

树木根系碳分配格局及其影响因子

于水强, 王政权*, 史建伟, 梅 莉, 于立忠

(东北林业大学 林学院, 哈尔滨 150040)

摘要:根系作为树木提供养分和水分的“源”和消耗 C 的“汇”, 在陆地生态系统 C 平衡研究中具有重要的理论意义。尽管 20 多年来的研究已经认识到根系消耗净初级生产力占总净初级生产力较大的比例, 但是, 根系(尤其是细根)消耗 C 的机理以及 C 分配的去向一直没有研究清楚。主要原因是细根消耗光合产物的生理生态过程相当复杂, 准确估计各个组分消耗的 C 具有很大的不确定性, 常常受树种和环境空间和时间异质性、以及研究方法的限制。综述了分配到地下的 C 主要去向, 即细根生产和周转、呼吸及养分吸收与同化、分泌有机物、土壤植食动物, 及有关林木地下碳分配机理的几种假说, 分析了地下碳分配估计中存在的确定性。目的是在全球变化 C 循环研究中对生态系统地下部分根系消耗的 C 以及分配格局引起重视。

关键词:碳地下分配; 细根生长; 细根周转; 根呼吸; 根分泌物; 植食昆虫

文章编号:1000-0933(2006)08-2663-07 **中图分类号:**Q948 **文献标识码:**A

Research review on the pattern of carbon allocation to roots and environmental factors in forest ecosystem

YU Shui-Qiang, WANG Zheng-Quan*, SHI Jian-Wei, MEI Li, YU Li-Zhong (School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin, 150040, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(8): 2663 ~ 2669.

Abstract: Tree root has a function of the source for nutrients and water and the sink for carbon due to fine root production, mortality and decomposition. Although its importance for carbon allocation and nutrient cycling in terrestrial ecosystems has been known during past decades, physiological mechanism of carbon costs and pattern of carbon allocation in roots are poorly understood, because physiological and ecological processes in root dynamics appear the complexity and estimating carbon allocation reveals the uncertainty. Recently, more studies focused on the mechanism of carbon allocated below ground associated with individual root level, whole tree and ecosystem levels. There were four hypotheses for the control of carbon acquisition by roots: 1) root carbon acquisition is determined by the inflow of carbon from shoot; 2) root carbon acquisition is controlled by demand from roots; 3) net acquisition of carbon by roots is determined by their functional equilibrium with shoots; and 4) the control of carbon acquisition by roots is distributed around the plant in shoot and root. However, there were few evidences or data for supporting the first two hypotheses. Most recent evidences concluded that carbon allocated to roots may be more dependent upon soil resource availability.

Fine root production and turnover, root respiration, secreting organic matter from root, and foraging of soil herbivory were four important components of carbon allocation in tree roots. The flux of carbon through the production and turnover of fine roots in forest ecosystems has been recognized as the first major component of terrestrial carbon and nutrient cycles. Many methods have been developed to estimate fine root production and turnover, but they may arrive at different results. The second major component of carbon allocation to below ground was root respiration associated with mycorrhizal fungi. The carbon costs of root respiration

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:2005-10-30; **修订日期:**2005-05-15

作者简介:于水强(1977~), 男, 辽宁省大连人, 博士, 主要从事生理生态和森林生态研究. E-mail: ysqiang-7@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wzqsilv@mail.nefu.edu.cn

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

Received date: 2005-10-30; **Accepted date:** 2005-05-15

Biography: YU Shui-Qiang, Ph. D., mainly engaged in physiological ecology and forest ecology. E-mail: ysqiang-7@163.com

were, approximately 50% of total carbon allocated to roots, depended on root growth rate, efficiency of ion uptake and transport processes, and as well as biomass maintenance. The third component was secretion or exudation of organic matters from roots, such as sugars, amino acids and organic acids, and etc. Finally, soil herbivory should be an important source of root death and carbon cost, although there were very few data available in study cases. Soil resource availability was an important factor that regulated the flux of carbon from leaves to roots and possibly to soil. Despite of greater carbon is allocated to root system, accurate estimate in the flux of carbon from leaves to roots is limited because of uncertainties in predicting below ground carbon cycling in forest ecosystems. However, there are many opportunities as well as challenges for future belowground carbon allocation research in China. It is suggested that studying pattern of carbon allocated to root system in different forest ecosystem in China and developing accurate estimate technologies will be the main objectives of study on root ecology and as well as carbon cycling in global change projects.

