

森林细根生产力研究进展

陈莉莉^{1,2},袁志友^{1,3*},穆兴民^{1,3*},焦峰^{1,3},邓强^{1,2}

(1. 中国科学院 水利部 水土保持研究所,陕西 杨陵 712100;2. 中国科学院大学,北京 100049;
3. 西北农林科技大学 水土保持研究所,陕西 杨陵 712100)

摘要:森林细根生产力对于研究生态系统碳平衡具有十分重要的意义,但由于受技术方法等的限制,使人们对森林地下部分的认识相对不足。在收集国内外研究资料基础上,对细根的划分与定义、测定细根生产力的3种常用方法(根钻法、内生增长袋法和微根管法)、细根生产力在时间和空间上的变化特征、影响细根生产力的生物因素(森林结构类型、植物多样性、群落演替和土壤生物等)和非生物因素(气候和土壤)进行了较系统的总结和评述,讨论了细根研究中存在的问题,对今后的研究方向提出展望,为我国开展森林细根研究提供参考。

关键词:细根;生产力;影响因素;森林生态系统

中图分类号:S718.556 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2015)03-0070-06

A Review of Fine Root Productivity of Forest

CHEN Li-li^{1,2}, YUAN Zhi-you^{1,3*}, MU Xing-min^{1,3*}, JIAO Feng^{1,3}, DENG Qiang^{1,2}

(1. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Fine root productivity plays an important role in ecosystem carbon balance in forests. However, our understanding of the belowground of forest is relatively insufficient because of the limitation of technical method. Based on the data collected from the literatures, we reviewed the definition and classification of root, three main methods (soil coring, in growth core, and minirhizotron) used in root studies, temporal and spatial characteristics of root productivity, and major abiotic and biotic factors that affect root productivity. Finally, we discussed the problems arising in root research and proposed the research direction in future, aiming to provide Chinese researchers with references for forest root studies in China.

Key words: fine root; productivity; influencing factor; forest ecosystem

根系是植物重要的功能器官,它固定和支持植物,从土壤中吸取水分和养分,并通过自身死亡和分解作用将养分归还给土壤^[1]。细根,一般指直径≤2 mm的根,是根系最重要的部分^[2]。细根生长和周转迅速,在生态系统的碳平衡中起着重要作用^[3]。细根生物量占森林生物量的10%~20%,但其生产力占森林净初级生产力的3%~84%^[4]。

尽管18世纪初就已开始对植物根系的研究,但由于受技术方法的限制,对细根的研究进展缓慢。随着研究方法的不断创新和发展,尤其是20世纪90年代微根管技术的应用,使细根研究取得了很大进展。近10 a来,我国对树木细根的研究兴趣日趋增加,细根生产力研究就是主要的研究方向之一,相关研究的报道也逐渐增多^[5-7]。在收集国内外大量

收稿日期:2014-10-19 修回日期:2014-11-14

基金项目:国家自然科学基金(K305021339)。

作者简介:陈莉莉,女,在读博士,研究方向:树木根系生态。E-mail:chenll8712@163.com

* 通信作者:袁志友,男,研究员,博士生导师,研究方向:植物和土壤生态。E-mail:zyyuan@ms.iswc.ac.cn
穆兴民,男,研究员,博士生导师,研究方向:生态水文。E-mail:xmmu@ms.iswc.ac.cn

研究资料基础上,对近期国内外在森林细根生产力的研究成果进行了总结和评述,结合国内外的研究动态,分析当前研究中存在的不足,提出今后应该加强的研究领域,旨在促进该领域更加深入的研究。

1 细根的划分与定义

定义细根的方法有2种,即直径法和根序法。直径法是以根直径的大小来定义细根,在以往的大多数研究中被普遍使用。通常是将直径 $<2\text{ mm}$,或 1 mm 的根定义为细根^[8,5],但在近10 a多的研究中,大多是将直径 $<2\text{ mm}$ 的根称为细根^[9-11]。人们通常会根据研究对象、目的来确定细根的划分范围^[1]。以前的研究中,人们一直认为,所有直径 $<2\text{ mm}$ 的根在结构和功能上是一致的,并以此直径范围来定义细根。然而,很多研究已证实,即使是直径相同的细根,其形态结构和生理功能方面也存在一定差异^[12]。K. S. Pregitzer^[13]等指出,以往根据直径大小来定义和划分细根的方法未考虑到细根的内部结构复杂性和功能异质性,不利于理解细根结构和功能之间的关系。他提出应该按细根的吸收功能,即采用根序法来划分细根。根序法是把最前端的根尖定义为1级细根,2个1级根相交形成2级细根,2个2级根相交形成3级细根,按此类推,一般分到5级细根。由于这种定义细根的方法是根据根系自身的生长发育规律和按照细根分枝结构的异质性来进行的,从而能够更准确地反映不同等级根序在细根分枝系统中的位置,更好地了解不同等级根序细根结构与功能的分异特性^[14]。

