

湖南会同5个亚热带树种的细根构型及功能特征分析

刘 佳^{1,2} 项文化^{1,2*} 徐 晓³ 陈 瑞^{1,2} 田大伦^{1,2} 彭长辉^{1,4} 方 晰^{1,2}

¹湖南会同杉木林生态系统国家野外科学观测研究站, 长沙 410004; ²中南林业科技大学生命科学与技术学院, 长沙 410004; ³湖南省农林工业勘察设计研究总院, 长沙 410007; ⁴Institute of Environmental Science, University of Quebec at Montreal, Montreal H3C 3P8, Canada

摘 要 细根(直径< 2 mm)具有复杂的分枝系统, 不同树种间的细根在空间分布、形态和大小上有较大差异, 研究不同树种的细根构型及不同根序的养分特征, 对认识不同树种的细根形态和化学成分的变异格局, 及其对树种地下生态位分离(niche segregation)、共存和森林生态系统功能过程的影响有着重要意义。在湖南会同林区选择青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、枫香(*Liquidambar formosana*)、拟赤杨(*Alniphyllum fortunei*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、马尾松(*Pinus massoniana*)等5个亚热带树种, 用挖掘法采集完整的细根根系, 按照Pregitzer细根分级方法对细根分级, 用Win-RHIZO根系测定系统对细根构型的参数进行测定, 同时测定各级根系的C、N含量, 以探讨各树种各级细根的功能特征, 揭示不同树种细根构型与养分策略之间的关系。结果表明: 5个亚热带树种细根1级根比根长、比表面积最高, 直径最细; 3级根比根长、比表面积最低, 直径最粗。不同树种之间细根形态特征和构型也表现出差异性: 枫香的1级根序比根长最大, 为31.45 m·g⁻¹, 杉木的最小, 为16.34 m·g⁻¹, 枫香和杉木之间差异显著。马尾松的1、2级根序的比表面积最大, 杉木的1级根序的比表面积最小, 青冈2级根序的比表面积最小, 3级根序比表面积杉木最大, 青冈最小。不同树种之间的细根直径差异达到极显著水平, 各根序的平均直径以杉木的最大, 拟赤杨的最小。5个树种细根根尖密度大小顺序为马尾松>青冈>枫香>杉木>拟赤杨, 各树种细根分叉数以拟赤杨和马尾松的较高, 杉木最低。除杉木和枫香外, 5个树种细根C含量均呈现出随着根序上升而增加的趋势, C/N比也随根序的上升而增加, 而细根N含量呈现出随着根序上升而明显下降的趋势。细根平均C含量以杉木的最高, 拟赤杨的最低, 马尾松、青冈与枫香之间的差异不显著。细根平均N含量以拟赤杨的最高, 马尾松的最低。C/N比以马尾松的最高, 拟赤杨的最低。5个树种中, 马尾松的外生菌根有很强的拓展能力, 因此能显著地增强植物根系的养分、水分吸收能力, 即使在贫瘠和干旱的土壤环境中, 也能有效地利用有限的养分和水分, 促进个体生长。而杉木细根吸收养分和水分的效率及能力最小。

关键词 拟赤杨, 碳氮比, 杉木, 青冈, 细根, 枫香, 马尾松, 比表面积, 比根长, 中国亚热带地区

Analysis of architecture and functions of fine roots of five subtropical tree species in Huitong, Hunan Province, China

LIU Jia^{1,2}, XIANG Wen-Hua^{1,2*}, XU Xiao³, CHEN Rui^{1,2}, TIAN Da-Lun^{1,2}, PENG Chang-Hui^{1,4}, and FANG Xi^{1,2}

¹Huitong National Research Station of Chinese Fir Plantation Ecosystem in Hunan Province, Changsha 410004, China; ²Faculty of Life Science and Technology, Central South Forestry University, Changsha 410004, China; ³Hunan Provincial Institute of Agriculture, Forestry and Industry Inventory and Planning, Changsha 410007, China; and ⁴Institute of Environmental Science, University of Quebec at Montreal, Montreal H3C 3P8, Canada

Abstract

Aims Our objectives were to examine: 1) fine root architecture among five subtropical tree species in southern China; 2) nutrient concentrations across different branch orders and 3) the relationship between root architecture and nutrient exploration strategy.

Methods Intact fine root segments of *Cyclobalanopsis glauca*, *Liquidambar formosana*, *Alniphyllum fortunei*, *Cunninghamia lanceolata* and *Pinus massoniana* were collected by excavation in Huitong County, Hunan Province, China. Individual roots were dissected according to the branching order, starting from the distal end of the root system that was numbered as the first order and then increasing sequentially with each branch from the first order to higher order roots. Following dissection, fine root samples were scanned by the Win-RHIZO system to analyze specific root length (SRL), specific root surface area (SRA), diameter, tips and forks. Fine root samples were then oven-dried at 85 °C to a constant weight to determine weight. The contents of C and N in a given order were determined using the wet combustion and the semimicro-Kjeldahl methods, respectively.

