

基于根系发育分级的砂壤土下成熟林木根系构型分析

祝 维¹ 余立璇¹ 赵德海² 贾黎明^{1*}

¹北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083; ²Warnell School of Forestry and Natural Resources, The University of Georgia, Athens, GA 30602, USA

摘 要 基于根系发育分级标准分析不同等级根系的形态特征和各级根系的生长发育策略, 可以为未来成熟林木根系预测和模型构建提供参考。该研究以30多年生的两个毛白杨(*Populus tomentosa*)和一个刺槐(*Robinia pseudoacacia*)的根系系统为研究对象, 通过全挖法获取研究材料, 以Rose (1983)提出的发育分级标准作为根系分级标准, 分析了不同等级根系的基径、根长、连结长度、根系数量等形态特征以及不同等级根系间的拓扑关系。研究结果表明: 1) 3个根系系统的修正拓扑指数 q_a 、 q_b 均接近于0, 拓扑指数 TI 均接近于0.5, 说明3个根系系统均呈现叉状分支; 3个根系系统垂直分布最深达到5.7–6.4 m, 水平分布最长达到7.6–13.5 m; 同一树种根系存在连生关系。2) 3个根系系统能够分支到7–8级根; 一级根基径和长度显著高于后几级根, 一级根基径是后几级根的5.79–36.92倍, 一级根长度是后几级根的1.45–9.11倍; 根系数量随着根系等级增加先增后减, 在三级根上达到最大值。3) 在前三级根中, 各级根上的连结长度从根基到根尖变化不大, 说明子级根在母级根上分布均匀, 能够充分高效地吸收土壤资源。4) 母级根对子级根的基径拟合线性方程斜率, 一级根最小(平均斜率0.15), 二级根和三级根的斜率相差不大(平均斜率0.34、0.35), 说明一级根优先发育自身直径, 达到锚固和支撑的作用, 二、三级根则会优先发育子级根, 通过不断增强子级根以达到高效占领土壤空间的目的。5) 基径对长度的拟合线性方程斜率随着根系等级增加而增加(平均斜率从10.46增长至90.43), 说明高级别根系会倾向于发展根系长度来达到探索资源、拓展空间的目的。

关键词 发育分级标准; 根系分级; 根系构型; 成熟林木; 砂壤土

祝维, 余立璇, 赵德海, 贾黎明 (2019). 基于根系发育分级的砂壤土下成熟林木根系构型分析. 植物生态学报, 43, 119–130. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0269

Architectural analysis of root systems of mature trees in sandy loam soils using the root development classification

ZHU Wei¹, YU Li-Xuan¹, ZHAO De-Hai², and JIA Li-Ming^{1*}

¹Ministry of Education Key Laboratory of Silviculture and Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ²Warnell School of Forestry and Natural Resources, The University of Georgia, Athens, GA 30602, USA

Abstract

Aims Understanding the differences in root architectural strategies among the species and the differences in morphological characteristics among different root orders will facilitate our understanding root growth and development strategies, and thus provide a basis for predicting and modeling the root systems for mature trees. In this study, we analyzed the morphological characteristics and topological relationships for the root systems of two *Populus tomentosa* trees and one *Robinia pseudoacacia* tree.

Methods A method combining both excavation and analysis was applied to extract and quantify root architectural characteristics of the three root systems. The morphological characteristics such as root basal diameter, root length, link length, and root number of different root orders were described using the developmental analysis method of Rose (1983), and their topological relationships were analyzed.

Important findings 1) The modified topological indices q_a and q_b were close to 0, and the topological index TI was close to 0.5 for all three root systems, indicating their dichotomous structure. The depth and width of the systems ranged from 5.7 to 6.4 m and from 7.6 to 13.5 m, respectively. Root grafts occurred in the same species. 2) The root systems could have the seventh or eighth order roots. The basal root diameter and root length significantly

收稿日期Received: 2018-10-30 接受日期Accepted: 2019-01-30

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFD0600403)。Supported by the National Key R&D Program of China (2016YFD0600403).

* 通信作者Corresponding author (jlm@bjfu.edu.cn)

decreased with increasing root order. The first order roots had 5.79–36.92 times the basal diameter and 1.45–9.11 times the length of higher order roots. With increasing root order, the root number increased, and reached a maximum value for the third order roots, and then decreased. 3) In roots of each of the first three orders, the link length varied little from the root base towards its tip, indicating that the child roots were distributed evenly on their parent roots and thus help trees absorb soil resources more efficiently. 4) The regression of basal diameters of child roots on basal diameters of their mother roots showed that the smallest slope for the first order roots (average slope 0.15) and no big difference in the slope between the second and third order roots (0.34 versus 0.35). This suggested that the first order roots developed their own diameter first for anchoring and supporting the tree, while the second and third order roots developed their child roots to facilitate nutrient uptake from the soil. 5) The regression of root length on root basal diameter suggested that the slope increased from 10.46 to 90.43 with increasing root order, which implies that the higher order roots tended to develop their length to explore resources and expand their space.

Key words developmental classification standard; root system classification; root architecture; mature tree; sandy loam soil

Zhu W, Yu LX, Zhao DH, Jia LM (2019). Architectural analysis of root systems of mature trees in sandy loam soils using the root development classification. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 119–130. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0269

根系是树木的重要器官, 是树木生长发育的基础。根系构型是指根系在生长介质中的空间排列和分布(Lynch, 1995), 结构根的框架定义了吸收根的位置, 从而定义了水和养分的吸收与传导(Lynch, 1995; Pagès *et al.*, 2000)。具体来说, 根系构型包括立体几何构型和平面几何构型(严小龙等, 2000)。根系构型对林木的稳定性、锚定能力、水分养分运移以及根系竞争等关键的生态过程起着重要作用(Fitter, 1987; Lynch, 1995; Danjon *et al.*, 2008)。

对根系构型的精确评估需要挖掘根部甚至整个根系统, 这是昂贵且耗时的(Smit *et al.*, 2000; Danjon & Reubens, 2008)。这就是在根系构型的详细研究中研究个体数量较少的原因(Vercambre *et al.*, 2003; Danjon *et al.*, 2005, 2013; Wagner *et al.*, 2011; Valdes-Rodriguez *et al.*, 2013), 而对成熟林木的根系研究相对更少。有学者们使用三维仪器和软件来深入探究成熟林木尤其是相当大的根系的结构与功能(Danjon & Reubens, 2008), 比如Gärtner等(2009)提出用三维激光扫描(TLS)技术来为成熟云杉(*Picea abies*)林木根系建立三维模型, 为根系锚固研究和根系年轮研究奠定基础; Danjon等(2005)使用3D数字化设备对海岸松(*Pinus pinaster*)成熟林木的根系结构和抗风力进行探究; 还有学者用吊车获取了10个不同树种的106个成熟林木根系系统, 揭示根系构型中物种、环境、根大小和根类型之间的关系(Vennetier *et al.*, 2015); Osawa等(2010)在西伯利亚多年冻土区通过挖掘法获取了不同林龄(幼龄林、成熟林和过熟林)的落叶松(*Larix gmelinii*)树根, 研究

了完整根系的空间结构、根系分布与冠层分布的关系以及根系结构与土壤因子的关系。成熟林木的完整根系系统中各级根系间的几何形态和拓扑结构对根系结构-功能的研究具有重要意义, 但是因为工作复杂且繁琐, 至今没有研究深入和详细地探索过。

