

· 研究报告 ·

森林生态系统细根周转规律及影响因素

赵佳宁¹, 梁韵², 柳莹³, 王玉珏¹, 杨倩茹¹, 肖春旺^{1*}

¹中央民族大学生命与环境科学学院, 北京 100081; ²中国科学院植物研究所, 植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ³西安科技大学测绘科学与技术学院, 西安 710054

摘要 根系周转是陆地生态系统碳循环的关键过程, 对研究土壤碳库变化及全球气候变化均具有重要意义。然而由于根系周转率的测量计算方法较多, 不同方法得出的结果差异较大, 且目前对全球区域尺度上森林生态系统根系周转的研究还不够充分, 使得全球森林生态系统根系周变化规律仍不清楚。该研究通过收集文献数据并统一周转率计算方法, 对全球5种森林类型的细根周转空间格局进行整合, 同时结合土壤理化性质和气候数据, 得出影响森林生态系统细根周转的因子。结果表明, 不同森林类型细根周转率存在显著差异, 且随着纬度的升高逐渐降低; 森林生态系统细根周转率与年平均温度和年平均降水量呈正相关; 森林生态系统细根周转率与土壤有机碳含量呈正相关但与土壤pH值呈负相关。该研究为揭示森林生态系统细根周转规律及机制提供了科学依据。

关键词 细根周转, 全球森林尺度, 气候因子, 土壤性质

赵佳宁, 梁韵, 柳莹, 王玉珏, 杨倩茹, 肖春旺 (2020). 森林生态系统细根周转规律及影响因素. 植物学报 55, 308–317.

全球气候变暖已成为众所周知的事实, 近百年来地球表面的平均温度在20世纪升高了(0.6±0.2)°C, 预计到21世纪末还将继续上升1.4–5.8°C, 与此同时大气层中二氧化碳(CO₂)浓度也上升了30% (范月君等, 2012)。生态系统碳循环对于调节全球气候变化具有极为重要的作用。因此, 研究各种生态系统的碳循环规律, 对于探讨全球变化的响应意义重大。而陆地生态系统在全球变暖的背景下提供了一个“气候-生态系统”正反馈增强区域(Heimann and Reichstein, 2008), 使得陆地碳库及碳循环成为全球碳循环变化的中心。生态系统土壤有机碳是陆地生态系统有机碳分配、迁移与转化过程的核心, 且土壤有机碳输入主要来源于凋落物、根系周转和根系分泌物(肖春旺等, 2017)。根系周转是陆地生态系统碳分配过程的重要环节, 根系的生存和周转对全球生态系统的碳循环以及全球气候变化均有重要意义。

根系是植物体重要的器官, 能从土壤中吸收水分和养分, 对植物生长和适应环境非常重要, 同时根系的凋亡和分解可使养分回归土壤, 是土壤有机质的重

要来源(陈莉莉等, 2015; 江洪等, 2016; 孙元丰等, 2018)。细根通常指直径小于2 mm的根(肖春旺等, 2017; Liu et al., 2018), 无木质部、直径小、寿命短、周期短、吸收表面积大且生理活性强, 比粗根周转速率高, 是土壤碳和养分的重要来源(倪惠菁等, 2019)。细根生物量虽然仅占森林生态系统地下生物量的3%–30% (Vogt et al., 1995), 但却贡献了33%–67%的生产量(Mata-mala et al., 2003)。根系周转是指新根的产生和生长及老根的死亡和分解过程(王玉霞, 2014)。Arthur和Fahey (1992)研究表明, 细根周转进入土壤的有机物, 是地上凋落物的1至数倍, 表明细根周转在土壤有机碳输入中占重要地位。李凌浩等(1998)研究发现, 细根死亡分解对于土壤的氮(N)归还量大于凋落物, 而磷(P)和镁(Mg)归还量等于或略低于凋落物, 说明细根周转进入土壤的营养物质也是维持土壤肥力和土壤有机质的重要来源。细根周转被忽略, 对土壤肥力的评估将会远低于其实际值, 同时也会低估20%–80%的土壤有机物质和养分元素的周转(张小全和吴可红, 2001)。刘秀(2018)对红树林细

收稿日期: 2019-11-29; 接受日期: 2020-02-26

基金项目: 国家自然科学基金(No.31770501, No.31370462)、中央民族大学理工科拔尖创新人才培养实验班项目和国家大学生创新创业训练计划(No.GCCX2019110017)

* 通讯作者。E-mail: cwuxiao@muc.edu.cn

根的研究发现, 每年植物通过凋落物输入土壤的有机质中, 细根的贡献率占92.4%–97.5%。此外, 根系周转对于一些导致全球变化的因子(如温度升高、CO₂浓度升高、土地覆盖格局和降水格局变化)具有很强的敏感性(倪惠菁等, 2019)。因此, 了解细根周转可为进一步研究陆地生态系统碳循环以及分析全球变化格局提供理论依据和更好的思路。

森林是陆地生态系统的主体, 也是陆地上最庞大、最复杂、多物种、多功能与多效益的生态系统, 在保障国土生态安全、改善生态环境、维持人与生物圈的生态平衡及维护生物多样性等方面起着不可或缺的作用。而研究不同气候带典型森林细根周转对揭示森林生态系统物质循环和能量流动机制有重要意义。目前, 针对森林生态系统细根周转的研究主要集中在某一生态系统季节变化以及环境因子方面(梅莉等, 2004; Wang et al., 2017; Cai et al., 2019), 在全球尺度上的森林生态系统细根周转研究较少。

对森林生态系统细根周转率的测量方法多种多样, 过去几十年里产生了许多估算陆地生态系统细根周转的方法(Vogt et al., 1998; Majdi et al., 2005)。现今常用的有根钻法(soil coring methods) (Pritchard and Strand, 2008; Xiao et al., 2008; Zhou et al., 2014)、内生法(ingrowth coring methods) (Xiao et al., 2010; Liu et al., 2019)、微根管法(minirhizotron methods) (Trumbore and Gaudinski, 2003; Iversen et al., 2008; Bai et al., 2010)、碳氮平衡法(C and N budget methods) (Vogt et al., 1998)及同位素¹⁴C和¹³C法(Luo, 2003; Pritchard and Strand, 2008)。其中, 根钻法是应用最早的一种方法(Pritchard and Strand, 2008; Xiao et al., 2008), 也是研究根系生物量、生产力和周转率最常用的方法(吴伊波等, 2014)。该方法的优点是可相对容易和快速地估计根产量, 且能同时得到较准确的根系生物量数据(肖春旺等, 2017), 在一些需要具体生物量或生产力的研究中有明显优势。Brunner等(2013)对比分析了测量细根周转率的不同方法, 发现在一些浅层土壤及沙石含量较多的土壤和陡峭的斜坡中, 使用根钻法得到的结果更准确且更具可比性。但根钻法需要连续多次测量, 工作量大, 费时费力, 而且取样时可能会错过根系生物量的高峰或低谷(肖春旺等, 2017)。由于根钻法计算时要取差值, 有研究认为该方法只适用于细根生物量波动很大的

植物根系(Brunner et al., 2013)。

使用不同的测量、计算方法得到的细根生物量和周转率结果也不相同(Brunner et al., 2013; 吴伊波等, 2014; 肖春旺等, 2017)。例如, 吴伊波等(2014)采用不同的方法测量和计算细根生物量与周转率, 结果相差较大。因此, 如果不对细根生物量和周转率的计算方法进行统一, 不同专家研究的细根数据就无法进行比较分析, 也就无法进一步比对更大空间尺度上细根周转的关系以及影响细根周转的因素。为了能利用前人研究结果进行全球尺度的森林生态系统细根周转分析, 本研究对细根周转率的计算方法进行了统一, 统一后的细根周转率可直接进行比较。另外, 通过收集分析已发表文献的数据, 研究森林生态系统细根周转与气候和土壤理化性质的关系, 希望为揭示森林生态系统细根周转规律及机制提供科学依据, 并为研究陆地生态系统碳循环和全球气候变化提供数据支持。

