

落叶松和水曲柳人工林细根生长、死亡和周转

史建伟 王政权* 于水强 全先奎 孙玥 贾淑霞 梅莉

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘要 细根周转是陆地生态系统碳分配格局与过程的核心环节, 而细根周转估计的关键是了解细根的生长和死亡动态。该研究以 18 年生落叶松 (*Larix gmelinii*) 和水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*) 人工林为对象, 采用微根管 (Minirhizotron) 技术对两树种 0~40 cm 深度的细根生长和死亡动态进行了为期 1 年的观测, 研究了两树种细根在不同土层深度的生长与死亡动态、细根周转以及与土壤有效氮含量、土壤温度、大气温度和降水的关系。结果表明: 1) 落叶松平均细根生长 (Root length density production, RLD_p) ($0.0045 \text{ mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) 明显低于水曲柳 RLD_p ($0.0077 \text{ mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)。两个树种细根平均 RLD_p 在表层 (0~10 cm) 最大, 而底层 (30~40 cm) 最小, 两树种平均细根死亡 (Root length density mortality, RLD_M) 也表现同样规律。水曲柳春季生长的细根占 41.7%, 夏季占 39.7%, 而落叶松细根生长分别是 24.0% 和 51.2%, 水曲柳细根死亡主要发生在春季 (34.3%) 和夏季 (34.0%), 而落叶松细根死亡主要发生在夏季和秋季 (分别占 28.5% 和 32.3%), 两树种细根生长与死亡在冬季均较小; 2) 落叶松细根年生长量 ($0.94 \text{ mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) 和年死亡率 ($0.72 \text{ mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) 明显低于水曲柳 (1.52 和 $1.21 \text{ mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), 两树种细根表层年生长量和年死亡率均最高, 底层最低。落叶松细根年周转为 $3.1 \text{ 次} \cdot \text{a}^{-1}$ (按年生长量计算) 和 $2.4 \text{ 次} \cdot \text{a}^{-1}$ (按年死亡率计算) 相比较, 水曲柳细根年周转分别为 $2.7 \text{ 次} \cdot \text{a}^{-1}$ 和 $2.2 \text{ 次} \cdot \text{a}^{-1}$; 3) 土壤有效氮含量、土壤温度、大气温度和降水综合作用影响细根生长和死亡动态, 可以解释细根生长 80% 的变异和细根死亡 95% 以上的变异。

关键词 落叶松 水曲柳 根生长 细根死亡 细根周转 微根管

ESTIMATING FINE ROOT PRODUCTION, MORTALITY AND TURNOVER WITH MINIRHIZOTRONS IN *LARIX GMELINII* AND *FRAXINUS MANDSHURICA* PLANTATIONS

SHI Jian-Wei, WANG Zheng-Quan*, YU Shui-Qiang, QUAN Xian-Kui, SUN Yue, JIA Shu-Xia, and MEI Li
School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract Aims Fine root turnover is a major pathway for carbon and nutrient cycling in forest ecosystems, but our understanding of fine root turnover is limited, because fine root dynamic processes associated with soil resource availability and climate factors are poorly understood. The objectives of this study were to: 1) examine patterns of fine root production and mortality in different seasons and soil depths in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations, 2) analyze correlation of fine root production and mortality with environment factors such as air temperature, precipitation, soil temperature and available nitrogen, and 3) estimate fine root turnover.

Methods We installed 36 minirhizotron tubes in six mono-specific plots of each species in September 2003 in Maoershan Experiment Forest Station. Minirhizotron sampling was conducted every two weeks from April 2004 to April 2005. We calculated average fine root length, annual fine root length production and mortality using the image data of minirhizotrons and estimated fine root turnover using three approaches.

Important findings The average growth rate and mortality rate in *L. gmelinii* was markedly smaller than in *F. mandshurica*, and rates were highest in the surface soil and lowest in the deepest of four soil layers. Annual fine root production and mortality in *F. mandshurica* were significantly higher than in *L. gmelinii* and were highest in the surface layer. Fine root production in spring and summer accounted for 41.7% and 39.7% of total annual production in *F. mandshurica* and 24.0% and 51.2% in *L. gmelinii*. The majority of fine root mortality was in spring and summer for *F. mandshurica* and summer and autumn for *L. gmelinii*. Turnover rate was 3.1 a^{-1} for *L. gmelinii* and 2.7 a^{-1} for *F. mandshurica*. Multiple regression analysis indicated that climate and soil resource factors together explained 80% variation of fine root seasonal growth and

95% of seasonal mortality. This study showed that fine root production and mortality of *L. gmelinii* and *F. mandshurica* had different patterns in different seasons and at different soil depths, and air temperature, precipitation, soil temperature and soil available nitrogen controlled the dynamics of fine root production, mortality and turnover in both species.

Key words *Larix gmelinii*, *Fraxinus mandshurica*, fine root production, fine root mortality, fine root turnover, minirhizotron

细根(直径 < 2 mm)是树木吸收养分和水分的主要器官,细根的生长、死亡和再生长称为细根周转(Bloomfield *et al.*, 1996; 黄建辉等, 1999; 张小全等, 2000),该过程因消耗大量光合产物和归还大量养分,在森林生态系统碳平衡和养分循环过程中起重要作用(Eissenstat & Yanai, 1997; Gill & Jackson, 2000)。森林生态系统净初级生产力的 40% ~ 73% 被分配到地下(Fogel, 1985; Vogt *et al.*, 1986),绝大部分用于细根的周转过程(Raich & Nadelhoffer, 1989; Vogt *et al.*, 1996; Gill & Jackson, 2000)。因此,准确估计细根周转成为陆地生态系统碳分配格局与过程的核心环节(Gill & Jackson, 2000; Matamala *et al.*, 2003)。

细根周转估计的关键是了解细根生长和死亡动态(Eissenstat & Yanai, 1997; 梅莉等, 2004)。许多研究表明,细根生长和死亡与土壤资源有效性具有密切关系(Bloomfield *et al.*, 1996; Norby & Jackson, 2000; Pregitzer *et al.*, 2000),导致细根周转在不同树种之间或同一树种不同环境之间存在巨大差异(Raich & Nadelhoffer, 1989),如加拿大南部相似立地条件下生长的短叶松(*Pinus banksiana*)和黑云杉(*Picea mariana*)林,细根周转分别为 1.75 和 2.9 次·a⁻¹(Steele *et al.*, 1997),而生长在不同立地上的北美糖槭(*Acer saccharum*)林,细根周转分别为 0.76 和 0.66 次·a⁻¹(Burton *et al.*, 2000)。尽管如此,我们并不清楚土壤资源的有效性是怎样影响细根生长和死亡的动态过程。Gill 和 Jackson(2000)认为,细根动态与环境因子紧密相关。已往的研究仅仅是比较不同土壤肥力或不同气候地点上细根周转的差异(Vogt *et al.*, 1996),并没有建立细根生长和死亡动态与土壤因子和气候因子的相关关系,而后者对估计全球变化背景下的碳分配格局与过程显得非常重要(Schenk & Jackson, 2002)。温带森林生态系统土壤资源有效性最大特点是具有明显的季节变化(Pregitzer *et al.*, 2000),因此,细根的生长和死亡也具有明显的季节性差异(Burke & Raynal, 1994; 张小全和吴可红, 2001; 程云环等, 2005)。目前的主要问题是,在生长季中,土壤资源有效性(如土壤有效氮、