根系分级一般有三种: 一种是依赖于发育模型(Rose, 1983), 其中来自茎干基部的那些根被称为轴, 连续地承载更高阶的侧向根; 一种是从形态角度出发, 基于Strahler (1957)的地貌系统, 颠倒了分类方向, 因此所有终端分支都是一级, 2个一级根的融合产生二级根, 以此类推; 还有一种是基于连结的(Fitter, 1986), 每个“连结”(两个节点之间的根长度)被赋予其自己的身份, 随着根系系统的发展逐步变化, 从而反映不断变化的生理功能。近20年来对于细根不同根序根系的形态和功能研究甚多。自从Pregitzer等(2002)关于北美9个树种根系系统尖端前三级(以第二种分级标准定义的)根序之间形态指标、碳(C)含量、氮(N)含量的差异的研究报道后, 国内外开始出现各种从根序角度探究细根形态和功能的报道(常文静和郭大立, 2008; Guo *et al.*, 2008; Salahuddin *et al.*, 2018)。显然不同根序尺度上根尖前几级根系形态与功能的研究已经非常透彻, 但是除根尖以外的整个根系系统的相关研究却非常少。

在采用全挖法研究林木的完整根系构型过程中, 由于成熟林木庞大的根系系统很难获取末端根系, 采用细根分级方法(即形态分级方法(Pregitzer *et al.*, 2002))会导致分级混乱。因此, 我们以Rose (1983)

的发育分级标准作为本研究的根系分级标准。毛白杨(*Populus tomentosa*)和刺槐(*Robinia pseudoacacia*)是华北黄泛平原砂壤土立地上的主要造林树种,以它们成熟林木的根系系统为研究对象,采用全挖法获取根系材料,通过寻找3个完整根系系统的构型共同性,来解答以下两个科学问题: (1)在发育分级标准的前提下,成熟林木完整根系系统各级根系形态特征如何(即结构分析)? (2)在发育分级标准中,各级根系的生长发育策略如何(即功能分析)?

1 材料和方法

1.1 研究地概况

研究地位于山东省高唐县国有旧城林场(36.81° N, 116.09° E), 海拔30 m, 属于黄泛冲积平原。该地属暖温带半干旱季风区域大陆性气候, 具有显著的季节变化, 光照充足, 热量丰富。年降水量544.7 mm, 降水主要集中在7–8月, 年蒸发量1 880 mm, 年平均气温12.0–14.1 °C, 极端最高气温41.2 °C, 极端最低气温–20.8 °C。年日照时间达2 651.9 h, 无霜期204天, 地下水位6 m左右, 土壤质地为砂壤土(砂粒含量65%)。

在相邻的两片纯林和混交林内(表1)分别设定3个30 m × 30 m样地, 根据样地的平均树高及平均胸径选取平均标准木。在纯林内选择1株毛白杨平均标准木(基径42.9 cm, 胸径35.0 cm, 树高30.5 m), 混交林内选择相邻的1株毛白杨(基径37.2 cm, 胸径35.9 cm, 树高27.8 m)与1株刺槐(基径31.6 cm, 胸径25.1 cm, 树高20.8 m)。通过基径处的年轮数得知纯林内毛白杨的树龄为38年, 混交林内毛白杨的树龄为35年, 混交林内刺槐的树龄为34年。

1.2 根系挖掘方法

伐去所选取的平均标准木的地上部分, 使用铁锹、小铲子、螺丝刀等工具, 对平均标准木的根系平均生长空间进行完全挖掘, 尽量保证整个根系系统的完整性和空间性。纯林内毛白杨的主体挖掘范围为直径6 m的圆形大坑, 平均垂直深度1.5 m; 混交林内相邻的毛白杨和刺槐采取同时挖掘的方式, 挖掘范围为长7.5 m、宽5.5 m的方形大坑, 平均垂直深度1.5 m。3个根系系统完全挖掘出来后, 每个根系系统在水平方向和垂直方向分别选择3–5个根系进行追踪式挖掘, 直至挖掘到终点。3个根系系统分别设定的挖掘空间范围能观测到研究目标树几乎所有的根系系统。

1.3 根系参数测定与数据分析

本研究以Rose (1983)提出的发育分级标准为根系分级标准, 在本研究中, 我们将从根桩上生长出来的根定义为一级根, 生长在一级根上的子级根定义为二级根, 二级根上生长的子级根定义为三级根, 以此类推。将每一级根认定为由下一级根分割的多个连结, 记录每段连结的根系等级和连结顺序, 记录方式图解见Ozier-Lafontaine和Sillon (1999), 测定每条根系的基径以及每段根系连结的长度(连结长度), 每条根的各段连接之和即为这条根的根系长度, 每级根内各条根总数即为这一级根的根系数量。测量至基径2 mm的根系(因为2 mm以下的根系在挖掘过程中极难保留, 且2 mm以上的根系足以描述一个成熟林木的完整根系构型和分析其根系功能, 因此本研究所提到的根系系统指的是基径2 mm以上的完整根系系统)。根据此原始数据, 进行各级根系形态结构分析并计算拓扑指标(Fitter &

表1 毛白杨纯林与毛白杨刺槐混交林林地基本信息表
Table 1 General information of sample plots in *Populus tomentosa* stand and mixtures with *P. tomentosa* and *Robinia pseudoacacia*

林型 Stand type	树种 Tree species	平均胸径 Average DBH (cm)	平均树高 Average tree height (m)	株行距 Plant & row spacing (m)	平均冠幅 Average crown width (m)	间伐措施 Thinning treatment
毛白杨纯林 <i>Populus tomentosa</i> stand	毛白杨 <i>P. tomentosa</i>	36.1	35.5	6 × 6	7.0	造林后第十年间伐除去刺槐, 以前的混交林成为现有纯林 All <i>R. pseudoacacia</i> trees were removed from mixed-species stand after 10 years of planting, resulting in <i>P. tomentosa</i> pure stand
毛白杨×刺槐混交林 Mixtures with <i>P. tomentosa</i> and <i>Robinia pseudoacacia</i>	毛白杨 <i>P. tomentosa</i>	37.0	26.4	3 × 6	6.6	无 None
毛白杨×刺槐混交林 Mixtures with <i>P. tomentosa</i> and <i>R. pseudoacacia</i>	刺槐 <i>R. pseudoacacia</i>	25.1	21.1	3 × 6	8.6	无 None

DBH, diameter at breast height.

Stickland, 1991; Oppelt *et al.*, 2001)。

所有的数据整理在Excel 2016中完成。单因素方差分析和协方差分析在SPSS 13.0里完成,采用单因素方差分析方法分析不同根系等级之间形态指标的差异,采用协方差分析方法对线性拟合方程的斜率做差异显著性检验。在Origin 2017中进行线性拟合、指数拟合和单峰函数拟合(其方程、 p 值以及 R^2 与在R语言中得出的结果一致),并制作箱线图、拟合图和组图。

2 结果

2.1 根系最大生长空间

纯林毛白杨、混交林毛白杨、混交林刺槐根系系统水平延伸范围(距根桩直线距离)最远分别为7.6、13.5和8.5 m,垂直扎根距离(距地面直线距离)最深分别为5.7、6.4和5.9 m(表2)。在水平方向上,所追踪的根系均未达到最终状态,对于一些向下生长的根系,其极有可能再重新向水平方向生长,因此根系的水平生长最远空间不能确定。还有一部分根是与同种另一株树的根系连生,在纯林和混交林中均发现这种现象。在混交林中未发现不同树种之间的根系连生,虽然有严重的挤压、扭曲和变形使其外形极像连生,但它们仍独立生长,韧皮部无黏合

的痕迹。而在垂直范围内,大部分根系都能追踪到头,末端直径0.02–0.76 mm。

从所挖掘根系的生长状态来看,所研究的根系系统属于二态型根系(图1)。受到降水入渗深度的影响,大部分的根系集中在1.2–1.5 m,受到地下水水位的影响,有一部分根会向下扎根直至地下水位,但这一部分根非常少,且会以较细直径和较低直径变化率向下延伸。

