

DOI: 10.5846/stxb201708231521

陈望远,熊德成,史顺增,宋涛涛,蔡瑛莹,郭润泉,陈廷廷,郑欣,陈光水.土壤增温对杉木幼苗细根生长量及形态特征的影响.生态学报,2018,38(15): - .

Chen W Y, Xiong D C, Shi S Z, Song T T, Cai Y Y, Guo R Q, Chen T T, Zheng X, Chen G S. Effects of soil warming on fine root growth and morphology of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(15): - .

## 土壤增温对杉木幼苗细根生长量及形态特征的影响

陈望远<sup>1,2</sup>, 熊德成<sup>1,2</sup>, 史顺增<sup>1,2</sup>, 宋涛涛<sup>1,2</sup>, 蔡瑛莹<sup>1,2</sup>, 郭润泉<sup>1,2</sup>, 陈廷廷<sup>1,2</sup>, 郑欣<sup>1,2</sup>, 陈光水<sup>1,2,\*</sup>

1 福建师范大学湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地,福州 350007

2 福建师范大学地理研究所,福州 350007

**摘要:**为了揭示杉木人工林对全球变暖的地下响应,在福建省三明市陈大国有林场开展杉木(*Cunninghamia lanceolata*)幼苗土壤增温试验,采用内生长环法探讨增温实验开始后第2年(2015年1月、7月取样)和第3年(2016年1月、7月取样)杉木幼苗细根生长量和形态特征(比根长,SRL;比表面积,SRA;组织密度,RTD)的变化。结果表明:(1)随着苗木的生长,土壤增温对细根生长量的影响趋势是先抑制,再无显著影响,最后促进。(2)土壤增温对细根形态特征的影响在不同取样时间有差异:土壤增温对7月份(夏季)取样的细根SRL或SRA有显著促进作用,对1月份(冬季)取样的细根SRL、SRA均无显著影响。(3)土壤增温对第二、第三次取样的1—2 mm细根RTD有促进作用。表明土壤增温对杉木幼苗细根生长量的影响与苗木生长阶段有关;同时苗木可通过细根形态的调整(增大SRL和RTD)以适应土壤增温引起的土壤资源变化和胁迫,维持自身的生长。

**关键词:**土壤增温;细根;内生长环;细根生长量;细根形态

## Effects of soil warming on fine root growth and morphology of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) seedlings

CHEN Wangyuan<sup>1,2</sup>, XIONG Decheng<sup>1,2</sup>, SHI Shunzeng<sup>1,2</sup>, SONG Taotao<sup>1,2</sup>, CAI Yingying<sup>1,2</sup>, GUO Runquan<sup>1,2</sup>, CHEN Tingting<sup>1,2</sup>, ZHENG Xin<sup>1,2</sup>, CHEN Gunagshui<sup>1,2,\*</sup>

1 State Key Laboratory of Subtropical Mountain Ecology (Funded by Ministry of Science and Technology and Fujian Province), Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

**Abstract:** Currently, there is large quantity of research on the responses of fine roots to warming, but there are still some controversies. Fine root growth has a direct effect on fine root biomass, and thus affects the plants' abilities to acquire soil resources and resist environmental stresses such as drought. Fine root morphology is an important feature of root function, and directly affects the ability of fine roots to absorb and transport water and nutrients, yet how root growth and morphology respond to soil warming is not clearly understood. In the present study, a simulated soil warming experiment was carried out in the Chenda State-owned Forest Farm in Sanming City, Fujian Province, China, to investigate the effect on fine root growth and morphology of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) seedlings. Both the soil warming treatment and the control (non-warming) had five replicated 2 × 2 plots, and four 1-year-old Chinese fir seedlings were planted in each plot before beginning of the experiment. Soil warming was accomplished with buried heating cable technology, and soil temperature was

**基金项目:**国家自然科学基金优秀青年基金项目(31422012);福建省杰出青年基金项目滚动资助项目(2014J07005);福建师范大学“大学生创新创业训练计划”(创新训练类)项目(201610394066)

收稿日期:2017-08-23; 网络出版日期:2018-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gshuichen@163.com

elevated to 5°C above ambient. Other plants that naturally sprouted in the plots were removed at regular intervals. Fine roots were sampled at the second (in January and July 2015) and third (in January and July 2016) years of soil warming using the in-growth donut method. Root samples were scanned with an Epson scanner at 300 dpi, and root morphology, including specific root length (SRL), specific root area (SRA), and root tissue density (RTD), was analyzed with WinRHIZO Pro 2009b software. Fine root growth was measured by the fine root dry mass obtained from the in-growth donut every half-year. The results showed that: (1) with the growth of Chinese fir seedlings, the effect of soil warming on fine root growth was initially inhibited, then no significant effect, and finally promoted. (2) The soil warming effect on root morphological characteristics varied at different sampling times: soil warming significantly increased fine root SRL and SRA in July (summer), but there was no significant effect on either SRL or SRA in January (winter). (3) RTD of 1—2 mm diameter roots was significantly increased by soil warming at the second and third samplings. It is concluded that the effect of soil warming on fine root growth of Chinese fir seedlings was related to the seedling growth stages. At the same time, Chinese fir seedlings can adjust their fine root morphology (by increasing SRL and RTD) to adapt to changes in soil resources and environmental stress caused by soil warming, and thus maintain their growth under global warming.

