

草地植物根系碳储量和碳流转对 CO₂ 浓度升高的响应

吴伊波, 崔晓勇*

(中国科学院研究生院资源与环境学院, 北京 100049)

摘要: 植物根系是陆地生态系统重要的碳汇和矿质养分库, 也是土壤中碳及养分的主要来源, 只有深入认识 CO₂ 浓度升高下根系的碳汇功能和根系周转对土壤碳库的影响, 才能准确预测生态系统对全球变化的响应与反馈调节作用。介绍了 CO₂ 浓度升高对草地植物根系生物量、根系凋落物的数量和品质以及根系周转速率的影响, 指出研究植物体内碳向根分配格局的变化趋势必须考虑 CO₂ 浓度升高的直接和间接两方面作用; 在预测根系碳库储量的动态变化时, 需要区分不同功能根系组分的生物量; 为更准确估算根系周转速率, 有必要确立草地植物根系直径与其寿命之间的关系; CO₂ 浓度升高普遍提高根系凋落物的 C/N, 但以此判定其在土壤中的分解速率快慢并不可靠, 需要进一步从机理上探究根系凋落物分解的控制因素。

关键词: CO₂ 浓度增加; 草地; 根冠比; 根系周转; 根际碳沉积; C/N

文章编号: 1000-0933(2009)01-0378-11 中图分类号: Q143, Q948 文献标识码: A

Responses of root carbon reserves and root turnover to experimental CO₂ enrichment in grasslands

WU Yi-Bo, CUI Xiao-Yong*

College of Resources and Environment, Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(1): 0378 ~ 0388.

Abstract: Plant roots act as an important carbon pool, as well as a nutrient pool in terrestrial ecosystems. Roots also provide the main sources of soil C and mineral nutrients. Understanding the effects of elevated CO₂ on root C reserve and turnover is necessary to predict the response and feedback of terrestrial ecosystems to global change. This article reviews the responses of root biomass, the quantity and quality of root-derived organic matter, and root turnover rate in grassland ecosystems under the conditions with experimental elevation of air CO₂. We conclude that both the direct and indirect effects of CO₂ enrichment should be considered when studying the change of carbon allocation among plant organs. Measuring separately the biomass for roots with different functions is recommended to predict precisely the effects of elevated CO₂ on the root carbon-reserve. In order to gain more accurate grassland root turnover rate also depends on sorting measured roots by diameter. The C/N of root-derived organic matter generally increases under elevated CO₂, but it should be careful to use the C/N only for qualifying carbon decomposition process under elevated CO₂. Further studies are needed to clarify the mechanisms controlling the decomposition rate of root litter and organic matter through rhizodeposition.

Key Words: CO₂ enrichment; grassland; root/shoot; root turnover; rhizodeposition; C/N

人类活动对地球大气环境产生了深远的影响。观测数据显示: 从工业革命时期到 21 世纪初, 大气 CO₂ 浓度已经从 280 μmol mol⁻¹ 升高到 379 μmol mol⁻¹; 预计到 2030 年, 还将在 2000 年的基础上增加 40% ~

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向资助项目(kzcx2-yw-418-02); 西部行动计划资助项目(kzcx2-xb2-06-01)

收稿日期: 2008-05-12; 修订日期: 2008-11-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: cuixy@gucas.ac.cn

100%^[1],大气 CO₂ 浓度升高已成为不争的事实。有研究表明,CO₂ 浓度升高会促进植物的光合产物向根系分配,从而提高陆地生态系统地下部分的碳素固定量^[2],这可能是全球“碳失汇”中的一个重要的汇^[3]。生态学家已经认识到地下部分是陆地生态系统碳分配与碳过程的核心环节,根系是联系地上和地下过程的主要纽带^[4]。在全球尺度上,草地生态系统约占陆地总面积的 32%^[5],其植被生物量和土壤碳储量仅次于森林生态系统。尤为重要的是,草地生态系统中净初级生产力的 60%~90% 分配于地下部分,地下生物量通常超过地上生物量 2~5 倍^[6],通过根系脱落输入到土壤中的碳也远远超过了地上凋落物的碳输入量。由此可见,草地植被根系主导的地下碳过程在生态系统碳平衡中占据着极其重要的地位,阐明其对大气 CO₂ 浓度升高的响应对全面理解陆地碳循环及其与气候变化的关系有着重要的意义。

1 CO₂ 浓度升高对根系碳储量的影响

1.1 CO₂ 浓度升高的直接作用

1.1.1 根系生物量

生物量表征了植被碳库的现实储存量,也是碳循环研究常用的重要参数。研究表明,地下碳过程的最重要的控制因子是净初级生产力(NPP)^[4],CO₂ 浓度升高将刺激草地植被 NPP 的提高。模型模拟的结果显示,CO₂ 浓度倍增时不同类型植物群落的净初级生产力可提高 20%~45%,某些 C₃ 草地植被甚至达到 70%^[7]。这主要是由于草地生态系统中大多数植物的光合能力受到光强不足和 CO₂ 浓度低的限制,而目前大气 CO₂ 浓度还远未达到 Rubisco 的饱和点,所以 CO₂ 浓度升高在短期内会直接刺激草地植物的光合作用,特别是提高午间光照较强时的光合速率^[8]。

已有的研究显示,生长在 CO₂ 浓度增加条件下的植物根系生物量变化并不一致^[9]。在多数试验中根系生物量较对照处理有所增加,幅度在 23%~89%^[10~16];比地上部分生物量的增加幅度大 32%^[17];或根长较对照增加^[18]等。但是 LeCain^[19]等并没有看到根系生物量有明显的变化;Higgins 等^[17]的研究发现光合产物受 CO₂ 浓度升高的刺激提高了 30%~70%,而根系以及地上部分生物量的增加较低,显示 CO₂ 浓度升高下新增光合产物并非完全用于扩大碳储存库(地上/地下生物量),同时也流向其他碳过程。