Important findings The SRL and SRA decreased and root diameter increased from the first to third order roots for all species. Significant differences among species were also observed for fine root morphology and architec-

ture; the highest SRL ($31.45 \text{ m}\cdot\text{g}^{-1}$) of the first order roots was observed for *L. formosana* and the lowest SRL ($16.34 \text{ m}\cdot\text{g}^{-1}$) was observed for *Cunninghamia lanceolata*. The highest SRA was found in the first and the second order roots of *P. massoniana*; the first order roots of *Cunninghamia lanceolata* and the second order roots of *Cyclobalanopsis glauca* had the lowest SRA . *Cunninghamia lanceolata* had the largest fine root diameter, and *A. fortunei* had the smallest. No significant differences were found for the number of fine root tips, but there were large differences for number of forks among species. Apart from *Cunninghamia lanceolata* and *L. formosana*, C content in fine roots has been observed to significantly increase as root order increased. The C/N ratio increased from low to high root order, and N content decreased. C content was highest in *Cunninghamia lanceolata* and lowest in *A. fortunei*. No significant differences were found among the other species. N content was highest in *A. fortunei* and lowest in *P. massoniana*. The C/N ratio was highest in *P. massoniana* and lowest in *A. fortunei*.

Key words *Alniphyllum fortunei*, C/N ratio, *Cunninghamia lanceolata*, *Cyclobalanopsis glauca*, fine roots, *Liquidanbar formosana*, *Pinus massoniana*, specific root surface area (SRA), specific root length (SRL), subtropical area in China

细根(直径 $< 2 \text{ mm}$)具有巨大的吸收表面积, 是植物吸收水分和养分维持其生长的主要器官, 同时对森林生态系统养分循环和碳循环起着十分重要的作用(Gordon & Jackson, 2000)。细根的功能发挥与其数量及分布、形态和构型相关, 而这些特征受植物自身遗传特性的影响, 同时对土壤资源状况及环境变化的反应也较为敏感(Hendrick & Pregitzer, 1993)。许多学者把直径 $\leq 2 \text{ mm}$ 的根统一划分为细根, 但研究表明, 即使同为 2 mm 直径范围内的细根, 其形态和功能不仅有很大的差异(Pregitzer *et al.*, 2002), 寿命和周转状况也明显不同。Wells等(2002)研究表明, 在直径 $\leq 2 \text{ mm}$ 的细根中, 由于根序不同, 细根的寿命存在明显差异。与高级根序细根相比, 生长在根系先端的1级根直径较小, 比根长(specific root length, SRL)和N含量较高, 非结构性碳水化合物含量较低, 具有寿命短和周转快的特点。因此, 按直径大小将细根任意定义为细根或粗根的方法, 忽略了单个根在根系统中的位置及根系统结构的功能重要性。

与地上部分相比, 细根研究不论是在深度还是广度上都很缺乏, 特别是对细根结构与功能方面的研究较少。Pregitzer等(2002)对北美大陆4种阔叶树种和5种针叶树种根系构型的研究表明, 随着根序的增加, 根系直径和根长增加, 比根长和根组织中N含量降低, 根细胞中C含量提高。师伟等(2008)对我国温带森林中20个阔叶林树种细根形态的研究也得出相似的结果。然而, 在我国亚热带地区, 不同树种, 特别是针叶树种、落叶树种和常绿树种的细根结构是否存在差异, 不同树种间细根的不同等

级的根功能是否一样? 我们对此还不清楚。此外, 对不同树种细根构型与养分策略之间的关系了解很少, 少量类似的研究也均以温带树种为对象。因此, 我们在会同林区选择青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、枫香(*Liquidanbar formosana*)、拟赤杨(*Alniphyllum fortunei*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)和马尾松(*Pinus massoniana*) 5个亚热带主要树种, 采集完整根系样品, 测定不同树种细根结构参数(如直径、根长和比根长等), 旨在研究针叶林、落叶林和常绿树种的细根结构特征, 进行等级分级, 测定不同根序的养分, 从而深入探讨细根形态和化学成分变异格局, 及其对树种地下生态位分离(niche segregation)、共存和森林生态系统功能过程的影响。

1 研究地概况

研究地点位于湖南省会同县林区。该县具有典型的中亚热带湿润气候特征, 年平均气温为 $16.8 \text{ }^{\circ}\text{C}$, 1月平均气温为 $4.4 \text{ }^{\circ}\text{C}$, 7月平均气温为 $26.3 \text{ }^{\circ}\text{C}$, 年相对湿度在80%以上, 年降雨量为 $1\ 100\text{--}1\ 400 \text{ mm}$ 。拟赤杨、枫香、青冈和马尾松细根从会同县鹰嘴界自然保护区($26^{\circ}50' \text{ N}$, $109^{\circ}54' \text{ E}$)次生阔叶林样地内采集, 该阔叶林的优势树种为拟赤杨、马尾松、南酸枣(*Choerospondias axillaris*)、枫香、青冈, 林分密度为 $1\ 596 \text{ 株}\cdot\text{hm}^{-2}$, 平均胸径 10.9 cm , 平均树高 10.1 m , 基径总面积 $22.18 \text{ m}^2\cdot\text{hm}^{-2}$ 。杉木细根在湖南会同杉木林生态系统国家野外科学观测研究站($26^{\circ}50' \text{ N}$, $109^{\circ}45' \text{ E}$) II号集水区内采集, 林分年龄13年, 平均树高 9 m , 胸径 8 cm , 林分 $2\ 490$

株·hm⁻², 郁闭度0.8。

2 研究方法

2.1 根系取样

2009年6–8月, 分别在两个样地中确定取样树种, 每树种取样株数各为10株。然后取下离主根最近的一段包含2个分枝等级以上的根系, 将根表面的土壤小心清理掉, 然后装入有标签的封口袋中。样品当天放入2–3 °C冰箱中冷藏。

