

DOI: 10.5846/stxb201712262331

王钊颖,程林,王满堂,孙俊,钟全林,李曼,程栋梁.武夷山落叶林木本植物细根性状研究.生态学报,2018,38(22): - .

Wang Z Y, Cheng L, Wang M T, Sun J, Zhong Q L, Li M, Cheng D L. Fine root traits of woody plants in deciduous forest of the Wuyi Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(22): - .

武夷山落叶林木本植物细根性状研究

王钊颖¹, 程 林², 王满堂³, 孙 俊¹, 钟全林^{1,4}, 李 曼¹, 程栋梁^{1,4,*}

1 福建师范大学福建省植物生理生态重点实验室, 福州 350007

2 江西武夷山国家级自然保护区管理局, 上饶 334500

3 枣庄学院城市与建筑工程学院, 枣庄 277160

4 福建师范大学地理研究所, 福州 350007

摘要:细根作为植物吸收水分与养分的重要器官,其性状特征在指示植物的生长和分布等方面的意义重大。本研究以江西武夷山国家级自然保护区落叶林群落木本植物的细根为对象,对根氮含量(RNC)、根磷含量(RPC)、根氮磷比(RN:P)、根组织密度(RTD)、比根长(SRL)和比根面积(SRA)等6个细根性状进行了研究,并对群落内不同物种以及不同结构单元(灌木和乔木)间细根性状的差异性进行分析。结果表明:武夷山落叶林群落木本植物的平均RNC为(10.27±3.11) mg/g、平均RPC为(0.63±0.17) mg/g、平均RN:P为16.36±2.61、平均RTD为(0.10±0.02) g/cm³、平均SRL为(1582.65±186.67) cm/g、平均SRA为(464.81±64.10) cm²/g;灌木的SRL显著高于乔木($P = 0.033$),其余细根性状在灌木和乔木之间无显著差异($P > 0.05$);在细根性状中,RNC与RPC呈极显著正相关,但与RTD呈显著负相关,RPC、SRA分别与RTD呈极显著负相关,RPC、SRL分别与SRA呈极显著正相关。这可能反映了灌木倾向于通过增加SRL来提高水分和养分的获取能力以增强与乔木的竞争优势;群落中的植物通过改变SRA及RTD进行生长与防御之间的权衡。

关键词:细根;物种间差异;性状相关性;落叶林;武夷山

Fine root traits of woody plants in deciduous forest of the Wuyi Mountains

WANG Zhaoying¹, CHENG Lin², WANG Mantang³, SUN Jun¹, ZHONG Quanlin^{1,4}, LI Man¹, CHENG Dongliang^{1,4,*}

1 Fujian Provincial Key Laboratory of Plant Eco-physiology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Administrative Bureau of Jiangxi Wuyishan National Nature Reserve, Shangrao 334500, China

3 School of City and Architecture Engineering, Zaozhuang University, Zaozhuang 277160, China

4 Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract: As important organs for plants to absorb water and nutrients, fine roots are of great significance in indicating the growth and distribution of plants. In order to better understand the variation of fine root traits across species and structural units (shrubs and trees), here we collected fine roots of woody plants in deciduous forest of the Wuyishan National Nature Reserve, Jiangxi Province, and studied their traits including root nitrogen content (RNC), root phosphorus content (RPC), root nitrogen and phosphorus ratio (RN:P), root tissue density (RTD), specific root length (SRL), and specific root surface area (SRA). We found that the mean values of chemical traits: RNC, RPC and RN:P of woody plants in the studied deciduous forest were (10.27±3.11) mg/g, (0.63±0.17) mg/g and 16.36±2.61, respectively. The mean values of morphological traits, RTD, SRL and SRA were (0.10±0.02) g/cm³, (1582.65±186.67) cm/g and (464.81±64.10)

基金项目:国家重点研发计划(2017YFC0505400);国家自然科学基金(31722007);福建省杰青滚动资助(2018J07003);山东省自然科学基金(ZR2017QD012)

收稿日期:2017-12-26; 网络出版日期:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chengdl02@aliyun.com

cm²/g, respectively. The SRL of shrubs was significantly higher than that of trees ($P = 0.033$), but there were no significant differences in other fine root traits between shrubs and trees ($P > 0.05$). The RNC was positively correlated with RPC but negatively with RTD; the RTD was negatively correlated with both RPC and SRA; the SRA was positively correlated with both RPC and SRL. These results suggest that shrubs tend to increase the accessibility of water and nutrients by increasing its SRL to enhance its competitive advantage over trees, and that woody plants in deciduous forest make a trade-off between growth and defense by changing their SRA and RTD.