2.2 根系系统中拓扑指标计算

3个根系系统的修正拓扑指数 q_a 、 q_b 均接近于0($q_a = 0.02$ 、 0.03 、 0.02 , $q_b = -0.0002$ 、 0.0040 、 -0.0060),以及拓扑指数 TI 均接近于0.5($TI = 0.50$ 、 0.56 、 0.50)(表3)。说明3个根系系统均接近于叉状分枝(其中鱼尾形分支 $q_a = q_b = 1$, $TI = 1$;叉状形分支 $q_a = q_b = 0$, $TI = 0.5$)。

2.3 各级根系基部直径、长度、数量的形态特征

基部直径和根系长度随着根系等级增加而减小,最后趋于平稳(图2)。3个根系系统的基部直径都是一级根最大,3个根系系统的一级根平均基径分别为10.60、10.54和7.38 cm,分别是后几级根的5.81–21.21、8.38–26.35和5.79–36.92倍。且一、二级根与后几级根都差异极显著($p < 0.0001$),而从三级根开始其根系基部直径差异不显著($p > 0.05$)。3个

表2 毛白杨及刺槐3个根系系统的被追踪根系终点状态描述
Table 2 Description of end states of the tracked roots in three root systems

	追踪根系编号 Code of the tracked roots	纯林毛白杨 <i>Populus tomentosa</i> in pure stand		混交林毛白杨 <i>P. tomentosa</i> in mixed stand		混交林刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i> in mixed stand	
		距离/深度 Distance/ depth (m)	终点状态 End state	距离/深度 Distance/ depth (m)	终点状态 End state	距离/深度 Distance/ depth (m)	终点状态 End state
水平根 Lateral root	1	3.3	萌生幼树 Sapling from root sprouting	8.6	与邻株连生 Root grafted with neighbor tree	6.5	垂直向下生长 Vertically downward growth
	2	5.1	与邻株连生 Root grafted with neighbor tree	11.1	分叉 Branching	8.2	分叉 Branching
	3	6.1	垂直向下生长 Vertically downward growth	13.5	垂直向下生长 Vertically downward growth	8.5	垂直向下生长 Vertically downward growth
	4	6.4	垂直向下生长 Vertically downward growth				
	5	7.6	垂直向下生长 Vertically downward growth				
垂直根 Vertical root	1	3.1	到头,末端直径0.3 mm To the end, root tip diameter 0.3 mm	4.0	到头,末端长瘤 To the end, with tumor	2.7	竖直向上生长 Vertically upward growth
	2	4.3	到头,末端直径0.3 mm To the end, root tip diameter 0.3 mm	4.3	到头,末端直径0.5 mm To the end, root tip diameter 0.5 mm	3.7	到头,末端直径0.3 mm To the end, root tip diameter 0.3 mm
	3	5.7	到头,末端直径0.25 mm To the end, root tip diameter 0.25 mm	4.3	到头,末端直径0.76 mm To the end, root tip diameter 0.76 mm	5.9	到头,末端直径0.02 mm To the end, root tip diameter 0.02 mm
	4			6.4	向西转弯 Bend to the west		

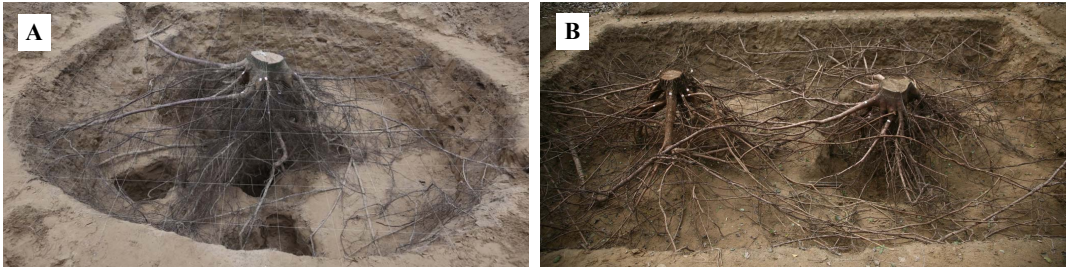


图1 纯林毛白杨(A)、混交林毛白杨和刺槐(B)根系系统实拍图(镜头位置为东边)。
Fig. 1 Photos of root systems of *Populus tomentosa* in pure stand (A), *P. tomentosa* and *Robinia pseudoacacia* in mixed stand (B) (Lens position to the east).

表3 毛白杨及刺槐3个根系系统拓扑指标参数
Table 3 The values of the topological indices for three root systems

根系系统 Root system	a (A)	P_e	V_0 (M)	b	q_a	q_b	TI
纯林毛白杨 <i>Populus tomentosa</i> in pure forest	29	8 367	793	10.551	0.02	-0.000 2	0.50
混交林毛白杨 <i>P. tomentosa</i> in mixed forest	61	21 322	1 456	14.644	0.03	0.004 0	0.56
混交林刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i> in mixed forest	21	3 990	465	8.581	0.02	-0.006 0	0.50

a (A), 最长通道根基到根终端连结数量; P_e , 所有通道根基到根终端通道的连结总数; V_0 (M), 外部连结总和; b , 根系平均拓扑长度 $b = Pe/V_0$; $q_a = \frac{a-1-\ln V_0/\ln 2}{V_0-1-\ln V_0/\ln 2}$; $q_b = \frac{b-1-\ln V_0/\ln 2}{\frac{V_0+1}{2}-V_0^{-1}-\ln V_0/\ln 2}$; $TI = \lg A/\lg M$ (Oppelt *et al.*, 2001).

a (A), number of links in the longest unique path from the base link to an exterior link; P_e , sum of numbers of links in all possible unique paths from the base link to all exterior links; V_0 (M), number of exterior links; b , average topological length $b = Pe/V_0$; $q_a = \frac{a-1-\ln V_0/\ln 2}{V_0-1-\ln V_0/\ln 2}$; $q_b = \frac{b-1-\ln V_0/\ln 2}{\frac{V_0+1}{2}-V_0^{-1}-\ln V_0/\ln 2}$; $TI = \lg A/\lg M$ (Oppelt *et al.*, 2001).