由于地下生态系统的复杂性以及根系形态大小的差异,细根的划分和定义至今未形成统一的标准和明确的定义,使得试验结果缺乏统一性,难以进行比较。目前,尽管人们对细根的划分与定义还存在不同的认识,但细根是树木吸收水分和养分的主要器官,已得到细根研究者的广泛认同^[13]。细根的结构和功能具有一致性,都是适应环境而进化的结果。在进行细根研究时,从生理功能角度出发,了解细根的解剖结构特征,并将内部解剖结构特征与外部形态特征相结合,从而更准确地定义细根。

2 细根生产力的研究方法

细根生产力的测定方法可分为间接法和直接法2类。间接测定方法包括氮平衡法、生态系统碳平衡法、淀粉含量法、土壤碳通量法、同位素示踪法等。此类方法由于需要特定的假设条件和大量的基础数据而难以直接应用,误差较大^[15]。直接测定方法包

括挖掘法、土柱法、根室法、根钻法、内生长袋法、微根管法等,此类方法虽然较耗时和费力,却仍是细根研究的主要方法。

连续根钻法在研究细根生产和周转中得到广泛的应用。根钻直径的选择取决于细根分布的异质性及取样个数。考虑到样品运输量 and 处理时间,根钻直径一般为 $5\sim 10\text{ cm}$ 。如果取样的地方含有大块砾石,为防止其堵塞钻孔,需考虑加大钻孔直径。在使用连续根钻法时,需注意取样间隔和取样个数以减少结果误差。通常是每30 d进行1次采样,采样时间在细根生物量的峰值期。由于根系在土壤中分布的异质性,为获得统计上可靠的数据,在取样时至少有10次重复^[16]。根据连续采样所获得的生物量等数据计算年或季节的生产力。细根生产力的计算方法有4种,即极差法、积分法、决策矩阵法和分室通量模型法^[16]。梅莉^[5]等研究证实,采用不同方法计算得到的细根年生产力相差达2~3倍,其中,用分室通量模型法计算得到的值最高,用积分法和极差法计算得到的值较低。极差法和积分法均低估了细根生产,因为细根的生长和死亡是同时发生的,在测定间期生长出来又很快死亡的细根无法被测定^[16]。相对而言,分室通量模型法和决策矩阵法由于考虑了细根的生长、死亡和分解,理论上要比积分法和极差法更客观些^[5,7,17]。根钻法的测定结果比较直观,仪器成本低;缺点是工作量较大。

内生长袋法是采用根钻打孔,将大小与钻孔直径基本相同的尼龙网袋放入钻孔中,再将除去所有细根的原土按层次放回到网袋及周围缝隙中,一定时间后将网袋取出,测定和计算细根生产力^[8]。内生长袋法所选取的根钻直径和深度取决于研究区样地特征及研究者兴趣,如李凌浩^[18]等用直径 50 mm ,取样深度 $0.3\sim 0.5\text{ m}$,而周本智^[19]等则用直径 95.5 mm 根钻,取样深度 0.5 m 。内生长袋法的成本较低,工作量较小,可用于不同环境或处理条件下细根生产的研究,但难以用来描述生态系统细根的绝对生产量。

近10 a多来,人们开始倾向于用微根管法观测细根动态,认为可靠性较高^[20]。微根管法需要摄像机和计算机等现代仪器设备,图像分析软件,以及透明的观察管。观察管的直径一般为 5 cm 左右,长度要根据取样深度和观察管与地面所成角度计算得出。将观察管总长80%的部分与地面成一定角度(30° 、 45° 或 60°)埋入土壤中,常用的角度是 45° ^[21-22]。为提高微根管的数据精度,试验中必须有足够的管数。在自然生态系统的许多研究中,可通

过增加取样次数补偿微根管数量的减少,如当每块样地的取样间隔为 15~30 d 时,使用微根管的数量为 6~10 个^[21-22]。微根管埋置初期好不宜立即进行观测,一般需等 1 a 以上使根系生长平衡,有研究认为,需 201 d 即可以达到平衡^[23]。取样时,管中放入摄像机探头,通过计算机控制探头以获取图像,利用图像分析软件(如 ROOTS 等)提取所需信息。微根管的观测精度取决于微根管材料选择、安装的质量和数量、取样的间隔和数量、图像分析技术和土壤质地等^[24]。微根管技术是目前最先进的根系研究方法,它可对细根的生长、衰老和死亡等动态过程进行连续跟踪观察,便于研究和描述细根的生产和周转,并适用于不同环境或处理条件下的试验研究;缺点是研究结果不够直观,不能获得单位面积的生产力或周转量,且仪器成本较高。

