根寿命也具有较大的差异(Eissenstat & Yanai, 1997, 2002; Johnson *et al.*, 2001),主要是土壤资源在空间和时间上存在异质性。Hendrick 和 Pregitzer(1993)以及 Pregitzer 等(1995)对北美温带不同地理位置糖槭(*Acer saccharum*)林研究表明,细根寿命与土壤温度和 N 有效性相关,Burton 等(2000)研究认为随土壤深度的增加,土壤温度和有效 N 含量降低,细根寿命可能延长。这些研究结果显示土壤资源有效性(如温度、水分和有效 N 含量)在控制细根寿命方面可能发挥重要作用(Majdi, 2001; Anderson *et al.*, 2003; 梅莉等, 2004)。因此,可以通过两种主要途径检验土壤资源有效性与细根寿命关系(Burton *et al.*, 2000)。一种途径是在不同土壤资源有效性的林分中研究细根的寿命,这涉及从几个林分和地点采用相同方法进行同步研究。另一种途径是在同一森林立地条件下,研究不同树种细根寿命特征。因为,在同一森林立地条件下,土壤资源的有效性在不同层次中具有明显差别,上层土壤养分、水分和温度

明显高于下层,导致细根生长动态和生物量具有垂直分布特点(李凌浩等, 1998; 程云环等, 2005)。针对后一种途径,主要问题是在同一森林立地条件下,不同树种、生长在不同土层深度和不同出生季节的细根是否具有相同的寿命?各层的土壤资源有效性对细根寿命有何种影响?这些问题的解决对验证 Burton 等(2000)的假设具有重要的理论意义(Eissenstat & Yanai, 2002; 梅莉等, 2004)。为此,本研究以水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)和落叶松(*Larix gmelinii*)人工林为对象,通过微根管技术估计细根寿命,主要目的:1)比较生长在同一立地条件下两树种细根寿命的差异;2)不同土层细根寿命存活曲线特征,并且探讨土壤资源有效性(温度和土壤有效 N)对细根寿命的影响;3)揭示两树种细根寿命的季节分布规律。

1 研究地概况及研究方法

1.1 研究地自然概况

研究地点位于东北林业大学帽儿山实验林场尖砬沟森林培育实验站($127^{\circ}30' \sim 127^{\circ}34' \text{ E}$, $45^{\circ}21' \sim 45^{\circ}25' \text{ N}$),属温带大陆性季风气候。该地区年均气温 2.8°C ,年均降水量 723 mm,年均蒸发量 1 094 mm,无霜期 120~140 d, $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 积温 $2\,526^{\circ}\text{C}$ 。样地设于山坡中上部,坡度 13° 左右,土壤为暗棕壤,平均土层厚度在 40~50 cm 左右。林分为 19 年生水曲柳和落叶松人工纯林,株行距 $1.5 \text{ m} \times 2.0 \text{ m}$ 。目前水曲柳树高和胸径分别为 $(11.55 \pm 0.40) \text{ m}$ 和 $(8.86 \pm 0.76) \text{ cm}$,落叶松分别为 $(12.90 \pm 1.03) \text{ m}$ 和 $(12.50 \pm 0.59) \text{ cm}$ 。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置和仪器安装

每个树种设置 3 块固定样地($20 \text{ m} \times 30 \text{ m}$)。2003 年 10 月,每块样地随机安装 6 个由 PVC(聚氯乙烯)材料制成的透明圆形管(微根管),共安装 36

个微根管。微根管内径为 5.5 cm,长度为 90 cm。先用特制的钢钻,与地面成 45°角(Smit *et al.*, 2000; Johnson *et al.*, 2001)钻一个与管直径接近的管洞,然后将微根管斜插入土壤,插入长度约为 65 ~ 70 cm,换算成垂直深度达到 40 ~ 45 cm 左右。露出地表的微根管部分先用黑色胶布缠绕,以防光线透入,然后用浅色胶布覆盖,顶端加盖密封,盖长 15 cm 左右,表面涂成白色,防止吸热,管下部用枯落物覆盖。微根管插入土壤的位置距树干 0.5 ~ 1.0 m 左右,随机分布在林地中。微根管外壁划刻方向线,以保证每次取样时,都对同一位置的细根进行影像数据收集。

