

树木细根生产与周转研究方法评述

张小全¹, 吴可红², Dieter Murach³

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091; 2. Institute of Forest Botany, University of Goettingen, Buesgenweg 2, Goettingen, D-37077, Germany; 3. Institute of Silviculture, University of Goettingen, Buesgenweg 1, Goettingen, D-37077, Germany)

摘要: 树木细根在森林生态系统能量流动和物质循环中起重要的作用。树木细根研究及研究方法探讨也成为当今森林生态学的研究热点。在中国, 对树木细根生产和周转的研究尚未引起充分重视。在此介绍了目前国外普遍采用的树木细根研究方法及其优缺点、适用性以及不同方法的研究比较, 以期对我国开展树木细根方面的研究有所裨益。

关键词: 细根; 生产; 周转; 方法

A review of methods for fine-root production and turnover of trees

ZHANG Xiao-Quan¹, WU Ke-Hong², Dieter Murach³ (1. Research Institute of Forest Ecology and Environment, Beijing 100091, China; 2. Institute of Forest Botany, University of Goettingen, Buesgenweg 2, Goettingen, D-37077, Germany; 3. Institute of Silviculture, University of Goettingen, Buesgenweg 1, Goettingen, D-37077, Germany)

Abstract: It is well-known that fine-root plays a significant role in carbon flow and nutrient cycling of forest ecosystems. The fine-root study and its methods have been one of hot spots of forest ecology. However, the importance of fine-root has not been stressed yet in China and fine-root researches are seldom conducted. This paper introduced most of methods used in fine-root researches abroad, their advantages and disadvantages, suitability and comparison between different methods, aiming to provide basic methods and literatures of fine-root researches for Chinese researchers.

Key words: fine-root; production; turnover; method

文章编号: 1000-0933(2000)05-0875-09 中图分类号: Q948.1 文献标识码: A

1 细根在森林生态系统中的作用

树木根系不但起着固定树木的作用, 还是树木摄取、运输和贮存碳水化合物和营养物质以及合成一系列有机化合物的器官, 在森林生态系统能量和物质循环中发挥着十分重要的作用。

树木根系生物量可占森林生态系统总生物量的 4%~64%, 因林分种类和气候、土壤等环境因子而异^[1], 但不同直径大小根的功能不同。树木粗根尽管在根系生物量中占主要地位, 是碳水化合物的贮藏器官, 主要起着固定树木体的作用。就一定环境条件下特定树木根系而言, 根系的水分和养分吸收与根系生理活性、根表面积、平均直径、分布等因素有关。由于粗根表面积小、活性低、皮层脱落、无菌根, 因此在树木水分和养分吸收、根土相互作用和影响方面的作用甚微。

细根(Fine root)通常是指直径小于 2mm 的根, 包括菌根。虽然细根在树木根系总生物量中的比例小于 30%左右^[1~5], 但它具有的巨大的吸收表面积、生理活性强, 是树木水分和养分吸收的主要器官。同时多数树种细根有菌根浸染, 大大增加了吸收表面积。同时树木细根生长和周转迅速, 对树木碳分配和养分循环起着十分重要的作用。树木细根生命周期短至数天或几周^[6~9], 长至数月^[10, 11], 或 1 到几年^[2, 12~14]。树木

本文得到中国科学院院士、中国林业科学院研究员蒋有绪先生以及中国林业科学院研究员盛炜彤、徐德应和王彦辉等先生指教, 在此一并致谢。

收稿日期: 1999-12-06; 修订日期: 2000-04-20

作者简介: 张小全(1965~), 男, 重庆南川人, 博士, 副研究员。主要从事树木细根生态学研究。

细根年周转率(细根年生产量/细根生物量) $0.04 \sim 2.73/a^{[1 \sim 5, 15 \sim 18]}$ 甚至高达 $5 \sim 6/a^{[19, 20]}$ 。在温带,通过细根周转进入土壤的有机物占总输入量的 $14\% \sim 86.8\%$,大多数在 40% 以上 $^{[1, 18]}$ 。由于细根生产向地下输入的生物量占总输入(细根生产和地上枯落物输入)的 $6.2\% \sim 88.7\%$,平均 50% 左右 $^{[1 \sim 5, 15, 16, 18]}$ 。如果忽略细根的生产、周转和分解,土壤有机物质和营养元素的周转将被低估 $20\% \sim 80\%$ $^{[21]}$ 。由于细根周转率高,因此需要消耗大量的碳水化合物以维持树木生长所需的细根量。大量研究表明,森林生态系统中 $3\% \sim 84\%$ 的净初级生产用于细根生产,主要与树木种类和气候、土壤等环境因子有关,大多数研究在 $10\% \sim 60\%$ $^{[1 \sim 5, 16 \sim 18]}$ 。这部分细根的去向,直接影响林分或整个生态系统的碳平衡和养分循环。此外细根对环境胁迫的响应也敏感得多 $^{[22]}$ 。细根动态对环境变化具有重要指示作用,可反应树木或生态系统水平的健康状况 $^{[23, 24]}$ 。

尽管对植物根系的研究早在 18 世纪初就已开始,但由于在过去相当长时间内,对细根功能认识的不足以及细根研究的困难性和研究方法的限制,对细根的研究发展缓慢。近 40a 来,随着对细根功能的深入认识,研究方法的不断创新和发展,使细根研究成为植物生态学研究的一个热点。国内对树木细根生产和周转开展了少量研究 $^{[15, 16]}$ 。

2 主要研究方法

树木根系研究发展至今,出现了许多研究测定方法,直接测定方法包括挖掘法、整段标本法、根钻法、根室法、土柱法、剖面法、玻璃壁法、微根管法、生长袋法等;间接方法有氮平衡法、生态系统碳平衡法、碳通量法、淀粉含量法、同位素示踪法、非生物变量相关法等。每种方法均有其优、缺点,还没有一个普遍公认有关细根生物量、生产和周转的测定和计算方法。已有许多关于根系研究方法方面的描述、比较研究和评述 $^{[25 \sim 29]}$,现就近 20 多年来普遍采用的树木细根研究方法进行简单介绍和评述。

