

水曲柳和落叶松细根形态及母根与子根比例关系

王向荣¹, 谷加存¹, 梅 莉¹, 韩有志^{1,2}, 于水强¹, 史建伟¹, 于立忠¹

(1. 东北林业大学 林学院, 哈尔滨 150040; 2. 山西农业大学 林学院, 太谷 030801)

摘要: 细根(直径 < 2 mm)的分枝是根系重要的结构特征, 不同根序等级的细根在养分和水分吸收、C 的消耗和寿命方面具有较大的差异。定量研究各根序等级之间的比例关系对认识细根死亡的顺序具有重要的理论意义。根据 Pregitzer 等 2002 年提供的方法, 研究了 17 年生水曲柳(*Fraxinus mandshurica* Rupr.) 和落叶松(*Larix gmelinii* Rupr.) 人工纯林 1~5 级细根的直径、长度、比根长、生物量和数量。结果表明, 两树种细根中 1 级根序的数量占总根系数量 80%~90%, 它们直径小、长度短、比根长高。随着根序等级(1 级~5 级)的增加细根直径增粗和长度增加、比根长减小。细根的数量和生物量在上下土层的分布受土壤资源有效性的影响。水曲柳 5 级根序~2 级根序之间母根与子根的数量关系是 1:3, 落叶松是 1:2~3。2 级根序与 1 级根序之间母根与子根的数量关系, 水曲柳是 1:10~12, 落叶松是 1:8。如果当年生长的 1 级细根当中保持 1:3 的比例, 将有 65%~75% 的 1 级细根死亡, 占根系总数的 55%~65%, 总长度的 40%~50%, 以及总生物量的 20%~30%。

关键词: 细根分枝; 细根形态; 母根; 子根; 水曲柳; 落叶松

文章编号: 1000-0933(2006)06-1686-07 中图分类号: Q143, Q948.1, S718.42, S718.5 文献标识码: A

Fine root order morphology and proportion between mother roots and daughter roots in *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii* plantations

WANG Xiang-Rong¹, GU Jia-Cun¹, MEI Li¹, HAN You-Zhi^{1,2}, YU Shui-Qiang¹, SHI Jian-Wei¹, YU Li-Zhong¹ (1. School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; 2. School of Forestry, Shanxi Agriculture University, Taigu 030801, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1686~1692.

Abstract: Branching order of lateral roots is a fundamental characteristic of form in root system, roots of different orders display markedly differences in morphology, anatomy, physiology, and longevity. However, the position of an individual root on the complex lateral branching network has often been ignored, and the knowledge of relationships between the formation of the branching roots and function is limited. More recently, studies on root order have found that fine roots of the first order at the distal end of a root system, which primary function is nutrient uptake rather than storage and transport, are thinner in root diameter with higher tissue nitrogen (N) concentrations, and lower total nonstructural carbohydrates (TNC) concentrations. Thus, they have a shorter longevity in contrast with higher order roots. The questions are what changes in morphology with increasing root orders and how many fine roots will die? To answer these questions is critical for understanding the function of branching order and the linkage between fine root mortality and branching system. The objectives of this study are: 1) to examine variations of fine root diameter, length, specific root length (SRL) and biomass with increasing orders; and 2) to determinate the proportion between mother roots and daughter roots among five orders through two temperate species of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*.

The study site is located at Maoershan Forest Research Station (45°21'~45°25' N, 127°30'~127°34' E) owned by Northeast Forestry University, in Harbin, China. Both forests were planted in 1986. In each plantation, we established three plots

基金项目: 国家自然科学基金重点基金资助项目(30130160)

收稿日期: 2005-02-23; 修订日期: 2005-12-19

作者简介: 王向荣(1980~), 女, 山西平定人, 硕士生, 主要从事树木生理生态学研究. E-mail: wzqsilv@mail.nefu.edu.cn; wzqsilv@126.com

Foundation item: The project was supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30130160)

Received date: 2005-02-23; **Accepted date:** 2005-12-19

Biography: WANG Xiang-Rong, Master candidate, mainly engaged in physiology and ecology of woody plants. E-mail: wzqsilv@mail.nefu.edu.cn; wzqsilv@126.com

(20 m × 30 m) on the site of 480~ 500 m in altitude. On May 15, July 15 and September 15 of 2003, three/four small intact segments of the fine root system were excavated carefully at a random location in each plot. Soil blocks (20 cm × 20 cm × 10 cm) were excavated from the sties at 0~ 10 cm and 11~ 20 cm in depth and all the intact root segments were collect. Once excavated, the intact segments were put into plastic bags with ice, and were severed at a set temperature of 0~ 2 °C. In the laboratory, each individual root was dissected by order beginning with the distal end of a root system, and increasing sequentially with each branch from the first order to higher order roots. After the dissection, diameter, length, and dry weight of a given order were determined.