1.2.2 取样与影像分析

2004 年从 4 月 16 日到 10 月 30 日,每隔两周(Joslin & Wolfe, 1998)用微根管袖珍影像成像系统(BTC-2; Bartz Technology, Santa Barbara, CA, USA)对同一位置的根系生长过程进行影像收集,每次的影像收集工作在 1 ~ 2 d 内完成。图片实际的大小为 1.4 cm × 1.8 cm(宽 × 长),放大 15 倍,每管收集图片 40 ~ 45 个左右。影像带回实验室进行数据分析处理。用 RooTracker 软件(Duke University Phytotron, Durham, NC, USA)对每个影像进行根系直径、长度等数据的测定,以及根系类型的区分,如活根与死根、白色根和棕色根、根系的消失与否等。白色根和棕色根定义为活根,黑色的根、皮层脱落或表皮褶皱的根定义为死根;另外,白色和棕色根系在没表现出死亡形态时的突然消失,也定义为死根(Pregitzer *et al.*, 1993; Burton *et al.*, 2000; Wells *et al.*, 2002)。根系寿命定义为自第一次在影像中出现时刻起到第一次被定义为死亡或消失的时间。

1.2.3 土壤温度和有效 N 测定

土壤温度资料来自于老爷岭生态站 1995 ~ 2001 年的观测数据(表 1),是采用曲管地温表(每天观测 3 次 8:00、14:00 和 20:00)的观测结果,该生态站与本研究的实验地相隔几公里,两地的林型和土壤条件一致。

土壤有效 N 的取样是在每个月的 20 日左右,每块样地上随机选取 6 个样点,用内径 60 mm 的根钻分别钻取 0 ~ 10、10 ~ 20 和 20 ~ 30 cm 的土芯,编号放入塑料袋内。经 20 目(0.84 mm)筛网筛出部分土壤(约 300 g),装入塑料袋密封放入冰箱冷冻(- 4 °C)然后带回实验室按刘光菘等(1996)提供的方法测土壤含水量,并分析硝态氮和铵态氮含量。硝态氮采用酚二磺酸比色法,铵态氮采用 2 mol · L⁻¹ KCl

浸提-淀粉蓝比色法(刘光菘等,1996)。实验地各土层铵态氮和硝态氮之和为土壤有效 N(表 2)。

1.2.4 数据统计分析

将新出生根的数据用于寿命估计。由于在观测结束时,仍有部分细根存活,细根寿命呈非正态分布,具有不对称性(Johnson *et al.*, 2001),因此,用平均(期望)寿命作为参数来估计细根真实寿命就存在偏差。而在生存分析中,用中位值寿命(即存活率达到 50% 时所用的时间, Median root longevity, MRL)要比用所有个体寿命的算术平均值更有代表性(Wells *et al.*, 2002),所以我们采用中位值寿命作为细根寿命的估计参数。

运用 SPSS 统计软件中的 Kaplan-Meier 方法进行生存分析,估计细根存活率及中位值寿命(MRL),做存活曲线(Survival curve)。该方法属于非参数估计法(Nonparametric methods),是利用 t 时刻之前各时间点上生存概率(即个体在经历 t_k 个单位时间后仍存活的概率)的乘积来估计在时刻 t 的存活率,故称累积存活率(Cumulative survival),不需要对被估计的数据分布作任何假设。用对数秩检验(Log-rank test)比较不同树种、不同土壤层次、不同出生季节的细根寿命差异程度(Johnson *et al.*, 2000)。在分析不同树种和不同土层细根寿命时,对所有根系数据进行生存分析,而在分析细根寿命的季节规律时,我们将根系分成春(4 ~ 6 月)、夏(7 ~ 8 月)和秋(9 ~ 10 月) 3 个同龄根群(将同一个时间段内出生的所有根系定义为同龄根群, Root cohort),比较不同根群的累积存活率(Johnson *et al.*, 2000; Tierney & Fahey, 2001)。