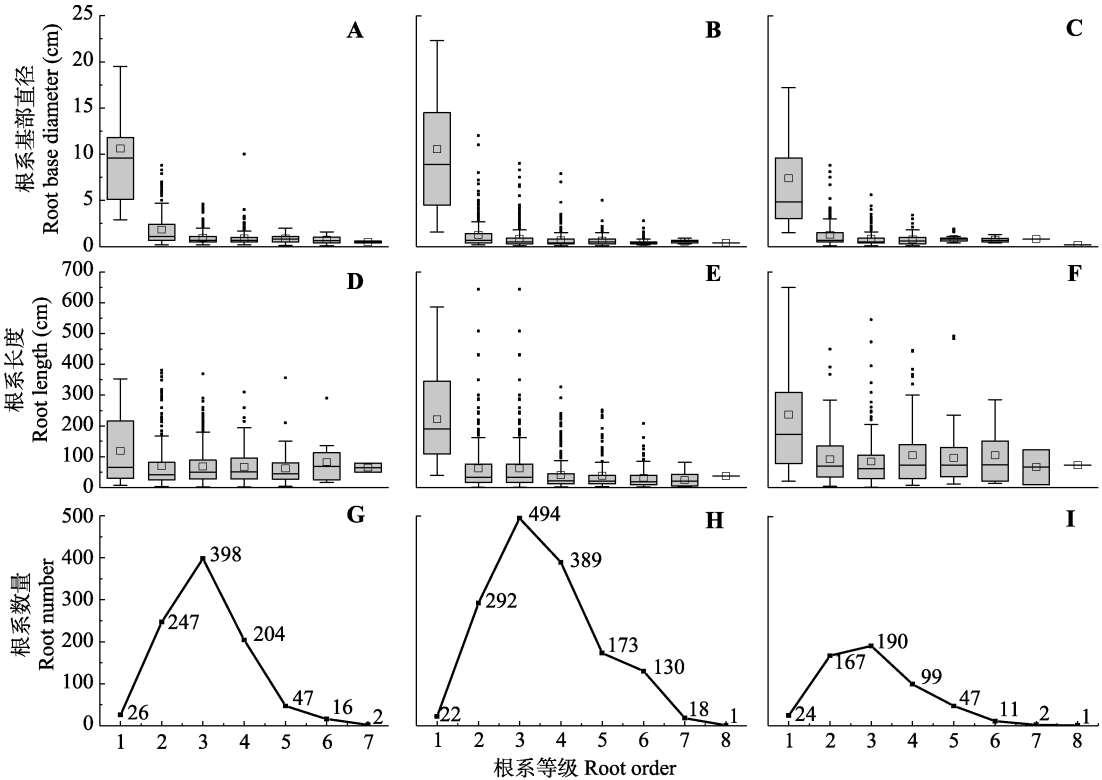


图2 纯林毛白杨(A、D、G)、混交林毛白杨(B、E、H)和刺槐(C、F、I)根系系统不同等级根系基部直径、长度、数量的分布格局图。箱线图上的虚点代表异常点。箱线图上的正方形代表平均值。
Fig. 2 Variations of basal diameter, length, and number of roots for different order roots in root systems of *Populus tomentosa* in pure forest (A, D, G), *P. tomentosa* in mixed forest (B, E, H), and *Robinia pseudoacacia* in mixed forest (C, F, I). The individual points on the box plots represent outliers, the squares on the box plots represent the average.

根系系统的根系长度都是一级根最长,且一级根都显著高于后几级根($p < 0.05$),三个根系系统的一级根平均长度分别是118.90、221.71和236.81 cm,分别是后几根的1.45–1.95、3.55–9.11和2.26–3.56倍。从二级根开始各级根系长度差异不显著($p > 0.05$)。根系数量随着根系等级增加先增加后降低,在三级根上达到最高,分别为纯林毛白杨398条、混交林毛白杨494条、混交林刺槐190条。

为了能更加清楚地表达根系等级与根系基径、长度、数量的关系,我们将各形态指标与根系等级之间进行了拟合(表4)。各形态指标与根系等级之间都有着极显著的相关性($p < 0.01$)。根系的基径、长度与根系等级之间都可以用指数函数拟合,基径与根系等级的拟合优度较高($R^2 = 0.48$ 、 0.41 、 0.37),但长度与根系等级的却很低($R^2 = 0.01$ 、 0.12 、 0.08),根系数量与根系等级之间用Origin软件单峰拟合的拟合优度很高($R^2 = 0.99$ 、 0.91 、 0.94)。

2.4 各级根系从根基到根尖各段连结长度变化探究

从图3可以看出,前三级根根系从根基到根尖,各段连结长度的变化不大。为了能够更加直观地分析这种趋势,我们在每个根系系统的前三级根中各挑选5–8个连结数量靠前的根,将连结顺序(从根基到根尖)与累积连结长度做线性拟合,发现平均决定系数 R^2 为0.87, p 值均小于0.05(数据未展示)。

2.5 各级根系作为母级根与其子级根关于基部直径的拓扑关系

母级根基部直径与其子级根基部直径平均值存在正相关的关系,且相关关系极显著($p < 0.0001$)(图4)。以一级根为母级根的子级根基部直径与母级

根基部直径的线形方程决定系数均大于0.5,而以二、三级根为母级根的决定系数均大于0.7,在以二、三级根为母级根的母级根与子级根基部直径相关关系上比以一级根为母级根有着更好的线形关系。以一级根为母级根的线形回归方程斜率(0.13、0.14、0.17)明显要低于以二级根(0.35、0.31、0.37)、三级根(0.39、0.25、0.40)为母级根($p < 0.01$),而以二、三级根为母级根之间的斜率相差不大($p > 0.05$)。

2.6 各级根系基部直径与根系长度的相关关系

根系基部直径与根系长度均呈现正相关关系,除刺槐一级根($p > 0.05$)以外,其他线形方程的相关关系显著($p < 0.05$ 、 $p < 0.01$ 、 $p < 0.001$ 、 $p < 0.0001$)(图5)。刺槐一级根的线性方程拟合优度较低($R^2 = 0.09$),其他的基部直径与根系长度的线性方程决定系数 R^2 都在0.3以上。随着根系等级的增高,三个根系系统的根系基部直径与根系长度的线形回归方程斜率均呈现增加的趋势,其中纯林毛白杨的线性方程斜率从8.04增长至93.93,混交林毛白杨从11.53增长至48.05,混交林刺槐从11.80增长至129.31。

3 讨论

3.1 砂壤土上成熟林木生长空间

植物根系分布深度受树种(Fan *et al.*, 2017),降水(Schenk & Jackson, 2002a, 2005),土壤厚度和土壤质地、地形(Schenk & Jackson, 2005; Xu & Li, 2008; Fan *et al.*, 2017),地下水位(Fan *et al.*, 2017; Di *et al.*, 2018)等影响。本研究中根系的扎根深度最远达到6.4 m(研究地的地下水位6 m左右),而根系系

表4 毛白杨与刺槐根系基径、长度、数量与根系等级的拟合结果

Table 4 Results of fitting regression models of *Populus tomentosa* and *Robinia pseudoacacia*—regressing root diameter, length, and numbers (y) on root orders (x), respectively

根形态指标 Root morphological characteristics	根系系统 Root system	方程 Regression model	拟合优度 R^2	样本量 n
基径 Basal diameter	纯林毛白杨 <i>P. tomentosa</i> in pure forest	$y = 0.86381 + 99.24471\exp(-2.32112x)$	0.484 0	940
	混交林毛白杨 <i>P. tomentosa</i> in mixed forest	$y = 0.70036 + 157.41951\exp(-2.77342x)$	0.414 9	1 527
	混交林刺槐 <i>R. pseudoacacia</i> in mixed forest	$y = 0.80671 + 91.76619\exp(-2.63586x)$	0.374 7	541
长度 Length	纯林毛白杨 <i>P. tomentosa</i> in pure forest	$y = 67.63168 + 1098.3759\exp(-3.32236x)$	0.014 6	940
	混交林毛白杨 <i>P. tomentosa</i> in mixed forest	$y = 39.71891 + 1313.84526\exp(-1.98679x)$	0.117 2	1 527
	混交林刺槐 <i>R. pseudoacacia</i> in mixed forest	$y = 92.10741 + 477664.65953\exp(-8.10278x)$	0.079 5	541
数量 Numbers	纯林毛白杨 <i>P. tomentosa</i> in pure forest	$y = 5.97738 + 396.37817\exp(-0.5((x-2.93757)/0.90608)^2)$	0.989 5	7
	混交林毛白杨 <i>P. tomentosa</i> in mixed forest	$y = 22.41349 + 474.80796\exp(-0.5((x-3.28655)/1.13184)^2)$	0.912 7	8
	混交林刺槐 <i>R. pseudoacacia</i> in mixed forest	$y = 5.83356 + 196.21954\exp(-0.5((x-2.79311)/1.01443)^2)$	0.936 7	8

