

森林生态系统根系生物量研究进展

黄建辉 韩兴国 陈灵芝

(中国科学院植物研究所 北京 100093)

摘要 在森林生态系统功能过程研究中,特别是在生产力和生物地球化学循环方面,根系的作用不容忽视。但是,由于研究方法和研究者的观念等方面的限制,对于根系的研究还远不及地上部分受到重视。而关于细根生物量、周转率和生产力等方面的研究更是很少有人问津。为推动我国根系生物学研究的发展,本文比较全面地介绍了 9 种典型的测度细根生物量的方法,包括:收获法、钻土芯法、内生生长土芯法、平衡法、根观测实验室法、土壤碳平衡法、挖土块法、间接法和微根区管法,同时对这几种方法的使用前景作了比较简要的分析。

关键词 生物量, (细) 根系统, 森林生态系统。

ADVANCES IN THE RESEARCH OF (FINE) ROOT BIOMASS IN FOREST ECOSYSTEMS

HUANG Jian-Hui HAN Xing-Guo CHEN Ling-Zhi

(Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100093, China)

Abstract The effects of roots on biogeochemical processes have been insufficiently recognized. Only few ecologists have paid their attention to the root systems partially because the methods that are currently available are problematic and our knowledge on the role of root systems are very limited. To strengthen the research on the root systems in forested ecosystems, in China we introduced several methods to measure the (fine) root biomass, turnover and productivity. Using harvest, soil coring, ingrowth soil core, nitrogen budget, root observation laboratory, soil respiration, soil monolith, indirect measurement or minirhizotron methods, the (fine) root biomass, turnover and productivity could be properly measured. We suggested that the use of soil-coring technique, ingrowth soil core, soil respiration and the minirhizotron methods should be emphasized.

Key words biomass, fine roots, forest ecosystems

根系不仅是植物固定和机械支撑的器官,同时,根系在水分和养分吸收、同化物分配方面也是至关重要的。这些已经早已为人们所认识。但是,对自然生态系统中植物根系的研究却是直到 70 年代以后,随着对生物地球化学循环过程研究的不断深入,生物量的测定才逐渐受到重视。这一现象在森林生态系统中表现得尤为突出。据估计,森林生态系统中地下部分(主要是细根)的年生物量要大于地上部分^[1],尤其是在土壤贫瘠的森林立地。对于根在森林生态系统生物地球化学循环的研究中一直未能受到重视的原因, Pers-

收稿日期: 1996-11-07, 修改稿收到日期: 1997-04-30。

son^[2]归纳了4个方面,第一,缺乏好的方法,可以非常精确地测得地上部分的生物量,但地下部分要做到这一点则很不容易。第二,对根的处理需要消耗大量的时间,同时与地上部分相比,对根的处理需要更专业的技术,因此,即使有人想做,在一系列困难面前,也不得不退却。第三,在人们的主观意识中,通常假定根对碳/氮循环过程的贡献要小于地上部分,因此,对根的忽略想必无碍大局。显然,这一假定是出于前两个方面的原因,因此,与其说是出于科学的推测,倒不如说是“酸葡萄”的效应。第四,人们也确实意识到,森林生态系统本身实在太复杂了,这种复杂性使得清楚描述地上部分都几乎不可能,更不要说地下部分了。这种情形在复杂的热带森林生态系统研究中尤其突出。由于这几方面的原因,使得对根的研究仅限于其形态结构、水平和垂直分布,以及根的穿透深度等几个方面,很少涉及到生态系统水平,而生物地球化学循环方面的研究则更少。

在最近20a里,由于人们认识的转变和研究技术方法的改进,对根系研究的兴趣日趋增加,本文主要比较和讨论森林生态系统中根系生物量测度的几种方法。

1 收获法

这可能为最古老研究生物量的方法,同地上部分生物量测定一样,地下部分的生物量也可用相应的收割法来测定,但要比地上部分的测定困难得多。不过,这种方法相比起来比较简单^[3],测得的结果从某种程度上来说也比较精确,所需的工具也很简单。但这种方法很费人力,测定的结果也只是一个现存量,很难进行时间动态的跟踪,因此使用的人不是很多^[4]。但这种方法在国内却用得比较普遍^[5-9]。

