

种内竞争和残落物覆盖对杉木和槲木 细根形态特征的影响^{*}

王君龙^{1,2} 王辉民¹ 付晓莉^{1**} 杨风亭¹ 陈伏生³

(¹中国科学院地理科学与资源研究所生态网络观测与模拟重点实验室千烟洲生态试验站, 北京 100101; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³江西农业大学, 南昌 330045)

摘 要 细根对生态系统养分、水分和碳循环至关重要。然而, 目前关于森林生态系统细根可塑性的研究多集中于乔木树种, 对灌木少有研究。本研究以杉木(乔木)和槲木(灌木)为研究对象, 采用根袋法研究种内竞争和残落物覆盖对 2 物种 1 级和 2 级细根形态特征(比根长、直径和分枝比)及养分吸收能力的影响, 揭示种内竞争和林下管理措施(残落物覆盖)对 2 物种细根塑性和养分吸收策略的影响机制。结果表明: 残落物覆盖、种内竞争及二者的交互作用对杉木细根形态特征各指标均无显著影响。残落物覆盖显著提高了槲木 1、2 级根分枝比, 残落物覆盖、种内竞争及二者的交互作用均显著降低了槲木 1 级根的直径。槲木细根属性的这些变化增加了其细根的养分吸收速率。因此, 增加杉木林残落物覆盖使林下槲木细根形态特征的变化更利于土壤养分的高效吸收, 进而可能会与同土层中塑性差的杉木细根产生养分竞争。

关键词 残落物覆盖; 种内竞争; 细根形态特征; 林下物种

中图分类号 Q14 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2015)3-0596-08

Effects of intraspecific competition and litter coverage on fine root morphological traits of *Cunninghamia lanceolata* and *Loropetalum chinensis*. WANG Jun-long^{1,2}, WANG Hui-min¹, FU Xiao-li^{1**}, YANG Feng-ting¹, CHEN Fu-sheng³ (¹Qianyanzhou Ecological Research Station, Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049; ³Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2015, **34**(3): 596–603.

Abstract: Fine roots play a key role in soil nutrient cycling. Most studies of fine root plasticity have focused on tree species in forest ecosystems, however, there is limited understanding of fine root plasticity of understory species. In order to understand the effects of intraspecific competition and forest management measure (litter covering) on fine root morphological traits and nutrient uptake strategy, a root-bag method was employed to investigate the effects of intraspecific competition and litter coverage on fine root morphological traits (specific root length, diameter, and branch ratio) of *Cunninghamia lanceolata* (tree species) and *Loropetalum chinensis* (shrub species). We found that litter coverage and competition had no significant influence on fine root morphological traits of *C. lanceolata*. However, litter coverage significantly improved the first two orders fine root branching ratios of *L. chinensis*. Litter coverage, intraspecific competition and their interaction effect significantly decreased the diameters of 1- and 2-order fine roots of *L. chinensis*. These changes of *L. chinensis* fine root traits might increase the fine root nutrient absorption rate. Our results indicated that litter addition to *C. lanceolata* forest might help to improve the nutrient absorption ability of *L. chinensis* by influencing its fine root morphological traits and thus would enhance the nutrient competition between the overstory and understory species at the same soil depth.

Key words: litter coverage; intraspecific competition; fine root morphological traits; understory species.

^{*} 国家重点基础研究发展计划项目(2012CB416903)和“赣鄱英才 555 工程”领军人才培养计划项目资助。

^{**} 通讯作者 E-mail: fuxl@igsrr.ac.cn

收稿日期: 2014-08-19 接受日期: 2014-11-05

细根(fine root)是树木吸收水分和养分的主要器官,具有吸收表面积大、生理活性强、生长与周转迅速等特点,在森林生态系统养分循环中扮演重要角色(Pregitzer *et al.*, 2002)。另外,细根生物量、细根周转和养分利用等对环境胁迫比较敏感,细根动态对于环境变化具有重要的指示作用(Vogt *et al.*, 1993)。传统的研究通常将直径 ≤ 2 mm的根定义为细根(Finér *et al.*, 2011),随着研究视角深入根系系统内部,越来越多的研究者开始采用根序分级的方法来研究根系结构和功能(Pregitzer *et al.*, 2002; Guo *et al.*, 2004)。Pregitzer等(2002)将根轴末端没有分支的细根称为1级根,1级根着生的细根为2级根,依次分到5级根。不同根序的细根在生态系统养分循环中的作用不同。1级根直径较细,比根长(specific root length, SRL)较大,主要承担养分和水分的吸收功能,而高级根序直径较粗,主要负责养分和水分的运输(Eissenstat *et al.*, 2000; Guo *et al.*, 2004)。因此,采用根序分级的方法研究细根更有意义。有研究表明,1、2级细根在根系系统中占有重要位置。Huang等(2010)发现科尔沁沙漠灌木1、2级细根生物量占前4级细根的63%以上,杨丽君(2013)发现0~20 cm土层中杨树(*Populus euramericana*)1、2级根数量占前5级细根总量的95%以上,于立忠(2006)的研究结果显示0~20 cm土层中日本落叶松(*Larix kaempferi*)1、2级细根根长占1~5级根序总长度的75%以上。