2.1 直接方法

2.1.1 根钻法(Auger method/soil core) 用根钻(内径通常为 $5 \sim 10\text{cm}$ 左右)在不同季节采取不同深度的土壤原状样品,通过清洗去除粘附于根表面的土粒,再进行根系分级、区分活根和死根,测定和计算细根生物量、根长、根表面积、根体积等根量指标以及根据连续采样获取的数据计算年或季节细根净生产和周转等。细根生产的计算方法有:1)极差法(Max-min method),计算最高和最低细根总生物量或活根生物量之差 $^{[30, 31]}$;2)积分法,将各次测定的细根生物量或活细根生物量的净增长(正值)累加 $^{[31, 32]}$;3)决策矩阵法(Decision matrix method),根据各次测定活细根和死细根的相对变化来计算细根生产量 $^{[33, 34]}$;4)分室通量模型(Compartmental flow model),根据一年中各次测定期间细根生物量(死根和活根)的变化和分解量进行计算 $^{[27]}$ 。由于细根在土壤中垂直和水平分布的异质性,为获得统计上可靠的数据,通常不少于 10 次重复。采样频率为 $1 \sim 8$ 周一次,通常每 4 周采样一次,采样时间应尽可能与细根生物量的峰值吻合,细根生长高峰期应缩短采样间隔 $^{[28, 29]}$ 。

根钻法是研究细根生物量、生产和周转最常用的方法,获得的数据可以很直观地用单位体积或面积土壤的根量来表示。甚至在一些不同方法比较中,将根钻法估计结果作为其它方法的参考标准 $^{[35, 36]}$ 。

根钻法由于要进行连续多次采样和测定,重复量大,因此工作量也大。根钻法不适于石质土壤的取样。许多树木细根生命周期很短,生长和死亡同时进行 $^{[6 \sim 9, 20]}$,在采样间隔期间生长而又消失的细根将无法测定到 $^{[28]}$;但若为此缩短采样间隔,无疑又会成倍增加工作量。如果采样时间不能与细根生产的高(低)峰吻合,会低估细根生产 $^{[27]}$ 。根钻法难以估计细根的分解,若细根生长无明显的季节变化,根钻法难以估算细根年生长量 $^{[28]}$ 。此外死根易于折断变碎,从而在处理和清洗中损失掉,但如果以细根重量作为度量指标,这部分损失可以忽略不计。正在死亡的细根,从视觉上难以对其死、活进行鉴别。在形态发生变化以前,细根可能已失去生理活性,这些均可能导致误差的出现 $^{[37]}$,但可通过显微镜切片观察建立视觉判断标准来克服。

一些研究认为根钻法会低估细根生产 $^{[38, 39]}$,因为它没有考虑细根分泌、呼吸、脱落等损失 $^{[28, 29]}$ 。同时两次采样间隔期间,部分细根可能会完成生长、死亡和分解全过程,以及细根生物量无明显季节变化,也会造成细根生产的低估 $^{[39 \sim 41]}$,采样间隔期越长,估计误差越大 $^{[37]}$ 。此外如果只用活细根量的变化来计算,则由于忽略了死根的变化和分解损失,估计结果会偏低。极差法和积分法也可导致细根生产的低估,特别是细

根周转率高的树种^[29,37],因此极差法和积分法仅适于细根周转慢、细根生长具有明显的季节性,且季节变化呈单峰型的林分。也有研究认为地下净初级生产可能被夸大,因为一年中数次采样会造成误差的累积,特别是采样频率较高时^[42~44]。夸大现象主要与计算方法有关,因为如果考虑统计上的差异显著性,随机误差的累积就会大为降低^[5,45~47]。

相对而言分室模型法由于考虑了细根的生长、死亡和分解,因此在理论上比其它 3 种计算方法更客观。分室模型法允许相对较长的采样时间间隔,且降低了在生物量峰值期采样的必要性,还可避免采样随机误差的积累;但在使用该方法时,随机采样误差有时会导致计算的生产和死亡为负值,这时应避免将负值改为零,否则会导致随机误差的正向积累,使计算结果夸大^[37]。但由于分室模型法计算细根生产的误差与分解速率估计误差呈指数关系^[37,41],而细根分解又难以准确测定,常用的网袋法一般会低估细根分解速率^[10],限制了分室模型法的应用。

2.1.2 生长袋法(Ingrowth bag/core) 用根钻打孔,将尼龙或塑料网袋(其外径略大于钻孔直径)放入孔中,再将砂土或除去所有根系的原土按层次和容重恢复到网袋及其缝隙中,一定时间后将网袋取出,测定其细根量。也可不用网袋而直接用土填充,取土时仍用根钻钻取。生长袋法可用于估计生态系统或林分细根生产量,特别是对根系生长快的潮湿热带森林生态系统的细根生产估计十分有效^[29]。其最主要缺点是生长环境的改变。如钻孔时挤压周围土壤,可影响根的生长;即使使用原土填充生长袋,但土壤团粒结构被改变或破坏,难以恢复到原状土的状态,土壤营养状况也可能被改变。细根在无根土壤中与正常有根土壤中的生长可能会有差异,无根土壤可能会促进细根生长^[48]。根系生长速度受其生长空间的影响,多大体积的生长袋适合于相应测定期根系的生长或与原土壤的生长空间一致,否则要准确估计单位面积或体积细根实际生长是困难的。比较研究表明,由于生长袋法忽略了观测期细根的周转以及对细根的切割伤害,造成细根生产的低估^[4,5,10]。对细根生长缓慢的森林生态系统,如寒温带针叶林,细根需要数月甚至 1a 的时间才能生长进入生长袋内^[28]。