1 材料与方法

1.1 数据筛选标准

为避免不同方法测定的周转率差异, 本研究统一采用生物量法计算细根周转率(细根周转率(单位: a⁻¹)=地下净初级生产力(BNPP)/细根生物量平均值(B_{mean}))(Aber et al., 1985), 其中, BNPP=细根生物量最大值–细根生物量最小值(Vogt et al., 1998))。若文献中细根周转率数值的计算方法与此方法一致, 则予以采用; 若文献中数据与本研究细根周转率的计算方法不同, 则要记录文献中提供的森林细根生物量的季节性变化数据, 提取年生物量的最大值以及最小值得出BNPP, 再根据上述公式计算出细根周转率。

1.2 数据收集

根系周转率数据主要来源于已经发表的期刊论文和专著。在Web of Science (<http://www.isiknowledge.com/>)和中国知网数据库(<http://www.cnki.net/>)中, 输入细根周转、森林和季节变化等关键词进行检索。从1981–2016年间发表的71篇文献中获得70组数据, 其中位于亚洲的样点最多, 有44个, 位于北美洲、欧洲、南美洲和非洲的样点分别为16、7、2和1个。记录样地的地点、经纬度、海拔、年平均温度(annual average temperature, MAT)、年平均降水量(annual mean

precipitation, MAP)、植被类型和植被组成。缺失的经纬度数据利用文献中的地点信息在Google Earth上查找,缺失的年平均温度及降水信息根据文献中样地的地点信息在世界气象数据库(www.worldclim.org)中提取。若有多篇文献研究同一地点的森林细根,或一篇文献中研究同一地点不同种类森林的细根周转,则对这些周转率数据取平均值。

若文献中的数据以图表的形式呈现,则通过Engauge_Digitizer_(<http://engauge-digitizer.soft112.com/>)图形数字化软件提取。具体数据提取过程如下:(1) 导入目标曲线;(2) 定坐标轴,分别在坐标轴原点、x轴最大值和y轴最大值处点击,在弹出的对话框中输入该点的坐标值;(3) 在目标曲线上用鼠标选中所需数据点;(4) 记录所选点的数据。土壤理化性质数据全部来源于表层土(0–30 cm)。土壤pH值、土壤容重、土壤有机碳含量、土壤阳离子交换量(soil cation exchange capacity, CEC)、沙土含量、壤土含量和黏土含量,根据样点经纬度数据,在HWSD V1.2 (Harmonized World Soil Database version 1.2) (<http://www.iiasa.ac.at/Research/LUC/luc07/External-World-soil-database/TML/index.html?sb=1>)上获取。另外,数据点缺乏的MAT和MAP数据也从中获取。

1.3 数据处理

使用统计学软件SPSS (IBM SPSS Statistics 19)检验数据分布的正态性,细根周转率数据不符合正态分布,对数据进行以10为底的对数取值,对数取值后符合正态分布。细根周转率与气候因子及土壤理化性质的相关性分析使用SPSS软件中的Pearson分析方法。

将x轴数值(气候因子和土壤理化性质数据)和y轴数值(对数取值后的细根周转率数据)导入Origin (OriginLab Origin Pro V9.0.0b45)作图软件,绘制散点图,并进行线性回归分析,得到气候因子和土壤理化性质数据与lg(细根周转率)之间的一元函数关系式和 R^2 数值。

森林气候带的划分标准:首先按照热带、亚热带、暖温带、温带和寒温带的大致纬度范围划分,热带森林为 0° – $23^{\circ}19'48''$,亚热带森林为 $23^{\circ}19'48''$ – 30° ,暖温带森林为 30° – 35° ,温带森林为 35° – 45° ,寒温带森林为 $\geq 45^{\circ}$;之后,根据每个温度带边缘纬度的样地物种组成及植被类型,对边缘纬度处的样地进行再划分。重划分的标准为——热带:热带雨林,亚热带:常

绿阔叶林,暖温带:落叶阔叶林,温带:针阔混交林,寒温带:落叶针叶林。经上述2种标准划分后,得到的热带森林、亚热带森林、暖温带森林、温带森林和寒温带森林的数据分别为11、9、13、30和7个。使用SPSS软件中的单因素方差分析,检验上述5个不同地带性森林细根周转率之间的差异,通过Duncan多重比较进行分析。

2 结果与讨论

2.1 森林生态系统细根周转在空间上的分布

调查样地纬度分布范围为 $3^{\circ}4'1''$ S到 $62^{\circ}46'59''$ N之间,包括亚洲、非洲、欧洲、南美洲和北美洲(表1)。其中,位于亚洲的样点(44个)主要分布在东亚地区,如中国和日本,少部分位于印度南部及亚洲大陆中部;位于北美洲的样点(16个)大部分分布在北美洲东海岸,其余分布在西海岸和北美洲偏北部的加拿大境内;位于欧洲的样点(7个)多分布在西海岸沿线区域;位于南美洲的样点(2个)均在巴西境内;非洲的样点最少,仅1个,位于非洲大陆西部的科特迪瓦境内。森林生态系统细根周转率与纬度梯度呈极显著的负相关关系($P < 0.01$),即随着纬度的升高细根周转率逐渐降低(图1)。

2.2 不同类型森林生态系统的细根周转

不同类型森林生态系统的细根周转情况如表2所示。不同森林类型的细根周转率存在显著差异($P < 0.05$)。热带森林的细根周转率最高,平均为 1.312 a^{-1} ;寒温带森林的细根周转率最低,为 0.602 a^{-1} 。除温带偏海外,细根周转率基本随着纬度的升高逐渐降低。

2.3 森林生态系统细根周转与气候因子之间的关系

森林生态系统细根周转率显著受温度和降水量的影响(图2) ($P < 0.05$)。研究区域的年平均温度介于 1.4 – 28.8°C 之间,在该温度范围内,森林生态系统细根周转率与年平均温度呈显著的正相关关系(图2A) ($P < 0.05$),温度越高的地区森林细根周转率越高。研究区域的年平均降水量为 34 – $5\,545 \text{ mm}$,在该降水量范围内,森林生态系统细根周转率与年平均降水量也呈显著的正相关关系(图2B) ($P < 0.05$),年平均降水量越大的地区森林细根周转率越高。

表 1 研究样点的分布(数据来源见附录 1)

Table 1 Distribution of study sites (see Appendix 1 for data sources)