细根形态及其可塑性是植物应对竞争和土壤养分有效性的一种响应机制(Ostonen *et al.*, 2007)。细根形态可塑性(fine root morphological plasticity)是指植物细根形态受环境影响所表现出的一系列表型变化(Novoplansky, 2002)。当土壤资源状况发生变化时,植物细根会迅速调整其细根结构和功能以提高竞争优势,达到充分利用资源的目的(Pregitzer *et al.*, 2002)。植物根系对地下资源的竞争在自然界中是普遍现象,这种竞争甚至比植物地上竞争更强烈(Wilson, 1988)。植物之间产生竞争时,植物会通过调整其细根形态(主要指直径、长度和SRL)和构型(主要指分枝比、节间长度和分枝密度)、生产力和空间分布等方式以最大限度地利用资源,进而适应竞争(Rubio *et al.*, 2001; 刘金梁, 2008)。残落物是森林生态系统的产物,残落物覆盖能够影响土壤的水热和养分条件(吴钦孝等, 1998; Lindahl *et al.*, 2007),进而改变细根的竞争环境。细根竞争环境

的变异又能改变根系对养分和水分的吸收,从而影响根系的生长发育及其功能发挥(薛建辉等, 2002)。

林下植被是森林生态系统的重要组成部分,在生态系统养分循环中起着不可忽视的作用,同时具有促进维护生态系统多样性和稳定性的功能(Yarie, 1980; 吕理兴, 2012)。林下植被细根在根系系统中占据很大的比例。Chen等(2004)的研究表明,芬兰北部森林的林下植被细根(< 2 mm)生物量占总细根生物量的50%。Bakker等(2006)发现,法国西南部海岸松(*Pinus pinaster*)林的林下灌草细根(≤ 2 mm)生物量占总细根量的比例高达70%,远远超过了乔木细根生物量。然而,目前关于森林生态系统细根可塑性的研究多集中于乔木树种,对于灌木少有研究。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国南方的主要人工林造林树种之一,约占我国人工林面积的24%,经济价值高,是我国特有的优良速生针叶树种。榿木(*Loropetalum chinensis*)是杉木林下较常见的灌木。因此,本研究以杉木和榿木为研究对象,采用根袋法研究种内竞争和残落物覆盖对2物种1级和2级细根形态属性(SRL和直径)和结构属性(分枝比)的影响,揭示种内竞争及林下管理措施(残落物覆盖)对杉木和榿木细根形态结构塑性以及养分吸收策略的影响规律,为制定合理的森林管理措施提供依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

试验地位于江西省泰和县千烟洲生态试验站的石溪林场(115°04'13" E, 26°44'48" N)。试验区是典型红壤丘陵地貌,海拔在100 m左右,年日照时数1229 h,年均气温17.9℃,年均降水量为1485 mm,具有典型亚热带季风气候特征。主要土壤类型是红壤,成土母质多为红色砂岩、砂砾岩或泥岩。土地利用类型以人工林为主,主要树种为杉木、湿地松(*Pinus elliotii*)和马尾松(*P. massoniana*)等;林下灌木丰富,主要有榿木、黄瑞木(*Adinandra millettii*)、乌饭树(*Vaccinium bracteatum*)等;草本有芒萁(*Dicranopteris pedata*)、狗脊蕨(*Woodwardia japonica*)和暗鳞鳞毛蕨(*Dryopteris cycadina*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 实验设计 本试验开展于2012年3月布设

的杉木人工林残落物管理大型试验平台。试验样地为 1998 年二代人工杉木纯林,杉木平均树高 10.2 m,胸径 9.8 cm,郁闭度 75%。试验平台为:2 残落物水平(残落物清除、残落物加倍)×3 样地重复。残落物加倍样地的残落物层厚度约 6 cm,每 3 个月将残落物清除样地的残落物清除,每块样地为 30 m×30 m。林下灌木以槲木为主。杉木和槲木的细根属性和空间分布见表 1 和图 1。杉木 1 级根和 2 级根的直径约为槲木的 2 倍,而其 SRL 不足槲木的 1/2(表 1)。杉木和槲木在 0~10 cm 土层中的细根(≤2 mm)生物量分别占 0~60 cm 土层细根量的 29.58%和 90.19%(图 1)。此外,0~10 cm 土壤全碳和全氮分别占 0~60 cm 土层碳氮的 24.94%和 26.15%,均高于其他土层。可见,0~10 cm 土层为杉木和槲木根系的主要竞争层。

基于上述平台,本研究的处理为:2 残落物水平(无残落物 L0、有残落物 L1)×2 种内竞争水平(单根根袋 C0、双根根袋 C1)×2 物种(杉木、槲木)×9 重复(3 个样地重复,每个样地 3 个根袋重复),共计 72 个根袋。L1 的根袋覆盖当年的新鲜残落物,覆盖厚度与样地残落物层的厚度保持一致,实验期间保证残落物清除样地的根袋裸露。

1.2.2 根袋布置 根袋布置时间为 2013 年 3 月底。根袋的布设过程如下:在样地内选取生长良好的杉木和槲木作为目标植株,在目标植株主干附近 0~10 cm 土层中挖出 1 根(C0)或者 2 根(C1,同一树种,不同株体)结构完整的根系(包括前 4 级根),用剪刀剔除前 3 级根系,保证 4 级根与目标植株的株体相连,并将其放入装有原位土的尼龙网袋中(30 cm×20 cm,孔径 0.15 mm,窄的一边开口)中间,最后将根袋平置于根系挖掘处。该方法的优点是清除了主根以外的根系,因此取样得到的各级根系样品都是处理期间新生长出来的,能够较好地表征各处理对细根形态特征的影响。