基于上述优缺点,生长袋法适用于不同处理(施肥、灌溉等)或立地、环境条件细根生长的相对比较。若细根生长无明显的季节变化,用根钻法难以计算其年生产量,生长袋法则是可选方法之一。在应用生长袋法时,要避免在细根生长季节安放生长袋。从安放到取样的时间应足够长,至少应为 1a 以估计年净生产量,最好应 2a 以上^[28]。尽管砂土填充生长袋明显降低估计的细根生产,但不同处理之间的相对差异与原状土相似^[49],因此对于不同处理细根生长的比较研究,可用砂土填充生长袋,砂土可避免因原土中残留细根引起的误差,同时砂土中细根易于处理和清洗。

2.1.3 根室法(Rhizotrons) 根室是建于地下的根系观察实验室。通过根室内的玻璃壁,采用定期照像或在玻璃壁上用不同颜色笔绘图,或者计算细根与玻璃壁上网格线的相交次数,可对细根的出现、伸长、衰亡、消失进行连续观察和监测。最早的根室建于本世纪初的德国,发展到六七十年代德国、英国、美国和前苏联等国家均建有大型的现代化根室,并被应用于研究细根物候、生命周期、季节和日生长变化、不同措施对细根生长的影响等^[25,28]。随着微根管技术的发展,根室法的应用越来越少。

2.1.4 微根管法(Minirhizotrons) 微根管法研究根系的基本原理与根室法相似。最初的微根管技术是用肉眼观察,后经逐渐改进,如用潜望镜通过事先安装于土壤中的玻璃或透明塑料管来观察细根生长动态。玻璃管内安装有白炽灯或紫外灯和呈 45°斜放的袖珍镜子,根系的生长状态通过镜片反射出来。后来在观察孔安装袖珍望远镜以放大影像^[50],配以袖珍相机^[51,52]。近几年发展了用内视镜配以袖珍彩色摄像机进行自动观察摄像并配以高质量的录像带^[7,11,38,53~57]。同时,与微根管有关的影像处理方法和效率也得到迅速提高。过去一般是通过计算静态影像上细根与微根管表面或投影屏上网格的相交次数^[51,58~60],然后应用 Newman 的截线法或其它相似的方法计算根长。现在不少根系影像自动分析系统已开发出来,如 RHIZOGEN、ROOTS、RooTracker。利用这些计算机分析软件可直接对细根长度和直径、细根的死亡、生命周期和分解进行快速、准确的计算,大大降低了过去图像处理的时间、人力和物力耗费,被广泛应用于细根研究中^[7,8,11,38,53~56,61~65]。

用微根管法可进行不同层次细根生长动态和物候观察,可获取细根长度、密度、细根动态、侧根伸展、

根系生长深度、结构根与功能根的区分等定量信息^[66],以及根的颜色、分枝特征、细根衰亡、分解、寄生和共生微生物等定性信息^[54,59,60,67,68];也可用于不同处理的影响研究,如施肥、灌溉、水分胁迫、地上部分修剪、除草剂或杀虫剂的应用、土壤压实等^[54,65~67,69,70]。微根管法避免了根钻法的一系列问题,如估计细根的生命周期、死亡和分解等,并将空间变异性降到最低,因而对细根周转的观察更接近于实际^[56,71]。其主要缺点是不能测定单位面积的细根生物量和生产、细根化学组成及细根周转对土壤碳和养分循环的影响。微根管与土壤界面的微环境可能因安装不小心而改变,从而影响根系生长,如管-土空隙、粘土模糊管表面、管表划痕、漏光等。管-土界面可能会形成细根大量积累^[29]。土-管界面的土壤紧实度、温度、湿度等的改变也会影响根系生长^[29,66,72,73]。同时仅通过微根管拍摄的影像,难以区分不同植物种类的细根^[56],尤其是在植物或树木种类多样的热带、亚热带天然林生态系统或人工混交林生态系统中。由于安放微根管对根的伤害,一般要 1a 后,根才能重新取得平衡^[46,54,65],因此需要较长的观察周期。

与根钻法等比较,许多研究均证明微根管法低估了表土层细根量^[35,36,58~60,66,74~78],而夸大了深土层细根的量^[58,60,74~76]。前者被认为主要与表层光泄漏^[78,79]、微根管垂直安放^[79]、管-土界面缝隙或压实^[66,74,78]、土壤温度上升^[80]、土壤湿度或水分状况改变^[75,78,79]等。后者与细根倾向于沿微根管表面生长有关^[74,77]。Boehm 等^[35]和 Hendrick 等^[54]认为由于安放微根管对根的伤害,微根管在安放后一段时间内会低估细根量,需要相当长的时间才能与土壤取得平衡。多数研究认为,在安放 1a 后,根可以重新取得平衡^[46,54,65,67],而且 1a 后微根管观察的变异性也降低^[65]。基于上述表层低估的认识,Majdi^[71]认为微根管法不适于观察森林土壤 O 层的细根动态。Ruijter 等^[76]认为如果要研究细根的空间分布,最好用根钻法而避免微根管法;如果是研究不同处理(各种生物和非生物因素)的相对影响以及细根动态,微根管法较方便;微根管法也不适于研究不同土壤容重对细根生长的影响,因为土壤压实会促进细根趋于沿管-土界面生长。

也有不少研究表明,微根管法和根钻法研究结果并无显著差别^[54,65]。许多比较研究表明根钻法或土柱法与微根管法估计的平均细根量具有很好的相关关系^[52,58~60,75,77,78]而且如果舍去表层 0~10cm^[75]或 0~30cm 数据^[36,74],相关系数显著提高。这为微根管结合根钻法提供了实验依据。研究表明,微根管法和根钻法结合测定结果可客观地反映林分细根生产和周转,而根钻法和生长袋法显著低估细根生产和周转^[4,80,81]。同时用微根管法时应区分生长和死亡两个过程,否则细根生产和周转可被低估达 65%~70%^[81]。

上述引起细根生产误差的因素在某种程度上可人为地克服,如在微根管的管口加盖,安放微根管时尽量避免管-土空隙和粘土模糊管表面,避免管表划痕以及其它会影响细根生长或观察效果的因素^[56]。调整微根管的安放角度可大大降低管-土界面细根累积^[82]。