2 钻土芯法

钻土芯法是目前用得最为普遍的一种方法,一般适用于对细根的研究。钻土芯法中最主要的一种工具是土钻,钻的钻头部分直径从几个厘米到十几个厘米不等^[10-20],但10cm以上的钻用得比较少,主要是考虑到如果样品量太大会影响到运输和处理的时间。不过,钻的直径如果太小会影响结果的精确性。因此,钻的直径的选择取决于细根分布的异质性和取样的数量。除了钻以外,钻土芯法还需要一些其它的辅助工具,如放置土芯的塑料袋。如果要区分土壤不同层次的根的生物量,则还要保持土芯完好无损,避免碎裂;如样品不能立即处理,应将土芯冰冻保存;在对细根进行分门别类时,还需要毛刷、解剖镜、解剖镊子等;在样品处理的整个过程中还需带上乳胶手套,以防止对根的污染。

对于细根(fine roots),目前还没有一致的定义。Marshall和Waring^[21]将细根定义为没有次生加厚的根,但他们并没有给出具体的直径。不过通常认为直径在2mm以下的根为细根^[15,22],但也有人将直径为3mm^[18,20]和5mm^[19],甚至6.4mm的根系作为细根^[23]。有关根的分类主要是根据研究的需要,根据不同直径进行分类,如Yavitt和Fahey^[24]在对Lodgepole松林的研究中的分类级别是<0.5,0.5~1.0,1.1~2.5,2.6~5.0cm。不过,在根系生物量的计算中,区分活根和死根非常关键。

钻土芯法中另一个需要确定的是取样的频率和每次取样的个数。具体时间间隔的确定要根据所研究的树种的根的生长特性。取样的个数应在可能的情况下,尽量给予较多的重复。原则上应避免在取样间隔中产生根的周转。但即使这样,很多对细根周转的研究还是一种很保守的估计^[25]。

通过对每次取样样品的测定(通常取样要持续1~2a),就可以对细根的年生物量进行计算,这可通过下列几种方法。第一种是用年内的最大值与最小值之差来表示:

$$PFR = B_{MAX} - B_{MIN} \quad (1)$$

式(1)中,PFR是细根的年生物量, B_{MAX} 、 B_{MIN} 分别是年内取样的最大和最小生物量。式(1)实际上得到的是最小的估计量。因此也有用不等式(2)表示的:

$$PFR \geq \sum_{j=1}^k b_j^+ \quad \text{或} \quad PFR \geq \sum_{j=1}^k (b + n)_j^+ \quad (2)$$

b_j^+ 为相邻两次采样大于零的差值,而 n_j^+ 为相应死根的值。不难发现,从式(2)也只能得到细根生物量的最小估计量^[12]。式(2)与Fairley和Alexander^[26]总结的几种方法的第一种是相似的,如式(3):

$$PFR \geq \sum_{j=1}^k (\Delta B)_j^+ \quad (3)$$

$(\Delta B)_j^+ = b_j^+$, 但式(1)、(2)、(3)实际上也都低估了细根的年生物量, 因为他们都忽略了根的死亡, 于是, 他们将式(3)转化为一组不等式, 即:

$$PFR \sum_{j=1}^k (\Delta B^{\text{total}})_j^+ \tag{4}$$

$$MFR \sum_{j=1}^k (\Delta B^{\text{dead}})_j^+ \tag{5}$$

(5)式中 MFR 表示细根死亡量。这组不等式与 Joslin 和 Henderson^[11]的算式相似。但式(4)和(5)还不是估计细根生物量的最好方法, 事实上也低估了细根的年生物量, 因为他们忽略了死亡根的分解。将式(4)和(5)作进一步修改, 便得到了表 1 的算式矩阵。这样, 在不同的情况下分别使用不同的算式。

表 1 各种不同情形下计算细根生物量变化的公式^[26]

Table 1 The calculation of fine root biomass under different situation

		活 根 Live roots		
		增加 Increase	减少 Decrease	
死根 Dead roots	增加	$P = \Delta B^{\text{live}} + \Delta B^{\text{dead}}$	$\Delta B^{\text{dead}} > \Delta B^{\text{live}}$	$\Delta B^{\text{live}} > \Delta B^{\text{dead}}$
		$M = \Delta B^{\text{dead}}$	$P = \Delta B^{\text{live}} + \Delta B^{\text{dead}}$	$P = 0$
		$D = 0$	$M = \Delta B^{\text{dead}}$	$M = - \Delta B^{\text{live}}$
		$P = \Delta B^{\text{live}}$	$D = 0$	$D = - \Delta B^{\text{live}} - \Delta B^{\text{dead}}$
	减少	$M = 0$	$P = 0$	
		$D = - \Delta B^{\text{dead}}$	$M = - \Delta B^{\text{live}}$	
			$D = - \Delta B^{\text{live}} - \Delta B^{\text{dead}}$	