土壤温度)和气候因子(如大气温度、降水)如何影响细根生长和死亡?此外,运用微根管(Minirhizotron)技术研究细根的生长和死亡动态,并估计细根周转,在国际上早已开展了大量研究,而在我国还未见相关结果报道。为此,本文以同一立地条件下生长的落叶松(*Larix gmelinii*)和水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)人工林为研究对象,运用微根管技术:1)探讨不同层次土壤中细根生产和死亡的季节变化;2)分析不同层次细根生产和死亡动态与土壤有效氮、土壤温度、大气温度和降水的相关性;3)估计两个树种细根周转。目的是从土壤资源有效性和气候因子的角度去解释水曲柳和落叶松细根生产和死亡变化规律,为深入研究这两个树种细根周转提供基础。

1 研究地点和研究方法

1.1 研究地点

研究地点位于黑龙江省尚志市东北林业大学帽儿山林场尖砬沟森林培育实验站(127°30' ~ 127°34' E, 45°21' ~ 45°25' N)。该地区属于长白山系张广才岭西北坡,小岭余脉,为松嫩平原向张广才岭过渡的低山丘陵区,地势由南向北渐高,平均海拔 300 m,坡度为 10° ~ 15°。属寒温带大陆性气候,冬季长而寒冷,春季少雨,气候干燥,夏季短而炎热。年平均气温 2.8 °C,1 月平均温度 -23 °C,7 月平均气温 20.9 °C。年平均降水量 723 mm,年平均蒸发量 1 094 mm。无霜期 120 ~ 140 d,≥ 10 °C 的积温 2 526 °C。

1.2 研究方法

1.2.1 研究地与微根管的安装、设置

样地设于山坡中上部,海拔 450 ~ 500 m,坡向 10° NW,坡度 13° ~ 15°左右,土壤为暗棕壤,平均土层厚度在 40 cm 左右。水曲柳和落叶松林分均为 18 年生人工纯林,水曲柳平均树高 10.4 m,平均胸径 9.1 cm,落叶松平均树高 10.3 m,平均胸径为 10.6 cm,株行距均为 1.5 m × 2.0 m。实验地面积 30 m × 20 m,重复 3 次。

2003 年 9 月,在每块样地随机选择 6 个点,参照 Johnson 等(2001)介绍的方法安装微根管(美国 Bartz

技术公司生产)。微根管的安装成 45°角(长为 90 cm,外径 5.5 cm),垂直深度 45 cm 左右,露出地面 20 cm。两个树种的 6 块样地共安装 36 支管。安装前管底部密封,管外露出地面部分先封一层黑色胶带,而后加封一层黄色胶带,用外涂白色塑料盖(长 20 cm)封口。从 2004 年 4 月中旬开始取样,每两周 1 次,冬天土壤冻结后停止观测,到 2005 年 4 月 29 日为止,共进行为期 1 年的细根动态观测。

1.2.2 数据的收集、整理

本实验采用 BTC 图像采集系统(美国 Bartz 技术公司生产)采样,观测窗面积为 1.4 cm × 1.8 cm,每支管大约收集 40~45 个图片。从 2004 年 4 月 18 日开始取样至 2005 年 4 月 29 日止,共观测 13 次。每次取样后,用 RooTrack2.0(Craine & Tremmel, 1995)软件对图像进行处理,获取相关数据。细根的分类采用 Hendrick 和 Pregitzer(1992)方法:第一次观测到的白色根被认为是新根;观测窗中的根如果每次观测均为白色,则定义为白根;如果根的颜色变为褐色,则定义为褐色根;如果根的颜色变成黑色,则定义为死根;两次观测中消失的根也定义为死根。在图片处理过程中,依据树种、样地号、微根管号、图框位置、取样时间、细根编号建立细根数据库,以方便数据分析。

微根管最大特点是连续观测细根长度的变化,因此本研究以细根根长密度 RLD (Root length density)作为测定指标,以 RLD_P (Root length density production)和 RLD_M (Root length density mortality)来分别表示细根生长量和细根死亡量。在本研究中,假设细根在两次相邻取样间隔期内(通常 15 d)的生长与死亡速率一致,以单位管面积(cm^{-2})上细根根长的增加与减少来表示相邻两次取样间隔期内细根的生长与死亡,然后除以间隔时间(d),得到细根生长(RLD_P , $\text{mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)与死亡(RLD_M , $\text{mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)。计算公式如下:

$$RLD_{(P/M)} = \frac{(RLD_{n+1} - RLD_n)}{T} \quad (\text{单位: } \text{mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1})$$

其中, $RLD_{(P/M)}$ 表示间隔期内细根生长和死亡; RLD_{n+1} 和 RLD_n 分别表示第 $n+1$ 次与第 n 次观测到细根根长密度的数值($\text{mm} \cdot \text{cm}^{-2}$), T 为相邻两次取样间隔时间(d)。本研究分土层计算细根生长和死亡,以每 10 cm 为间隔,分为 0~10、10~20、20~30 和 30~40 cm 4 个土层深度,将该土层观测到的图片数据综合分别计算 RLD_P ($\text{mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)和

$$RLD_M(\text{mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1})$$

细根年生长、死亡和现存量计算采用 Burton 等(2000)的方法,细根年生长量的计算以 1 年内所有次取样得到的细根长净增加值(包括所有出现的新根长与以前存在的细根长净增加),细根年死亡量也同样以 1 年内所有次取样中细根长的消失(包括存在根的死亡,以及由于细根的脱落或昆虫的取食引起根长的减少),细根年生长量与年死亡量的单位也以每年单位管面积内的单位根长来表示($\text{mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$),细根现存量以每次观测到的单位面积活细根长度来表示。细根周转估计采用以下 3 种方法进行估计:1)年细根生长量与年细根平均现存量之比;2)年细根死亡量与年细根平均现存量之比;3)年细根生长量与细根最大现存量之比,以比较不同方法对细根周转的估计。

1.2.3 土壤有效氮、土壤温度、大气温度和降水的测定

土壤有效氮(铵态氮 + 硝态氮)测定是在 2003 年 4~10 月。每月中旬取样 1 次,采用土钻(内径 60 mm),每个样地钻取 8 个点,每个点分别在 0~10、10~20 和 20~30 cm 3 个土层深度取土壤样品。各样品分别用 20 目(0.84 mm)筛网小心筛出部分土壤(约 80 g),装入塑料袋密封放入冰箱冷冻($-4\text{ }^{\circ}\text{C}$),然后带回实验室测定土壤含水量并分析硝态氮和铵态氮含量。硝态氮采用酚二磺酸比色法,铵态氮采用 $2\text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ KCl 浸提-淀粉蓝比色法。各月土壤温度 5、15、20 和 40 cm 数据以及大气温度和降水数据来自帽儿山老爷岭生态站 6 年(1995~2000)气象站观测的平均值。