连续根钻法和内生生长袋法是通过测定生物量随时间的变化来估算细根生产力^[20],微根管法是通过观测细根长度,计算并获取细根的根长密度($\text{cm} \cdot \text{cm}^{-2}$)来估计细根生产^[23]。不同方法基于不同的观测原理和假设条件,测定结果存在不同程度的不确定性。连续根钻法是建立在细根的生长和死亡不是同时发生在前提下的^[8],若采样时间不能与细根生产的高峰值吻合,以及细根生长无明显季节变化等,都会造成估计结果偏低^[16]。内生生长袋法由于忽略了观测期间的细根周转以及切割对细根的伤害,因而也会造成细根生产的低估。用微根管法时需区分生长和死亡 2 个过程,否则细根生产和周转可能被低估^[16]。在细根生产力研究中,测定方法的不同可能导致测定结果之间存在很大的变动^[25]。为提高结果的准确性,同时使研究结果便于与其它结果之间进行比较,在研究中应选取适当的研究方法或有必要采用多种研究方法并行。

3 细根生产力的特征

3.1 细根生物量的季节变化

细根的生产过程具有明显的季节性。姜红英^[26]等利用微根管技术对落叶松人工林生长季内的细根生产进行连续动态观测,发现春季末至夏季的细根年生产量占全年总产量的 51%~68%,而秋季末仅占全年总产量的 1%~4%。周本智^[19]等研究发现,毛竹林的细根 3—5 月生长缓慢增加,5—7 月急剧增加,此后生长速度变慢,1—3 月处于停滞状态。细根生物量随季节变化总的趋势是春夏季较高,秋季开始下降,到冬季时最低。从植物本身来讲,在春季,植物的地下部分要形成大量的细根网络

以满足地上部分生长和光合作用对水分和养分的巨大需求,细根生产力最高;在秋季,由于叶片开始衰老,植物对养分的需求下降,细根生产力开始下降,在冬季,因为冰冷的冻土阻碍和抑制了水分吸收与微生物活性,细根生产力降至最低^[3]。从环境因素来讲,细根生产力的季节性变化与当地气候条件如土壤温度、大气温度和降雨量等密切相关。

3.2 不同土层深度细根的生长动态

王瑞丽^[7]等对马尾松人工林细根的观察结果显示,0~10 cm 土层的细根年生产量最大,40~60 cm 土层的细根年生产量最小。梅莉^[5]等对水曲柳人工林细根生产力的研究得出了相似的结论,即表层(0~10 cm)土壤的细根年生产量最高,土层越深其年生产量就越低^[27]。毛竹林表层(0~30 cm)细根生产约占总生产的 68%^[19]。21%~76%的细根生产是发生在 0~10 cm 的表层土壤中^[2]。一般来说,细根生产量随土层深度的增加而降低,该特点在任何森林生态系统中都普遍存在,这与表层土壤是提供根系热量、水分和养分的主要场所有关^[28]。随着土层的加深,土壤养分及水分有效性都降低^[29-30],细根生长和养分吸收受到抑制,导致细根生产量下降。

3.3 不同径级细根生产力的差异

通常,直径越细的根,长得越快,其生产力越高。温达志^[31]等对季风常绿阔叶林和针阔叶混交林的细根($\leq 2 \text{ mm}$ 、2~5 mm)年净生产力进行了研究,2 种林型的细根年净生产力在直径 $< 2 \text{ mm}$ 时分别为 $2.65 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 和 $2.42 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,在直径为 2~5 mm 时分别为 $1.25 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 和 $1.21 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。三峡库区马尾松人工林细根($< 2 \text{ mm}$)的年生产量,其中 $< 1 \text{ mm}$ 的年生产量为 $0.58 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,占总产量的 56%,1~2 mm 的年生产量为 $0.46 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,占总产量的 44%^[7]。北方森林 $< 1 \text{ mm}$ 和 1~2 mm 细根的年生产量分别为 $1.35 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 和 $1.48 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,明显高于 2~5 mm 根系的年生产量($0.63 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$)^[32]。根的直径越细,寿命越短,代谢活动更加活跃,能更多地参与养分吸收和地下碳循环^[11]。

3.4 全球气候变化背景下细根生产力的变化

全球气候变化不可避免地要影响各种植物的地下生产力,并对地上部分及整个生态系统生产力和其它生态过程产生影响。在该背景下,细根生产力将如何变化还有待学者们进一步研究。气候变化一方面是通过改变环境因素来影响细根生产力,另一方面是通过改变生态系统的结构来影响细根的生物量和生产力^[8]。 CO_2 浓度升高和土壤氮有效性增加