表 1 杉木和槲木细根基本属性
Table 1 Basic traits of *Cunninghamia lanceolata* and *Loropetalum chinensis* fine roots

树种	根序	直径 (mm)	SRL (m·g ⁻¹)	N:C
杉木	1 级根	0.65±0.04	19.32±1.05	0.024±0.003
	2 级根	0.70±0.04	15.14±1.75	
槲木	1 级根	0.34±0.01	58.23±2.28	0.024±0.000
	2 级根	0.39±0.01	37.06±1.73	

SRL.比根长;N:C.氮碳比。

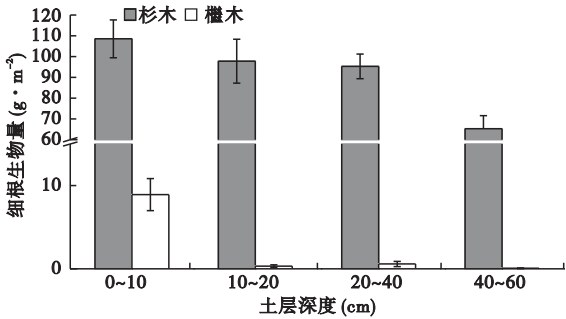


图 1 杉木和槲木细根(≤2 mm)空间分布
Fig.1 Fine root (≤2 mm) distribution of *Cunninghamia lanceolata* and *Loropetalum chinensis*

1.2.3 监测、采样与分析 在实验进行过程中,每 3 周测定 1 次各样地土壤表层的温度和水分。用时域反射仪(TDR,美国 Megger 公司)测定土壤表层 0~5 cm 的水分含量,用便携式数字温度计(JM627,天津今明仪器公司)测定土壤表层温度,每个样地测定 6 个重复。

采用 Sr 标记法研究残落物覆盖对杉木和槲木养分吸收速率的影响。Sr 可代替 Ca 被植物吸收(Hoekstra *et al.*, 2014),具有较低的探测限制和较高的准确度(Casper *et al.*, 2003),其吸收量可以作为衡量植物根系在养分吸收能力的一个指标。2013 年 9 月 25 日,对根袋进行 Sr 标记,以测定根系养分吸收速率。具体做法是:向根袋表层土壤均匀注射 30 mL 的 0.2 mol·L⁻¹ 的 SrCl₂ 溶液(Casper *et al.*, 2003)。

标记 48 h 后进行根袋样品采集。将根袋内的根系小心地从土壤中分离出来,每个样地同一种处理的 3 个根袋重复形成 1 个根系混合样,共计 24 个根系混合样,每个样地形成 2 个土壤混合样,共计 6 个土样。将根系和土壤样品编号后放入保温箱(4℃)中带回试验站冷藏保存,以备分析。

分析时将根系用水清洗干净,然后用镊子将每个根系的 1 级和 2 级细根分离下来并计数,用该根系的 1 级根数量除以 2 级根数量得到 1、2 级根分枝比(branch ratio)。将分离后的各级根分别放入盛清水的托盘中,排除气泡,使用 Epson 数字化扫描仪(Expression 10000XL, 400 dpi,日本 Seiko Epson 公司)进行扫描,然后用 WinRhizo(Pro 2004b,加拿大 Regent Instruments 公司)根系图像分析系统软件对细根进行定量分析,测定根长、平均直径。测定完毕后,将细根放入 65℃烘箱中烘 48 h 至恒重,测定细根质量(精确至 0.0001 g)。比根长(SRL)用总长度除以

细根质量计算得到。烘干称重后,将 Sr 标记过的各物种 1 级和 2 级细根混合,用球磨仪进行粉碎,用电热板法进行消解,运用 ICP-OES (Optima 5300DV, 美国 PerkinElmer 公司)测定根系样品中 Sr 元素的浓度。土壤样品用全自动化学分析仪 Smartchem 300 (法国 AMS 公司)测定铵态氮和硝态氮含量。

1.3 数据处理

运用 SPSS 20.0(IBM)、Origin 8.0(美国 Origin-Lab 公司)和 Excel 2010(Microsoft)软件对数据进行分析处理。用独立样本 T 检验分析残落物覆盖处理对土壤表层温度和含水率以及细根养分吸收速率的影响;用双因素方差分析(two-way ANOVA)检验残落物覆盖与种内竞争对细根形态的交互作用;用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验各处理对细根形态的影响;用最小显著差异法(LSD)检验不同处理水平下的差异显著性,显著性水平为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 残落物覆盖与土壤理化性质

残落物覆盖提高了表层土壤温度和土壤含水率(图2)。残落物覆盖使土壤温度平均上升了0.5℃,除了4月16日和7月8日外,残落物覆盖对土壤温度的影响达到了显著水平。残落物覆盖使土壤含水率平均提高了3.3%,在实验后期(5月27日以后)残落物覆盖对土壤含水率的影响达到了显著水平。

残落物覆盖对土壤无机氮含量影响显著(图3)。残落物覆盖使无机氮含量减少53.5%,使硝态氮含量减少61.0%,对两者影响显著;使土壤铵态氮减少40.1%,但未达到显著水平。