**Key Words:** soil warming; fine roots; in-growth donut; fine root growth; fine root morphology

全球变暖已成为不争的事实,IPCC 第五次评估报告中也预测到本世纪末全球地表平均增温 0.3—4.8°C<sup>[1]</sup>。大量研究表明,温度升高可能直接或间接地影响森林生态系统的地上和地下生态过程<sup>[2]</sup>。近几十年以来,全球开展了大量的增温控制实验研究,预测全球变暖对陆地植被及生态系统的影响以及各类生态系统对增温的响应与反馈<sup>[2-4]</sup>。但是目前野外增温控制实验主要集中在温度受限制的中高纬度地区的草原、农田、冻原和森林生态系统<sup>[3-4]</sup>,在 30°N 以南的热带和亚热带地区野外增温实验鲜有报道<sup>[5-6]</sup>。我国湿润亚热带森林生态系统在结构及生态过程等方面都有别于其它森林类型,且该生态系统已接近其高温阈值<sup>[5]</sup>,故其对全球变暖的响应可能与其他地区不同。此外,已有的研究报道中大部分为增温对生态系统地上部分的影响<sup>[7]</sup>,而地下部分对增温响应的研究还十分有限<sup>[8]</sup>。

植物根系是陆地生态系统中碳及其它矿物质元素的重要储存库,是土壤碳输入以及土壤微生物活性的关键环节,对调控生态系统碳平衡及全球变化的响应发挥着重要的作用<sup>[9]</sup>。细根( $\leq 2$  mm)是植物吸收养分和水分的重要器官,是根系中最活跃和最敏感的部分<sup>[10]</sup>,其对温度和土壤资源有效性的响应在植物所有功能器官中的反应占很大比例。因此,细根的研究是科学家探讨全球变化对森林生态系统生产力作用、对植物生长节律的影响和全球陆地生态系统碳分配格局的影响的重要途径之一<sup>[11]</sup>。细根的生长直接影响细根生物量大小,进而影响到林木资源获取能力和对环境胁迫(如干旱)的抵抗能力。细根比根长(SRL)、比表面积(SRA)、组织密度(RTD)是根系重要的形态指标,是根系生长发育和反应根功能情况的重要特征之一,亦直接影响细根吸收和运输水分、养分的能力。诸多证据表明,树木细根根长延伸率与土壤温度呈正相关,但只有少数的研究考虑到温度对细根形态的影响。研究表明,细根生长与形态除了受树种本身的遗传因子控制外,还与土壤温度和土壤资源有效性显著相关<sup>[12-15]</sup>。细根形态学对增温响应的研究表明增温使干燥的荒地中最细部分细根( $< 0.5$  mm)的比根长和比表面积增加<sup>[16]</sup>。此外,研究表示根的生长速率一般受土壤温度的影响<sup>[17]</sup>。目前增温对不同陆地生态系统细根生产的影响有大量的研究,但是并没有一致的结论,生产量既有增加,也有降低,甚至没有显著变化。比如,Pilon 等<sup>[18]</sup>发现在温带草地生态系统中,土壤增温之后细根的生长和死亡率增加( $< 0.1$  mm); Bai 等<sup>[19]</sup>在中国北方半干旱温带草原进行模拟增温实验,发现增温使年根生产量下降 10.3%;然而,Hoepfner 和 Duke 等<sup>[20]</sup>在美国 Waltham 的一个成熟生态系统中研究发现土壤增温对细根生产没有影响。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是中国亚热带地区重要的速生造林和用材树种,种植广泛,在中国人工林生产中发挥着重要作用<sup>[21]</sup>。本文通过模拟增温试验,研究土壤增温对杉木幼苗细根生长量和形态特征的影

响,为预测气候变化对杉木人工林生产力的影响,提升杉木人工林适应气候变化能力等提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

试验地主要位于福建省三明市金丝湾森林公园陈大有林场(26°19'N,117°36'E),该区属中亚热带季风气候,年平均气温 19.1℃,年降雨量 1749 mm,降水多集中于 3—8 月份。区域内土壤以花岗岩发育的红壤和黄壤为主。

### 1.2 试验设计

试验采用完全随机设计,依据 IPCC 第五次评估报告对本世纪末全球地表平均增温的预测(IPCC,2013),设置对照(CT)、增温(W,+5℃)2 个处理,每个处理 5 个重复,小区面积 2 m×2 m。试验小区四周采用 4 块 PVC 板(200 cm×70 cm 深)焊接而成,与周围土壤隔开,防止小区之间相互干扰。小区土壤取自附近的杉木林土壤,0—10、10—20、20—70 cm 分层取回,剔除根系、石块和其他杂物后,土壤分层混合均匀,并按 20—70、10—20 cm 和 0—10 cm 重填回各个实验小区内,同时采用压实法调整土壤容重与原位土壤容重接近。于 2013 年 10 月安装加热电缆(所有小区都布设相同电缆),平行布设,深度为 10 cm,间距 20 cm,并在最外围环绕一圈,保证样地增温的均匀性。2013 年 11 月,每个 2 m×2 m 小区均匀种植 4 棵 1 年生 2 代半短侧枝杉木幼苗,杉木位置均处于两条电缆线之间。样地布设完成后于 2014 年 3 月开始通电增温。同时定期清除小区内自然萌发的其它植物。

增温前土壤表层理化性质见表 1;2015 年 4 月与 2016 年 4 月对照与土壤增温试验小区土壤理化性质见表 2;2013 年 11 月杉木幼苗种植时的平均高度、平均地径,以及 4 次取样时间对照与土壤增温处理杉木幼苗生长状况见表 3。

表 1 试验地增温前土壤表层(0—10 cm)理化性质

Table 1 Topsoil(0—10 cm) physical and chemical properties in the experiment plots before soil warming

处理 Treatment	全氮 Total nitrogen/%	土壤有机碳 Soil organic carbon/%	C/N
CT	0.14±0.03a	1.53±0.26a	10.54±0.21a
W	0.13±0.02a	1.41±0.19a	10.34±0.34a

CT: 对照, control; W: 土壤增温, soil warming (下同); 相同小写字母表示处理间无显著差异( $P<0.05$ )