Plot	Continent	Country	Longitude and latitude	Plot	Continent	Country	Longitude and latitude
1	Asia	India	77°15'E, 8°28'59"N	36	Asia	China	128°5'40.56"E, 42°23'57.48"N
2	Asia	India	76°49'59"E, 9°22'1"N	37	Asia	China	128°4'59.88"E, 42°24'N
3	Asia	India	77°25'58.8"E, 9°31'58.8"N	38	Asia	China	128°6'29.16"E, 42°25'15.24"N
4	Asia	India	79°55'1.2"E, 12°10'58.8"N	39	Asia	China	128°30'E, 43°4'58.8"N
5	Asia	China	110°31'19.2"E, 20°1'1.2"N	40	Asia	China	127°31'48"E, 44°22'48"N
6	Asia	China	112°49'58.8"E, 22°34'1.2"N	41	Asia	China	88°13'48"E, 44°37'12"N
7	Asia	China	117°18'E, 23°35'24"N	42	Asia	Japan	142°6'E, 45°3'N
8	Asia	India	91°55'58.8"E, 25°34'1.2"N	43	Asia	China	128°53'13.2"E, 47°10'51.6"N
9	Asia	China	117°57'E, 26°28'1.2"N	44	Asia	China	127°54'36"E, 47°13'48"N
10	Asia	China	110°7'58.8"E, 27°9'N	45	North America	Panama	82°15'W, 8°45'N
11	Asia	China	119°10'48"E, 27°52'12"N	46	North America	Puerto Rico	65°49'1.2"W, 18°40'1.2"N
12	Asia	China	113°1'48"E, 28°7'12"N	47	North America	USA	84°30'W, 31°15'N
13	Asia	China	91°19'58.8"E, 29°40'1.2"N	48	North America	USA	92°W, 32°N
14	Asia	China	121°46'58.8"E, 29°48'N	49	North America	USA	111°45'W, 35°16'1.2"N
15	Asia	China	103°25'1.2"E, 29°58'58.8"N	50	North America	USA	76°27'43.2"W, 36°31'58.8"N
16	Asia	China	102°48'E, 30°1'1.2"N	51	North America	USA	82°22'1.2"W, 39°10'58.8"N
17	Asia	China	117°24'E, 30°22'12"N	52	North America	USA	78°45'57.6"W, 41°35'52.8"N
18	Asia	China	117°43'48"E, 30°22'48"N	53	North America	USA	72°11'24"W, 42°31'51.6"N
19	Asia	India	79°56'24"E, 30°28'58.8"N	54	North America	USA	71°45'W, 43°55'58.8"N
20	Asia	China	117°53'24"E, 30°34'48"N	55	North America	USA	72°13'1.2"W, 44°N
21	Asia	China	117°54'E, 30°34'48"N	56	North America	USA	122°13'1.2"W, 44°13'58.8"N
22	Asia	China	121°54'25.2"E, 30°52'55.2"N	57	North America	USA	121°34'1.2"W, 44°25'58.8"N
23	Asia	India	75°40'12"E, 30°54'N	58	North America	USA	68°41'6"W, 44°55'19.2"N
24	Asia	China	119°13'58.8"E, 31°58'58.8"N	59	North America	USA	122°W, 46°N
25	Asia	Japan	131°12'E, 32°3'N	60	North America	Canada	89°28'58.8"W, 49°32'24"N
26	Asia	China	108°7'58.8"E, 33°58'1.2"N	61	Europe	Italy	14°33'E, 41°43'1.2"N
27	Asia	Japan	135°37'1.2"E, 34°4'58.8"N	62	Europe	France	3°49'4.8"E, 43°41'16.8"N
28	Asia	China	116°49'58.8"E, 35°52'58.8"N	63	Europe	France	4°37'48"E, 49°45'36"N
29	Asia	Japan	104°7'55.2"E, 36°N	64	Europe	Germany	10°26'2.4"E, 51°4'48"N
30	Asia	Japan	140°13'1.2"E, 36°6'N	65	Europe	Belgium	3°51'E, 51°6'N
31	Asia	Korea	127°42'E, 37°30'N	66	Europe	Estonia	26°45'E, 58°46'1.2"N
32	Asia	China	112°31'1.2"E, 37°39'N	67	Europe	Finland	30°58'1.2"E, 62°46'58.8"N
33	Asia	China	115°25'8.4"E, 39°57'N	68	South America	Brazil	56°58'59"W, 3°4'1"S
34	Asia	China	87°51'25.2"E, 40°27'57.6"N	69	South America	Brazil	47°56'56"W, 1°17'53"S
35	Asia	China	117°15'E, 42°19'12"N	70	Africa	Côte d'Ivoire	5°13'1.2"W, 6°16'59"N

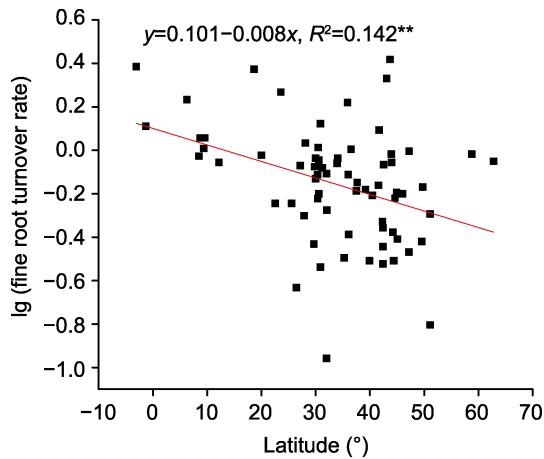


图1 森林生态系统的细根周转率与纬度格局
**表示在0.01水平显著相关。

Figure 1 Patterns of fine root turnover rate in forest ecosystems with latitude
** indicates significant correlation at the 0.01 level.

表2 不同森林类型的细根周转率

Table 2 Fine root turnover rate in different types of forest ecosystem

Forest type	Data number	Means \pm SE
Tropical rainforest	11	1.312 \pm 0.182 a
Subtropical evergreen broad-leaved forest	9	0.802 \pm 0.161 b
Warm temperate deciduous broad-leaved forest	13	0.724 \pm 0.859 b
Temperate coniferous and broad-leaved mixed forest	30	0.766 \pm 0.995 b
Cold temperate coniferous forest	7	0.602 \pm 0.106 b

通过Duncan多重比较检验, 不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters within a soil layer indicate significant differences ($P < 0.05$), according to the Duncan post hoc test.

2.4 森林生态系统细根周转与土壤理化性质之间的关系

森林生态系统的细根周转率显著受到土壤有机碳含量和土壤pH值的影响(图3) ($P < 0.05$)。研究发现土壤有机碳含量与森林生态系统细根周转率呈显著的正相关关系(图3B) ($P < 0.05$), 即土壤有机碳含量越高, 细根周转越快。但是土壤pH值与森林生态系统细根周转率呈显著的负相关关系(图3A) ($P < 0.05$)。土壤成分、土壤容重和土壤阳离子交换量与森林生态系统细

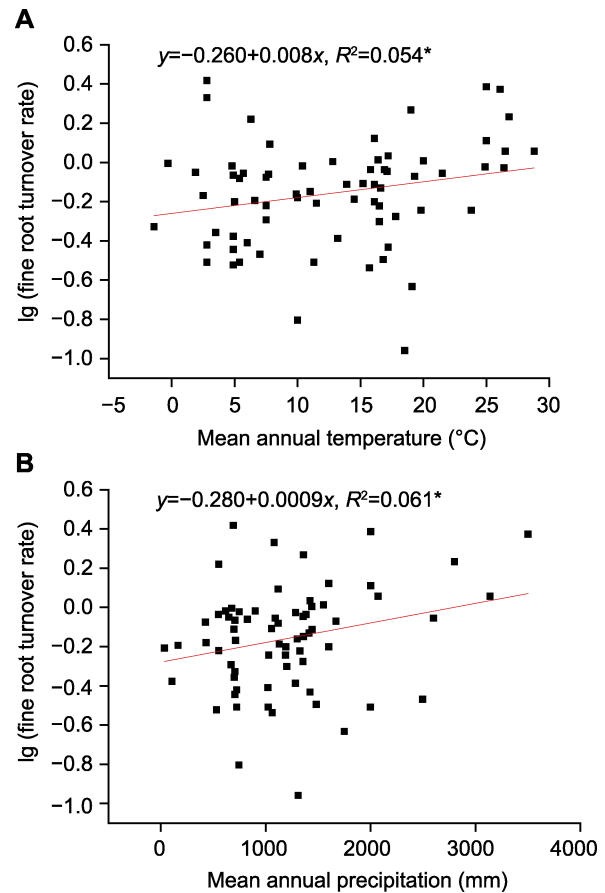


图2 森林生态系统细根周转率与年平均温度(A)和年平均降水量(B)的关系
*表示在0.05水平显著相关。

Figure 2 Relationships between fine root turnover rate in forest ecosystems and mean annual temperature (A) and mean annual precipitation (B)
* indicates significant correlation at the 0.05 level.