对细根生产力的影响是根系生态学的一个重要研究内容。B. A. Hungate^[33]等认为,CO₂浓度升高会改变细根中的碳分配和数量,增加细根生产量,显著提高土壤碳素输入量和加速陆地生态系统碳循环过程。S. M. Thomas^[34]等研究发现,CO₂浓度升高对细根生产的影响会被延迟到第2个生长季。全球变化可能导致土壤氮有效性增加,有效氮可以通过影响细根生产力和生物量而改变生态系统的碳氮分配格局。对于土壤氮有效性增加可能对细根生产和周转的影响,有学者归纳了4个代表性假说:1)细根生产力和周转率都提高。2)细根生产力和周转率都下降。3)细根生产力下降,周转率提高。4)细根生产力提高,周转率下降。在以上4个假说中。目前,1)假说和2)假说得到的支持最多^[35]。K. J. Nadelhoffer^[36]提出第1个假说的依据主要来自氮平衡法的数据。近年来,已有大量微根管数据支持该假说。K. J. Nadelhoffer^[36]认为第2个假说成立的可能性不大,原因包括支持该假说的数据多是来自于连续根钻法,而使用这种方法存在一定的问题,数据的可信度不高。

4 细根生产力的影响因素

4.1 生物因素对细根生产力的影响

影响细根生产力的生物因素主要有森林结构类型、植物多样性、群落演替和土壤生物等。在同一气候带森林(北方森林)中,常绿针叶林的细根生产力要高于落叶阔叶林^[32],与常绿树种比落叶树种分配给细根更多光合产物的结果相符,但也有研究得出了相反的结论^[37],研究结果的差异可能与研究对象(树种、蓄积量、密度和林龄等)不同及样本数量差异有关^[7]。在我国亚热带山地生态系统,杉木混交林的细根年净生产量($4.124 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$)比杉木纯林($3.528 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$)高16.9%^[38],由不同根系特征的树种组成的混交林要比由相似根系特征的树种组成的混交林及纯林具有更高的根系生产力^[3],这与植物地下相互作用有关^[39]。细根生产力随林龄的变化模式通常为单峰型曲线^[10]。甜槠林的细根生产力自幼林(17 a)起逐渐增加,至成熟初期阶段(58 a)达最大,其后则逐渐降低^[18]。细根生产力随林龄变化的潜在机制较为复杂,可归因于生理和生态因子的作用,一方面是与植物的生长发育和衰老过程及调节机制有关,另一方面也与植物对环境的适应性有关^[40]。植物多样性不仅影响凋落物分解和养分循环,同时也影响生态系统生产力。植物种类丰富的群落比种类较少或单一的群落具有更高的生产

力^[2],与L. Gamfeldt^[41]等的研究结论相一致。不同演替阶段的细根生产力也存在差异。在演替初期和后期,群落中树种的细根生物量和周转无显著差异,但前者的细根生产力比后者要高35%^[32]。演替初期阶段的树种多为深根系,尤其在干旱条件下,深根系的重要性更多体现在从深土层处获取更多的水分^[3]。早期的演替种为保持高增长率,需要建立强大的细根网络以满足它们对养分和水分的需求^[11]。也有研究表明,森林细根生产力随着演替的进行而增加^[42]。

真菌是影响细根寿命的主要土壤生物之一,菌根是由一类土壤真菌(菌根菌)与植物根系形成的互惠共生体。菌根分布广泛,在生态系统中发挥着重要作用,它能够促进植物的生长发育和提高植物生产力^[43]。菌根通常被分为7种类型,即丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)、外生菌根(ectomycorrhiza, ECM)、内外生菌根(ectendomycorrhiza, EEM)、兰科菌根(orchid mycorrhiza, ORM)、欧石楠类或杜鹃花类菌根(ericoid mycorrhiza, ERM)、水晶兰类菌根(monotropoid mycorrhiza, MTM)和浆果莓类菌根(arbutoid mycorrhiza, ABM)。森林地下部分的净初级生产力(net primary productivity, NPP)随菌根类型的变化而有所不同,AM类型菌根对森林地下NPP的贡献要高于ECM菌根^[43]。这可能是由于不同菌根类型对养分的吸收能力或吸收种类不同所导致的。例如,AM类型菌根主要是促进植物对磷的吸收^[44],而ECM类型菌根则主要是促进植物对氮的吸收^[45]。

4.2 非生物因素对细根生产力的影响

影响细根生产力的非生物因素包括气候和土壤等。大气温度和降雨可能是影响细根生产力的主要非生物因素^[32]。落叶松人工林的细根生产力与大气温度呈正相关,与月降雨量呈线性相关,且大气温度是影响细根生产力的主要气候因子^[26]。北方森林的细根生产力随年均降雨量和大气温度的增加而增大^[32]。白桦林细根生长在7月份时最大,这主要是与较高的气温和丰富的降雨量条件适宜植物生长有关^[46]。土壤温度对细根生产也有一定影响,在土壤养分充足时,细根生长常随温度升高而增加^[47]。土壤养分直接影响根系活力和碳水化合物的分配,从而影响树木细根的生产 and 周转。由于土壤养分与根系动态的关系复杂,很难得到统一的结论。有研究认为,细根生产力在养分供应增多时增加;有的研究发现不变,也有研究发现减少^[3]。Z. Y. Yuan^[48]等研究认为,土壤养分增加将有利于细根生产力的