2.2 残落物覆盖和种内竞争对杉木和櫟木细根形态特征的影响

残落物覆盖、种内竞争及两因素的交互作用对杉木 1、2 级细根分枝比、直径和 SRL 均无显著影响。残落物覆盖与种内竞争的交互作用对榿木 1 级根直径影响极显著 ($P<0.01$); 残落物覆盖对榿木 1、2 级细根分枝比的影响显著, 使榿木细根分枝比提高了 51.47%, 对榿木 1、2 级根直径的影响极显著 ($P<0.01$), 使榿木 1、2 级细根直径分别降低了 17.09% 和 21.27%; 竞争处理对榿木 1 级根直径影响极显著 ($P<0.01$), 使榿木 1 级根直径降低了 11.35%; 各个处理对榿木 1、2 级根的 SRL 均无显著影响 (表 2)。

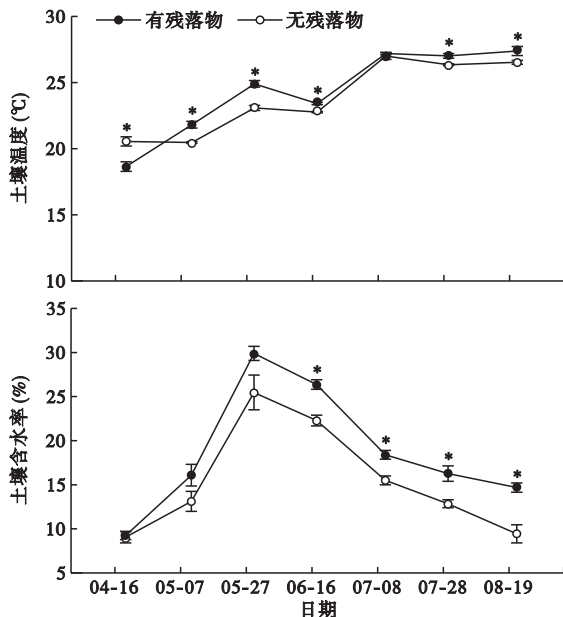


图2 残落物覆盖对土壤温度和土壤含水率的影响
Fig.2 Effect of litter coverage on soil temperature and soil water content

* 温度或含水率差异显著($P<0.05$)。

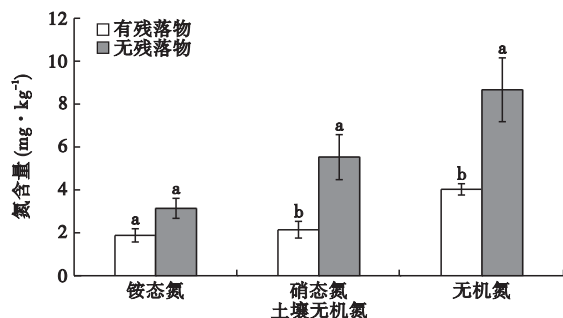


图3 残落物覆盖对土壤无机氮的影响
Fig.3 Effect of litter coverage on soil inorganic nitrogen concentration

不同字母表示差异显著($P<0.05$)。

图4表明,各处理对杉木细根分枝比和1、2级根SRL以及1级根直径均无显著影响。杉木2级根直径最低值出现在L0C1(0.61 mm),显著低于对照L0C0(0.89 mm),而L1C0和L1C1处理对杉木2级根直径的影响不显著。檫木1、2级根分枝比在L1C0下达到最大值(7.30),其次是L1C1处理(6.44),这2个处理下的细根分枝比都显著高于L0C0处理(3.27),说明残落物覆盖显著提高了檫木细根分枝比。檫木1、2级根SRL分别在L0C0和L1C1达到最大值,分别为67.00和41.72 $\text{m} \cdot \text{g}^{-1}$,但各处理对檫木1、2级根SRL均未产生显著影响。较之对照(L0C0),L0C1、L1C0和L1C1显著降低了

表 2 残落物覆盖和种内竞争对杉木和 榿木细根形态特征影响的双因素方差分析
Table 2 Two-way ANOVA of effects of litter coverage and competition on fine root morphological traits of *Cunninghamia lanceolata* and *Loropetalum chinensis*

树种	细根形态特征	残落物		竞争		残落物×竞争	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
杉木	分枝比	0.247	0.622	0.091	0.764	0.927	0.342
	1 级根 SRL	1.422	0.267	1.091	0.327	0.859	0.381
	2 级根 SRL	1.041	0.337	3.769	0.088	1.187	0.308
	1 级根直径	0.074	0.792	1.599	0.242	0.781	0.403
	2 级根直径	0.705	0.425	3.649	0.093	3.300	0.107
榿木	分枝比	6.617	0.018 *	0.955	0.340	3.778	0.066
	1 级根 SRL	0.504	0.498	1.777	0.219	1.102	0.325
	2 级根 SRL	1.258	0.295	0.111	0.748	0.738	0.415
	1 级根直径	42.643	0.000 * *	17.699	0.003 * *	25.576	0.001 * *
	2 级根直径	23.889	0.001 * *	1.430	0.266	4.617	0.066

