

DOI: 10. 11686/cyxb2017041

<http://cyxb.lzu.edu.cn>

牛学礼, 南志标. 运用微根管技术研究草地植物细根的进展. 草业学报, 2017, 26(11): 205-215.

NIU Xue-Li, NAN Zhi-Biao. Review of minirhizotron applications for study of fine roots in grassland. Acta Prataculturae Sinica, 2017, 26(11): 205-215.

运用微根管技术研究草地植物细根的进展

牛学礼, 南志标*

(草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州大学草地农业科技学院, 甘肃 兰州 730020)

摘要:微根管(minirhizotron, MR)技术自出现以来,因其方便、简洁、省时省力和能够原位观察的特点而在植物细根(直径 <2 mm)研究中发挥重要作用。草地植物细根在土壤养分循环和草地可持续发展中起到关键作用。本研究综述了国内外学者运用微根管技术研究草地植物细根的进展,主要集中在草地植物根系产量、寿命及周转速率对气候变化、草地管理与利用以及土壤生物响应等方面。多数研究认为 CO_2 浓度升高和气候变暖会增加植物细根根长、根数量或生物量,降低根系寿命;春季发生的细根寿命相对秋季发生的细根较短。刈割和人工施加氮肥对天然草地植物根系没有显著影响,但会成倍增加草地地上生物量,减少物种丰富度。植物细根寿命与直径呈正相关关系,周转速率与直径呈负相关关系。微根管技术在今后研究的重点可围绕4个方面:1)放牧、草地利用与管理以及土壤生物与草地植物细根的相互关系;2)根系寿命或周转速率对土壤碳库或养分库的影响;3)气候变化或人类活动引起草地植物根系发生变化的机制。通过综述,以期更好地利用微根管技术服务于草地根系研究,促进草地农业生态系统根系研究的发展。

关键词:草地;根系;微根管;细根

Review of minirhizotron applications for study of fine roots in grassland

NIU Xue-Li, NAN Zhi-Biao*

State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Abstract: Minirhizotron (MR) devices are playing an important role in fine root study due to their convenience, low time-input requirement, also because they can be used in situ. The fine roots of grassland plants are important in the soil nutrient cycle and in the sustainable development of grassland. Therefore, this review summarized the progress of research into fine root dynamics of plants in grassland. Aspects covered include the effect of global climate change, land use, land management and soil organisms on root longevity and root turnover rate. Most studies indicated that high CO_2 concentration, and also global warming, increased root length, root number or biomass, but decreased root longevity. Fine roots developed in spring tend to have greater longevity than those developed in autumn. Additionally, grazing and nitrogen fertilizer have no effect on plant root growth, but increase shoot biomass, and decrease the species diversity in natural grassland. Plant fine root longevity is positively correlated with root diameter, whereas root turnover rate is negatively correlated with root diameter. The future research directions for MR research include study of: 1) the relationship between grazing, land-use change, soil organism populations and plant root dynamics in grassland; 2) the effect of root lon-

收稿日期:2017-02-16;改回日期:2017-05-04

基金项目:国家重点基础研究发展计划资助项目(2014CB138706)资助。

作者简介:牛学礼(1986-),男,甘肃榆中人,在读博士。E-mail: niuxl05@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zhibiao@lzu.edu.cn

geivity and root turnover rate on the soil carbon and soil nutrient pool; 3) the mechanisms where by interaction between climate change and human activity affect plant root systems; and 4) how external factors influence the relationship between plant roots and soil organisms. We expect to raise awareness of the application of MR technology in the grassland agro-ecosystem research, and to advance the development of fine root research in grasslands.

Key words: grassland; root system; minirhizotron; fine root

草地是全球及我国最大的陆地生态系统,分别占世界陆地总表面积的 1/5^[1] 和我国国土面积的 41%^[2]。草地生态系统在全球碳、氮循环^[3-4], 维持和保护生物多样性^[5], 畜牧业发展^[6-7], 水土保持^[8-11] 等方面发挥着无可替代的作用。

草地植物以草本为主,也包括半灌木和灌木,这些植物的根系主要以细根(直径<2 mm)为主,是土壤中变化最活跃的部分^[12]。草地植物根系在草业系统中草丛和地境耦合成草地系统的界面过程中起到上接草丛下启地境的关键作用^[13-14],通过连接和固着地上部分,穿插于土壤中通过吸收养分和水分,分泌各种化学物质而帮助植物适应、改变地境,是土壤资源的重要利用者和贡献者^[15],是陆地生态系统重要碳汇和养分库。细根的周转与陆地生态系统生产力息息相关,是生态系统物质循环和能量流动的重要组成部分,近年来已成为生态系统碳分配格局与过程研究的核心环节^[16-17]。加强对细根的研究和理解有助于阐明陆地生态系统对全球气候变化的响应机制和植物根系对环境因子的响应机制^[18]。由于根系的不可见性,根系发生、死亡、再生及周转的多变性和复杂性以及受空间异质性的影响,根系的研究一直面临较大的困难^[12-19]。传统的根系研究方法主要有根钻法,挖掘法及土块法等^[20-21],这些方法破坏性强,一次取样后不仅增加了样地之间的空间变异^[22],也影响实验的后续观测和下一步进行,严重阻碍了根系研究的深入和发展。

微根管技术(minirhizotron, MR)是由多个部件组合而成,通过可视化观察或扫描成像来记录和研究植物根系的一种方法^[23],首次由 Bates 于 1937 年提出并用于植物根系研究^[24]。该方法通过插入土壤中的透明观察管(根管),利用长筒观察镜或微型数码相机在根管内定期拍摄、记录并观察根管外壁根系生长动态。目前,一个典型的微根管系统是由一个插入土壤中的微根管、摄像头、标定手柄、控制装置、一台便携式计算机和用于分析扫描图像的软件组成。自 1937 年后,这种方法在以后一直未见报道,直到 Waddington^[25] 于 1971 年报道利用类似技术观察温室中盆栽小麦(*Triticum aestivum*)的根系生长情况,之后通过不断的技术改进和发展,该技术逐渐在森林^[26-28]、农田^[29]、草地^[30-32] 及湿地^[33] 等领域广泛使用,在根系研究中正在发挥着越来越重要的作用。其最大优点是通过插入土壤中的透明观察管提供了一种非破坏性、定点原位观察根系的方法,可通过采集视频或图像及时跟踪单个根的宿命^[34-35],它能对不可见的地下部分在不同时期对同一样本进行定点的、连续的、周期性的动态监测^[15],并可用来研究根系形态、周转速率以及寿命和生态系统碳预算等^[36]。近年来,在田间条件下,微根管技术在细根产生,根系寿命,菌根和寄生等方面的应用受到持续关注^[34],并有学者对该技术硬件和软件的发展过程做了详细介绍^[15,24,37-38]。微根管法较其他传统根系研究方法省工、省时、省力,同时提高了根系研究效率和精度,是植物根系研究进程中的一个重要里程碑^[15]。