Key words: belowground C allocation; fine root production; fine root turnover; root respiration; root secretion; herbivory

根系在吸收养分和水分过程中要消耗大量的光合产物,是树木体内主要消耗 C 的“汇”^[1,2]。向地下分配 C 主要用于根系的生产和生理生态活动^[3]。有些森林生态系统中地下净初级生力占总净初级生力的 50% 以上^[4],超过了地上部分的净初级生产力^[5]。因此,根系消耗的 C 是森林生态系统 C 循环过程中不可忽视的组分。尽管地下 C 分配在陆地生态系统 C 平衡过程中具有重要作用,但是估计地下 C 分配仍存在许多不确定性,主要是研究根系(包括菌根)的生理生态过程非常困难^[6],导致人们对树木控制 C 地下分配格局的机理和过程了解甚少。

近年来根系生理生态学研究表明,根系消耗 C 受许多内部和外部因子综合控制,是一个复杂的生理生态过程^[1]。分配到地下部分的 C 主要用于 4 个方面,即根系的生产和周转、维持呼吸(包括根际微生物呼吸)、养分吸收与同化、分泌有机物和土壤植食动物消耗^[7]。围绕这 4 个方面,近 20a 来生态学家展开了深入研究。本文就目前研究结果进行总结,目的是在全球变化 C 循环研究过程中对根系消耗的 C 引起研究者的重视。

1 根系获取 C 的可能机理

目前人们对树木体内 C 分配机理了解不多,一般认为林木的地下 C 分配主要受植物体内源-汇关系的控制,同时受环境因子的调节。研究者所提出的根系获取 C 的机理主要有 4 种方式^[1]:(1)推力假说(Push)。该假说认为 C 向根系分配完全依赖于地上部分 C 的输出,凡是控制地上部分 C 输出的因素(如叶片光合速率、蔗糖磷酸同化酶活性、糖水平和韧皮部的承载量等)都可能影响到根系对 C 的获取;(2)拉力假说(Pull)。该假说认为根系获取 C 是一种自身功能,根系对 C 的需求决定了 C 向根系的输入,并假设地上部分过剩产生碳水化合物,根系对 C 的需求并不受同化物含量多少的限制;(3)是功能平衡假说。该假说认为地上和地下两部分需要不同的资源(即 C 和 N),每一部分所需要的资源比例相对稳定,根系的生长取决于地上部分 C 的供应和本身 N 的获取,根和地上部分的生长在功能上达到平衡;(4)是共同控制假说。该假说认为 C 向根系分配受位于地上和地下两大部分的许多因子共同控制,而这种控制作用受到两种机制的影响——韧皮部运输机制和资源化合物(如糖和 N 化合物)基因表达机制。

相对而言,后两种假说看起来比较合理,因为二者同时考虑到整株植物源-汇之间的关系,即 C 向各个“汇”中的分配,受“汇”对光合产物的需求(“汇”的活性和大小)及“源”对光合产物控制的共同作用。这两种假说也是与许多试验的数据相一致。如有试验证明较高的果实产量、修枝处理和叶子的脱落增加了细根死亡的危险率^[8,9],降低了细根生产;暴露于 O₃ 的植物,光合能力下降,导致分配到根系和菌根中 C 的数量减少^[2]。另外,C 源减弱,分配到根系中碳水化合物的数量也会减少,进而导致根系死亡。Pregitzer 指出只要树冠对 C 的固定和 C 向细根的供应中断几天或几周,细根就会死亡,如糖槭(*Acer saccharum*)细根在 C 供应中断后,细根中的 TNC 含量(4%~6%)只能维持根系存活 1~1.5 周(存活时间取决细根中 TNC 含量多少)^[10]。

另有证据表明,分配细根的 C 依赖于养分和水分吸收。养分和水分吸收越多,分配到细根的 C 也就越

多^[11]。这与根系附近养分浓度有关,一旦细根周围养分耗尽,吸收能力减弱,C向细根分配立刻减少,细根则衰老,进而死亡^[12]。说明养分的获取程度对光合产物的供应十分敏感。施肥处理后,细根N浓度增加^[13],呼吸作用与代谢活性增强^[14],导致细根中C大量消耗,结果根系中C汇的能力增强,但是C的大量消耗并不一定意味着分配到根系中碳水化合物的比例增加,因为在土壤N有效性增加的同时,树木本身所固定C的总量也随之增加^[15,16]。Hendricks等认为,细根的养分吸收与C地下分配之间的关系可有两种解释^[15]:(1)异化分配(Differential allocation),即随N在系统中的有效性的提高,分配给细根的C的相对比例下降^[17],细根寿命或死亡率保持不变。(2)恒定分配(Constant allocation),即随N有效性的提高,分配给细根的C的比例保持不变^[16],根系死亡率增加。尽管对地下C分配模式给出了许多的机理性解释,但由于影响光合产物C分配的內部和外部因素还不清楚,所以,到目前为止,也仅是通过“源-汇”关系去解释根系获取C的机理。一些假说都是针对某一具体的生态系统提出的,只能解释部分的实验结果,是否具有普适性,还有待于检验^[1,16]。