微根管法是观察细根功能和生长动态的最好方法,并可用于不同试验处理(施肥、干旱胁迫、灌溉、间伐等)对细根生长影响的研究。特别是该方法能对同一细根的出现、生长、衰老、死亡和消失进行连续观察,在研究细根周转率、生命周期和分解速率等方面尤其有用^[56]。为了更直观地表达细根生产和周转,常结合根钻法等方法进行,建立根钻法与微根管法测定的细根长度之间以及细根生物量与细根数量、长度、直径的相关关系,进而计算细根生物量生产、周转、分解及其对土壤碳和养分循环的贡献等^[38,64,71,80,83]。但值得注意的是,两种方法之间的细根长度关系因土壤种类、植物材料、根钻取样、微根管安放以及观测人员有关^[22],因此最好对每次试验均分别建立相应的相关关系。微根管可以垂直^[67,81]、水平^[84]或以不同的倾斜角度^[11,53,58,59,83]安放。倾斜安放主要是为了避免细根沿微根管向下生长。

2.1.5 土柱法(Monoliths) 土柱法是将方形金属取样器打入土层中,挖取土柱,带回室内用根钻法相似的方法处理样品。细根分布可通过采取不同深度的土柱来分析测定。取样器的大小因研究对象和目的而异,从 10×10×10cm³ 到 20×20×30(20~30)cm³ 不等,一般体积在 1000~5000cm³ 之间^[25,28]。该方法的优点是土样不会象用根钻取样那样受到挤压,也可用于硬实的犁底层的取样。其缺点是由于体积大,需要的样品处理时间和贮藏空间增加,常导致重复次数的不足。同时它对样地立地的扰动也较大。目前土柱法应用不多,主要用于研究幼树或苗木根系的生长^[85],用于成熟林分较少。该方法适于研究单棵幼树的根系生物量和生长。

2.1.6 挖掘法(Excavation) 挖掘法是最传统的一种根系研究法,主要用于研究测定树木粗根(直径 $>10\text{mm}$)生物量以及树木根系结构、分枝状况。常将该法测定的粗根生物量干重与树木胸径、树高等建立回归关系,以用于在其它情况下树木粗根生物量的估计。在挖掘根系时,通常会有许多粗根残留在土壤中,但可通过建立断根直径与重量的关系,对断根进行估计。

挖掘法是研究树木根系结构唯一有效的方法,但费时、费力,且只能一次性地对单棵树木进行研究,无法对根系生长和功能进行长期的观察研究。挖掘法也是我国迄今为止普遍采用的树木根系研究方法。

2.2 间接方法

由于直接测定法耗费人力、财力和时间,并且各种方法都存在一些不足。许多研究人员试图通过间接的方法来估计细根生物量和生产^[45,47,86~89]。

2.2.1 氮平衡法(Nitrogen budget) 该方法假定细根生产受土壤矿化氮控制,并假设:①根系不存在N的转运;②稳态条件;③可矿化N全部被植物吸收;④N限制植物生长。通过对生态系统N输入、植物N贮量变化和土壤N的矿化速率的测定,对细根生产进行估计^[45,47]。但上述这些假设条件在多数情况下并不成立,如一些寒温带针叶林细根存在N的转运^[90],稳态条件一般不存在;矿化氮也不可能全部被植物吸收;在某些生态系统中,N并不是限制生长的主要因素,而是其它环境因素如土壤水分等。不同生态系统细根生产对N的响应也不一致,甚至对不同形态的有效氮的响应也不同^[45,47]。因此N平衡方法仅适于上述假设成立、植物生长受土壤N的限制以及细根生产对N的响应已十分清楚的生态系统。如Aber等^[45]用该方法估计的细根生产与根钻法相近,而Ruess等^[3]用氮平衡法的估计结果明显低于根钻法。

2.2.2 生态系统碳平衡法(Ecosystem carbon budget) 该方法要求除细根以外的其它部分生物量以及碳分配比率已知,通过尺度转换技术或直接测定方法可获得林分或生态系统水平的净同化量和呼吸速率,从理论上讲,该方法无疑是估计细根生产的理想方法,如Agren等^[86]。但叶片到冠层光合作用和呼吸作用的尺度转换仍是当今林木生理生态学的一大难题,直接测定法费用昂贵且存在较大的不确定性。多数比较研究表明碳平衡法估计的细根生产量明显要比根钻法高^[45,46]。

2.2.3 淀粉含量法 该方法基于细根生产所需碳与植物器官(如树干和粗根)中淀粉含量和温度有关^[87,88],通过测定器官中淀粉含量来估计细根生产量。但淀粉含量与细根生产的关系因树种和立地条件而异^[29],因此应用此方法需测定每个树种和立地条件上对应的相关关系,适宜于对生态系统的长期定位研究。

2.2.4 土壤碳通量法(Soil carbon flux) 通过测定土壤 CO_2 通量和地上枯落物碳输入来估计分配到根的总碳量(包括地下凋落物和根的呼吸)^[89]。其优点是可利用地上部分的测定(枯落物和土壤呼吸)来估计地下碳分配。但犹如氮平衡法一样,该方法也要求稳态条件。土壤呼吸的测定也存在很大的不确定性。土壤呼吸通常是测定24h的 CO_2 释放量,然后利用温度因子计算月和年的 CO_2 释放量。而土壤中各组分(如根、分解微生物)对在土壤 CO_2 释放总量中所占的份额因生态系统和纬度等因子而异^[29]。枯落物输入量与其分解释放的 CO_2 的量并不总是呈线性关系。枯落物化学成分不同,分解速率不同,其对 CO_2 释放量的影响可能比枯落物量更大,因此用该方法仅仅能大概估计实际细根生产的上限^[29]。