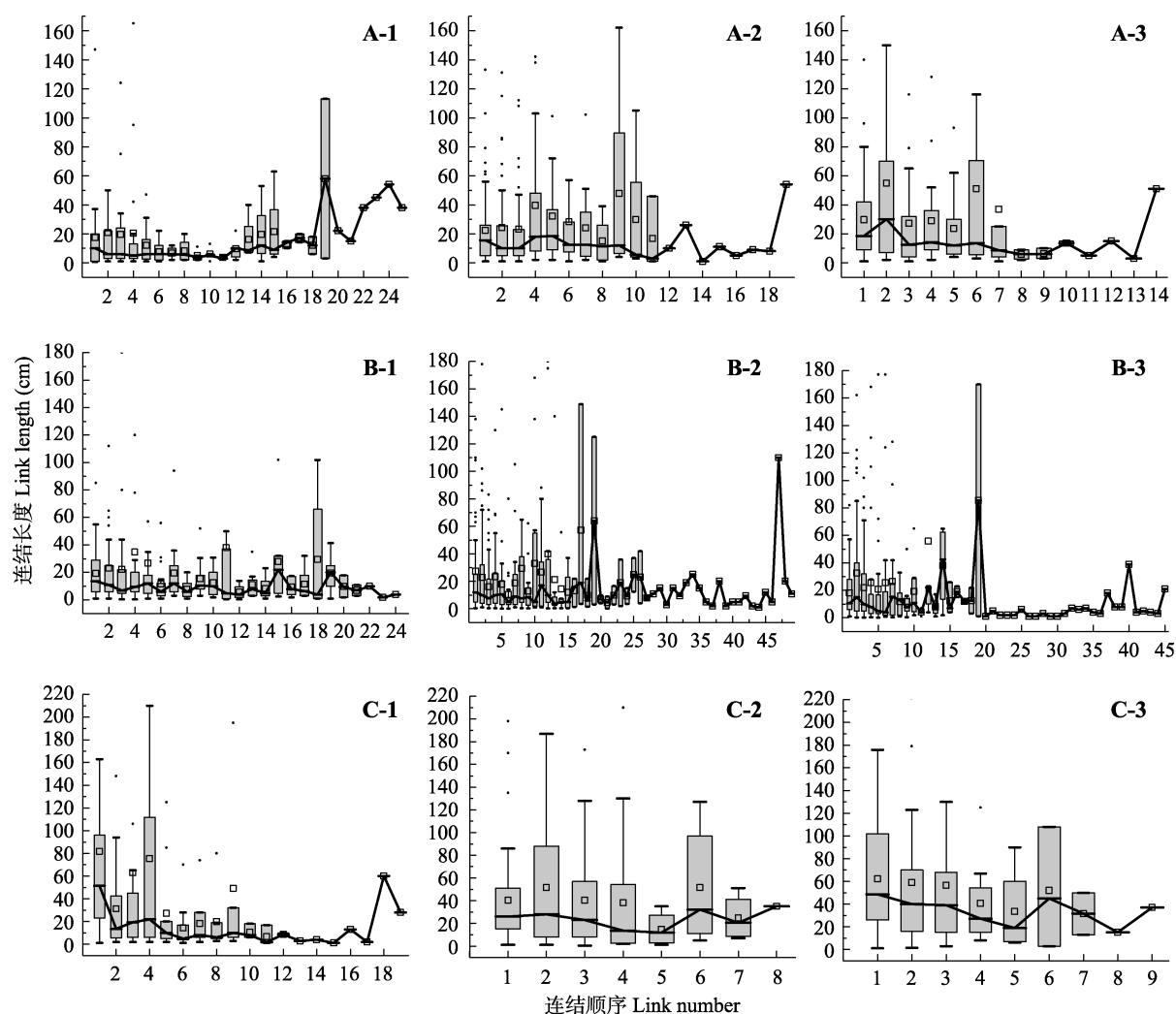


图3 纯林毛白杨(A)、混交林毛白杨(B)和刺槐(C)根系系统根基到根尖各段连结长度变化趋势图。1, 一级根。2, 二级根。3, 三级根。箱线图上的虚点代表异常点。箱线图上的正方形代表平均值。箱线图上的线条为中位数的连线。

Fig. 3 Link length variations along link sequence from the root base to the root tip in root systems of *Populus tomentosa* in pure forest (A), *P. tomentosa* in mixed forest (B), and *Robinia pseudoacacia* in mixed forest (C). 1–3 refer to root categories from first order to third order. The individual points on the box plots represent outliers, the squares on the box plots represent the average, and the lines connected the box plots.

统主体分布在1.5 m以上的土壤层。造成这种现象的原因可能是根系为适应季节性的降水, 提高了湿润季的吸水效率, 使根系在浅土层集中分布(De Deurwaerder *et al.*, 2018), 同时湿润季节较深的降雨入渗会诱导深土层根系的增殖, 促进形成相对较深的根系分布, 在这个过程中, 砂壤土的质地还可以调节水的向下渗透和向上毛细提升, 共同塑造根系的深层扎根(Fan *et al.*, 2017), 形成的深层根系可以利用地下水来缓解旱季的缺水(Di *et al.*, 2018)。

由于追踪的水平根生长到一定范围向下生长, 因此根系的水平空间范围可能会被低估, 但多次挖掘出来的同种树之间的根系连生可能扩大了根系的

资源探索空间。在季节性水资源有限的环境中, 例如季节性干旱或持续洪水发生的地方, 许多树种可能在浅层土壤中具有发育良好的侧根(Shafroth *et al.*, 2000; Schenk & Jackson, 2002b)。试验地属暖温带半干旱季风区域大陆性气候, 具有显著的季节变化, 降水集中在7–8月, 其他季节少雨。本研究的侧根平均水平范围最远达到13.5 m (冠半径的4.09倍), 表明在砂壤土上成熟林木的根系可以在少雨季节拦截珍贵的降雨, 通过探索较大的土壤区域吸收和运输长距离的土壤水分和养分(Read, 1991; Bakker *et al.*, 2006)。因此, 开发这种广泛扩展的根系可能是砂壤土上成熟林木克服季节性干旱并同时吸收土壤