The results showed that mean diameter and length of fine root in both trees increased significantly ($p < 0.05$) from the first to fifth order roots, and SRL decreased significantly ($p < 0.05$). The first order roots at the distal end of a root system had smaller diameter, shorter length, and larger SRL in contrast with higher order roots. Root biomass varied significantly with root order, the fifth order roots had the highest biomass, biomass of the first order roots was higher than that of the second to fourth orders in *Fraxinus mandshurica* and higher than that of the second orders in *Larix gmelinii*, respectively. In both trees, root numbers deceased significantly ($p < 0.05$) from the first to fifth order roots, the first order roots accounted for 80~ 90% of total root numbers among the five orders, therefore, the vast majority of roots was the first order roots. Within the same order, root number varied with different seasons, suggesting that only a subset of the fine root population undergoes the transition from the first order to higher order root. It is noteworthy that root number in surface soil (0~ 10cm) was double higher than that in subsurface soil (11~ 20cm). In contrast to root number, proportions between mother roots and daughter roots from the fifth to second order was 3, and had similar branch patterns in both species and soil depth. However, the proportion between the first order to second order was about 10~ 12 (for *Fraxinus mandshurica*) and 8 (for *Larix gmelinii*), which exhibited a branch pattern of herringbone or cluster in the first order roots. If the branch pattern of roots in higher order was similar between the second and first order roots, 65% ~ 75% of the first order roots in total root number will be dead, these dead roots accounted for 40% ~ 50% of total root length, and 20% ~ 30% of total biomass, respectively.

Key words: fine root order; fine root morphology; mother roots; daughter roots; *Fraxinus mandshurica*; *Larix gmelinii*

细根(直径 < 2mm)的周转在陆地森林生态系统 C 分配和养分循环过程中发挥重要作用^[1~ 5],然而,细根分支(Branching order)的复杂性和可塑性影响生态系统水平上 C 分配和养分循环的估计和预测^[6~ 8]。分支构型(即根序, Root order)是木本植物细根基本的形态特征,它控制细根吸收养分和水分、C 地下分配和寿命^[6, 9]。根系构型最近的研究表明,生长在根系末梢的 1 级细根(First-order)与高级根序细根(如 2 级、3 级等)相比,直径较小^[10, 11],比根长(Specific root length, SRL)^[9]、根组织中 N 浓度和呼吸速率较高^[8, 12],非结构性碳水化合物(TNC)含量较低^[8, 13],因此,具有寿命短和周转快的特点^[14]。尽管根系的发育过程可以通过根系分支顺序的测定来了解^[15],但是,根系的死亡过程(是否与发育顺序相反)仍然是没有解决的难题^[13, 16],主要是不同根序的细根出生和死亡的动态不清楚。Wells 和 Eissenstat 认为,一个母根(如 2 级细根)上能够生长出多个子根(1 级细根),这些子根当中有的(经过木质化)成为母根,有的(非木质化的子根)经过一段时间后脱落^[17]。在一个根系中,究竟有多少个 1 级细根最终成为母根?有多少个 1 级细根死亡掉?母根与子根存在什么样的比例关系?研究这个问题对认识细根的死亡过程和顺序、预测细根的周转、陆地生态系统 C 分配格局具有重要的理论意义^[7, 13, 17]。本研究目的是通过我国东北地区主要用材林树种水曲柳(*Fraxinus mandshurica* Rupr.)和落叶松(*Larix gmelinii* Rupr.)根系发育过程,研究不同根序的细根直径(mm)、长度(mm)、比根长(SRL, $\text{m} \cdot \text{g}^{-1}$)、生物量($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)和数量,母根与子根的比例关系,了解细根分支模式,预测细根死亡数量,为建立根系死亡过程模型提供依据。