$P = PFR, M = MFR, D = \text{Decomposition}$

除需要考虑活根、死根和死根的分解, 许多其它因素也会影响测定的准确性。如果考虑全面的话, 则细根生物量的计算公式应该写成:

$$PFR = \Delta B + \Delta N + \Delta D + \Delta G + \Delta S + \Delta R + \Delta E \tag{6}$$

式中, ΔB 为具有统计意义的活根增量, ΔN 为死根的增量, ΔD 为采样间隔中的分解量, ΔG 为采样间隔中被动物取食的量, ΔS 为采样间隔中根表皮的脱落, ΔR 为采样间隔中根的呼吸量, ΔE 为采样间隔中根的分秘^[2]。但要对这些参数全部进行测定, 目前还没有可行的简便实用方法。虽然就目前的技术来说, 确切估计这几个部分的量是不可能的, 但应认识到这一点, 即这几个因素对细根生物量估计都有一定程度的影响。

在一些含有较多砾石, 尤其是大块砾石的森林土壤的立地中, 普通的钻是无法取得完整土芯的, 因为大块砾石经常会堵塞并卡住钻头的孔。遇到这一种情形时, 通常要用一种钻头侧壁带孔的钻, 并且加大钻的直径, 一般要达到 10cm 以上, 具体要根据砾石的大小和砾石含量的多少而定。

钻土芯法的缺点是通常比较适合对细根 (< 2mm) 的研究, 对整个根系统, 根的分枝格局和粗根生物量的研究则并不那么有效, 因为粗根在土壤中的分布更不均匀, 分布深度可能较深, 而对整个根系统和根分枝格局, 钻土芯法更是无能为力^[13, 27], 另外取样的频率和取样的重复数都会影响最后的统计结果。

3 内生土芯法

内生长土芯法也是应用较为普遍的研究细根生物量的较为有效的方法^[14, 25, 28~31]。这种方法有点与钻土芯法相反, 它首先构建一个无根土柱。在制造无根土柱时, 可以借用一种有一定孔径的网袋, 这样便于土柱成形。将土柱(并网袋)放入事先准备好的坑中, 周围缝隙用无根土填满。也可以事先将坑挖好后, 直接放入土壤模子, 再放入网袋, 然后用过筛无根土填满, 周围也用无根土填满, 最后将模子抽出。构成土柱的无根土也可以用砂子代替, 这样做的好处是容易将根从砂子中分离, 但缺点是形成了与周围完全不同的环境, 这会对根的生长有一定程度的影响。

通常土柱埋入 1a 后, 再从土壤中取出, 取出前须切断土柱与周围的根的连接。土柱的处理方法与钻土芯法中的土芯处理是完全一样的。与钻土芯法相比, 内生长土芯法似乎显得容易一些, 主要体现在要处理

的土柱量可远小于土芯的量,且能直接得到活根和死根的生物量。但缺点是,首先土柱与其周围形成了不同的环境,其次死根在土壤中的分解必然要增加。因此用此法得到的结果显然也低估了根的年生物量。

Cuveas 和 Medina^[28]利用内生长土芯法研究了亚马逊河地区森林细根生长对几种不同元素(氮和钾)的响应,具体做法是将填充土壤分别用一定浓度的 NH_4Cl , K_2PO_4 和 CaCl_2 溶液浸泡,比较这 3 种土芯中细根生物量的差异,结果发现在不同地区这几种元素的效果并不相同,反映了所研究样地的异质性。因此,内生长土芯法还可以用于比较不同地区土壤中营养的状态。

内生长土芯法所用土柱直径和深度也取决于所研究样地的特征和研究者的兴趣,如 McClaugherty 等人^[14]用的是 50mm 直径的土柱,深度达 1m 以上,而 Cuveas 和 Medina^[28]则用的是 75mm 的直径,0.1m 高的土柱。因此具体大小应取决于实际情形。