1.2.4 数据分析

对于获得的微根管数据用 Excel 软件整理,采用方差分析方法,分析不同土层之间细根生长差异和死亡差异,采用简单线性回归模型分析细根生长量和死亡量与土壤有效氮、土壤温度、大气温度和降水之间的相关关系,采用多元线性回归分析这些因子对细根生产和死亡的综合影响。

2 实验结果

2.1 不同土层深度细根生长动态

细根生长因树种、季节、土层深度表现出显著差异($p < 0.05$,图 1)。落叶松细根平均 RLD_P ($(0.0045 \pm 0.0022)\text{ mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)明显低于水曲柳平均 RLD_P ($(0.0077 \pm 0.0001)\text{ mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$),

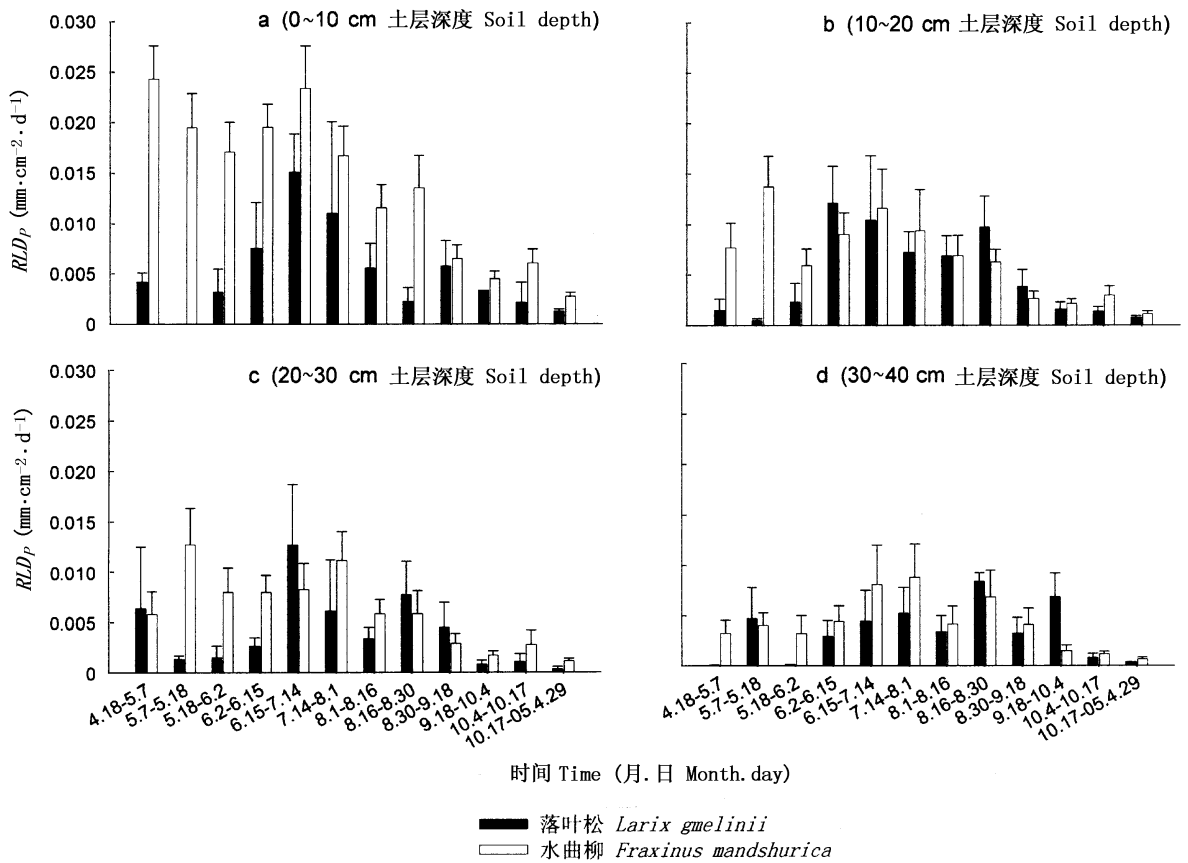


图1 落叶松和水曲柳细根长度生产(RLD_p)季节动态(2004~2005)

Fig.1 Dynamics of fine root length production(RLD_p) in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations(2004-2005)

两树种相差 41.6%。在整个生长季的上层(0~10 cm)土壤中,两个树种平均 RLD_p 最大(落叶松为 $(0.0056 \pm 0.0029) \text{mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$,水曲柳为 $(0.0138 \pm 0.0022) \text{mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$,图 1a),而底层(30~40 cm)平均 RLD_p 最小(落叶松为 $(0.0034 \pm 0.0017) \text{mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$,水曲柳为 $(0.0042 \pm 0.0008) \text{mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$,图 1d)。在 0~20 cm 的土层中,落叶松细根 RLD_p 最大值均出现在春末夏初(6月15日~7月14日,图 1a,b),20~30 cm 土层最大值出现在夏季(7月14日~8月1日,图 1c),而底层(30~40 cm)出现在夏末(8月16日~8月30日,图 1d)。相比较,在 0~20 cm 土层中,水曲柳细根 RLD_p 最大值均出现在春季(4月18日~5月18日,图 1a,b),20~30 cm 土层也出现在春季(5月7日~5月18日,图 1c),30~40 cm 底层则是在夏季(7月14~8月1日,图 1d)。落叶松细根春季(4月18日~6月15日)生长占 24.0%,夏季(6月15日~8月30日)占 51.2%(图 2),而水曲柳春季生长的细根占 41.7%,夏季占

39.7%(图 2)。两树种细根冬季(2004年10月17日~2005年4月29日)生长很小,分别占全年生长的 4.6%(落叶松)和 5.7%(水曲柳)。

相关分析表明,生长季中,土壤有效氮含量、土壤温度、大气温度和降水对细根 RLD_p 有不同程度的影响(表 1)。不同土层土壤有效氮对细根 RLD_p 的影响不显著($p > 0.05$),土壤温度仅是对落叶松 20~40 cm 深度和水曲柳 30~40 cm 深度细根 RLD_p 有显著影响($R = 0.81 \sim 0.89, p > 0.05$)。大气温度和降水与落叶松 20~30 cm 深度($R = 0.82 \sim 0.95, p < 0.05$)和水曲柳 30~40 cm($R = 0.91 \sim 0.92, p < 0.01$)深度细根 RLD_p 存在明显的线性相关,表明底层细根生长受温度控制(表 1)。

复相关分析表明,土壤有效氮和土壤温度、大气温度和降水对两个树种细根综合影响存在较大差别(表 2),没有明显规律性。但是综合考虑土壤有效氮、土壤温度、大气温度和降水对细根 RLD_p 的影响,则达到显著水平($R^2 = 0.79 \sim 0.99, p < 0.05$ 或