2 结 果

2.1 不同树种之间细根寿命

从 4 月 16 日的首次观测到 10 月 30 日结束,在整个生长季内水曲柳新生长的细根共 625 个,落叶松新生长的细根 214 个,二者相差 2.9 倍。这些新生长的细根平均直径分别为(0.40 ± 0.27) mm(水曲柳)和(0.44 ± 0.20) mm(落叶松),主要出生在 7 和 8 月,分别占水曲柳和落叶松年新根总数的 92.0% 和 66.4%(图 1),表现出与土壤温度($R^2_K = 0.65$, $p > 0.05$; $R^2_{\text{落}} = 0.63$, $p > 0.05$)和有效 N 含量(表层 0 ~ 10 cm 有效 N, $R^2_K = 0.48$, $p < 0.05$; $R^2_{\text{落}} = 0.88$, $p < 0.01$)之间季节相关性(表 1 表 2)。在相同的立地条件下,水曲柳和落叶松细根寿命具有较大的差异(图 2)。随着细根出生后时间延长,细根累积存活率逐渐下降,而死亡率增加。在观测期内各个时

间点上,水曲柳细根累积存活率显著大于落叶松(图 2, $p < 0.001$),说明水曲柳细根寿命明显高于落叶松。在跟踪整个土层(0~40 cm)的 625 个水曲柳细根中,有 50% 的细根寿命可以超过(111±7) d(中位值寿命),而跟踪的 214 个落叶松细根中,存活率达到 50% 时所需的时间为(77±4) d,两树种相差 34 d。

图 1 水曲柳和落叶松新生细根的数量

Fig.1 New fine root numbers of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*

图 2 水曲柳和落叶松细根寿命比较

Fig.2 Comparison of fine root longevity for *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*

2.2 土层对细根寿命的影响

森林土壤最大特点是土壤资源(如温度和养分)有效性随着深度的增加而降低(表 1,表 2),导致生长在不同土壤深度的细根寿命具有较大的差异(Burton *et al.*, 2000)。在生长季内,无论是水曲柳还是落叶松,土壤下层(20~40 cm)的细根存活率始终高于上层(0~20 cm)(图 3),存活曲线之间的差异均达到显著水平($p_{\text{水}} < 0.001$, $p_{\text{落}} = 0.001$)。说明

土壤上层(0~20 cm)较高的温度(表 1)和较多的有效 N 含量(表 2)引起细根寿命降低,该层水曲柳和落叶松细根中位值寿命分别为(111±6) d 和(62±11) d。温度较低和有效 N 含量较少的土壤下层(20~40 cm),细根寿命明显延长,两树种细根中位值寿命分别为(124±20) d 和(95±11) d(图 3)。上层与下层之间分别相差 13 和 32 d。

2.3 细根出生季节对寿命的影响

春季、夏季和秋季出生的细根死亡过程差别较大(图 4)。各季节的细根存活曲线分析发现,落叶松夏季(7~8 月)出生的细根存活率显著高于春季(5~6 月)(图 4; $p = 0.042$),中位值寿命分别为 47±13 d 和 82±6 d。说明落叶松春季出生的细根寿命较短、死亡率较高,而夏季出生的细根寿命较长(两季节的中位值寿命相差 35 d)。水曲柳细根存活曲线与落叶松相似(图 4),也是夏季出生的细根存活率显著高于春季($p = 0.014$)。水曲柳春季出生的细根中位值寿命为 95±19 d,而夏季出生的细根直到生长季结束时(10 月 30 日),其存活率仍保持在 66% 左右(图 4)。两个树种秋季(9~10 月)出生的细根(落叶松 52 个,水曲柳 23 个),由于距观测结束时间较短,无法准确预测其细根寿命的变化趋势,直到观测结束时,落叶松和水曲柳秋季出生的细根存活率仍达到 61% 和 95%。