即使根系生物量随大气 CO₂ 浓度升高而增加,也并不意味着根系的组分具有一致的响应。Jastrow 等^[10]指出根茎生物量对 CO₂ 浓度升高的响应(增加了 87%)大于其他组分,而其周转速率远远低于须根和根系凋落物,所以根茎或者粗根生物量的增长可能更多地意味着根系碳水化合物储备增加,并可能提高植被的碳储量,加强草地生态系统的碳汇功能。相反,如果生理活动较强的根组分(如细根)生物量增加,则可能提高通过根周转、分泌和凋落等方式输入到土壤的碳量。因此在今后的研究中有必要进一步区分根的不同组分,考察各组分对 CO₂ 浓度增加的响应。

1.1.2 地上/地下生物量的相对变化

地上/地下部分生物量的相对变化表征了植物体内碳分配模式对 CO₂ 浓度升高的响应。如果根系碳分配比例提高,那么就有可能进一步增强根系的生理活动,提高根系呼吸、周转和根际分泌等过程的碳流量,从而提升全球气候变化背景下地下碳过程的重要性。有研究表明 CO₂ 浓度提高促进了植物将增加的光合产物更多地分配于根系^[13, 20, 21]。Jongen 等^[22]采用 FACE 装置对多年生黑麦草(*Lolium perenne*)和白三叶(*Trifolium repens*)的研究发现,根系是多年生植物的一个重要的碳汇,并且随着 CO₂ 浓度升高地下生物量的增加量大于地上部分,显示大气 CO₂ 浓度增加会提高草地土壤碳素输入量。Fitter 等^[13]也看到,棕壤和泥炭土上的物种丰富度不同的两类草地植物的地上部分生物量并没有受 CO₂ 浓度提高的影响,但根系生物量增加了 40%~50%,并由此计算出泥炭土每年可净增加 0.2 kg C m⁻²;Ginkel 等^[23, 24]也获得了类似的研究结果。Cotrufo & Gorissen^[25]采用¹⁴C 示踪技术看到,在 CO₂ 浓度增加的同时增加氮素供应,多年生黑麦草、细弱剪股颖(*Agrostis capillaris*)和羊茅(*Festuca ovina*)的地上部和地下部的¹⁴C 含量都显著增加,但更多的碳还是分配到了地下部分,包括根系、根际及非根际土壤(bulk soil)。Higgins 等^[17]也有类似的结果。但也并非所有试验结果都与上述一致,有研究显示植物地上/地下的生长量都增加,但地上/地下生物量的比例维持不变^[18, 26]。

Meier 等^[27]也看到红三叶 (*T. pratense*) 和鸭茅 (*Dactylis glomerata*) 的根冠比不受 CO₂ 浓度增加的影响, 而 Shaw 等^[28]发现当与氮素、降水或气温增加耦合时, CO₂ 浓度增加反而抑制了 1 年生草地碳向地下部的分配, 多因子的作用完全不同于单因子效应的简单叠加, 暗示自然情况下草地植物碳分配格局对 CO₂ 浓度增加的反应是很不一致的, 需要研究多因子的共同作用。

1.2 CO₂ 浓度升高的间接作用

不同研究得到的根系生物量或根冠比对 CO₂ 浓度增加的响应并不完全一致(表 1), 这一方面是来自研究对象、试验处理间的差异和方法本身的误差; 另一方面是由于 CO₂ 浓度增加改变了其它环境因子这一间接作用, 各环境因子组合不同必然引起植物生长与分配策略的不同。

对 CO₂ 浓度升高的间接作用关注较多的是水分因子, 包括植物体内水分和土壤水分状况改变对根系碳

表 1 CO₂ 浓度升高对不同草地生态系统植物根系生物量、生产率和死亡率的影响

Table 1 Effects of elevated CO₂ concentration on biomass, production and mortality of roots in grasslands

草地类型、地点 及所研究植被 Vegetation type, location and species	实验处理 Treatment method, CO ₂ concentration and period ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	采样层次 Depths (cm)	采集方法 Sampling method	现存量 Standing root biomass	生产率/死亡率 Root production /mortality	文献 Reference
野外实验 <i>In situ</i> experiments						
矮斯太普草地 Shortgrass steppe Colorado, USA. 格兰马 <i>B. gracilis</i>	野外 OTC 360 & 720 1997 ~ 2001	0 ~ 20, 20 ~ 40, 40 ~ 75	挖掘法 Soil monoliths	无变化		[19]
草毛针茅 <i>Stipa comata</i> 蓝茎冰草 <i>Pascopyrum smithii</i>		0 ~ 5, 5 ~ 10, 10 ~ 20, 20 ~ 30, 30 ~ 40, 40 ~ 60	根钻法 Coring	+ 23%		[11]
		0 ~ 10, 10 ~ 40	改进的内生长袋法 Ingrowth cores		+ 60% (中度降水年) 较小的影响 (非常湿润年) 无变化 (非常干旱年)	[26]
		0 ~ 20, 20 ~ 40	微根管法 Minirhizotrons	+ 41%	52% / 37%	[18]
高普列里草地 Tallgrass prairie Kansas, USA 大须芒果 <i>Andropogon gerardii</i>	野外 OTC 2 倍大气 CO ₂ 浓度及对照 1989 ~ 1996	0 ~ 5, 5 ~ 15, 15 ~ 30	根钻法 Coring	+ 87% (根茎) + 46% (粗根) + 40% (须根)		[10]
黄假高粱 <i>Sorghastrum nutans</i>		0 ~ 15	内生长袋法 Ingrowth cores		2 倍(1990) 稍大(1991, 1994) 无变化(1992, 1993)	[37]
	野外 OTC 350 & 700 1990, 1991	0 ~ 30	内生长袋法 Ingrowth cores		+ 125 (1990) + 17% (1991)	[71]
钙质砂岩土草地 Calcareous grassland Switzerland 直立雀麦 <i>Bromus erectus</i>	野外 SACC 350 & 600 1994 ~ 1998	0 ~ 8; 0 ~ 18	根钻法 Coring; 微根管法 Minirhizotrons	无变化	无变化 (前两年)/ 无变化 (前两年)	[41]
半天然草地 Semi-natural grassland Sweden 丝状剪股颖 <i>A. capillaris</i> 紫羊茅 <i>F. rubra</i> 草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>	野外 OTC 360 & 700 1995 ~ 1998	0 ~ 20	微根管法 Minirhizotrons	+ 25% (干旱年) 无变化 (湿润年)		[72]