### 1.3 内生长环布设及收获

在每个小区的中心位置布设内径 20 cm、高 20 cm 的内生长环,外环为网眼 5 mm 的硬尼龙网(可使较粗的根进入生长环内形成更完整的细根分支结构)。生长环中间放置一内径 9 cm 的 PVC 管,并用沙袋充填,以方便取样。本研究于 2015 年 1 月(2014 年 7 月布设)、2015 年 7 月(2015 年 1 月布设)、2016 年 1 月(2015 年 7 月布设)及 2016 年 7 月(2016 年 1 月布设)4 次按照 0—10、10—20 cm 取出内生长环的土壤(以方便回填时分层回填土壤),挑出所有根系后将土分层回填至内生长环,并将挑出的根系带回实验室,挑出直径 $\leq 2$  mm 的杉木活细根,用去离子水洗净后保存,作为半年取样间隔期内的生长量,7 月份所取代表上半年的总生长量,1 月份所取代表下半年的总生长量。

### 1.4 细根形态和细根生长量测定

将内生长环中取出细根样品,利用数字化扫描仪 Epson scanner 进行扫描,扫描完成的细根于 65℃ 烘干称量。使用 Win-RHIZO(Pro 2009b)根系扫描分析系统对扫描图片进行处理分析,得到细根形态数据:比根长(specific root length, SRL, m/g)、比表面积(specific root surface area, SRA,  $\text{cm}^2/\text{g}$ )、根组织密度(root tissue density, RTD,  $\text{g}/\text{cm}^3$ )。细根生长量则为每次内生长环获得的细根干重,作为细根半年内的生长量。

表 2 对照和土壤增温样地土壤理化性质

Table 2 Soil physical and chemical properties in the control and soil warming plots (0—20 cm)

取样日期 Sampling date	处理 Treatment	pH	铵态氮 NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N/ (mg/kg)	硝态氮 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N/ (mg/kg)	无机氮 Inorganic N/ (mg/kg)	有效磷 Available phosphorus/ (mg/kg)
2015-04	CT	4.73±0.13Aa	5.27±0.78Aa	3.14±0.66Ab	8.41±0.19Ab	1.62±0.41Aa
	W	4.60±0.28Aa	5.60±0.77Aa	7.32±2.31Aa	12.92±3.01Aa	1.77±0.83Aa
2016-04	CT	4.31±0.15Ba	5.05±0.89Aa	1.52±0.17Ba	6.57±0.91Ba	1.29±0.13Aa
	W	4.27±0.09Ba	3.83±0.83Bb	1.13±0.26Ba	4.96±1.00Bb	1.47±0.22Aa

相同大写字母表示同一处理不同取样日期之间无显著差异,相同小写字母表示处理间无显著差异( $P<0.05$ )

表 3 对照和土壤增温样地杉木幼苗平均高度和平均地径

Table 3 The mean height and mean ground diameter of the Chinese fir seedling in the control and warming plots

取样时间 Sampling time	平均高度 Mean height/cm		平均地径 Mean ground diameter/mm	
	CT	W	CT	W
2013 年 11 月 November 2013	25.7±2.5a	25.7±2.5a	3.4±0.4a	3.4±0.4a
2015 年 1 月 January 2015	154.1±11.9a	106.6±20.2b	25.1±3.3a	20.8±3.4b
2015 年 7 月 July 2015	253.9±27.9a	224.3±47.2b	38.9±5.3a	36.2±5.8a
2016 年 1 月 January 2016	315.5±43.9a	293.8±76.3a	52.5±6.3a	50.3±8.9a
2016 年 7 月 July 2016	386.2±46.3a	408.5±45.1a	60.9±8.9a	57.1±8.6a

相同小写字母表示处理间无显著差异( $P<0.05$ )

## 1.5 数据分析

利用 SPSS 21.0 软件对数据进行统计分析,采用重复测量 ANOVA 检验增温、取样时间对细根生长量和各项根系形态的影响;采用单因素 ANOVA 检验不同取样时间下土壤增温对细根形态与生长的影响,并检验不同径级之间的差异。利用 Origin 8.0 软件作图,图表中数据为平均值±标准差。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤增温对细根生长量的影响

重复测量方差分析表明:在 0—1 mm 径级中,取样日期、取样日期×土壤增温对细根生长量有显著影响( $P<0.05$ ),土壤增温对细根生长量影响呈边缘显著( $P<0.1$ ) (表 4)。在 1—2 mm 径级中,取样日期对细根生长量有显著影响( $P<0.05$ ) (表 4)。相同径级、相同处理不同取样日期间比较发现第二年两次取样细根生长量均显著高于第一年两次取样(图 1)。

表 4 取样时间、土壤增温对细根生长量及形态指标影响的重复测量方差分析  $P$  值表Table 4  $P$ -value of repeated measures ANOVA on the effects of time and soil warming on fine root growth and morphologies

指标 Index	径级 Diameter class /mm	因子 Factors			指标 Index	径级 Diameter class /mm	因子 Factors		
		T	T×W	W			T	T×W	W
细根生长量 Fine root growth/ (g/m <sup>2</sup> )	0—1	0.006	0.017	0.057	SRA/(cm <sup>2</sup> /g)	0—1	0.007	0.568	0.383
	1—2	0.001	0.148	0.326		1—2	0.004	0.042	0.440
	0—2	<0.001	<0.001	0.626		RTD/(g/cm <sup>3</sup> )	0—1	0.009	0.013
SRL/(m/g)	0—1	<0.001	0.032	0.043	1—2		0.178	0.103	0.419
	1—2	0.016	0.038	<0.001					

SRL: 比根长, specific root length; SRA: 比表面积, specific root area; RTD: 组织密度, root tissue density; T: 取样时间, sampling time; W: 土壤增温, soil warming; T×W: 取样时间与土壤增温的交互作用, interaction of time and soil warming