2 林木碳的地下分配去向及影响因素

2.1 根系生产与周转消耗的C

根系的生产包括粗根和细根(<2mm),主要表现在粗根直径增加、细根生长和伸长。但由于细根周转迅速,大量的活细根成为死根分解掉,所以细根生产和周转是陆地生态系统中C和养分循环的重要组成部分^[18],细根和菌根初级生产力成为测定总的地下C分配的主要过程之一^[4]。在大多数陆地生态系统中,细根生物量虽然只占地下总生物量的3%~30%左右,但由于细根处于不断地周转过程之中,维持这个过程要消耗净初级生产力的10%~75%^[18],这与不同的森林生态系统类型有关。一般来说,C向细根中分配的比例在针叶林中要高于阔叶落叶林^[19]。

土壤N有效性、土壤水分和土壤温度是影响细根生产和周转最主要的非生物因素。N很久以来就被认为是大多数北方、温带和一部分热带生态系统中C和养分循环动态的限制性资源^[20]。在单一树种或林分中,N有效性增加(施肥)会导致细根生产和周转的下降^[17],针叶林中用于细根生产的C绝对数量与立地质量呈负相关^[21]。与此相反,另一些研究结果显示,细根生产和周转随N有效性的提高而增加,如杨树(*Populus tremuloides*)林^[22],火炬松(*Pinus taeda*)林分^[23]和挪威云杉(*Picea abies*)林分^[24]。这种相悖的观点引出细根生产和周转与N有效性之间的几种假说,前者认为在N有效性高的土壤斑块上,能够较长时间提供生长所需的养分,只要土壤中提供的效益(即养分的获取)超过了维持树木根系存活的C消耗,根系就可以维持,延长寿命,细根的生产 and 周转则降低^[12]。后者认为土壤N有效性增加,细根中N浓度和呼吸速率也较高,使得根系生长和维持需要消耗大量的碳水化合物^[25]。如果用于维持根系的消耗大于用于构建根系的消耗,或者C的投入不能满足呼吸消耗,则导致细根寿命缩短^[26],周转加速,细根生产增加。在这种情况下,根系只有以缩短寿命,构建新根为策略,来达到新的收支平衡(trade-offs)。细根对N有效性这种不同反应主要取决于植物种类、器官或整株植物碳平衡、有效养分在土壤中分布的空间异质性等^[27],究竟哪种假说更具有普遍意义,只有对多树种在多区域内进行综合研究之后,才能得到合理的结论。

除N有效性以外,在许多北方森林生态系统中,较低的土壤温度是限制植物生长的主要因子之一^[19,28]。一般而言,细根的生产随土壤温度的增加而增加,达到最大值后则随温度的持续升高而下降^[29]。Pregitzer总结认为,在光合作用和呼吸作用不受其它因素影响的条件下,土壤温度升高会导致大量的根系生产和死亡,进而输入土壤中C的数量也增加^[13]。干旱常在土壤温度相对较高的时候发生。干旱及碳水化合物的耗竭是细根死亡的原因,细根通过死亡对水分亏缺作出响应,这在很大程度上取决于植物对水分亏缺的适应能力^[30]。Gower等研究发现,在非灌溉林地上,花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)分配到地下部分的净初级生产力明显高于灌溉林地^[31];相反,欧洲云杉(*Picea excelsa*)在人为干旱处理条件下,根系生长不受影响^[32]。水分对细根生产和周转影响的这种差异可能因植物种类及水分生理适应性的不同而有所不同,不能就某一林分中的细根与水分关系轻易下结论。

2.2 根系呼吸消耗的C

植物或树木呼吸要消耗光合产物。Högberg 等对北方松林中用于根系生长和呼吸的 C 分配研究表明,分配到根系中的 C, 75% 用于(包括菌根在内的)呼吸,而只有 25% 用于(主要是细根的)生长^[33]。根系呼吸包括根系生长呼吸、离子吸收呼吸和维持呼吸。新根的生长不仅需要 C 骨架去合成纤维素、木质素和其它结构性化合物,而且还需要代谢,即生长呼吸;与离子吸收有关的根系呼吸代表了总根系呼吸较大的部分,而 N 吸收则占了总的离子吸收呼吸的 90%^[12]。Atkin 等通过温室实验总结指出,在恒温条件下,用于根系生长的呼吸要占总根系呼吸的 25% ~ 45%,用于离子吸收的呼吸占根系呼吸的 50% ~ 70%,而维持呼吸则约为 5% ~ 10%。但是在胁迫生长的条件下,根系生长和离子吸收速率下降,根系呼吸的 60% ~ 80% 是用于维持呼吸^[34]。目前还不清楚根系生长、离子吸收和维持这 3 部分呼吸的比例关系(尤其是在野外条件下),主要是这 3 个生理过程是紧密相连的,无法区分它们各自生理过程中消耗多少能量。