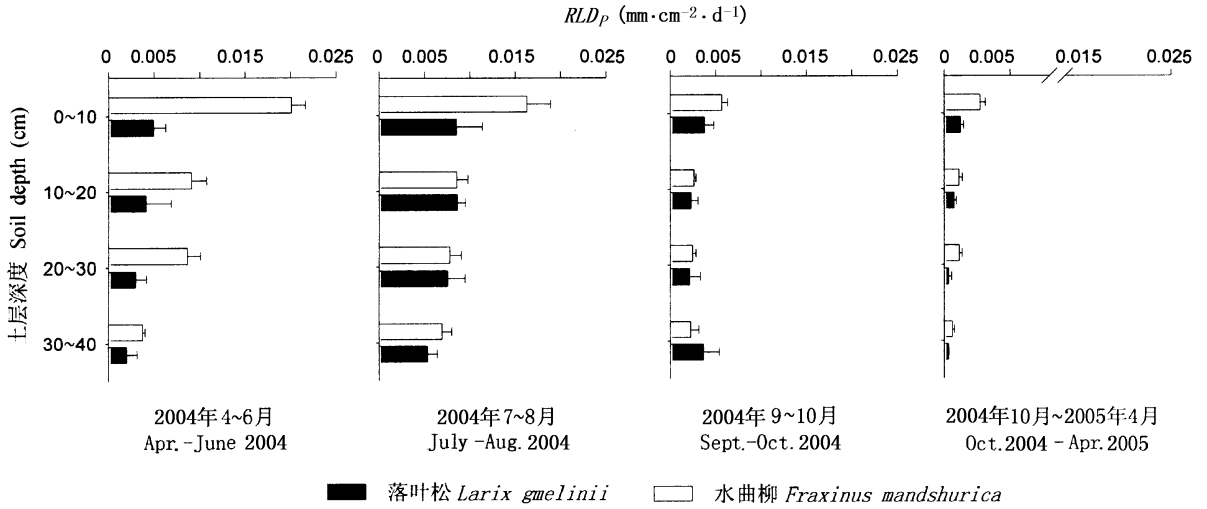


图 2 落叶松和水曲柳细根长不同季节生长 (RLD_p) 动态 (2004 ~ 2005)

Fig.2 Dynamics of fine root length production with different seasons in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations (2004 - 2005)

表 1 落叶松和水曲柳不同土层细根 RLD_p 与土壤有效氮、土壤温度、气温及降水简单相关关系

Table 1 Correlation coefficients of fine root length production with soil nitrogen availability, soil temperature, air temperature and precipitation at different soil depth in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantation

| 土层深度 Soil depth (cm) | 土壤有效氮 Soil nitrogen availability | | | 土壤温度 Soil temperature (°C) | | | | 气温 Air temperature (°C) | 降雨 Precipitation (mm) |
|--|-------------------------------------|------------|------------|-------------------------------|-------|-------|-------|----------------------------|--------------------------|
| | 0 ~ 10 cm | 11 ~ 20 cm | 21 ~ 30 cm | 5 cm | 15 cm | 20 cm | 40 cm | | |
| 落叶松 <i>Larix gmelinii</i> | | | | | | | | | |
| 0 ~ 10 | -0.22 | 0.78 | 0.42 | 0.57 | 0.45 | 0.40 | 0.27 | 0.60 | 0.48 |
| 10 ~ 20 | 0.00 | 0.45 | 0.30 | 0.59 | 0.52 | 0.52 | 0.45 | 0.56 | 0.31 |
| 20 ~ 30 | 0.49 | 0.01 | -0.26 | 0.85* | 0.89* | 0.89* | 0.88* | 0.82* | 0.95** |
| 30 ~ 40 | 0.70 | -0.06 | -0.62 | 0.79 | 0.87* | 0.84* | 0.84* | 0.77 | 0.67 |
| 水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i> | | | | | | | | | |
| 0 ~ 10 | 0.49 | 0.24 | 0.28 | 0.52 | 0.30 | 0.27 | 0.08 | 0.60 | 0.31 |
| 10 ~ 20 | 0.55 | 0.31 | 0.29 | 0.65 | 0.44 | 0.42 | 0.25 | 0.71 | 0.49 |
| 20 ~ 30 | 0.44 | 0.22 | -0.07 | 0.63 | 0.45 | 0.44 | 0.29 | 0.71 | 0.65 |
| 30 ~ 40 | 0.56 | 0.38 | 0.12 | 0.89* | 0.81* | 0.81* | 0.71 | 0.91** | 0.92** |

* : $p < 0.05$ ** : $p < 0.01$

表 2 落叶松和水曲柳不同土层细根 RLD_p 与土壤有效氮(N)、土壤温度(T)、气温(air)及降水(P)之间复相关关系(R^2)

Table 2 Multiple correlation coefficients (R^2) of fine root production with soil nitrogen availability (N), soil temperature (T), air temperature (air) and precipitation (P) at different soil depth in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations

| 土层深度 Soil depth (cm) | R^2_{N+T} | $R^2_{T+air+P}$ | $R^2_{N+T+T+air+P}$ |
|--|-------------|-----------------|---------------------|
| 落叶松 <i>Larix gmelinii</i> | | | |
| 0 ~ 10 | 0.89** | 0.36 | 0.99** |
| 10 ~ 20 | 0.47 | 0.41 | 0.50 |
| 20 ~ 30 | 0.84** | 0.89** | 0.98** |
| 30 ~ 40 | 0.74* | 0.59 | 0.79* |
| 水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i> | | | |
| 0 ~ 10 | 0.30 | 0.52 | 0.83* |
| 10 ~ 20 | 0.20 | 0.57 | 0.92** |
| 20 ~ 30 | 0.23 | 0.51 | 0.99** |
| 30 ~ 40 | 0.52 | 0.90** | 0.98** |

* : $p < 0.05$ ** : $p < 0.01$

$p < 0.01$, 落叶松 10 ~ 20 cm 除外)。这些地下和地上因子的综合作用可以解释两个树种细根生长动态 80% 以上的变异(表 2)。

2.2 不同土层深度细根死亡动态

与细根 RLD_p 相似, RLD_M 在树种、季节和土层之间也存在显著差异 ($p < 0.05$, 图 3)。落叶松细根平均 RLD_M (0.0069 ± 0.0022) $\text{mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 低于水曲柳 RLD_M (0.0072 ± 0.0007) $\text{mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 相差 4.2%。落叶松细根 RLD_M 表层最高 (0.0075 ± 0.0040) $\text{mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 图 3a), 底层最低 (0.0061 ± 0.0013) $\text{mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 图 3d), 水曲柳细根 RLD_M 具有同样的规律, 表层 (0.0131 ± 0.0021) $\text{mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 到底层 (0.0052 ± 0.0008) $\text{mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) 逐渐减小。水曲柳细根死

亡主要发生在春季(34.3%)和夏季(34.0%),而落叶松细根死亡主要发生在夏季和秋季(分别占28.5%和32.3%),两树种冬季 RLD_M 占的比例很小(8% ~