在第一次取样与第二次取样中,0—1 mm 径级中,土壤增温均极显著降低了细根生长量( $P<0.01$ ) (图

1)。在 1—2 mm 径级中,第一次取样土壤增温对细根生长量无显著影响( $P>0.05$ ),而第二次取样中土壤增温亦极显著降低了细根生长量( $P<0.05$ )(图 1)。

第三次取样中,在 0—1、1—2 mm 径级,土壤增温对细根生长量无显著影响( $P>0.05$ )(图 1)。且径级对细根生长量有显著影响,W 与 CT 处理的 0—1 mm 径级细根生长量均显著高于 1—2 mm 径级(图 1)。第四次取样中,土壤增温显著增加了 0—1、1—2 mm 径级细根生长量及细根总生长量( $P<0.01$ );且 0—1 mm 径级细根生长量显著高于 1—2 mm 径级细根( $P<0.05$ )(图 1)。

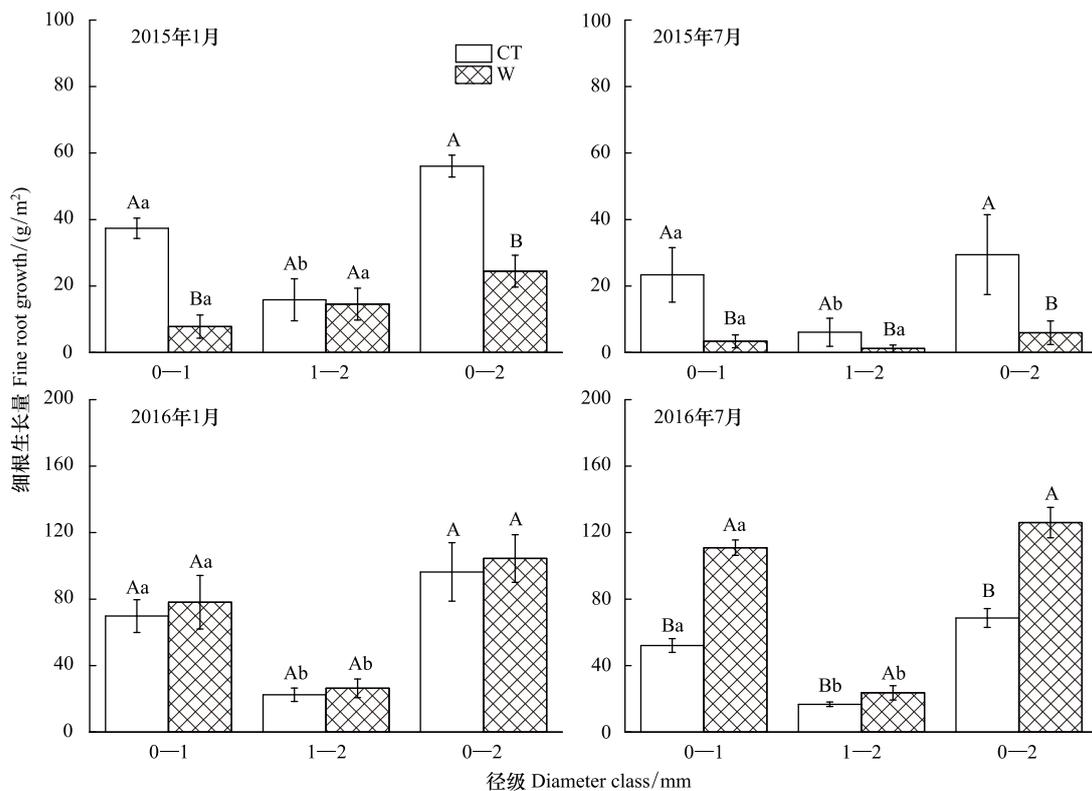


图 1 不同取样日期、不同处理、不同径级细根生长量

Fig.1 Fine root growth of different treatments and diameter classes in different times

不同大写字母表示相同径级不同处理间差异显著,不同小写字母表示相同处理不同径级间差异显著,图中数据为平均值±标准差

## 2.2 土壤增温对细根比根长(SRL)的影响

重复测量方差分析表明:在 0—1、1—2 mm 径级中,取样日期、取样日期×土壤增温、土壤增温均对细根 SRL 有显著影响( $P<0.05$ )(表 4)。

在第一次与第三次取样中,土壤增温对细根 SRL 无显著影响( $P>0.05$ )(图 2);而 0—1 mm 径级细根 SRL 显著高于 1—2 mm 径级细根( $P<0.05$ )(图 2)。

第二次与第四次取样中,在 0—1、1—2 mm 径级,土壤增温均使细根 SRL 显著增加( $P<0.05$ ),且 0—1 mm 径级细根 SRL 亦显著高于 1—2 mm 径级细根( $P<0.05$ )(图 2)。

## 2.3 土壤增温对细根比表面积(SRA)的影响

重复测量方差分析表明:在 0—1 mm 径级中,取样日期对细根 SRA 有显著影响( $P<0.05$ ),而取样日期×土壤增温、土壤增温均对细根 SRA 影响不显著( $P>0.05$ )(表 4)。1—2 mm 径级中,取样日期、取样日期×土壤增温对细根 SRA 有显著影响( $P<0.05$ )(表 4)。

在前三次取样中,土壤增温均对细根 SRA 无显著影响( $P>0.05$ )。且在径级间比较发现,第一次取样中,0—1 mm 径级细根 SRA 与 1—2 mm 径级无显著差异,而在第二、第三次取样中,0—1 mm 径级细根 SRA 均显

