



川中丘陵区 3 个树种的细根形态和功能异质性分析

刘运科¹, 苏 宇¹, 李德会^{1,2}, 范 川¹, 谢雨彤¹, 李贤伟^{1*}

(1 四川农业大学 林学院, 成都 611130; 2 绵阳师范学院, 四川绵阳 621000)

摘 要:以川中丘陵区柏木低效林林窗改造初期种植的银木和香椿细根为研究对象, 以未改造的柏木纯林为对照, 采用 LI-8100 土壤碳通量测量系统测定银木、香椿和柏木 1~5 级细根的原位呼吸速率, 并探讨细根形态结构和养分元素浓度与细根呼吸的相关关系, 以揭示细根结构与功能异质性。结果表明: 银木、香椿和柏木细根的直径、根长、组织碳浓度均随着根序级别的增加而增加, 而它们细根的比根长、组织氮浓度和比根呼吸速率均随着根序的增加而降低, 树种、根序级及其交互作用对 3 个树种细根形态、养分浓度和比根呼吸均有显著或极显著影响。回归分析显示, 3 个树种比根呼吸速率均随细根直径、比根长、N 浓度变化呈现出系统性的变化, 三者分别能解释 64.7%、87.6% 和 67.6% 的比根呼吸变异。可见, 细根在形态和功能上存在明显的异质性, 且细根的形态特征、组织化学含量和生理功能之间存在着紧密的联系, 为理解植物根系结构与功能变异提供了依据。

关键词: 细根; 根形态; 根呼吸; 异质性; 低效林

中图分类号: Q944.2

文献标志码: A

Morphological and Functional Heterogeneity of Fine Roots among Three Tree Species in the Hilly Region of Central Sichuan

LIU Yunke¹, SU Yu¹, LI Dehui^{1,2}, FAN Chuan¹, XIE Yutong¹, LI Xianwei^{1*}

(1 College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; 2 Mianyang Normal University, Mianyang, Sichuan 621000, China)

Abstract: Taking the fine roots of *Cinnamomum septentrionale* and *Toona sinensis* which were planted during early preliminary stage of low-efficiency *Cupressus funebris* forests transformation in the hilly region of central Sichuan as research objects, while using the unmodified pure *C. funebris* forest as control, we determined in situ respiration rates by applying a LI-8100 soil carbon flux measurement system of the 1st–5th order roots and discussed the relationship among the morphological structure and the nutrient concentration of fine roots and respiration to reveal the structural and functional heterogeneity of fine roots. The results showed that the diameter of fine roots, root length and tissue carbon concentration of *C. septentrionale*, *T. sinensis* and *C. funebris* increased with the roots order increased, while specific root length (SRL), tissue nitrogen concentration and specific root respiration rate (SRR) reduced. And species, root order and their interactions showed that the morphology, nutrient concentrations and SRR of these three species fine roots were highly significant effect ($P < 0.01$). Regression analysis indicated that three species SRR of these three species fine roots altered as diameter, SRL and tissue nitrogen concentration changed.

收稿日期: 2016-02-24; 修改稿收到日期: 2016-04-12

基金项目: 国家“十二五”科技支撑计划项目(2011BAC09B05); 四川省科技支撑计划项目(2010NZ0049)

作者简介: 刘运科(1987–), 男, 在读博士研究生, 主要从事森林培育和地下生态学。E-mail: yunkliu@sina.com

* 通信作者: 李贤伟, 教授, 主要从事森林培育和恢复生态学研究。E-mail: lxw@sicau.edu.cn

which explained the variation with 64.7%, 87.6% and 67.6% of *SRR*, respectively. These results suggested that there was a close link among morphological characteristics of fine roots, the chemical contents and physiological functions, which provided an important basis to understand the structural and functional variation of plant roots.

Key words: fine root; root morphological; root respiration; heterogeneity; low efficiency forest

细根具有巨大的吸收表面积,是植物吸收水分和养分的主要器官,同时在森林生态系统 C 和 N 循环中扮演着重要的角色^[1]。以往大多数研究都把直径小于 2 mm 的根视为同一均质单元进行研究^[2],而随着进一步的研究发现,直径小于某一范围的细根并不是如传统所认为的是一个简单的均质系统,细根依据发育顺序和处于根轴不同的分枝位置形成不同分枝等级(即根序),随着根序的变化,细根在形态结构和生理生态功能上表现出明显的异质性^[3-4]。如低级根较高级根具有更高比根长、组织氮浓度、根呼吸速率和菌根侵染率,具有更有利于水分和养分吸收的解剖结构^[4-5];低级根寿命较高级根更短,生产、死亡和分解速率均大于高级根,更有利于养分的吸收、利用和周转^[6-8]。不同根序细根形态和功能的异质性正受到广泛的关注,成为国内外细根生态学研究的热点。

