

施肥对台湾桫木-扁穗牛鞭草复合模式下桫木细根形态特征、生物量及组织碳氮含量的影响

苗宇 陈栋霖 李贤伟* 范川 刘运科 杨正菊 张军 蔡新莉

四川农业大学林学院, 长江上游生态林业工程四川省重点实验室, 四川雅安 625014

摘要 细根具有良好的可塑性, 不同根序等级的细根会表现不同的策略来适应土壤资源有效性的改变, 了解各级细根对土壤资源有效性的可塑性反应对认识细根的营养和水分吸收规律、预测碳(C)在地下的分配特点具有重要意义。该文以四川省丹陵县台湾桫木(*Alnus formosana*)-扁穗牛鞭草(*Hemarthria compressa*)复合模式为研究对象, 采用施肥处理, 应用土柱法采样, 探讨了施肥对台湾桫木-扁穗牛鞭草模式土壤表层(0–10 cm)和亚表层(10–20 cm)台湾桫木1–5级细根的生物量、形态特征(直径、比根长)、全C和全氮(N)含量的影响。结果表明: (1)台湾桫木1–5级细根直径随根序的增大而增加, 施肥降低土壤表层台湾桫木各级细根直径而增加了土壤亚表层台湾桫木各级细根直径; 台湾桫木1–5级细根比根长则随根序的增加而减小, 施肥增加了台湾桫木各级细根的比根长, 且施肥极显著增加了表层和亚表层台湾桫木前三级细根的比根长($p < 0.01$)。 (2)台湾桫木1–5级细根生物量均随土层深度的增加而减小, 施肥减少了台湾桫木各个土层各级细根生物量, 且显著降低了台湾桫木前三级细根生物量占总生物量的比例($p < 0.05$), 而增加了4、5级细根生物量。 (3)台湾桫木3级细根全C最大, 1级根最小, 且土壤表层台湾桫木各级细根全C含量大于亚表层; 施肥降低了台湾桫木各级细根全C含量, 但影响并不显著($p > 0.05$)。台湾桫木细根全N含量随根序的增加而降低, 且土壤表层1–5级细根全N含量均高于亚表层; 施肥极显著($p < 0.01$)增加了土壤表层1级细根及亚表层1、2级细根的全N含量, 而对于3–5级细根全N含量则影响不显著($p > 0.05$)。以上结果显示, 当土壤资源有效性变化时, 各级根序细根会作出不同的可塑性反应, 且施肥对各级细根的影响主要表现在低级根上。

关键词 台湾桫木, 生物量, 细根, 扁穗牛鞭草, 形态, 全碳, 全氮

Effects of fertilization on *Alnus formosana* fine root morphological characteristics, biomass and issue content of C, N under *A. formosana*-*Hemarthria compressa* compound mode

MIAO Yu, CHEN Yue-Lin, LI Xian-Wei*, FAN Chuan, LIU Yun-Ke, YANG Zheng-Ju, ZHANG Jun, and CAI Xin-Li

College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Sichuan Provincial Key Laboratory of Forestry Ecological Engineering in Upper Reaches of Yangtze River, Ya'an, Sichuan 625014, China

Abstract

Aims Our objectives were to: 1) examine fine root biomass, morphological characteristics and content of C and N of *Alnus formosana* in an *A. formosana*-*Hemarthria compressa* composite model in Danling, Sichuan Province, China, 2) examine the effects of fertilization on each order of fine roots, and 3) analyze the relationship between soil nutrients and fine root biomass, architecture and content of C and N.

Methods In September 2010, we established two subdistricts, eradicated weeds and planted *H. compressa*. We fertilized one subdistrict with N-P-K fertilizer in April, June, August and October and did not fertilize the other subdistrict. We excavated soil blocks of 20 cm × 20 cm × 10 cm (height) to sample intact fine root branches of at least the first branch orders. We dissected the intact root branches by orders and measured the diameter, specific root length, biomass, and C and N content of each order.

Important findings Fertilization reduced fine-root average diameter in soil surface and increased that in soil subsurface. In fine-root orders 1–5, specific root length increased as root order decreased. Fertilization significantly increased specific root length in fine-root orders 1–3 in soil surface and subsurface ($p < 0.01$). Fertilization reduced fine-root biomass in all soil layers and significantly reduced the ratio of fine-root biomass to total root biomass in orders 1–3 ($p < 0.05$), while fine root biomass increased in orders 4 and 5. The effect of fertilization on fine-root C content was not significant in all orders ($p > 0.05$). Soil surface total N content of fine roots of 1–5

orders was higher than that in subsurface. Fertilization significantly ($p < 0.01$) increased fine-root N content of order 1 fine roots in soil surface and orders 1 and 2 in the subsurface, but had no significant effects on orders 3–5 ($p > 0.05$).

Key words *Alnus formosana*, biomass, fine root, *Hemarthria compressa*, morphology, total C, total N

细根是植物吸收水分和养分的主要器官, 是植物根系中最重要的功能组分之一, 也是植物地下生理功能最活跃, 受土壤环境影响反应最敏感的部分。细根生物量虽然只占地下总生物量的3%–30% (裴智琴等, 2011), 但由于它处于较快的周转过程之中, 维持这个动态过程要消耗净初级生产力的10%–75% (Gill & Jackson, 2000; 梅莉等, 2008), 显著影响生态系统净初级生产力在地上和地下的分配格局(He *et al.*, 2004)。