2.2 样品分析

小心地将细根洗干净后, 用数字化扫描仪Win-RhIZO 2005c (Régent Instruments Inc., Québec, Canada)对根系扫描, 进行细根构型分析。每个树种各选取10个完整的根系, 按照Pregitzer等(2002)的方法把各树种的每棵树的细根进行分级, 最先端的根尖定为1级根, 1级根的母根为2级根, 2级根的母根为3级根。青冈的1级根总共有145个, 2级根有43个, 3级根有11个; 枫香1级根有144个, 2级根有33个, 3级根有13个; 杉木1级根有170个, 2级根有36个, 3级根有13个; 马尾松1级根有150个, 2级根有38个, 3级根有12个; 拟赤杨1级根有156个, 2级根42个, 3级根有14个。测量主要指标包括各级根系的SRL、比表面积(specific root surface area, SRA)、根尖密度(tip density)和分叉数(forks)。扫描后, 把同一树种同一个根序的细根放在一起, 组成4次重复, 每个树种有3个根序, 总共有60个样品, 装入信封内, 然后放入85 °C烘箱中(24 h)以测定生物量干重(精确到0.000 1 g)。粉碎后, 采用重铬酸钾容量法测定全C, 凯氏滴定法测定全N, 分析不同根序的功能。

2.3 数据分析

根据Win-RHIZO 2005c记录的根长、细根表面积、细根直径、根尖密度和分叉数等数据与测定的细根生物量, 计算出各树种细根的SRL、SRA、细根直径、根尖密度和分叉数。SRL和SRA分别表示单位生物量上的细根长度或表面积, 它们反映投入到细根的生物量中用于吸收养分的效率, 其值越大, 表明投入相同的成本有较高的养分利用效率(Bauhus *et al.*, 2000)。根尖密度和分叉数是指单位根长上的根尖或分叉的数量, 在相同的单位长度内, 根尖密度和分叉数越大, 表明根系的吸收养分或水分的能力越大。计算公式为:

比根长(m·g⁻¹) = 根长(m)/生物量(g)

比表面积(cm²·g⁻¹) = 细根表面积(cm²)/生物量(g)

根尖密度(No.·cm⁻¹) = 细根根尖数/根长(cm)

分叉(No.·cm⁻¹) = 分叉数/根长(cm)

以细根的比根长, 比表面积, 直径, C、N含量和C/N比作为自变量, 树种和根序为变量, 进行双因素方差分析(Two-way ANOVA), 分析树种和根序对细根构型和养分含量的影响。统计分析在JMP软件(SAS Institute, 1996)上进行, 计算的数据用Excel做出相应的趋势图。

3 结果和分析

3.1 5个树种细根形态及外观表征

各树种细根的形态因树种和环境条件的不同而存在较大的差异(Eissentat & Yanai, 1997)。从图1可以看出, 5个树种细根具有不同的形态特征, 拟赤杨的细根形态属于二叉分枝(dichotomous branching), 根系分枝强度高, 侧根发达, 表皮呈红褐色, 细根有明显的水平分布, 特别是在养分、水分充足的地方, 侧根细长。枫香的细根呈人字形(herringbone system), 主根粗壮, 侧根较长且细, 表皮呈灰褐色。青冈主根发达, 主根长而粗, 侧根细而短, 呈人字形排列, 表皮呈土褐色, 粗糙且有很多结疤, 可能有内生菌根。杉木的细根分枝密度不高且短, 侧根较粗, 具有明显的人字型的分枝, 表皮呈土黄色。而马尾松的细根是典型的外生菌根, 菌根有助于马尾松从土壤中吸取水分和各种矿物质营养(时俊花等, 2005), 细根由于受到真菌产生的生长调节物质的影响, 变得臃肿, 直径明显增粗, 有些侧根是一簇一簇的珊瑚状, 主根发达, 侧根、须根多, 表皮主要呈黄褐色。

3.2 5个树种细根构型参数的比较

不同树种之间细根比根长、比表面积差异未到达显著水平, 直径的差异为极显著水平(表1)。由表2可以看出, 不同树种1、2、3级根序的比根长不同。枫香1级根序的比根长最大, 为31.45 m·g⁻¹, 拟赤杨次之, 为28.26 m·g⁻¹, 杉木的最小, 为16.34 m·g⁻¹, 但枫香、马尾松、青冈、拟赤杨之间差异不显著($p > 0.05$), 枫香和杉木之间差异显著($p < 0.05$); 5个树种2级根序的比根长差异不显著($p > 0.05$), 杉木3级根序的比根长最大, 为5.20 m·g⁻¹, 拟赤杨次之, 为4.13 m·g⁻¹, 青冈的最小, 为2.17 m·g⁻¹, 仅杉木与青