1 研究方法

1.1 研究林分

研究地点位于东北林业大学帽儿山实验林场(45°21' ~ 45°25' N, 127°30' ~ 127°34' E)。该地区属温带大陆性季风气候,年平均温度 2.8 °C,1 月份平均温度 - 19.6 °C,7 月份平均温度 20.9 °C。年降雨量 723 mm, ≥10 °C

的积温 2526 °C, 生长季 120~140 d。试验标准地分别设置在海拔 480~500 m、17 年生的水曲柳和落叶松人工纯林内(株行距 1.5 m×2.0 m), 标准地面积 20 m×30 m, 重复 3 次, 两个树种共 6 块标准地。林下土壤为暗棕色森林土, 立地条件相对一致。

1.2 根系取样

2003 年 5 月 15 日、7 月 15 日和 9 月 15 日, 为了取到比较完整(含有六级根以上)的根系, 采用与 Pregitzer 等相同的研究方法^[13], 用平板利铲在每块水曲柳标准地内随机选取 3 个 20 cm×20 cm×20 cm 土柱, 落叶松标准地随机选取 4 个同样体积的土柱, 每个土柱分两层(0~10 cm, 11~20 cm)取样。取出的土柱放在塑料布上, 小心去掉根系上的土壤, 仔细检取完整的根系, 编号装入塑料袋, 对于不完整的根系和死根也分别编号放入另一塑料袋内, 然后放置在 1~3 °C 冷藏箱内。全部样品当天运回实验室放入 -20 °C 冰箱保存。

1.3 根序测定

在实验室, 用 2~3 °C 的去离子水洗去根系上的土壤颗粒和杂质, 然后放在直径 15 cm、装有去离子水冰块的培养皿中, 在低温下(2~3 °C)区分各等级的细根。依据 Pregitzer 等根序分级方法^[13], 对每一取样点的根系, 分成若干根段(root segment), 按根段进行分析。将根系末梢的根定为 1 级细根, 然后是 2 级细根、3 级细根等, 一直区分到 5 级细根, 用镊子取下每一个根, 放入不同的装有冰水的培养皿中, 查数每一等级细根的数量。同时在装有测微尺的显微镜(20×)下, 测定它们的长度和直径(精确到 0.01 mm)。在尽可能短的时间内, 将每一根段的样品测完并在 70 °C 下 24 h 烘干、称重(0.001 g)。不完整的细根用同样的方法进行测定。5 级以上的根(不包括 5 级根)仅烘干测定生物量(0.001 g)。

1.4 数据分析

本研究平均每次取样、每个样点(20 cm×20 cm)测定的水曲柳 5 个等级根序细根共 16176 个(0~10 cm 土层)和 4522 个(11~20 cm 土层); 落叶松平均 5 个等级根序细根共 4900 个(0~10 cm 土层)和 1294 个(11~20 cm 土层)。其中 1 级根占 85%, 2 级根占 10%, 3 级根占 3%, 4 级根占 1.8%, 5 级根占 0.2%。首先计算两个树种不同季节各级根序数量比例, 用方差分析方法检验各级根序细根直径、长度、比根长和生物量之间的差异。对 2 级根序和 5 级根序之间, 采用回归分析方法, 根据过原点的回归直线斜率的大小, 确定母根与子根的数量关系。

2 研究结果

2.1 细根直径、长度、比根长和生物量

细根的直径、长度和比根长是根系重要的形态指标^[16], 两个树种的这 3 个指标具有显著差异($p < 0.05$) (表 1)。细根平均直径随着根序的增加(从 1 级到 5 级)而增粗(表 1), 细根长度和比根长减小。较低等级根序的细根(如 1 级细根和 2 级细根)具有直径细、长度短和比根长高的特点, 而高等级根序的细根(如 4 级细根和 5 级细根)直径较粗、根较长和比根长较小(表 1)。细根生物量在不同等级的根序中差异明显, 水曲柳 1 级根序的细根的生物量明显高于 2 级和 3 级根序($p < 0.05$), 落叶松 1 级根序仅高于 2 级根序的生物量。两个树种中, 5 级根序的生物量明显高于其它 4 个等级的细根($p < 0.05$)。除了细根生物量(上层土壤 0~10 cm 生物量高于下层 11~20 cm)之外, 直径、长度和比根长在上层和下层土壤之间无显著差异($p > 0.05$)。