根系具有复杂的分枝系统, 个体根在分枝系统中的位置决定其生理生态功能(Guo *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2010), 同时细根分支的可塑性影响生态系统水平上碳(C)的分配与养分循环的估计和预测(Eissenst & Yanai, 1997; Guo *et al.*, 2004), 可塑性也是细根对土壤有效资源响应的主要机制之一(Hodge, 2004; Mou *et al.*, 2013), 任何可塑性变化都会影响植物对根系的C分配(王鹏等, 2012)。许多研究表明, 当土壤资源有效性增加时, 分配到地下的C增加, 细根会通过改变根系形态特征来提高对土壤养分和水分的吸收能力(Curt & Prévosto, 2003; Meinen *et al.*, 2009)。一般认为随着土壤氮(N)浓度的增加, 细根直径、比根长及生物量均会增加(Majdi, 2001; 程玉环等, 2005), 但也有相反的说法(刘金梁等, 2009), 且有研究表明, 不同形态的N对细根形态特征的影响效果也不尽相同(梅莉等, 2008; 杨秀云等, 2012)。因此探究细根对土壤资源变化的响应策略, 对于准确估计C在地下的分配具有重要意义。

具有不同形态结构的细根养分含量也有显著差异, 从而导致细根生理功能的异质反应(许旻等, 2011), 根系先端1级根的N浓度最高, 寿命最短; 远离根尖的5级根N浓度最低, 寿命最长(Pregitzer *et al.* 2002; Guo *et al.*, 2004, 2008a), 且细根内在的养分浓度直接影响其对生态系统物质和养分循环的贡献。而林草复合模式系统下施肥对林木细根形态特征及生理功能影响的研究鲜有报道, 因此本研究

以丹棱县退耕还林工程台湾栾木(*Alnus formosana*)-扁穗牛鞭草(*Hemarthria compressa*)复合模式为研究对象, 通过施肥处理, 研究林草复合模式中台湾栾木1–5级细根形态特征、生物量及组织C、N含量的变化, 旨在为深入研究林草复合模式系统下林木细根对土壤资源有效性的响应及认识细根的养分和水分吸收规律, 预测C在地下的分配特点提供基础资料。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

试验地位于四川省丹陵县仁美镇飞龙村退耕还林工程实施的台湾栾木林地内(102°57′–103°04′ E, 29°55′–29°58′ N), 海拔570–590 m, 土壤类型为紫色土, 土层深度30–40 cm, 该区地处四川盆地西南边缘, 冬干春旱, 夏洪秋雨, 阴天偏多, 日照偏少; 年降水量1233 mm, 年平均相对湿度82%; 属于亚热带气候, 年平均气温15.8–17.6 °C, 最冷月平均气温为6.1–7.3 °C, 最热月平均气温为27.3–28.7 °C。

1.2 实验设计

1.2.1 林草模式构建及样地调查

2010年9月初在9年生台湾栾木退耕还林地内, 设置条件相似的两个小区, 铲除杂草, 在各小区内采用压茎插条建植多年生扁穗牛鞭草, 株行距5 cm × 5 cm, 建立台湾栾木-扁穗牛鞭草复合模式。根据牛鞭草的管护及生长要求, 在其中一个小区内, 播种和每次刈割(2011年4月、6月、8月和10月每月下旬刈割)后, 撒施N-P-K复合肥(N:P₂O₅:K₂O = 14:16:15), 每次施肥量为225 kg·hm⁻², 以在播种和每次刈割后都不进行施肥处理的小区为对照。于2011年10月在每个小区内分别建立20 m × 20 m的标准地3个, 共计6个, 其中施肥处理的小区内的标准地代号为F, 未施肥处理的小区内的标准地代号为C。同时, 对每个小区内标准地中的乔木层树种、林龄、树高、胸径和林分郁闭度, 以及草本层高度、盖度等进行调查(表1)。

1.2.2 样品采集

2011年10月下旬, 在每个标准地内根据平均胸径和平均树高在样地选取3株标准木, 在距树干基部50–100 cm范围内用取样器(长20 cm×宽20 cm×高10 cm)分2层(0–10 cm表层、10–20 cm亚表层)取土块样品, 每次采样共计18个样点(6个标准地, 每个样地3株标准木, 每株标准木作为一个采样点), 36个土块(每个样点分两层采集两个土块)。将取出的土块样品编号, 放入保鲜箱带回实验室, 冷冻保存。

1.3 研究方法

1.3.1 细根根序分级方法及生物量测定

在实验室内把样品放在铺有塑料布的实验桌上, 取出土块中的根系(注意保持根系的完整), 根据根系的颜色、弹性、外形、皮层与中柱剥离的难易程度区分并选出活根和死根(刘运科等, 2012)。用低温(0–4 °C)去离子水轻轻洗去细根表面的土壤颗粒及草本植物的细根, 挑出完整的细根根段, 放在盛有低温(0–4 °C)去离子水的玻璃皿中, 用Fitter的根系分级方法对细根分级, 位于根轴最远端没有分支的根为1级根, 1级根生于2级根上, 2级根生于3级根上, 依次分到5级根。对于生于高级根上的没有分枝的根也分为1级根。对于每一个根段用镊子仔细分离出1–5级根。将分级后的不同处理的1–5级细根样品分别包裹并标记, 每次采样共计720个根系样品(6个标准地, 每个标准地内3个样点, 分上下两层, 每个根样分为5级根序), 尽快在65 °C烘干至恒重(精确到0.000 1 g), 测定生物量。对于个别不完整的单根, 则按照其直径大小, 根据已分出完整根系各根序的直径划分, 另外编号备用。

细根生物量的计算公式: $B = m/d^2 \times 10^5$, 其中 B 为林分细根生物量($\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$), d 为土柱边长(cm), m

为土柱内细根干质量(g)。

1.3.2 形态测定

将分级后各样地不同等级细根应用Epson数字化扫描仪(Expression 10000XL 110, Seiko Epson Corp., Nagano, Japan)扫描, 用WinRHIZO (Pro 2004b)根系图像分析系统软件对细根形态指标扫描图像进行定量分析。

1.3.3 养分测定

根系烘干后, 对各样地不同根序细根粉碎过1 mm筛, 称取适量样品测定全C、全N。全C采用重铬酸钾氧化外加热法, 全N采用凯氏定氮法。

1.4 数据处理和统计分析

运用Excel对所获取的数据分别进行整理。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)法对不同处理下同一土层深度细根生物量、细根平均直径、细根比根长以及细根中C、N含量的差异性作方差分析, 再用最小显著差法(LSD)进行多重比较。运用SPSS 16.0软件进行数据处理。