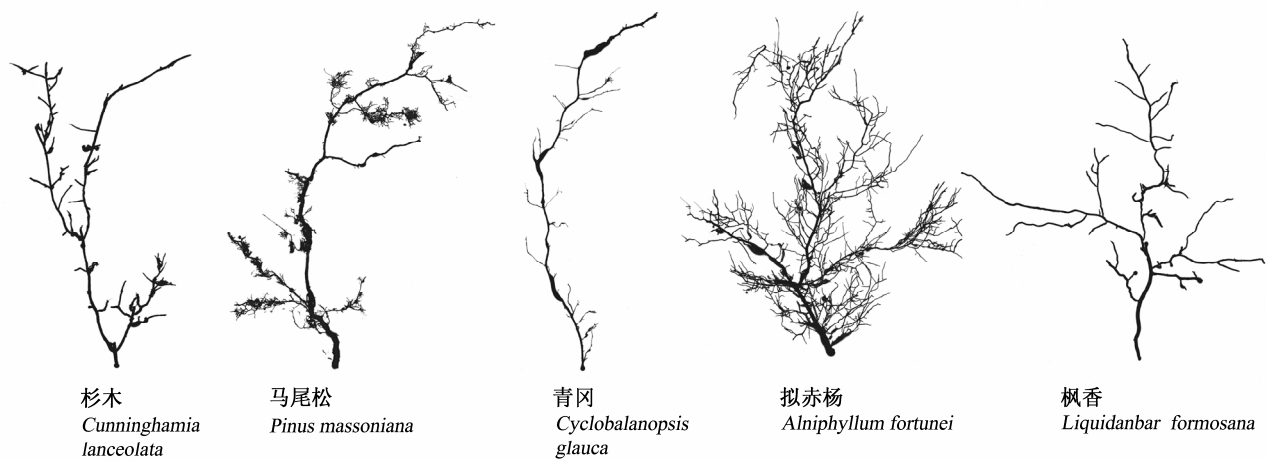


图1 5个树种细根的形态特征。
Fig. 1 Morphological characteristics of the fine roots of five tree species.

表1 根序和树种对细根比根长, 比表面积, 直径, C、N含量及C/N比影响的方差分析
Table 1 Effects of tree species and fine root branch order on specific root length (SRL), specific root surface area (SRA), fine root diameter, and C, N content, as well as C/N ratio in fine root

变异来源 Source of variation	比根长 SRL	比表面积 SRA	细根直径 Fine root diameter	C含量 C content	N含量 N content	C/N比 C/N ratio
树种×根序 Tree species × Root order	0.007 8**	0.074 7	0.007 5**	0.027 2*	< 0.000 1**	< 0.000 1**
树种 Tree species	0.050 1	0.056 2	0.000 2**	< 0.000 1**	0.023 4**	< 0.000 1**
根序 Root order	< 0.000 1*	< 0.000 1**	< 0.000 1**	< 0.000 1**	< 0.000 1**	< 0.000 1**

*, 显著; **, 极显著。
*, significant; **, highly significant.

表2 5个树种的平均比根长、比表面积、分叉数和根尖数
Table 2 Average specific root length (SRL), specific root surface area (SRA), tip density and forks for five tree species

树种 Tree species	比根长 SRL (m·g ⁻¹)			比表面积 SRA (cm ² ·g ⁻¹)			根尖密度 Tip density (No.·cm ⁻¹)	分叉 Forks (No.·cm ⁻¹)
	1	2	3	1	2	3		
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	23.53 ^{ab} (10.06)	11.73 ^a (4.34)	4.00 ^{ab} (0.72)	272.95 ^a (80.27)	184.08 ^a (40.16)	102.36 ^{ab} (26.7)	2.99 ^a (0.29)	5.09 ^a (1.11)
枫香 <i>Liquidanbar formosana</i>	31.45 ^a (11.67)	9.42 ^a (2.97)	3.71 ^{ab} (0.69)	271.72 ^a (75.45)	142.28 ^a (27.33)	84.73 ^{ab} (21.6)	2.85 ^a (0.21)	3.09 ^b (1.52)
拟赤杨 <i>Alniphyllum fortunei</i>	28.26 ^{ab} (12.89)	11.56 ^a (5.59)	4.13 ^{ab} (0.69)	247.20 ^a (76.57)	146.68 ^a (34.33)	82.86 ^{ab} (34.38)	2.38 ^a (0.27)	5.16 ^a (1.20)
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	23.40 ^{ab} (8.21)	8.67 ^a (10.56)	2.17 ^b (0.72)	228.85 ^a (78.60)	139.92 ^a (91.43)	61.57 ^b (14.43)	2.92 ^a (0.23)	3.95 ^{ab} (1.34)
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	16.34 ^b (10.07)	9.38 ^a (3.57)	5.20 ^a (0.72)	226.79 ^a (37.25)	166.35 ^a (41.75)	139.76 ^a (90.48)	2.57 ^a (0.22)	2.46 ^b (0.77)

括号内数字为标准偏差。同列不同小写字母表明差异显著($p < 0.05$)。
Values in parentheses are standard deviation. Different small letters within the same column are significantly different at $p < 0.05$.