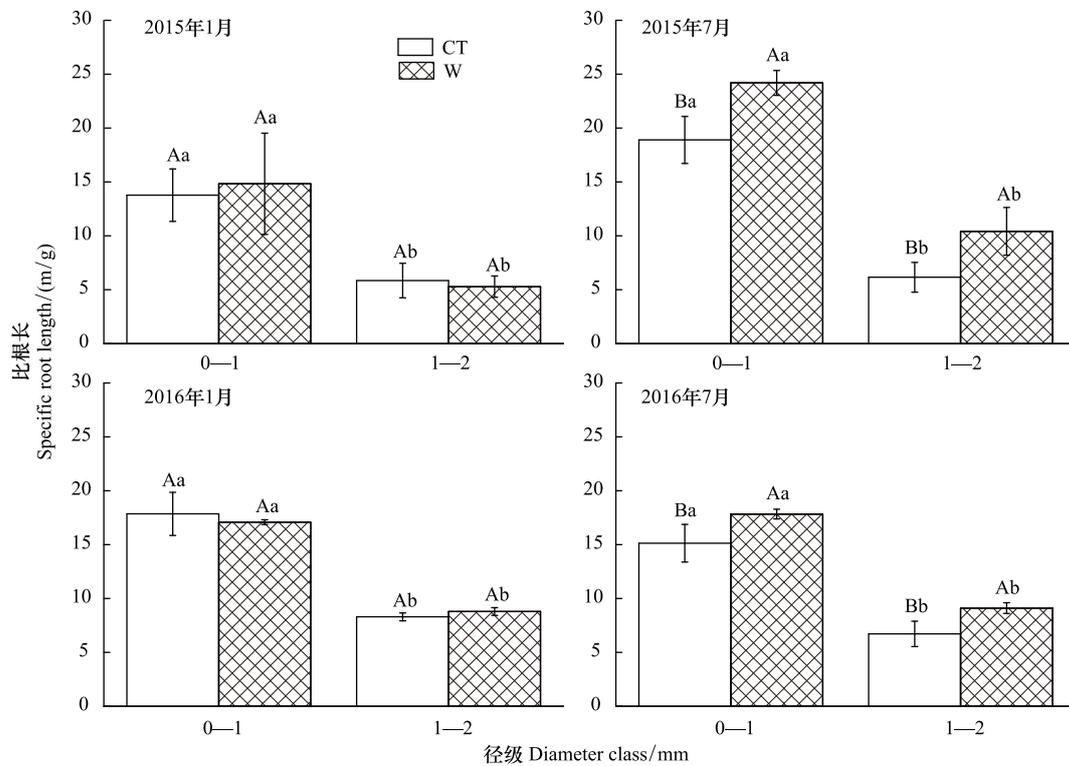


图2 不同取样日期、不同处理、不同径级细根比根长

Fig.2 Specific root length(SRL) of different treatments and diameter classes in different times

不同大写字母表示相同径级不同处理间差异显著,不同小写字母表示相同处理不同径级间差异显著,图中数据为平均值±标准差

著高于 1—2 mm 径级(图 3)。

第四次取样中,在 0—1 mm 径级中,土壤增温对细根 SRA 影响不显著( $P>0.05$ );而在 1—2 mm 径级中,土壤增温显著促进了细根 SRA( $P<0.05$ )(图 3)。且在径级间比较发现,W 与 CT 处理 0—1 mm 径级 SRA 显著高于 1—2 mm 径级(图 3)。

#### 2.4 土壤增温对细根组织密度(RTD)的影响

重复测量方差分析表明:在 0—1 mm 径级中,取样日期、取样日期×土壤增温对细根 RTD 有显著影响( $P<0.05$ )(表 4)。在 1—2 mm 径级中,取样日期、土壤增温、取样日期×土壤增温均对细根 RTD 无显著影响( $P>0.05$ )(表 4)。

在第一次与第四次取样中,土壤增温对 0—1、1—2 mm 径级细根 RTD 无显著影响( $P>0.05$ )(图 4)。径级间比较,CT、W 处理 0—1 mm 径级 RTD 均与 1—2 mm 径级无显著差异(图 4)。第二次与第三次取样中,土壤增温对 0—1 mm 径级细根 RTD 无显著影响( $P>0.05$ ),而显著增加了 1—2 mm 径级细根 RTD( $P<0.05$ );径级间比较,CT、W 处理 0—1 mm 径级 RTD 均与 1—2 mm 径级无显著差异(图 4)。

### 3 讨论

#### 3.1 土壤增温对细根生长量的影响

以往的研究发现增温对于植物根系生长量既有促进作用<sup>[22]</sup>,也有抑制作用<sup>[23-24]</sup>,甚至没有影响<sup>[2,25]</sup>。造成这种结果的原因可能是不同的植物品种对温度的敏感性、抗旱、根系生长适应性变化的情况有很大的差异。在本研究中,不同取样时间上,土壤增温对细根生长量的影响趋势是先抑制,再无显著影响,最后促进细根生长量,表明土壤增温对杉木幼苗细根生长量的影响可能与苗木的生长阶段或苗木大小有关。前两次取样时,苗木个体较小,增温导致土壤温度特别是表层土壤温度升高,土壤含水量下降,表层细根因高温干旱而死亡增