2 结果

2.1 施肥对台湾栲木1–5级细根形态的影响

如图1所示, 台湾栲木各级细根直径随根序的增大而增加, 而比根长随根序的增加而减小。施肥对不同土壤层次各级细根直径的影响不同, 施肥降低土壤表层台湾栲木各级细根直径, 却增加了土壤亚表层台湾栲木各级细根直径。方差分析显示, 施肥对土壤表层及亚表层台湾栲木3、4级细根直径影响极显著($p < 0.01$), 对土壤表层1、5级根及亚表层1、2、5级根直径的影响则不显著($p > 0.05$)。

与对照相比, 施肥增加了土壤表层和亚表层台湾栲木各级细根的比根长, 台湾栲木前三级细根的

表1 试验地植被概况

Table 1 Situation of the experimental field vegetation

林草模式 Forest-herb mode	处理 Treatment	年龄 Age (a)	平均胸径 Average DBH (cm)	平均高 Average height (m)	郁闭度或盖度 Canopy density or coverage	株行距 Planting distance (m × m)
台湾栲木 <i>Alnus formosana</i>		10	17.4	7.3	0.6%	2.5 × 2.5
扁穗牛鞭草 <i>Hemarthria compressa</i>	施肥 Fertilizer	多年生 Perennial	–	0.5	100%	–
扁穗牛鞭草 <i>H. compressa</i>	不施肥 No fertilizer	多年生 Perennial	–	0.3	80%	–

DBH, diameter at breast height.

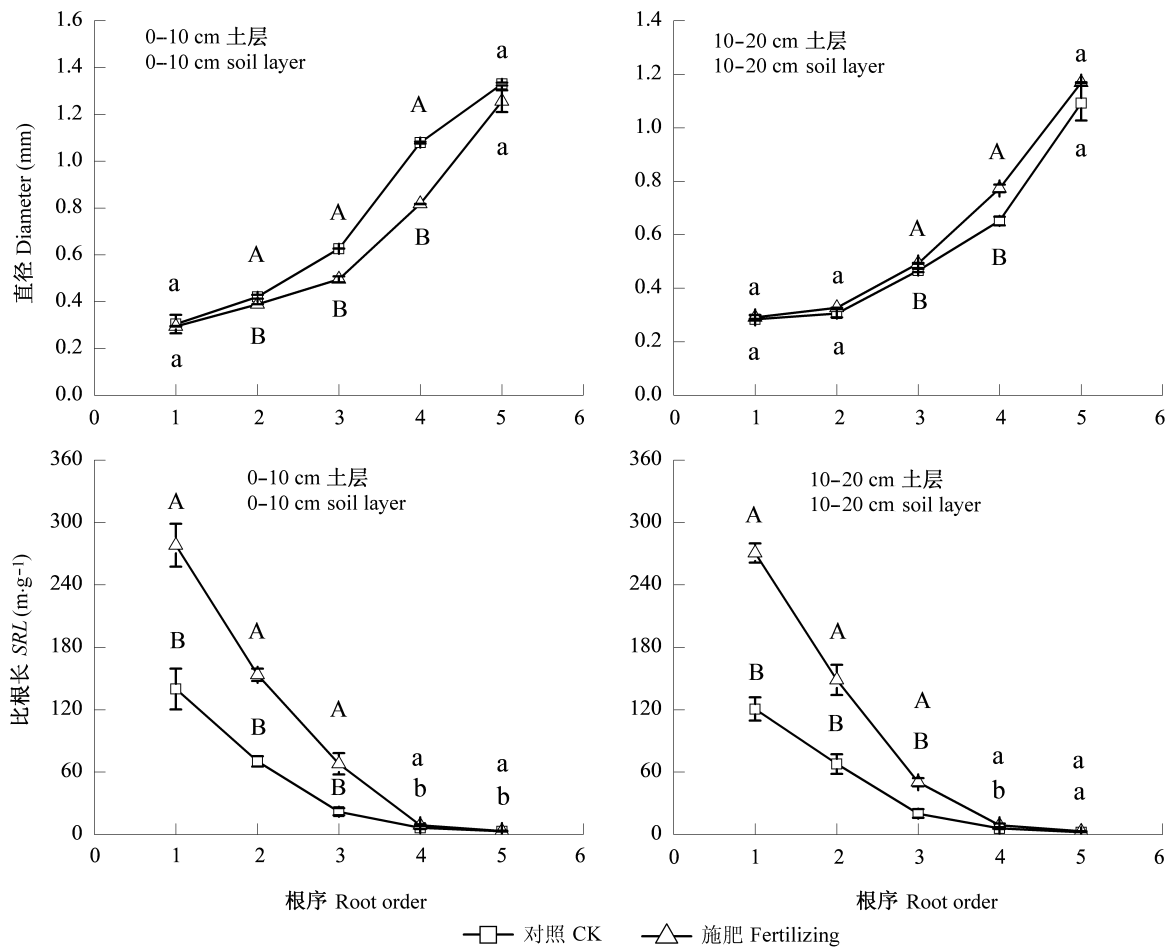


图1 不同处理下台湾栾木不同根序细根直径、比根长(平均值±标准偏差)。同级根序不同小写字母表示同一土层不同处理间差异显著($p < 0.05$), 不同大写字母表示差异极显著($p < 0.01$) (双侧检验)。

Fig. 1 Fine root diameter and specific root length (SRL) in different root order of *Alnus formosana* under different treatments (mean \pm SD). Different small letters within the same root order indicate significant difference between treatments in same soil layer ($p < 0.05$); different capital letters within the same root order indicate highly significant difference ($p < 0.01$) (2-tailed).