2.2 各级根序细根平均数量和比例

水曲柳和落叶松随着根序等级的增加, 细根数量显著减少(表 2)。水曲柳 1 级细根占总根系的比例 87%~91%, 2 级细根占 5%~9%, 3~5 级细根占 3% 以下。落叶松 1 级细根占 80%~86%, 2 级细根占 9%~13%, 3~5 级细根占 5% 以下。上层(0~10 cm)土壤中的细根明显多于下层(11~20 cm)。

同一等级根序的细根在不同的生长季节有明显的变化规律(表 2)。水曲柳 1~2 级细根从春季到秋季, 数量逐渐减少(平均减少 25% 左右, $p < 0.05$), 在生长季出现死亡, 3 级根数量在夏季高于春季和秋季(平均高出 25% 左右, $p < 0.05$), 而 4~5 级根数量逐渐增加, 这说明在该生长季有较多的低等级根序的细根转变成高一等级根序的细根^[17]。在土壤上层(0~10 cm)和下层(11~20 cm), 水曲柳细根数量和根序的变化具有同样

的规律性。但是落叶松土壤上层(0~ 10 cm)和下层(11~ 20 cm)各等级根序季节变化规律明显不同。落叶松在土壤上层(0~ 10 cm),各等级根序的细根数量从春季到秋季增加,其中,春季到夏季增加幅度较小(平均增加8%左右),而夏季到秋季增加幅度较高(平均增加45%左右, $p < 0.05$),在土壤下层(11~ 20 cm),各等级根序中夏季细根数量明显高于春季和秋季($p < 0.05$)。

表1 水曲柳和落叶松人工林(17年生)各级根序的细根平均直径(mm)、长度(mm)、比根长($\text{m}\cdot\text{g}^{-1}$)和生物量($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)

Table 1 Mean diameter (mm), length (mm), specific root length ($\text{m}\cdot\text{g}^{-1}$) and biomass ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) of fine roots with different branching orders and soil depth in *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii* plantations

根序 Order	直径(mm) Diameter		长度(mm) Length		比根长($\text{m}\cdot\text{g}^{-1}$) SRL		生物量($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) Biomass	
	0~ 10cm	11~ 20cm	0~ 10cm	11~ 20cm	0~ 10cm	11~ 20cm	0~ 10cm	11~ 20cm
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>								
1	0.26a(0.08)	0.26a(0.07)	6.66a(3.46)	6.56a(3.23)	70.51a(16.90)	66.41a(12.72)	37.13a(3.90)	13.62a(1.70)
2	0.36b(0.11)	0.35b(0.10)	25.76b(8.84)	22.87b(7.81)	39.72b(12.40)	38.92b(7.71)	22.64b(2.88)	8.30b(0.93)
3	0.47c(0.13)	0.49c(0.16)	34.82c(17.39)	39.25c(14.96)	15.44c(6.91)	16.22c(9.75)	19.57b(5.07)	8.37b(1.00)
4	0.86d(0.33)	0.93d(0.31)	47.10d(22.23)	51.02d(24.08)	4.61d(1.71)	4.13d(2.23)	24.80bc(2.50)	13.01ac(2.04)
5	1.79e(0.76)	2.32e(1.06)	75.84e(32.38)	72.42e(34.64)	1.23e(0.62)	0.94e(0.64)	46.81d(8.37)	34.99d(6.02)
落叶松 <i>Larix gmelinii</i>								
1	0.31a(0.07)	0.33a(0.06)	4.42a(2.47)	3.88a(2.08)	31.71a(9.90)	24.12a(7.12)	12.91a(1.70)	4.38a(0.73)
2	0.42b(0.16)	0.43b(0.13)	23.71b(13.13)	18.21b(8.79)	24.33b(3.61)	22.25a(4.33)	10.80a(1.23)	3.37a(0.63)
3	0.53c(0.19)	0.66c(0.21)	53.53c(26.97)	52.92c(22.18)	12.72c(3.92)	10.33b(3.15)	14.57ab(1.29)	6.94b(1.04)
4	0.85d(0.31)	1.02d(0.36)	79.28d(41.19)	84.34d(33.59)	5.81d(2.11)	3.76c(1.83)	17.54c(2.15)	16.66c(2.53)
5	1.99e(0.76)	1.00d(1.01)	99.96e(45.37)	85.94d(36.81)	1.51e(1.13)	1.82d(0.94)	41.92d(7.27)	18.32c(3.81)