12%) (图4)。

与细根 RLD_p 不同的是,两个树种细根 RLD_M 与土壤有效氮、土壤温度、大气温度和降水之间不存

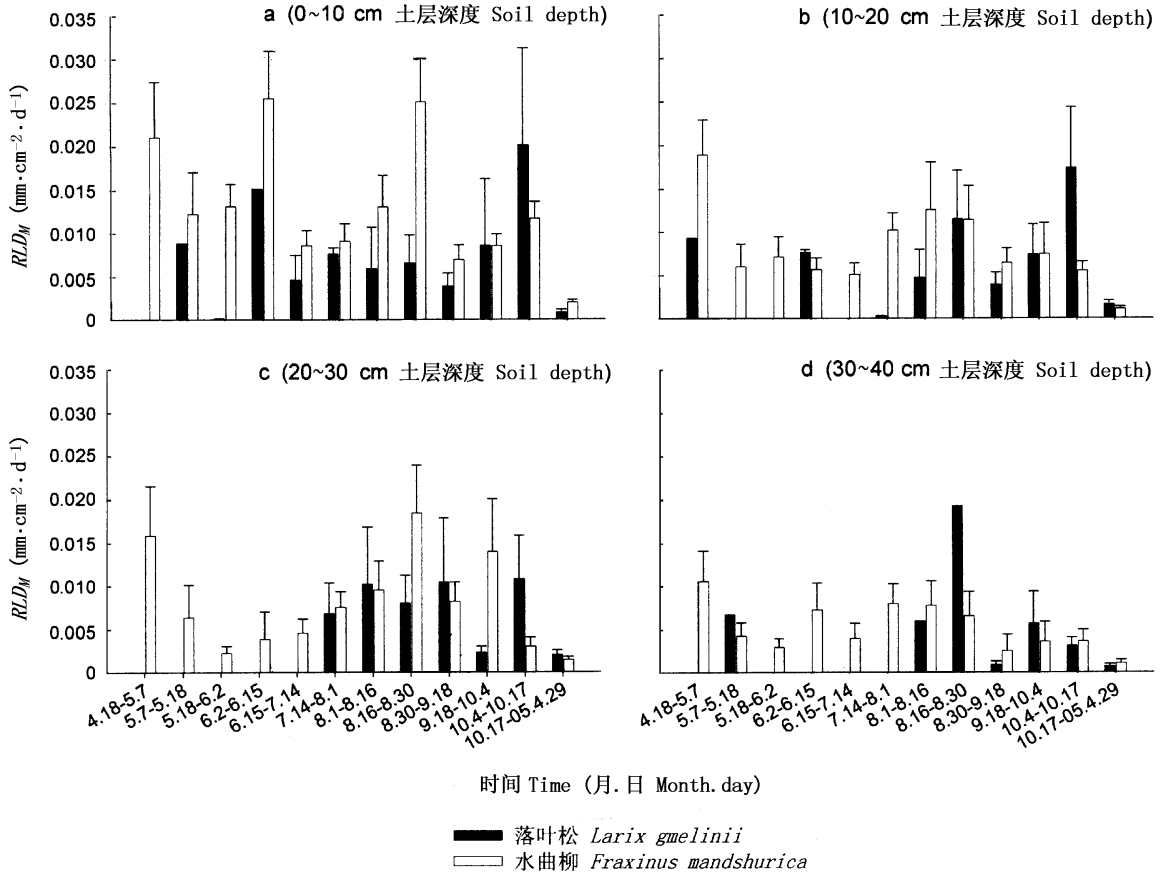


图3 落叶松和水曲柳细根长度死亡 (RLD_M) 季节动态(2004~2005)

Fig.3 Seasonal dynamics of fine root length mortality (RLD_M) in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations (2004-2005)

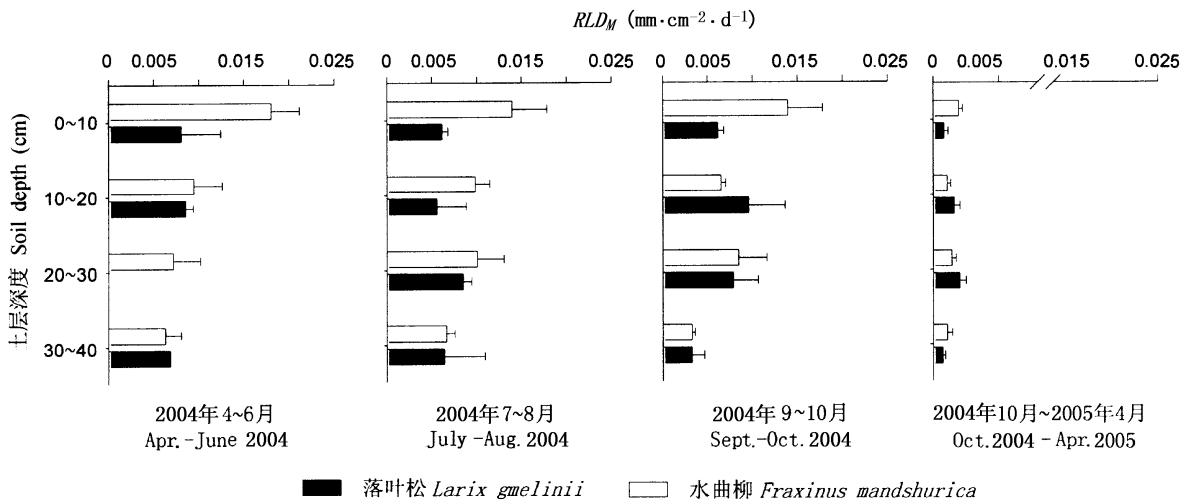


图4 落叶松和水曲柳细根长不同季节死亡 (RLD_M) 动态(2004~2005)

Fig.4 Dynamics of fine root length mortality (RLD_M) with different seasons in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations (2004-2005)

在显著相关性(细根 RLD_M 与这些因子简单相关系数表省略)。但是,复相关分析表明(表 3),土壤有效氮和温度仅仅对亚表层(10~20 cm)细根死亡速度有影响($R^2 = 0.67$, $R^2 = 0.85 \sim 0.87$, $p < 0.05$),大气温度和降水对亚表层和底层有影响。除表层(0~10 cm)外,两个树种细根 RLD_M 是这些因子综合作用的结果(表 3),复相关系数达到显著水平($R^2 = 0.95 \sim 0.98$, $p < 0.01$),这些因子综合对细根死亡的影响程度在 95% 以上。

表 3 水曲柳与落叶松不同土层细根 RLD_M 与土壤有效氮(N)、土壤温度(T)、气温(air)及降水(P)之间复相关关系(R^2)

Table 3 Multiple correlation coefficients (R^2) of fine root mortality with soil nitrogen availability (N), soil temperature (T), air temperature (air) and precipitation (P) at different soil depth in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantation

| 土层深度 Soil depth (cm) | R^2_{N+T} | $R^2_{T+air+P}$ | $R^2_{N+T+air+P}$ |
|---------------------------------|-------------|-----------------|-------------------|
| 落叶松 <i>Larix gmelinii</i> | | | |
| 0~10 | 0.28 | 0.44 | 0.44 |
| 10~20 | 0.67* | 0.85** | 0.98** |
| 20~30 | 0.60 | 0.28 | 0.95** |
| 30~40 | 0.56 | 0.82* | 0.98** |
| 水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i> | | | |
| 0~10 | 0.44 | 0.28 | 0.44 |
| 10~20 | 0.67* | 0.87** | 0.97** |
| 20~30 | 0.60 | 0.29 | 0.95** |
| 30~40 | 0.55 | 0.82* | 0.98** |