微根管法多应用于森林、农田系统,而在草地生态系统中的应用相对较少,主要用于评价草地植物根系寿命、周转速率及分布对气候变化及草地管理与利用的响应方面。另外,我国应用微根管研究细根刚刚起步,为充分发挥微根管法在草地植物根系研究中的优势,更加深入了解草地植物根系生长动态及周转规律,本研究回顾了微根管法研究草地生态系统中植物根系研究的最新进程,指出了利用微根管技术的潜在新领域和问题,以期为推动草地农业生态学发展提供服务,并为后续相关研究提供参考。

1 研究概况

以 Minirhizotron 为关键词,在 Web of Science 数据库中共检索到 558 篇相关文献,去除 6 篇重复,共 552 篇,分布于 1987—2016 年。对其分析发现微根管技术在草地中的应用比例仅为 12%,远落后于森林的 42%和农田的 22%。其他研究占 22%,其中有 50%与微根管技术改进有关(图 1)。按文章发表数量来看,排全球前 10 名

的研究机构分别是美国宾西法尼亚州立大学、瑞典农业科学大学、美国康奈尔大学、中国科学院、美国农业部农业研究局、美国环保部、美国乔治亚大学、美国加州大学河滨分校、法国农业科学研究院和美国科罗拉多州立大学。此 10 所机构发表文章总数占检索出文章总数(552)的 33.17%。10 所研究机构中有 7 所来自美国,中国、瑞典、法国各 1 所。1987 到 2016 年间,微根管技术的应用在草地、农田、森林中呈现出迅速增加的趋势,并且在其他研究领域的应用逐渐增加(图 2)。

2 细根

2.1 定义

国内外学者对细根尚无严格的定义。利用微根管技术研究草地细根过程中,绝大多数研究者将直径 <2 mm 的根定义为细根^[39],也有将直径 <1 mm 的根定义为细根的^[40]。而用微根管技术研究森林或灌木时,一般将直径 $<2\sim 5$ mm 的根视为细根,多数研究将直径 <2 mm 的根定义为细根^[22]。根系结构和功能的研究长期以来一直缺乏一个系统的采样和分析方法,研究者只是简单地把根系按单一直径(1~2 mm 或 5 mm)划分为细根和粗根两部分,然而这种划分的缺陷在于忽略了粗根或细根内部所包含的个体根在结构和功能上的差异^[41]。

2.2 寿命与周转

细根周转是指细根的生长、衰老、死亡、脱落和再生长的过程^[42],细根周转归根结底是由细根寿命决定的^[43],细根寿命是估计细根周转的关键,其长短决定了养分和碳消耗与循环的速率^[44]。一般细根周围的养分消耗殆尽,吸收能力减弱,植物碳向细根的分配随即减少,导致衰老死亡^[45-47]。细根的寿命越短,其周转越快,对碳和土壤养分的消耗就越迅速^[17,48]。根系寿命与根直径有关,Gill 等^[49]在美国北科罗拉多草原对格兰马草(*Bouteloua gracilis*)根系研究发现,直径 >0.4 mm 的根系其平均寿命约为 320 d,而直径 <0.2 mm 的根系其平均寿命约为 180 d。

采用微根管法观察细根的动态变化时,一般把所观察的细根死亡率达到 50% 的时间定为中值寿命(median root lifespan, MRL),并将其作为细根平均寿命的估计^[47,50]。细根寿命长者达数月或几年,短则几天,不同植物的细根寿命不同,同一植物细根寿命也受到根的直径、根序及根的发生时间等内部因素及诸多外界因素的影响,如土壤碳、土壤水分、养分、温度、季节及微生物活动等^[51]。另外,不同植物根系直径存在显著差异,且根系直径和分枝与根系寿命呈正相关关系,直径每增加 0.1 mm,死亡率下降 19.3%;分枝每增加一级,死亡率下降 43.8%^[52-53]。土层深度与根系寿命呈正相关关系,土层每加深 10 cm,根系寿命增加 48%^[52,54]。

3 全球气候变化

基于 21 世纪温室气体的增加,科学家预测地球上温度将继续升高 1.4~5.8 °C,这将对环境和人类社会产生很大影响,过去 10 年的气候变化已大大影响到物候期^[55]。CO₂ 浓度升高是造成全球气候变暖的重要原因之一,且 CO₂ 浓度和温度变化对植物根系的产量,寿命,死亡率和分解速率均会产生影响。而微根管技术相比其他

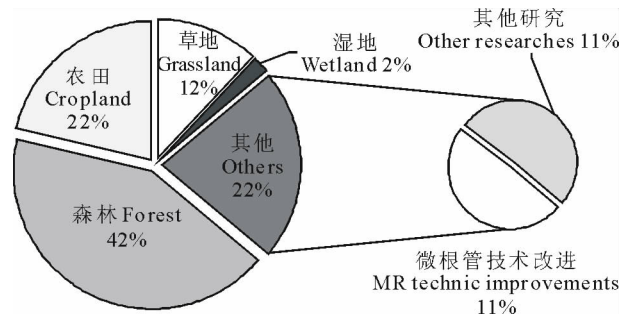


图 1 微根管技术在各生态系统植物根系研究的分布状况

Fig. 1 Percentage of minirhizotron application in root studies of different ecosystems

数据来源于 Web of Science 数据库。下同。Data is from Web of Science. The same below.

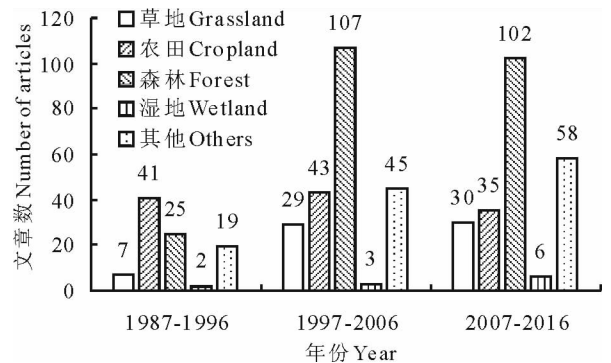


图 2 不同年份间运用微根管技术在不同生态系统植物根系研究方面所发表文章数

Fig. 2 Number of articles focused on root studies of different ecosystems using minirhizotron from 1987-2016