根周转率则无显著相关性(图3 C–G)。

2.5 各因子间的相关关系

纬度、年平均温度、年平均降水量、土壤有机碳、土壤pH值均与森林生态系统细根周转率存在显著相关性(表3) ($P < 0.05$), 但土壤容重、土壤阳离子交换量、沙土含量、壤土含量、黏土含量与森林生态系统细根周转率无显著相关性(表3)。此外, 纬度、年平均温度、年平均降水量和土壤容重之间存在显著自相关(表3) ($P < 0.05$); 土壤容重、土壤阳离子交换量、沙土含量、壤土含量和黏土含量之间也存在显著自相关(表3) ($P < 0.05$)。

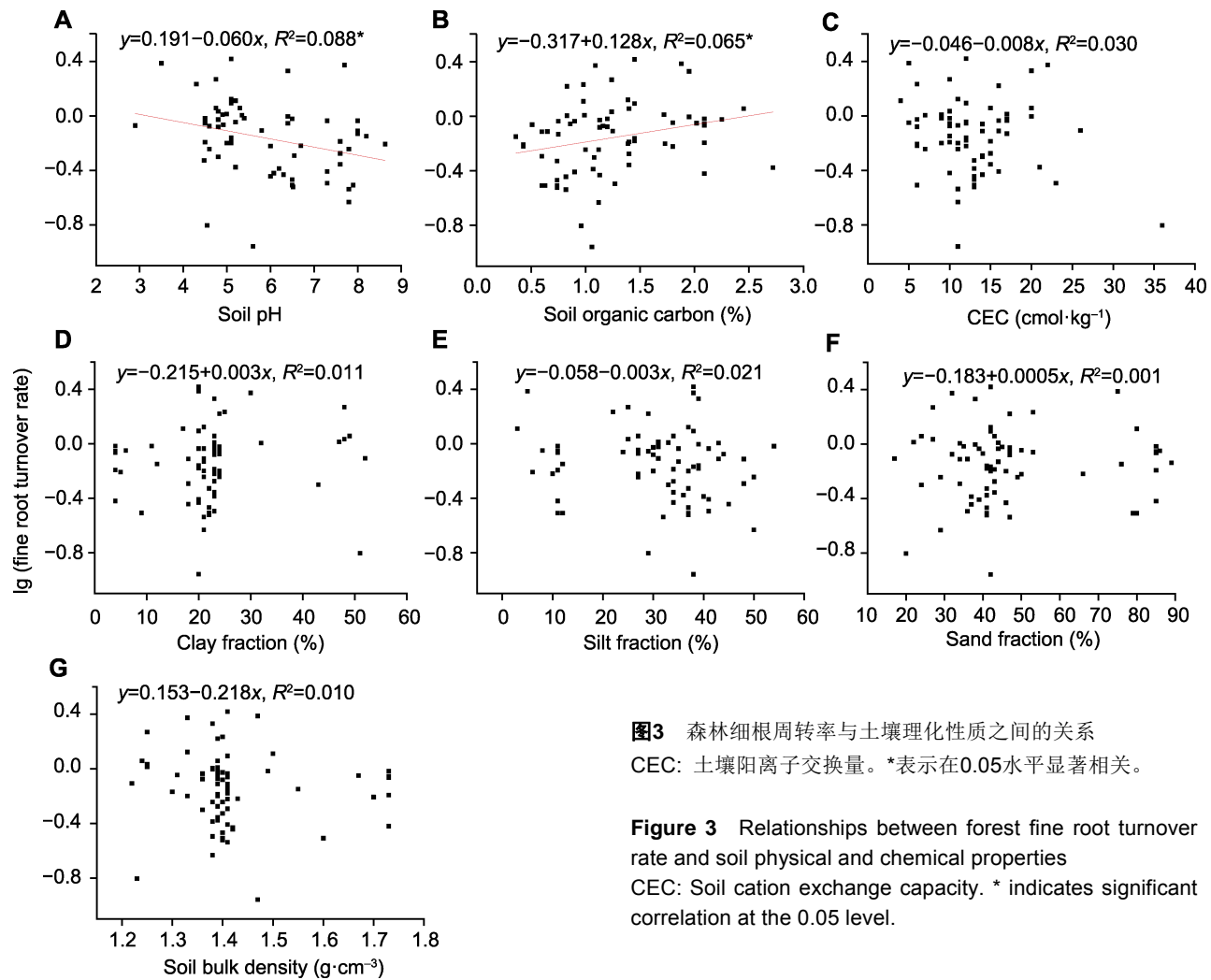


表3 纬度、年平均温度、年平均降水量、土壤有机碳含量、土壤pH值、土壤容重、土壤阳离子交换量、沙土含量、壤土含量、黏土含量与细根周转率的Pearson相关关系

Table 3 Pearson correlations among latitude, mean annual temperature, mean annual precipitation, soil organic carbon content, soil pH, soil bulk density, CEC, sand fraction, clay fraction, silt fraction, and fine root turnover rate

	MAT	MAP	Soil organic carbon	Soil pH	Soil bulk density	CEC	Sand fraction	Clay fraction	Silt fraction	lg (fine root turnover rate)
Latitude	-0.867**	-0.609**	-0.164	0.168	0.348**	0.157	0.124	0.097	0.105	-0.367**
MAT		0.576**	-0.029	-0.009	-0.332**	-0.03	-0.211	-0.011	0.361**	0.233*
MAP			-0.101	-0.094	-0.254*	-0.048	-0.167	0.052	0.221	0.240*
Soil organic carbon				-0.449**	0.14	0.11	0.126	-0.171	0.029	0.254*
Soil pH					0.026	0.235	-0.041	0.231	-0.165	-0.297*
Soil bulk density						-0.464**	0.900**	-0.599**	-0.852**	-0.098
CEC							-0.545**	0.376*	0.491**	-0.071
Sand fraction								-0.823**	-0.772**	0.038
Clay fraction									0.284*	-0.146
Silt fraction										0.104

MAT: 年平均温度; MAP: 年平均降水量; CEC: 土壤阳离子交换量。*和**分别表示在0.05和0.01水平显著相关。
MAT: Mean annual temperature; MAP: Mean annual precipitation; CEC: Soil cation exchange capacity. * and ** indicate significant correlation at the 0.05 and 0.01 level, respectively.

2.6 讨论与结论

2.6.1 不同纬度森林生态系统的细根周转分布

不同纬度地区的气候和森林类型不同, 纬度影响着地上植被分布和细根周转。其主要通过影响气候和森林类型来影响细根的生产力与死亡速率, 进而影响细根的周转(Gill and Jackson, 2000)。本研究中, 森林生态系统细根周转率随纬度的升高而降低, 与纬度呈显著的负相关关系。其中, 热带雨林的细根周转最快, 约9–10个月周转1次; 寒温带针阔混交林的细根周转最慢, 约一年半周转1次。比较不同气候带的森林细根周转, 发现热带雨林与其它森林类型存在明显差异。Liu等(2019)对红松(*Pinus koraiensis*)林细根周转率的研究也得出类似的结论。另外, Xiao等(2010)研究发现, 亚热带森林的细根周转率要高于暖温带森林的细根周转率。李高飞和任海(2004)计算了不同森林类型的地上生物量与地下生物量之比, 发现热带雨林的二者比值最小, 说明热带雨林的植物根系要比其它森林类型发达, 且热带森林的凋落物量及其分解速率均明显大于其它森林类型(周松文, 2013), 这也可能是热带雨林细根周转率明显偏高的原因。

2.6.2 气候对细根周转的影响

气候条件影响土壤温度和水分、植物种类及生境类型等, 进而影响细根周转。Silver和Miya (2001)研究了全球尺度的细根数据, 发现年平均温度与细根周转率呈线性正相关。Yuan和Chen (2010)研究发现, 在欧亚大陆和北美的一些森林中, MAT和MAP均会影响细根生物量的动态变化, 细根生产力和周转率随着MAT和MAP的增加而升高。梅莉等(2004)发现, 土壤温度越高的地方细根生产力越大, 进而促进细根的周转和衰老, 缩短细根寿命。Kosola等(1995)研究了柑橘(*Citrus reticulata*)的细根后发现, 在同一剖面上, 随着土壤深度的增加, 温度降低, 细根寿命延长, 周转率随之降低。

本研究表明, 森林细根周转与温度呈显著的正相关关系, 年平均温度高的地区, 细根周转率也更高, 这与Silver和Miya (2001)及Gill和Jackson (2000)的研究结果一致。分析原因可能有2种: (1) 环境温度在一定范围内升高, 促使细根部位的活细胞内酶活性增强, 新陈代谢加快, 且细胞为了保证升温背景下更高水平的蛋白质及膜脂类更新, 呼吸作用会更强(孙元