* : $p < 0.05$ ** : $p < 0.01$

2.3 细根年生长量、年死亡量和周转

落叶松和水曲柳细根长度年生长量、年死亡量和周转具有不同程度的差异(表 4)。落叶松平均细根年生长量($(0.94 \pm 0.33) \text{ mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)和年死亡量($(0.72 \pm 0.12) \text{ mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)明显低于水曲柳($(1.52 \pm 0.19) \text{ mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) ($(1.21 \pm 0.08) \text{ mm} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$),两树种年生长量和年死亡量相差 40% 左右。无论是落叶松还是水曲柳,表层年生长量和年死亡量最高,底层最低。两树种细根不同平均现存量、生长量和死亡量导致细根周转存在差别(表 4)。按细根平均现存量计算,落叶松细根年周转 3.1 次(按年生长量计算)和 2.4 次(按年死亡量计算),最低为 1.8 次(按最大现存量计算),相比较,水曲柳细根年周转分别为 2.7、2.2 和 2.1 次。水曲柳细根周转率与落叶松细根周转率相差 12% 左右(表 4)。

3 讨论

3.1 细根年生产和死亡

树木细根(直径 $< 1 \text{ mm}$)在结构上多数表现出

非木质化,主要生理功能是吸收养分和水分、消耗光合产物(Hendrick & Pregitzer, 1992; Eissenstat & Yanai, 1997),生长和死亡是基本的动态特征(Eissenstat & Yanai, 2002)。微根管技术由于可以连续观测,能够准确地反映细根动态。通过 1 年的观测表明,落叶松和水曲柳细根生产和死亡是同时发生的,水曲柳的年生产量明显大于落叶松,年死亡率也是如此。年生产和死亡动态主要发生在表层(0~10 cm)和亚表层(10~20 cm)(图 1,图 3),两层分别占总年生产的 59.2%(落叶松)和 66.9%(水曲柳),占总死亡的 58.0%(落叶松)和 60.3%(水曲柳),两个树种底层(30~40 cm)占 15% 左右(表 4)。Hendrick 和 Pregitzer(1996)用微根管对北美温带落叶阔叶林研究表明,表层 0~20 cm 细根生产占总生产的 44%,底层($> 70 \text{ cm}$)仅占 11%,相应的细根死亡量分别为 49% 和 4%。同样, Joslin 和 Henderso(1987)观测白栎(*Quercus alba*)林分细根动态时发现,50% 的生产和死亡发生在表层(0~22 cm),13% 发生在底层($> 75 \text{ cm}$)。许多生态学家认为这种随土层深度增加细根年生产和死亡下降的特点,在任何森林生态系统中都是普遍的现象(Powell & Day, 1991; Hendrick & Pregitzer, 1996),因为根系分布受土壤物理性质和化学性质控制(Jackson & Reynolds, 1996; Vogt *et al.*, 1996; Schenk & Jackson, 2002)。不同土壤深度土壤资源的有效性存在较大差别(Canadell *et al.*, 1996)。上层土壤中土壤有效性资源丰富,但是变化剧烈,下层土壤有效性资源贫瘠,变化相对稳定,导致细根的寿命在不同土层之间出现差异(Eissenstat & Yanai, 1997; Pregitzer *et al.*, 2000)。

3.2 细根生长动态

由于受气候因子的控制,温带森林年地上生长过程和地下生长过程具有明显的季节性(Pregitzer *et al.*, 2000; Fahey & Hughes, 1994)。我们研究数据表明,细根生长是土壤有效氮、土壤温度、大气温度和降水综合作用的结果(表 2),但是两个树种之间还是存在显著差别。水曲柳在 0~30 cm 土层中细根生长高峰出现在早春,而落叶松细根生长高峰则是在春末和夏初(图 1),底层生长高峰均出现在夏季。这种不同土层细根生长的季节性在许多温带森林生态系统细根动态研究中得到证实(Hendrick & Pregitzer, 1993; Burk & Ranyal, 1994; Fahey & Hughes, 1994),温度季节变化格局与许多树种细根季节动态相似,显然温度季节变化是最重要的影响因子(Pregitzer *et al.*, 2000)。在帽儿山地区,落叶松通常在 5

表 4 落叶松和水曲柳细根平均长度、年长度生长量、年长度死亡量和周转

Table 4 Average fine root length, annual length production, annual length mortality and turnover in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations

| 土层 Soil depth (cm) | 现存量 Average length (mm·cm ⁻²) | 年生长量 Annual length production (mm·cm ⁻² ·a ⁻¹) | 年死亡量 Annual length mortality (mm·cm ⁻² ·a ⁻¹) | 周转 Turnover ¹⁾ (a ⁻¹) | 周转 Turnover ²⁾ (a ⁻¹) | 周转 Turnover ³⁾ (a ⁻¹) |
|---------------------------------|---|---|--|--|--|--|
| 落叶松 <i>Larix gmelinii</i> | | | | | | |
| 0~10 | 0.60(0.21) | 1.39(0.05) | 1.35(0.07) | 2.31 | 2.23 | 1.38 |
| 10~20 | 0.68(0.26) | 1.15(0.04) | 1.25(0.06) | 1.69 | 1.83 | 0.87 |
| 20~30 | 0.77(0.29) | 1.00(0.05) | 1.15(0.07) | 1.30 | 1.50 | 0.76 |
| 30~40 | 0.33(0.10) | 0.75(0.03) | 0.73(0.03) | 2.26 | 2.20 | 1.15 |
| 0~40 | 0.30(0.09) | 0.94(0.33) | 0.72(0.12) | 3.09 | 2.37 | 1.79 |
| 水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i> | | | | | | |
| 0~10 | 1.10(0.11) | 3.30(0.05) | 2.80(0.05) | 2.99 | 2.54 | 2.32 |
| 10~20 | 0.59(0.13) | 1.53(0.04) | 1.79(0.04) | 2.59 | 3.04 | 2.03 |
| 20~30 | 0.46(0.10) | 1.40(0.03) | 1.81(0.05) | 3.02 | 3.91 | 2.42 |
| 30~40 | 0.32(0.09) | 0.99(0.03) | 1.21(0.04) | 3.10 | 3.79 | 2.43 |
| 0~40 | 0.55(0.03) | 1.52(0.19) | 1.21(0.08) | 2.74 | 2.20 | 2.13 |

1) 年长度生长量/平均长度 Annual length production/average length 2) 年长度死亡量/平均长度 Annual length mortality/average length 3) 年长度生长量/最大长度 Annual length production/max average length