细根呼吸是细根的基本生理功能,通过呼吸作用产生能量供给细根形态构建、维持生命以及吸收养分等生命活动过程,因此,细根呼吸对森林生产力的形成有重要的意义^[9]。Hanson 等^[10]综合全球 37 个森林生态系统样点和 14 个草地或农田生态系统样点研究表明,根系或根际呼吸可占整个土壤呼吸的 10%~90%,其中森林植被根系呼吸约占 45.8%,每年所消耗的呼吸底物总量占林木光合作用固定 CO₂ 总量的 8%~52%^[11]。目前,有关不同根序细根呼吸的研究还十分有限,以往细根功能异质性的研究主要通过形态结构、不同根序组织中氮浓度或者解剖结构进行推测^[12-13],若能测定不同根序细根呼吸速率高低便可直接了解根系生理功能异质性^[14]。大量的研究已经证实不同根序等级的细根具有高度的形态和功能异质性,但究竟哪些级别的根是光合产物的主要消耗者?哪些级别的根是土壤呼吸的主要贡献者?目前,这方面的研究还十分有限^[13]。如何准确的测定细根呼吸仍是困扰研究者的较大难题,尤其是原位测定不同序级细根的呼吸一直以来没有找到有效的方法^[15]。采用离体测定的方法是目前测定不同序级细根呼吸速率最常

见的方法,然而,植物细根离体后根体内有机物迅速分解,而又无地上部分供给碳源,根呼吸迅速下降,离体后 5~15 min 内呼吸速率下降到初始根呼吸速率的 33%~52%^[14,16],且随着离体时间延长,根呼吸速率变化越大,所得的呼吸速率只能相对衡量各序级细根呼吸的变化^[17]。因而,选择非离体方法原位测定不同序级细根呼吸,对于正确认识细根功能异质性具有重要意义^[15]。

为此,本文以川中丘陵区柏木低效林人造林窗内人工种植的银木和香椿细根为研究对象,以未改造的柏木纯林为对照,通过不同根序级细根呼吸的原位测定,研究银木、香椿和柏木不同根序级细根的呼吸速率,并探讨细根形态结构和养分元素浓度与细根呼吸的相关关系,以期为揭示细根结构与功能异质性提供参考,为科学评价柏木低效林改造过程中引入的乡土阔叶树种银木和香椿在森林生态系统养分循环、碳平衡中的重要作用及相关研究提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于四川省德阳市旌阳区和新镇,地理坐标为 104°25'30"~104°25'45"E,31°04'09"~31°04'15"N,海拔 510~540 m,丘陵区山峦起伏,多呈环状或脉状,属于典型的低山丘陵地貌。该区气候属亚热带湿润气候区,四季分明,雨量充沛,年平均气温 16~17℃,≥0℃积温 5 500~6 000℃,年总降水量 880~940 mm,年平均无霜期 270~290 d,年平均日照时数 1 000~1 300 h^[18]。该区在 20 世纪 80 年代营造了大面积的柏木纯林,现阶段该区柏木人工林平均树高 6.5 m,平均胸径 8.0 cm,郁闭度大于 0.8,单位蓄积量为 44.7 m³·hm⁻²,远低于 83.6 m³·hm⁻² 的全国平均水平,是典型的低产低效林^[18,19]。林内混有少量的油桐(*Vernicia fordii*)、构树(*Broussonetia papyrifera*)等乔木,林下灌木主要以耐旱的黄荆(*Vitex negundo*)、野花椒(*Zanthoxylum simulans*)、马桑(*Coriaria nepalen-*

sis)、火棘(*Pyracantha fortuneana*)、铁仔(*Myrsine africana*)等为主,草本植物有凤尾蕨(*Pteris cretica*)、栗褐苔草(*Carex brunnea*)、菴草(*Arthraxon hispidus*)、白茅(*Imperata cylindrica*)等。

1.2 试验设计

2012 年 3 月,选择在山体西南坡向、中坡位、坡度 20°~30°、生长状况及经营管理水平相似的地段进行林窗式采伐,林窗面积为 200 m²,设置 3 个重复,各林窗之间设置 10 m 以上过渡带。人造林窗为南北向长、东西向短的近似椭圆形。移除树枝树干等残体后,引入香椿和银木,采用近似“品”字形的方式,按 50 cm×50 cm×50 cm 的规格窝穴栽种,株行距为 1 m×1.5 m,每一窝穴施腐熟后的农家肥 2.5~3.0 kg^[20]。香椿和银木配置方式为以林窗长轴为界对称栽植。初植银木为 3 a 生实生苗,树高 1.6 m、地径 1.82 cm;香椿为 2 a 生实生苗,树高 0.30 m、地径 0.43 cm。2015 年 4 月,对林窗内香椿和银木生长状况进行调查,结果显示银木树高 2.8 m、胸径 3.4 cm,香椿树高 6.0 m、胸径 2.5 cm。以未开窗的柏木林为对照,设置 20 m×20 m 的对照样地 3 个。

1.3 细根呼吸原位测定

试验于 2015 年 8 月中旬进行。在林窗和对照样地内分别选取银木、香椿和柏木平均木各 5 株,移除距离平均木树干 1 m 范围内的枯落物,用土刀从树干基部起沿根系辐射生长方向轻轻去除表层土壤,裸露出目标植物根系,用毛刷轻轻刷去附着在根系上的泥土,期间尽量保证根序完整。按照 Pregitzer 等^[7]的根序分级方法,对剥离土壤的细根进行以下分级处理。处理 1,具有完整 V 级根(即不作任何处理);处理 2,去除 I 级根,保留与母根连接的剩余根系;处理 3,去除 I 级根和 II 级根,保留与母根连接的剩余根系;处理 4,去除 I~III 级根;处理 5,去除 I~IV 级根。在剩余根系伤口上涂抹凡士林,防止水分耗失和愈伤组织呼吸。为减少测量的系统误差,每种处理至少含 10 个以上相邻的完整根序。在以上 5 种处理的下方挖掘直径 20 cm、深 4 cm 的洞,然后放入带底盖、外径 200 mm、高 60 mm 的 PVC 环。根据待测细根方位,在 PVC 环侧壁相应位置用便携式手钻钻 1 cm 直径的孔,将处理过的细根经过小孔穿入 PVC 环内,并用玻璃胶封住小孔和 PVC 环与底盖的缝隙^[15]。PVC 环内填入蛭石至距离顶端 2 cm 处,轻轻抹平,定量加入蒸馏水(约 200 mL)使环内水分相当于蛭石的最大持