续表

草地类型、地点 及所研究植被 Vegetation type, location and species	实验处理 Treatment method, CO ₂ concentration and period ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	采样层次 Depths (cm)	采集方法 Sampling method	现存量 Standing root biomass	生产率/死亡率 Root production /mortality	文献 Reference
欧亚 1 年生草本 Eurasian annual grasses Stanford, USA	野外 OTC 2 倍大气 CO ₂ 浓度及对照 1992 ~ 1997	0 ~ 15 0 ~ 20 10, 15, 20, 25	根钻法 Coring 内生长袋法 Ingrowth cores 微根管法 Minirhizotrons	不影响 (根总长度) + 32% (相对于地上部分)	不影响/不影响	[17]
高山草地 Alpine grassland Switzerland 弯叶苔草 <i>Carex curvula</i>	野外 OTC 355 & 680 1992 ~ 1994	0 ~ 10; 0 ~ 10	根钻法 Coring 内生长袋 Ingrowth cores	无变化 (year 3) 无变化 (year 2) + 27 % (year 3)		[73]
	野外 OTC 355 & 680 1992 ~ 1995	0 ~ 20	根钻法 coring	+ 12% (year 4)		[73, 74]
牧草草地 Swards Switzerland 黑麦草 <i>L. perenne</i> 白三叶 <i>T. repens</i>	FACE 340 & 600 1 个生长季	0 ~ 25	内生长袋法 Ingrowth cores		增加	[22]
移植于生长室内 Transplant into the glasshouse						
天然草皮 Natural grassland England 羊茅 <i>F. ovina</i> 甘松茅 <i>Nardus stricta</i> 粗叶灯心草 <i>Juncus squarrosus</i>	350 & 600 1993, 1994	0, 10, 15, 20 6, 10	整体挖掘法 Entire monolith harvest 微根管法 Minirhizotron	+ 41 % + 20% (累积生产率) / + 21% (累积死亡率)		[12, 13]
地中海草地 Mediterranean grassland, France 菊科 <i>Asteraceae</i> 蝶形花科 <i>Fabaceae</i> 禾本科 <i>Poaceae</i>	350 & 700 1 个生长季	0 ~ 20	整体挖掘法 Entire monolith harvest	无变化		[39]
钙质砂岩土草地 Calcareous grassland Switzerland 直立雀麦 <i>B. erectus</i>	356 & 600 1 个生长季	0 ~ 10	¹³ C 标记 ¹³ C label	+ 28 %		[61]
矮斯太普草地 Shortgrass steppe Colorado, USA. 格兰马 <i>B. gracilis</i> 蓝茎冰草 <i>P. smithii</i>	350 & 700 2 个生长季	移栽于 25cm 直径 45cm 深的钢管	根钻法 Entire core harvest	+ 23% (C ₃) 无变化 (C ₄)		[75]
人工草地 Pasture New Zealand 黑麦草 <i>L. perenne</i> 白三叶 <i>T. repens</i> 毛花雀稗 <i>Paspalum dilatatum</i>	350, 525, 700 2 个生长季	0 ~ 30	连续根钻法 sequential cores	+ 39% (湿土) + 21% (干土)	+ 72% (350 ~ 525); 0% (525 ~ 700)	[14, 76]
栽培试验 Cultivation experiment						
黑麦草 <i>L. perenne</i> 纤细剪股颖 <i>A. capillaris</i> 羊茅 <i>F. ovina</i>	盆栽于标记有 ¹⁴ C 的 CO ₂ 人工气候室 350 & 700 32, 55d		¹⁴ C 标记法 ¹⁴ C labelling	+ 24 % (以根系中测的 ¹⁴ C 含量计)		[25]
普通小麦 <i>Triticum aestivum</i>	生长室内 350 & 700		C 同位素标记 C isotope labelling	+ 21 %		[77]
小地榆 <i>Sanguisorba minor</i> 百脉根 <i>Lotus corniculatus</i> 北车前 <i>Anthyllis vulneraria</i> 黄苜蓿 <i>Plantago media</i>	栽培于生长室 中塑料管内 345 & 590 35, 70, 100d	0 ~ 10, 10 ~ 20, 20 ~ 30, 30 ~ 40, 40 ~ 50	剖开塑料管非 破坏性取样测定	增加 (小地榆和白 脉根) 无变化 (北车前和 黄苜蓿)		[78]

OTC, open-top chamber; FACE, free air CO₂ enrichment; SACC, screen-aided CO₂ control

储量和碳流转的影响^[29~32]。在个体水平上,CO₂ 浓度增加可能引起气孔开度减小,导致叶片水汽的扩散阻力增加,植株蒸腾失水量减少。虽然 CO₂ 进入叶片的阻力因之增大,但大气中高浓度的 CO₂ 提高了叶片内外的 CO₂ 浓度差,补偿了前者对叶片光合作用的不利影响,因而总体上提高了植物的水分利用效率(WUE)^[33, 34]。WUE 提高一方面使得植物吸收等量水分时可以固定更多的碳,另一方面,也可能抑制根系在土壤中的扩展(exploration),降低根系生长和根生物量。在群落水平上,单位植物叶面积的蒸腾降低,冠层蒸散减弱,土壤水分损失减少,土壤含水量相对提高。这也使渗透到土壤深层的水分增加,有利于深根系植物的生长。植物间响应土壤水分状况变化的差异可能导致群落结构和根系碳储量发生变化。

根系生长对 CO₂ 浓度升高的响应随生态系统、物种以及时间的不同而不同,这可能更多地源自水分条件的差异,而不是 CO₂ 浓度升高的直接作用^[35]。温室栽培试验也看到,两种 C₄ 植物的根系生长对土壤水分改善的响应(根系长度,生物量,表面积和体积平均增加了 40%~51%)强于对 CO₂ 浓度升高的反应(平均增加了 15%~27%)^[36]。由此可见,与光合产物和总碳量输入增加相比,植物水分条件的改变可能是植物群落生物量和根系生长策略变化更为重要的驱动因子,在较为干旱的生态系统中尤为明显。