* $P<0.05$; * * $P<0.01$ 。

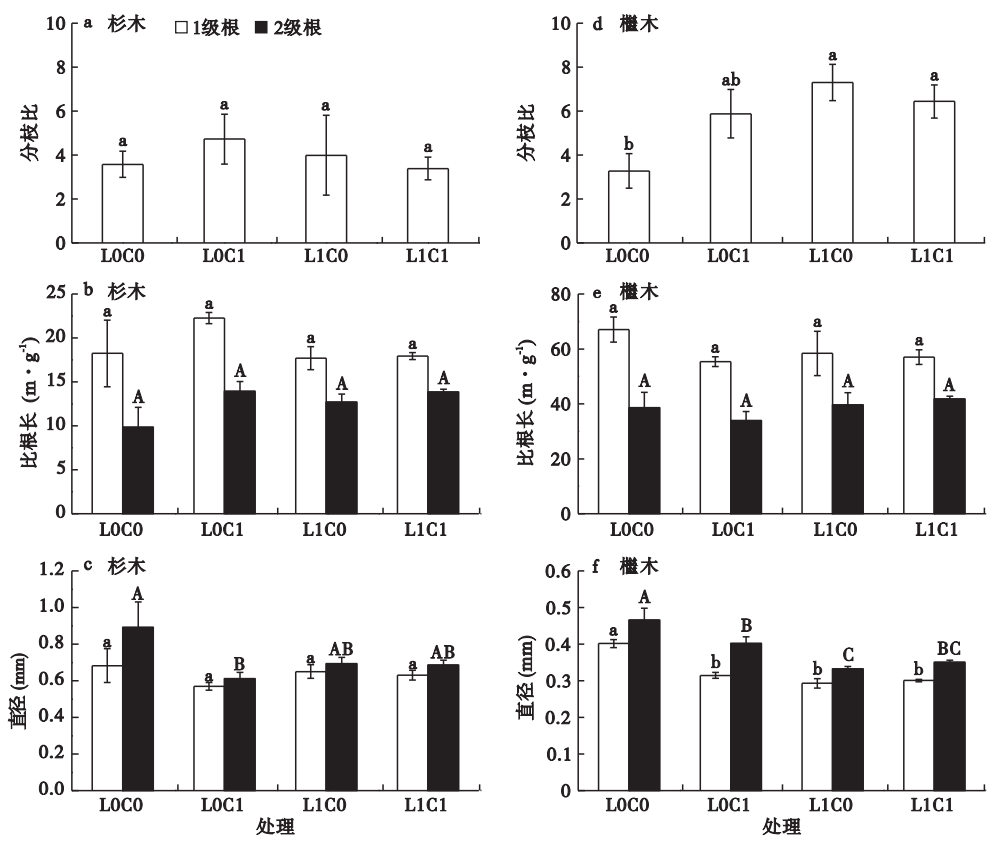


图 4 不同残落物和竞争处理下杉木和 榿木细根形态特征
Fig.4 Fine root morphological traits of *Cunninghamia lanceolata* and *Loropetalum chinensis* under different litter coverage and competition treatments

LOC0、LOC1、L1C0、L1C1 分别表示无残落物无竞争、无残落物有竞争、有残落物无竞争、有残落物有竞争处理。a 和 d 中不同字母表示不同处理间分枝比差异显著 ($P<0.05$)；b、c、e 和 f 中不同小写字母 (或大写字母) 表示不同处理间 1 级根 (或 2 级根) 形态结构差异显著 ($P<0.05$)。

榿木 1、2 级根直径,这 3 个处理使榿木 1 级根直径分别降低了 21.62%、27.05%和 25.06%,使榿木 2 级根直径分别降低了 13.58%、28.55%和 24.68%,说明残落物覆盖、种内竞争及其二者的交互作用都显著降低了榿木细根直径。

2.3 残落物覆盖对杉木和 榿木细根养分吸收速率的影响

采用 Sr 标记前,实验样地植物细根 Sr 含量平均值为 13.29 mg · kg⁻¹,标记后细根 Sr 含量上升到了 659.45 mg · kg⁻¹,差异极显著 ($P<0.01$),因此植

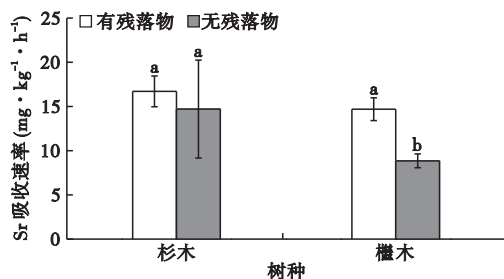


图5 残落物覆盖对榿木和杉木细根养分吸收速率的影响
Fig.5 Effect of litter coverage on fine root Sr absorption rate of *Cunninghamia lanceolata* and *Loropetalum chinensis*
不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

物细根 Sr 含量的变化可以表征细根养分吸收速率的变化。残落物覆盖对榿木 1、2 级细根养分吸收速率的影响强于杉木 (图 5)。残落物覆盖对杉木 1、2 级细根 Sr 吸收速率无显著影响,而对榿木 1、2 级细根 Sr 吸收速率影响显著,使榿木细根 Sr 吸收速率由 8.85 提高到了 14.69 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 。

3 讨论

细根形态是衡量根系养分和水分吸收能力的重要指标,细根会通过增殖(细根伸长和新根生长)提高自身的养分捕获塑性(Hodge, 2004; 王鹏等, 2012)。一般而言,细根直径越小、SRL 越大时,其养分吸收能力就越强(Fitter *et al.*, 2002; Cruz *et al.*, 2004)。残落物覆盖和种内竞争通过影响细根形态进而改变植物的养分吸收策略。