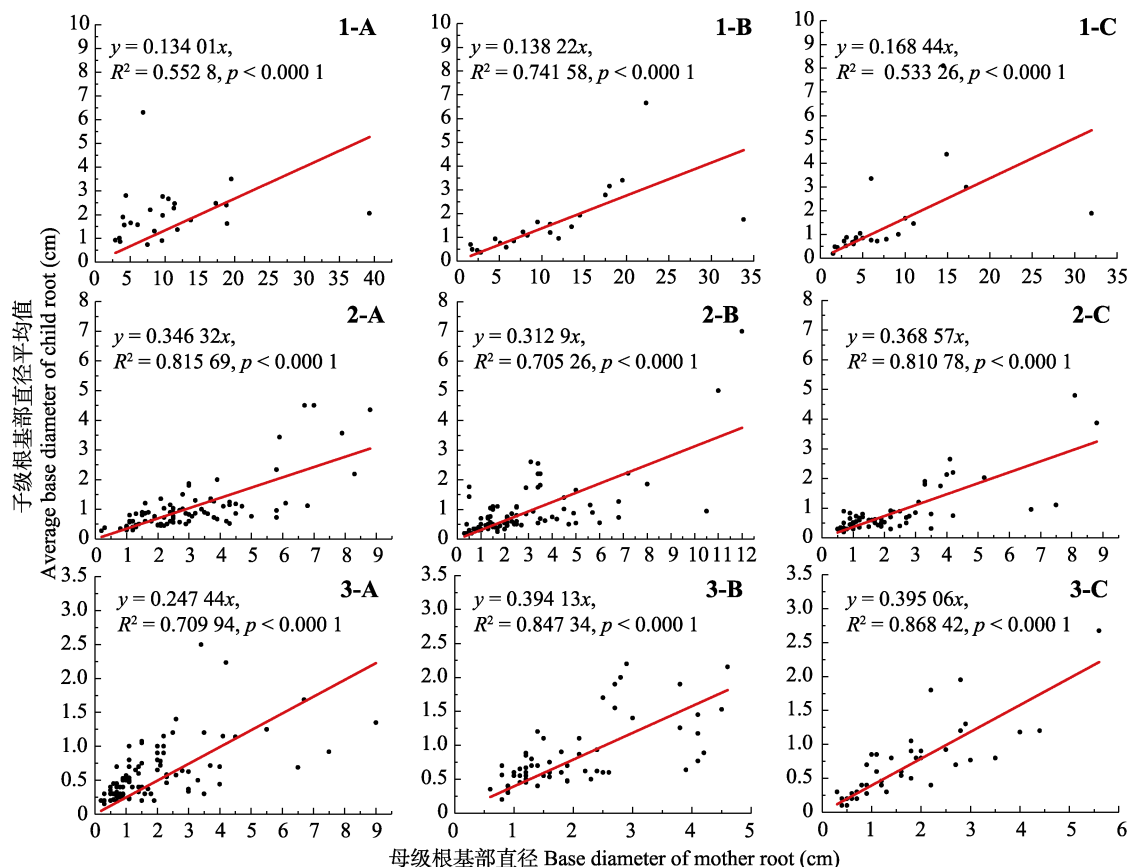


图4 母级根基部直径与子级根基部直径的相关关系图。1, 以一级根为母级根。2, 以二级根为母级根。3, 以三级根为母级根。A, 纯林毛白杨根系系统。B, 混交林毛白杨根系系统。C, 混交林刺槐根系系统。

Fig. 4 Basal diameter relationships between the mother roots and the child roots. 1, refer to mother-root categories from first order. 2, refer to mother-root categories from second order. 3, refer to mother-root categories from third order. A, root system of *Populus tomentosa* in pure forest. B, root system of *P. tomentosa* in mixed forest. C, root system of *Robinia pseudoacacia* in mixed forest.

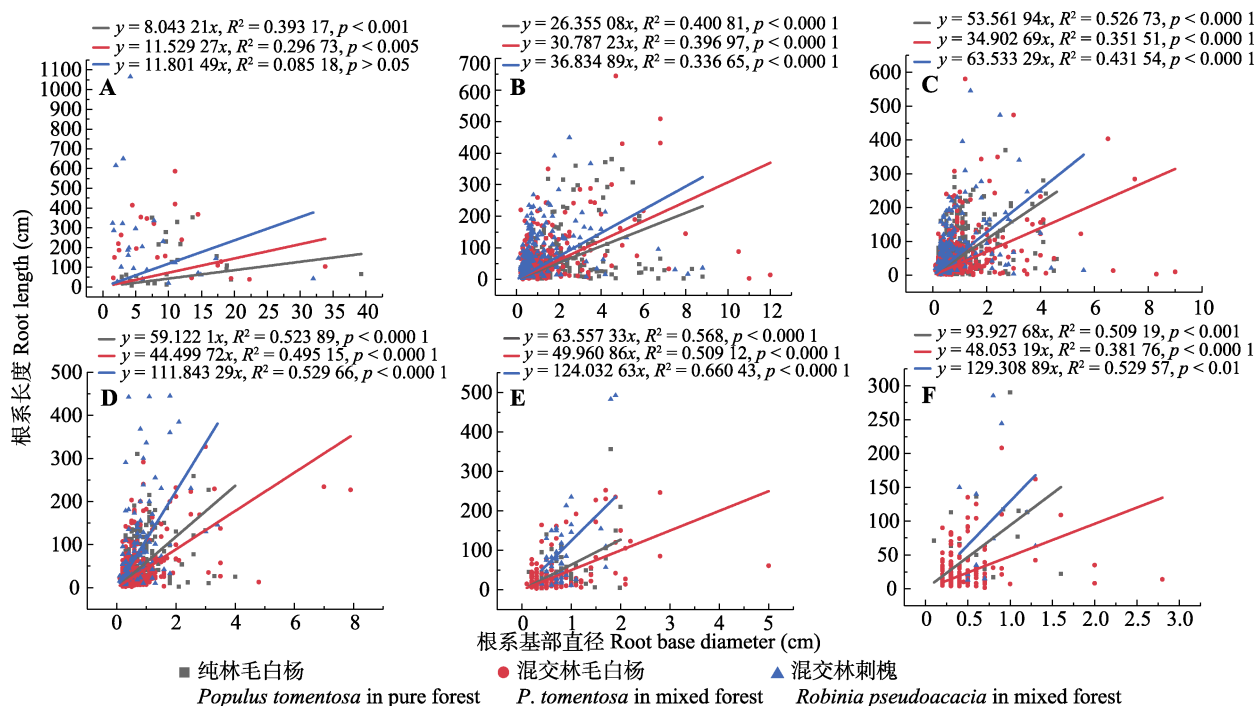


图5 不同等级根系的基部直径与根系长度的关系图。A-F, 一到六级根。

Fig. 5 Relationships between basal diameter and root length for different order roots. A-F refer to root categories from first order to sixth order.

资源的一种适应性策略。

深根和广泛侧根的同时发育也表明砂壤土上的成熟林木具有二态型根系(Pate *et al.*, 1995; Dawson & Pate, 1996; Fan *et al.*, 2017)以适应这种季节性水分限制环境。

3.2 各级根系形态特征

本研究是以Rose (1983)提出的发育命名系统为根系分级标准, 将从根桩上生长出来的根作为一级根, 从一级根上长出来的根定义为二级根, 以此类推, 上下级根是连续承载的关系, 最外围的根存在各级根, 按照这种分级方法, 根系数量随根序的变化趋势是存在多种可能的。而常见的研究细根的分级系统(Pregitzer *et al.*, 2002)是将根系系统最外围的根尖作为一级根, 两个一级根相会形成二级根, 以此类推, 上下级根是融合的关系, 最外围的根只有一级根, 按照细根的分级方法, 根系数量随根序的增加只能单调递减。所以两种分级方法的逻辑是完全不同的, 得出来的关于根系数量的结果肯定是不一样的。在发育分级系统下, Ozier-Lafontaine等(1999)在对3.5年生的木本植物*Gliricidia sepium*的研究中发现随着根系等级的增加, 根系数量先增后减, 根系数量在二级根上达到最高, 但本研究的根系数量是在三级根上达到峰值, 这与一级根的定义有关, 本研究将根桩上生长的主根定义为一根, 而Ozier-Lafontaine等(1999)将主根上生长的侧根定义为一根, 因此本研究比Ozier-Lafontaine等(1999)的研究要多一级的根系。

研究发现3个根系系统根系基部直径随着根系等级的增加逐渐降低并趋于平稳, 根系基部直径与根系等级呈现指数关系。Ozier-Lafontaine等(1999)也发现根系等级分别与平均基径和平均长度有较高的拟合优度。Pregitzer等(1997)用发育分级方法在*Acer saccharum*和美国白蜡(*Fraxinus americana*)的幼苗上也发现随着根系等级的增加根系直径逐渐降低, 并且一级根的直径明显高于后几级根。根尖直径与根系等级也是一种负相关的关系(Pagès *et al.*, 2013), 因此根系基径与根尖直径可能也存在某种关系, 但尚未有实验验证。虽然本研究的分级方法与细根分级方法不同, 但我们发现细根的根序和直径的关系也可以用指数函数表示, 根序与根系直径之间是正相关关系(常文静和郭大立, 2008)。结合本研究对直径2 mm以上的根系系统的直径研究和以