即使由于蒸腾减弱,土壤含水量都随 CO₂ 浓度增加而提高,但是在降水量不同的年份,根系生长的响应却相差很大。对于半干旱生态系统^[26],降水量中等的年份(稍大于多年平均水平)CO₂ 浓度增加的刺激强烈,而在湿润年份促进作用很小,在干旱年份根系生长几乎不受影响。这可能是因为干旱条件下植物叶片气孔导度过小,CO₂ 浓度升高不能充分补偿其的光合碳固定的不利影响,导致水分利用效率没有明显提高,光合作用及其产物向根系的输入也没有明显改善。在非常湿润的年份,过高的水分含量可能超出了植物形态可塑性的响应能力;或者由于土壤微环境的水分异质性降低,使得通过根系扩展来获取水分的必要性下降,从而导致根系生长没有受到明显促进。所以,提高土壤水分这一间接影响对根系生长的作用大小不仅与土壤水分的变化程度有关,也和当时植物的水分环境及其生理生态特征有关。如果植物处于并非严重的水分胁迫之下,那么 CO₂ 浓度增加可能明显促进根系生长。模型模拟也显示,干旱条件下植物根系生长的正响应幅度更大^[7];而在水分充足的年份,则可能没有响应^[37]。Volk 等^[38]强调,在植物未来生长环境水分条件未知的情况下,仅仅根据植物对 CO₂ 浓度升高的响应来预测植物生长的变化是不可靠的。

CO₂ 浓度增加引起的土壤水分变化还会进一步改变其他环境因子,如土壤微生物的数量与活性增加,土壤有机质分解、氮矿化和有效氮释放速率提高等,改善了植物的养分条件,也对根系生长产生间接作用。植被根系对多种环境因子耦合变化的响应程度,主要决定于哪种因子的限制首先被解除,以及根系生长对该因子的生理生态响应特征。

2 CO₂ 浓度增加对根系周转的影响

2.1 根系周转速率的变化

Higgins 等^[17]看到 CO₂ 浓度升高时植物生物量碳的增加少于光合产物的增加量,表明部分碳通过根系周转等途径从植物体中流出。LeCain^[19]等据其研究结果也推测,增加的光合产物部分用于植物组织的动态更新,尤其是地下细根的周转。一些研究发现 CO₂ 浓度升高时植物地上、地下生物量没有明显变化,但是根系的生长率、死亡率和周转速率都有所提高^[12]。根系周转加快会消耗更多的碳,所以虽然表观上根系碳库的大小(碳储量)没有改变,实际上植物体内碳的分配格局已经发生了变化。Navas 等^[39]对低生产力地中海草地生态系统的研究得到了类似的结果,即植物现存生物量没有变化,而凋落物数量和呼吸强度增加,表明植被对 CO₂ 浓度升高的响应没有表现为现存生物量或碳储量增加,而是表现为碳周转加快。Allard 等^[40]在放牧草地上进行了长达 4 年的 FACE 试验,用生长袋法测定,发现根系生产率提高了,但是根系现存生物量却降低了,表明根系寿命大大降低,周转加快。也有一些相反的研究结果,如 Arnone 等^[41]采用微根管法,在瑞士对石灰性土壤草地进行的为期 2 年的试验结果显示,CO₂ 浓度升高没有改变 18 cm 土层内根的生长率和死亡率,而深层土壤中的细根中值寿命增加了 48%,死亡率也没有变化。Higgins 等^[17]也指出 CO₂ 浓度增加时细根周转速率增大的强度过低,不是新增光合产物的主要去向。

2.2 根系形态(morphology)与构型(architecture)的变化。

根系直径是与根系寿命紧密相关的参数之一,不同功能的根其直径和寿命一般也有较明显的差别。较粗的根通常起储存、支持和运输作用,存活时间较长;细根则主要用于吸收水分和养分,周转很快。木本植物根系的这种表现尤为明显,所以有研究者提出按直径将根分级,分别计算各级的寿命,认为这样可以提高估算根系周转速率的准确性^[42~45]。草本植物的木质部不发达,根较细软,根系直径与寿命之间是否也存在着这样的相关关系呢? Gill 等^[46]用微根管法研究了美国矮斯太普草地上多年生丛生禾草格兰马(*Bouteloua gracilis*),发现直径小于 0.4 mm 的根系周转(187 d)明显快于较粗的根系(320 d),而直径小于 0.2 mm 与 0.2~0.4 mm 的根系周转速率差异不明显。这说明草本植物细根直径即使相差仅有零点几毫米,也会造成其寿命及周转速率的很大变化。这一研究结果对以往认为草本植物根系比较均一,只有单一周转速率的观点提出了质疑。在木本植物中对根系直径的微小差异是否影响根系氮含量^[47~49]、根呼吸速率^[44]和根分解动力学^[49]等已经有了一定的认识,但是目前非常缺乏在草本植物根系上的相关研究。

CO₂ 浓度升高下根系生物量的增加可能表现为细根数量或长度的增加,甚至两者同时增加,这对根系生理和生态功能有着重要意义。前者可以提高单位体积的根密度(occupation),后者增加了根系在土壤中范围(exploration),两者都提高了根系与土壤的接触面积,有利于其吸收水分和养分,进而影响植物的其他生理和生态特性,包括碳的固定、分配、储存和流转等过程。Milchunas 等^[18]发现根系长度没有变化,但是根系直径变粗,分枝增多。LeCain 等^[19]则看到 0~10 cm 土层中的细根长度增加了 37%。目前这方面的研究极少,加之根系构型受多种因素的影响^[50~52],尚不能得出 CO₂ 浓度升高对根系长度、直径、分枝等形态与构型参数作用效果的一般性结论。

根系的分枝等级与其生理功能之间也存在着密切的关系,这已被木本植物上的大量研究所证实^[53, 54],仅以直径为依据划分的根组分可能是处于不同分枝等级的一簇根,它们在功能和寿命上都不是均一的,存在异质性,其生长量和周转速率对 CO₂ 浓度升高的反应可能也不一致。但是迄今为止极少有直接考察根系分枝等级与其周转速率相关性的研究^[18],在草本植物方面几乎是空白。