水量。用木板盖住,防止凋落叶和其他杂物进入。最后把挖出的土回填于根室外的缝隙中并压实。待 PVC 环内根系稳定 1 周后,采用 LI-8100 开路式土壤碳通量测量系统(LI-COR Inc., Lincon, Nebraska, USA)对各根序细根呼吸进行原位测定。每天 8:00~18:00 每隔 2 h 测定 1 次,连续测定 3 d。测定完成后,收集环内的根系,带回实验室测定细根形态和生物量。

为对比不同根序细根呼吸强度,根据测定的 CO₂ 通量,以各级根序细根干重为基础计算细根的比呼吸速率,即为每克细根干物质在每秒钟释放的 CO₂ 摩尔数。比根呼吸(specific root respiration, SRR, nmol·g⁻¹·s⁻¹)=细根呼吸(μmol·m⁻²·s⁻¹)×测量面积(m²)/细根干重(g)×10⁻³。I 级根的比根呼吸速率(SRR_I)=SRR_{处理1}-SRR_{处理2}, II 级根的比根呼吸速率(SRR_{II})=SRR_{处理2}-SRR_{处理3},以此类推, V 级根的比根呼吸速率(SRR_V)=SRR_{处理5}。

1.4 细根形态测定

将预处理和呼吸测定完成后剪下的各级根序用滤纸包裹,放入自封袋中保存,带回实验室。蒸馏水洗净后用 Epson 数字化扫描仪(Expression 10 000 XL 1.0)对各根序细根分别进行扫描,并使用根系图像分析系统软件 WinRHIZO Pro 2012(Regent Instruments Company, Canada)对细根的直径、根长等指标进行分析。比根长(specific root length, SRL, m·g⁻¹)=各根序总长度(cm)/生物量干重(g)×10⁻²。

1.5 细根 C、N 浓度测定

扫描完成后分别将 3 个树种各级细根样品在 65℃下烘至恒重,再用天平称重(0.000 1 g)。粉碎,过 2 mm 筛,分别用重铬酸钾-外加热氧化法、凯氏定氮法测各级细根 C、N 浓度。

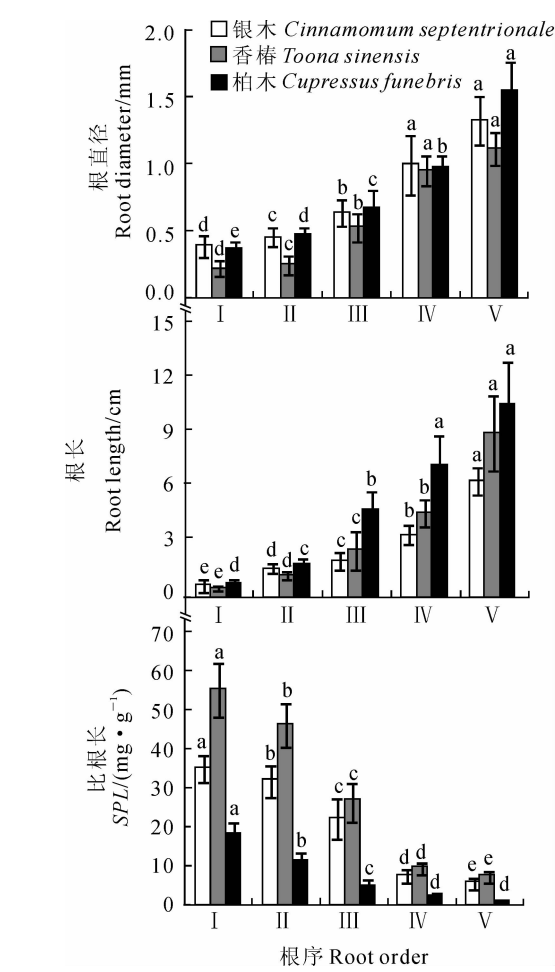
1.6 数据统计分析

所有数据均采用 Microsoft Excel 2010、SPSS 20.0 数据处理软件进行处理与分析。采用单因素方差分析和双因素方差分析分析树种和根序及其交互作用对细根形态、组织元素含量和呼吸速率的影响,采用回归分析分析各个树种细根呼吸速率与细根形态(直径、比根长)和养分浓度之间的相关关系。

2 结果与分析

2.1 各树种不同根序细根形态特征

细根的直径、长度和比根长是根系重要的形态



图中同一树种内不同字母表示不同根序间在 0.05 水平存在显著性差异;下同

图 1 3 种树种前 5 级细根的直径、根长和比根长
The different normal letters within the same tree species indicate significant difference among root orders;
The same as below

Fig. 1 The diameter, root length and specific root length of the first five root branch orders for the three tree species