根系呼吸约占总土壤呼吸的 33% ~ 65%^[35],而光合作用所固定的 CO₂ 有 8% ~ 52% 通过根系呼吸又释放到大气中^[36]。因此,根系呼吸的定量估计是研究陆地生态系统 C 平衡的重要组分。根系呼吸主要对温度、水分和根系中 N 浓度反应比较敏感。有证据表明,在植物的光合作用不受其它因素影响的条件下,土壤温度升高导致根系呼吸速率和离子吸收速率增加^[37],而且根系呼吸与温度呈指数相关^[38]。主要原因是温度升高,增加了根细胞中酶的活性,提高了根系吸收、转运和同化离子(如 NH₄⁺ 和 NO₃⁻)的效率^[7]。值得注意的是,有限的证据表明,在干旱条件下,根系呼吸减慢^[39],因为在田间土壤中温度升高伴随着干旱发生,降低叶片水分蒸腾和 CO₂ 的同化,减少了光合产物向根系的分配。另外,呼吸还直接与根系组织中 N 浓度呈正相关^[14], Pregitzer 报道了 9 种北美树种中,根系 N 浓度和相对应的呼吸速率从顶端一级根序向三级根序递减^[40]。Guo 等也从根序角度报道了根系 N 浓度与呼吸速率之间的相关性^[41]。Chapin 等认为,细胞中的 N 主要是可溶性蛋白质,85% 的维持呼吸与细胞中蛋白质的(参与代谢的)周转有关。鉴于 N 矿化与土壤温度和水分有直接关系,因此,这 3 个因素共同影响根系的呼吸速率。目前来说,很难从土壤呼吸中区分开来。虽然有几种方法可以用来从土壤呼吸中区分根系与土壤微生物呼吸^[42],只是粗略的估计,还不足以准确定量根系的呼吸。

2.3 有机物的分泌(Secretion)和渗出(Exudation)

根系分泌物和渗出物主要包括可溶性 C 化合物,例如糖、氨基酸、有机酸及非可溶性 C 化合物,如根冠细胞、粘液和有限的细胞壁碎屑物质等^[43]。低分子物质组成的可溶性渗出物的渗出过程是不涉及代谢活动的被动损失,根系的渗出过程是通过浓度梯度进行的^[43];而由高分子量物质组成的分泌物的释放过程依赖根细胞代谢过程,可逆电化学或化学梯度进行;溶解产物在细胞中自溶后从细胞中释放出来,是脱落细胞和整个根系的内含物质^[44];而黏质物则覆盖了许多植物的根系,它是由高分子量的多糖和多聚半乳糖醛酸组成^[45]。目前对于树木根系的分泌物的研究较少,而大多数根系分泌物的研究是针对于作物或草本植物。有研究表明,由根系产生的释放到根际土壤中碳化合物的数量要占植物净 CO₂ 同化物的 20% 左右^[46],在环境胁迫条件下,比例会更高。糖、有机酸和氨基酸是低分子根系渗出和分泌物中的主要组分,糖含量最高(65%),而氨基酸含量最低(2%)^[47]。

植物种类、发育期等因素都会控制着根系分泌物数量和性质。如从苗木中释放的根系分泌物的数量和特性在物种间存在较大的差异,大多数树木都分泌葡萄糖,许多树木也分泌蔗糖和果糖^[48]。不同的树种分泌的氨基酸种类差异较大,一般松树都会分泌出氨基丁酸,而不分泌酪氨酸和蛋氨酸;落叶树种一般分泌胱氨酸和同型丝氨酸,而常绿树种则不分泌这两种物质^[48]。Smith 报道了糖槭(*Acer saccharum*)苗木所分泌的氨基酸、有机酸和碳水化合物与成年树木相比在数量和质量上有较大差异^[49]。苗木要比成年树木分泌出种类更多,数量更大的碳水化合物,如两年生的松树(*Pinus sylvestris*)和山毛榉(*Fagus sylvatica*)所分泌出的可溶性碳水化合物要低于 1 年生苗木,但成年树木则产生大量的氨基酸和有机酸^[49,50]。另外,诸多环境因素,如培养条件、养分胁迫、pH 值、水分有效性、温度、氧胁迫、光照强度、CO₂ 浓度和微生物有机体,机械或疾病伤害等因素也影响着树木根系的分泌或渗出作用^[48]。根系分泌物和渗出物是多种物质构成的混合体,其分泌和渗出是植物本身复杂的生理生化过程,对于成年林木来说,研究方法和手段的缺乏使得我们无法准确估计出这部分的 C