提高。梅莉^[5]等研究了施氮肥对林分细根生产的影响,结果表明,施氮肥样地的细根现存生物量降低,但细根生产力与对照样地之间无显著差异。当土壤有效氮含量增至原来的 5 倍时,细根生产力下降到原来的 1/2 以下^[49],该研究结果符合根系的“投入—收益”原则,即施氮肥后,土壤有效氮含量增加,细根能长时间占据土壤营养空间,有机会吸收更多的氮,从而使细根生产力保持不变或降低^[21]。

综上所述,森林生态系统的细根生产力受生物因素和非生物因素的共同影响^[7]。不同物种的变化是由其遗传因素决定的,而气候和土壤等外部环境因素又会通过直接或间接的作用对之产生影响。影响细根生产力的主导因子有哪些,还有待分析和探明,从而为森林可持续经营和管理提供科学依据。

5 问题与展望

在森林生态系统中,地下部分的研究和地上部分相比,虽然十分困难,但要研究一个完整生态系统的物质与养分循环,地下部分不可忽视。随着研究的深入,传统的细根划分方法需要改进,如何给出细根的划分标准和确切定义也有待进一步的研究。尽量按照细根的功能作用来划分直径等级。在今后研究中,注意将内部解剖结构与外部形态特征相结合,更准确地定义细根,为根系生态学的研究提供更加准确的取材依据。虽然研究细根生产的方法较多,但或多或少都存在一些不足,目前尚未产生一个被广泛认可的测定细根生产力的最好方法。为提高测定结果的准确性,同时为使研究结果便于与其他结果进行比较,在研究中可采用多种方法并行。另外,细根生产力由于受土壤类型、气候条件和干扰等影响,规律较为复杂,其认识还不够深入。因此,还需要对这些因子进行综合分析。通过探明限制区域内细根生产力的主导因素与调控机制,可为制定森林生态系统生产力的调控措施提供科学依据。

参考文献:

[1] 王娜,程瑞梅,肖文发,等. 马尾松细根研究进展[J]. 世界林业研究, 2014, 27(3):25-29.
WANG N, CHENG R M, XIAO W F, *et al.* A review of fine-root of *Pinus massoniana* [J]. World Forestry Research, 2014, 27(3):25-29. (in Chinese)

[2] LIU C, XIANG W H, LEI P F, *et al.* Standing fine root mass and production in four Chinese subtropical forests along a succession and species diversity gradient [J]. Plant and Soil, 2014, 376(1/2):445-459.

[3] BRASSARD B W, CHEN H Y H, BERGERON Y. Influence of environmental variability on root dynamics in northern for-

ests[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2009, 28(3):179-197.

[4] 王瑞丽,程瑞梅,肖文发,等. 森林细根生产和周转的影响因素[J]. 世界林业研究, 2012, 25(1):19-24.
WANG R L, CHENG R M, XIAO W F, *et al.* Influencing factors of fine root production and turnover in forest ecosystem [J]. World Forestry Research, 2012, 25(1):19-24. (in Chinese)

[5] 梅莉,王政权,张秀娟,等. 施氮肥对水曲柳人工林细根生产和周转的影响[J]. 生态学杂志, 2008, 27(10):1663-1668.

[6] 侯振宏,张小全,徐德应,等. 杉木人工林生物量和生产力研究[J]. 中国农学通报, 2009, 25(5):97-103.
HOU Z H, ZHANG X Q, XU D Y, *et al.* Study on biomass and productivity of Chinese fir plantation[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2009, 25(5):97-103. (in Chinese)

[7] 王瑞丽,程瑞梅,肖文发,等. 三峡库区马尾松人工林细根生产和周转[J]. 应用生态学报, 2012, 23(9):2346-2352.
WANG R L, CHENG R M, XIAO W F, *et al.* Fine root production and turnover in *Pinus massoniana* plantation in Three Gorges Reservoir Area of China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2012, 23(9):2346-2352. (in Chinese)

[8] 孙继超,康峰峰,赵秀海,等. 森林植物细根生产力研究进展[J]. 世界林业研究, 2010, 23(3):29-33.
SUN J C, KANG F F, ZHAO X H, *et al.* A review of fine-root productivity of forest [J]. World Forestry Research, 2010, 23(3):29-33. (in Chinese)

[9] 王树堂,韩士杰,张军辉,等. 长白山阔叶红松林表层土壤木本植物细根生物量及其空间分布[J]. 应用生态学报, 2010, 21(3):583-589.
WANG S T, HAN S J, ZHANG J H, *et al.* Woody plant fine root biomass and its spatial distribution in topsoil of broad-leaved Korean pine forest in Changbai Mountain[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(3):583-589. (in Chinese)

[10] YUAN Z Y, CHEN H Y H. Fine root dynamics with stand development in the boreal forest [J]. Functional Ecology, 2012, 26(4):991-998.