指标。通过对银木、香椿和柏木细根前 V 级根序研究发现,随着根序级别升高,各树种细根直径和根长均增加,比根长均降低(图 1);同一树种不同根序细根的直径、根长和比根长均存在极显著差异($P<0.001$)。其中,各树种 I 级细根直径最细(银木 0.4 mm;香椿 0.23 mm;柏木 0.38 mm),根长最短(银木 0.71 cm;香椿 0.55 cm;柏木 0.84 cm),比根长最高(银木 $35.23\text{ m}\cdot\text{g}^{-1}$;香椿 $55.41\text{ m}\cdot\text{g}^{-1}$;柏木 $18.37\text{ m}\cdot\text{g}^{-1}$);而 V 级细根直径最粗(银木 1.33 mm;香椿 1.13 mm;柏木 1.55 mm),根长最长(银木 6.40 cm;香椿 10.45 cm;柏木 10.23 cm),比根长最低(银木 $5.92\text{ m}\cdot\text{g}^{-1}$;香椿 $7.54\text{ m}\cdot\text{g}^{-1}$;柏木 $1.45\text{ m}\cdot\text{g}^{-1}$)。表 1 的方差分析结果显示,树种和根序以及两者的交互作用对细根直径、根长、比根长的影响均达到显著或极显著水平。

2.2 各树种不同根序细根组织 C、N 浓度

3 个树种细根 C 浓度均随根序级别的增加而显著增大(图 2,表 1)。其中,银木、香椿和柏木细根 C 含量分别在 $346.10\sim415.37$ 、 $338.55\sim456.44$ 和 $403.66\sim519.08\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 之间变化;除银木 II 级和 III 级细根、IV 级和 V 级细根,香椿 I 级和 II 级,柏木的 IV 级和 V 级细根外,3 树种其余级别细根间 C 浓度均存在显著差异($P<0.05$)。与细根 C 浓度表现相反,3 个树种细根 N 浓度均随根序级别的增加而显著减小(图 2,表 1)。其中,银木、香椿和柏木细根 N 浓度分别在 $6.15\sim16.56\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $4.85\sim18.75\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 和 $4.89\sim9.28\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 之间变化;除银木 IV 级和 V 级细根,柏木 I 级和 II 级、IV 级和 V 级细根外,3 树种其余级别细根间 N 浓度均存在显著差异($P<0.05$)。同样,树种、根序及其交互作用对细根 C、N 浓度具有极显著影响($P<0.001$)。

表 1 树种、根序及其交互作用对细根形态、养分元素和比根呼吸影响

Table 1 The effect of tree species, root order, the interaction between tree species and root order on the morphology and nutrient and specific root respiration								
变异来源 Source of variation		自由度 <i>df</i>	概率值 Probability value (P)					
			直径 Root diameter	根长 Root length	比根长 SRL	C 浓度 Carbon concentration	N 浓度 Nitrogen concentration	比根呼吸 SRR
树种	Tree species	2	0.012	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
树种×序级	Tree species×root order	8	0.048	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.003
序级 Root order	银木 <i>C. septentrionale</i>	4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
	香椿 <i>T. sinensis</i>	4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
	柏木 <i>C. funebris</i>	4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

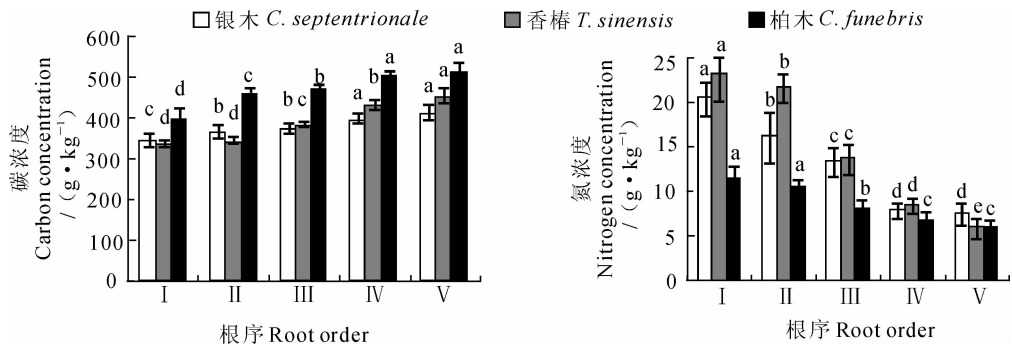


图2 3种树种前5级细根的组织C和N浓度

Fig. 2 The root tissue C and N concentrations of the first five root branch orders for the three tree species

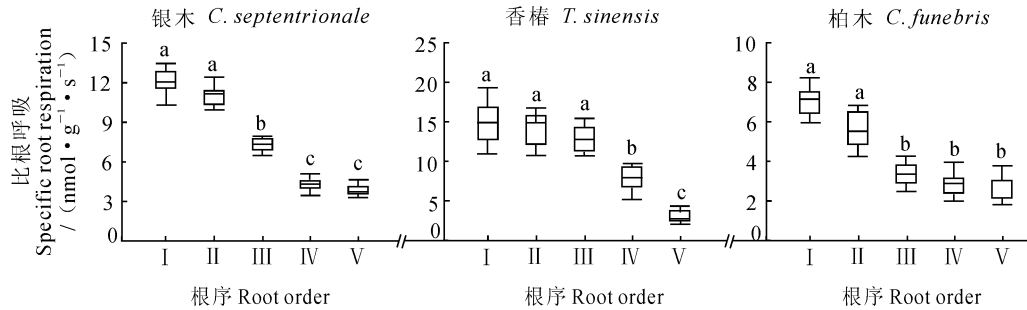


图3 3种树种前5级细根的比根呼吸

Fig. 3 Specific root respiration of the first five root branch orders for the three tree species