3 讨 论

3.1 树种特性与细根寿命

许多研究显示,细根寿命因树种而异(Bloomfield *et al.*, 1996; 张小全, 2001)。Black 等(1998)对温室培养的苗木研究表明,甜樱桃(*Prunus avium*)、西加云杉(*Picea sitchensis*)、洋桐槭(*Acer pseudoplatanus*)和加拿大白杨(*Populus canadensis*)4 种苗木细根寿命存在显著差异,40% 的甜樱桃细根能够存活超过 14 d,而对于西加云杉细根来说,只有 6% 能活过 14 d。Coleman 等(2000)研究发现,常绿针叶树种的细根寿命要高于落叶阔叶树种,如脂松(*Pinus resinosa*)细根中位值寿命为 291 d,而杨树(*Populus tristis* × *P. balsamifera* cv)只有 149 d。还有些树种细根寿命更长,如北美糖槭的中位值寿命为 405~540 d(Burton *et al.*, 2000)。我们的研究表明,水曲柳细根寿命要显著高于落叶松,两树种的中位值寿命分别为 111±7 d 和 77±4 d(图 2)。很明显,水曲柳和落叶松的细根寿命之间及与其它树种之间都存在着较大差异。造成树种间细根寿命差异的原因非常复杂

表 1 帽儿山实验林场生态站生长季中各土层的温度
Table 1 Soil temperature of all soil layers in experiment forest in Maoershan during growth season

土层 Soil depth (cm)	土壤温度 Soil temperature (°C)					
	5 月 May	6 月 June	7 月 July	8 月 Aug.	9 月 Sept.	10 月 Oct.
5	12.5	19.5	22.3	21.9	14.3	5.8
10	10.7	18.0	21.2	21.2	14.2	6.2
15	9.7	17.2	20.7	20.8	14.3	6.5
20	8.7	16.3	20.0	20.6	14.5	6.9
40	7.6	15.0	19.2	20.1	15.6	8.3

表 2 水曲柳和落叶松林地生长季中各土层有效 N 含量(g·kg⁻¹)
Table 2 Soil available N (g·kg⁻¹) in depth during growth season in experimental plots of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*

土层 Soil depth (cm)	5 月 May	6 月 June	7 月 July	8 月 Aug.	9 月 Sept.	10 月 Oct.
<i>水曲柳 Fraxinus mandshurica</i>						
0 ~ 10	24.6(1.36) ^a	29.6(2.74) ^a	26.7(1.33) ^a	37.8(2.38) ^a	19.0(1.41) ^a	19.4(1.81) ^a
10 ~ 20	11.3(0.71) ^b	13.6(1.02) ^b	12.5(0.89) ^b	17.8(1.15) ^b	9.8(0.74) ^b	11.8(0.88) ^b
20 ~ 30	5.5(0.59) ^c	9.1(0.67) ^b	5.2(0.38) ^c	7.9(0.66) ^c	5.6(0.43) ^c	6.3(0.55) ^c
<i>落叶松 Larix gmelinii</i>						
0 ~ 10	18.4(1.30) ^a	17.4(0.99) ^a	21.0(1.38) ^a	24.0(1.84) ^a	18.8(1.99) ^a	17.8(2.26) ^a
10 ~ 20	13.0(0.79) ^b	14.0(0.93) ^b	11.3(0.84) ^b	9.3(0.96) ^b	11.6(0.92) ^b	9.5(0.72) ^b
20 ~ 30	8.0(0.62) ^c	9.8(0.67) ^c	7.3(0.63) ^c	5.5(0.57) ^c	7.9(0.80) ^b	8.5(0.84) ^b