往细根的研究, 可以发现沿着根桩向外围根尖扩散方向, 整个系统的根系直径大致呈现逐渐递减的趋势。

根系长度与根系等级存在负相关关系, 其线性方程拟合优度较低, 这是由于各级根系的长度存在很大变异性所导致的。根系长度由根基部直径与根直径纵向变化模式共同决定(吴茜, 2016), 还有一些外部因素影响根系长度, 比如土壤温度(Tardieu & Pellerin, 1991; Nagel *et al.*, 2009)、土壤穿透力(Bécel *et al.*, 2012)、局部养分可利用性以及养分斑块的存在(Yu *et al.*, 2015)等等, 同时, 通过挖掘法在野外获取的根系经常容易断根, 这些实验误差也会对实验结果造成一定的影响。根系连结长度作为拓扑指标中一个重要指标, 反映着根系探索资源和拓展空间的能力(Fitter & Stickland, 1991; Berntson, 1994)。根系连结长度沿根系生长方向的变化可以用来表征根系延伸策略, 根系延伸策略反映了立地的土壤养分条件以及植物的觅养特征(赵艳云等, 2015)。本研究就此做了相关研究: 沿着根系的生长方向, 三个根系系统的连结长度变化不大, 与赵艳云等(2015)对杠柳(*Periploca sepium*)和酸枣(*Ziziphus jujuba*)的研究得出的规律相同。说明: 1) 根系在延伸过程中遇到的土壤条件异质性较低; 2) 子级根在母级根上的均匀分布, 让整个根系系统成为一个均匀的系统, 使吸收根能够更充分地利用土壤养分和水资源。同时, 连结顺序(从根基到根尖)与累积连结长度呈现线性关系, 这也为我们预测根系模型奠定了理论基础。

3.3 各级根系功能分析

子级根与母级根之间在直径上存在显著的相关性, 并且这种关系适用于广泛的物种(Lecompte *et al.*, 2005; Bécel *et al.*, 2012; Wu *et al.*, 2016)。早期的这些研究对多种双子叶和单子叶植物的母级根直径和子级根直径的相关关系进行了量化分析, 并对比了不同物种(Pagès, 2014)、不同处理(Bécel *et al.*, 2012; Wu *et al.*, 2016)间这种相关关系的差异(即斜率比较), 但没有将不同根系等级间这种关系考虑进去。本研究发现成熟林木的母级根直径与子级根直径同样存在着显著正相关关系, 拟合了无截距的线性方程, 其斜率就是子级根与母级根直径的比率, Bécel等(2012)曾用子级根与母级根直径的比率变化来描述根分支模式, 比率高说明子级根直径增加超

过母级根, 根分枝模式倾向于二分型, 而不是“鲱鱼骨”形式(严小龙等, 2000), 联系到本研究, 斜率越高说明根系在发育时越倾向于优先发育子级根, 斜率越低则越优先发育母级根。本研究发现一级根作为母级根与其子级根的基径拟合线性方程斜率相对于二、三级根最低, 即一级根会倾向于优先发育自身直径, 且在发育命名系统下, 一级根在基径和长度上明显高于后几级根, 主根(即本研究中的一级根)的尺寸(直径和长度)是影响根系系统锚固功能的重要因素(Yang *et al.*, 2018), 说明一级根在整个根系系统中主要承担着支撑和锚固的作用; 二级根之后的根系相对一级根则会优先发育子级根直径, 通过不断增强子级根以达到高效占领土壤资源和空间的目的。通过拓扑指数我们可以发现本研究的3个根系系统的整体构型都是叉状分支(二分型), 因此如果研究材料的根系是“鲱鱼骨”形式(严小龙等, 2000), 那么所得出的规律可能会有所不同, 更多的规律还需要大量的试验去证明。

根系直径与长度的正相关关系, 在垂枝桦(*Betula pendula*)、欧洲云杉(*Picea abies*)和欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)三个树种的成熟林木中已被发现(Kalliokoski *et al.*, 2010); 吴茜(2016)对单子叶植物玉米(*Zea mays*)的研究中也发现了这种规律。但是尚未有研究将根系直径与长度的这种关系延伸到不同根系等级上, 尤其是成熟林木的完整根系系统。前面已经提到, 根系长度反映着根系探索资源和拓展空间的能力(Fitter & Stickland, 1991; Berntson, 1994)。在本研究中从一级根到六级根, 根系长度与基径的线性方程斜率(无截距)逐渐增高, 其斜率就是根系长度与根系直径的比率, 斜率的增高说明长度增加比直径增加得快, 这也意味着越高级别的根系, 可能会更加倾向于通过增长根系长度来达到探索资源、拓展空间的目的。当然, 与母级根和子级根关系的情况一样, 如果研究材料是“鲱鱼骨”形式的根系, 那么研究结果可能存在差异, 需要更多试验去证明。

综合以上, 砂壤土上成熟林木的一级根会倾向于积累自身生物量, 在整个根系系统中主要承担着支撑和锚固的作用, 二级根之后的根系相对一级根则会倾向于优先发育其子级根以及自身根长生长, 在整个根系系统中主要承担着探索资源和扩展范围的功能。

4 结论

本研究通过全挖法获取了砂壤土上毛白杨和刺槐的3个成熟林木的完整根系系统, 基于根系发育分级方法对3个根系系统进行形态和功能分析。研究表明: 从根系系统的整体结构上看, 砂壤土上的成熟林木通过垂直方向深根系和水平方向广泛分布以及扩散型的叉状分支结构来拓展自己的分布空间从而吸收更多的资源。从根系发育分级的角度来分析根系的结构与功能, 成熟林木的一级根尺寸明显高于后几级根, 并且一级根倾向于优先发育自身直径, 从而达到锚固和支撑的作用; 而二级根之后的各级根会倾向于优先发育子级根和增长根长, 以达到探索资源、拓展空间的目的。

参考文献

- Bakker MR, Augusto L, Achat DL (2006). Fine root distribution of trees and understory in mature stands of maritime pine (*Pinus pinaster*) on dry and humid sites. *Plant and Soil*, 286, 37–51.
- Bécel C, Vercambre G, Pagès L (2012). Soil penetration resistance, a suitable soil property to account for variations in root elongation and branching. *Plant and Soil*, 353, 169–180.
- Berntson GM (1994). Modelling root architecture: Are there tradeoffs between efficiency and potential of resource acquisition? *New Phytologist*, 127, 483–493.
- Chang WJ, Guo DL (2008). Variation in root diameter among 45 common tree species in temperate, subtropical and tropical forests in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1248–1257. [常文静, 郭大立 (2008). 中国温带、亚热带和热带森林45个常见树种细根直径变异. *植物生态学报*, 32, 1248–1257.]
- Danjon F, Khuder H, Stokes A (2013). Deep phenotyping of coarse root architecture in *R. pseudoacacia* reveals that tree root system plasticity is confined within its architectural model. *PLOS ONE*, 8, e83548. DOI: 10.1371/journal.pone.0083548.
- Danjon F, Reubens B (2008). Assessing and analyzing 3D architecture of woody root systems, a review of methods and applications in tree and soil stability, resource acquisition and allocation. *Plant and Soil*, 303, 1–34.
- Danjon F, Barker DH, Drexhage M, Stokes A (2008). Using three-dimensional plant root architecture in models of shallow-slope stability. *Annals of Botany*, 101, 1281–1293.
- Danjon F, Fourcaud T, Bert D (2005). Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *New Phytologist*, 168, 387–400.
- Dawson TE, Pate JS (1996). Seasonal water uptake and movement