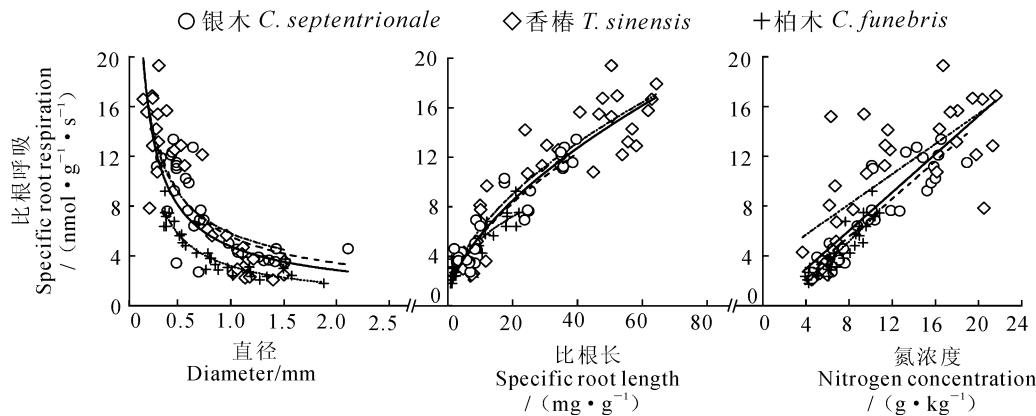


图4 比根呼吸与直径、比根长、N浓度的关联

Fig. 4 Relationship between fine root diameter, specific root length, N concentration and specific root respiration

2.3 各树种不同根序细根呼吸特征

3个树种不同根序细根比根呼吸变化规律相同,均随着根序级别增加而显著减小(图3,表1)。其中,银木、香椿和柏木细根比根呼吸的变化幅度分别为 $3.63 \sim 11.86 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $2.90 \sim 14.50 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $2.61 \sim 7.38 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ (图3),且不同树种之间比根呼吸差异显著($P < 0.001$)(表1),并以香椿比根呼吸明显大于银木和柏木。同一树种内不同根序相比,银木Ⅰ级和Ⅱ级、

Ⅳ级和Ⅴ级,香椿Ⅰ~Ⅲ级,柏木Ⅰ级和Ⅱ级、Ⅲ~Ⅴ级细根间比根呼吸差异不显著($P > 0.05$),而其余根序间差异显著,表明不同根序细根之间可按照其功能属性划分为不同的模块,Ⅰ~Ⅱ(Ⅲ)级、Ⅳ(Ⅲ)~Ⅴ级根分属同一模块,同一模块之间功能属性差异不显著。另外,双因素方差分析发现树种与根序的交互作用均对比根呼吸具有极显著影响(表1)。

表 2 3 种树种细根比根呼吸与形态和养分浓度的回归分析

Table 2 Relationships of specific respiration with morphology and nutrient concentration by means of regression for the three tree species				
树种 Tree species	回归因子 Regression factor	回归模型 Regression model	R^2	P
银木 <i>Cinnamomum septentrionale</i>	根直径 Root diameter	$F_{\text{银木}}=5.509D^{-0.671}$	0.568	<0.001
	比根长 Specific root length	$F_{\text{银木}}=1.468SRL^{0.576}$	0.856	<0.001
	氮浓度 Nitrogen concentration	$F_{\text{银木}}=0.761N-0.481$	0.779	<0.001
香椿 <i>Toona sinensis</i>	根直径 Root diameter	$F_{\text{香椿}}=5.769D^{-0.599}$	0.682	<0.001
	比根长 Specific root length	$F_{\text{香椿}}=1.724SRL^{0.549}$	0.802	<0.001
	氮浓度 Nitrogen concentration	$F_{\text{香椿}}=0.609N+3.329$	0.504	<0.001
柏木 <i>Cupressus funebris</i>	根直径 Root diameter	$F_{\text{柏木}}=3.151D^{-0.798}$	0.874	<0.001
	比根长 Specific root length	$F_{\text{柏木}}=1.961SRL^{0.433}$	0.862	<0.001
	氮浓度 Nitrogen concentration	$F_{\text{柏木}}=0.857N-1.632$	0.811	<0.001
3 树种 Three tree species	根直径 Root diameter	$F=4.712D^{-0.707}$	0.647	<0.001
	比根长 Specific root length	$F=1.445SRL^{0.589}$	0.876	<0.001
	氮浓度 Nitrogen concentration	$F=0.771N-0.084$	0.676	<0.001

2.4 各树种细根呼吸与形态和养分浓度的关联性

通过对 3 个树种细根比根呼吸与细根形态和养分(C/N)浓度的回归分析发现,3 个树种比根呼吸均随细根直径、比根长、N 浓度变化呈现出系统性的变化(图 4,表 2)。其中,细根比根呼吸随直径和比根长呈现幂函数变化,细根比根呼吸随直径的增加而降低($P<0.001$),而随比根长的增加而增加($P<0.01$);细根比根呼吸与 N 浓度呈线性关系,随 N 浓度的增加而增加($P<0.001$)。3 个树种细根直径、比根长、N 浓度分别能解释 64.7%、87.6%和 67.6%的比根呼吸变异(表 2)。