括号内数字为标准差 ; a , b , c 表示差异显著 , 各层次之间比较 , $p < 0.05$ Values in parentheses are standard errors ; a , b , c are shown significant differences , $p < 0.05$

图 3 水曲柳和落叶松不同土层细根寿命比较
Fig.3 Comparison of fine root longevity of different soil layers for *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*

(Eissenstat & Yanai , 2002) ,包括遗传因子和树木本身生理状况(如林分年龄、根系年龄、真菌侵染类型和根系的生理结构)等(Eissenstat & Yanai , 1997)。不同树种之间比较(Eissenstat & Yanai , 2002)发现 ,生长快的树种通常细根寿命较短 ,慢生树种细根寿命较长。19 年生的水曲柳树高和胸径分别为 (11.55 ± 0.40) m和 (8.86 ± 0.76) cm ,落叶松分别为 (12.90 ± 1.03) m和 (12.50 ± 0.59) cm ,生长速度大于水曲柳。Black 等(1998)认为 ,尽管温度、日照时

间和其它环境因子直接影响到树木的地下过程 ,但在相同的立地条件下 ,树木本身的生理状况对细根寿命的影响可能强于环境因子。我们的研究结果也支持这一观点 ,因为水曲柳和落叶松是生长在同一立地条件下 ,土壤温度、水分、有效养分含量(有效 N 含量分别为 13.5 和 13.0 g·kg⁻¹)相近 ,因此很有可能两树种细根寿命的差异是由树木根系本身的遗传差异、生理差异和根系结构差异造成的(Pregitzer *et al.* , 1997 , 2002 ; Wells & Eissenstat , 2003) ,而环境因

图 4 水曲柳和落叶松不同季节细根寿命比较

Fig.4 Comparison of fine root longevity of different seasons for *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*

子对树种间寿命差异的影响相对较弱。

3.2 土壤资源的有效性与细根寿命

土壤温度和有效 N 含量是控制细根寿命的重要因子 (Pregitzer *et al.*, 2000; Burton *et al.*, 2000)。较高的土壤温度可增加细根的生产,促进细根的衰老和周转,缩短细根寿命(梅莉等, 2004)。Hendrick 和 Pregitzer(1993)研究发现,北部的糖槭林比南部林分细根寿命延长 75 d(两地土壤 15 cm 处温度生长季相差 2~4℃)。从全球细根周转数据来看(Gill & Jackson, 2000),年均温度增加 10℃,细根寿命降低 40%~90%。土壤有效 N 增加,也明显降低细根寿命(Hendrick & Pregitzer, 1993; Bloomfield *et al.*, 1996)。Aber 等(1985)和 Nadelhoffer 等(1985)总结了 14 个采用 N 平衡法估计温带森林细根寿命的研究数据,发现林分土壤从肥沃到贫瘠细根寿命范围在 167~1 223 d。King 等(2002)对火炬松(*Pinus taeda*)人工林施肥试验表明,施肥与对照相比细根寿命降低 34 d。针对土壤 N 的有效性与细根寿命的关系, Burton 等(2000)提出无论是种间还是种内随着 N 有效性增加细根寿命缩短的假设。森林土壤最大的特点是温度和有效养分随着土层加深而显著降低(表 1 表 2)。我们研究也表明,随土壤深度增加,两树种细根寿命延长。Anderson 等(2003)分析葡萄(*Vitis labruscana*)细根寿命发现,土层深度每增加 1 cm,根系的死亡危险率(Risk of mortality or hazard)降低 0.3%~0.7%。包括我们研究数据在内的许多结果支持 Burton 等(2000)假设的合理性,如北美糖槭(Burton *et al.*, 2000)、挪威云杉(*Picea abies*) (Majdi & Nylund, 1996; Majdi, 2001)、桃树(*Prunus persic*)