- in root systems of Australian phreatophytic plants of dimorphic root morphology: A stable isotope investigation. *Oecologia*, 107, 13–20.
- De Deurwaerder H, Herve-Fernandez P, Stahl C, Burban B, Petronelli P, Hoffman B, Bonal D, Boeckx P, Verbeeck H (2018). Liana and tree below-ground water competition—Evidence for water resource partitioning during the dry season. *Tree Physiology*, 38, 1071–1083.
- Di N, Liu Y, Mead DJ, Xie YQ, Jia LM, Xi BY (2018). Root-system characteristics of plantation-grown *Populus tomentosa* adapted to seasonal fluctuation in the ground-water table. *Trees*, 32, 137–149.
- Fan Y, Miguez-Macho G, Jobbagy EG, Jackson RB, Otero-Casal C (2017). Hydrologic regulation of plant rooting depth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114, 10572–10577.
- Fitter AH (1986). The topology and geometry of plant root systems: Influence of watering rate on root system topology in trifolium pretense. *Annals of Botany*, 58, 91–101.
- Fitter AH (1987). An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytologist*, 106, 61–77.
- Fitter AH, Stickland TR (1991). Architectural analysis of plant root systems: 2. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New Phytologist*, 118, 383–389.
- Gärtner H, Wagner B, Heinrich I, Denier C (2009). 3D-laser scanning: A new method to analyze coarse tree root systems. *Forest Snow and Landscape Research*, 82, 95–106.
- Guo DL, Xia MX, Wei X, Chang WJ, Liu Y, Wang ZQ (2008). Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytologist*, 180, 673–683.
- Kallioikoski T, Sievänen R, Nygren P (2010). Tree roots as self-similar branching structures: Axis differentiation and segment tapering in coarse roots of three boreal forest tree species. *Trees*, 24, 219–236.
- Lecompte F, Pages L, Ozier-Lafontaine H (2005). Patterns of variability in the diameter of lateral roots in the banana root system. *New Phytologist*, 167, 841–850.
- Lynch J (1995). Root architecture and plant productivity. *Plant physiology*, 109, 7–13.
- Nagel KA, Kastenholz B, Jahnke S, Van Dusschoten D, Aach T, Muhlich M, Truhn D, Scharr H, Terjung S, Walter A, Schurr U (2009). Temperature responses of roots: Impact on growth, root system architecture and implications for phenotyping. *Functional Plant Biology*, 36, 947–959.
- Oppelt AL, Kurth W, Godbold DL (2001). Topology, scaling relations and Leonardo's rule in root systems from African tree species. *Tree Physiology*, 21, 117–128.
- Osawa A, Zyryanova OA, Matsuura Y, Kajimoto T, Wein RW (2010). *Permafrost Ecosystems: Siberian Larch Forests*. Springer, Dordrecht, the Netherlands.
- Ozier-Lafontaine H, Sillon JF (1999). Fractal analysis of the root architecture of *Gliricidia sepium* for the spatial prediction of root branching, size and mass: Model development and evaluation in agroforestry. *Plant and Soil*, 209, 167–179.
- Pages L, Doussan C, Vercambre G (2000). An introduction on below-ground environment and resource acquisition, with special reference on trees. Simulation models should include plant structure and function. *Annals of Forest Science*, 57, 513–520.
- Pages L, Xie J, Serra V (2013). Potential and actual root growth variations in root systems: Modeling them with a two-step stochastic approach. *Plant and Soil*, 373, 723–735.
- Pages L (2014). Branching patterns of root systems: Quantitative analysis of the diversity among dicotyledonous species. *Annals of Botany*, 114, 591–598.
- Pate JS, Jeschke WD, Aylward MJ (1995). Hydraulic architecture and xylem structure of the dimorphic root systems of South-West Australian species of Proteaceae. *Journal of Experimental Botany*, 46, 907–915.
- Pregitzer KS, Kubiske ME, Yu CK, Hendrick RL (1997). Relationships among root branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species. *Oecologia*, 111, 302–308.
- Pregitzer KS, Deforest JL, Burton AJ, Allen MF, Hendrick RRL (2002). Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 72, 293–309.
- Read DJ (1991). Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, 47, 376–391.
- Rose DA (1983). The description of the growth of root systems. *Plant and Soil*, 75, 405–415.
- Salahuddin, Rewald B, Razaq M, Lixue Y, Li J, Khan F, Jie Z (2018). Root order-based traits of Manchurian walnut & larch and their plasticity under interspecific competition. *Scientific Reports*, 8, 9815. DOI: 10.1038/s41598-018-27832-0.
- Schenk HJ, Jackson RB (2002a). The global biogeography of roots. *Ecological Monographs*, 72, 311–328.
- Schenk HJ, Jackson RB (2002b). Rooting depths, lateral spreads, and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology*, 90, 480–494.
- Schenk HJ, Jackson RB (2005). Mapping the global distribution of deep roots in relation to climate and soil characteristics. *Geoderma*, 126, 129–140.
- Shafroth PB, Stromberg JC, Patten DT (2000). Woody riparian vegetation response to different alluvial water table regimes. *Western North American Naturalist*, 60, 66–76.
- Smit AL, Bengough AG, Engels C, Noordwijk M, Pellerin S, Geijn SC (2000). *Root Methods*. Springer, Berlin.
- Strahler AN (1957). Quantitative analysis of watershed

- geomorphology. *Eos Transactions American Geophysical Union*, 38, 913–920.
- Tardieu F, Pellerin S (1991). Influence of soil temperature during root appearance on the trajectory of nodal roots of field grown maize. *Plant and Soil*, 131, 207–214.
- Valdes-Rodriguez OA, Sanchez-Sanchez O, Perez-Vazquez A, Caplan JS, Danjon F (2013). *Jatropha curcas* L. root structure and growth in diverse soils. *The Scientific World Journal*, 2013, 827295. DOI: 10.1155/2013/827295.
- Vercambre G, Pages L, Doussan C, Habib R (2003). Architectural analysis and synthesis of the plum tree root system in an orchard using a quantitative modelling approach. *Plant and Soil*, 251, 1–11.
- Vennetier M, Zanetti C, Meriaux P, Mary B (2015). Tree root architecture: New insights from a comprehensive study on dikes. *Plant and Soil*, 387, 81–101.
- Wagner B, Gärtner H, Santini S, Ingensand H (2011). Cross-sectional interpolation of annual rings within a 3D root model. *Dendrochronologia*, 29, 201–210.
- Wu Q (2016). *Analyzing and Modeling of Root Architecture of Individual Maize Plants Based on High-accuracy Field Data and Its Applications*. PhD dissertation, China Agricultural University, Beijing. [吴茜 (2016). 基于精确数据的大田玉米植株根系结构分析、建模及其应用. 博士学位论文, 中国农业大学, 北京.]
- Wu Q, Pagès L, Wu J (2016). Relationships between root diameter, root length and root branching along lateral roots in adult, field-grown maize. *Annals of Botany*, 117, 379.
- Xu GQ, Li Y (2008). Rooting depth and leaf hydraulic conductance in the xeric tree *Haloxylon ammodendron* growing at sites of contrasting soil texture. *Functional Plant Biology*, 35, 1234–1242.
- Yan XL, Liao H, Ge ZY, Luo XW (2000). Root architectural characteristics and phosphorus acquisition efficiency in plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 17, 511–519. [严小龙, 廖红, 戈振扬, 罗锡文 (2000). 植物根构型特性与磷吸收效率. 植物学通报, 17, 511–519.]
- Yang M, Défossez P, Danjon F, Fourcaud T (2018). Analyzing key factors of roots and soil contributing to tree anchorage of *Pinus* species. *Trees*, 32, 703–712.
- Yu P, Hochholdinger F, Li C (2015). Root-type-specific plasticity in response to localized high nitrate supply in maize (*Zea mays*). *Annals of Botany*, 116, 751–762.
- Zhao YY, Lu ZH, Xia JB, Liu JT (2015). Root architecture and adaptive strategy of 3 shrubs in Shell Bay in Yellow River Delta. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 1688–1695. [赵艳云, 陆兆华, 夏江宝, 刘京涛 (2015). 黄河三角洲贝壳堤岛3种优势灌木的根系构型. 生态学报, 35, 1688–1695.]

责任编辑: 王政权 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答