传统研究方法而言,在研究根系寿命、周转速率及分解速率方面具有很大优势。众多学者利用其优势围绕研究了天然或栽培草地植物根系对 CO₂ 浓度、温度以及季节变化的响应。

3.1 CO₂ 浓度

草地植物根系对 CO₂ 浓度升高响应尚无一致结论,部分研究表明 CO₂ 浓度升高对植物根系生长有促进作用,增加草地生物量。如 Milchunas 等^[56]对美国矮草草原(年均降水量 321 mm)研究发现,高浓度 CO₂ 使植物的根生长增加了 52%,根系数量增加了 35%,同时表土层植物根系的直径和分枝数均有所增加,进而影响了根系构型。对瑞士中部营养贫乏的天然草地根系研究表明,高浓度 CO₂ 使植物根系数量增加 25%,地上生物量增加 65%,土壤含水量也较对照高 15%^[57]。高浓度 CO₂ 也增加了瑞士西北部天然草地地上生物量(20%)^[58]和藨草(*Phalaris arundinacea*)的根长^[59]。

也有学者认为高浓度 CO₂ 对根系的影响因直径、土层或植物群落组成等因素的不同而不同。在法国中央高原(年均降水量 557 mm)的研究发现,直径 < 0.1 mm 时,新生根的根长和死亡率在 CO₂ 浓度较高时下降;直径 > 0.2 mm 时,根长和死亡率在 CO₂ 浓度较高时上升^[40]。Arnone 等^[60]在瑞士西北部天然草原(年均降水量 860~1200 mm)持续 2 年的研究表明,CO₂ 浓度升高改变了根系在土壤中的垂直分布,具体表现为促进了根在表层土壤中的生长,同时减缓了其在下层土壤中的生长;如高浓度 CO₂ 增加了 0~6 cm 土层的根长,增加了 12~18 cm 土层的根系存活率和中值寿命,却降低了 12~18 cm 土层的根长。通过研究美国德克萨斯州 C₃-C₄ 草地(年均降水量 877 mm)根系发现草地群落根系生物量随 CO₂ 浓度升高而增加,植物群落的地下部分对大气 CO₂ 浓度的响应完全不同于个体植株;如 4 种优势植物中 3 种植物[草原松果菊(*Ratibida columnifera*)、*Solanum dimidiatum*、*Ratibida columnaris*]在 CO₂ 浓度升高时根系产量和比根长均增加,但多年生 C₄ 植物白羊草(*Bouteloua ischaemum*)在低浓度 CO₂ 下的根系产量、比根长和碳水化合物浓度显著高于高 CO₂ 浓度下,其原因可能是低浓度 CO₂ 下土壤较干旱^[61]。

而 Phillips 等^[62]对莫哈韦沙漠(Mojava desert)植被常绿植物石炭酸灌木(*Larrea tridentata*)和干旱落叶植物 *Ambrosia dumosa* 细根研究发现,CO₂ 浓度升高对细根季节动态变化无显著影响。高浓度 CO₂ 对钙质草地上植物根系生物量也没有显著影响^[58]。Sindhøj 等^[57]于 1998 年在瑞士(年均降水量 627 mm)的研究也显示根系动态和地上生物量没有显著差异。

对上述研究地点按年降水量归类发现,CO₂ 浓度升高对降水量在 321~462 mm 范围的草地植物根系生长有明显的促进作用;而对降水量在 557~1200 mm 的草地植物根没有显著影响。可能是高浓度 CO₂ 条件下土壤含水量也较高^[57,60-61]。Sindhøj 等^[57]通过对比 1997(年降水量 462 mm)和 1998(年降水量 627 mm)年在瑞士的研究结果也发现,当存在水分胁迫时,CO₂ 浓度升高会显著增加草地生物量。

3.2 温度与辐射

温度与辐射对根系生长的影响有:1)温度升高增加植物根长;2)温度升高降低植物根系直径和寿命;3)根的生长与辐射有关。

Volder 等^[59]发现温度升高增加了藨草的根长,Pilon 等^[40]在天然草地的研究指出温度升高显著增加草地植物根系根长,且表层土壤中根系比例下降,深层土壤中根系比例增加;直径 < 0.1 mm 的新生根的根长和死亡率在温度升高时增加。另外,温度升高后,土壤碳流通和营养循环也有可能随之而加速^[63]。反复冻融(freeze-thaw cycles)增加草地地上部分净初级生产力^[64]。

青藏高原高寒草地的研究表明,温度增加(白天增加 1.2 °C,晚上增加 1.7 °C)使植物根系直径下降,且根系寿命明显变短,周转速率加快,根系向地表转移^[63],这与瑞士西北部天然草原根系对高浓度 CO₂ 的响应类似^[60]。Wang 等^[52]进一步研究发现,温度升高减少根系分枝和细根中值寿命。反复冻融减少草地植物根长,根冠比下降,并改变生态系统稳定性和生态系统服务^[64]。春季温度升高显著增加根系发生数量^[52, 65],而秋季温度增加加速了根的死亡,使根的数量和质量下降^[65]。

根的生长受辐射的影响很大,对毒杂草植物黄矢车菊(*Centaurea solstitialis*)根生长研究发现,遮阴 80%和

92%时,根系生长相应地减少了 45%和 60%^[66]。Edwards 等^[65]研究发现遮阴使根生物量、根长、根的数量和周转都下降,并在回归分析中发现根干重、呼吸、干物质积累等指标与有效光辐射呈正相关,表明根的生长并非直接受到土壤温度增加的影响,并指出净初级生产力不能基于根系生长对温度的响应关系进行。