月中旬开始展叶,而水曲柳则是在 5 月下旬展叶。落叶松细根生长与叶生长基本是同步的,但是,水曲柳细根生长明显早于叶的生长(图 1)。表明水曲柳细根早春生长主要是依赖根系上一年储存的光合产物,而落叶松则是利用当年新的光合产物。产生这种现象可能的原因是:1)根系中储存的光合产物的量不同(水曲柳储存的多,落叶松储存的少)2)落叶松细根开始生长需求的最低温度高于水曲柳。我们在林地取样时发现,4 月中旬(土壤表层刚刚解冻,地表温度在 0~2 °C)水曲柳新根就已经出现(梅莉等 2006)。因此,落叶松细根生长(10~20 cm 除外)与土壤有效氮和温度复相关($R^2 = 0.74 \sim 0.89$, $p < 0.05$)紧密(表 2),而水曲柳与这两个因子的复相关不存在($R^2 = 0.20 \sim 0.52$)。

3.3 细根死亡动态

细根的死亡是一个复杂的生理生态过程(Eissenstat & Yanai, 1997),从生理学角度认为细根死亡与光合产物分配到根系多少有关(Bloomfield *et al.*, 1996; Farrar & Jones, 2000),从生态学角度认为与土壤资源有效性相联系(Eissenstat & Yanai, 1997; 梅莉等 2004)。我们通过微根管研究表明,两个树种的死亡动态既有土壤层次之间的差异,又有季节上的差异(图 3, 图 4)。水曲柳细根死亡随着土层增加而减少,生长季(春、夏、秋)的死亡速度变化范围不大,落叶松中间土层(10~30 cm)死亡相对较高,夏季和秋季死亡大于春季。春季细根的死亡(尤其是水曲柳)可能与储存的光合产物消耗有关(Anderson *et al.*, 2003; Pregitzer, 2003)。夏季虽然土壤资源的有

效性(如温度、养分和水分)最适宜细根生理活动,但是光合产物分配的格局发生改变(主要分配到枝条和树干中)(Pregitzer, 2003),细根死亡主要是地上部分和地下部分竞争碳源的结果(Farrar & Jones, 2000; 程云环等, 2005)。秋季细根大量死亡与落叶和温度降低有关(Pregitzer *et al.*, 2000)。温带地区环境因子(如土壤有效氮、土壤温度、大气温度和降水)的季节变化影响树木生长节律(如物候)和光合产物在树木体内分配格局,导致不同季节和不同土层细根死亡发生,因为 95%~98%(表 3)的细根死亡原因可以通过这些因子得到解释。非常意外的是,表层(0~10 cm)细根死亡动态与这些因子作用无关(表 3)。一个可能原因是表层大量的病原菌和食根性动物或昆虫(如线虫)导致细根死亡,但是这还需要作进一步研究。

3.4 细根周转

细根周转是碳和养分归还土壤的主要途径(Norby & Jackson, 2000)。微根管是一种非破坏性野外观察细根动态的方法,目前,已广泛地应用于农作物、草地、沙漠植物、果园和森林等人工或自然植物群落的细根动态研究(Johnson *et al.*, 2001)。它最大的优点是在不干扰细根生长过程的前提下,能多次监测单个细根从出生到死亡,因此能准确估计细根周转(Majdi, 1996; 黄建辉等, 1999; Tierney & Fahney, 2001)。细根周转量计算是用“细根年生长量(或死亡量)除以细根平均现存量”得到的(Johnson *et al.*, 2001; 史建伟等, 2006),也有采用“细根年生长量除以细根最大现存量”计算周转(Gill & Jack-

son, 2000)。前一种计算方法得到的是周转的平均值,后一种方法得到周转的最低值。估计细根周转可采用生物量指标或长度指标,采用生物量指标必须根据比根长数据反推得到细根生物量(需要用土钻法得到细根生物量数据),本研究是根据细根长度估计细根周转的。由于两个树种各土层年生长量和死亡量相近,因此采用生长量或死亡量计算周转的结果也几乎相等(表4),但是从整个土层计算细根周转,按年生长量计算的周转大于按年死亡量计算的周转,在相同的立地条件下,落叶松细根周转略高于水曲柳(表4)。与国内东北地区森林细根周转其它研究相比,我们估计落叶松和水曲柳细根周转(2~3次·a⁻¹)明显高于长白山阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林0.9次·a⁻¹(单建平等,1993)和辽宁杨(*Populus maximowiczii*)人工林1.4次·a⁻¹(李培芝等,2001),主要原因是他们采用土钻法(细根直径≤2 mm),我们采用微根管,两种方法具有本质的不同(黄建辉等,1999)。与国外同纬度阔叶落叶林细根周转相比(Hendrick & Pregitzer, 1993),也明显高于他们的估计值(0.56次·a⁻¹),Hendrick和Pregitzer(1993)用于估计周转的细根直径≤2 mm,我们观测到的细根平均直径<0.50 mm(多数<0.4 mm),因此周转较高。Wells等(2002)研究桃树(*Prunus persica*)林细根寿命发现,当直径由0.25 mm增加到0.5 mm时,细根寿命由70 d延长到131 d, >0.5 mm时,延长到213 d。采用不同细根直径标准,对细根周转估计有决定性影响,随着直径增加周转下降(Eissenstat & Yanai, 1997; Gill & Jackson, 2000)。本研究估计细根年产量、年死亡量和周转是采用一年的数据得到的,可能只反映短期现象,但是这些数据反映出落叶松和水曲柳细根动态格局,有助于我们了解碳在两个林分地上和地下分配过程。

4 结 论

1)落叶松细根平均 RLD_p ((0.004 5 ± 0.002 2) mm·cm⁻²·d⁻¹)明显低于水曲柳((0.007 7 ± 0.000 1) mm·cm⁻²·d⁻¹)。在0~10 cm土层中,两个树种平均 RLD_p 最大,而底层(30~40 cm)平均 RLD_p 最小,两树种细根平均 RLD_M 也表现同样的规律性。细根生长和死亡表现出季节性动态,水曲柳春季生长的细根占41.7%,夏季占39.7%,而相对应的落叶松细根生长分别是24.0%和51.2%,水曲柳细根死亡主要发生在春季(34.3%)和夏季(34.0%),而落叶松细根死亡主要发生在夏季和秋季(分别占

28.5%和32.3%),两树种细根生长与死亡在冬季均较小。

2)落叶松细根年生长量((0.94 ± 0.33) mm·cm⁻²·a⁻¹)和年死亡量((0.72 ± 0.12) mm·cm⁻²·a⁻¹)明显低于水曲柳((1.52 ± 0.19) mm·cm⁻²·a⁻¹, (1.21 ± 0.08) mm·cm⁻²·a⁻¹),表层年生长量和年死亡量均最高,底层最低。两树种细根周转率差别不大,落叶松细根年周转3.1次·a⁻¹(按年生长量计算)和2.4次·a⁻¹(按年死亡量计算),相比较,水曲柳细根年周转分别为2.7次·a⁻¹和2.2次·a⁻¹。

3)从单因子角度分析,土壤有效氮含量、土壤温度、大气温度和降水对细根生长有不同程度的影响,而两树种细根死亡与这些因子间的相关性不明显。但是,从多因子分析发现,两树种细根生长(80%以上的变异)和死亡(95%以上的变异)动态主要由地上因子(大气温度和降水)与地下因子(土壤有效氮和土壤温度)的综合作用引起。