[11] CHEN H Y H, BRASSARD B W. Intrinsic and extrinsic controls of fine root life span[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2013, 32(3):151-161.

[12] 苗宇. 林草模式与施肥对台湾栎木细根形态特征、生物量及碳氮分布的影响[D]. 雅安:四川农业大学, 2013.

[13] PREGITZER K S, DEFOREST J L, BURTON A J, *et al.* Fine root architecture of nine north American trees[J]. Ecological Monographs, 2002, 72(2):293-309.

[14] 许旸. 中国热带 27 个阔叶树种不同根序细根的形态特征、解剖结构和碳氮研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2011.

[15] YUAN Z Y, CHEN H Y H. Indirect methods produce higher estimates of fine root production and turnover rates than direct methods[J]. PLoS one, 2012, 7(11):1-6.

[16] 张小全,吴可红, MURACH D. 树木细根生产与周转研究方法评述[J]. 生态学报, 2000, 20(5):875-883.
ZHANG X Q, WU K H, MURACH D. A review of methods for fine-root production and turnover of trees[J]. Acta

Ecological Sinica, 2000, 20(5):875-883. (in Chinese)

[17] 王良桂, 朱强根, 张焕朝, 等. 苏北杨树人工林细根生产力与周转[J]. 南京林业大学学报:自然科学版, 2008, 32(5): 76-80.

WANG L G, ZHU Q G, ZHANG H C, *et al.* Annual production and turnover rate of fine roots in poplar plantations in north of Jiangsu[J]. Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition, 2008, 32(5):76-80. (in Chinese)

[18] 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[J]. 应用生态学报, 1998, 9(4):2-5.

LI L H, LIN P, XING X R. Fine root biomass and production of *Castanopsis eyrei* forests in Wuyi Mountains[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 1998, 9(4):2-5. (in Chinese)

[19] 周本智, 傅懋毅. 庙山坞自然保护区毛竹林细根生产和周转研究[J]. 江西农业大学学报, 2008, 30(2):239-245.

ZHOU B Z, FU M Y. Fine root production and turnover of *Phyllostachys pubescens* stands in Miaoshanwu Nature Reserve [J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2008, 30(2):239-245. (in Chinese)

[20] 吴伊波, 车荣晓, 马双, 等. 高寒草甸植被细根生产和周转的比较研究[J]. 生态学报, 2014, 34(13):1-9.

WU Y B, CHE R X, MA S, *et al.* Estimation of root production and turnover in an alpine meadow: comparison of three measurement methods [J]. Acta Ecological Sinica, 2014, 34(13):1-9. (in Chinese)

[21] 于水强, 王政权, 史建伟, 等. 氮肥对水曲柳和落叶松细根寿命的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(10):2332-2338.

YU S Q, WANG Z Q, SHI J W, *et al.* Effects of nitrogen fertilization on fine root lifespan of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20(10):2332-2338. (in Chinese)

[22] 陈建文, 王孟本, 史建伟. 柠条人工林幼林与成林细根动态比较研究[J]. 生态学报, 2011, 31(22):6978-6988.

CHEN J W, WANG M B, SHI J W. A comparative study of the spatial-temporal patterns of fine roots between young and mature *Caragana korshinskii* plantations[J]. Acta Ecological Sinica, 2011, 31(22):6978-6988. (in Chinese)

[23] 史建伟, 于水强, 于立忠, 等. 微根管在细根研究中的应用[J]. 应用生态学报, 2006, 17(4):715-719.

SHI J W, YU S Q, YU L Z, *et al.* Application of minirhizotron in fine root studies[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(4):715-719. (in Chinese)

[24] 韦兰英. 黄土高原不同演替阶段草地植被细根分布及其生态特征研究[D]. 杨陵:西北农林科技大学, 2007.

[25] 卫星, 张国珍. 树木细根主要研究领域及展望[J]. 中国农学通报, 2008, 24(5):143-147.

[26] 姜红英, 谷加存, 邱俊, 等. 2004—2008 年落叶松人工林细根生产和死亡的季节动态[J]. 应用生态学报, 2010, 21(10):2465-2471.