(Wells *et al.*, 2002)、美国黄松(*Pinus Ponderosa*) (Johnson *et al.*, 2000)等。但也有少数几个相反的结论,如 Hendrick 和 Pregitzer(1992)对糖槭林研究发现,土壤表层根系的寿命较长。目前,对于延长深层细根寿命的机理还不十分清楚, Gill 和 Jackson (2000)解释有 3 种可能:较高的土壤温度能够提高养分(尤其是 N)的矿化速率,增加 N 的有效性,进而导致根系代谢活性增加,寿命缩短;其次是根系呼吸随温度升高呈指数增长,降低了细根寿命;三是低温和贫瘠限制病原菌侵染和土壤植食性昆虫(Herbivory)的危害。

3.3 细根寿命的季节性

温带树种的生长过程由于受气候因子控制,细根的生长具有明显的季节规律(Hendrick & Pregitzer, 1992; Fahey & Hughes, 1994)。Burton 等(2000)对密西根州北部阔叶林研究表明,表层(0~10 cm)5 月出生的细根 1 年之内死亡率为 46%,7 和 10 月出生的细根分别为 35%和 39%。我们对水曲柳和落叶松观察发现,春季和秋季出生的细根较少,而夏季出生的细根较多(图 1),但是与夏季和秋季相比,春季出生的细根寿命最短(图 4)。显然,细根寿命与出生季节有密切关系。除了上节讨论的土壤温度和有效 N 因受季节控制而影响细根寿命之外,还与光合产物的季节分配有关。Eissenstat 和 Yanai(1997)认为,细根寿命长短是各器官对光合产物竞争的结果,地上部分生长竞争 C 的作用增加了细根死亡几率。对于许多温带落叶树种来说,春季细根生长先于叶的生长(如水曲柳)或同步生长(如落叶松),不可避免地发生地上部分与地下根系竞争光合产物,引起

内部源-汇关系发生变化,分配到根系中碳水化合物减少,进而导致部分细根寿命终止(Eissenstat *et al.*, 2000; 梅莉等 2004)。而且有研究表明,在春季展叶前生长的新根碳源主要来自于前一年贮存的碳水化合物(Pregitzer, 2003),一旦贮存的碳水化合物耗尽,细根就会死亡(Marshall & Waring, 1985)。而在夏季,叶子生长基本完成,可以同化大量的碳水化合物,并输入到根系中,而且具有适宜细根生长的温度和水条件,有利于细根寿命的延长。虽然,夏季较高的土壤温度导致细根呼吸加强(Ryan *et al.*, 1996; Burton *et al.*, 1996),维持消耗增加,但由于大量碳水化合物的供应,以及构建根系的消耗可能远远超过维持消耗,根系以延长寿命的策略来达到最大的投入产出(Cost-Benefit)(Eissenstat & Yanai, 1997)。秋季出生的细根,随土壤温度降低,木质化程度增加(如细根比根长下降)(程云环等 2005; 梅莉等 2006),细根寿命有延长趋势。

细根寿命是一个复杂的生理生态过程(Eissenstat & Yanai, 1997),自然条件下受多种因素综合作用,尤其是植物体内碳水化合物的数量和分配以及土壤资源有效性(Farrar & Jones, 2000)。目前关于细根寿命的控制机理了解还很少,但是内部生理因素和外部环境因素的作用不可忽视,究竟哪些因素控制细根寿命过程,是一个非常有意义的研究内容。

4 结 论

采用微根管技术在同一立地条件下对水曲柳和落叶松细根观测表明,水曲柳新生细根数量明显多于落叶松,新根生产主要集中在7和8月,占整个生长季的92.0%(水曲柳)和66.4%(落叶松),呈现出明显的季节规律。两树种之间、土层之间以及季节之间细根的存活曲线具有显著差异。水曲柳细根寿命长于落叶松,两树种的中位值寿命分别为(111 ± 7) d 和 (77 ± 4) d。两树种上层土壤(0 ~ 20 cm)细根中位值寿命低于下层(20 ~ 40 cm)细根中位值寿命(分别相差13和32 d)。春季出生的细根寿命较短,夏季和秋季出生的细根寿命较长。

参 考 文 献

Aber JD, Melillo JM, Nadelhoffer KJ, McClagherty C, Pastor J (1985). Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quality and form of nitrogen availability: a comparison of two methods. *Oecologia*, 66, 317–321.