丰等, 2018), 细根中碳水化合物消耗加快, 使得根系生物量的变化更快, 因而周转率也更高; (2) 随着温度的升高, 土壤养分的矿化速率加快(Gill and Jackson, 2000), 土壤微生物细胞内的酶活性增强, 对土壤有机物的分解作用增强, 导致土壤中水分和无机盐等物质增加, 有利于细根生长。随着温度的升高, 土壤难以冻结, 同时温暖的土壤有助于土壤微生物和土壤动物的活动, 进而加快植物细根的周转速率。另外, 温度升高会使植物地上部分的生物量增加, 进而增加凋落物数量。Henry等(2005)研究表明, 凋落物质量也会随之增加, 使土壤碳氮输入增加, 土壤质地变好, 对细根周转起促进作用。

降水量方面, 本研究结果显示, 年平均降水量与森林细根周转呈显著的正相关关系, 年平均降水量越高的地区, 森林细根周转率越高, 这与Yuan和Chen (2010)的研究结果一致。但Gill和Jackson (2000)研究发现, 降水量对细根周转无显著影响。Wang等(2017)对中国森林细根的研究表明, 年平均降水量对细根周转的影响大于年平均温度, 原因可能是中国年平均降水量变化的幅度远大于年平均温度的变化。王韶仲(2017)分析了中国尺度上的细根变化后也提出, 未来降水量对我国森林生态系统细根的生长和死亡状态有更大的影响, 对细根周转的影响可能居于首位。有研究表明, 细根生物量、生产力和周转率很大程度上受土壤水分有效性的影响, 而降水量又是决定土壤水分有效性的重要因素(Cavelier et al., 1999; Joslin et al., 2000)。张鑫等(2018)研究发现, 细根生物量会随着降水的增加而增加, 同时土壤溶质可用性也会提高, 从而加快细根周转。另外, 降水量的增加还会促进细根养分归还, 改善土壤质量, 促进微生物生长, 这些变化也会进一步促进细根周转。

2.6.3 土壤理化性质对细根周转的影响

土壤的许多性质(如土壤水分、温度和养分)都会影响细根的生长状况和寿命, 进而影响细根周转(杨海廷, 2019)。之前, 有许多研究者发现, 细根周转对土壤有机碳含量具有重要贡献。赖宗锐(2015)认为, 植物细根更丰富的土壤, 由于细根周转作用, 土壤有机碳积累更多, 土壤微生物可利用的用于自身生长发育的原料也就更多, 有利于根系生长。

本研究中, 我们发现土壤有机碳对森林的细根周

转也有显著影响, 土壤有机碳含量越高, 细根周转越快。王瑞丽等(2012)研究发现, 一些土壤真菌会与细根形成菌根, 延长细根寿命, 进而降低细根的周转率。土壤有机碳含量高, 土壤中C/N高, 更利于细菌而不是真菌生长, 因此菌根形成减少, 细根死亡更新加快, 周转率随之升高。由此可见, 细根周转与土壤有机碳之间相互影响, 细根周转加快可促进土壤有机碳积累, 而土壤有机碳增加又会作用于细根。这意味着土壤碳库对全球变化的响应不只是某些因素直接作用的结果, 一些因子相互作用可能也是土壤碳库情况改变的原因。

土壤pH值是影响其类型、性质、微生物及植物生长情况的主要因素之一, 是衡量土壤质量的重要因子。Diabate (2016)研究发现, 降低土壤pH值可提高松嫩草地的细根净生产力, 促进细根周转。本研究中土壤pH值的范围为2.9–8.63, 包括了酸性、中性和碱性土壤。研究结果显示, 土壤pH值与细根周转呈负相关关系, 在研究范围内, 土壤pH值越低, 细根周转越快, 说明偏酸性的森林土壤更利于细根的周转。孙元丰等(2018)研究了土壤pH值对草地根系周转的影响, 也得出类似的结果。另外, 张丽和张爽(2018)研究表明, pH值高的土壤, 其有机质含量减少, 酸性淋溶过程增强, 土壤肥力降低, 根系活动变弱, 细根周转变慢。Wang等(2006)的实验结果显示, 根际土壤酶的活性随pH值的降低而增强, 说明偏酸性的土壤更适合土壤微生物的生存, 同时其活动更频繁, 土壤中有机质分解等过程加快, 促进细根周转。

本研究还发现, 不同森林类型的细根周转率存在显著差异, 且随着纬度的升高, 细根周转率逐渐降低。同时, 森林细根周转受气候因子和土壤性质的影响, 年平均温度、年平均降水量和土壤有机碳含量均与细根周转呈显著的正相关关系, 土壤pH值则与细根周转呈显著的负相关关系。气候因子和土壤性质可通过影响土壤质地及土壤微生物等影响森林的细根周转。本研究从全球尺度上讨论了细根周转的影响因素, 综合了全球各数据点的细根周转数据, 可能与个别区域对细根的研究结果不同, 但从一定程度上揭示全球尺度的细根周转规律, 可为预测土壤碳库对全球气候变化的响应提供数据支持。然而, 土壤微生物及土壤无机离子对细根周转的影响机制目前尚不清楚, 后续研究应对此方面内容进行深入探索, 以便全面解

析土壤碳库的影响因素。

参考文献

- 陈莉莉, 袁志友, 穆兴民, 焦峰, 邓强 (2015). 森林细根生产力研究进展. 西北林学院学报 30(3), 70–75, 80.
- 范月君, 侯向阳, 石红霄, 师尚礼 (2012). 气候变暖对草地生态系统碳循环的影响. 草业学报 21, 294–302.
- 江洪, 白莹莹, 饶应福, 陈冲, 蔡永立 (2016). 新围垦盐土地三种人工林群落细根生物量及其影响因素分析. 植物学报 51, 343–352.
- 赖宗锐 (2015). 四种典型沙生灌木细根动态及其对土壤有机碳的影响. 博士论文. 北京: 北京林业大学. pp. 10–11.
- 李高飞, 任海 (2004). 中国不同气候带各类型森林的生物量和净第一性生产力. 热带地理 24, 306–310.
- 李凌浩, 林鹏, 邢雪荣 (1998). 武夷山甜槠林细根生物量和生长量研究. 应用生态学报 9, 337–340.
- 刘秀 (2018). 红树林地上凋落物和细根对土壤有机质的相对贡献. 博士论文. 北京: 中国林业科学研究院. pp. 3.
- 梅莉, 王政权, 程云环, 郭大立 (2004). 林木细根寿命及其影响因子研究进展. 植物生态学报 28, 704–710.
- 倪惠菁, 苏文会, 范少辉, 曾宪礼, 金艺 (2019). 养分输入方式对森林生态系统土壤养分循环的影响研究进展. 生态学杂志 38, 863–872.
- 孙元丰, 万宏伟, 赵玉金, 陈世苹, 白永飞 (2018). 中国草地生态系统根系周转的空间格局和驱动因子. 植物生态学报 42, 337–348.
- 王瑞丽, 程瑞梅, 肖文发, 封晓辉, 刘泽彬, 王晓荣 (2012). 森林细根生产和周转的影响因素. 世界林业研究 25, 19–24.
- 王韶仲 (2017). 树木细根形态结构和生物量动态的地理变异. 博士论文. 哈尔滨: 东北林业大学. pp. 57–58.
- 王玉霞 (2014). 地下净生产力、光合产物分配及根系周转对不同草地恢复措施的响应. 硕士论文. 长春: 东北师范大学. pp. 5.
- 吴伊波, 车荣晓, 马双, 邓永翠, 朱敏健, 崔晓勇 (2014). 高寒草甸植被细根生产和周转的比较研究. 生态学报 34, 3529–3537.
- 肖春旺, 杨帆, 柳隽瑶, 周勇, 苏佳琦, 梁韵, 裴智琴 (2017). 陆地生态系统地下碳输入与输出过程研究进展. 植物学报 52, 652–668.
- 杨海廷 (2019). 土壤性能对树木细根生长的影响. 乡村科技 (21), 54–55.