JIANG H Y, GU J C, QIU J, *et al.* Seasonal variations of fine root production and mortality in *Larix gmelinii* plantation in 2004—2008[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(10):2465-2471. (in Chinese)

[27] 黄锦学, 凌华, 杨智杰, 等. 中亚热带细柄阿丁枫和米槠群落细根的生产和死亡动态[J]. 生态学报, 2012, 32(14):4472-4480.

HUANG J X, LING H, YANG Z J, *et al.* Estimating fine root production and mortality in subtropical *Altingia grilipes* and *Castanopsis carlesii* forests[J]. Acta Ecological Sinica, 2012, 32(14):4472-4480. (in Chinese)

[28] 张良德, 徐学选, 胡伟, 等. 黄土丘陵区燕沟流域人工刺槐林的细根空间分布特征[J]. 林业科学, 2011, 47(11):31-36.

ZHANG L D, XU X X, HU W, *et al.* Spatial distribution of fine roots of a *Robinia pseudoacacia* plantation in Yangou watershed in the hilly region of the Loess Plateau[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2011, 47(11):31-36. (in Chinese)

[29] 魏新, 郑小锋, 张硕新. 秦岭火地塘不同海拔梯度森林土壤理化性质研究[J]. 西北林学院学报, 2014, 29(3):9-14.

WEI X, ZHENG X F, ZHANG S X. Forest soil physico-chemical properties along different altitudinal gradients at Huoditang in the Qinling Mountains[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2014, 29(3):9-14. (in Chinese)

[30] 刘小林, 郑子龙, 蔺岩雄, 等. 甘肃小陇山林区主要林分类型土壤水分物理性质研究[J]. 西北林学院学报, 2013, 28(1):7-11.

LIU X L, ZHENG Z L, LIN Y X, *et al.* Physical characteristics of the soil moisture in the main forest types in Xiaolong Mountain[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2013, 28(1):7-11. (in Chinese)

[31] 温达志, 魏平, 孔国辉, 等. 鼎湖山南亚热带森林细根生产力与周转[J]. 植物生态学报, 1999, 23(4):361-369.

WEN D Z, WEI P, KONG G H, *et al.* Production and turnover rate of fine roots in two lower subtropical forest sites at Dinghushan[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 1999, 23(4):361-369. (in Chinese)

[32] YUAN Z Y, CHEN H Y H. Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, climate, fertility, and stand age: literature review and meta-analyses[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2010, 29(4):204-221.

[33] HUNGATE B A, HOLLAND E A, JACKSON R B, *et al.* The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment[J]. Nature, 1997, 388(6642):576-579.

[34] THOMAS S M, WHITEHEAD D, REID J B, *et al.* Growth, loss, and vertical distribution of *Pinus radiata* fine roots growing at ambient and elevated CO₂ concentration[J]. Global Change Biology, 1999, 5(1):107-121.

[35] 郭大立, 范萍萍. 关于氮有效性影响细根生产量和周转率的四个假说[J]. 应用生态学报, 2007, 18(10):2354-2360.

GUO D L, FAN P P. Four hypotheses about the effects of soil nitrogen availability on fine root production and turnover [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(10): 2354-2360. (in Chinese)

[36] NADELHOFFER K J. The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems[J]. New Phytologist, 2000, 147(1):131-139.

在品种圃,待 5 a 左右生长后再进一步观察其品种的准确性。

参考文献:

[1] 刘春英,樊军锋,高建社,等. 杨树新杂种的 SSR 分析及鉴定[J]. 西北林学院学报, 2013, 28(2): 70-73.
LIU C Y, FAN J F, GAO J S, *et al.* SSR analysis and identify of new *Populus* hybrid[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2013, 28(2): 70-73. (in Chinese)

[2] 郭娟,樊军锋,梁军,等. 利用 SRAP 标记鉴别美洲黑杨及指纹图谱构建[J]. 西北林学院学报, 2014, 29(2): 98-102.
GUO J, FAN J F, LIANG J, *et al.* Identification and fingerprinting of *Populus deltoides* using SRAP markers[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2014, 29(2): 98-102. (in Chinese)

[3] 张勇,张守攻,齐力旺,等. 杨树—林木基因组学研究的模式物种[J]. 植物学通报, 2006, 23(3): 286-293.

[4] 梁海永,刘彩霞,刘兴菊. 杨树品种的 SSR 分析及鉴定[J]. 河北农业大学学报, 2005, 28(4): 27-31.
LIANG H Y, LIU C X, LIU X J, *et al.* Simple sequence repeat(SSR) analysis and identify of different cultivars in *Populus* L. [J]. Journal of Agriculture University of Hebei, 2005, 28(4): 27-31. (in Chinese)

[5] 张德强,张志毅. 杨树分子标记研究进展[J]. 北京林业大学学报, 2000, 22(6): 79-84.
ZHANG D Q, ZHANG Z Y. Advances of molecular marker researches in poplar[J]. Journal of Beijing Forestry University,

2000, 22(6): 79-84. (in Chinese)

[6] 吕学辉,李根前. SSR 分子标记及在林木基因组中的应用[J]. 山东林业科技, 2011(5): 57-60.