* 各列数字上的字母表示5个根序等级之间的显著性差异($p < 0.05$),括号内数字为标准误 Lowercase letters that differ within a column indicate significant ($p < 0.05$) differences among five orders, SE in parentheses

表2 水曲柳和落叶松人工林(17年生)各级根序的细根在单位面积上的数量(根数 $\cdot\text{m}^{-2}$)和比例(%)

Table 2 Mean root numbers and proportions (%) among five orders in *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii* plantations

月份 Month	土层深度 Soil depth		细根数量 Fine root number				
			1 级 1 st -order	2 级 2 nd -order	3 级 3 rd -order	4 级 4 th -order	5 级 5 th -order
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>							
5 月 15 日	0~ 10cm	平均	389075(±63691)	27525(±4300)	7425(±1771)	2525(±477)	525(±100)
May 15		%	91. 1	6. 4	1. 7	0. 6	0. 1
	11~ 20cm	平均	141725(±19358)	14750(±2231)	4050(±535)	1300(±221)	525(±172)
		%	87. 3	9. 1	2. 5	0. 8	0. 3
7 月 15 日	0~ 10cm	平均	364225(±26149)	22275(±3278)	10050(±663)	2700(±266)	1350(±278)
July 15		%	90. 9	5. 6	2. 5	0. 7	0. 3
	11~ 20cm	平均	143925(±26420)	13500(±2882)	5250(±1141)	1400(±212)	725(±113)
		%	87. 3	8. 2	3. 2	0. 9	0. 4
9 月 15 日	0~ 10cm	平均	299450(±79148)	20050(±6536)	7550(±1589)	3225(±426)	1500(±198)
Sept. 15		%	88. 4	8. 0	2. 2	1. 0	0. 4
	11~ 20cm	平均	137450(±40585)	13150(±3136)	4175(±703)	2000(±182)	875(±155)
		%	87. 2	8. 3	2. 6	1. 3	0. 6
落叶松 <i>Larix gmelinii</i>							
5 月 15 日	0~ 10cm	平均	85350(±11119)	13025(±1606)	3900(±541)	1425(±258)	525(±153)
May 15		%	81. 8	12. 5	3. 7	1. 4	0. 5
	11~ 20cm	平均	26725(±4453)	4375(±648)	1350(±184)	750(±71)	175(±32)
		%	79. 9	13. 1	4. 1	2. 3	0. 6
7 月 15 日	0~ 10cm	平均	89225(±16882)	12825(±2697)	4150(±539)	1675(±372)	625(±169)
July 15		%	82. 2	11. 8	3. 8	1. 6	0. 6
	11~ 20cm	平均	91075(±7974)	10975(±536)	5100(±289)	1800(±112)	750(±40)
		%	83. 0	10. 0	4. 7	1. 6	0. 7
9 月 15 日	0~ 10cm	平均	201850(±21058)	21000(±2071)	7025(±648)	3425(±314)	1000(±113)
Sept. 15		%	86. 2	9. 0	3. 0	1. 5	0. 4
	11~ 20cm	平均	51800(±8191)	6275(±804)	2575(±287)	1500(±235)	400(±73)
		%	82. 8	10. 0	4. 1	2. 4	0. 7

2.3 母根与子根的数量关系

2 级根序与 1 级根序的关系是母根与子根的关系^[15, 18], 但是 5 级根序与 2 级根序之间既有母根(高一等级根序)、又含有子根(低一等级根序), 是 3 代母根(5 级→4 级→3 级)与 3 代子根(4 级→3 级→2 级)之间的关系^[18]。线性回归分析表明, 水曲柳根系在上层土壤(0~10 cm)中平均 1 个 2 级母根产生出 12 个子根(图 1a, 直线斜率为 12.11), 而在下层土壤(11~20 cm)中平均产生 10 个子根(图 1b, 直线斜率为 10.32)。相比较, 落叶松平均 1 个 2 级母根产生出 8 个子根(图 1c, d, 直线斜率分别为 8.09 和 7.57), 上层和下层根系之间没有明显差异。5 级根序与 2 级根序之间(图 2), 两个树种中水曲柳平均 1 个母根连接 3 个子根(直线斜率在 2.84~3.24 之间), 落叶松平均 1 个母根连接 2~3 个子根(直线斜率在 2.13~2.81 之间), 阔叶树种(如水曲柳)保留的子根大于针叶树种(如落叶松)。2 级母根上的子根数量比高等级母根多出 75% (水曲柳)和 65% (落叶松), 平均占总根系(1~5 级)数量的 55%~65% (表 2)。