比根长都呈极显著增加($p < 0.01$), 施肥对五级根比根长的影响则不显著($p > 0.05$)。这说明施肥在增加了土壤养分有效性的同时, 也增加了低级细根对土壤养分的获取能力。

2.2 施肥对台湾栾木1-5级细根生物量的影响

由表2可知, 施肥减少了台湾栾木各土层各级细根生物量, 且对土壤表层(0-10 cm)台湾栾木3-5级细根生物量及土壤亚表层(10-20 cm)台湾栾木3、4级细根生物量影响极显著($p < 0.01$), 对土壤表层和亚表层台湾栾木1级细根生物量影响显著($p < 0.05$), 而对土壤表层2级细根生物量及亚表层土壤2、5级细根生物量影响不显著($p > 0.05$)。

在同一标准地内, 台湾栾木各级细根生物量均随土层深度的增加而减小, 这可能是由于表层土壤及亚表层土壤理化性质和养分含量的差异造成的

(程云环等, 2005)。另外, 随着根序的增加, 台湾栾木细根生物量增加, 但是台湾栾木细根生物量在各根序中的分配格局各有不同(表2)。施肥显著降低了台湾栾木前三级细根生物量占总生物量的比例, 而增加了4、5级细根生物量。

2.3 施肥对台湾栾木1-5级细根组织C、N含量的影响

由图2可知, 台湾栾木1级细根全C含量最小, 为385.50-429.81 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 随着根序的增加, 前3级细根全C含量随根序的增加而增加, 3级细根最大, 为451.16-506.15 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 而4、5级细根全C含量随根序的增加而降低, 且上升幅度大于下降幅度, 说明施肥对台湾栾木低级细根全C含量影响较为明显。台湾栾木不同根序细根全C含量在358.50-506.15 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 且土壤表层台湾栾木各级细根全C含量大于

表2 台湾栾木各级细根生物量及其在各根序中的分配

Table 2 Fine root biomass at all levels of *Alnus formosana* and its allocation in root sequence

土层 Soil layer (cm)	样地 Sampling plot	根序 Root order									
		1-order		2-order		3-order		4-order		5-order	
		生物量 Biomass (g·m ⁻²)	比例 Percentage (%)	生物量 Biomass (g·m ⁻²)	比例 Percentage (%)	生物量 Biomass (g·m ⁻²)	比例 Percentage (%)	生物量 Biomass (g·m ⁻²)	比例 Percentage (%)	生物量 Biomass (g·m ⁻²)	比例 Percentage (%)
0–10	不施肥 No fertilizing	1.8 ± 0.070 ^a	5.13	2.2 ± 0.187 ^a	6.27	6.3 ± 0.027 ^A	17.95	11.5 ± 0.327 ^A	32.76	13.3 ± 0.323 ^A	37.89
	施肥 Fertilizing	1.3 ± 0.234 ^b	2.67	1.9 ± 0.124 ^a	3.91	2.4 ± 0.144 ^B	4.94	16.0 ± 1.253 ^B	32.92	27.0 ± 1.588 ^B	55.56
10–20	不施肥 No fertilizing	1.3 ± 0.353 ^a	4.92	1.6 ± 0.127 ^a	6.06	5.5 ± 0.247 ^A	20.83	7.2 ± 0.125 ^A	27.27	10.8 ± 0.536 ^a	40.91
	施肥 Fertilizing	0.5 ± 0.065 ^b	1.91	1.0 ± 0.423 ^a	3.94	2.0 ± 0.531 ^B	7.87	10.7 ± 0.437 ^B	42.13	11.2 ± 1.120 ^a	44.09

同列不同小写字母表示同一土层不同处理间差异显著($p < 0.05$), 不同大写字母表示差异极显著($p < 0.01$)。

Different small letters within the same column indicate significant difference between treatments in same soil layer ($p < 0.05$); different capital letters within the same column indicate highly significant difference ($p < 0.01$).