3 结论与建议

由上述分析可知,由于应用间接方法来估计细根生产与周转要求特定的假设条件或大量与林分生产和碳、氮分配有关的基础数据,难以直接应用,野外直接测定成为目前研究细根生物量、生产和周转的主要方法。其中根钻法、微根管法和生长袋法尽管都存在一些不足,但却是目前细根研究最适用、应用最广泛的研究方法。3种方法各有优缺点,某些不足可通过人为方法克服。根钻法可对细根生物量、生产进行测定,结果直观,且仪器成本低,但工作量大;微根管法可对细根生长、衰老、死亡甚至分解的整个动态过程进行连续的跟踪观察,便于研究描述细根的生产、周转、生命周期、分解,并适用于不同环境条件或处理的试验研究,但研究结果不够直观,不能得出单位面积的生产量或周转量,且仪器成本高;生长袋法成本低,可用于不同环境条件或处理的细根生产的相对比较研究,但难以用来描述生态系统或林分细根的绝对生产量或物质分配。根钻法和微根管法结合是目前细根研究的理想方法。根据作者实际研究以及前文所述的国外研

究试验,制定树木细根的观察测定方案时,需考虑以下因素:①研究目的。如上所述,每种方法各有优缺点,应根据不同的研究目的选择研究方法。如对不同环境条件或试验处理的比较研究,用生长袋法简便、适用、成本低。若要分析细根养分含量,须用根钻取样。②现有仪器。在无微根管的条件下,根钻法和生长袋法无疑是最适用的方法。③研究对象。对苗木的研究,建议用土柱法;对未郁闭的幼林,要尽可能增加重复次数;而对郁闭林分可采用随机采样方式。④尽量降低对样地的扰动。如挖掘法和土柱法将对样地造成很大的扰动,因此如果要对样地进行长期的研究和监测,这两种方法是不可取的。⑤充分考虑细根生长的季节节律,如果对细根生长的物候期不清楚,可进行预备研究观察。使根钻法或土柱法采样时间尽可能与细根生长的高峰和低潮吻合,从而可降低采样强度,提高准确性。生长袋和微根管的安放应尽可能在细根生长停滞期或生长低峰期。同时如果细根生长无明显的季节变化,尽可能避免根钻法。⑥测定时间尽可能长以便于观察细根生长的季节和年变化,通常应在 2a 以上,尤其是微根管法。⑦尽可能按根系的功能作用划分根直径等级。 $<1\text{mm}$ 、 $1\sim 2\text{mm}$ 、 $2\sim 5\text{mm}$ 和 $>5\text{mm}$ 是常用的分极标准。⑧尽可能考虑到样地的空间异质性,样品应尽可能代表各种不同的环境因素。如土壤石砾含量、不透水层、硬盘等,不但对根系生长和分布产生影响,而且直接影响采样方法(如石砾含量高时用根钻法就不可取)。样地微环境变异大时,必须增加采样重复次数,使测定结果代表林分或生态系统的平均水平。多数情况下,还需分层采样。⑨为计算细根生产和周转,样品处理时须区分出死根和活根。尽可能区别不同的植物种类(灌木、草本植物和不同树木种类)。在没有经验的条件下,要开展大量预备研究观察,以掌握各种方法和不同植物种类区分死、活根的视觉经验。⑩尽可能采用多种方法进行比较研究。

所有直接测定方法中都需要区分出活根和死根,因为活根和死根具有不同的季节动态,细根总生物量的季节变化相对单独的活根和死根量而言可能不十分明显,而且仅通过总细根量的变化是不能对细根生产进行估计的。活/死细根比也是十分重要的根系参数,在不同季节、不同土壤水平和垂直层、不同树种和不同年龄,活/死根比不同,不能用某次采样测定的活/死根比来类推其它时间的比值^[91~93]。土壤水分、养分等都会对活/死根比产生重要影响^[94~95]。死、活根的区分可通过视觉、机械拉扯或化学方法进行。通过在显微境下切片观察细根横切面颜色等特征可很容易地区分出死根和活根,但这会浪费大量的精力和时间,最好是建立一种直观的视觉区分方法或机械拉扯方法。如活根富弹性、坚硬,颜色鲜艳;而死根颜色较暗,用镊子和解剖刀顺向拉扯,死细根易脆,易折断,但是任何鉴定标准都需在显微镜下经染色试验验证^[28]。有时很难通过视觉或机械方法来区分,特别是对介于死根与活根之间正在死亡的细根。于是化学方法应运而生,如利用碘化钾碘溶液(Iodine-potassium iodide solution)染色以鉴定是否存在淀粉粒,活根含有淀粉粒,而死根则无,正在衰亡的根淀粉粒明显较少^[28]。还可用三苯四唑氯(Triphenyltetrazolium chloride)、三苯四唑溴(Triphenyltetrazolium bromide)和刚果红来区分死根和活根^[25]。对于种类繁多的生态系统,可根据研究目的分类区分种类和死、活根,如只区分出目的树种或乔木树种,其它灌草类归为一类。需要强调的是,无论是区分死、活根,还是区分不同植物种类的细根,均要通过显微切片或染色等方法进行预备研究以建立区分标准。

参考文献

- [1] Vogt K A, Vogt D J, Palmiotto P A, *et al.* Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil*, 1996, **187**: 159~219.
- [2] Bausch J and Bartsch N. Fine-root growth in beech (*Fagus sylvatica*) forest gaps. *Can. J. For. Res.*, 1996, **26**: 2153~5159.
- [3] Russ R W, Van Cleve K, Yarie J, *et al.* Contributions of fine root production and turnover to the carbon and nitrogen cycling in taiga forests of the Alaskan interior. *Can. J. For. Res.*, 1996, **26**: 1326~1336.
- [4] Steele S J, Gower S T, Vogel J G, *et al.* Root mass, net primary production and turnover in aspen, jack pine and black spruce forests in Saskatchewan and Manitoba, Canada. *Tree Physiology*, 1997, **17**: 577~587.
- [5] Sundarapandian SM and 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. *For. Ecol. Manage.*, 1996, **86**: 181~192.
- [6] Reid J B, Sorensen I and Petrie R A. Root demography in kiwifruit (*Actinidia deliciosa*). *Plant Cell Environ.*, 1993, **16**: 949~957.