冈之间的差异达到显著水平($p < 0.05$)。同样, 不同树种1、2、3级根序的比表面积也不同, 马尾松的1、2级根序的比表面积最大, 杉木的1级根序的比表面积最小, 青冈2级根序的比表面积最小, 但5个树种的1、2级根序的比表面积的差异均不显著($p > 0.05$), 在3级根序中, 杉木的比表面积最大, 青冈的最小,

且最大与最小之间的差异显著($p < 0.05$)。

同一树种的比根长和比表面积均随着根序升高而下降(表2), 且不同根序之间均达到极显著差异($p < 0.01$) (表1), 表明不同细根根序之间的比根长和比表面积表现出的差异比树种之间的差异更为明显。树种之间和根序之间的交互作用对比根长和

直径有极显著的影响,但对比表面积的影响不显著($p = 0.0747$) (表1)。

5个树种之间的细根直径差异显著,各根序的平均直径杉木最大(0.66 mm),其次是马尾松和青冈,均为0.60 mm,枫香较小(0.54 mm),拟赤杨最小(0.48 mm)。各树种的1级根序的直径差异极显著($p < 0.001$),其中杉木的最大(0.51 mm),马尾松次之(0.38 mm),枫香和拟赤杨较小,为0.30 mm,青冈最小(0.29 mm)。各树种2级根序之间直径差异显著($p < 0.05$),大小顺序为:杉木(0.61 mm) > 马尾松(0.55 mm) > 青冈=枫香(0.50) > 拟赤杨(0.45 mm)。各树种的3级根序平均直径差异不显著($p > 0.05$),青冈最大(1.00 mm),拟赤杨最小(0.70 mm),其他3个树种在0.83–0.87 mm之间。同一树种的1、2级根序之间直径差异比2、3级根之间的差异小,其中青冈表现最为明显,1、2、3级根分别是0.3、0.5和1.0 mm,其中2、3级根序相差1倍(图2)。

根尖密度以马尾松的最大,为 $2.99 \text{ No.}\cdot\text{cm}^{-1}$,青冈次之,为 $2.92 \text{ No.}\cdot\text{cm}^{-1}$,杉木和拟赤杨的较小,分别是 $2.57 \text{ No.}\cdot\text{cm}^{-1}$ 和 $2.38 \text{ No.}\cdot\text{cm}^{-1}$,枫香的居中,为 $2.85 \text{ No.}\cdot\text{cm}^{-1}$,但5个树种之间的根尖密度差异未达到差异水平($p > 0.05$) (表2)。拟赤杨分叉数的最高,为 $5.16 \text{ No.}\cdot\text{cm}^{-1}$,马尾松次之,为 $5.09 \text{ No.}\cdot\text{cm}^{-1}$,杉木的最低,为 $2.46 \text{ No.}\cdot\text{cm}^{-1}$,青冈和枫香的居中,分别为 3.95 和 $3.09 \text{ No.}\cdot\text{cm}^{-1}$,且拟赤杨、马尾松与枫香、杉木之间的差异达到显著水平($p < 0.05$) (表2)。

3.3 5个树种根系的分级及养分特征

除杉木3级根序C含量比2级根序低、枫香2级根

序比1级根序低外,5个树种细根C含量均表现为随着根序上升而增加的趋势(图3)。树种、根序、树种和根序的交互对细根全C、全N含量及C/N比的影响均达到极显著($p < 0.01$)或显著水平($p < 0.05$) (表1)。5个树种细根平均C含量以杉木的最高,达到57.78%,拟赤杨最低,为49.92%,马尾松、青冈与枫香之间差异不显著($p > 0.05$),分别为55.88%、53.49%和52.91%。细根分级后,拟赤杨1、2、3级根序的C含量均最低,杉木的1、2级根序C含量最高,马尾松3级根序的最高(图3)。青冈的1、2、3级细根的C含量高于枫香(图3)。除枫香3个根序之间C含量差异不显著外,其他4个树种1级根C含量与2、3级根之间的差异达到显著($p < 0.05$)或极显著($p < 0.01$)水平。

从图3可以看出,不同树种细根平均N含量不同,5个树种中拟赤杨细根平均N含量最高,达到1.2%,马尾松的最低,为0.57%,其他依次是杉木(1.0%)、青冈(0.8%)和枫香(0.6%)。其中拟赤杨和杉木细根的N含量差异未达到显著水平($p > 0.05$),而与枫香和马尾松之间的差异显著($p < 0.05$)。与C含量变化趋势相反,同一树种细根N含量随着根序增加而呈现出明显的下降趋势。1级细根序中,拟赤杨N含量最大,枫香最小,其他3个树种的大小顺序依次是杉木、青冈和马尾松。2级细根序中,拟赤杨N含量也是最大,马尾松最小。3级根序中,杉木最大,马尾松最小。除杉木的2、3级根序之间N含量未达到显著水平($p > 0.05$)外,其他树种各根序之间N含量差异达到显著水平。

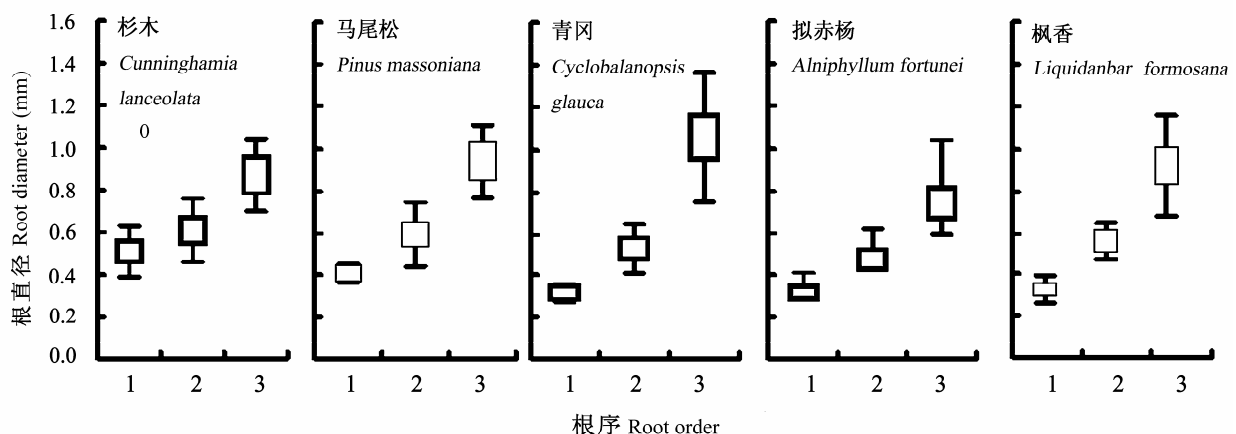


图2 5个树种1到3级根平均直径。

Fig. 2 Average diameter of the first three root branch orders of five tree species.