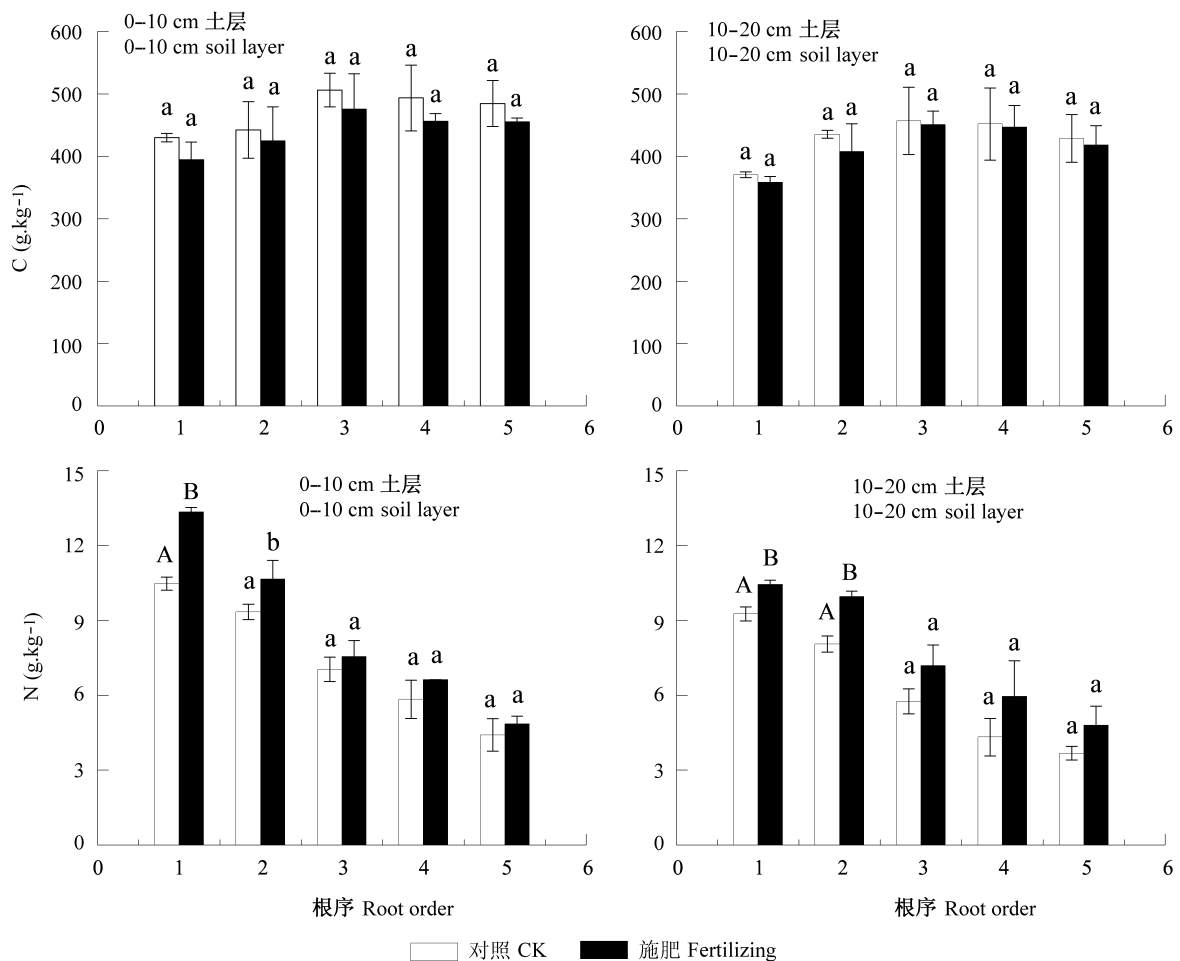


图2 不同处理下台湾栾木不同根序细根C、N含量(平均值±标准偏差)。同级根序不同小写字母表示同一土层不同处理细根生物量差异显著($p < 0.05$), 不同大写字母表示差异极显著($p < 0.01$) (双侧检验)。

Fig. 2 Fine root C, N contents in different root order of *Alnus formosana* under different treatments (mean ± SD). Different small letters within the same root order indicate significant difference ($p < 0.05$); different capital letters within the same root order indicate highly significant difference ($p < 0.01$) (2-tailed).

亚表层。施肥降低了台湾栾木各级细根全C含量, 但影响并不显著($p > 0.05$)。

台湾栾木细根全N含量则表现为随根序的增加而降低, 1级细根全N含量最高, 为 $9.26\text{--}13.34\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 5级细根最低, 为 $3.68\text{--}4.85\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 且土壤表层各级细根全N含量高于亚表层。施肥对于台湾栾木各级细根全N含量的影响则主要表现在低级根上, 施肥极显著增加了土壤表层1级细根及亚表层1、2级细根的全N含量($p < 0.01$), 而对3–5级细根全N含量的影响不显著($p > 0.05$)。

3 讨论

3.1 林木细根形态对施肥的响应

直径是细根形态描述的重要参数, 直径大小影响细根吸收功能, 也影响细根表面积。由于土壤养分和水分存在较大的空间异质性, 为了最大限度地获取土壤资源, 细根会对养分的空间异质性产生各种可塑反应, 从而使得同一根序中细根直径的变化较大, 这是根系对周围土壤环境变化的适应结果(陈海波等, 2010)。本研究表明, 台湾栾木细根直径随根序的增加而增加, 5级根直径最大, 这与前人对细根直径研究的结果一致(Pregitzer *et al.*, 2002; 常文静和郭大立, 2008; 师伟等, 2008; 于立忠等, 2009; 丁国泉等, 2010), 说明林木细根直径随根序变化的这种规律具有普遍性。在以往的研究中一般将细根定义为直径小于2 mm的根, 但本实验表明台湾栾木5级细根平均直径仅为1.33 mm, 远小于2 mm, 说明细根并非均是均质的, 而是由各个根序构成的复杂分枝体系, 以单一的直径作为划分复杂根序的依据, 也忽略了不同根序细根的功能异质性。同时, 在本研究中, 施肥降低土壤表层台湾栾木各级细根直径, 却增加了土壤亚表层各级细根直径, 这说明施肥对上下土层细根直径的影响不同, 这可能是由于细根会对土壤资源变化产生不同的响应策略, 而施肥能够增加土壤资源有效性。许多研究表明, 当土壤资源有效性增加时, 分配到地下的C增加, 细根会通过增加根长密度或改变根系形态特征来提高对土壤养分和水分的吸收能力(Curt & Prévosto, 2003; Meinen *et al.*, 2009)。另外, 扁穗牛鞭草草根主要分布在土壤表层(王巧等, 2007), 这使得土壤表层台湾栾木细根和草根对于养分的吸收竞争较为激烈, 从而促进了土壤表层台湾栾木细根对

水分和养分的吸收。

比根长影响细根对土壤养分的获取能力, 是衡量根吸收和消耗比值的指标(Ostonen *et al.*, 2007; Makita *et al.*, 2009)。土壤资源养分有效性, 将直接影响细根比根长(Hajiboland *et al.*, 2005), 土壤N有效性的增加会导致细根比根长下降(刘金梁等, 2009)。本研究表明, 施肥增加了台湾栾木细根的比根长, 且对前3级细根比根长影响极显著($p < 0.01$), 而对5级根影响不显著($p > 0.05$)。说明施肥对低级根比根长影响更为显著, 这可能是由于较低级的细根符合短命根模式假说(Pregitzer *et al.*, 2002; Xia *et al.*, 2010), 其木质化程度低(于立忠等, 2007), 对土壤养分有效性很敏感, 与高级根相比, 其形态特征(长度、直径、比根长)更容易对土壤环境变化产生可塑性反应(Wang *et al.*, 2013)。