Anderson LJ, Comas LH, Lakso AN, Eissenstat DM (2003). Multiplerisk factors in root survivorship: a four-year study in Concord

grape. *New Phytologist*, 158, 489–501.

Black KE, Harbron CG, Franklin M, Atkinson D, Hooker JE (1998). Differences in root longevity of some tree species. *Tree Physiology*, 18, 259–264.

Bloomfield J, Vogt KA, Wargo PM (1996). Tree root turnover and senescence. In: Waisel AEY, Kafkafi U eds. *Plant Roots: the Hidden Half* 2nd edn. Marcel Dekker Press, New York, 363–382.

Burton AJ, Pregitzer KS, Hendrick RL (2000). Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan Northern hardwood forests. *Oecologia*, 125, 389–399.

Burton AJ, Pregitzer KS, Zogg GP, Zak DR (1996). Latitudinal variation in sugar maple fine root respiration. *Canadian Journal of Forest Research*, 26, 1761–1768.

Cheng YH(程云环), Han YZ(韩有志), Wang QC(王庆成), Wang ZQ(王政权) (2005). Seasonal dynamics of fine root biomass, root length density, specific root length and soil resource availability in a *Larix gmelinii* plantation. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 29, 403–410. (in Chinese with English abstract)

Coleman MD, Dickson RE, Isebrands JG (2000). Contrasting fine root production, survival and soil CO₂ efflux in pine and poplar plantations. *Plant and Soil*, 225, 129–139.

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.

Eissenstat DM, Yanai RD (2002). Root life span, efficiency, and turnover. In: Waisel AEY, Kafkafi U eds. *Plant Roots: the Hidden Half* 3rd edn. Marcel Dekker Press, New York, 221–238.

Fahey TJ, Hughes JW (1994). Fine root dynamics in a northern hardwood forest ecosystem, Hubbard Brook Experimental Forest, NH. *Journal of Ecology*, 82, 533–548.

Farrar JF, Jones DL (2000). The control of carbon acquisition by roots. *New Phytologist*, 147, 43–53.

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

Hendrick RL, Pregitzer KS (1992). The demography of fine roots in a northern hardwood forest. *Ecology*, 73, 1094–1104.

Hendrick RL, Pregitzer KS (1993). Patterns of fine root mortality in two sugar maple forests. *Nature*, 361, 59–61.

Huang JH(黄建辉), Han XG(韩兴国), Chen LZ(陈灵芝) (1999). Advances in the research of (fine) root biomass in forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 19, 270–277. (in Chinese with English abstract)

Johnson MG, Phillips DL, Tingey DT, Storm MJ (2000). Effects of elevated CO₂, N-fertilization, and season on survival of ponderosa pine fine roots. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 220–228.