3.1 种内竞争对杉木和榿木细根形态特征影响

地下根系之间的竞争会引起细根形态变化,植物会通过调整其细根生产力、形态和空间分布等来最大限度地利用资源以适应竞争(Rubio *et al.*, 2001)。Guo 等(2004)的研究表明,不同根序细根功能不同,低级根序主要负责养分和水分吸收,而高级根序主要承担运输的功能。分枝构型是植物细根的重要形态特征,代表细根的生长潜力,控制着细根对养分、水分的吸收以及碳分配和寿命(Eissenstat *et al.*, 1997)。分枝比是植物细根分枝特性最直观的体现,可以作为衡量细根资源利用能力的指标。种内竞争对杉木和榿木的细根分枝比影响不显著。SRL 是评价细根资源利用能力的另一个重要指标。SRL 越大,细根的养分和水分吸收效率就越高(Berntson, 1994)。本研究中,种内竞争对杉木和榿木细根 SRL 影响均不显著(表 2)。细根形态还会受到竞争的影响(Curt *et al.*, 2005; Bolte *et al.*, 2006;

周伟等, 2012),种内竞争对杉木和榿木细根分枝比和 SRL 影响均不显著可能是由于根袋中双根处理形成的竞争强度不足所致。

在细根形态指标中,直径是影响细根寿命和死亡的一个关键因素,直径的大小决定了植物根系对地下资源的利用效率,直径较细的根对养分和水分的吸收能力要高于直径较粗的根(de Kroon *et al.*, 2003)。种内竞争对杉木细根直径无显著影响,而显著降低了榿木 1 级根直径(图 4)。该结果一方面说明种内竞争提高了榿木细根对土壤资源的利用能力,另一方面也表明榿木细根直径塑性对竞争的敏感性高于分枝比和 SRL。

3.2 残落物覆盖对杉木和榿木细根形态特征及养分吸收速率的影响

以往研究认为,残落物层能够降低土壤温度,拦截降水,增加土壤持水量(吴钦孝等, 1998; 梁小妮, 2012)。而本试验中,残落物覆盖使土壤温度明显升高,其原因可能是残落物覆盖增加了土壤含水率(图 2),减少了土壤水分蒸发(吴钦孝等, 1998),使得土壤表层热量散发受阻,从而导致土壤温度增加。图 3 中,残落物覆盖使土壤铵态氮有所降低,使硝态氮和总无机氮显著降低,从而降低了土壤氮的有效性。这可能是由微生物对养分的固持和利用造成的:实验期间新鲜残落物处于分解初期,腐生真菌通过利用迅速矿化的残落物有机碳以维持自身养分平衡,同时对氮有固持作用,使残落物释放到土壤中的养分很少;另一方面,菌根真菌吸收土壤中的氮并运输给宿主植物,进一步导致土壤养分的降低(Moore *et al.*, 2006; Lindahl *et al.*, 2007; Manzoni *et al.*, 2010)。

不同物种的细根分枝比对养分处理的响应不同。Drew 等(1975)的研究表明,供氮能够促进大麦草(*Hordeum vulgare*)低级根序侧根的生长,显著增加 1、2 级细根的数量。杨丽君(2013)发现,施肥显著提高了杨树土壤表层的细根分枝比,并使 1 级根的增幅高达 23.84%。但也有研究得出了不同结论。于立忠(2006)发现,施肥对日本落叶松(*Larix kaempferi*)不同根序细根数量影响不显著。Fitter 等(1991)在研究养分胁迫对 13 中双子叶植物和 8 种草本植物细根构型的影响时发现,养分贫瘠时双子叶植物根系表现出较高的拓扑塑性(分叉数增多),而草本植物细根分枝结构没有明显变化。本研究中,残落物覆盖降低了土壤氮的有效性(图 3),使榿

木细根分枝比提高(图4),这可能是櫟木细根对土壤养分变化的响应,分枝比增加利于提高细根养分捕获能力。此外,残落物覆盖能够提高櫟木细根分枝比,而对杉木细根分枝比无显著影响,说明櫟木细根分枝比对土壤环境变化的响应强于杉木,在土壤资源有限时櫟木细根塑性的变化可能会增加其与杉木的竞争强度。

不同物种的细根 SRL 对环境变化的响应也不同。丁国泉等(2010)和孙玥(2007)研究发现,施氮肥对日本落叶松、水曲柳(*Fraxinus mandschurica*)和落叶松(*L. gmelinii*)的细根 SRL 影响不显著。韦兰英等(2006)研究表明,土壤含水量增加显著降低了沙棘(*Hippophae rhamnoides*)细根 SRL,而对白羊草(*Bothriochloa schaeum*)和辽东栎(*Quercus liaotungensis*)影响不显著。残落物覆盖改变了土壤氮和水分的有效性,而这些环境因子的变化没有对杉木和櫟木细根 SRL 产生明显影响,说明杉木和櫟木的细根 SRL 是比较稳定的细根形态属性,不易受土壤养分和水分条件影响。此外,Hodge(2004)认为,为了适应养分状况,植物倾向于细根增殖甚于细根伸长。残落物覆盖及其与种内竞争的交互作用均使櫟木细根分枝比显著增加而对 SRL 无明显影响(图4),该结果与其结论一致。