消耗,往往低估了林木的地下 C 分配。

2.4 土壤植食性动物 (Herbivory)

土壤中存在许多动物有机体以活的细根组织为食物,如啮齿类动物、昆虫和线虫等^[51],这些植食性动物能够引起主根中蛋白质的损失和根系贮存的非结构性碳水化合物的减少,结果导致根死亡^[52]。食根线虫对净初级生产的消耗相当于地下净初级生产力的 6% ~ 30%^[51]。在美国东南部 65 年生长叶松 (*Pinus palustris*) 林的研究表明,由土壤植食性动物引起的细根死亡占死亡细根总量的 21% ~ 37%,导致一些新生细根很快消失^[53]。Fahey 和 Hughes 用微根管对根系动态的研究发现,在两个月内有 17% ~ 23% 的根系在观察中消失^[5];Hendrick 等也观察到在取样间隔期内也出现细根的快速消失,并认为这是食根线虫的结果^[54]。实际上,许多植物都能重新生长出的根组织,以补偿根系的损失,这可能导致人们低估了地下植食动物的影响作用^[51],如果不考虑土壤植食性动物,根系的净生产力将被低估 5% ~ 10% 左右^[53]。然而,对于根系损失的这种补偿作用并不是没有消耗,因地下动物的植食作用而导致根系的补偿生长常常以消耗地上部分净初级生产力为代价^[51]。地上部分生物量的损失似乎是植食动物对根系损害的正常反应。例如,地下植食动物对白色三叶草 (*Trifolium repens*) 根系的影响导致叶生物量、总 N 和总 C 量下降, N 固定作用恶化^[55]。

由于地下植食动物而引起根系组织的损失会导致寄主植物种种反应,如碳氮分配的变化、根茎比的改变,以及植物的死亡,从而会改变 C 在地上和地下部分的分配数量和规律。根系植食动物对植物的影响并不仅仅限制于根系组织的损失,在农田^[56]和森林^[57]生态系统中,食根动物还有助于引起植物病原菌的发生。应当指出的是,土壤植食性动物对树木细根寿命和净初级生产力的影响近几年才引起生态学界的注意,目前还没有结论性的解释,人们对自然和控制生态系统中食根动物的分布、数量以及对植物影响的信息还极度缺乏,这主要是由于没有有效合理的方法和手段。但是作为影响细根周转和 C 消耗的重要因子之一,有必要进行深入研究。

3 地下碳分配估计的不确定性

由于细根对环境的敏感性,细根生长和周转、维持呼吸、分泌或渗出以及地下食植昆虫消耗的 C,常常因环境条件发生变化。有两个主要因素影响这种不确定性:(1)细根的生长过程常常与养分吸收、呼吸和分泌紧密相连^[12],很难确定不同生理过程消耗 C 的数量和比例。在估计细根生产和周转时,其它组分往往被忽略,是导致细根 C 消耗不确定性的主要原因。如,根系呼吸消耗 C 往往是细根生产的几倍^[58],占总的土壤呼吸的 50% 以上^[35]。(2)土壤养分、水分和温度等有效资源的空间时间异质性常常改变细根 C 分配格局^[12]。土壤有效养分的贫富^[17,23]、干旱或湿润^[39,59]、温度高低^[34],甚至不同季节^[60]等均可以改变细根消耗 C 的生理生态过程。在环境有利的情况下,消耗的 C 用于生长和吸收为主,不利或胁迫情况下,可能以维持呼吸和分泌或渗出为主。因此,环境资源的空间和时间异质性,增加了细根向哪个生理生态过程分配 C 的不确定性。

如何克服这种不确定性是今后细根 C 消耗和分配研究主要的内容。究竟哪些内部因素和外部环境因素在控制根系 C 的获取呢?首先要从根系获取 C 的机制入手,研究细根消耗 C 的生理生态过程和机理;其次是寻找准确的研究方法,通过养分、水分和温度的控制试验(包括野外林地和温室试验)确定细根 C 在不同生理生态过程中的分配去向。虽然近几年应用的同位素方法(包括稳定同位素),为准确估计细根 C 消耗和分配提供了新途径,但是,还无法克服不同环境因素对根系消耗 C 的各个生理生态环节影响。