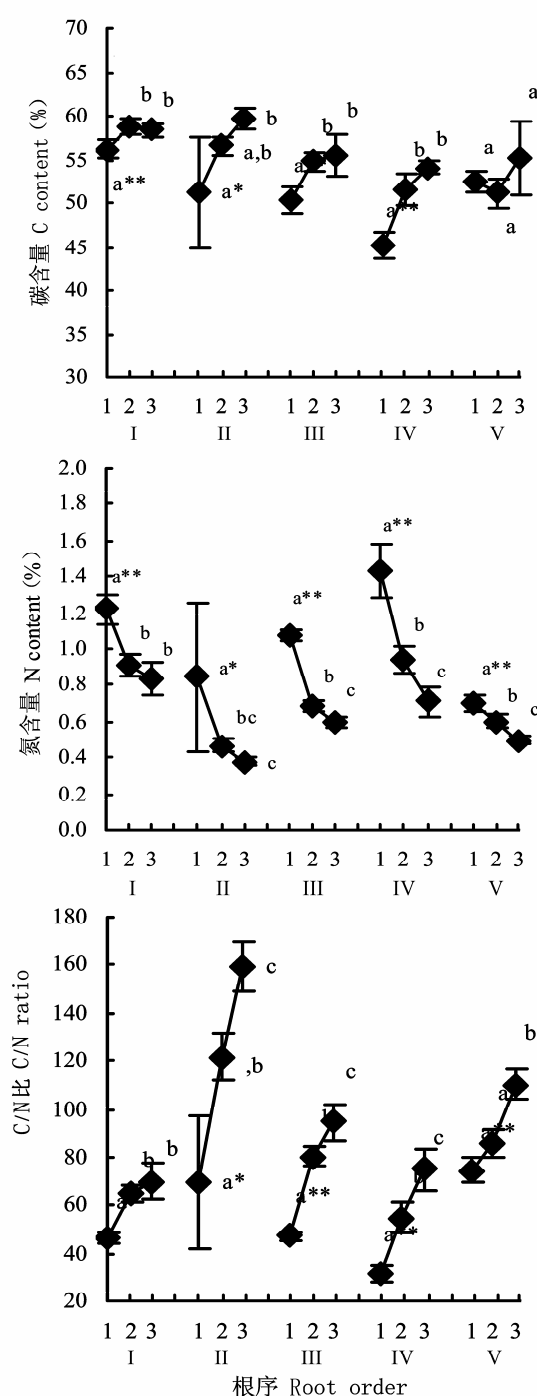


图3 5个树种1到3级细根的C、N含量及C/N比的比较。相同字母表示在每个树种的根序无显著差异。I, 杉木; II, 马尾松; III, 青冈; IV, 拟赤杨; V, 枫香。

Fig. 3 Comparisons of C, N content, and C/N ratio in fine roots with the first three root orders of five tree species. Values with same letter indicates no significant differences among the root orders within each tree species. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. I, *Cunninghamia lanceolata*; II, *Pinus massoniana*; III, *Cyclobalanopsis glauca*; IV, *Alniphyllum fortunei*; V, *Liquidanbar formosana*.

从1级根到3级根, 各树种细根的C/N比明显增加。5个树种的C/N比以马屋松的最高, 为117.08, 拟赤杨最低, 为53.96, 其他依次为枫香、青冈和杉木, 分别为90.20、60.33和73.97。1、2、3级根序的C/N比以马尾松的最高, 拟赤杨的1、2级根序的C/N比最低, 杉木3级根序的C/N比最低。除杉木2、3级根序和枫香1、2级根序外, 同一树种各细根根序的C/N比差异达到显著($p < 0.05$)或极显著($p < 0.01$)水平。其中, 马尾松各细根根序间的C/N比差异最为明显, 从1级到3级根, C/N比增加了1.3倍。

4 讨论

4.1 5个树种细根的特征差异

细根(如直径<1 mm或2 mm)不是一个均质的周转很快的系统, 而是由形态、寿命、生理上差异巨大的不同个体根组成的高度异质的混合体(王政权和郭大立, 2008)。因此, 弄清细根在根系分枝系统中的位置和分级, 对了解细根形态和化学成分的变异格局, 及其对树种地下生态位分离、共存和森林生态系统功能过程的影响有重要意义。本研究中5种亚热带主要树种的1级根比根长、比表面积最高, 直径最细; 3级根比根长、比表面积最低, 直径最粗。树种和根序的交互作用对细根比根长和直径的影响显著, 对比表面积的影响未达到显著水平。除细根直径外, 树种对细根比根长和比表面积的影响不显著, 而细根根序对比根长、比表面积和直径的影响均达到极显著水平, 表明不同树种细根的形态构型存在差异性, 而且不同根序的根具有不同的生理生态功能。因此, 在今后的研究中, 用根序来划分细根内部的异质性将有助于更好地认识根系的功能, 准确地估计根系寿命和周转速率。