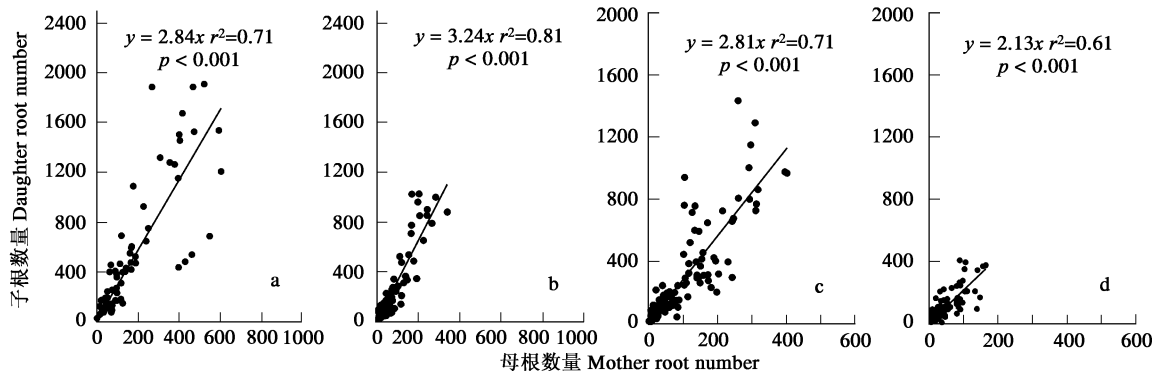


图 1 水曲柳和落叶松人工林(17年生)5级~2级根序当中母根(x)与子根(y)之间的数量关系

Fig. 1 Relationship between mother roots (x) and daughter roots (y) from 5th-order to 2nd-order in *F. mandshurica* and *L. gmelinii* plantations

a. 水曲柳上层土壤(0~10cm) *F. mandshurica* in soil depth 0~10cm; b. 水曲柳下层土壤(11~20cm) *F. mandshurica* in soil depth 11~20cm; c. 落叶松上层土壤(0~10cm) *L. gmelinii* in soil depth 0~10cm; d. 落叶松下层土壤(11~20cm) *L. gmelinii* in soil depth 11~20cm

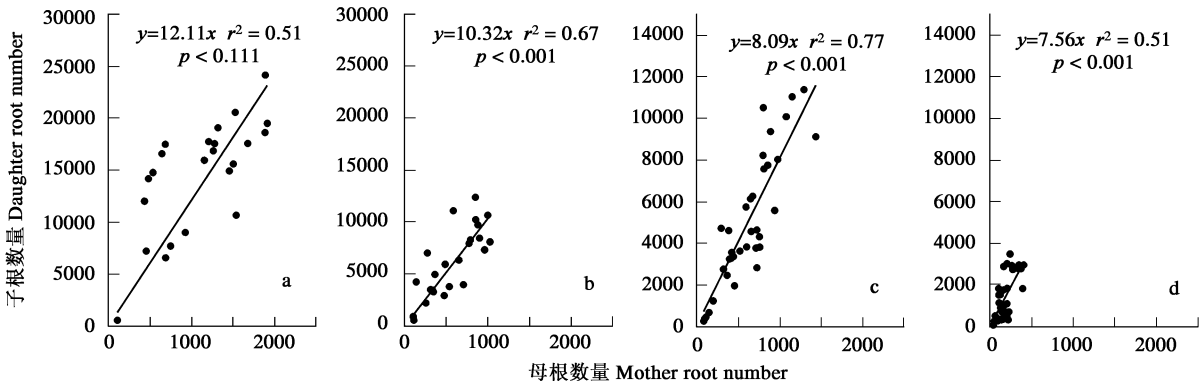


图 2 水曲柳和落叶松人工林(17年生)2级~1级根序当中母根(x)与子根(y)之间的数量关系

Fig. 2 Relationship between mother roots (x) and daughter roots (y) from 2nd-order to 1st-order in *F. mandshurica* and *L. gmelinii* plantations

a. 水曲柳上层土壤(0~10cm) *F. mandshurica* in soil depth 0~10cm; b. 水曲柳下层土壤(11~20cm) *F. mandshurica* in soil depth 11~20cm; c. 落叶松上层土壤(0~10cm) *L. gmelinii* in soil depth 0~10cm; d. 落叶松下层土壤(11~20cm) *L. gmelinii* in soil depth 11~20cm