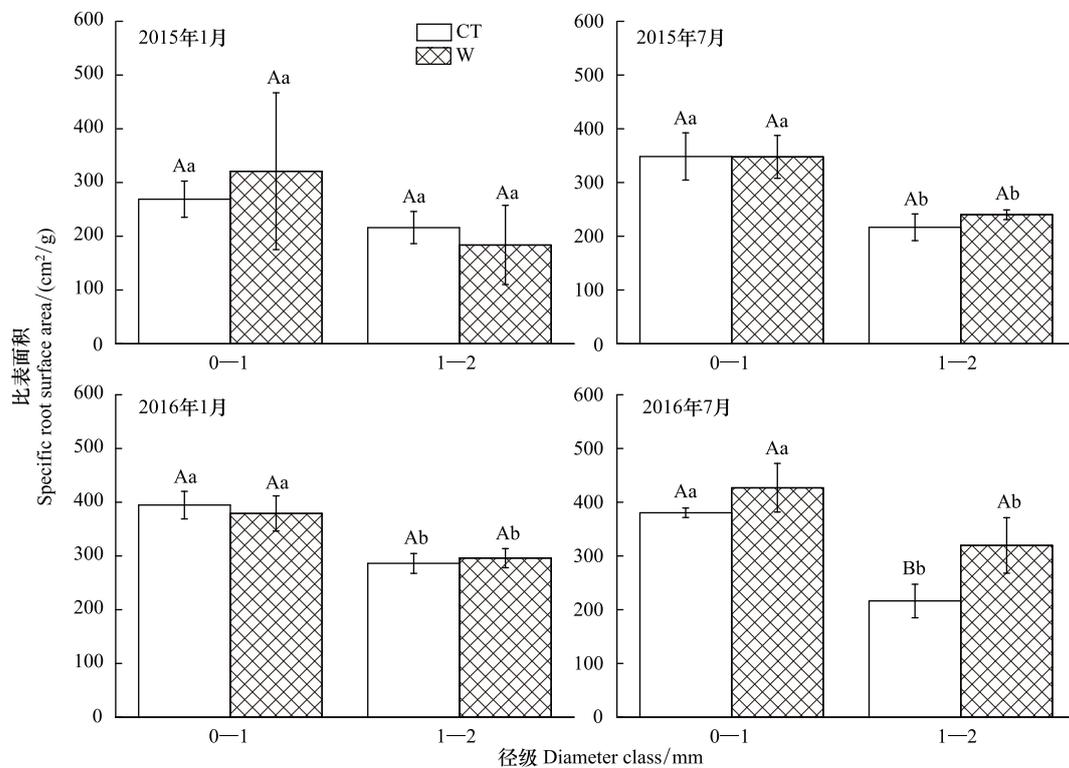


图3 不同取样日期、不同处理、不同径级细根比表面积

Fig.3 Specific root surface area(SRA) of different treatments and diameter classes in different times

不同大写字母表示相同径级不同处理间差异显著,不同小写字母表示相同处理不同径级间差异显著,图中数据为平均值±标准差

加,导致细根生长量降低。此外杉木幼苗在高温干旱胁迫下地上生长下降等也会使细根生长量降低<sup>[21]</sup>。而随着苗木的长大,苗冠覆盖地表,土壤增温引起的表层土壤干旱有所缓和,同时根系向深层土壤生长,使苗木对高温、干旱的抵抗力增加,苗木生长量加大,对养分的需求增加,因而表层细根生长量逐渐增加以获取更多的土壤养分。

此外在本研究中,土壤增温对0—1 mm 径级细根生长量的抑制或促进作用明显大于1—2 mm 径级细根,这表明较细径级的吸收根对土壤增温的响应更具有可塑性。0—1 mm 细根是植物养分获取的主要器官,其生长量更易受土壤资源有效性变化的调节;同时,由于其大部分为非木质化根,较不耐环境胁迫,增温会使直径较小的细根死亡、分解的更快<sup>[15]</sup>,也相对更容易被取食<sup>[26]</sup>。而1—2 mm 细根主要是结构根,资源有效性变化对结构根的影响较小,同时其对环境胁迫的抵抗力亦比较强。

### 3.2 土壤增温对细根形态特征的影响

本研究结果显示,土壤增温对两次7月份取样中的0—1、1—2 mm 细根 SRL 均有显著促进作用,对2016年7月份取样的细根 SRA 也有促进作用。而对两次1月份取样细根 SRL、SRA 无显著影响。根据以往研究表明,生长具有更大 SRL 和 SRA 的细根有利于林木实现最优化的投入-产出比<sup>[27]</sup>。通常认为,细根 SRL、SRA 越大,说明植物细根获得养分与水分时越有优势<sup>[13]</sup>,单位质量细根吸收资源越快<sup>[28]</sup>。本研究结果与 Björk<sup>[16]</sup>等人通过 OTC 法研究瑞典北部两个干苔原植物群落的结果相似,他们发现增温使干石楠灌丛的有机和无机土壤层中最细根 SRL、SRA 均增加。但他们也指出,这种结果并不是根系形态学的一般响应规律,因为在他们的研究中干草甸细根 SRL 和 SRA 并没有存在任何变化,而只是将细根往更深层土壤中拓展。在本研究中,7月份取样代表上半年春夏季节细根的 SRL、SRA,春夏季节苗木为了满足快速生长而高效率吸收养分和水分的需要<sup>[29]</sup>,新出生的细根分枝多、比根长较大<sup>[30]</sup>。且夏季增温之后引起土壤干旱,直径较细的根增多以加强对资源的吸收,因此细根 SRL、SRA 较大。在1月份的取样中,苗木地上生长较为缓和,对养分的需求量相对