细根比表面积反映投入到细根的生物量中用于吸收养分的效率, 其值越大, 表明投入相同的成本有较高的养分利用效率(Bauhus *et al.*, 2000)。根尖密度和分叉数的值越大, 表明根系的吸收养分或水分的能力越大。本研究中, 5个树种之间细根形态特征和构型存在明显的差异, 表明不同树种对地下的适应策略、对土壤养分利用效率的差异。由于马尾松具有外生菌根, 1级根明显膨大, 直径明显增粗, 因此1级根的比根长小于枫香和拟赤杨, 而马尾松的1、2级根序的比表面积最大, 根尖密度和分叉数也最大。马尾松对外生真菌的依赖性强, 而马尾松

的外生菌根可能有很强的拓展能力,因此能显著地增强植物根系的养分和水分吸收能力,即使在贫瘠和干旱的土壤环境中也能有效地利用有限的养分和水分,促进个体生长。这与马尾松是次生演替的先锋树种的结论是一致的(田大伦, 2005)。而杉木的细根分枝密度不高且短,侧根较粗,比根长、比表面积、根尖密度和分叉数在5个树种中均是最小的,表明杉木细根吸收养分和水分的能力和效率最小,可能与树种本身的遗传特性有关,因此杉木可能在土壤较为肥沃的立地条件上生长良好。

枫香和拟赤杨的比根长和比表面积大,是亚热带次生演替的早期树种,分叉数最多,侧根细长且发达,有利于高效地吸收水分和养分,与它们具有喜肥的特性和生长在养分和水分充足的表层土壤有关,这可能是它们适应演替早期土壤条件差而形成的获取资源策略。而处于演替顶极群落优势树种的青冈,主根发达,主根长而粗,侧根细而短,根尖密度和分枝强度不高。

Hishi 和 Takeda (2005)对日本扁柏(*Chamaecyparis obtusa*)研究发现,同是1级根,维管束是3原型(或4原型)的直径明显大于2原型的直径,说明根系的直径与其木质部束数有关,而其他因素(如土壤养分水分空间异质性、菌根侵染情况等)也可能影响单个根的形态(如直径)(常文静和郭大立, 2008)。本研究中针叶树(杉木和马尾松)细根的平均直径大于阔叶树(青冈、枫香和拟赤杨)。5个树种之间的1、2级根的直径存在极显著和显著差异,而3级根之间差异不显著,表明树种之间的差异主要表现在1、2级根,因此,主要体现在对养分和水分的吸收能力上。1、2级根序中,杉木和马尾松的细根直径均比枫香、拟赤杨和青冈大,表明杉木和马尾松的1、2级根木质部束数比其他树种多,而且马尾松的1级根易受真菌的侵染,变得有些臃肿。而在3级细根中,青冈的直径最大,表明青冈的主根比较发达。同一树种的1、2级根序之间直径差异比2、3级根之间的差异小,其中青冈表现最为明显,2、3级根序相差1倍,表明根序等级越高,其直径变异系数越大,与王向荣等(2005)对水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)和落叶松(*Larix gmelinii*)不同根序之间细根直径,以及常文静和郭大立(2008)对中国温带、亚热带和热带森林45个常见树种细根直径的研究结果一致。

4.2 5个树种细根不同根序养分含量的差异

各细根序C、N含量的变化情况与Pregitzer等(2002)和Guo等(2004)的研究结果相似,随着根序的上升,C含量和C/N比逐渐增加,N含量逐渐降低。从根系内部解剖结构上看,低级根(1级根)主要由初生组织构成,皮层细胞是其结构中主要的细胞类型(Guo *et al.*, 2008)。随着根序的增加,皮层细胞的比例减少,木质部增加。最后,高级根(3级根)的皮层细胞消失,由次生组织构成,次生组织本身包含的大量死亡细胞,组织整体代谢低,抵御胁迫能力强(常文静和郭大立, 2008)。而且这种养分分配格局与根的代谢活动强弱有关,1级根是整个根系中最活跃的部分,根尖细胞分裂旺盛,N浓度最高,呼吸速率较快,根的生长和呼吸消耗了大量的C。同时,1级根的主要功能是吸收水分和养分,而养分的吸收、同化和运输也要消耗大量的C。因此,细根形态(如比根长和直径)和营养元素含量(如C)都与根序有高度的相关性。

5个树种的C、N含量均在1级根与2、3级根之间达到显著与极显著水平,表明低级根对土壤养分有效性的敏感程度大于高级根,生长在根系末端的1级根主要担负着吸收养分和水分的功能,而高级根序细根木质化程度较高,主要功能是输送养分和水分,贮存碳水化合物。可见,C、N含量随细根根序的变化规律有助于深入研究细根周转、养分循环的功能过程(Li *et al.*, 2010)。