4 平衡法计算细根的生物量

如前所述,森林生态系统中细根的生物量通常是通过比较 1 年内所取系列土芯中细根生物量的变化而确定的^[14, 15, 17, 32, 33],但这里边存在着一个问题,即细根的周转率将成为生物量估计的关键^[14, 25]。如果细根的周转率小于 1 年,那么钻土芯法和内生长土芯法所得到的结果会在一定程度上低估了细根的年生物量,因此,在能确定细根的平均寿命以前,前述两种方法所取得的结果还是要加以说明的。

平衡法是利用对植物生长有限制作用的营养元素,通过该元素在系统各个部分中输入、输出的平衡计算,从而确定分配到细根中的量,再通过细根中该元素的含量来计算出细根的生物量。在这一方面,氮通常被认为是一个比较合适的元素,因为氮在许多森林生态系统中是一个起限制作用的营养元素,因此用氮平衡来计算细根的生物量无疑是一种很好的尝试。

每年吸收的氮被分配到细根中的量通常是用下式计算的:

$$N_{fr} = N_u - N_{wb} - N_{al} \quad (7)$$

式中 N_u 是氮的吸收, N_{al} 是分配到地上部分凋落物中的 N 量, N_{wb} 是分配到木本组织中的 N 量, N_{fr} 为分配到细根中的 N 量(这里假定可以忽略地下部分粗根的年增长)^[18]。 N_u 可以从下式中计算得到:

$$N_u = N_m + N_p - N_l - \Delta N_s \quad (8)$$

式中 N_m 为 0~20cm (细根的主要活动区) 土壤中氮的矿化, N_p 为降水中矿质氮的输入, N_l 为从有效根区矿质氮的淋溶损失, ΔN_s 是土壤中在测定期间氮的贮存量的变化, N_l 通常小于 $0.1 \text{ g/m}^2 \cdot \text{a}$ ^[34], 而 ΔN_s 通常为 0^[35]。

有了 N_{fr} 和细根中氮的平均浓度 N_{conc} , 即可计算出细根的年生物量:

$$PFR = N_{fr} / N_{conc} \quad (9)$$

5 根观察实验室法

根观察实验室可以被理解为是一种地下玻璃房,用于观察周围根的生长情况。用出现在玻璃窗上的根段数估计出根的长度,然后再求出根的体积和生物量。用这种方法定量地测定根的生物量,需要一些前提条件:

- 出现在窗壁上的根与生长在其他地方的根没有任何区别;
- 观察窗壁上的根的密度具有代表性;
- 观察窗的位置在根的水平分布上具有代表性;
- 观察到的根的样品量足够大;
- 观察到的根的生长的周期性同其他地方的根系统是相似的;
- 从观察窗观察到的根生长的分布可以代表其它部位根系生长的分布^[36]。

此法可长时间跟踪根的生长,适合长期的研究。不过此法在自然森林生态系统研究中用得比较少,原因是在定量估计上还存在一定的困难,因此,只能结合其它方法使用,如钻土芯法和挖土块法^[10]。

6 土壤碳平衡法

土壤碳平衡法是利用土壤中碳的平衡来计算土壤细根的年生物量。土壤中的有机质主要有两个途径的来源,一是地上部分的凋落物,另一是地下部分的细根。土壤有机质通过分解产生并释放 CO_2 , 森林土壤

中碳的丢失主要通过 CO_2 的排放进行。由于其它途径碳的输入都很小,从而可以忽略,所以对于处在总有机碳贮量稳定状态的土壤,土壤中地上和地下部分有机碳的输入可以近似为土壤中有有机质分解的年呼吸量,即:

$$R_h \approx P_a + P_b \quad (10)$$

式中 R_h 为有机质分解的异养呼吸, P_a 为地上部分分解碎屑的输入, P_b 为地下部分有机质分解碎屑的输入。但由于单独测定异养呼吸产生的 CO_2 是很不容易的,而只能测得土壤中总的呼吸量,即:

$$R_s = R_h + R_r \quad (11)$$

式中 R_s 为土壤呼吸, R_r 为活根的呼吸。联合式(10)和(11),便得到下式:

$$PFR = R_s - P_a \approx P_b + R_r \quad (12)$$

式(12)的右边即为分配到细根中1年的总碳量, R_s 是可以仪器来测定的,而 P_a 则是容易测得的,不过 $P_b + R_r$ 实际上不仅包括了所有来自乔木层根的生物量,也包括土壤中其它层次根的生物量。Raich 和 Nadelhoffer^[37]还通过已有的数据在 R_s 和 P_a 之间建立了一个相关的方程式:

$$R_s = 2.92P_a + 130 \quad (13)$$

利用式(12)和(13),可以得到:

$$PFR = P_b + R_r = 1.92P_a + 130 \quad (14)$$

这样就使得计算根的生物量更加便利了。不过此法的缺点是式(14)是不能随便套用的,因为式中的参数随着森林立地和系统中树木种类而有很大的变化。

有关土壤呼吸的测定,传统的方法是利用一个特制的箱子,然后测定该盒内 CO_2 浓度的变化。随着土壤呼吸的不断进行,箱子中 CO_2 浓度将不断增加。但事实上箱子中 CO_2 浓度不可能无限增加,因为盒子中的 CO_2 会产生一种负反馈作用,从而抑制了土壤中呼吸作用的继续进行。因此,传统的方法可能会低估土壤的呼吸作用^[38]。解决的办法是,向箱子不断通气,同时测定进气和出气管中的 CO_2 浓度,然后根据两根管子中的 CO_2 浓度差值来计算土壤中的呼吸。

7 挖土块法

前文讲到了当某些森林立地土壤中含有较多的砾石,传统的钻土法不能适用时,就可以考虑用挖土块法。顾名思义,土块很显然要比土芯大,但到底应该多大,则要根据具体情况而定,如土块表面的大小取决于根的分布特性,土块的高度取决于土壤特性和根的穿透深度。例如 Roberts^[10]用 $30 \times 30 \times 15\text{cm}^3$, 而 Singh 和 Singh^[39]则用 $25 \times 25 \times 50\text{cm}^3$, 也有用 $40 \times 25 \times 75\text{cm}^3$ ^[40]。由于土块法所取样品体积较大,因而样品不太适宜冰冻保存,通常直接冲洗,有时也在冲洗前浸泡,以使根和土容易分离。挖土块法的缺点是显而易见的,首先如果冰冻保存,则需要更多的时间使得土块达到完全冰冻状态,且要占据较大的冰箱空间,其次也增加了劳动强度^[2]。

8 用间接的方法估计细根的生物量

Vogt 等^[41]曾经推导出一条胸高处 1cm 宽的树皮中淀粉的含量与细根生物量之间的回归方程,即:

$$Y = -2100 + 7.84X \quad (15)$$

$$r^2 = 0.85, P < 0.001, S_{y.x} = 124$$

这里 Y 为细根生物量 (kg/hm^2), X 为胸高处 1cm 宽的树皮中的淀粉含量 (g/hm^2)。在建立回归方程时, Y 的数据是用钻土芯法取得的,而树皮中的淀粉含量是通过每次选择一定数量的树木,在胸高处用生长锥钻取一个髓心,然后根据所钻的树皮占整个 1cm 宽的树皮带的比例推算出整个样地的 1cm 宽的树皮带的总重量,再根据测得的淀粉含量来推算出样地中胸高处 1cm 宽的带中所含淀粉的总量,用于建立回归方程。

此法的缺点是,方程中的参数变异性太大,不仅会随不同的树种而变,而且很显然随不同的立地而变化。如式(15)是针对花旗松的,也有用其它项来估算地下部分生物量的,如地上部分的枯枝落叶量等^[42],但效果显然是类似的。

9 微根区管(m in rhizotron)法

微根区管法在生态系统根研究中的使用可能还是最近 10 年左右的事情。此法能对根的分枝,根的伸

长速率、根的长度和死亡进行长时间定量监测^[43, 44], 更重要的是能对根的分解进行观察^[45], 这是使用所有其它方法很难做到的。(细)根的周转不仅是土壤中能量输入的一个途径, 而且与土壤其它过程相关, 如植物对环境的适应, 营养的获取, 植物的竞争, 植物与土壤生物的相互作用, 以及土壤的结构、土壤发育等。