直径是细根形态的重要指标之一,其大小能够反映植物细根吸收功能的强弱,且直径对环境变化的指示效应强于分枝比和 SRL (Tobner *et al.*, 2013)。目前,关于土壤环境对细根直径的影响研究结论不一致。于立忠(2006)研究表明,增加土壤氮能够显著降低日本落叶松 1、2 级细根直径。丁国泉等(2010)研究表明,增加土壤氮能够增加落叶松 1~5 级细根直径,但未达到显著水平。Pregitzer 等(2002)对北美的糖槭(*Acer saccharum*)、白云杉(*Picea glauca*)和湿地松等 9 个树种的研究表明,增加土壤氮均未对各树种细根直径的变化产生明显影响。本研究表明,残落物覆盖降低了土壤氮的有效性,使櫟木 1、2 级根直径显著减小而对杉木细根直径无明显影响(表2),可见细根直径对环境的响应因种而异,其机理还有待进一步研究。

以往研究表明:分枝比越高,直径越小,细根对养分和水分的吸收能力就越强(Eissenstat *et al.*, 1997; de Kroon *et al.*, 2003; 丁国泉等, 2010)。本研究中,残落物覆盖提高了櫟木细根分枝比,减小了櫟木细根直径,进而导致櫟木细根养分吸收速率增强

(图5),与以往关于细根形态塑性与养分利用能力关系的研究结论一致。总体而言,残落物覆盖及其与竞争的交互作用对櫟木细根形态特征的影响大于杉木。有研究表明,直径越大,细根对环境因子的响应就越不敏感(Hodge, 2004)。本实验中,杉木的细根直径比櫟木的细根直径粗(表1),这可能是杉木细根形态对环境变化的敏感度不及櫟木的主要原因。上述研究表明,细根属性对土壤环境的响应因种而异,以往关于乔木树种的研究结论对林下灌木不一定适用。此外,发现,残落物覆盖及其与竞争的交互作用使櫟木细根形态特征的变化利于养分吸收,而对杉木细根形态塑性无显著影响。这一结果说明:增加杉木林残落物覆盖可使杉木林下的櫟木细根形态特征向利于土壤养分高效吸收的方向变化,进而可能会与细根塑性差的杉木在 0~10 cm 土层产生养分竞争。由于 0~60 cm 土层中表层土壤(0~10 cm)碳氮占的比例最高(约 25%),且杉木细根在 0~10 cm 土层比较集中(约占 1/3),故櫟木与杉木的养分竞争可能会影响杉木的生长。

4 结 论

杉木(乔木)和櫟木(灌木)的细根形态特征属性对残落物覆盖和种内竞争及其两者交互作用表现出不同程度的响应。残落物覆盖、种内竞争及两者的交互作用对杉木细根形态特征各个指标均无显著影响。残落物覆盖显著提高了櫟木细根 1、2 级根分枝比,残落物覆盖、种内竞争及其二者的交互作用都显著降低了櫟木 1 级根的直径。櫟木细根形态塑性的变化促进了其对土壤养分的吸收。结果表明:细根形态结构属性对土壤环境的响应因种而异,增加杉木林残落物覆盖使杉木林下的櫟木细根塑性变化利于土壤养分的高效吸收,进而可能增强其与同土层塑性差的杉木细根的竞争。需要指出的是:本研究中,覆盖的残落物处于分解初期,降低了土壤养分有效性,随着残落物进一步分解,土壤养分以及 2 物种的细根塑性策略是否会发生变化,仍有待进一步的研究。另外,2 个树种的根系生长速度是否存在差异,及其对竞争强度差异的可能影响值得研究。最后,本研究表明,种内竞争对杉木的细根形态无影响,而使櫟木细根形态发生显著变化,而杉木与櫟木种间竞争对 2 物种细根塑性的影响机理是否和种内竞争一致,也有待深入研究。

致谢 中国科学院地理科学与资源研究所千烟洲生态实验站为本实验提供了研究平台和条件支持,中国科学院地理科学与资源研究所徐明洁、袁野、王建雷、邱月宝、程传鹏和万杨在论文撰写过程中提供了大量帮助,在此深表感谢!