3.3 季节

不同植物根系生长和死亡在不同季节的响应不同,生长策略存在差异。对美国国家黄石公园草地植物的根系研究发现,5、6 月的根系平均日伸长量大约是 7、8 和 9 月的 5 倍,而不同月份的死亡率则没有显著差异^[67]。莫哈韦沙漠常绿植物石炭酸灌木(*Larrea tridentata*)及干旱落叶植物(*Ambrosia dumosa*)细根产量高峰出现在 4—6 月份,而地上现存生物量最大值出现在其后 1 个月;死亡率最大值出现在较热的夏季^[62]。紫花苜蓿(*Medicago sativa*)细根生产和死亡的高峰分别出现在 8 月底和 10 月份,低谷出现在 9 月底到 10 月中旬和 6 月底到 8 月^[68-69]。柠条(*Caragana korshinskii*)细根现存量的季节变化特征为 5 月至 9 月上旬根长密度持续增加,9 月下旬根长密度略有降低^[70]。在青藏高原的研究发现,根系发生时间对根系寿命影响最大,5 和 6 月发生的根系寿命短于其他月份,9 和 10 月发生的根系在整个冬季都可以存活^[54],Wang 等^[52]进一步研究表明,与 5 月中旬到 6 月发生的根系相比,7 月下旬—8 月和 9—10 月发生的根系其死亡率要低 26.8%和 56.5%。对科尔沁沙地 3 种草本植物狗尾草(*Setaria viridis*)、黄蒿(*Artemisia scoparia*)和沙米(*Agriophyllum squarrosum*)根系研究发现,1)生长前期,0~50 cm 土层根长密度狗尾草>黄蒿>沙米,而生长末期沙米>狗尾草>黄蒿;2)7 到 8 月初,3 种植物根系产量最高,8 月末,狗尾草和黄蒿根系出现不同程度的衰减,而沙米根数则依然增加;3)狗尾草优先生长 0~30 cm 土层根系,黄蒿生长前期优先生长表层根系,而生长后期深层根系密度逐渐增加,沙米则优先发展 30~50 cm 土层根系^[71]。差不嘎蒿(*Artemisia halodendron*)在流动沙地和固定沙地其细根存活曲线基本相似,但流动沙地地下其累积存活率高于固定沙地,其细根中值寿命在流动沙地(47 d)显著高于固定沙地(35 d);两种生境下 30~50 cm 的细根寿命均显著高于 10~30 cm 土层;不同时间出生的根系寿命显著不同,流动沙地和固定沙地细根寿命具有相似的季节变化规律,春季(4、5 月)细根寿命最长(71 d),秋季(8、9 月)次之(61 d),夏季(6、7 月)最短(39 d)^[72]。

4 草地管理与利用

4.1 刈割与放牧

刈割对天然草地植物根系各指标无显著影响。例如 Kobiela 等^[32]在北美洲草原研究了根系对刈割(3 年)的响应,发现根长、根表面积、根尖数以及分枝数均与刈割无相关关系,Balogianni 等^[73]在美国蒙大拿州天然草原经过历时 5 年的研究同样发现植物根系并未受到刈割的影响。而盆栽试验表明,刈割减少了阿拉伯黄背草(*Themeda triandra*)的根生物量,对沙袋鼠草(*Austrodanthonia racemosa*)根系没有影响^[74]。

在美国黄石公园的研究表明,放牧使草地地上生物量、地下生物量和整个草地生产率分别提高了 21%、35%和 32%,根系产量(217 g/m²)是地上生物量(30 g/m²)的 7 倍多^[75],食草性动物在草地生态系统中有促进根系生长的积极作用^[75]。Martin 等^[31]研究了河岸边草甸(riparian meadow)对模拟放牧(以施加氮肥和进行刈割来模拟放牧效应)的响应,发现 3 年的氮肥添加分别增加了地上生物量和地下生物量 37%和 23%,增加土壤有机质 15%;通风增加了根系活力和入土深度。Bonin 等^[76]研究了放牧对美国弗吉尼亚人工建植的多年生草地生长的影响,该草地由柳枝稷(*Panicum virgatum*)、黄假高粱(*Sorghastrum nutans*)、大须芒草(*Andropogon gayanun*)和弗吉尼亚披碱草(*Elymus virginicus*)4 种 C₄ 植物混播而成,发现放牧分别减少根体积和根直径 40%(49 vs. 35 mm³)和 20%(0.29 vs. 0.24 mm),使根系入土深度变浅,但对根长没有影响。

4.2 施肥

Kobiela 等^[32]和 Balogianni 等^[73]在天然草原的研究均发现植物根长、根表面积、根尖数以及分枝数均与养分无相关关系。Rytter 等^[77]发现营养供给受限时,根密度高于原来 3 倍。根和地上部分对异质土壤的响应是独立的,并没有相互影响^[78]。而紫羊茅(*Festuca rubra*)的根长在营养均质土壤中显著高于营养异质土壤,其原因是根在营养均质土壤下根数量较高而寿命较短;在异质土壤中,根生物量和死亡率在肥力较高的区域较高^[78]。通

过对 3 种填闲作物在深层土壤中根系生长和氮吸收的研究表明,深根系填闲作物(根系深于轮作作物根系的浓度)对氮的吸收非常重要,能增加轮作过程中氮的吸收效率,否则会因为淋溶而损失掉^[79]。固定沙地和流动沙地下,细根寿命均与土壤全氮和土壤容重呈显著的负相关关系^[72]。施加氮肥减少了根活力和入土深度,对根系组织和根系分解没有影响^[80]。但施肥显著增加了地上生物量,减少了物种丰富度^[32,73],而刈割显著降低了地上生物量^[73]。

4.3 水分与灌溉

水分对根系生长影响的研究主要集中在灌溉方式及水分胁迫下根系对水分利用的响应。Padilla 等^[81]在西班牙灌木—草原半干旱生态系统(年降水量 416 mm)的研究发现减少 30% 的年降水量(约 125 mm)显著增加植物根长密度和根生物量,对根系动态生长的影响最大。与灌溉(每周一次,每次灌溉至田间持水量)相比,自然降水(年降水量 150.8 mm)分别减少芒草(*Miscanthus × giganteus*)和柳枝稷的总生物量 83% 和 98%,茎产量 76% 和 90% 及根长密度 67% 和 94%;柳枝稷在土壤表层水分持续减少时根系不断向拥有可利用土壤水分的深层区域生长,表现为避旱策略,而芒草依靠其浅层的根茎产量来抗旱^[82]。对匍匐翦股颖(*Agrostis stolonifera*)在绿期少量多次和多量少次灌溉研究表明,多量少次的灌溉方式刺激了 0~24 cm 土层根系在 5、6 月份的生长并延长了根系在夏季的寿命;当灌溉深度超过 24 cm 时,多量少次使根的数量迅速并大量增加,且根长和根表面积显著高于少量多次灌溉^[83]。Majdi 等^[84]通过模拟降雨研究了北美洲西部盆地沙生冰草(*Agropyron desertorum*)和三齿蒿(*Artemisia tridentata*)根系对夏季稀有降雨和养分(施加 $K^{15}NO_3$)吸收的响应,发现两种植物对同位素标记的 ^{15}N 吸收量没有差异,在模拟降雨 1 h 后在沙生冰草中检测到了 ^{15}N ,在 24 h 后在三齿蒿中检测到了 ^{15}N ;而降雨 8 d 内,两种植物的根均没有出现生长现象,表现为营养优先,即两种植物即使在很强的水分胁迫下,对稀有降雨带来的氮素依然有很强的利用效率。我国内蒙古奈曼旗草地差巴嘎蒿(*Artemisia halodendron*)根系大量分布于 5~30 cm 土层,小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)根系主要分布于 20~80 cm 土层中,两种植物根系数量的变化受降水频率及降水量的影响,与地上部分的物候期关系不显著^[85]。新根开始生长的时间晚于地上部分的生长时间,约 50% 的吸收性根在冬季死亡^[85]。土壤含水量升高使柠条根系大量生长,根系生长高峰出现在含水量升高的 20 d 之后^[86]。固定沙地和流动沙地下,细根寿命同土壤含水量呈显著正相关关系,土壤水分是引起细根寿命变异的关键因素^[72]。