3 讨论

分支是树木根系最重要的构型特征^[16], 不同细根形态反映生理功能的差异^[9]。生长在根系末梢 1 级根序的细根主要担负着吸收养分和水分的功能^[10], 因此, 在形态上表现出直径细(常常非木质化)、单个根长较短、比根长高的特点(表 1), 而在数量上(表 2)占(5 个等级根序)总根系数量的 90% (水曲柳)和 80% (落叶

松)。相比较,高等级根序的细根(如2级~5级细根,常常木质化),直径相对较粗,单个根较长、比根长较小(表1)、数量最少(占总数的10%~20%)(表2)。反映出高级根序的细根主要功能是输送养分和水分,贮存碳水化合物^[8,13]。

以往的研究表明,细根直径越细,寿命越短^[5,9]。由于低级根序(如1级细根)直径较小,高级根序直径较粗(表1),因此,细根的寿命与根序有密切关系^[14]。Wells等对桃树(*Prunus persica*)研究显示^[11],1级细根(平均直径0.33 mm)平均寿命为95~105d,而2~3级细根(平均直径0.47 mm)平均寿命226~259d。Pregitzer等对北美4个阔叶树种和5个针叶树种的1~3级细根研究发现,根系末梢的1级根序的细根组织中的N浓度较高,非结构性碳水化合物(TNC)较低^[13]。Guo等^[8]对长叶松(*Pinus palustris*)1~5级细根的化学成分分析表明,1级根N浓度 $16.3\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,5级根浓度为 $2.5\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,1级根的TNC浓度 $114.3\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,5级根的TNC浓度 $209.1\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,纤维素含量从1级根($185.3\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)到5级根($284.7\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)逐渐增加。因此,被认为1级细根呼吸速率高,具有寿命短和周转快的特点^[8,11,13]。

从春季到秋季细根不断的出生,低等级根序的细根经过一段时间转变成高一等级根序的细根,如水曲柳4~5级细根和落叶松的2~5级细根(土层0~10cm)的数量从春季到秋季都有明显增加(表2),但是各根序之间的比例没有太大的变化(表2),2~5级之间的分支模式(母根:子根水曲柳为1:3,落叶松为1:2~3)基本保持不变(图2),这验证了细根分支不超过3的推测^[13,16]。但是,研究显示2级母根和1级子根之间比例远远大于3,每个2级母根平均生长出8(落叶松)至11(水曲柳)个子根(1级细根,图1)。Lyford对北美红栎(*Quercus rubra*)和纸桦(*Betula papyrifera*)研究表明,1个母根上平均着生47个子根(根尖数量范围16~64个)^[19]。这意味着细根分支模式(或母根与子根的比例)在高等级根序(2~5级根序)之间是相对固定的,而在低等级根序(如1~2级根序)之间是不确定的。

Wells和Eissenstat认为,最先出生的、生长速度较快的、直径相对较粗的1级根容易变成母根,而出生较晚、生长速度较慢、长度相对较短、直径相对较细的1级根易死亡^[17]。水曲柳直径 $\geq 0.25\text{ mm}$ 的1级根占1级根总数的46%,落叶松直径 $\geq 0.35\text{ mm}$ 的1级根占1级根总数的23%,而直径 $< 0.25\text{ mm}$ 水曲柳和直径 $< 0.35\text{ mm}$ 落叶松的1级根容易发生死亡。按此推算,两树种分别将有54%(水曲柳)和77%(落叶松)的1级根要消失。如果按2级母根保留3个子根推算,1级根死亡量将分别达到75%(水曲柳)和65%(落叶松),占根系总数的55%~65%,总长度的40%~50%,以及总生物量20%~30%(表2)。细根的周转如果主要发生在这些直径相对较小的1级根上,这些根系的死亡,意味着较多的C和养分将要归还到土壤中去^[4,13]。但是,需要采用比较精确的研究方法对不同直径的1级根寿命进行观测,才能了解1级根中死亡数量。