4 结语

在陆地生态系统 C 平衡研究中根系消耗净初级生产力占总净初级生产力较大的比例,根系消耗 C 主要用于细根生长和周转、维持呼吸、分泌或渗出以及地下食植昆虫的消耗,但是,根系(尤其是细根)消耗 C 的机理以及 C 分配的去向一直没有研究清楚。主要原因是细根消耗光合产物的生理生态过程相当复杂,准确估计各个组分消耗的 C 具有很大的不确定性,以及研究方法的限制。近 10a 来,我国也开展了细根生物量^[61,62]和细根周转^[63,64]研究,总体上与国外差距较大,在陆地生态系统 C 循环过程研究中刚刚开始重视地下生态学过程^[65]。为使我国的树木根系生态学研究接近国外的研究水平,建议从以下几个方面开展研究:(1)不同生

态系统类型细根生产和周转研究,土壤资源(温度、水分、养分)的有效性对细根生产和周转的影响;(2)不同生态系统类型土壤呼吸的研究,根系呼吸占土壤呼吸的比例,土壤资源的有效性对呼吸的影响;通过这两部分研究可以知道我国不同生态系统类型地下 C 分配的主要格局;(3)细根消耗 C 的生理生态过程研究,通过这部分研究了解细根在养分吸收、根分泌或渗出过程对 C 的消耗;(4)菌根和地下食植昆虫对细根 C 消耗的影响;(5)开发根系消耗 C 过程研究和估计方法,尤其是区分根系不同生理生态过程的实验技术。

References:

- [1] Farrar J F, Jones D L. The control of carbon acquisition by roots. *New Phytologist*, 2000, 147: 43 ~ 53.
- [2] Anderson C P. Source-sink balance and carbon allocation below ground in plants exposed to ozone. *New Phytologist*, 2003, 157: 213 ~ 228.
- [3] Raich J W, Nadelhoffer K J. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology*, 1989, 70: 1346 ~ 1354.
- [4] Ryan M G, Lavigne D, Gower S T. Annual carbon cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate. *Journal of Geophysical Research*, 1997, 102: 28871 ~ 28884.
- [5] Fahey T J, Hughes J W. Fine root dynamics in a northern hardwood forest ecosystem, Hubbard Brook Experimental Forest, NH. *Journal of Ecology*, 1994, 82: 533 ~ 548.
- [6] Trumbore S E, Gaudinski J B. The secret lives of roots. *Science*, 2003, 302: 1344 ~ 1345.
- [7] Chapin III F S, Matson P A, Mooney H A. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. New York: Springer-Verlag, 2002. 123 ~ 147.
- [8] Anderson L J, Comas L H, Lakso A N, *et al.* Multiple risk factors in root survivorship: a four-year study in Concord grape. *New Phytologist*, 2003, 158: 489 ~ 501.
- [9] Carter D C, Hendricks J J, Mitchell R J, *et al.* Fine root carbon allocation and fates in longleaf pine forests. *Forest Science*, 2004, 50: 177 ~ 187.
- [10] Pregitzer K S, King J S, Burton A J, *et al.* Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist*, 2000, 147: 105 ~ 115.
- [11] Bloomfield J, Vogt K A, Wargo P M, *et al.* Tree root turnover and senescence. In: waisel A. E. Y. and Kafkafi U. *Plant Roots, The hidden half* (2nd). New York, USA: Marcel Dekker, 1996. 363 ~ 382.
- [12] Eissenstat D M, Yanai R D. The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, 1997, 27: 1 ~ 60.
- [13] Pregitzer K S, Zak D R, Maziasz J, *et al.* Interactive effects of atmospheric CO₂ and soil-N availability on fine roots of *Populus tremuloides*. *Ecological Applications*, 2000, 10(1): 18 ~ 33.
- [14] Ryan M G, Hubbard R M, Pongracic S, *et al.* Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in pinus radiata in relation to nitrogen status. *Tree Physiology*, 1996, 16: 333 ~ 343.
- [15] Hendricks J J, Nadelhoffer K J, Aber J D. Assessing the role of fine roots in carbon and nitrogen cycling. *Trees*, 1993, 8: 174 ~ 178.
- [16] Nadelhoffer K J. The potential effects of nitrogen deposition on fine root production in forest ecosystems. *New Phytologist*, 2000, 147: 131 ~ 139.