5 土地利用方式

在北美大平原森林与草地交接地区研究表明草地和森林中地上与地下凋落物对氮的贡献惊人的相似,分别为 16.8 和 17.1 g/(m²·年),细根是其主要的贡献者;早春季节草地根系产量在 0~20 cm 土层明显高于森林,而生长季结束时森林在深层土壤(50 cm 以下)有更大的根长^[87]。天然草地优势种为阿拉伯黄背草转变为松树[辐射松(*Pinus radiata*)]林后,草地根系生物量高于松树林 36%,细根(直径<2mm)根长是松树林的 9 倍;细根伸长生长较少,根系死亡速度较慢;土壤碳和氮在 100 cm 以上土层与草地相比分别降低了 20% 和 15%^[39]。通过盆栽试验对两个树种[(辐射松和蓝桉树(*Eucalyptus globulus*))]及两种禾草(阿拉伯黄背草和沙袋鼠草)研究发现,1 年内根系消失速率为辐射松(70%)>蓝桉树(36%)=阿拉伯黄背草(36%)>沙袋鼠草(36%),虽然辐射松的根系消失速率高于阿拉伯黄背草,但是辐射松并没有增加土壤碳含量,而阿拉伯黄背草却增加了土壤碳含量,这可能主要归功于细根的活动而非死根分解后的腐殖质;回归发现土壤碳含量变化与活细根根长密度呈现显著的正相关关系^[74]。在温带地区,草地比森林拥有更高的细根生物量和周转速率,根系分解速率也较高。研究进一步表明细根分解主要受环境变量的影响,例如土壤水分,土壤温度及土壤营养^[88]。

6 土壤生物

不同土壤生物对植物根系影响不同。蚯蚓活动减少天然草地根系,但在短期内并未影响地上净初级生产力,从长期来看,蚯蚓活动带来的生物干扰可能导致土壤养分释放,进而导致地上净初级生产力的减少;蚯蚓密度主要影响根长密度和植物群落的地上和地下生物量分配^[89]。在草地和杨树林(*Populus tremuloides*)两种生态系

统中,弹尾虫与森林的根系产量、草地植物真菌和根系产量呈正相关关系^[90]。土壤线虫(*Belonolaimus longicaudatus*)减少 4 个狗牙根(*Cynodon spp.*)品种(*Tifway*, *Celebration*, *BA132*, *PI291590*)和两个侧钝叶草(*Stenotaphrum spp.*)品种(*FX313*, *Floratum*)的根系产量,对 1 个狗牙根品种 *Tifsport* 根系没有影响^[91]。

接种丛枝菌根真菌(*arbuscular mycorrhizal fungi*, *AMF*)可以提高紫花苜蓿细根生物量,增加细根寿命^[68],进一步研究发现接种 *AMF* 提高苜蓿细根单位表面积磷浓度,降低细根周转速率;未接菌植株细根的死亡量显著高于接种植株,接种不同菌根真菌影响苜蓿细根现存生物量^[92]。微根管技术也用于加利福尼亚州草地真菌菌丝的周转与产量的研究,发现在土壤非常干旱(土壤含水量 $<8\%$,夏季平均温度高于 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$)时真菌群落依然非常活跃;另外,真菌菌丝有一半至少在土壤中存在 145 d;活跃的真菌能够对养分进行转换,而持续时间较长的菌丝在周转之前能够将养分固定数月^[93]。

7 问题与展望

尽管微根管技术的使用在持续增加,但对植物根系的理解依然有很多空白^[32]。微根管技术较难区分天然草地群落中不同植物的根系,为进一步深入研究带来一定困难。尽管与传统方法相比,微根管技术已经节省了大量人力和物力,但大量照片或影像资料的后期分析依然费时费力,限制了实验数据的分析数量和数据规模,迫切需要新技术的发明或进步来解决此方面问题。微根管技术存在的不足很大程度上与观察管的安装有关,*Vogt* 等^[94]和 *Johnson* 等^[24]认为,采用微根管技术开展研究时,保证观察管的正确安装是试验的关键环节,应尽量减小可能的微环境变化对根系生长的影响。

天然草地中,植物地上部分和根系对施肥产生截然不同的响应,其机制尚需进一步研究,与地上部分相比,草地根系对刈割和施肥的响应尚不清楚,尽管半干旱草地 90% 的生产力发生在地下^[73]。而生长在富饶生境下的植物其根系寿命要比生长在贫瘠生境下的植物根系寿命短^[53],导致其差异的因子或机制尚研究较少。不同根序的细根对同一因子的响应有所差异,而只按现行的细根分类方法进行比较笼统的研究又缺乏科学性。直径和根序如何独立地影响细根寿命还是一个尚待解决的问题,主要是细根死亡的过程和顺序不清楚^[51]。另外,导致高浓度 CO_2 下根系分布和寿命改变的因素及机制尚不清楚。根系周转速率对土壤碳库和养分的影响研究较少,研究不同草地类型根系 CO_2 浓度和温度变化的响应,明确根系周转速率和规律,有利于深化对碳循环过程的认识和理解。

利用一切新技术和方法对现有装置进行升级或改造,并提供省时、快捷的分析大量图片的软件,提供更便捷的方法或配套软件来区分不同植物根系的方法,推进微根管技术开展更大规模和尺度的研究,是下一阶段微根管发展所面临的主要挑战。提议学者共同努力建立统一的根序或细根划分标准。

应加强放牧影响草地根系方面的研究。微根管技术能够在研究细根的同时,观察菌丝与细根之间的联系,而这方面的研究刚刚起步,用微根管技术研究放牧、土地利用方式以及土壤生物与草地植物细根的相互关系,着重研究环境因子或人类活动引起草地植物根系发生变化的机制,弄清外界因素对草地植物根与土壤生物相互关系如何产生影响及其响应机制是今后研究的重点。

参考文献 References:

- [1] Scurlock J, Hall D. The global carbon sink: a grassland perspective. *Global Change Biology*, 1998, 4(2): 229-233.
- [2] Nan Z B. The grassland farming system and sustainable agricultural development in China. *Grassland Science*, 2005, 51(1): 15-19.
- [3] Parton W J, Stewart J W B, Cole C V. Dynamics of C, N, P and S in grassland soils: a model. *Biogeochemistry*, 1988, 5(1): 109-131.
- [4] McGill W, Hunt H, Woodmansee R, *et al.* Phoenix, a model of the dynamics of carbon and nitrogen in grassland soils. *Ecological Bulletins*, 1981, 33: 105-113.
- [5] Plantureux S, Peeters A, McCracken D. Biodiversity in intensive grasslands: Effect of management, improvement and challenges. *Agronomy Research*, 2005, 3(2): 153-164.
- [6] Conant R T, Paustian K, Elliott E T. Grassland management and conversion into grassland: effects on soil carbon. *Ecological*

- Applications, 2001, 11(2): 343-355.
- [7] Brodie E, Edwards S, Clipson N. Soil fungal community structure in a temperate upland grassland soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 2003, 45(2): 105-114.
- [8] Osterkamp W, Hupp C, Stoffel M. The interactions between vegetation and erosion: new directions for research at the interface of ecology and geomorphology. *Earth Surface Processes and Landforms*, 2012, 37(1): 23-36.
- [9] Fattet M, Fu Y, Ghestem M, *et al.* Effects of vegetation type on soil resistance to erosion: Relationship between aggregate stability and shear strength. *Catena*, 2011, 87(1): 60-69.
- [10] Burylo M, Hudek C, Rey F. Soil reinforcement by the roots of six dominant species on eroded mountainous marly slopes (Southern Alps, France). *Catena*, 2011, 84(1/2): 70-78.
- [11] Du Q, Zhong Q C, Wang K Y. Root effect of three vegetation types on shoreline stabilization of Chongming Island, Shanghai. *Pedosphere*, 2010, 20(6): 692-701.
- [12] Goebel M, Hobbie S E, Bulaj B, *et al.* Decomposition of the finest root branching orders: linking belowground dynamics to fine-root function and structure. *Ecological Monographs*, 2011, 81(1): 89-102.
- [13] Wan L Q, Hou X Y, Ren J Z. The application system coupling in grassland agro-system in China. *Chinese Journal of Eco-agriculture*, 2004, 12(1): 162-164.
万里强, 侯向阳, 任继周. 系统耦合理论在我国草地农业系统应用的研究. *中国生态农业学报*, 2004, 12(1): 162-164.
- [14] Ren J Z, Nan Z B, Hao D Y. The three major interfaces within pratacultural system. *Acta Prataculturae Sinica*, 2000, 9(1): 1-8.
任继周, 南志标, 郝敦元. 草业系统中的界面论. *草业学报*, 2000, 9(1): 1-8.
- [15] Zhou B Z, Zhang S G, Fu M Y. Minirhizotron, a new technique for plant root system research: its invention, development and application. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(2): 253-260.
周本智, 张守攻, 傅懋毅. 植物根系研究新技术 Minirhizotron 的起源、发展和应用. *生态学杂志*, 2007, 26(2): 253-260.
- [16] Nadelhoffer K J. The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 131-139.
- [17] Gill R A, Jackson R B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 2010, 147(1): 13-31.
- [18] 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. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(13): 3529-3537.
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. *生态学报*, 2014, 34(13): 3529-3537.
- [19] Guo D, Li H, Mitchell R J, *et al.* Fine root heterogeneity by branch order: exploring the discrepancy in root turnover estimates between minirhizotron and carbon isotopic methods. *New Phytologist*, 2008, 177(2): 443-456.
- [20] Liao X Q. Review on research methods of plant roots. *World Agriculture*, 1995, 7: 23-24.
廖兴其. 根系研究方法评述. *世界农业*, 1995, 7: 23-24.
- [21] Huang R D. Development of methods of studying root systems. *Journal of Shengyang Agricultural University*, 1991, 22(2): 164-168.
黄瑞冬. 植物根系研究方法的发展. *沈阳农业大学学报*, 1991, 22(2): 164-168.
- [22] Hendrick R L, Pregitzer K S. Patterns of fine root mortality in two sugar maple forests. *Nature*, 1993, 361: 59-61.
- [23] Joslin J D, Wolfe M H. Disturbances during minirhizotron installation can affect root observation data. *Soil Science Society of America Journal*, 1999, 63(1): 218-221.
- [24] Johnson M G, Tingey D T, Phillips D L, *et al.* Advancing fine root research with minirhizotrons. *Environmental and Experimental Botany*, 2001, 45(3): 263-289.
- [25] Waddington J. Observation of plant roots in situ. *Canadian Journal of Botany*, 1971, 49(10): 1850-1852.
- [26] Tierney G L, Fahey T J. Fine root turnover in a northern hardwood forest: a direct comparison of the radiocarbon and minirhizotron methods. *Canadian Journal of Forest Research*, 2002, 32(9): 1692-1697.
- [27] Pritchard S G, Strand A E, McCormack M L, *et al.* Fine root dynamics in a loblolly pine forest are influenced by free-air CO₂-enrichment: a six-year-minirhizotron study. *Global Change Biology*, 2008, 14(3): 588-602.
- [28] Day F P, Weber E P, Hinkle C, *et al.* Effects of elevated atmospheric CO₂ on fine root length and distribution in an oak-palmetto scrub ecosystem in central Florida. *Global Change Biology*, 1996, 2(2): 143-148.
- [29] Machado R M A, do Rosario M, Oliveira G, *et al.* Tomato root distribution, yield and fruit quality under subsurface drip irrigation. *Plant and Soil*, 2003, 255(1): 333-341.
- [30] Merrill S D. Pressurized-wall minirhizotron for field observation of root growth dynamics. *Agronomy Journal*, 1992, 84: 755-758.
- [31] Martin D, Chambers J. Restoration of riparian meadows degraded by livestock grazing: above- and belowground responses.