参考文献

- 丁国泉,于立忠,王政权,等. 2010. 施肥对日本落叶松细根形态的影响. 东北林业大学学报, **38**(5): 16-19.
- 梁小妮. 2012. 枯落物与根系对城市土壤改良作用概述. 陕西林业科技, (3): 102-105.
- 刘金梁. 2008. 东北 5 个树种根系结构研究(硕士学位论文). 哈尔滨: 东北林业大学.
- 吕理兴. 2012. 杉木人工林及林下植被细根生物量和形态分布特征. 亚热带资源与环境学报, **7**(2): 70-75.
- 孙 玥. 2007. 菌根和施肥对水曲柳和落叶松人工林一级细根形态的影响. 哈尔滨: 东北林业大学.
- 王 鹏, 牟 溥, 李云斌. 2012. 植物根系养分捕获塑性与根竞争. 植物生态学报, **36**(11): 1184-1196.
- 韦兰英,上官周平. 2006. 黄土高原白羊草、沙棘和辽东栎细根比根长特性. 生态学报, **26**(12): 4164-4170.
- 吴钦孝, 赵鸿雁, 刘向东, 等. 1998. 森林枯枝落叶层涵养水源保持水土的作用评价. 土壤侵蚀与水土保持学报, **4**(2): 23-28.
- 薛建辉, 王 智, 吕祥生. 2002. 林木根系与土壤环境相互作用研究综述. 南京林业大学学报: 自然科学版, **26**(3): 79-84.
- 杨丽君. 2013. 杨树幼龄林细根构型对施肥的响应(硕士学位论文). 四川雅安: 四川农业大学.
- 于立忠. 2006. 施肥对日本落叶松细根形态特征及养分含量的影响(博士学位论文). 哈尔滨: 东北林业大学.
- 周 伟, 陈信力, 李端霞, 等. 2012. 林分密度对侧柏人工林细根形态的影响. 林业科技开发, **26**(4): 35-38.
- Bakker MR, Augusto L, Achat DL. 2006. Fine root distribution of trees and understorey in mature stands of maritime pine (*Pinus pinaster*) on dry and humid sites. *Plant and Soil*, **286**: 37-51.
- Berntson GM. 1994. Modelling root architecture: Are there tradeoffs between efficiency and potential of acquisition? *New Phytologist*, **127**: 483-493.
- Bolte A, Villanueva I. 2006. Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *European Journal of Forest Research*, **125**: 15-26.
- Casper BB, Schenk HJ, Jackson RB. 2003. Defining a plant's belowground zone of influence. *Ecology*, **84**: 2313-2321.
- Chen W, Zhang Q, Cihlar J, et al. 2004. Estimating fine-root biomass and production of boreal and cool temperate forests using aboveground measurements: A new approach. *Plant and Soil*, **265**: 31-46.
- Cruz C, Green JJ, Watson CA, et al. 2004. Functional aspects of root architecture and mycorrhizal inoculation with respect to nutrient uptake capacity. *Mycorrhiza*, **14**: 177-184.
- Curt T, Coll L, Prévosto B, et al. 2005. Plasticity in growth, biomass allocation and root morphology in beech seedlings as induced by irradiance and herbaceous competition. *Annals of Forest Science*, **62**: 51-60.
- de Kroon H, Visser EJ. 2003. Root Ecology. Germany: Springer.
- Drew MC. 1975. Comparison of the effects of a localised supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot, in barley. *New Phytologist*, **75**: 479-490.
- Drew MC, Saker LR. 1975. Nutrient Supply and the Growth of the Seminal Root System in Barley. II. Localized, compensatory increases in lateral root growth and rates of nitrate uptake when nitrate supply is restricted to only part of the root system. *Journal of Experimental Botany*, **26**: 79-90.
- Eissenstat DM, Wells CE, Yanai RD, et al. 2000. Building roots in a changing environment: Implications for root longevity. *New Phytologist*, **147**: 33-42.
- Eissenstat DM, Yanai RD. 1997. The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, **27**: 1-60.
- Finér L, Ohashi M, Noguchi K, et al. 2011. Factors causing variation in fine root biomass in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, **261**: 265-277.
- Fitter A, Williamson L, Linkohr B, et al. 2002. Root system architecture determines fitness in an Arabidopsis mutant in competition for immobile phosphate ions but not for nitrate ions. *Proceedings of the Royal Society Series B: Biological Sciences*, **269**: 2017-2022.
- 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.
- 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.
- Hodge A. 2004. The plastic plant: Root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, **162**: 9-24.
- Hoekstra NJ, Finn JA, Buchmann N, et al. 2014. Methodological tests of the use of trace elements as tracers to assess root activity. *Plant and Soil*, **380**: 1-19.
- Huang G, Zhao X, Zhao H, et al. 2010. Linking root morphology, longevity and function to root branch order: A case study in three shrubs. *Plant and Soil*, **336**: 197-208.
- Lindahl BD, Ihrmark K, Boberg J, et al. 2007. Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytologist*, **173**: 611-620.
- Manzoni S, Trofymow JA, Jackson RB, et al. 2010. Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. *Ecological Monographs*, **80**: 89-106.
- Moore TR, Trofymow JA, Prescott CE, et al. 2006. Patterns of carbon, nitrogen and phosphorus dynamics in decomposing foliar litter in Canadian forests. *Ecosystems*, **9**: 46-62.
- Ostonen I, Lohmus K, Helmsaari HS, et al. 2007. Fine root morphological adaptations in Scots pine, Norway spruce and silver birch along a latitudinal gradient in boreal forests. *Tree Physiology*, **27**: 1627-1634.
- Pregitzer KS, DeForest JL, Burton AJ, et al. 2002. Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, **72**: 293-309.
- Rubio G, Walk T, Ge Z, et al. 2001. Root gravitropism and below-ground competition among neighbouring plants: A modelling approach. *Annals of Botany*, **88**: 929-940.
- Tobner CM, Paquette A, Messier C. 2013. Interspecific coordination and intraspecific plasticity of fine root traits in North American temperate tree species. *Frontiers in Plant Science*, **4**: 1-11.
- Vogt KA, Publicover DA, Bloomfield J, et al. 1993. Below-ground responses as indicators of environmental change. *Environmental and Experimental Botany*, **33**: 189-205.
- Novoplansky A. 2002. Developmental plasticity in plants: Implications of non-cognitive behavior. *Evolutionary Ecology*, **16**: 177-188.
- Wilson JB. 1988. Shoot competition and root competition. *Journal of Applied Ecology*, **25**: 279-296.
- Yarie J. 1980. The role of understorey vegetation in the nutrient cycle of forested ecosystems in the mountain hemlock biogeoclimatic zone. *Ecology*, **61**: 1498-1514.