3.2 林木细根生物量及其在各根序中的分配对施肥的响应

细根生物量的多少是植物对土壤资源有效性的反应及地上光合产物在地下分配的最终体现(Eissenstat & Yanai, 1997), 施肥增加了土壤养分有效性, 定会对植物细根生产及生物量积累产生影响(Hendricks *et al.*, 1993; Kem *et al.*, 2004; 郭大立和范萍萍, 2007)。本研究表明, 施肥减少了土壤表层和亚表层台湾栾木各级细根生物量, 且对台湾栾木细根生物量在各根序中的分配格局的影响各不相同, 施肥降低了台湾栾木前3级细根生物量占总生物量的比例, 而增加了4、5级细根生物量所占的比例, 这可能是因为施肥使土壤有效性增加, 林木地上部分生长加快, 向根系中分配的C减少, 导致细根生物量降低(Nadelhoffer, 2000)。同时, 随着林木个体的增加, 根系中较为高级的4、5级细根生物量增加对整个树木的支撑与稳固也起着重要作用, 其C分配比例也随之增加。

林木细根生物量的垂直分布也有一定的规律性, 一般是随土层深度的增加而逐渐降低, 本研究也呈现同样的规律, 这主要是由于土壤水分、温度、养分、物理性质(通气、机械阻力等)及地下水水位等因素在垂直分布上的差异造成的(包海龙, 2008)。表层土壤一般较亚表层含有更多的有效养分, 温度及微生物活性也较高, 土质也较亚表层疏松, 通气性较好, 有利于细根的生长和养分的吸收(王祖华等, 2011), 而下层的土壤温度较低、土壤质地较差, 不

利于细根的生长(董慧霞等, 2007)。

3.3 林木细根各级细根组织C、N含量对施肥的响应

根系C含量的变化规律与细根的功能相适应, 小直径的细根主要是承担养分与水分的吸收功能, 在其形态构成上对C需求较低, 大直径的根系有较高的运输能力和外部抗逆性能, 在形态构成上C投入也较高(Eissenstat & Yanai, 1997; Son & Hwang, 2003)。本研究中各处理模式台湾桫木细根有机碳含量为322–554 g·kg⁻¹ (图2), 比北美大陆4种阔叶树种和5种针叶树种各级细根的有机碳含量低(Pregitzer *et al.*, 2002), 而比东北地区日本落叶松各级细根有机碳含量高(于立忠等, 2009)。这可能是由于研究树种不同、研究区域气候环境及土壤性质的差异以及退耕地前茬作物以及耕作方式、林草复合模式草的刈割等因素造成。本研究中, 随着根序的增加, 台湾桫木各级细根呈现出前3级细根全C含量随根序的增加而增加, 3级细根全C含量达到最大, 为451.16–506.15 g·kg⁻¹, 而4、5级细根全C含量随根序的增加而降低, 且上升幅度大于下降幅度, 这可能是由于: 1)施肥改变了土壤资源有效性, 从而改变了林木光合产物在根系中的分配格局; 2)本研究中4、5级细根解剖结构表明其皮层组织几乎消失, 而维管束直径较大且有完整的木栓层(研究结果暂未发表), 已经不属于真正意义上的细根研究的范畴。

细根N含量可以作为土壤养分供应状况的一个指标。在森林生态系统中, N素常常作为一个限制生长的因素, N素增加还可能会导致土壤中P素的吸收增加, 同时影响C素的固定, N含量的变化, 对森林生态系统中的C循环具有重要意义。细根组织N浓度随序级的增大而显著减小(黄锦学等, 2010), 而施肥处理能够提高细根全N浓度(于立忠等, 2009)。研究表明, 在各个土层, 随着根序的升高, 细根全N含量降低, 且施肥模式各级细根全N含量均高于未施肥模式, 但施肥对台湾桫木全N含量的影响仅在土壤表层1级细根、土壤亚表层1、2级细根差异极显著($p < 0.01$), 而对于3–5级细根, 影响均不显著($p > 0.05$)。这可能是由于根系是一个异质的系统, 1级细根直径最细, 长度最小, N浓度最高(Pregitzer *et al.*, 2002), 呼吸作用最强烈, 寿命也最短(Xia *et al.*, 2010), 其吸收养分和水分的能力也最强, Guo等(2008b)的研究也表明较为高级的4、5级细根中并未发现与吸收养分和水分相应的解剖结构, 因此不

同根序等级的细根对于施肥的响应可能是完全不同的。此外, 施肥一年后就采样, 可能没有足够长的时间观察到高级根的变化, 还有待进一步研究。

本研究中, 细根直径和生物量随根序的增加而增加, 细根比根长及组织N浓度随根序的增加呈现出递减趋势, 细根组织C含量则表现出先增加后降低的趋势, 而施肥对于低级细根生物量、形态特征及组织C、N浓度的影响较大, 且施肥在降低台湾桫木细根生物量及直径的同时降低了细根组织C含量, 却增加了细根比根长及组织N含量。林木根系中C、N含量是植物地上部分光合产物分配、土壤养分有效性及根系对N需求动态平衡的体现, 由于细根中小直径根系在形态构成上投入的有机碳较少, 大直径的根有机碳投入高, 有较高的运输能力和外部抗逆性能力等特征(Eissenstat & Yanai, 1997; Son & Hwang, 2003), 因此根系C、N含量的变化规律与每级根序细根的功能相适应, 这正说明了细根形态结构和功能的异质性也会影响细根本身养分含量, 而细根内在的养分含量又直接影响其对生态系统物质和养分循环的贡献。

基金项目 国家自然科学基金面上项目(30771-717)、国家科技支撑计划(2006BAC01A11和2011-BAC09B05)、四川省科技支撑计划(2010NZ0049)、四川农业大学国家级大学生创新性试验计划(101062622)和四川农业大学长江上游林木种质资源与培育技术创新团队项目(00370503)。