- Plant Ecology, 2002, 163(1): 77-91.
- [32] Kobiela B, Biondini M, Sedivec K. Comparing root and shoot responses to nutrient additions and mowing in a restored semi-arid grassland. *Plant Ecology*, 2016, 217(3): 303-314.
- [33] Iversen C, Murphy M, Allen M, *et al.* Advancing the use of minirhizotrons in wetlands. *Plant and Soil*, 2012, 352(1/2): 23-39.
- [34] Vamerli T, Bandiera M, Mosca G. Minirhizotrons in modern root studies[M]//Measuring Roots. Berlin Heidelberg: Springer, 2012: 341-361.
- [35] Majdi H. Root sampling methods-applications and limitations of minirhizotron technique. *Plant and Soil*, 1996, 185: 255-258.
- [36] Hendrick R L, Pregitzer K S. Applications of minirhizotrons to understand root function in forests and other natural ecosystems. *Plant and Soil*, 1996, 185: 293-304.
- [37] Shi J W, Yu S Q, Yu L Z, *et al.* Application of minirhizotron in fine root studies. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(4): 715-719.
史建伟, 于水强, 于立忠, 等. 微根管在细根研究中的应用. *应用生态学报*, 2006, 17(4): 715-719.
- [38] Bai W M, Cheng W X, Li L H. Applications of minirhizotron techniques to root ecology research. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(11): 3076-3081.
白文明, 程维信, 李凌浩. 微根窗技术及其在植物根系研究中的应用. *生态学报*, 2005, 25(11): 3076-3081.
- [39] Guo L B, Wang M, Gifford R M. The change of soil carbon stocks and fine root dynamics after land use change from a native pasture to a pine plantation. *Plant & Soil*, 2007, 299(1/2): 251-262.
- [40] Pilon R, Picon-Cochard C, Bloor J M G, *et al.* Grassland root demography responses to multiple climate change drivers depend on root morphology. *Plant & Soil*, 2012, 364(1/2): 395-408.
- [41] Guo D L. Plant root system: architecture, function and the status in material cycle of ecosystem[M]//Lectures in Modern Ecology (III) Advances and Key Topics. Beijing: Higher Education Press, 2007: 92-109.
郭大立. 植物根系: 结构、功能及在生态系统物质循环中的地位[M]//现代生态学讲座(III)学科进展与热点论题. 北京: 高等教育出版社, 2007: 92-109.
- [42] Vogt K A, Grier C C, Gower S T, *et al.* Overestimation of net root production: A real or imaginary problem. *Ecology*, 1985, 67(2): 577-579.
- [43] Schoettle A W, Shoettle A W. Foliage and fine root longevity of pines. *Ecological Bulletins*, 1994, 43(43): 136-153.
- [44] Quan X K, Yu S Q, Shi J W, *et al.* Minirhizotron and radiocarbon methods-their application and comparison in estimating fine root longevity. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(3): 428-434.
全先奎, 于水强, 史建伟, 等. 微根管法和同位素法在细根寿命研究中的应用及比较. *生态学杂志*, 2007, 26(3): 428-434.
- [45] Burton A J, Pregitzer K S, Hendrick R L. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. *Oecologia*, 2000, 125(3): 389-399.
- [46] Pregitzer K S, Zak D R, Curtis P S, *et al.* Atmospheric CO₂, soil nitrogen and turnover of fine roots. *New Phytologist*, 1995, 129(4): 579-585.
- [47] Eissenstat D M, Yanai R D. The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, 1997, 27: 1-60.
- [48] Hendricks J J, Nadelhoffer K J, Aber J D. Assessing the role of fine roots in carbon and nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993, 8(5): 174-178.
- [49] Gill R A, Burke I C, Lauenroth W K, *et al.* Longevity and turnover of roots in the shortgrass steppe: influence of diameter and depth. *Plant Ecology*, 2002, 159(2): 241-251.
- [50] Wells C E, Glenn D M, Eissenstat D M. Changes in the risk of fine-root mortality with age: a case study in peach, *Prunus persica* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 2002, 89(1): 79-87.
- [51] Mei L, Wang Z Q, Cheng Y H, *et al.* A review: factors influencing fine root longevity in forest ecosystems. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(4): 704-710.
梅莉, 王政权, 程云环, 等. 林木细根寿命及其影响因子研究进展. *植物生态学报*, 2004, 28(4): 704-710.
- [52] Wang Z, Ding L, Wang J, *et al.* Effects of root diameter, branch order, root depth, season and warming on root longevity in an alpine meadow. *Ecological Research*, 2016, 31(5): 739-747.
- [53] van der Krift T A J, Berendse F. Root life spans of four grass species from habitats differing in nutrient availability. *Functional Ecology*, 2002, 16(2): 198-203.
- [54] Wu Y, Deng Y, Zhang J, *et al.* Root size and soil environments determine root lifespan: evidence from an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Ecological Research*, 2013, 28(3): 493-501.
- [55] van Vliet A J, Schwartz M D. Phenology and climate: the timing of life cycle events as indicators of climatic variability and