- Johnson MG, Tingey DT, Phillips DL, Storm MJ (2001). Advancing fine root research with minirhizotrons. *Environmental and Experimental Botany*, 45, 263 – 289.
- Joslin JD, Wolfe MH (1998). Impacts of water input manipulations on fine root production and mortality in a mature hardwood forest. *Plant and Soil*, 204, 165 – 174.
- King JS, Albaugh TJ, Allen HL, Buford M, Strain BR, Dougherty P (2002). Below-ground carbon input to soil is controlled by nutrient availability and fine root dynamics in loblolly pine. *New Phytologist*, 154, 389 – 398.
- Li LH(李凌浩), Lin P(林鹏), Xing XR(邢雪荣) (1998). Fine root biomass and production of *Castanopsis eyrei* forests in Wuyi Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 9, 337 – 340. (in Chinese with English abstract)
- Liu GS(刘光菘), Jiang NH(蒋能慧), Zhang LD(张连第), Liu ZL(刘兆礼) (1996). *Soil Physical and Chemical Analysis and Description of Soil Profiles* (土壤理化分析与剖面描述). Standards Press of China, Beijing, 5 – 37 (in Chinese).
- Majdi H(2001). Changes in fine root production and longevity in relation to water and nutrient availability in a Norway spruce stand in Northern Sweden. *Tree Physiology*, 21, 1057 – 1061.
- Majdi H, Nylund JE (1996). Does liquid fertilization affect fine root dynamics and lifespan of mycorrhizal short root? *Plant and Soil*, 185, 305 – 309.
- Marshall JD, Waring RH (1985). Predicting fine root production and turnover by monitoring root starch and soil temperature. *Canadian Journal of Forest Research*, 15, 791 – 800.
- Mei L(梅莉), Wang ZQ(王政权), Han YZ(韩有志), Gu JC(谷加存), Wang XR(王向荣), Cheng YH(程云环), Zhang XJ(张秀娟) (2006). Pattern of root standing biomass, specific root length and root length density in Manchurian ash plantation. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 17, 1 – 4. (in Chinese with English abstract)
- Mei L(梅莉), Wang ZQ(王政权), Cheng YH(程云环), Guo DL(郭大立) (2004). A review: factors influencing fine root longevity in forest ecosystems. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 704 – 710. (in Chinese with English abstract)
- Nadelhoffer KJ, Aber JD, Melillo JM (1985). Fine root, net primary production, and soil nitrogen availability: a new hypothesis. *Ecology*, 66, 1377 – 1390.
- Norby RJ, Jackson RB (2000). Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist*, 147, 3 – 12.
- Pregitzer KS (2003). Woody plants, carbon allocation and fine roots. *New Phytologist*, 158, 419 – 430.
- 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.
- Pregitzer KS, Hendrick RL, Fogel R (1993). The demography of fine roots in response to patches of water and nitrogen. *New Phytologist*, 125, 575 – 580.
- Pregitzer KS, King JS, Burton AJ (2000). Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist*, 147, 105 – 115.
- Pregitzer KS, Kubiske ME, Yu CK, Hendrick RL (1997). Relationships among root branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species. *Oecologia*, 111, 302 – 308.
- Pregitzer KS, Zak DR, Curtis PS, Kubiske ME, Teeri JA, Vogel CS (1995). Atmospheric CO₂, soil nitrogen and turnover of fine roots. *New Phytologist*, 129, 579 – 585.
- Ryan MG, Hubbard RM, Pongracic S, Raison RJ, McMurtrie RE (1996). Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status. *Tree Physiology*, 16, 333 – 343.
- Schoettle A, Fahey TJ (1994). Foliage and fine root longevity in pines. *Ecological Bulletins*, 43, 136 – 153.
- Smit AL, George E, Groenwold J (2000). Root observations and measurements at (transparent) interfaces with soil. In: Smit AL, Bengough AG, Engels C, van Noordwijk M, Pellerin S, van de Geijn SC eds. *Root Methods: a Handbook*. Springer-Verlag, Berlin, 235 – 271.
- 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.
- Wells CE, Eissenstat DM (2003). Beyond the roots of young seedlings: the influence of age and order on fine root physiology. *Journal of Plant Growth Regulation*, 21, 324 – 334.
- 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.
- Zhang XQ(张小全) (2001). Fine-root biomass, production and turnover of trees in relations to environmental conditions. *Forest Research* (林业科学研究), 14, 566 – 573. (in Chinese with English abstract)