4 结论

水曲柳和落叶松细根中1级根序的数量占总根系数量80%~90%,它们直径小、根长短、比根长高。随着根序等级(1~5级)的增加细根直径增粗和长度增加、比根长减小。细根的数量和生物量在上下土层的分布受土壤资源有效性的影响。水曲柳5~2级根序之间母根与子根的数量关系是1:3,落叶松是1:2~3。2级根序与1级根序之间母根与子根的数量关系,水曲柳是1:10~12,落叶松是1:8。按分支模式估计,当年生长的1级细根当中,可能有65%~75%的细根死亡,占根系总数的55%~65%,总长度的40%~50%,以及总生物量20%~30%。这些死亡的细根成为土壤C和养分的重要来源。

References:

- [1] Huang J H, Han X G, Chen L Z. Advances in the research of (fine) root biomass in forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19: 270~277.
- [2] Nadelhoffer K J, Raich J W. Fine root production estimates and belowground carbon allocation in forest ecosystems. *Ecology*, 1992, 73: 1139~1147.
- [3] Zhang X Q, Wu K H, Dieter M. A review of methods for fine root production and turnover of trees. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20: 875~883.
- [4] Norby R J, Jackson R B. Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist*, 2000, 147: 3~12.
- [5] Gill R A, Jackson R B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 2000, 147: 13~31.
- [6] Eissenstat D M, Yarnai R D. The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, 1997, 27: 1~60.

- [7] He J S, Wang Z Q, Fang J Y. Issues and prospects of belowground ecology with special reference to global climate change. *Chinese Science Bulletin*, 2004, 49(18): 1891~ 1899.
- [8] Guo D L, Mitchell R J, Hendricks J J. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest. *Oecologia*, 2004, 140: 450~ 457.
- [9] Fitter A H. Characteristics and functions of root systems. In: Waisel Y, Eshel E, Kafkafi U. ed. *Plant roots, the hidden half*, Third edition. New York: Dekker, 2002. 15~ 32.
- [10] Pregitzer K S, Kubiske M E, Yu C K, *et al.* Relationships among root branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species. *Oecologia*, 1997, 111: 302~ 308.
- [11] Wells C E, Glenn D M, Eissenstat D M. Changes in the risk of fine-root mortality with age: a case study in peach, *Prunus persica* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 2002, 89: 79~ 87.
- [12] Burton A J, Pregitzer K S, Hendrick R L. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. *Oecologia*, 2000, 125: 389~ 399.
- [13] Pregitzer K S, De Forest J L, Burton A J, *et al.* Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 2002, 72: 293~ 309.
- [14] Eissenstat D M and Yanai R D. Root life span, efficiency, and turnover. In: Waisel Y, Eshel E, Kafkafi U. ed. *Plant roots, the hidden half*, Third edition. New York: Dekker, 2002. 221~ 238.
- [15] Fitter A H. Characteristics and functions of root systems. In: Waisel, Y, Eshel E, Kafkafi U. ed. *Plant roots, the hidden half*, 2nd edition. New York: Dekker, 1996. 1~ 20.
- [16] Robinson D, Hodge A, Fitter A. Constraints on the form and function of root systems. In Kroon H de, Visser E J W. ed. *Root ecology*. New York: Springer, 2003. 1~ 32.
- [17] Wells C E, Eissenstat D M. Beyond the roots of young seedlings: the influence of age and order on fine root physiology. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2003, 21: 324~ 334.
- [18] Bemtson G M. Topological scaling and plant root system architecture: developmental and functional hierarchies. *New Phytologist*, 1997, 135: 621~ 634.
- [19] Lyford W H. Rhizography of non-woody roots of trees in the forest floor. In: Torrey J G, Clarkson D T. ed. *The development and function of roots*. New York: Academic Press, 1975. 179~ 196.

参考文献:

- [1] 黄建辉, 韩兴国, 陈灵芝. 森林生态系统根系生物量研究进展. *生态学报*, 1999, 19: 270~ 277.
- [3] 张小全, 吴可红, D Murch. 树木细根生产与周转研究方法评述. *生态学报*, 2000, 20: 875~ 883.
- [7] 贺金生, 王政权, 方精云. 全球变化下的地下生态学: 问题与展望. *科学通报*, 2004, 49: 1226~ 1233.