- change. *International Journal of Climatology*, 2002, 22(14): 1713-1714.
- [56] Milchunas D G, Morgan J A, Rosier A R, *et al.* Root dynamics and demography in shortgrass steppe under elevated CO₂, and comments on minirhizotron methodology. *Global Change Biology*, 2005, 11(10): 1837-1855.
- [57] Sindhøj E, Hansson A C, Andrén O, *et al.* Root dynamics in a semi-natural grassland in relation to atmospheric carbon dioxide enrichment, soil water and shoot biomass. *Plant & Soil*, 2000, 223(1/2): 255-265.
- [58] Leadley P W, Niklaus P A, Stocker R, *et al.* A field study of the effects of elevated CO₂ on plant biomass and community structure in a calcareous grassland. *Oecologia*, 1999, 118(1): 39-49.
- [59] Volder A, Gifford R M, Evans J R. Effects of elevated atmospheric CO₂, cutting frequency, and differential day/night atmospheric warming on root growth and turnover of *Phalaris* swards. *Global Change Biology*, 2007, 13(5): 1040-1052.
- [60] Arnone J A, Zaller J G, Spehn E M, *et al.* Dynamics of root systems in native grasslands: effects of elevated atmospheric CO₂. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 73-85.
- [61] Anderson L J, Derner J D, Polley H W, *et al.* Root responses along a subambient to elevated CO₂ gradient in a C₃-C₄ grassland. *Global Change Biology*, 2010, 16(1): 454-468.
- [62] Phillips D L, Johnson M G, Tingey D T, *et al.* Effects of elevated CO₂ on fine root dynamics in a Mojave Desert community: a FACE study. *Global Change Biology*, 2006, 12(1): 61-73.
- [63] Wu Y, Jing Z, Deng Y, *et al.* Effects of warming on root diameter, distribution, and longevity in an alpine meadow. *Plant Ecology*, 2014, 215(9): 1057-1066.
- [64] Kreyling J, Beierkuhnlein C, Pritsch K, *et al.* Recurrent soil freeze-thaw cycles enhance grassland productivity. *New Phytologist*, 2008, 177(4): 938-945.
- [65] Edwards E J, Benham D G, Marland L A, *et al.* Root production is determined by radiation flux in a temperate grassland community. *Global Change Biology*, 2004, 10(2): 209-227.
- [66] Ditomaso J M, Kyser G B, Piroosko C B. Effect of light and density on yellow starthistle (*Centaurea solstitialis*) root growth and soil moisture use. *Weed Science*, 2003, 51(3): 334-341.
- [67] Stewart A M, Frank D A. Short sampling intervals reveal very rapid root turnover in a temperate grassland. *Oecologia*, 2008, 157(3): 453-458.
- [68] Ren A T, Narkesi W, Lu W H, *et al.* Effect of the arbuscular mycorrhizal fungi on the dynamic characteristics of fine root growth and biomass of alfalfa. *Acta Botanica Borealo-Occidentalia Sinica*, 2014, 34(12): 2535-2543.
任爱天, 娜丽克斯·外里, 鲁为华, 等. AM 真菌对紫花苜蓿细根生长及其生物量动态特征的影响. *西北植物学报*, 2014, 34(12): 2535-2543.
- [69] Ren A T, Lu W H, Yang J J, *et al.* Seasonal change patterns in the production and mortality of fine roots in cotton and alfalfa. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(6): 213-219.
任爱天, 鲁为华, 杨洁晶, 等. 棉花、苜蓿细根生长和死亡的季节变化. *草业学报*, 2015, 24(6): 213-219.
- [70] Xun J J, Li J Y, Chen J W, *et al.* Relationships of fine root standing length of *Caragana korshinskii* seedlings with environmental factors. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(4): 764-771.
荀俊杰, 李俊英, 陈建文, 等. 幼龄柠条细根现存量与环境因子的关系. *植物生态学报*, 2009, 33(4): 764-771.
- [71] Huang G, Zhao X Y, Su Y G. Root dynamics of three grasses in Horqin sandy land of China. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(6): 1161-1167.
黄刚, 赵学勇, 苏延桂. 科尔沁沙地 3 种草本植物根系生长动态. *植物生态学报*, 2007, 31(6): 1161-1167.
- [72] Huang G, Zhao X Y, Huang Y X, *et al.* The root longevity of *Artemisia halodendron* inhabiting two sandy land habitats. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(4): 755-763.
黄刚, 赵学勇, 黄迎新, 等. 两种生境条件下差不嘎蒿细根寿命. *植物生态学报*, 2009, 33(4): 755-763.
- [73] Balogianni V G, Wilson S D, Vaness B M, *et al.* Different root and shoot responses to mowing and fertility in native and invaded grassland. *Rangeland Ecology & Management*, 2014, 67(1): 39-45.
- [74] Guo L B, Halliday M J, Siakimotu S J M, *et al.* Fine root production and litter input: Its effects on soil carbon. *Plant & Soil*, 2005, 272: 1-10.
- [75] Frank D A, Kuns M M, Guido D R. Consumer control of grassland plant production. *Ecology*, 2002, 83(3): 602-606.
- [76] Bonin C, Flores J, Lal R, *et al.* Root characteristics of perennial warm-season grasslands managed for grazing and biomass production. *Agronomy*, 2013, 3(3): 508-523.
- [77] Rytter R M, Rytter L. Quantitative estimates of root densities at minirhizotrons differ from those in the bulk soil. *Plant & Soil*, 2012, 350(1/2): 205-220.
- [78] Pärtel M, Wilson S D. Root and leaf production, mortality and longevity in response to soil heterogeneity. *Functional Ecology*, 2002, 15(6): 748-753.

- [79] Kristensen H L, Thorup-kristensen K. Root growth and nitrate uptake of three different catch crops in deep soil layers. *Soil Science Society of America Journal*, 2004, 68(2): 529-537.
- [80] Ziter C, MacDougall A S. Nutrients and defoliation increase soil carbon inputs in grassland. *Ecology*, 2013, 94(1): 106-116.
- [81] Padilla F M, de Dios Miranda J, Armas C, *et al.* Effects of changes in rainfall amount and pattern on root dynamics in an arid shrubland. *Journal of Arid Environments*, 2015, 114: 49-53.
- [82] Mann J J, Barney J N, Kyser G B, *et al.* Root system dynamics of *Miscanthus* × *giganteus* and *Panicum virgatum* in response to rainfed and irrigated conditions in California. *Bioenergy Research*, 2012, 6(2): 678-687.
- [83] Fu J M, Dernoeden P H. Creeping bentgrass putting green turf responses to two summer irrigation practices; rooting and soil temperature. *Crop Science*, 2009, 49(3): 1063-1070.
- [84] Majdi H, Damm E, Nylund J E. Longevity of mycorrhizal roots depends on branching order and nutrient availability. *New Phytologist*, 2001, 150(1): 195-202.
- [85] Zhao A F. Morphology, distribution and dynamics of root systems of *Artemisia halodendron* and *Caragana microphylla*. *Grassland of China*, 1994, 3: 15-19.
赵爱芬. 差巴嘎蒿和小叶锦鸡儿根系分布及生长动态的初步研究. *中国草地学报*, 1994, 3: 15-19.
- [86] Zhang Z S, Li X R, Zhang J G, *et al.* Root growth dynamics of *Caragana korshinskii* using minirhizotrons. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(3): 457-464.
张志山, 李新荣, 张景光, 等. 用 Minirhizotrons 观测柠条根系生长动态. *植物生态学报*, 2006, 30(3): 457-464.
- [87] Steinaker D F, Wilson S D. Belowground litter contributions to nitrogen cycling at a northern grassland-forest boundary. *Ecology*, 2005, 86(10): 2825-2833.
- [88] Solly E F, Schöning I, Boch S, *et al.* Factors controlling decomposition rates of fine root litter in temperate forests and grasslands. *Plant & Soil*, 2014, 382(1/2): 203-218.
- [89] Arnone III J A, Zaller J G. Earthworm effects on native grassland root system dynamics under natural and increased rainfall. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5(2): 152-159.
- [90] Steinaker D F, Wilson S D. Scale and density dependent relationships among roots, mycorrhizal fungi and collembola in grassland and forest. *Oikos*, 2008, 117(5): 703-710.
- [91] Aryal S K, Crow W T, Mcsorley R, *et al.* Effects of infection by *Belonolaimus longicaudatus* on rooting dynamics among St. Augustine grass and Bermudagrass genotypes. *Journal of Nematology*, 2015, 47(4): 332-331.
- [92] Ren A T. Effect of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Phosphorus Utilization and Turnover of Fine Root of Alfalfa[D]. Shihezi; Shihezi University, 2015.
任爱天. 丛枝菌根真菌(AMF)对苜蓿磷素利用效率和细根周转的影响[D]. 石河子: 石河子大学, 2015.
- [93] Treseder K K, Schimel J P, Garcia M O, *et al.* Slow turnover and production of fungal hyphae during a Californian dry season. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(9): 1657-1660.
- [94] Vogt K A, Vogt D J, Bloomfield J. Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. *Plant & Soil*, 1998, 200(1): 71-89.