微根区管法需要使用一些诸如摄像机和计算机等比较现代化的仪器, 同时还需要 1 根透明的观察管(通常长度为 2m, 但具体长度要根据土层的厚度, 直径为 5cm 左右), 简明装置如图 1 所示。将观察管总长度 80% 的部分与地表面成 45 度角埋入土壤中。当需要取样时, 管中放入摄像机探头, 在摄像过程中, 可设计为沿观察管每隔 1.2cm 采集一张大小为 1.2cm × 1.8cm 的图像。取样可以每月一次, 也可或长或短。

在完成摄像(影)以后, 即可以对图像进行分析。图像分析开始时是用人工计数的^[46], 这一处理方法虽然简便易学, 但比较费时, 且劳动强度较大。Hendrick 和 Pregitzer^[44]专门为图像分析开发了一个软件, 并取名为“ROOTS”。将图像通过扫描仪输入计算机, 然后用该软件进行处理, 通过一系列的相关关系, 就可以得到所需要的根的特征值。此法需要改进的地方是如何能从图像直接地测得一些根的特征数据, 如根的生物量, 根的长度, 根的死亡和分解。

除了以上介绍的这几种方法, 还有一些方法也可以应用^[47]。

10 总结

以上介绍了几种典型的测定(细)根生物量的方法。从最近几年对根系的研究来看, 研究方法本身并没有什么创新, 但由于新的技术的应用, 一些方法得到了不同程度的改进, 例如将一些手工的操作用机器来代替, 用机器钻取土芯, 用机器来冲洗根, 虽然节省了不少人力, 但这种帮助事实上却非常有限。不过计算机的使用在一定程度上算是一种革新。将计算机接上传感器, 如摄像机、扫描仪、各种探头等, 构成一个数据影像分析系统, 可以长时间地跟踪观察根的生长^[48], 也可以监测根的呼吸^[49]。但此法也不能直接测定根的生物量, 只能通过根的长度来估计。因此, 在根的研究方法上需要进一步的探索。

总的说来, 钻土芯法虽然很费力, 测定误差较大, 但结果的可信度较高, 因此这种方法还是值得采用的。土壤碳平衡法的特点是使用起来非常简单, 劳动强度也小得多, 因此这种方法也是值得采用的, 但需要注意的是, 此法是建立在如下假设的基础上, 即土壤中原有有机质的分解与树根对土壤有机质的新的贡献量处于一种平衡状态, 这种假设可能更适合于成熟的森林生态系统。最近几年, 土壤微根区管法受到了越来越多的重视^[50], 这很大程度上应归功于技术的发展以及人们在一个高度现代化的社会里使用新技术的迫切性。但这种方法的可靠性还需要一段时间的检验, 另外, 这一套仪器也不是唾手可得的。但是, 如果条件允许, 这种方法应是值得考虑的。

参 考 文 献

- 1 Waring R H and Schlesinger W H. *Forest Ecosystems: Concepts and Management* Academic Press, U SA. 1985
- 2 Person H. Methods of studying root dynamics in relation to nutrient cycling. In: *Nutrient cycling in terrestrial ecosystems: field methods, application and interpretation* (eds A. F. Harrison, P. Ineson, and O. W. Heal). London and New York: Elsevier Applied Science. 1990
- 3 Upchurch D R, and Taylor H M. Tools for studying rhizosphere dynamics. In: *Rhizosphere Dynamics* (eds J. E. Box, and L. C. Hammond). Boulder: Westview Press. 1990
- 4 Kodrik M. Distribution of root biomass and length in Picea abies ecosystem under different nitrogen regimes. *Plant & Soil*, 1994, **167**: 173~ 179

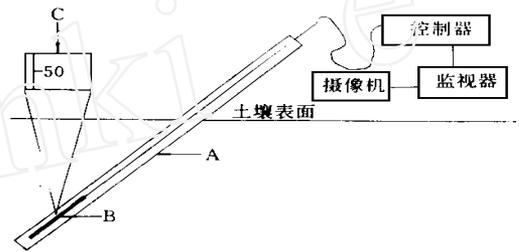


图 1 微根区管系统

Fig. 1 The illustration map for the micro root zone tube system
A 为透明的微根区管, B 为照相机探头, C 为所成图像框架。