2.3 影响根系周转对 CO₂ 浓度升高响应试验结果准确性的其他因素

准确估算植物细根周转速率,不仅需要考虑根系形态和构型上的差异,将根分组分别测定,还要注意 CO₂ 浓度升高下,土壤微环境内养分、水分和温度等因子随土层深度的变化。正如 Arnone 等^[41]看到的那样,不同土层内根系的周转速率并不相同,对 CO₂ 浓度升高的响应也不一致。研究结果显示,提高 CO₂ 浓度时,6 cm 深度以内的根长占总根长的比例有所增加,而 12~18 cm 土层内根长所占比例下降;更深层土壤中根系的中值寿命增加了 48%。与此相反, Gill 等^[46]的研究并没有发现随土层深度增加细根周转有明显的变化。

除根系构型与分布影响外,由于各种方法都有其特定的假设和局限性,因此采用不同方法测得的根系周转速率也会有差异。例如,在矮斯太普草地根系周转研究中,采用传统根钻法测得根系周转率是 0.03~0.65 a⁻¹,平均为 0.236 a⁻¹^[55, 56];采用¹⁴C 标记法测定结果变异很小,平均值为 0.185 a⁻¹^[55];而用微根管法得到细根周转率为 0.86 a⁻¹^[46],远大于前两种方法的测定结果。这是因为前两种方法在采样时往往会损失一些直径较小、周转较快的细根,实际测定的主要是直径稍粗、周转相对较慢的根系;而微根管法是实时监测的,对于极细小根系的生长和死亡过程也不易遗漏,这部分根的生产和分解过程都更为迅速,因此微根管法所测得的根系周转率比其他两种方法的测定结果普遍要高,这也使它不能很好地估计占生物量比重较高的粗根的周转速率。关于测定根系寿命与周转的各种方法的原理、优缺点和适用性等已有详细的报道^[57~59]。

3 CO₂ 浓度增加对根系与土壤间碳流转过过程的影响

Tans 等^[60]指出,北半球陆地生态系统(尤其是温带草地)很可能是全球“碳失汇”中的一个汇,验证这一观点有赖于深入理解植被地下部分与土壤之间的碳过程。前两节主要从植物地下部分碳储存量和流通量的角度探讨了草地植物根系碳收支对 CO₂ 浓度升高的响应,而草地生态系统碳汇强度的变化还取决于土壤碳库的收支关系,即土壤有机质的输入和分解,同时充分考虑土壤有机质不同组分周转速率的差异。

3.1 根际沉积(Rhizodeposition)

根系向土壤输入的碳主要来自脱落的皮层、活根碎段、死根、根际分泌物等,这些总称为根际碳沉积。Cotrufo & Gorissen^[25]用¹⁴C示踪法检测出CO₂浓度升高处理的根际土壤中¹⁴C含量比对照高39%,土壤溶液和腐殖质中¹⁴C分别比对照高69%和49%。Ginkel等^[23]用相同的方法得出CO₂浓度升高处理的根系向土壤净输入碳量增加达88%。采用¹³C同位素示踪法,Pendall等^[11]得出处理4a内植物根际土壤的碳沉积量增加了近2倍。但也有研究指出通过根际沉积输入的碳量并没有增加^[10, 61, 62],土壤碳库总量也没有变化^[63]。Meta-分析发现CO₂浓度升高处理5~8a的落叶林和草地土壤碳储量的增加速率超过了40g C m⁻² a⁻¹^[64],表明总体上从植物流向土壤的碳增多了。但是目前尚不能确定这种增长是根系生物量增大的直接结果,还是植物通过生理调节使更多的碳通过根际沉积流出。

3.2 根系凋落物的分解

根系凋落物分解快慢与其化学组分及微生物养分需求有关,通常以凋落物的C/N来判断其分解速率。在很多CO₂浓度升高的处理中根系C/N也升高^[11, 65]。组分分析结果显示CO₂浓度倍增条件下的植物根系中可溶性有机物增加了11%,木质素降低了6%,N含量降低了21%^[26]。但也有研究指出非结构性碳水化合物(NSC)、纤维素、木质素、多酚化合物等的含量没有变化^[66]。

根系C/N增加并不必然导致根系凋落物分解速率降低。正如Gorissen等^[67]观察到的那样,生长在350 μmol mol⁻¹和700 μmol mol⁻¹ CO₂下的多年生黑麦草根C/N分别为18和32,采用¹⁴C标记法测得后者的凋落物在最初两天内的分解速率反而快于前者,这主要是因为其易分解碳(如葡萄糖)含量较高造成的。但是由于根内氮含量相对较低,限制了后期的分解,所以8d以后,其分解速率显著降低。

CO₂浓度增加可能更多地通过改变凋落物内特定组分含量来影响其分解速率的。Jongen等^[22]发现高CO₂浓度处理的多年生黑麦草和白三叶根系组织内非结构性碳水化合物增加,同时根系凋落物的分解速率降低;其中白三叶根系C/N和氮含量都没有改变,其根系凋落物分解速率的降低可能是由于根系中增加的可溶性碳水化合物通过分泌作用直接流入土壤,导致根际微生物优先利用根分泌物,从而减少了对根系组织残余物的分解利用。这种推测尚没有被试验直接证实。如Ginkel等^[24]观察到多年生黑麦草在CO₂浓度为700 μmol mol⁻¹下长出的活根的分解速率比在350 μmol mol⁻¹下的慢14%,根系向土壤分泌的有机物的分解速率也减慢了29%。对两种处理的根系及其分泌物进行¹⁴C标记和分解试验,发现被标记的微生物数量与¹⁴CO₂释放量的比值在处理间没有差异,说明微生物对这两种不同来源的有机质的利用效率都没有受到CO₂浓度变化的影响,高CO₂浓度下根系凋落物分解速率降低并非因为微生物内部代谢机制改变;试验结果也无法证实微生物是否优先利用根系分泌的有机物。

上述研究结果说明测定根系C/N并不能确切判定根系分解速率会如何变化。有研究者指出CO₂浓度增加下根系分解速率改变并非由于植物组织内C/N变化^[68],因为根系凋落物的分解过程涉及诸多复杂的因素。如前所述,根系C/N、可溶性碳含量、根系周边微生物的种类与种群大小及活性^[69],以及根凋落物所含有机物的品质是否满足微生物偏好等,目前对此尚缺乏深入研究^[23, 25, 66]。以往多以多年生黑麦草为研究对象,由于根系凋落物分解对CO₂浓度升高的响应存在很大的植物种间差异^[22],少数植物种的研究还不足以得出普遍性的结论。