- [17] Haynes B E, Gower S T. Belowground carbon allocation in unfertilized and fertilized red pine plantations in northern Wisconsin. *Tree Physiology*, 1995, 15: 317 ~ 325.
- [18] Gill R A, Jackson R B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 2000, 147: 13 ~ 31.
- [19] Gower S T, Krankina O, Olson R J, *et al.* Net primary production and carbon allocation patterns of boreal forest ecosystems. *Ecological Applications*, 2001, 11: 1395 ~ 1411.
- [20] Chapin III F S, Vitousek P M, Van Cleve K. The nature of nutrient limitation in plant communities. *American Naturalist*, 1986, 127: 48 ~ 58.
- [21] Keyes M R, Grier C C. Above- and Below-ground net productivity in 40-year-old *Douglas fir* stands on low and high productivity sites. *Canadian Journal of Forest Research*, 1981, 11: 599 ~ 605.
- [22] Pregitzer K S, Zak D R, Curtis P S, *et al.* Atmospheric CO₂, soil nitrogen and turnover of fine roots. *New Phytologist*, 1995, 129: 579 ~ 585.
- [23] King J S, Albaugh T J, Allen H L, *et al.* Below-ground carbon input to soil is controlled by nutrient availability and fine root dynamics in loblolly pine. *New Phytologist*, 2000, 154: 389 ~ 398.
- [24] Majdi H. Changes in fine root production and longevity in relation to water and nutrient availability in a *Norway spruce* stand in northern Sweden. *Tree Physiology*, 2001, 21: 1057 ~ 1061.
- [25] Hendricks J J, Aber J D, Nadelhoffer K J, *et al.* Nitrogen controls on fine root substrate quality in temperate forest ecosystems. *Ecosystems*, 2000, 3: 57 ~ 69.
- [26] Mei L, Wang Z Q, Cheng Y H, *et al.* A review: factors influencing fine root longevity in forest ecosystems. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(5): 704 ~ 710.
- [27] Hendrick R L, Pregitzer K S. Temporal and depth-related patterns of fine root dynamics in northern hardwood forests. *Journal of Ecology*, 1996, 84: 167 ~ 176.
- [28] Ruess R W, Hendrick R L, Burton A J, *et al.* Coupling fine root dynamics with ecosystem carbon cycling in black spruce forests of interior Alaska. *Ecological Monographs*, 2003, 73: 643 ~ 662.
- [29] McMichale B L, Burke J J. Soil temperature and root growth. *HortScience*, 1998, 33: 947 ~ 951.
- [30] Marshall J D, Waring R H. Predicting fine root production and turnover by monitoring root starch and soil temperature. *Canadian Journal of Forest Research*, 1985, 15: 791 ~ 800.
- [31] Gower S T, Vogt K A, Grier C C. Carbon dynamics of Rocky mountain Douglas fir: influence of water and nutrient availability. *Ecological Monographs*, 1992, 62: 43 ~ 65.
- [32] Bredemeier M, Blanck K. The soiling root project-site characteristics, experiments, and results. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101: 281 ~ 293.
- [33] Höglberg P, Nordgren A, Agren G I. Carbon allocation between tree root growth and root respiration in boreal pine forest. *Oecologia*, 2002, 132: 579 ~ 581.
- [34] Atkin O K, Edwards E J, Loveys B R. Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. *New Phytologist*, 2000, 147: 141 ~ 154.
- [35] Höglberg P, Nordgren A, Buchmann N, *et al.* Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 2001, 411: 789 ~ 792.