在1、2级细根中,拟赤杨的N含量最高,而C含量最低,可能是因为随着N在系统中的有效性的提高,分配给细根的C的相对比例下降(Haynes & Gower, 1995),也可能是细根N浓度增加,呼吸作用与代谢活性增强,导致细根中C大量消耗(Ryan *et al.*, 1996),因此,1、2级根的C/N比也最低。同属于阔叶林的青冈在1、2、3级根中的N含量低于拟赤杨,而高于枫香。相反,青冈的1、2、3级细根的C含量都高于拟赤杨和枫香,而枫香1、2、3级根的C:N最高,这充分说明,不同树种相同根序的化学成分不相同,并且可能还要受到气候、土壤、温度、光照、水分以及凋落物等综合因素的影响。马尾松1级细根虽然是外生菌根,但它的N含量比杉木低,Read (1992)认为菌根的主要功能可能是为真菌的菌丝供应碳水化合物,所以马尾松的N含量较低。

5 结论

5个亚热带主要树种的细根构型中,不同根序的细根具有不同的生理生态功能,因此,在今后的研究中应关注根序在细根研究中的重要作用。不同树种同一根序的细根具有不同的形态特征和化学成分,除了与树种本身的遗传特性有关外,也是它们调整其根系结构和功能的关系从而适应生存环境的结果。不同树种细根对环境变化的可塑性差异,对森林群落中的种间竞争产生决定性作用,进而影响生态系统的格局和过程。

研究亚热带主要树种细根构型和功能特征可以很好地了解细根构型与养分策略之间的关系,对认识细根形态和化学成分的变异格局,及其对树种地下生态位分离(niche segregation)、共存和森林生态系统功能过程的影响有重要意义。

致谢 国家自然科学基金(30771720)、国家“十一五”科技支撑计划项目(2006BAD03A0702)、教育部新世纪优秀人才支持计划项目(NCET-06-0715)和湖南省高等学校科技创新团队项目共同资助。

参考文献

- Bauhus J, Khanna PK, Menden N (2000). Aboveground and belowground interactions in mixed plantations of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 1886–1894.
- Chang WJ (常文静), Guo DL (郭大立) (2008). Variation in root diameter among 45 common tree species in temperate, subtropical and tropical forests in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 32, 1248–1257. (in Chinese with English abstract)
- Eissenstat DM, Yanai R (1997). Ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, 27, 1–62.
- Gordon WS, Jackson RB (2000). Nutrient concentrations in fine roots. *Ecology*, 81, 275–280.
- Guo DL, Mitchell RJ, Hendricks JJ (2004). Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest. *Oecologia*, 140, 450–457.
- Guo DL, Xia M, Wei X, Chang W, Liu Y, Wang Z (2008). Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytologist*, 180, 673–683.
- Hendrick RL, Pregitzer KS (1993). The dynamics of fine root length, biomass and nitrogen content in two northern hardwoods ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 23, 2507–2520.
- Haynes BE, Gower ST (1995). Belowground carbon allocation in unfertilized and fertilized red pine plantations in northern Wisconsin. *Tree Physiology*, 15, 317–325.
- Hishi T, Takeda H (2005). Dynamics of heterorhizic root systems: protoxylem groups within the fine-root system of *Chamaecyparis obtuse*. *New Phytologist*, 167, 509–521.
- Li A, Guo DL, Wang ZQ, Liu HY (2010). Nitrogen and phosphorus allocation in leaves, twigs and fine roots across 49 temperate, subtropical and tropical tree species: a hierarchical pattern. *Functional Ecology*, 24, 224–232.
- Pregitzer KS, Deforest JL, Burton AJ, Allen MF, Ruess RW, Hendrick RL (2002). Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 72, 293–309.
- Ryan MG, Hubbard RM, Pongracic S, Raison RJ, Mcmurtrie RE (1996). Foliage, fine root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status. *Tree Physiology*, 16, 333–343.
- Read DJ (1992). The mycorrhizal mycelium. In: Allen MF ed. *Mycorrhizal Functioning: an Integrative Plant-Fungal Process*. Chapman and Hall, New York. 102–113.
- SAS Institute (1996). *JMP Start Statistics—A Guide to Statistics and Data Analysis Using JMP and JMP IN Software*. Duxbury Press, Belmont, CA, USA. 323–329.
- Shi W (师伟), Wang ZQ (王政权), Liu JL (刘金梁), Gu JC (谷加存), Guo DL (郭大立) (2008). Fine root morphology of twenty hardwood species in Maoershan natural secondary forest in northeastern China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 32, 1217–1226. (in Chinese with English abstract)
- Shi JH (时俊花), Gu YJ (顾咏洁), Zhao QN (赵沁娜) (2005). The study on the mycorrhizal fungi of *Pinus masoniana* in evergreen broad-leaved forest in Tiantong. *Guizhou Forestry Science and Technology* (贵州林业科技), 33(3), 10–13. (in Chinese with English abstract)
- Tian DL (田大伦) (2005). *Structure and Functions of Pinus massoniana and Pinus elliottii Ecosystem* (马尾松和湿地松林生态系统结构与功能) 1st edn. Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Wells CE, Glenn DM, Eissenstat DM (2002). Changes in the risk of fine root mortality with age: a case study in peach, *Prunus persica* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 89, 79–87.
- Wang XR (王向荣), Wang ZQ (王政权), Han YZ (韩有志), Gu JC (谷加存), Guo DL (郭大立), Mei L (梅莉) (2005). Variations of fine root diameter with root order in Manchurian ash and Dahurian larch plantations. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 29, 871–877. (in Chinese with English abstract)
- Wang ZQ (王政权), Guo DL (郭大立) (2008). Root ecology. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 32, 1213–1216. (in Chinese)

责任编辑: 郭大立 责任编辑: 王 薇