需要指出的是,在研究根系分解的响应时,有必要将根系凋落物分解和土壤有机质分解区分开来。Gorissen等^[67]看到,根系凋落物分解释放的养分首先满足分解自身的微生物所需,而不是供给分解土壤有机质的微生物。因此,根系分解与土壤有机质分解的控制因子并不完全一致,土壤有机质分解主要还是受温度的影响。Ginkel等^[23]在上述研究的基础上进一步施加高氮和低氮处理,结果也显示根凋落物分解在CO₂浓度升高时有所降低,但土壤有机质分解并不受CO₂浓度升高的影响。该试验还发现CO₂浓度升高时土壤碳的净输入提高了88%,结合凋落物分解速率降低的试验结果,推测草地土壤碳储量增加,并对大气CO₂浓度升高产生负反馈作用。

4 问题与展望

与地上部分相比,植物地下部分碳的分配是一个更复杂的生理生态过程^[70]。草地植被根系生物量的变化是对 CO₂ 浓度升高最直观响应,已有研究显示地下生物量普遍呈增加趋势,但存在较大的变异,还需要更深入阐明其机理。其次,草地根系碳分配占整个生态系统生产力的比例,其是否是全球“碳汇”的一个组分,以及在大气 CO₂ 浓度增加的背景下该比例和汇强度如何变化等问题仍然不清楚。再者,由于植物根系在结构、功能和由此导致的对全球变化的响应在不同生态系统间存在着巨大差异,因此目前集中在少数物种和生态系统上的研究难以准确推测大尺度植被的反应。另外,根系研究仍然存在技术上的困难,目前还没有普遍适用的方法,各种方法的原理还存在缺陷。要揭示大气 CO₂ 浓度升高下草地植被根系碳过程的变化及其与生态系统生产力、物质循环等的相互关系,还需要进一步开展如下的研究工作:

(1)环境因子对植物碳分配机制的综合影响:全球变化不仅表现为 CO₂ 浓度升高,其他环境因子也在改变;CO₂ 浓度升高又必然引起其他环境因子发生变化;而且在现在多样的植被类型是不同环境因子综合作用的结果,其响应 CO₂ 升高的主要驱动因子也不相同,所以在开展 CO₂ 浓度升高的研究时,需要考虑多因子的综合作用。

(2)根系分组与周转速率的测定:根系周转是植物地下部分碳过程的核心环节,需要阐明草地植物根系直径与其寿命之间是否有明确的对应关系,以确定是否必须将根分组测定以获得准确的周转速率。

(3)生态系统水平的长期研究:多数研究只是针对某种或少数几种草本植物,并且测定时间短,在人工栽培情况下往往持续不到 5a。今后需要在生态系统水平开展长期的研究,才能真正理解生态系统对 CO₂ 浓度升高的响应,为建立大尺度的预测模型提供基础。

(4)根系分解的机理研究:在 CO₂ 浓度升高的条件下,通过根系凋落物进入土壤的碳在数量和质量上都会发生改变,需要进一步从机理上探究根系凋落物分解的控制因素及其在 CO₂ 浓度升高时的变化规律,才能预测土壤碳储量的变化趋势。

References:

- [1] IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis, Summary for Policymakers, formally approved at the 10th Session of Working Group I of the IPCC. Paris, February, 2007.
- [2] Hungate B A, Holland E A, Jackson R B, *et al.* The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment. *Nature*, 1997, 388: 576—579.
- [3] Woodwell G M, Whittaker R H, Reiners W A, *et al.* The biota and the world carbon budget. *Science*, 1978, 199: 141—146.
- [4] Hen J S, Wang Z Q, Fang J Y. Global change Underground ecology. *Chinese Science Bulletin*, 2004, 49(13): 1226—1233.
- [5] Adams J M, Faure H, L F-D, *et al.* Increases in terrestrial carbon storage from the Last Glacial Maximum to the present. *Nature*, 1990, 348: 711—714.
- [6] Speidel B. Primary production and root activity of a golden oat meadow with different fertilizer treatments. *Polish Ecological Studies*, 1976, 2: 77—89.
- [7] Coughenour M B, Chen D X. Assessment of grassland and ecosystem responses to atmospheric change using linked plant-soil process models. *Ecological Applications*, 1997, 7(3): 802—827.
- [8] Jackson R B, Sala O E, Field C B, *et al.* CO₂ alters water use, carbon gain, and yield for the dominant species in a natural grassland. *Oecologia*, 1994, 98(3): 257—262.
- [9] Field C B, Chapin F, Chiariello N R, *et al.* The jasper ridge CO₂ experiment: design and motivation. In: Koch G W, Mooney H A, eds. *Carbon dioxide and terrestrial ecosystems*. San Diego: Academic Press, 1996, 121—145.
- [10] Jastrow J D, Miller R M, Owensby C E. Long-term effects of elevated atmospheric CO₂ on below-ground biomass and transformations to soil organic matter in grassland. *Plant and Soil*, 2000, 224(1): 85—97.
- [11] Pendall E, Mosier A R, Morgan J A. Rhizodeposition stimulated by elevated CO₂ in a semiarid grassland. *New Phytologist*, 2004, 162(2): 447—458.
- [12] Fitter A H, Self G K, Wolfenden J, *et al.* Root production and mortality under elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant and Ecology*, 1996,

187: 299—306.