- [7] Hooker J E, Black K E, Perry R L, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi induced alteration to root longevity of poplar. *Plant and Soil*, 1995, **172**: 327~329.
- [8] Black K E, Harbron C G, Franklin M, *et al.* Differences in root longevity of some tree species. *Tree Physiology*, 1998, **18**: 259~264.
- [9] 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. *Tree Physiology*, 1996, **16**: 145~152.
- [10] Fahey T J and Hughes J W. Fine root dynamics in a northern hardwood forest ecosystem, Hubbard Brook Experimental Forest. *NH. J. Ecol.*, 1994, **82**: 533~548.
- [11] Hendrick R L and Pregitzer K S. Spatial variation in root distribution and growth associated with minirhizotrons. *Plant and Soil*, 1992, **143**: 283~288.
- [12] Alexander I J, Fairley R I. Effects of N fertilization on populations of fine roots and mycorrhizae in spruce forest. *Plant and Soil*, 1983, **7**: 49~53.
- [13] Edwards N T, Harris W F. Carbon cycling in a mixed deciduous forest floor. *Ecology*, 1977, **58**: 431~437.
- [14] Orlov A Y. Significance of diyn feeding tree roots on the organic cycle of the forest. *Zh. Obsch. Biol.*, 1966, **27**: 40~46.
- [15] 廖利平, 陈楚莹, 张家武. 杉木、火力楠纯林及混交林细根周转的研究. *应用生态学报*, 1995, **6**(1): 7~10.
- [16] 单建平, 陶大立, 王 渺. 长白山阔叶红松林细根周转的研究. *应用生态学报*, 1993, **4**(3): 241~245.
- [17] Wu K-H, Jentschke G and Godbold D L. The dynamics of fine root biomass and production in two beech (*Fagus sylvatica* L.) ecosystems. In: Jahrestagung der Gesellschaft für Ökologie, Muencheberg, 1~4 September 1997. Bulletin of German Ecology Society, 1997.
- [18] Wu K-H. Fine root production and turnover and its contribution to nutrients cycling in two beech (*Fagus sylvatica* L.) ecosystems. Goettingen: Ph. D thesis, University of Goettingen, 1999.
- [19] Schoettle A W and Fahey T J. Foliage and fine root longevity of pines. *Ecol. Bull.*, 1994, **43**: 136~153.
- [20] Rytter, R-M and Rytter L. Growth, decay and turnover rates of fine roots of basket willows. In: *Fine-Root Production and Carbon and Nitrogen Allocation in Basket Willow*. Doctoral thesis, Uppsala; Swedish Univ. of Agric. Sci., 1997.
- [21] Vogt K A, Grier C C and Vogt D J. Production, turnover and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Adv. Ecol. Res.*, 1986, **15**: 303~377.
- [22] Box J E Jr. Modern Methods for Root Investigations. In: Waisel Y., Eshel A and Kafkafi U eds. *Plant Roots: The Hidden Half (second edition, revised and expanded)*. New York: Marcel Dekker, Inc. 1996, 193~237.
- [23] Bloomfield J, Vogt K A and Vogt D J. Decay rate and substrate quality of fine roots and foliage of two tropical tree species in the Luquillo experimental forest, Puerto Rico. *Plant and Soil*, 1993, **150**: 233~245.
- [24] Vogt K A, Publicover D A, Bloomfield J, *et al.* Belowground responses as indicators of environmental change. *Environ. Exp. Bot.*, 1993, **33**: 189~205.
- [25] Boehm W. Methods of Studying Root Systems. New York: Springer-Verlag, 1979.
- [26] Murach D and Parth a. Assessment of methods used in root ecological field studies of the research center forest ecosystems in Goettingen. Goettingen, 2000.
- [27] Vogt K A, Grier C C, Gower S T, *et al.* Overestimation of net root production: A real or imaginary problem? *Ecology*, 1986, **67**: 577~579.
- [28] Vogt K A and Persson H. Measuring growth and development of roots. In: Lassoie J. P. and Hinckley T. M. eds. *Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology*. Boston: CRC Press, Inc. 1991, 477~501.
- [29] Vogt K A, Vogt D J, Bloomfield J. Analysis of some direct and indirect methods for estimation root biomass and production of forests at an ecosystem level. *Plant and Soil*, 1998, **200**: 71~89.
- [30] McClougherty C A, Aber J D and Melillo J M. The role of fine roots in the organic matter and nitrogen budgets of two forest ecosystems. *Ecology*, 1982, **63**: 1481~1490.
- [31] Persson H. Root dynamics in a Young Scots pine stand in central Sweden. *OIKOS*, 1978, **30**: 508~519.
- [32] Harris W F, Kinerson R S and Edwards N T. Comparison of belowground biomass in natural deciduous forests and loblolly pine plantation. *Pedobiologia*, 1977, **17**: 369~381.
- [33] Fairley R L and Alexander I J. Methods of calculating fine root production in forests. In: Fitter A. H., Atkinson D., Read D. J. *et al.* eds. *Ecological Interactions*. Boston: Blackwell Scientific Publications, 1985, 37~42.
- [34] Murach D. Feinwurzelumsätze auf bodensauren Fichtenstandorten. *Forstarchiv*, 1991, **62**: 12~15.
- [35] Boehm W, Maduakor H and Taylor H M. Comparison of five methods for characterizing soybean rooting density and development. *Agron. J.*, 1977, **69**: 415~419.
- [36] Samson B K and Sinclair T R. Soil core and minirhizotron comparison for the determination of root length density. *Plant and Soil*, 1994, **161**: 225~232.
- [37] Publicover D A and Vogt K A. A comparison of methods for estimation forest fine root production with respect to sources of error. *Can. J. For. Res.*, 1993, **23**: 1179~1186.
- [38] Hendrick R L and Pregitzer K S. Patterns of fine root mortality in two sugar maple forests. *Nature*, 1993, **361**: 59~61.
- [39] Kurz W A and Kinmmis J P. Analysis of some sources of error in methods used to determine fine root production in forest ecosystems: a simulation approach. *Can J. For. Res.*, 1987, **17**: 909~912.
- [40] Lehmann J and Zech W. Fine root turnover of irrigated hedgerow intercropping in Northern Kenya. *Plant and Soil*,