致谢 感谢丹棱县林业局对定位研究和野外工作的支持及博士生周义贵, 硕士生魏鹏、张腾飞、刘浩等在样品采集及室内分析测定中给予的帮助。

参考文献

- Bao HL (2008). *Dynamic of Fine Root Distribution of Artemisia ordosica Krasch. Community and Its Relationship with the Soil Moisture in Mu Us Sand Land*. Master degree dissertation, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. (in Chinese with English abstract) [包海龙(2008). 毛乌素沙地油蒿群落细根分布动态及与土壤水分的关系. 硕士学位论文, 内蒙古农业大学, 呼和浩特.]
- 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. (in Chinese with English abstract) [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.]
- Chen HB, Wei X, Wang J, Wang ZQ (2010). Morphological and anatomical responses of *Fraxinus mandshurica* seedling roots to different nitrogen concentrations. *Scientia Silvae Sinicae*, 46(2), 61–66. (in Chinese with English abstract) [陈海波, 卫星, 王婧, 王政权 (2010). 水曲柳苗木根系形态和解剖结构对不同氮浓度的反应. 林业科学, 46(2), 61–66.]
- Cheng YH, Han YZ, Wang QC, Wang ZQ (2005). Seasonal dynamics of fine root biomass, root length density, specific root length and soil resource availability in a *Larix gmelini* plantation. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 403–410. (in Chinese with English abstract) [程云环, 韩有志, 王庆成, 王政权 (2005). 落叶松人工林细根动态与土壤资源有效性关系研究. 植物生态学报, 29, 403–410.]
- Curt T, Prévosto B (2003). Rooting strategy of naturally regenerated beech in silver birch and Scots pine woodlands. *Plant and Soil*, 255, 265–279.
- Ding GQ, Yu LZ, Wang ZQ, Hu WL, Zheng Y, Jin X, Ding L, Xu QX (2010). Effects of fertilization on fine root morphology of *Larix kaempferi*. *Journal of Northeast Forestry University*, 38, 16–19. (in Chinese with English abstract) [丁国泉, 于立忠, 王政权, 胡万良, 郑颖, 金鑫, 丁磊, 徐庆祥 (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, 16–19.]
- Dong HX, Li XW, Zhang J, Fan C (2007). Biomass of fine root and its relationship with water-stable aggregate in compound lands of triploid *Populus tomentosa* on lands converted from agricultural lands. *Scientia Silvae Sinicae*, 43(5), 24–29. (in Chinese with English abstract) [董慧霞, 李贤伟, 张健, 范川 (2007). 退耕地三倍体毛白杨林地细根生物量及其与土壤水稳性团聚体的关系. 林业科学, 43(5), 24–29.]
- Eissenstat DM (1991). On the relationship between specific root length and the rate of proliferation: a field study using citrus rootstocks. *New Phytologist*, 118, 63–68.
- Eissenstat DM, Yanai RD (1997). The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, 27, 1–60.
- Gill RA, Jackson RB (2000). Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 147, 13–31.
- Guo DL, Fan PP (2007). Four hypotheses about the effects of soil nitrogen availability on fine root production and turnover. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 2354–2360. (in Chinese with English abstract) [郭大立, 范萍萍 (2007). 关于氮有效性影响细根生产量和周转率的四个假说. 应用生态学报, 18, 2354–2360.]
- 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, Mitchell RJ, Withington JM, Fan PP, Hendricks JJ (2008a). Endogenous and exogenous controls of root life span, mortality and nitrogen flux in a longleaf pine forest: root branch order predominates. *Journal of Ecology*, 96, 737–745.
- Guo DL, Xia MX, Wei X, Chang WJ, Liu Y, Wang ZQ (2008b). 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.
- Hajiboland R, Yang XE, Römheld V (2005). Effect of bicarbonate on elongation and distribution of organic acids in root and root zone of Zn-efficient and Zn-inefficient rice (*Oryza sativa* L.) genotypes. *Environmental and Experimental Botany*, 54, 163–173.
- He JS, Wang ZQ, Fang JY (2004). Issues and prospects of belowground ecology with special reference to global climate change. *Chinese Science Bulletin*, 49, 1891–1899.
- Hendricks JJ, Nadelhoffer KJ, Aber JD (1993). Assessing the role of fine roots in carbon and nutrient cycling. *Trees*, 8, 174–178.
- Hodge A (2004). The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 162, 9–24.
- Huang JX, Xiong DC, Yang ZJ, Chen GS (2010). The order characteristics of fine root morphology and fine root respiration of *Ligustrum lucidum* and *Euscaphis japonica*. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 5(4), 71–77. (in Chinese with English abstract) [黄锦学, 熊德成, 杨智杰, 陈光水 (2010). 女贞和野鸭椿幼苗木细根形态和细根呼吸的序级特征. 亚热带资源与环境学报, 5(4), 71–77.]
- Kem CC, Friend AL, Johnson JMF (2004). Fine root dynamics in a developing *Populus deltoides* plantation. *Tree Physiology*, 24, 651–660.
- 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.
- Liu JL, Mei L, Gu JC, Quan XK, Wang ZQ (2009). Effects of nitrogen fertilization on fine root biomass and morphology of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*: a study with in-growth core approach. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 1–6. (in Chinese with English abstract) [刘金梁, 梅莉, 谷加存, 全先奎, 王政权 (2009). 内生长法研究施氮肥对水曲柳和落叶松细根生物量和形态的影响. 生态学杂志, 28, 1–6.]
- Liu YK, Fan C, Li XW, Ling YH, Zhou YG, Feng MS, Huang CD (2012). Effects of thinning on fine root biomass and