- [13] Fitter A H, Graves J D, Wolfenden J, *et al.* Root production and turnover and carbon budgets of two contrasting grasslands under ambient and elevated atmospheric carbon dioxide concentrations. *New Phytologist*, 1997, 137(2): 247—255.
- [14] Newton P C D, Clark H, Bell C C, *et al.* Interaction of soil moisture and elevated CO₂ on the above-ground growth rate, root length density and gas exchange of turves from temperate pasture. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47(6): 771—779.
- [15] Newton P, Clark H, Bell C C, *et al.* Effects of elevated CO₂ and simulated seasonal changes in temperature on the species composition and growth rates of pasture turves. *Annals of Botany*, 1994, 73: 53—59.
- [16] Matamala R, Schlesinger W H. Effects of elevated atmospheric CO₂ on fine root production and activity in an intact temperate forest ecosystem. *Global Change Biology*, 2000, 6: 967—979.
- [17] Higgins P A, Jackson R B, Rosiers J M, *et al.* Root production and demography in a California annual grassland under elevated atmospheric carbon dioxide. *Global Change Biology*, 2002, 8(9): 841—850.
- [18] Milchunas D G, Morgan J A, Mosier A R, *et al.* Root dynamics and demography in shortgrass steppe under elevated CO₂, and comments on minirhizotron methodology. *Global Change Biology*, 2005b, 11(10): 1837—1855.
- [19] LeCain D R, Morgan J A, Milchunas D G, *et al.* Root biomass of individual species, and root size characteristics after five years of CO₂ enrichment on native shortgrass steppe. *Plant and Soil*, 2006, 279(1): 219—228.
- [20] Pregitzer K S, Zak D R, Curtis P S, *et al.* Atmospheric CO₂, soil nitrogen and turnover of fine roots. *New Phytologist*, 1995, 129(4): 579—585.
- [21] Arnone J A, Körner C. Soil and biomass carbon pools in model communities of tropical plants under elevated CO₂. *Oecologia*, 1995, 104(1): 61—71.
- [22] Jongen M, Jones M B, Hebeisen T, *et al.* The effects of elevated CO₂ concentrations on the root growth of *Lolium perenne* and *Trifolium repens* grown in a FACE system. *Global Change Biology*, 1995, 1: 361—371.
- [23] van Ginkel J H, Gorissen A, van Veen J A. Carbon and nitrogen allocation in *Lolium perenne* in response to elevated atmospheric CO₂ with emphasis on soil carbon dynamics. *Plant and Soil*, 1997, 188(2): 299—308.
- [24] Ginkel J H, Gorissen A, Polci D. Elevated atmospheric carbon dioxide concentration: effects of increased carbon input in a *Lolium perenne* soil on microorganisms and decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(4): 449—456.
- [25] Cotrufo M F, Gorissen A. Elevated CO₂ enhances below-ground C allocation in three perennial grass species at different levels of N availability. *New Phytologist*, 1997, 137(3): 421—431.
- [26] Milchunas D G, Mosier A R, Morgan J A, *et al.* Root production and tissue quality in a shortgrass steppe exposed to elevated CO₂: Using a new ingrowth method. *Plant and Soil*, 2005, 268(1): 111—122.
- [27] Meier M, Saurer M, Haldemann C, *et al.* Effect of elevated CO₂ on the carbon balance of a grass-clover mixture. *Acta Ecologica*, 1997, 18(3): 313—317.
- [28] Shaw M R, Zavaleta E S, Chiariello N R, *et al.* Grassland Responses to Global Environmental Changes Suppressed by Elevated CO₂. *Science*, 2002, 298(5600): 1987—1990.
- [29] Knapp A K, Hamerlynck E P, Ham J M, *et al.* Responses in stomatal conductance to elevated CO₂ in 12 grassland species that differ in growth form. *Vegetatio*, 1996, 125: 31—41.
- [30] Owensby C E, Ham J M, Knapp A K, *et al.* Water vapour fluxes and their impact under elevated CO₂ in a C₄-tallgrass prairie. *Global Change Biology*, 1997, 3: 189—195.
- [31] Niklaus P A, Spinnler D, Körner C. Soil moisture dynamics of calcareous grassland under elevated CO₂. *Oecologia*, 1998, 117: 201—208.
- [32] Arnone Iii J A, Bohlen P J. Stimulated N₂O flux from intact grassland monoliths after two growing seasons under elevated atmospheric CO₂. *Oecologia*, 1998, 116(3): 331—335.
- [33] Curtis P S. A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide. *Plant, Cell and Environment*, 1996, 19(2): 127—137.
- [34] Smith S D, Strain B R, Sharkey T D. Effects of CO₂ enrichment on four great basin grasses. *Functional Ecology*, 1987, 1(2): 139—143.
- [35] Morgan J A, Pataki D E, Körner C, *et al.* Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO₂. *Oecologia*, 2004, 140(1): 11—25.
- [36] Derner J D, Polley H W, Johnson H B, *et al.* Root system response of C₄ grass seedling to CO₂ and soil water. *Plant and Ecology*, 2001, 231: 97—104.
- [37] Owensby C E, Ham J M, Knapp A K, *et al.* Biomass production and species composition change in a tallgrass prairie ecosystem after long-term exposure to elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology*, 1999, 5(5): 497—506.