- 1998, **198**:19~31.
- [41] Santantonio D and Grace J C. Estimating fine-root production and turnover from biomass and decomposition data: a compartmental model. *Can. J. For. Res.*, 1987, **17**:900~908.
- [42] Sala O E, Biondini M E and Lauenroth W K. Bias in estimates of primary production: an analytical solution. *Ecol. Modeling.*, 1988, **44**:43~55.
- [43] Singh J S, Jauenroth W K, Hunt H W, *et al.* Bias and random errors in estimators of net root production. *Ecology*, 1984, **65**:1760~1764.
- [44] Nadelhoffer K J and Raich J W. Fine root production estimates and belowground carbon allocation in forest ecosystems. *Ecology*, 1992, **73**:1139~1147.
- [45] Aber J D, Mellilo J M, Nadelhoffer K J, *et al.* Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: a comparison of two methods. *Oecologia*, 1985, **66**:317~321.
- [46] Burke M K and Raynal D J. Fine root growth phenology, production, and turnover in a northern hardwood forest ecosystems. *Plant and Soil*, 1994, **162**:135~146.
- [47] Nadelhoffer, K J, Aber J D and Mellilo J M. Fine roots, net primary production, and soil nitrogen availability: A new hypothesis. *Ecology*, 1985, **66**:1377~1390.
- [48] Friend A L, Eide M R and Hinckley T M. Nitrogen stress alters root proliferation in Douglas-fir seedling. *Can. J. For. Res.*, 1990, **20**:1524~1529.
- [49] Finér L, Messier C and De Grandpré L. Fine-root dynamics in mixed boreal conifer-broad-leaved forest stands at different successional stages after fire. *Can. J. For. Res.*, 1997, **27**:304~314.
- [50] Richards J H. Root growth response to detoliation in two *Agrophron* bunchgrassess: field observations with an improved root periscope. *Oecologia*, 1984, **64**:21~25.
- [51] Upchurch D R and Ritchie J R. Battery operated color video camera for root observations in mini-rhizotrons. *Agron. J.*, 1984, **76**:1015~1017.
- [52] Vos J and Groenwold J. Estimation of root density by observation tube and denscope. *Plant and Soil*, 1983, **74**:295~300.
- [53] Hendrick R L and Pregitzer K S. The demography of fine roots in a northern hardwood forest. *Ecology*, 1992, **73**:1094~1104.
- [54] Hendrick R L and Pregitzer K S. The dynamics of fine root, length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems. *Can. J. For. Res.*, 1993, **23**:2507~2520.
- [55] Hendricks J J, Nadelhoffer K L and aber J D. Assessing the role of fine roots in carbon and nutrient cycling. *Tree*, 1993, **8**:174~178.
- [56] Hendrick R L and Pregitzer K S. Applications of minirhizotrons to understand root function in forests and other natural ecosystems. *Plant and Soil*, 1996, **185**:293~304.
- [57] Kosola K R, Eissenstat D M and Graham J C. Root demography of mature citrus trees; the influence of *Phytophthora nicotianae*. *Plant and Soil*, 1995, **171**:283~288.
- [58] Bragg P L, Gove G and Cannel R Q. A comparison of methods, including angled and vertical minirhizotrons, for studying root growth and distribution in a spring oat crop. *Plant and Soil*, 1983, **73**:435~440.
- [59] Majdi H, Smucker A J M and Persson H. A comparison between minirhizotron and monolith sampling methods for measuring root growth of maize (*Zea mays*). *Plant and Soil*, 1992, **147**:127~134.
- [60] Upchurch D R and Ritchie J R. Root observations using a video recording system in mini-rhizotrons. *Agron. J.*, 1983, **75**:1009~1015.
- [61] Gross K L, Peters A and Pregitzer K S. Fine root growth and demographic responses to nutrient patches in four old-field plant species. *Oecologia*, 1993, **95**:61~64.
- [62] Hooker J E and Atkinson D. Application of computer-aided image analysis to studies of arbuscular endomycorrhizal fungi effects on plant root system morphology and dynamics. *Agronomie*, 1992, **12**:821~824.
- [63] Smit A L and Zuin A. Root growth dynamics of Brussels sprouts (*Brassica oleracea var. Gemmifera*) and leeks (*Allium porrum* L.) as reflected by root length, root colour and UV fluorescence. *Plant and Soil*, 1996, **185**:269~278.
- [64] Rytter R-M. *Fine-root production and carbon and nitrogen allocation in Basket Willow*. Uppsala: Doctoral thesis, Swedish Univ. of Agric. Sci., 1997, 1~35.
- [65] Rytter R-M and Hansson A-C. Seasonal amount, growth and depth distribution of fine roots in an irrigated and fertilized, *Salix viminalis* L. plantation. *Biomass and Bioenergy*, 1996, **11**(2~3):129~137.
- [66] McMichael B L and Taylor H M. Applications and limitations of rhizotrons and minirhizotrons. In: Taylor H. M. ed. *Minirhizotron Observation Tubes; Methods and Applications for Measuring Rhizosphere Dynamics*. Madison: ASA Spec. Publ. no. 50. ASA, CSSA, SSSA, Inc. 1987, 1~13.
- [67] Majdi H and Nylund J-E. Does liquid fertilization affect fine root dynamics and lifespan of mycorrhizal short root? *Plant and soil*, 1996, **185**:305~309.
- [68] Smucker A J M, Ferguson J C, Debruyn W P, *et al.* Image analysis of video-recorded plant root systems. In: Taylor H. Mo. ed. *Minirhizotron Observation Tubes; Methods and Applications for Measuring Rhizosphere Dynamics*. Madison: ASA Spec. Publ. no. 50. ASA, CSSA, SSSA, Inc. 1987, 67~80.
- [69] Majdi H and Rönkä P. Demography of fine roots in response to nutrient applications in a Norway spruce stand in SW Sweden. *Ecoscience*, 1997.