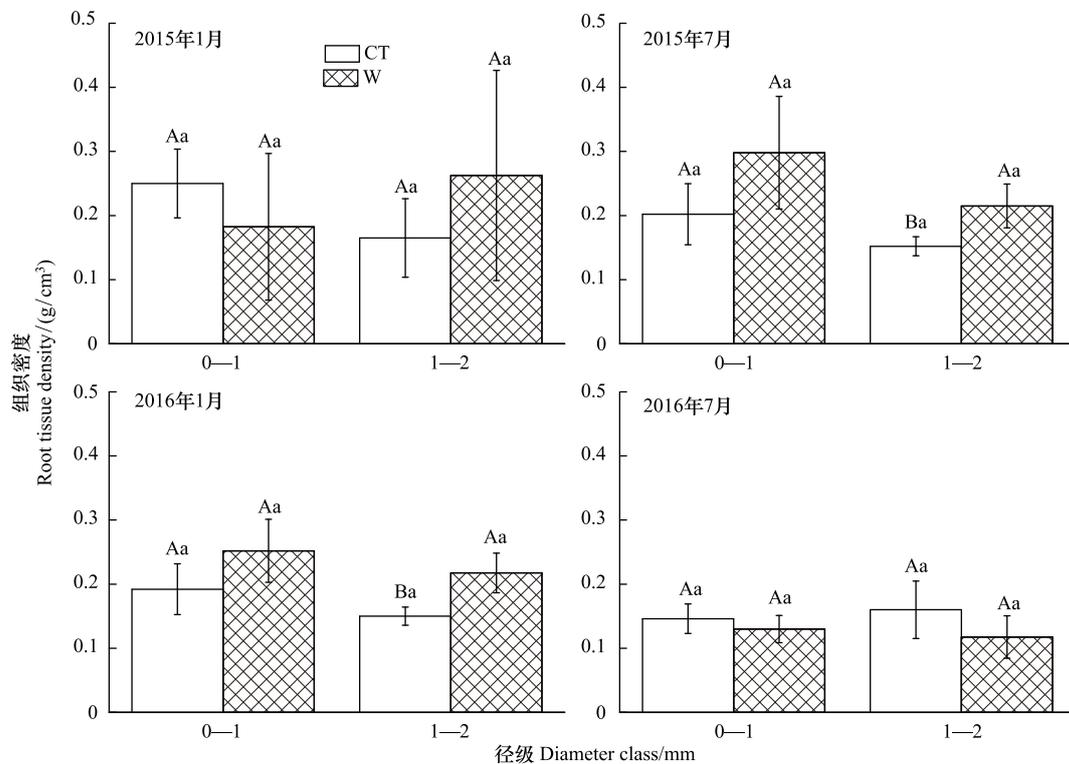


图4 不同取样日期、不同处理、不同径级细根组织密度

Fig.4 Root tissue density (RTD) of different treatments and diameter classes in different times

不同大写字母表示相同径级不同处理间差异显著,不同小写字母表示相同处理不同径级间差异显著,图中数据为平均值±标准差

较小,因而细根 SRL 变化较小。

本研究中,土壤增温对第二、三次取样细根 RTD 有显著影响,使 1—2 mm 径级细根 RTD 显著增加。这与以往增温引起 RTD 增加的结果相似<sup>[8,31]</sup>,在增温且水分充足的情况下受到养分限制 RTD 会增加<sup>[8]</sup>。也有研究表示,水分不足常与营养缺乏相吻合,因而会导致某些物种的 RTD 增加<sup>[32]</sup>。而在本研究中,土壤增温使细根 RTD 增加可能与细根的次级生长有关<sup>[31]</sup>,土壤温度升高通过改变形成层形成的时间影响次级生长过程,表现在引起初生结构皮层脱落,与之相关的直径减小<sup>[31]</sup>,形成完整的维管形成层和木栓形成层,以及形成较发达的韧皮组织<sup>[33]</sup>,从而导致 RTD 增加。同时,根系解剖结构研究表明根系木质化程度和输导组织等会影响植物对高温干旱等不良环境的抵抗能力<sup>[34]</sup>。增温后细根 RTD 增加,细根木质素和木栓含量增加,木质部发达,输导组织所占比例有增大趋势,能更有效地输送植物所需水分,韧皮部薄壁组织细胞的细胞壁强烈木质化,亦能进一步保证水分疏导的安全性<sup>[35]</sup>。

#### 4 小结

本研究结果显示:在苗木个体较小时,土壤增温对细根生长量有抑制作用,可能是由于苗木对外界环境变化抵抗力弱,受高温干旱影响细根死亡增加所致。而随着苗木长大后,增温对表层细根生长量有促进作用,可能是由于苗木根系逐渐向深层土壤生长,对高温、干旱的抵抗力增强,同时也是为了满足苗木快速生长而日益增加的养分需求所致。增温使夏季杉木幼苗细根的生长量增加,这可能与苗木为了满足快速生长而高效率吸收养分与水分的需要有关。同时,土壤增温引起细根 RTD 增加,这可能与增温影响细根的次级生长有关,导致初生结构皮层脱落,木质化程度增加,直径变小。此外在本研究中也证明小径级的吸收根的生长量对土壤增温的响应比 1—2 mm 细根更具有可塑性。