- [38] Volk M, Niklaus P A, Körner C. Soil moisture effects determine CO₂ responses of grassland species. *Oecologia*, 2000, 125(3): 380—388.
- [39] Navas M L, Guillem J L, Fabreguettes J, *et al.* The influence of elevated CO₂ on community structure, biomass and carbon balance of mediterranean old-field microcosms. *Global Change Biology*, 1995, 1: 325—335.
- [40] Allard V, Newton P C D, Lieffering M, *et al.* Increased quantity and quality of coarse soil organic matter fraction at elevated CO₂ in a grazed grassland are a consequence of enhanced root growth rate and turnover. *Plant and Soil*, 2005, 276(1): 49—60.
- [41] Amone J A, Zaller J G, Spehn E M, *et al.* Dynamics of root systems in native grasslands: effects of elevated atmospheric CO₂. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 73—85.
- [42] Jackson R B, Mooney H A, Schulze E D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1997, 94(14): 7362—7366.
- [43] Eissenstat D M, Yanai R D. The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, 1997, 27: 1—60.
- [44] Pregitzer K S, Laskowski M J, Burton A J, *et al.* Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth. *Tree Physiology*, 1998, 18: 665—670.
- [45] Wells C E, Eissenstat D M. Marked differences in survivorship among apple roots of different diameters. *Ecology*, 2001, 82(3): 882—892.
- [46] Gill R A, Burke I C, Lauenroth W K, *et al.* Longevity and turnover of roots in the shortgrass steppe: influence of diameter and depth. *Plant and Ecology*, 2002, 159: 241—251.
- [47] 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(3): 302—308.
- [48] Gordon W S, Jackson R B. Nutrient concentrations in fine roots. *Ecology*, 2000, 81(1): 275—280.
- [49] McLaugherty C A, Pastor J, Aber J D, *et al.* Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology*, 1985, 66(1): 266—275.
- [50] Robinson D, Hodge A, Fitter A. Constraints on the form and function of root systems. In: De Kroon H, Visser E J W eds. *Root Ecology*. Berlin: Springer-Verlag, 2003, 1—31.
- [51] Jackson R B, Manwaring J H, Caldwell M M. Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature*, 1990, 344(6261): 58—60.
- [52] Drew M C. Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot, in Barley. *New Phytologist*, 1975, 75(3): 479—490.
- [53] Pregitzer K S, DeForest J L, Burton A J, *et al.* Fine root architecture of nine north American trees. *Ecological Monographs*, 2002, 72(2): 293—309.
- [54] 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(3): 450—457.
- [55] Milchunas D G, Lauenroth W K. Carbon dynamics and estimates of primary production by harvest, ¹⁴C dilution, and ¹⁴C turnover. *Ecology*, 1992, 73(2): 593—607.
- [56] Sims P L, Singh J S. The structure and function of ten western north American grasslands: III. Net primary production, turnover and efficiencies of energy capture and water use. *The Journal of Ecology*, 1978, 66(2): 573—597.
- [57] Zhang X Q, Wu K H. A review of methods for fine-root product ion and turnover of trees. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 30(5): 875—883.
- [58] Bai W M, Cheng W X, Li L H. Applications of minirhizotron techniques to root ecology research. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(11): 3076—3081.
- [59] Quan X K, Yu S Q, Shi J W, *et al.* Minirhizotron and radiocarbon methods: Their application and comparison in estimating fine root longevity. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(3): 428—434.
- [60] Tans P P, Fung I Y, Takahashi T. Observational constraints on the global atmosphere CO₂ budget. *Science*, 1990, 247: 1431—1438.
- [61] Niklaus P A, Glöckler E, Siegwolf R, *et al.* Carbon allocation in calcareous grassland under elevated CO₂: a combined ¹³C pulse-labelling/soil physical fractionation study. *Functional Ecology*, 2001, 15(43—50):
- [62] Niklaus P A, Wohlfender M, Siegwolf R, *et al.* Effects of six years atmospheric CO₂ enrichment on plant, soil, and soil microbial C of a calcareous grassland. *Plant and Ecology*, 2001, 233: 189—202.
- [63] Xie Z, Cadisch G, Edwards G, *et al.* Carbon dynamics in a temperate grassland soil after 9 years exposure to elevated CO₂ (Swiss FACE). *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37: 1387—1395.
- [64] Jastrow J D, Miller R M, Matamala R, *et al.* Elevated atmospheric carbon dioxide increases soil carbon. *Global Change Biology*, 2005, 11: 2057—2064.
- [65] Norby R J, Pastor J, Melillo J M. Carbon-nitrogen interactions in CO₂-enriched white oak: physiological and long-term perspectives. *Tree*

Physiology, 1986, 2(123): 233–241.

- [66] Lutze J L, Gifford R M, Adams H N. Litter quality and decomposition in *Danthonia richardsonii* swards in response to CO₂ and nitrogen supply over four years of growth. *Global Change Biology*, 2000, 6(1): 13–24.
- [67] Gorissen A, Van Ginkel J H, Keurentjes J J B, *et al.* Grass root decomposition is retarded when grass has been grown under elevated CO₂. *Soil Biology and Biochemistry*, 1995, 27(1): 117–120.
- [68] Gorissen A, Cotrufo M F. Decomposition of leaf and root tissue of three perennial grass species grown at two levels of atmospheric CO₂ and N supply. *Plant and Soil*, 2000, 224(1): 75–84.
- [69] Williams M A, Rice C W, Owensby C E. Carbon dynamics and microbial activity in tallgrass prairie exposed to elevated CO₂ for 8 years. *Plant and Soil*, 2000, 227(1): 127–137.
- [70] Chapin F S I, Ruess R W. The roots of the matter. *Nature*, 2001, 411: 749–752.
- [71] Owensby C E, Coyne P I, Ham J M, *et al.* Biomass production in a tallgrass prairie ecosystem exposed to ambient and elevated CO₂. *Ecological Applications*, 1993, 3(4): 644–653.
- [72] Sindhoj E, Hansson A C, Andr  n O, *et al.* Root dynamics in a semi-natural grassland in relation to atmospheric carbon dioxide enrichment, soil water and shoot biomass. *Plant and Ecology*, 2000, 223(1): 255–265.
- [73] Schappi B, Korner C. Growth responses of an alpine grassland to elevated CO₂. *Oecologia*, 1996, 105(1): 43–52.
- [74] Korner C, Diemer M, Schappi B, *et al.* The responses of alpine grassland to four seasons of CO₂ enrichment: a synthesis. *Acta Oecologica*, 1997, 18(3): 165–175.
- [75] Hunt H W, Elliott E T, Detling J K, *et al.* Response of a C₃ and a C₄ perennial grass to elevated CO₂ and temperature under different water regimes. *Journal of Biogeography*, 1996, 2: 35–47.
- [76] Newton P C D, Clark H, Bell C C, *et al.* Plant growth and soil processes in temperate grassland communities at elevated CO₂. *Journal of Biogeography*, 1995, 22(2/3): 235–240.
- [77] Cheng W, Johnson D W. Elevated CO₂, rhizosphere processes, and soil organic matter decomposition. *Plant and Soil*, 1998, 202(2): 167–174.
- [78] Ferris R, Taylor G. Contrasting effects of elevated CO₂ on the root and shoot growth of four native herbs commonly found in chalk grassland. *New Phytologist*, 1993, 125(4): 855–866.

参考文献:

- [4] 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.
- [57] 张小全, 吴可红. 树木细根生产与周转研究方法评述. *生态学报*, 2000, 30(5): 875–883.
- [58] 白文明, 程伟信, 李凌浩. 微根窗技术及其在植物根系研究中的应用. *生态学报*, 2005, 25(11): 3076–3081.
- [59] 全先奎, 于水强, 史建伟, 等. 微根管法和同位素法在细根寿命研究中的应用及比较. *生态学杂志*, 2007, 26(3): 428–434.