- 张丽, 张爽 (2018). 土壤pH值对绿化树生长的影响. 江西农业 (16), 92, 97.
- 张小全, 吴可红 (2001). 森林细根生产和周转研究. 林业科学 37(3), 126–138.
- 张鑫, 邢亚娟, 闫国永, 王庆贵 (2018). 细根对降水变化响应的meta分析. 植物生态学报 42, 164–172.
- 周松文 (2013). 不同气候带森林凋落物的变化. 现代园艺 (12), 15.
- Diabate B (2016). 松嫩草地地下净生产力和细根动态对不同的管理实践的响应. 博士论文. 长春: 东北师范大学. pp. 78–79.
- Aber JD, Melillo JM, Nadelhoffer KJ, McClaugherty CA, Pastor J (1985). Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: a comparison of two methods. *Oecologia* 66, 317–321.
- Arthur MA, Fahey TJ (1992). Biomass and nutrients in an Engelmann spruce—subalpine fir forest in north central Colorado: pools, annual production, and internal cycling. *Can J For Res* 22, 315–325.
- Bai WM, Wan SQ, Niu SL, Liu WX, Chen QS, Wang QB, Zhang WH, Han XG, Li LH (2010). Increased temperature and precipitation interact to affect root production, mortality, and turnover in a temperate steppe: implications for ecosystem C cycling. *Glob Chang Biol* 16, 1306–1316.
- Brunner I, Bakker MR, Björk RG, Hirano Y, Lukac M, Aranda X, Børja I, Eldhuset TD, Helmisaari HS, Jourdan C, Konôpka B, López BC, Pérez CM, Persson H, Ostonen I (2013). Fine-root turnover rates of European forests revisited: an analysis of data from sequential coring and ingrowth cores. *Plant Soil* 362, 357–372.
- Cai HY, Li FR, Jin GZ (2019). Fine root biomass, production and turnover rates in plantations versus natural forests: effects of stand characteristics and soil properties. *Plant Soil* 436, 463–474.
- Cavelier J, Wright SJ, Santamaria J (1999). Effects of irrigation on litterfall, fine root biomass and production in a semideciduous lowland forest in Panama. *Plant Soil* 211, 207–213.
- Gill RA, Jackson RB (2000). Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytol* 147, 13–31.
- Heimann M, Reichstein M (2008). Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature* 451, 289–292.
- Henry AL, Cleland EE, Field CB, Vitousek PM (2005). Interactive effects of elevated CO₂, N deposition and climate change on plant litter quality in a California annual grassland. *Oecologia* 142, 465–473.
- Iversen CM, Ledford J, Norby RJ (2008). CO₂ enrichment increases carbon and nitrogen input from fine roots in a deciduous forest. *New Phytol* 179, 837–847.
- Joslin JD, Wolfe MH, Hanson PJ (2000). Effects of altered water regimes on forest root systems. *New Phytol* 147, 117–129.
- Kosola KR, Eissenstat DM, Graham JH (1995). Root demography of mature citrus trees: the influence of *Phytophthora nicotianae*. *Plant Soil* 171, 283–288.
- Liu L, Yang F, Wang YJ, Shen X, Janssens IA, Guenet B, Xiao CW (2019). Fine-root turnover, litterfall, and soil microbial community of three mixed coniferous-deciduous forests dominated by Korean pine (*Pinus koraiensis*) along a latitudinal gradient. *Front Plant Sci* 10, 1298.
- Liu W, Wang GL, Yu KX, Li P, Xiao L, Liu GB (2018). A new method to optimize root order classification based on the diameter interval of fine root. *Sci Rep* 8, 2960.
- Luo YQ (2003). Uncertainties in interpretation of isotope signals for estimation of fine root longevity: theoretical considerations. *Glob Chang Biol* 9, 1118–1129.
- Majdi H, Pregitzer K, Morén AS, Nylund JE, Ågren GI (2005). Measuring fine root turnover in forest ecosystems. *Plant Soil* 276, 1–8.
- 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.
- Pritchard SG, Strand AE (2008). Can you believe what you see? Reconciling minirhizotron and isotopically derived estimates of fine root longevity. *New Phytol* 177, 287–291.
- Silver WL, Miya RK (2001). Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects. *Oecologia* 129, 407–419.
- Trumbore SE, Gaudinski JB (2003). The secret lives of roots. *Science* 302, 1344–1345.
- Vogt KA, Vogt DJ, Bloomfield J (1998). Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. *Plant Soil* 200, 71–89.
- Vogt KA, Vogt DJ, Palmiotto PA, Boon P, O'Hara J, Asbjornsen H (1995). Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant Soil* 187, 159–219.
- Wang AS, Angle JS, Chaney RL, Delorme TA, McIntosh M (2006). Changes in soil biological activities under reduced soil pH during *Thlaspi caerulescens* phytoextraction. *Soil Biol Biochem* 38, 1451–1461.
- Wang SZ, Wang ZQ, Gu JC (2017). Variation patterns of

fine root biomass, production and turnover in Chinese forests. *J For Res* **28**, 1185–1194.

Xiao CW, Janssens IA, Sang WG, Wang RZ, Xie ZQ, Pei ZQ, Yi Y (2010). Belowground carbon pools and dynamics in China's warm temperate and sub-tropical deciduous forests. *Biogeosciences* **7**, 275–287.

Xiao CW, Sang WG, Wang RZ (2008). Fine root dynamics and turnover rate in an Asia white birch forest of Dongling-shan Mountain, China. *For Ecol Manage* **255**, 765–773.

Yuan ZY, Chen HYH (2010). 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. *CRC Crit Rev Plant Sci* **29**, 204–221.

Zhou Y, Su JQ, Janssens IA, Zhou GS, Xiao CW (2014). Fine root and litterfall dynamics of three Korean pine (*Pinus koraiensis*) forests along an altitudinal gradient. *Plant Soil* **374**, 19–32.

Patterns and Influence Factors of Fine Root Turnover in Forest Ecosystems

Jianing Zhao¹, Yun Liang², Ying Liu³, Yujue Wang¹, Qianru Yang¹, Chunwang Xiao^{1*}

¹College of Life and Environmental Sciences, Minzu University of China, Beijing 100081, China; ²State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

³College of Geomatics, Xi'an University of Science and Technology, Xi'an 710054, China

Abstract Root turnover is a key process in the carbon cycle of terrestrial ecosystems, and plays an important role in studying soil carbon pool changes and global climate change. Various methods for measuring root turnover rate have been described, from which highly variable results are obtained. Moreover, the studies on root turnover in large regional scales are not sufficient, making the patterns of root turnover in global forest ecosystem still not clear. This study integrates the fine root turnover spatial pattern of five forest types in the world by collecting literature data and unifying the calculation method of turnover rate. Combined with soil physical and chemical properties and climate data, several factors driving the fine root turnover of forest ecosystems are obtained. We show that there was a significant difference in the different forest ecosystems and the fine root turnover rate almost decreased with the increase of latitude. The fine root turnover rate of forest ecosystems was positively correlated to the mean annual temperature and the mean annual precipitation. The fine root turnover rate of forest ecosystems was positively correlated to the soil organic carbon content but negatively correlated to soil pH. This study provides a model to study the fine root turnover laws and mechanisms of forest ecosystems.

Key words fine root turnover, global forest scale, climate factor, soil properties

Zhao JN, Liang Y, Liu Y, Wang YJ, Yang QR, Xiao CW (2020). Patterns and influence factors of fine root turnover in forest ecosystems. *Chin Bull Bot* **55**, 308–317.