- [70] Pregitzer K S, Zak D R, Curtis P S, *et al.* Atmospheric CO₂, soil nitrogen and turnover of fine roots. *New Phytol.*, 1995, **129**: 579~585
- [71] Majdi H. Root sampling methods-applications and limitations of the minirhizotron technique. *Plant and Soil*, 1996, **185**: 255~258.
- [72] Bloomfield J, Vogt K A and Wargo P M. Tree root turnover and senescence. In: Waisel Y., Eshel A. and Kafkafi U. eds. *Plant Roots: The Hidden Half (second edition, revised and expanded)*, New York: Marcel Dekker, Inc. 1996, 363~381.
- [73] Van Rees K C J. Soil temperature effects from minirhizotron lighting systems. *Plant and Soil*, 1998, **200**: 113~118.
- [74] Parker C J, Carr M K V, Jarvis N J, *et al.* An evaluation of the minirhizotron technique for estimating root distribution in potatoes. *J. Agric. Sci.*, 1991, **116**: 341~350.
- [75] Vos J and Groenwold J. The relation between root growth along observation tubes and in bulk soil. In: Taylor H. M. ed. *Minirhizotron Observation Tubes: Methods and Applications for Measuring Rhizosphere Dynamics*. Madison: American Society of Agronomy Special Publication Number 50. Am. Soc. Agron. 1987, 39~49.
- [76] Ruijter F J, Veen B W and Van Oijen M. A comparison of soil core sampling and minirhizotrons to quantify root development of field-grown potatoes. *Plant and Soil*, 1996, **182**: 301~312.
- [77] Heeraman D A, Grown P H and Juma N G. A color composite technique for detecting root dynamics of barley (*Hordeum vulgare* L.) from minirhizotron images. *Plant and Soil*, 1993, **157**: 275~287.
- [78] Ball-Coelho B, Sampaion E V S B, Tiessen H, *et al.* Root dynamics in plant and ratoon crops of sugar cane. *Plant and Soil*, 1992, **142**: 297~305.
- [79] Levan M A, Ycas J W and Hummel J W. Light leak effects on near-surface soybean rooting observed with minirhizotron. In: Taylor H. M. ed. *Minirhizotron Observation Tubes: Methods and Applications for Measuring Rhizosphere Dynamics*. Madison: American Society of Agronomy Special Publication Number 50. Am. Soc. Agron. WI, USA, 1987, 89~98.
- [80] Hansson A-C, Zhao A and Andrén O. Fine-root production and mortality in degraded vegetation in Horqin sandy rangeland in Inner Mongolia, China. *Arid Soil Res. Rehab.*, 1995, **9**: 1~3.
- [81] Rytter R-M. Fine-root production and turnover in a willow plantation estimated by different calculation methods. In: *Fine-Root Production and Carbon and Nitrogen Allocation in Basket Willow*. Uppsala: Doctoral thesis, Swedish Univ. of Agric. Sci., 1997.
- [82] Brown D A and Upchurch D R. Minirhizotrons: A summary of methods and instruments in current use. In: Taylor H. M. ed. *Minirhizotron Observation Tubes: Methods and Applications for Measuring Rhizosphere Dynamics*. Madison: American Society of Agronomy Special Publication Number 50. Am. Soc. Agron. 1987, 15~30.
- [83] Cheng W, Coleman D C and Box J E Jr. Root dynamics, production and distribution in agroecosystems. *Plant and Soil*, 1990, **162**: 135~46.
- [84] Goins G D and Russelle M P. Fine root demography in alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Plant and Soil*. 1996, **185**: 281~291.
- [85] Fabiao A, Madeira M, Steen E. *et al.* Development of root biomass in an *Eucalyptus globulus* plantation under different water and nutrient regimes. *Plant and Soil*, 1995, **168/169**: 215~223.
- [86] Agren G I, Axelsson B, Flower-Ellis J G K, *et al.* Annual carbon budget for a young Scot pine. In: Persson T. Ed. *Structure and Function of Northern Coniferous Forests-An Ecosystem Study*, 1980, 307~313.
- [87] Marshall J D and Waring R H. Predicting fine root production and turnover by monitoring root starch and soil temperature. *Can. J. For. Res.*, 1985, **15**: 791~800.
- [88] Vogt K A, Vogt D J, Moore E E, *et al.* Estimating Douglas-fir fine root biomass and production from living bark and starch. *Can. J. For. Res.*, 1985, **15**: 177~179.
- [89] Raich J W and Nadelhoffer K J. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: Global trends. *Ecology*, 1989, **70**: 1346~1354.
- [90] Vogt K A, Vogt D J, Asbjornsen H, *et al.* Roots, nutrients and their relationship to spatial patterns. *Plant and Soil*, 1995, **168/169**: 113~123.
- [91] Santantonio D and Hermann R K. Standing crop, production and turnover of fine roots on dry, moderate and wet sites of mature Douglas fir in western Oregon. *Ann. Sci. For.*, 1985, **42**: 113~142.
- [92] Persson H. Dynamics aspects of fine-root growth in a Scots pine stand with and without near-optimum nutrient and water regimes. *Acta Phytogeogr. Suec.*, 1980, **68**: 101~110.
- [93] Grier C C, Vogt K A, Keyes M R, *et al.* Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystems of the Washington Cascades. *Can. J. For. Res.*, 1981, **11**: 155~167.
- [94] Bowen G D. Tree roots and the use of soil nutrients. In: Bowen G. D. and Nambiar E. K. S. eds. *Nutrition of Plantation Forest*. New York: Academy Press, 1984, 147.
- [95] Vogt K A, Dahlgren R, Ugolini F, *et al.* Aluminum, Fe, Ca, Mg, K, Mn, Cu, Zn and P in above- and belowground biomass. II. Pools and circulation in a subalpine *Abies amabilis* stand. *Biogeochemistry*, 1987, **4**: 277.