- 5 陈灵芝,陈清朗,鲍显诚. 北京山区的侧柏林(*Platycladus orientalis*)及其生物量研究. 植物生态学与地植物学学报, 1986, **10**: 17~ 25
- 6 陈灵芝,任继凯,陈清朗. 北京西山人工洋槐林的生物量研究. 植物学报, 1986, **28**: 201~ 208
- 7 陈灵芝,缪有贵,孔繁志等. 北京人工侧柏林的化学元素含量特征. 植物学报, 1988, **30**: 539~ 548
- 8 张克水,俞新安. 连栽杉木林的根系研究. 植物生态学与地植物学学报, 1991, **15**: 374~ 379
- 9 陈章和,王伯荪,张宏达等. 广东封开县黑石顶自然保护区南亚热带常绿阔叶林矿质元素的分布与循环. 植物学报, 1995, **37**: 558~ 565
- 10 Roberts J. A study of the root distribution and growth in a *Pinus sylvestris* L. (Scots pine)plantation in East Anglia *Plant & Soil*, 1976, **44**: 607~ 621
- 11 Joslin J D & Henderson G S. Organic matter and nutrients associated with fine root turnover in a white oak stand *For. Sci.*, 1987, **33**: 330~ 346
- 12 Persson H. Root dynamics in young Scots pine in Central Sweden. *Oikos*, 1978, **30**: 508~ 519
- 13 Persson H. Spatial distribution of fine root growth, mortality and decomposition in a young Scots pine stand in Central Sweden. *Oikos*, 1980, **34**: 77~ 87
- 14 McLaugherty C A, Aber J D, et al. The role of fine roots in the organic matter and nitrogen budgets of two forested ecosystems *Ecology*, 1982, **63**: 1481~ 1490
- 15 Grier C C, Vogt K A, Keyes M R, et al. Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystems of the Washington Cascades *Can. J. For. Res.*, 1981, **11**: 155~ 167
- 16 Vogt K A, Grier C C, Meier G E, et al. Organic matter and nutrient dynamics in forest floors of young and mature *Abies amabilis* stands in Western Washington, as affected by fine-root input *Ecol. Monogr.*, 1983, **53**: 139~ 157
- 17 Keyes, M R & Grier C C. Above and below-ground net production in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites *Can. J. For. Res.*, 1981, **11**: 599~ 605
- 18 Aber J D, Melillo J M, Nadelhoffer K J, et al. Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quality and form of nitrogen availability: a comparison of two methods *Oecologia*, 1985, **66**: 317~ 321
- 19 Van Praag H J, Sougniez-Remy S, Weissen F, et al. Root turnover in a beech and a spruce stand of the Belgian Ardennes *Plant and Soil*, 1988, **105**: 87~ 103
- 20 Nadelhoffer K J, Aber J D & Melillo J M. Fine roots, net primary production, and soil nitrogen availability: a new hypothesis *Ecology*, 1985, **66**: 1377~ 1390
- 21 Marshall J D and Waring R H. Predicting fine root production and turnover by monitoring root starch and soil temperature *Can. J. For. Res.*, 1985, **15**: 791~ 800
- 22 Vogt K A, Moore E E, Vogt D J, et al. Conifer fine root and mycorrhizal root biomass within the forest floor of Douglas-fir stands of different ages and site productivities *Can. J. For. Res.*, 1983, **13**: 429~ 437
- 23 Kimmins J P and Hawkes B C. Distribution of chemistry of fine roots in a white spruce-subalpine fir stand in British Columbia: implication for management *Can. J. For. Res.*, 1978, **8**: 265~ 279
- 24 Yavitt J B, and Fahey T J. Loss of mass and nutrient changes of decaying woody roots in lodgepole pine forests, southeastern Wyoming *Can. J. For. Res.*, 1982, **12**: 745~ 752
- 25 Persson H. The distribution and productivity of fine roots in Boreal forests *Plant & Soil*, 1983, **71**: 87~ 101
- 26 Fairley R I and Alexander I J. Methods of calculating fine root production in forests. In: *Ecological Interactions in Soil*, (ed A. H. Fitter). Oxford: The British Ecological Society. 1985
- 27 Reynolds E R C. Root distribution and the cause of its spatial variability in *Pseudotsuga taxifolia*. *Plant & Soil*, 1970, **32**: 501~ 517
- 28 Cuevas E & Medina E. Nutrient dynamics within Amazonian forest. II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia* (Berlin), 1988, **76**: 222~ 235
- 29 Fabiao A, Persson H A, and Steen E. Growth dynamics of superficial roots in Portuguese plantations of *Eucalyptus globulus* studied with a mesh bag technique *Plant & Soil*, 1985, **83**: 233~ 242
- 30 Persson H. Fine-root production, mortality and decomposition in forest ecosystems *Vegetatio*, 1979, **41**: 101~ 109