## 参考文献 (References):

- [ 1 ] IPCC. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.
- [ 2 ] Way D A, Oren R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree Physiology*, 2010, 30(6): 669-688.
- [ 3 ] Melillo J M, Steudler P A, Aber J D, Newkirk K, Lux H, Bowles F P, Catricala C, Magill A H, Ahrens T, Morrisseau S. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 2002, 298(5601): 2173-2176.
- [ 4 ] Li D J, Zhou X H, Wu L Y, Zhou J Z, Luo Y Q. Contrasting responses of heterotrophic and autotrophic respiration to experimental warming in a winter annual-dominated prairie. *Global change biology*, 2013, 19(11): 3553-3564.
- [ 5 ] Zhou X H, Fu Y L, Zhou L Y, Li B, Luo Y Q. An imperative need for global change research in tropical forests. *Tree Physiology*, 2013, 33(9): 903-912.
- [ 6 ] Yin H J, Xiao J, Li Y F, Chen Z, Cheng X Y, Zhao C Z, Liu Q. Warming effects on root morphological and physiological traits: The potential consequences on soil C dynamics as altered root exudation. *Agricultural and forest meteorology*, 2013, 180(2013): 287-296.
- [ 7 ] Day T A, Ruhland C T, Xiong F S. Warming increases aboveground plant biomass and C stocks in vascular-plant-dominated Antarctic tundra. *Global Change Biology*, 2008, 14(8): 1827-1843.
- [ 8 ] Leppälampi-Kujansuu J, Ostonen I, Strömberg M, Nilsson L O, Kleja D B, Sah S P, Helmisaari H S. Effects of long-term temperature and nutrient manipulation on Norway spruce fine roots and mycelia production. *Plant and Soil*, 2013, 366(1/2): 287-303.
- [ 9 ] Wan S Q, Norby R J, Pregitzer K S, Ledford J, O'Neill E G. CO<sub>2</sub> enrichment and warming of the atmosphere enhance both productivity and mortality of maple tree fine roots. *New Phytologist*, 2004, 162(2): 437-446.
- [ 10 ] Hendrick R L, Pregitzer K S. The dynamics of fine root length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, 23(12): 2507-2520.
- [ 11 ] 刘利, 张健, 杨万勤, 汪明, 薛樵, 董生刚. 川西亚高山高山典型森林细根生物量及其碳储量特征. *四川林业科技*, 2008, 29(1): 7-10.
- [ 12 ] Pregitzer K S, Deforest J L, Burton A J, Allen M F, Ruess R W, Hendrick R L. Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 2002, 72(2): 293-309.
- [ 13 ] Hodge A. The plastic plant: Root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 2004, 162(1): 9-24.
- [ 14 ] Wells C E, Eissenstat D M. Marked differences in survivorship among apple roots of different diameters. *Ecology*, 2001, 82(3): 882-892.
- [ 15 ] Baddeley J A, Watson C A. Influences of root diameter, tree age, soil depth and season on fine root survivorship in *Prunus avium*. *Plant and Soil*, 2005, 276(1/2): 15-22.
- [ 16 ] Björk R G, Majdi H, Klemedtsson L, Lewis-Jonsson L, Molau U. Long-term warming effects on root morphology, root mass distribution, and microbial activity in two dry tundra plant communities in northern Sweden. *New Phytologist*, 2007, 176(4): 862-873.
- [ 17 ] Blume-Werry G, Wilson S D, Kreyling J, Milbau A. The hidden season: growing season is 50% longer below than above ground along an arctic elevation gradient. *New Phytologist*, 2016, 209(3): 978-986.
- [ 18 ] Pilon R, Picon-Cochard C, Bloor J M G, Revaillet S, Kuhn E, Falcimagne R, Balandier P, Soussana J F. Grassland root demography responses to multiple climate change drivers depend on root morphology. *Plant and Soil*, 2013, 364(1/2): 395-408.
- [ 19 ] Bai W M, Wan S Q, Niu S L, Liu W X, Chen Q S, Wang Q B, Zhang W H, Han X G, Li L H. Increased temperature and precipitation interact to affect root production, mortality, and turnover in a temperate steppe: implications for ecosystem C cycling. *Global Change Biology*, 2010, 16(4): 1306-1316.
- [ 20 ] Hoepfner S S, Dukes J S. Interactive responses of old-field plant growth and composition to warming and precipitation. *Global Change Biology*, 2012, 18(5): 1754-1768.
- [ 21 ] Chen G S, Yang Z J, Gao R, Xie J S, Guo J F, Huang Z Q, Yang Y S. Carbon storage in a chronosequence of Chinese fir plantations in southern China. *Forest Ecology and Management*, 2013, 300(4): 68-76.
- [ 22 ] Pregitzer K S, King J S, Burton A J, Brown S E. Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 105-115.
- [ 23 ] Burton A J, Melillo J M, Frey S D. Adjustment of forest ecosystem root respiration as temperature warms. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(11): 1467-1483.
- [ 24 ] Bronson D R, Gower S T, Tanner M, Linder S, Van Herk I. Response of soil surface CO<sub>2</sub> flux in a boreal forest to ecosystem warming. *Global Change Biology*, 2008, 14(4): 856-867.
- [ 25 ] Kuster T M, Arend M, Günthardt-Goerg M S, Schulin R. Root growth of different oak provenances in two soils under drought stress and air warming

- conditions. *Plant and Soil*, 2013, 369(1/2): 61-71.
- [26] Lin C F, Yang Y S, Guo J F, Chen G S, Xie J S. Fine root decomposition of evergreen broadleaved and coniferous tree species in mid-subtropical china: dynamics of dry mass, nutrient and organic fractions. *Plant and Soil*, 2011, 338(1/2): 311-327.
- [27] Ostonen I, Püttsepp Ü, Biel C, Alberton O, Bakker M R, Löhmus K, Majdi H, Metcalfe D, Olsthoorn A F M, Pronk A, Vanguelova E, Weih M, Brunner I. Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 2007, 141(3): 426-442.
- [28] Børja I, De Wit H A, Steffenrem A, Majdi H. Stand age and fine root biomass, distribution and morphology in a Norway spruce chronosequence in southeast Norway. *Tree Physiology*, 2008, 28(5): 773-784.
- [29] Eissenstat D M, Yanai R D. The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, 1997, 27: 1-60.
- [30] 梅莉, 韩有志, 于水强, 史建伟, 王政权. 水曲柳人工林细根季节动态及其影响因素. *林业科学*, 2006, 42(9): 7-12.
- [31] Di Iorio A, Giacomuzzi V, Chiatante D. Acclimation of fine root respiration to soil warming involves starch deposition in very fine and fine roots: a case study in *Fagus sylvatica* saplings. *Physiologia Plantarum*, 2016, 156(3): 294-310.
- [32] Trubat R, Cortina J, Vilagrosa A. Plant morphology and root hydraulics are altered by nutrient deficiency in *Pistacia lentiscus* (L.). *Trees*, 2006, 20(3): 334-339.
- [33] 刘冠志, 刘果厚, 贺晓, 刘哲荣. 黄柳不同级序根的解剖结构及其细根的研究. *西北植物学报*, 2014, 34(5): 932-937.
- [34] 闫江艳, 张永清, 冯晓敏, 李鹏, 王海茹. 干旱胁迫及复水对不同黍稷品种根系生理特性的影响. *西北植物学报*, 2012, 32(2): 348-354.
- [35] Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt K V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*, 2003, 91(2): 179-194.