参 考 文 献

- Anderson LJ, Comas LH, Lakso AN, Eissenstat DM (2003). Multiple risk factors in root survivorship: a 4-year study in Concord grape. *New Phytologist*, 158, 489–501.
- Bloomfield J, Vogt KA, Wargo PM (1996). Tree root turnover and senescence. In: Wiasel Y, Bshel A, Kafkafi U eds. *Plant Roots: the Hidden Half* 2nd edn. Marcel Dekker, New York, 363–381.
- Burke MK, Raynal DJ (1994). Fine root growth phenology, production, and turnover in a northern hardwood forest ecosystems. *Plant and Soil*, 162, 135–146.
- Burton AJ, Pregitzer KS, Hendrick RL (2000). Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forest. *Oecologia*, 125, 389–399.
- Canadell J, Jackson RB, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze ED (1996). Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, 108, 583–593.
- Cheng YH(程云环), Han YZ(韩有志), Wang QC(王庆成), Wang ZQ(王政权) (2005). Seasonal dynamics of fine root biomass, root length density, specific root length and soil resource availability in a *Larix gmelinii* plantation. *Acta Phytocologica Sinica*(植物生态学报), 29, 403–410. (in Chinese with English abstract)
- Craine J, Tremmel D (1995). Improvements to the minirhizotron system. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 76, 234–235.
- Eissenstat DM, Yanai RD (2002). Root lifespan, efficiency, and turnover. In: Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U eds. *Plant Roots: the Hidden Half* 3rd edn. Marcel Dekker, Inc., New York, 221–238.
- Eissenstat DM, Yanai RD (1997). The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, 27, 1–60.
- Fahey TJ, Hughes JW (1994). Fine root dynamics in a northern hardwood forest ecosystem, Hubbard Brook experimental forest.

- Journal of Ecology*, 82, 533 – 548.
- Farrar JF, Jones DL (2000). The control of carbon acquisition by roots. *New Phytologist*, 147, 43 – 53.
- Fogel R (1985). Roots as primary producers in below-ground ecosystems. In: Fitter AH, Atkinson D, Read DJ, Usher MB eds. *Ecological Interactions in Soil*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 23 – 36.
- Gill RA, Jackson RB (2000). Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 147, 13 – 31.
- Hendrick RL, Pregitzer KS (1992). The demography of fine roots in a northern hardwood forest. *Ecology*, 73, 1094 – 1104.
- Hendrick RL, Pregitzer KS (1993). The dynamics of fine root, length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 23, 2507 – 2520.
- Hendrick RL, Pregitzer KS (1996). Applications of minirhizotrons to understand root function in forests and other natural ecosystems. *Plant and Soil*, 185, 293 – 304.
- Huang JH (黄建辉), Han XG (韩兴国), Chen LZ (陈灵芝) (1999). Advances in the research of (fine) root biomass in forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 19, 270 – 277. (in Chinese with English abstract)
- Jackson RB, Reynolds HL (1996). Nitrogen and ammonium uptake for single- and mixed-species communities grown at elevated CO₂. *Oecologia*, 105, 74 – 80.
- Johnson MG, Tingey DT, Phillips DL, Storm MJ (2001). Advancing fine root research with minirhizotrons. *Environmental and Experimental Botany*, 45, 263 – 289.
- Joslin JD, Henderson GS (1987). Organic matter and nutrients associated with fine root turnover in a white oak stand. *Forest Science*, 33, 330 – 346.
- Li PZ (李培芝), Fan SH (范世华), Wang LH (王力华), Xu SM (许思明) (2001). Productivity and turnover of fine roots in poplar tree and grass roots. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 12, 829 – 832. (in Chinese with English abstract)
- Majdi H (1996). Root sampling methods—applications and limitations of minirhizotron technique. *Plant and Soil*, 185, 255 – 258.
- Matamala R, González-Meler MA, Jastrow JD, Norby RJ, Schlesinger WH (2003). Impacts of fine root turnover on forest NPP and soil C sequestration potential. *Science*, 302, 1385 – 1387.
- Mei L (梅莉), Wang ZQ (王政权), Cheng YH (程云环), Guo DL (郭大立) (2004). A review: factors influencing fine root longevity in forest ecosystem. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, 28, 704 – 710. (in Chinese with English abstract)
- Mei L (梅莉), Han YZ (韩有志), Yu SQ (于水强), Shi JW (史建伟), Wang ZQ (王政权) (2006). Impact factors on fine roots seasonal dynamics in manchurian ash plantation. *Scientia Silvae Sinicae (林业科学)*, 42(9), 7 – 12. (in Chinese with English abstract)
- Norby RJ, Jackson RB (2000). Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist*, 147, 3 – 12.
- Powell SW, Day FP Jr (1991). Root production in four communities in the Great Dismal Swamp. *American Journal of Botany*, 78, 288 – 297.
- Pregitzer KS (2003). Woody plants, carbon allocation and fine roots. *New Phytologist*, 158, 421 – 423.
- Pregitzer KS, Zak DR, Maziasz J, DeForest J, Curtis PS, Lussenhop J (2000). Fine root growth, mortality, and morphology in a factorial elevated atmospheric CO₂ × soil N availability experiment. *Ecological Applications*, 10, 18 – 33.
- Raich JW, Nadelhoffer KJ (1989). Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology*, 70, 1346 – 1354.
- Schenk HJ, Jackson RB (2002). The global biogeography of roots. *Ecological Monographs*, 72, 311 – 328.
- Shan JP (单建平), Tao DL (陶大立), Wang M (王淼), Zhao SD (赵士洞) (1993). Fine roots turnover in a broadleaved Korean pine forest of Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 4, 241 – 245. (in Chinese with English abstract)
- Shi JW (史建伟), Yu SQ (于水强), Yu LZ (于立志), Han YZ (韩有志), Wang ZQ (王政权), Guo DL (郭大力) (2006). Application of minirhizotron in fine root studies. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 17, 715 – 719. (in Chinese with English abstract)
- Steele SJ, Gower ST, Vogel JG, Norman JM (1997). Root mass, net primary production and turnover in aspen, jack pine and black spruce forests in Saskatchewan and Manitoba, Canada. *Tree Physiology*, 17, 577 – 587.
- Tierney GL, Fahey TJ (2001). Evaluation of minirhizotron estimates of fine root longevity in the forest floor of a temperate broadleaf forest. *Plant and Soil*, 229, 167 – 176.
- Vogt KA, Gxier CC, Vogt DJ (1986). Production, turnover and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research*, 15, 303 – 377.
- Vogt KA, Vogt DJ, Palmiotto PA, Boon P, O'Hara J, Asbjornsen H (1996). Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil*, 187, 159 – 219.
- Wells CE, Glenn DM, Eissenstat DM (2002). Soil insects alter fine root demography in peach (*Prunus persica*). *Plant, Cell and Environment*, 25, 431 – 439.
- Zhang XQ (张小全), Wu KH (吴可红) (2001). Fine-root production and turnover for forest ecosystems. *Scientia Silvae Sinicae (林业科学)*, 37(3), 126 – 138. (in Chinese with English abstract)
- Zhang XQ (张小全), Wu KH (吴可红), Murach D (2000). A review of methods for fine-root production and turnover of trees. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 20, 875 – 883. (in Chinese with English abstract)