3 讨 论

3.1 细根形态异质性

根系是植物吸收养分和水分的主要器官,其中以细根生理代谢最为活跃。根系在适应复杂的土壤环境过程中形成了结构和功能多样的分枝系统(根序),即处于不同着生位置和发育顺序的个体根在结构方面存在很大的差异,正是这种分枝结构奠定了根系所有生理功能的基础,能够促使根系提高吸收养分和水分的效率^[7, 21]。自以根序为细根的基本分类单元提出以来,越来越多的证据表明了细根内部各分枝单元间存在显著的异质性。如 Pregitzer 等^[7]对北美 9 个树种前 3 级根、Guo 等^[6]对中国温

带 23 个树种、师伟等^[22]在温带天然次生林对 20 个阔叶树种、常文静等^[2]对中国高纬度到低纬度 45 个常见树种、郑金兴等^[14]对中国亚热带 6 种天然林树种、许旻等^[23]对中国海南岛 4 个热带阔叶树前 V 级细根形态的研究表明,低级根(如 I 级根)直径最细,单个根最短,比根长最高;而高级根(如 V 级根)直径最粗、单个根最长、比根长最低。本研究对处于亚热带的川中丘陵区 3 个典型树种(银木、香椿和柏木)细根形态异质性进行研究,结果表明 3 个树种细根均具有复杂的形态异质性,3 个树种中较低等级根序的细根(如 I ~ II 级细根)具有直径细、长度短和比根长高的特点,而高等级根序的细根(如 IV ~ V 级细根)直径较粗、长度较长和比根长较小。这种形态和根序变化规律与其它树木根系相关研究结果类似,说明细根形态结构异质性在木本植物中具有较大的相似性,即以根序为基础的细根分类方法可以探索树种根系的一般规律,可以区分细根之间的异质性^[4]。

细根比根长表示单位生物量上的细根长度,比根长高是植物高效吸收养分和水分的重要标志,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^[3]。本研究中,对比分析了川中丘陵区柏木低效林及其林窗改造过程中引入的乡土阔叶树种银木和

香椿细根的形态特征,结果表明 3 个树种之间细根形态特征存在明显的差异,其中落叶阔叶树种香椿细根直径最细、比根长最大,常绿阔叶树种银木次之,原生常绿针叶树种柏木细根直径最大、比根长最小,表明不同树种对地下的适应策略和对土壤养分利用效率的差异。引入的 2 个阔叶树种均有较大的比根长,根系具有较强的扩展能力,能迅速占领营养空间,这可能是它们适应低效林改造初期土壤条件差而形成的获取资源策略^[3]。

3.2 细根功能异质性

不同根序的细根表现出不同的生理功能^[7]。但是,以往细根功能异质性研究主要是通过形态结构、不同根序组织中的 N 浓度或者解剖特征间接推测,直接测定细根生理功能的研究很少。呼吸作用为植物获取养分、生长和生物量维持提供能量,根呼吸速率高低代表了根系生理活动的强弱^[4]。本研究通过测定不同根序细根呼吸速率,发现 1 级根生理代谢能力最强,V 级根生理代谢能力最弱,比呼吸速率随着根序升高而显著下降,从而直接证实了细根功能异质性的存在。细根呼吸速率随根序等级增大而降低可能是由于不同根序组织中的化学浓度和解剖结构差异造成。一般来说根呼吸速率随根组织 N 浓度的升高而增加,本研究中 I 级根组织 N 浓度最高,导致呼吸速率最高;进一步研究发现,细根呼吸速率与 N 浓度呈显著的线性相关关系,3 个树种细根氮浓度可解释根呼吸变化的 67.7%。Pregitzer 等^[7]对 9 种北美树种的研究结果显示:根系 N 浓度与其相对应的呼吸速率从根系末梢的 1 级根向 3 级根递减,且细根 N 浓度解释了 70% 根呼吸变化。Guo 等^[6]亦从根序角度报道了根系 N 浓度与呼吸速率之间的相关性。另一方面,众多的研究已经证实 1 级根是典型的吸收根,主要由皮层薄壁细胞构成,具有较完整的皮层组织和通道细胞,是离子进入根内部的主要场所,这类细胞生理代谢旺盛^[6, 13]。因此,与高级根(如 IV~V 级根)相比,I 级根具有最大的呼吸速率。而高级根发生次生长,皮层组织消失,形成木栓层,细胞逐渐趋于形成由死细胞构成的木质导管,因此呼吸速率较低,细根的吸收功能逐渐减弱而输导能力明显增强^[4, 13]。

3.3 细根形态与功能的关联

通常植物根呼吸速率随根直径的增大而降低,细根的呼吸速率比粗根的高。本研究中,3 个树种均表现为直径较小的 I~II 级细根比根呼吸速率显

著高于直径较大的 IV~V 级根。Makita 等^[24]对枹栎(*Quercus serrata*)不同直径细根呼吸的研究发现,直径小于 0.4 mm 的细根呼吸速率远远高于 0.4~1.4 mm 的细根;Pregitzer 等^[25]也同样认为直径小于 0.5 mm 的糖槭(*Acer saccharum*)细根呼吸速率比粗根要高出 2 倍多。与粗根相比,细根代谢活动更活跃,有更高的比根呼吸和周转率,一般来说粗根仅占总根呼吸的 30% 左右^[14, 24]。本研究中,细根比根呼吸与直径呈现幂函数变化,细根比根呼吸随直径的增加而显著降低($P<0.001$),银木、香椿和柏木细根直径可分别解释 56.8%、68.2% 和 87.4% 的比根呼吸变异,综合 3 个树种细根数据,直径能解释 64.7% 的比根呼吸变异。