- [36] Lambers H, Atkin O K, Scheurwater I. Respiratory patterns in roots in relation to their functioning. In: Waisel Y, Eshel A, Kafkaki U. eds. Plant roots. The hidden half(2nd). New York, USA: Marcel Dekker, 1996. 323 ~ 362.
- [37] Bassirirad H. Kinetics of nutrient uptake by roots: responses to global change. New Phytologist, 2000, 147: 155 ~ 169.
- [38] Burton A J, Pregitzer K S, Ruess R W, *et al.* Root respiration in North American forests: effects of nitrogen concentration and temperature across biomes. Oecologia, 2002, 131: 559 ~ 568.
- [39] Bryla D R, Bouma T J, Eissenstat D M. Root respiration in citrus acclimates to temperature and slows during drought. Plant, Cell and Environment. 1997, 20: 1411 ~ 1420.
- [40] Pregitzer K S, DeForest J L, Burton A J, *et al.* Fine root architecture of nine North American trees. Ecological Monographs, 2002, 72: 293 ~ 309.
- [41] 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.
- [42] Yi Z G, Yi W M, Zhou L X. Advances in the research on the methods for separating the components of soil respiration. Chinese Journal of Ecology, 2003, 22(2): 65-69.
- [43] Bowen G D, Rovira A D. The rhizosphere, the hidden half of the hidden half. In: Y. Waisel, A. Eshel and U. Kafkafi eds. Plant Roots-The Hidden Half. New York, USA: Marcel Dekker, 1991. 641 ~ 649.
- [44] Whipps J M. Carbon economy. In: J M. Lynch(Editor), The Rhizosphere. John Wiley. 1990. 59 ~ 97.
- [45] Watt M, McCully M E, Jeffree C E. Plant and bacterial mucilages of the maize rhizosphere-comparison of their soil binding properties and histochemistry in a model system. Plant and Soil, 1993, 151: 151 ~ 165.
- [46] Wolfgang M, Edith M, Guenther K, *et al.* Release of carbon and nitrogen compounds by plant roots and their possible ecological importance. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 1999, 162: 373 ~ 383.
- [47] Krafczyk I, Trollandier G, Beringer H. Soluble root exudates of maize (*Zea mays* L.): influence of potassium supply and rhizosphere microorganisms. Soil Biology & Biochemistry, 1984, 16: 315 ~ 322.
- [48] Grayston S J, Vaughan D, Jones D. Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. Applied Soil Ecology, 1996, 5: 29 ~ 56.
- [49] Smith W H. Character and significance of forest tree root exudates. Ecology, 1976, 57: 324 ~ 331.
- [50] Leyval C, Berthelin J. Rhizodeposition, net release of soluble organic compounds by pine, beech seedlings inoculated with rhizobacteria, ectomycorrhizal fungi. Biology & Fertility of Soils, 1993, 15: 259 ~ 267.
- [51] Anderson D C. Below-ground herbivory in natural communities: a review emphasizing fossorial animals. Quarterly Review of Biology, 1987, 62: 261 ~ 286.
- [52] Hunter M D. Out of sight, out of mind: the impacts of root feeding insects in natural and managed systems. Agricultural and Forest Entomology, 2001, 3: 3 ~ 10.
- [53] Stevens G N, Jones R H, Mitchell R J. Rapid fine root disappearance in a pine woodland: a substantial carbon flux. Canadian Journal of Forest Research, 2002, 32: 2225 ~ 2230.
- [54] Hendrick R L, Pregitzer K S. The demography of fine roots in a northern hardwood forest. Ecology, 1992, 73: 1094 ~ 1104.
- [55] Murray P J, Hatch D J, Cliquet J B. Impact of insect herbivory on the growth and nitrogen and carbon contents of white clover (*Trifolium repens*) seedlings. Canadian Journal of Botany, 1996, 74: 1591 ~ 1595.
- [56] Latin R X, Reed G L. Effect of root feeding by striped cucumber beetle larvae on the incidence and severity of *Fusarium wilt* of muskmelon. Phytopathology, 1985, 75: 209 ~ 211.
- [57] Klepzig K D, Smalley E B, Raffa K F. Combined chemical defenses against an insect-fungal complex. Journal of Chemical Ecology, 1996, 22: 1367 ~ 1388.
- [58] Ryan M G, Lavigne D, Gower S T. Annual carbon cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate. Journal of Geophysical Research, 1997, 102: 28871 ~ 28884.
- [59] Espeleta J F, Donovan L A. Fine root demography and morphology in response to soil resources availability among xeric and mesic sand hill tree species. Functional Ecology, 2002, 16: 113 ~ 211.
- [60] Burke M K, Raynal D J. Fine root growth phenology, production, and turnover in a northern hardwood forest ecosystem. Plant and Soil, 1994, 162(2): 135 ~ 146.
- [61] 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(2): 270 ~ 277.
- [62] Li L H, Lin P, Xing X R. Fine root biomass and production of *Castanopsis eyrei* forests in Wuyi Mountains. Chinese Journal of Applied Ecology, 1998, 9 (4): 337 ~ 340.
- [63] Zhang X Q, Wu K H. Fine-root production and turnover for forest ecosystems. Scientia Silvae Sinicae, 2001, 37(3): 126 ~ 138.
- [64] Yang Y S, Chen G S, Lin P, *et al.* Fine root distribution, seasonal pattern and production in a native forest and monoculture plantations in subtropical China. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(9): 1719 ~ 1730.
- [65] He J S, Wang Z Q, Fang J Y. Belowground ecology under global change: questions and prospects. Chinese Science Bulletin, 2004, 49(13): 1226 ~ 1233.

参考文献:

- [26] 梅莉, 王政权, 程云环, 等. 林木细根寿命及其影响因子研究进展. 植物生态学报, 2004, 28: 704 ~ 710.
- [42] 易志刚, 蚁伟民, 周丽霞. 土壤各组分呼吸区分方法研究进展. 生态学杂志, 2003, 22 (2): 65 ~ 69.
- [61] 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(2): 270 ~ 277.
- [62] 李凌浩, 林鹏, 邢雪荣. 武夷山甜槠林细根生物量和生长量研究. 应用生态学报, 1998, 9(4): 337 ~ 340.
- [63] 张小全, 吴可红. 森林细根生产和周转研究. 林业科学, 2001, 37(3): 126 ~ 138.
- [64] 杨玉盛, 陈光水, 林鹏, 等. 格氏栲天然林与人工林细根生物量、季节动态及净生产力. 生态学报, 2003, 23(9): 1719 ~ 1730.
- [65] 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(13): 1226 ~ 1233.