- carbon storage of subalpine *Picea asperata* plantation in Western Sichuan Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 645–654. (in Chinese with English abstract) [刘运科, 范川, 李贤伟, 凌银花, 周义贵, 冯茂松, 黄从德 (2012). 间伐对川西亚高山粗枝云杉人工林细根生物量及碳储量的影响. 植物生态学报, 36, 645–654.]
- Majdi H (2001). Changes in fine root production and longevity in relation to water and nutrient availability in a Norway spruce stand in Northern Sweden. *Tree Physiology*, 21, 1057–1061.
- Makita N, Hirano Y, Dannoura M, Kominami Y, Mizoguchi T, Ishii H, Kanazawa Y (2009). Fine root morphological traits determine variation in root respiration of *Quercus serrata*. *Tree Physiology*, 29, 579–585.
- Mei L, Wang ZQ, Zhang XJ, Yu LZ, Du Y (2008). Effects of nitrogen fertilization on fine root biomass production and turnover of *Fraxinus mandshurica* plantation. *Chinese Journal of Ecology*, 27, 1663–1668. (in Chinese with English abstract) [梅莉, 王政权, 张秀娟, 于立忠, 杜英 (2008). 施氮肥对水曲柳人工林细根生产和周转的影响. 生态学杂志, 27, 1663–1668.]
- Meinen C, Hertel D, Leuschner C (2009). Biomass and morphology of fine roots in temperate broad-leaved forests differing in tree species diversity: Is there evidence of below-ground overyielding? *Oecologia*, 161, 99–111.
- Mou P, Robert HJ, Tan ZQ, Bao Z, Chen HM (2013). Morphological and physiological plasticity of plant roots when nutrients are both spatially and temporally heterogeneous. *Plant and Soil*, 364, 373–384.
- Nadelhoffer KJ (2000). The potential effects of nitrogen deposition on fine root production in forest ecosystems. *New Phytologist*, 147, 131–139.
- Ostonen I, Püttsepp Ü, Biel C, Alberton O, Bakker MR, Lhmus K, Majdi H, Metcalfe JD, Olsthoorn AFM, Pronk AA, Vanguelova E, Weih M, Brunner I (2007). Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosystems*, 2007, 141, 426–442.
- Pei ZQ, Zhou Y, Zheng YR, Xiao CW (2011). Contribution of fine root turnover to the soil organic carbon cycling in a *Reaumuria soongorica* community in an arid ecosystem of Xinjiang Uygur Autonomous Region, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1182–1191. (in Chinese with English abstract) [裴智琴, 周勇, 郑元润, 肖春旺 (2011). 干旱区琵琶柴群落细根周转对土壤有机碳循环的贡献. 植物生态学报, 35, 1182–1191.]
- 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.
- Shi W, Wang ZQ, Liu JL, Gu JC, Guo DL (2008). Fine root morphology of twenty hardwood species in Maoershan natural secondary forest in north eastern China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1217–1226. (in Chinese with English abstract) [师伟, 王政权, 刘金梁, 谷加存, 郭大立 (2008). 帽儿山天然次生林20个阔叶树种细根形态. 植物生态学报, 32, 1217–1226.]
- Son Y, Hwang JH (2003). Fine root biomass, production and turnover in a fertilized *Larix leptolepis* plantation in central Korea. *Ecological Research*, 18, 339–346.
- Wang GL, Fahey TJ, Xue S, Liu F (2013). Root morphology and architecture respond to N addition in *Pinus tabulaeformis*, west China. *Oecologia*, 171, 583–590.
- Wang P, Mou P, Li YB (2012). Review of root nutrient foraging plasticity and root competition of plants. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1184–1196. (in Chinese with English abstract) [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, 1184–1196.]
- Wang Q, Li XW, Yang M, Li DH, Rong L (2007). Biomass and spatial distribution of the fine root of the *Betula luminifera-Hemarthria compressa* composite mode. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 25, 430–435. (in Chinese with English abstract) [王巧, 李贤伟, 杨渺, 李德会, 荣丽 (2007). 光皮桦木-扁穗牛鞭草复合模式细根草根生物量及空间分布. 四川农业大学学报, 25, 430–435.]
- Wang ZH, Li RX, Hao JP, Guan QW (2011). Effects of thinning on fine root morphology in Chinese Fir plantations. *Journal of Northeast Forestry University*, 39(6), 3–19. (in Chinese with English abstract) [王祖华, 李瑞霞, 郝俊鹏, 关庆伟 (2011). 间伐对杉木人工林不同根序细根形态的影响. 东北林业大学学报, 39(6), 3–19.]
- Wang ZQ, Guo DL, Wang XR, Gu JC, Mei L (2006). Fine root architecture, morphology, and biomass of different branch orders of two Chinese temperate tree species. *Plant and Soil*, 288, 151–171.
- Xia MX, Guo DL, Pregitzer KS (2010). Ephemeral root modules in *Fraxinus mandshurica*. *New Phytologist*, 188, 1065–1074.
- Xu Y, Gu JC, Dong XY, Liu Y, Wang ZQ (2011). Fine root morphology, anatomy and tissue nitrogen and carbon contents of the first five orders in four tropical hardwood species in Hainan Island, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 955–964. (in Chinese with English abstract) [许珞, 谷加存, 董雪云, 刘颖, 王政权 (2011). 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. 植物生态学报, 35, 955–964.]
- Yang XY, Han YZ, Wu XG (2012). Response of fine root biomass to changes in spatial heterogeneity of soil moisture and nitrogen in *Larix principis-rupprechtii* forest.

- Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 965–972. (in Chinese with English abstract) [杨秀云, 韩有志, 武小钢 (2012). 华北落叶松林细根生物量对土壤水分、氮营养空间异质性改变的响应. *植物生态学报*, 36, 965–972.]
- Yu LZ, Ding GQ, Shi JW, Yu SQ, Zhu JJ, Zhao LF (2007). Effects of fertilization on fine root diameter, root length and specific root length in *Larix kaempferi* plantation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 957–962. (in Chinese with English abstract) [于立忠, 丁国泉, 史建伟, 于水强, 朱教君, 赵连富 (2007). 施肥对日本落叶松人工林细根直径、根长和比根长的影响. *应用生态学报*, 18, 957–962.]
- Yu LZ, Ding GQ, Zhu JJ, Zhang N, Zhang XM, Ying H (2009). Effects of fertilization on nutrient concentrations of different root orders' fine roots in *Larix kaempferi* plantation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20, 747–753. (in Chinese with English abstract) [于立忠, 丁国泉, 朱教君, 张娜, 张小明, 英慧 (2009). 施肥对日本落叶松不同根序细根养分浓度的影响. *应用生态学报*, 20, 747–753.]

责任编辑: 郭大立 责任编辑: 李 敏