细根形态特征对细根呼吸具有显著影响,而比根长由于与营养的吸收和同化密切相关,因此可以用来很好地反映根呼吸和碳的维持消耗^[14]。本研究通过对川中丘陵区 3 种树种细根比根长与比根呼吸的回归分析发现,同一树种不同序级间细根比根长与比根呼吸均有极显著的相关性($P<0.01$),且细根比根呼吸随比根长的增加而增加,其中银木、香椿和柏木细根比根长分别能解释 85.6%、80.2% 和 86.2% 的比根呼吸变异,均大于直径和组织氮浓度对比根呼吸变异的解释。这与一些关于比根长与比根呼吸相关性的研究结果类似,如 Makita 等^[24]对枹栎(*Quercus serrata*)的研究、Sun 等^[26]对红松(*Pinus koraiensis*)和椴树(*Tilia tuan*)的研究、郑金兴等^[14]对亚热带 6 种天然林树种的研究均发现比根长与细根呼吸具有显著的相关性,且比根长相比于直径和氮浓度能更利于解释细根呼吸变化。另外,郑金兴等^[14]也指出比根长与比根呼吸回归直线的斜率受到树种的影响,但并不受序级的影响,这表明不同树种间具有相同比根长的细根其比根呼吸有较大差异,这可能与不同树种细根化学组成和代谢活性差异有关,而比根长可以很好地表征不同序级细根的生理活性差异^[14]。本研究的 3 个树种中,银木和香椿各根序级细根比根呼吸速率均大于原生柏木,表明柏木低效林林窗改造后引入的阔叶树种在细根代谢活性方面强于原生柏木林。

根系的研究者一直试图在根系中找到一些功能单元,类似于功能上的模块。如在北美的 9 个树种的根系上发现了根痕,进而推测细根像叶子一样,每年或者不定期的会成簇脱落^[7]。随后,Guo 等^[6]和 Xia 等^[21]通过解剖特征分析初生和次生结构、菌根

浸染等方面进一步论证了Ⅰ级和Ⅱ级根成为一个统一功能模块的可能。在本研究的 3 个树种中,无论是细根形态特征、组织元素含量,还是呼吸速率(生理功能)上的变化趋势,通常在低级根(如Ⅰ级和Ⅱ

级)和高级根(如Ⅳ级和Ⅴ级)间出现显著差异,是否意味着不同根序细根之间可按照其形态特征和功能属性划分为相同的模块,但要找到像“细根模块”这样独立的系统结构还需要更多深入的研究。

参考文献:

[1] 张小全,吴可红. 森林细根生产和周转研究[J]. 林业科学, 2001, **37**(3): 126-138.
ZHANG X Q, WU K H. Fine-root production and turnover for forest ecosystems [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2001, **37** (3): 126-138.

[2] 常文静,郭大立. 中国温带、亚热带和热带森林 45 个常见树种细根直径变异[J]. 植物生态学报, 2008, **32**(6): 1 248-1 257.
CHANG W J, GUO D L. Variation in root diameter among 45 common tree species in temperate, subtropical and tropical forests in china [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, **32**(6): 1 248-1 257.

[3] 刘 佳,项文化,徐 晓,等. 湖南会同 5 个亚热带树种的细根构型及功能特征分析 [J]. 植物生态学报, 2010, **34**(8): 938-945.
LIU J, XIANG W H, XU X, *et al.* Analysis of architecture and functions of fine roots of five subtropical tree species in Huitong, Hunan Province, China [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2010, **34**(8): 938-945.

[4] 贾淑霞,赵妍丽,丁国泉,等. 落叶松和水曲柳不同根序细根形态结构、组织氮浓度与根呼吸的关系 [J]. 植物学报, 2010, **45** (2): 174-181.
JIA S X, ZHAO Y L, DING G Q, *et al.* Relationship among fine-root morphology, anatomy, tissue nitrogen concentration and respiration in different branch root orders in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2010, **45**(2): 174-181.

[5] 卫 星,刘 颖,陈海波. 黄波罗不同根序的解剖结构及其功能异质性 [J]. 植物生态学报, 2008, **32**(6): 1 238-1 247.
WEI X, LIU Y, CHEN H B. Anatomical and functional heterogeneity among different root orders of *Phellodendron amurense* [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, **32**(6): 1 238-1 247.

[6] GUO D L, XIA M X, WEI X, *et al.* Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species [J]. *New Phytologist*, 2008, **180**(3): 673-683.

[7] PREGITZER K S, DEFOREST J L, BURTON A J, *et al.* Fine root architecture of nine North American trees [J]. *Ecological Monographs*, 2002, **72**(2): 293-309.

[8] JONES A. Belowground fine root productivity, traits, and trees [J]. *New Phytologist*, 2015, **205**(2): 461-462.

[9] 熊德成,黄锦学,杨智杰,等. 中龄和老龄杉木人工林细根序级形态和呼吸特征[J]. 亚热带资源与环境学报, 2014, **9**(2): 45-51.
XIONG D C, HUANG J X, YANG G J, *et al.* Fine root morphology and respiration among different branch orders in two plantations of young and old *Cunninghamia lanceolat* [J]. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 2014, **9** (2): 45-51.

[10] HANSON P J, EDWARDS N T, *et al.* Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations [J]. *Biogeochemistry*, 2000, **48** (1): 115-146.