* Author for correspondence. E-mail: cw Xiao@muc.edu.cn

(责任编辑: 孙冬花)

附录 1 70 个研究样点的数据来源

Appendix 1 Data sources of 70 study sites

<http://www.chinbullbotany.com/fileup/1674-3466/PDF/t19-231.pdf>

附录 1 数据来源

Appendix 1 Data sources of 70 study sites

1	Sundarapandian and Swamy, 1998	36	Zhou et al., 2014
2	Jessy et al., 2013	37	Wang et al., 2012
3	Jessy et al., 2013	38	Zhou et al., 2014
4	Visalakshi, 1994	39	Li et al., 2013
5	伍恩华和刘强, 2013	40	梅莉等, 2006
6	Xu et al., 2013	41	王永吉等, 2014
7	郝瑞, 2007	42	Fukuzawa et al., 2013
8	Arunachalam et al., 1996	43	耿鹏飞, 2015
9	郑金兴等, 2012	44	Yang et al., 2010
10	廖利平等, 1995	45	Adamek et al., 2011
11	曹乐, 2014	46	Parrotta and Lodge, 1991
12	李树战等, 2008	47	Carter et al., 2004
13	何永涛等, 2009	48	Farrish, 1991
14	曾凡荣等, 2008	49	Hart et al., 2005
15	吴勇, 2011	50	Powell and Day, 1991
16	董慧霞和李贤伟, 2016	51	Dress and Boerner, 2001
17	王力等, 2013	52	Wilczynski and Pichett, 1993
18	刘波, 2008	53	Zhou et al., 2011
19	Garkoti, 2011	54	Son and Hwang, 2003
20	王哲等, 2014	55	Burke and Raynal, 1994
21	王哲等, 2014	56	Santantonio and Hermann, 1985
22	Jiang et al., 2016	57	Andersen et al., 2008
23	Singh and Singh, 2016	58	Cronan, 2003
24	陈金林等, 1999	59	Keyes and Grier, 1981
25	Van Do et al., 2015	60	Brassard et al., 2013
26	Ma et al., 2013	61	Montagnoli et al., 2012
27	Tawa and Takeda, 2016	62	Kummerow et al., 1990
28	李盼盼, 2012	63	Bakker, 1999
29	Van Do et al., 2016	64	Meinen et al., 2009
30	Konôpka et al., 2006, 2007	65	Berhongaray et al., 2015
31	Son and Hwang, 2003	66	Ostonen et al., 2005
32	闫美芳等, 2015	67	Makkonen and Helmisaari, 1999
33	Xiao et al., 2008	68	Silver et al., 2005
34	Pei et al., 2012	69	Lima et al., 2010
35	Wang et al., 2014	70	Schroth and Zech, 1995

曹乐 (2014). 凤阳山不同林分类型细根生物量及周转率研究. 硕士学位论文. 南京: 南京林业大学.

陈金林, 许新健, 姜志林, 张武兆, 张井义, 贾永正 (1999). 空青山次生栎林细根周转. 南京林业大学学报 **23**, 6–10.

- 董慧霞, 李贤伟 (2016). 不同草本层三倍体毛白杨细根及草根的空间分布及季节变化. 河南农业科学 **45**, 108–113.
- 耿鹏飞 (2015). 小兴安岭 4 种林型细根生物量时空格局及其养分分布. 硕士论文. 哈尔滨: 东北林业大学.
- 郝瑞 (2007). 沿海沙地竹林细根生态系统特性研究. 硕士论文. 福州: 福建农林大学.
- 何永涛, 石培礼, 张宪洲, 钟志明, 徐玲玲, 张东秋 (2009). 拉萨河谷杨树人工林细根的生产力及其周转. 生态学报 **29**, 2877–2883.
- 李盼盼 (2012). 杨树人工林细根的空间分布特征及其季节动态. 硕士论文. 泰安: 山东农业大学.
- 李树战, 田大伦, 王光军, 闫文德, 朱凡 (2008). 樟树人工林细根生物量的时空动态. 中南林业科技大学学报 **28**(6), 51–55.
- 廖利平, 陈楚莹, 张家武, 高洪 (1995). 杉木、火力楠纯林及混交林细根周转的研究. 应用生态学报 **6**, 7–10.
- 刘波 (2008). 亚热带常绿阔叶林细根生物量及根系呼吸的研究. 硕士论文. 合肥: 安徽农业大学.
- 梅莉, 韩有志, 于水强, 史建伟, 王政权 (2006). 水曲柳人工林细根季节动态及其影响因素. 林业科学 **42**(9), 7–12.
- 王力, 吴福金, 邓文鑫, 余学明, 吴磊 (2013). 马尾松混交林细根生物量研究. 安徽农业大学学报 **40**, 225–232.
- 王永吉, 赵学春, 来利明, 朱林海, 王健健, 周继华, 姜联合, 马远见, 赵春强, 郑元润 (2014). 沙枣人工群落细根生物量和周转过程. 干旱区地理 **37**, 548–554.
- 王哲, 冯春, 晋曦, 马严, 傅松玲, 陈汉, 杜勤智 (2014). 不同封育年限下石灰岩山地植被细根生物量及其动态. 广东农业科学 **41**(3), 170–174.
- 伍恩华, 刘强 (2013). 海南岛北部木麻黄林凋落物与土壤养分、细根生物量的关系. 广西植物 **33**, 488–495.
- 吴勇 (2011). 台湾桫欏木林草复合细根特性研究. 博士论文. 雅安: 四川农业大学.
- 闫美芳, 王璐, 郭楠, 时红 (2015). 黄土高原杨树人工林的细根生物量与碳储量研究. 中国农学通报 **31**(35), 146–151.
- 曾凡荣, 施家月, 阎恩荣, 张仁良, 王希华 (2008). 天童常绿阔叶林次生演替过程中细根的生物量动态. 华东师范大学学报(自然科学版) **(6)**, 56–62.
- 郑金兴, 陈光水, 高人, 杨智杰 (2012). 楠木人工林细根生物量季节动态及周转. 三明学院学报 **29**(6), 89–94.
- Adamek M, Corre MD, Hölscher D (2011). Responses of fine roots to experimental nitrogen addition in a tropical lower montane rain forest, Panama. *J Trop Ecol* **27**, 73–81.
- Andersen CP, Phillips DL, Rygiewicz PT, Storm MJ (2008). Fine root growth and mortality in different-aged ponderosa pine stands. *Can J For Res* **38**, 1797–1806.

- Arunachalam A, Pandey HN, Tripathi RS, Maithani K** (1996). Biomass and production of fine and coarse roots during regrowth of a disturbed subtropical humid forest in north-east India. *Vegetatio* **123**, 73–80.
- Bakker MR** (1999). The effect of lime and gypsum applications on a sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) II. Fine root dynamics. *Plant Soil* **206**, 109–121.
- Berhongaray G, Verlinden MS, Broeckx LS, Ceulemans R** (2015). Changes in belowground biomass after coppice in two *Populus* genotypes. *For Ecol Manage* **337**, 1–10.
- Brassard BW, Chen HYH, Cavard X, Laganière J, Reich PB, Bergeron Y, Paré D, Yuan ZY** (2013). Tree species diversity increases fine root productivity through increased soil volume filling. *J Ecol* **101**, 210–219.
- Burke MK, Raynal DJ** (1994). Fine root growth phenology, production, and turnover in a northern hardwood forest ecosystem. *Plant Soil* **162**, 135–146.
- Carter DC, Hendricks JJ, Mitchell RJ, Pecot SD** (2004). Fine root carbon allocation and fates in longleaf pine forests. *Forest Science* **50**, 177–187.
- Cronan CS** (2003). Belowground biomass, production, and carbon cycling in mature Norway spruce, Maine, USA. *Can J For Res* **33**, 339–350.
- Dress WJ, Boerner REJ** (2001). Root dynamics of southern Ohio oak-hickory forests: influences of prescribed fire and landscape position. *Can J For Res* **31**, 644–653.
- Farrish KW** (1991). Spatial and temporal fine-root distribution in Three Louisiana forest soils. *Soil Sci Soc Am J* **55**, 1752–1757.
- Fukuzawa K, Shibata H, Takagi K, Satoh F, Koike T, Sasa K** (2013). Temporal variation in fine-root biomass, production and mortality in a cool temperate forest covered with dense understory vegetation in northern Japan. *For Ecol Manage* **310**, 700–710.
- Garkoti SC** (2011). Fine root dynamics in three central Himalayan high elevation forests ranging from closed canopied to open-canopied treeline vegetation. *J For Res* **16**, 136–143.
- Hart SC, Classen AT, Wright RJ** (2005). Long-term interval burning alters fine root and mycorrhizal dynamics in a ponderosa pine forest. *J Appl Ecol* **42**, 752–761.
- Jessy MD, Prasannakumari P, Abraham J** (2013). Carbon and nutrient cycling through fine roots in rubber (*Hevea brasiliensis*) plantations in India. *Exp Agric* **49**, 556–573.
- Jiang H, Bai YY, Du HY, Hu Y, Rao YF, Chen C, Cai YL** (2016). The spatial and seasonal variation characteristics of fine roots in different plant configuration modes in new reclamation saline soil of humid climate in China. *Ecol Eng* **86**, 231–238.
- Keyes MR, Grier CC** (1981). Above- and below-ground net production in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites. *Can J For Res* **11**, 599–605.