[7] 李世峰,张博,陈英,等. 美洲黑杨种质资源遗传多样性的 SSR 分析[J]. 南京林业大学学报:自然科学版, 2006, 30(4): 10-13.
LI S F, ZHANG B, CHEN Y, *et al.* Analysis of genetic diversity of *Populus deltoides* germplasm by SSR[J]. Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition, 2006, 30(4): 10-13. (in Chinese)

[8] 王印肖,徐秀琴,韩宏伟. 分子标记在品种鉴定中的应用及前景[J]. 河北林业科技, 2006(9): 46-49.

[9] 宋婉,陈晓阳,续九如,等. 林木遗传连锁图谱构建研究进展与发展方向[J]. 遗传, 2003, 25(6): 749-756.

[10] 樊军锋,周永学,高建社,等. 陕西杨树育种历史及展望[J]. 西北林学院学报, 2004, 19(2): 77-81.
FAN J F, ZHOU Y X, GAO J S, *et al.* Historical review of *Populus* breeding achievements of Shaanxi Province and it's future breeding strategy[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2004, 19(2): 77-81. (in Chinese)

[11] 戴剑,吴燕. SSR 分子标记实验操作注意事项[J]. 种子, 2011(11): 30.

[12] 马明,杨克强,郭起荣. 改良 CTAB 法提取林木树种基因组 DNA 的研究[J]. 生物技术, 2007, 17(3): 36-38.

[13] 王源秀. 响叶杨×银白杨遗传图谱构建及杨属图谱比较研究[D]. 南京:南京林业大学, 2008.

[14] 牛春山. 陕西杨树[M]. 西安:陕西科学技术出版社, 1980.

[15] 徐伟英. 杨树[M]. 哈尔滨:黑龙江人民出版社, 1988.

(上接第 75 页)

[37] 张小全,吴可红. 森林细根生产和周转研究[J]. 林业科学, 2001, 37(3): 126-138.
ZHANG X Q, WU K H. Fine-root production and turnover for forest ecosystems[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2001, 37(3): 126-138. (in Chinese)

[38] YANG Y S, CHEN G S, HE Z M, *et al.* Production, distribution and nutrient return of fine roots in a mixed and pure forest in subtropical China[J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2002, 8(3): 223-233.

[39] 王平,王天慧,周道玮,等. 植物地上竞争与地下竞争研究进展[J]. 生态学报, 2007, 27(8): 3489-3499.
WANG P, WANG T H, ZHOU D W, *et al.* A literature review on the above-and below-ground competition[J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(8): 3489-3499. (in Chinese)

[40] MONAGHAN P, CHARMANTIER A, NUSSEY D H, *et al.* The evolutionary ecology of senescence[J]. Functional Ecology, 2008, 22(3): 371-378.

[41] GAMFELDT L, HILLEBRAND H, JONSSON P R. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning[J]. Ecology, 2008, 89(5): 1223-1231.

[42] YANG L Y, WU S T, ZHANG L B. Fine root biomass dynamics and carbon storage along a successional gradient in Changbai Mountains, China[J]. Forestry, 2010, 83(4): 379-387.

[43] 石兆勇,刘德鸿,王发园,等. 菌根类型对森林树木净初级生产力的影响[J]. 生态环境学报, 2012, 21(3): 404-408.
SHI Z Y, LIU D H, WANG F Y, *et al.* Effect of mycorrhizal strategy on net primary productivity of trees in global forest ecosystem [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2012, 21(3): 404-408. (in Chinese)

[44] SMITH S E, READ D J. Mycorrhizal symbiosis [M]. 3rd. London: Elsevier Ltd, 2008.

[45] READ D J. Mycorrhizas in ecosystems[J]. Experientia, 1991, 47(4): 376-391.

[46] XIAO C W, SANG W G, WANG R. Fine root dynamics and turnover rate in an Asia white birch forest of Donglingshan Mountain, China [J]. Forest Ecology and Management, 2008, 255(3/4): 765-773.

[47] MONTAGNOLI A, DI IORIO A, TERZAGHI M, *et al.* Influence of soil temperature and water content on fine-root seasonal growth of European beech natural forest in Southern Alps, Italy[J]. European Journal of Forest Research, 2014, 133(5): 957-968.

[48] YUAN Z Y, CHEN H Y H. A global analysis of fine root production as affected by soil nitrogen and phosphorus[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2012, 1743: 3796-3802.

[49] OSTERTAG R. Effects of nitrogen and phosphorus availability on fine-root dynamics in Hawaiian montane forests[J]. Ecology, 2001, 82(2): 485-499.