[11] 丁杰萍,罗永清,周 欣,等. 植物根系呼吸研究方法及其影响因素研究进展 [J]. 草业学报, 2015, **24**(5): 206-216.
DING J P, LUO Y Q, ZHOU X, *et al.* Review of methodology and factors influencing plant root respiration [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, **24**(5): 206-216.

[12] HISHI T, TAKEDA H. Dynamics of heterorhizic root systems: protoxylem groups within the fine-root system of *Chamaecyparis obtusa* [J]. *New Phytologist*, 2005, **167**(2): 509-521.

[13] 陈海波,卫 星,王 婧,等. 水曲柳苗木根系形态和解剖结构对不同氮浓度的反应 [J]. 林业科学, 2010, **46**(2): 61-66.
CHEN H B, WEI X, WANG J, *et al.* Morphological and anatomical responses of *Fraxinus mandshurica* seedling roots to different nitrogen concentrations [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2010, **46**(2): 61-66.

[14] 郑金兴,熊德成,黄锦学,等. 亚热带 6 种天然林树种细根呼吸异质性 [J]. 生态学报, 2012, **32**(14): 4 363-4 370.
ZHENG J X, XIONG D C, HUANG J X, *et al.* Heterogeneity in fine root respiration of six subtropical tree species [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(14): 4 363-4 370.

[15] 刘功辉,李 坤,彭 欢,等. 原位内生根方法测定枇杷树细根呼吸的研究 [J]. 安徽农业科学, 2014, **42**(01): 12-14.
LIU G H, LI K, PENG H, *et al.* An *in situ* approach for measuring fine root respiration for loquat trees [J]. *Journal of Anhui Agriculture Science*, 2014, **42**(1): 12-14.

[16] 杨玉盛,董 彬,谢锦升,等. 林木根呼吸及测定方法进展 [J]. 植物生态学报, 2004, **28**(3): 426-434.
YANG Y S, DONG B, XIE J S, *et al.* A review of tree root

respiration;significance and methodologies [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*,2004, **28**(3): 426-434.

[17] 易志刚. 离体根呼吸研究及其在原位根呼吸测量中的应用[J]. 福建林学院学报, 2008, **28**(3): 212-215.

YI Z G. Study on excised root respiration and its application to in situ measurement of root respiration[J]. *Journal of Fujian College of Forestry*,2008, **28**(3): 212-215.

[18] 王 谢,李贤伟,范 川,等. 林分改造初期整地行为对土壤有机碳、氮和微生物量碳氮及土壤碳库管理指数的影响[J]. 水土保持学报, 2013, **27**(6): 193-198.

WANG X, LI X W, FAN C, *et al.* Effect of site preparation behavior on soil organic carbon and nitrogen, microbial biomass carbon and nitrogen, and carbon pool management index in early forest stand transformation [J]. *Journal of Soil and Water Conservation* , 2013, **27**(6): 193-198.

[19] 苏 宇,李贤伟,刘运科,等. 柏木低效林林窗改造初期边界木细根形态和生物量变异[J]. 西北植物学报, 2015, **35**(3): 587-593.

SU Y, LI X W, LIU Y K, *et al.* Fine root morphology and biomass characteristics at preliminary stage of gap border trees of reformed low beneficial cupressus *Funebris* forests [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* ,2015, **35**(3): 587-593.

[20] 张 军,李贤伟,范 川,等. 林窗面积对香椿生长及光合生理特性的影响[J]. 广西植物, 2014, **34**(3): 355-361.

ZHANG J, LI X W, FAN C, *et al.* Effects of forest gap size on growth and photosynthetic characteristics of *Toona sinensis* [J]. *Guihaia*, 2014, **34**(3): 355-361.

[21] XIA M X, GUO D L, *et al.* Ephemeral root modules in *Fraxinus mandshurica* [J]. *New Phytologist* , 2010, 188: 1 065-1 074.

[22] 师 伟,王政权,刘金梁,等. 帽儿山天然次生林 20 个阔叶树种细根形态[J]. 植物生态学报, 2008, **32**(6): 1 217-1 226.

SHI W, WANG Z Q, LIU J L, *et al.* Fine root morphology of twenty hardwood species in Maoershan natural secondary forest in Northeastern China [J]. *Journal of Plant Ecology* , 2008, **32**(6): 1 217-1 226.

[23] 许 畅,谷加存,董雪云,等. 海南岛 4 个热带阔叶树种前 5 级细根的形态、解剖结构和组织碳氮含量 [J]. 植物生态学报, 2011, **35**(9):955-964.

XU Y, GU J C, DONG X Y, *et al.* Fine root morphology, anatomy and tissue nitrogen and carbon contents of the first five orders in four tropical hardwood species in Hainan Island, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* , 2011, **35** (9): 955-964.

[24] MAKITA N, HIRANO Y, DANNOURA M, *et al.* Fine root morphological traits determine variation in root respiration of *Quercus serrata* [J]. *Tree Physiology* , 2009, **29** (4): 579-585.

[25] PREGITZER K S, LASKOWSKI M J, BURTON A J, *et al.* Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth [J]. *Tree Physiology* ,1998, **18**(10) :665-670.

[26] SUN T ,MAO Z J. Functional relationships between morphology and respiration of fine roots in two Chinese temperate tree species[J]. *Plant and Soil* ,2011, **346**(1-2): 375-384.

(编辑:裴阿卫)