- Konôpka B, Noguchi K, Sakata T, Takahashi M, Konôpková Z** (2006). Fine root dynamics in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantation throughout the growing season. *For Ecol Manage* **225**, 278–286.
- Konôpka B, Noguchi K, Sakata T, Takahashi M, Konôpková Z** (2007). Effects of simulated drought stress on the fine roots of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) in a plantation forest on the Kanto Plain, eastern Japan. *J For Res* **12**, 143–151.
- Kummerow J, Kummerow M, Trabaud L** (1990). Root biomass, root distribution and the fine-root growth dynamics of *Quercus coccifera* L. in the garrigue of southern France. *Vegetatio* **87**, 37–44.
- Li XF, Zhu J, Lange H, Han SJ** (2013). A modified ingrowth core method for measuring fine root production, mortality and decomposition in forests. *Tree Physiol* **33**, 18–25.
- Lima TTS, Miranda ISM, Vasconcelos SS** (2010). Effects of water and nutrient availability on fine root growth in eastern Amazonian forest regrowth, Brazil. *New Phytol* **187**, 622–630.
- Ma C, Zhang WH, Wu M, Xue YQ, Ma LW, Zhou JY** (2013). Effect of aboveground intervention on fine root mass, production, and turnover rate in a Chinese cork oak (*Quercus variabilis* Blume) forest. *Plant Soil* **368**, 201–214.
- Makkonen K, Helmisaari HS** (1999). Assessing fine-root biomass and production in a Scots pine stand—comparison of soil core and root ingrowth core methods. *Plant Soil* **210**, 43–50.
- Meinen C, Hertel D, Leuschner C** (2009). Root growth and recovery in Temperate Broad-Leaved Forest stands differing in tree species diversity. *Ecosystems* **12**, 1103–1116.
- Montagnoli A, Terzaghi M, Di Iorio A, Scippa GS, Chiatante D** (2012). Fine-root morphological and growth traits in a Turkey-oak stand in relation to seasonal changes in soil moisture in the Southern Apennines, Italy. *Ecol Res* **27**, 1015–1025.
- Ostonen I, Löhmus K, Pajuste K** (2005). Fine root biomass, production and its proportion of NPP in a fertile middle-aged Norway spruce forest: comparison of soil core and ingrowth core methods. *For Ecol Manage* **212**, 264–277.
- Parrotta JA, Lodge DJ** (1991). Fine root dynamics in a subtropical wet forest following hurricane disturbance in Puerto Rico. *Biotropica* **23**, 343–347.
- Pei ZQ, Xiao CW, Dong D, Zhang SR** (2012). Comparison of the fine root dynamics of *Populus euphratica* forests in different habitats in the lower reaches of the Tarim River in Xinjiang, China, during the growing season. *J For Res* **17**, 343–351.
- Powell SW, Day Jr FP** (1991). Root production in four communities in the great dismal swamp. *Am J Bot* **78**, 288–297.

- Santantonio D, Hermann RK** (1985). Standing crop, production, and turnover of fine roots on dry, moderate, and wet sites of mature Douglas-fir in western Oregon. *Ann For Sci* **42**, 113–142.
- Schroth G, Zech W** (1995). Above- and below-ground biomass dynamics in a sole cropping and an alley cropping system with *Gliricidia sepium* in the semi-deciduous rainforest zone of west Africa. *Agroforestry Systems* **31**, 181–198.
- Silver WL, Thompson AW, McGroddy ME, Varner RK, Dias JD, Silva H, Crill PM, Keller M** (2005). Fine root dynamics and trace gas fluxes in two lowland tropical forest soils. *Glob Chang Biol* **11**, 292–306.
- Singh P, Singh B** (2016). Biomass and nitrogen dynamics of fine roots of poplar under differential N and P levels in an agroforestry system in Punjab. *Trop Ecol* **57**, 143–152.
- Son Y, Hwang JH** (2003). Fine root biomass, production and turnover in a fertilized *Larix leptolepis* plantation in central Korea. *Ecol Res* **18**, 339–346.
- Sundarapandian S, Swamy P** (1998). Variation in fine-root biomass and net primary productivity due to conversion of tropical forests into plantation crops and agroecosystems. In: Box Jr JE, ed. *Root Demographics and their Efficiencies in Sustainable Agriculture, Grasslands and Forest Ecosystems*. Dordrecht: Springer. pp. 369–382.
- Tawa Y, Takeda H** (2016). Fine root dynamics in organic and mineral soil layers of *Cryptomeria japonica* D. Don plantation. *J For Res* **21**, 67–72.
- Van Do T, Sato T, Kozan O** (2016). A new approach for estimating fine root production in forests: a combination of ingrowth core and scanner. *Trees* **30**, 545–554.
- Van Do T, Sato T, Saito S, Kozan O** (2015). Fine-root production and litterfall: main contributions to net primary production in an old-growth evergreen broad-leaved forest in southwestern Japan. *Ecol Res* **30**, 921–930.
- Visalakshi N** (1994). Fine root dynamics in two tropical dry evergreen forests in southern India. *J Biosci* **19**, 103–116.
- Wang CG, Han SJ, Zhou YM, Yan CF, Cheng XB, Zheng XB, Li MH** (2012). Responses of fine roots and soil N availability to short-term nitrogen fertilization in a broad-leaved Korean pine mixed forest in Northeastern China. *PLoS One* **7**, e31042.
- Wang XY, Ma LY, Jia ZK, Jia LM** (2014). Root inclusion net method: novel approach to determine fine root production and turnover in *Larix principis-rupprechtii* Mayr plantation in North China. *Turk J Agric For* **38**, 388–398.
- Wilczynski CJ, Pichett STA** (1993). Fine root biomass within experimental canopy gaps: evidence for a below-ground gap. *J Veg Sci* **4**, 571–574.
- Xiao CW, Sang WG, Wang RZ** (2008). Fine root dynamics and turnover rate in an Asia white birch forest of Donglingshan Mountain, China. *For Ecol Manage* **255**, 765–773.

- Xu WQ, Liu JX, Liu XZ, Li K, Zhang DQ, Yan JH** (2013). Fine root production, turnover, and decomposition in a fast-growth *Eucalyptus urophylla* plantation in southern China. *J Soils Sediments* **13**, 1150–1160.
- Yang LY, Wu ST, Zhang LB** (2010). Fine root biomass dynamics and carbon storage along a successional gradient in Changbai Mountains, China. *Forestry* **83**, 379–387.
- Zhou Y, Su JQ, Janssens IA, Zhou GS, Xiao CW** (2014). Fine root and litterfall dynamics of three Korean pine (*Pinus koraiensis*) forests along an altitudinal gradient. *Plant Soil* **374**, 19–32.
- Zhou YM, Tang J, Melillo JM, Butler S, Mohan JE** (2011). Root standing crop and chemistry after six years of soil warming in a temperate forest. *Tree Physiol* **31**, 707–717.