- 31 Ahlstrom K, persson H and Borjesson I Fertilization in a mature Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand-effects on roots *Plant & Soil*, 1988, **106**: 179~ 190
- 32 Edwards N T and Harris W F. Carbon cycling in a mixed deciduous forest floor. *Ecology*, 1977, **58**: 431~ 437
- 33 Santantonio D, Hemmann R K & Overton W S. Root biomass studies in forest ecosystems *Pedobiologia*, 1977, **17**: 1~ 31
- 34 Nadelhoffer K J, Aber J D and Melillo J M. Leaf litter production and soil organic matter dynamics along a nitrogen availability gradient in southern Wisconsin. *Can. J. For. Res.*, 1983, **13**: 12~ 21
- 35 Nadelhoffer K J, Aber J D and Melillo J M. Seasonal patterns of ammonium and nitrate uptake in nine temperate forest ecosystems *Plant & Soil*, 1984, **80**: 321~ 335
- 36 Atkinson D. Spatial and temporal aspects of root distribution as indicated by the use of a root observation laboratory. In: *Ecological Interaction in Soil*, (ed A. H. Fitter). Oxford: The British Ecological Society. 1985
- 37 Raich J W, Nadelhoffer K J. Below ground carbon in forest ecosystems: global trends *Ecology*, 1989, **70**: 1346~ 1354
- 38 Qi J, Marshall J D, Mattson K G. High soil carbon dioxide concentrations inhibit root respiration of Douglas fir *New Phytol.*, 1994, **128**: 435~ 442
- 39 Singh K P and Singh R P. Seasonal variation in biomass and energy of small roots in tropical dry deciduous forest, Varanasi, India *Oikos*, 1981, **37**: 88~ 92
- 40 廖兰玉, 丁明懋, 张祝平, 等. 鼎湖山某些植物群落根系生物量及其氮素动态. *植物生态学与地植物学学报*, 1993, **17**: 56~ 60
- 41 Vogt K A, Vogt D J, More E E, et al. Estimating Douglas-fir fine root biomass and production from bark and starch *Can. J. For. Res.*, 1984, **15**: 177~ 179
- 42 Nadelhoffer K J & Raich J W. Fine root production estimates and below ground carbon allocation in forest ecosystems *Ecology*, 1992, **73**: 1139~ 1147
- 43 Snider R J, Snider R and Smucker A J M. Collembolan populations and root dynamics in Michigan agroecosystems. In: *Rhizosphere Dynamics*, (Eds J. E. Box, Jr. and L. C. Hammond). Boulder: Westview Press 1990
- 44 Hendrick R L and Pregitzer K S. The demography of fine roots in a northern hardwood forest *Ecology*, 1992, **73**: 1094 ~ 1104
- 45 Cheng W, Coleman D C, Box J E Jr. Measuring root turnover using the minirhizotron technique. In: *Modern Techniques in Soil Ecology*, (Eds D. A. Crossley, D. C. Coleman, P. F. Hendrix, W. Chen, D. H. Wright, M. H. Beare and C. A. Edwards). Amsterdam: Elsevier. 1991
- 46 Cheng W X, Coleman D C, Box J E. Root dynamics, production and distribution in agroecosystems on the Georgia Piedmont using minirhizotron. *J. Ecol.*, 1990, **27**: 592~ 604
- 47 Bohm W. Methods of studying root systems Berlin: Springer-Verlag 1979.
- 48 Gross K L, Peters A, Pregitzer K S. Fine root growth and demographic responses to nutrient patches in four old-field plant species *Oecol.*, 1993, **95**: 61~ 64
- 49 Gansert D. Root respiration and its importance for the carbon balance of beech sapling (*Fagus sylvatica* L.) in a montane beech forest *Plant & Soil*, 1994, **167**: 109~ 119
- 50 Wang Z, Burch W H, Mou P, et al. Accuracy of visible and ultraviolet light for estimating live root proportions with minirhizotrons *Ecology*, 1995, **76**: 2330~ 2334