Key Words: fine roots; differences between species; correlation of traits; deciduous forest; Wuyi Mountains

细根通常被定义为直径小于 2 mm 的根,且包括菌根^[1],尽管细根生物量对森林总生物量的贡献相对较小(通常小于 5%),但很大一部分(估计高达 76%)森林年总净初级生产力(NPP)可能被分配给细根^[2-3]。细根作为植物吸收水分与养分的重要器官,其生产和周转构成了森林生态系统物质循环和能量流动的重要组成部分^[4]。与叶相比,根性状如:根氮含量(RNC)、根磷含量(RPC)、根的氮磷比(RN:P)、根组织密度(RTD)、比根长(SRL)和比根面积(SRA)等在采集、测量等方面更复杂和困难,由于其在指示植物的生长和分布等方面的意义重大^[5],正逐渐成为生态学界的研究热点^[6]。

生活型相同的物种,一般具有相似的性状特征,对环境表现出相似的响应;反之,生活型不同的物种,则在功能上表现出差异性,对环境及某些生态过程的响应也有所不同^[7-8]。有研究表明,木本植物的 RNC 和 RPC 均显著低于草本植物,但 RN:P 显著高于草本植物($P < 0.05$)^[9]。龚时慧^[10]对木本植物的进一步研究发现,在不同生活型间 RTD 和 RNC 均值呈现出极显著差异($P < 0.01$),落叶乔木的 RTD 和灌木与半灌木的 RNC 高于其他生活型植物;同时王晓洁^[11]的研究结果显示,灌木的 RNC 和 RPC 均显著高于乔木,而 RN:P 在乔木和灌木中无显著差异。木本植物不同生活型物种在功能性状上的表现有所差别,在对环境的适应能力以及对资源的占有能力等方面各不相同,因而会在生长过程中相互作用,影响彼此的生长^[10]。由于植物的性状与其生长对策及利用资源的能力紧密联系^[12],研究不同生活型物种间植物细根性状的差异,有助于我们剖析不同植物物种适应环境所形成的生存对策。

同叶性状一样,根性状也不是孤立的,它们彼此互相联系,共同对植物体的生长起作用,使其对环境产生更强的适应能力^[13]。例如高等陆生植物养分计量的普遍规律之一,即植物 N、P 之间存在正相关关系^[14]。多项研究^[5, 15-16]均表明,SRL 和 RTD 具有显著乃至极显著的负相关关系。戚德辉等^[5]的研究表明 RNC 与 RN:P 有着显著正相关关系,RPC 与 RN:P 有着显著负相关关系,同时 RNC 与 RTD 呈显著正相关,但龚时慧等^[17]和 Craine 等^[18]研究发现 RNC 与 RTD 二者存在负相关关系。有研究表明^[19]RNC 与 SRL 存在正相关,但 Valverde 等^[20]、周鹏等^[21]和 Tjoelker 等^[22]的研究表明 SRL 和 RNC 不具有相关性。研究植物细根功能性状之间的关联,将使人们对植物细根各性状间相互作用的机理有更加深入的了解,有助于进一步理解植物在其生长发育的过程中,是怎样针对不一样的环境去合理地利用与分配资源的^[13]。

武夷山国家级自然保护区拥有世界同纬度现存面积最大、保存最完整的中亚热带森林生态系统^[23-24],研究该地区森林植物的意义尤为重大。权伟等^[25-26]对武夷山不同海拔高度植被细根的生物量、比根长等的时空变化进行研究,卢宏典等^[27]对武夷山木本植物根与叶的氮磷生态化学计量学特征进行研究,然而当前该区的研究仍多以植被的物种多样性、垂直分布规律,以及群落动态研究等方面为主,关于落叶林植物地下部分在物种间的差异及细根性状间的关系尚不明确。因此,本研究以江西武夷山国家级自然保护区为研究区,试图探讨以下两个问题:(1) 武夷山落叶林群落中不同生活型物种的细根性状是否存在显著差异;(2) 武夷山落叶林群落细根性状之间是否存在显著相关性。从而为武夷山以及其他地区不同植物群落生态系统的科学管理和研究提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于江西武夷山国家级自然保护区境内,其经纬度位置为 $27^{\circ}48'11''$ — $28^{\circ}00'35''N$, $117^{\circ}39'30''$ — $117^{\circ}55'47''E$ 之间,处于江西省东部,铅山县南沿,武夷山脉北段西北坡,平均海拔 1200 m^[28]。该区主峰黄岗山海拔 2160.8 m,是我国大陆东南第一高峰;当地属中亚热带季风气候,年均温 $13.2^{\circ}C$ — $14.8^{\circ}C$,极端最低温 $-14.2^{\circ}C$,极端最高温 $36.3^{\circ}C$,且随海拔高度的上升,年、季、月平均气温均呈递减趋势,年均温的垂直递减率为 $0.44^{\circ}C/100$ m;年均降水量 2583 mm,4—6 月是该区降水的集中期;年蒸发量 778 mm,年均相对湿度 72%—92%,年日照时数 774—1144 h,年平均无霜期 231 d^[29]。武夷山境内动植物多样性异常丰富,森林覆盖率达到 97% 以上;海拔从低到高,土壤可分为山地黄红壤(400—600 m)、山地黄壤(600—1300 m)、山地暗黄棕壤(1300—1900 m)、山地草甸土(1900 m 以上)^[28]。

1.2 样地设置

依据黄岗山海拔 1818 m 处落叶林群落植物的实际分布情况,采用典型样地调查法,在样地内设 3 个 20 m \times 20 m 样方,各样方间隔不小于 20 m,又将每个样方划分为 4 个 10 m \times 10 m 的小样方。在样地内选取 3 个受干扰较少的土壤剖面,按 0—10 cm 及 10—20 cm 土层采集土壤样品,去除落叶及草根,用于化学指标的测定(表 1)。并对各样方内所有胸径 ≥ 5 cm 的林木进行逐一挂牌,记录树种名、胸径和树高等,计算各树种的重要值(表 2),测得样地内林木的平均胸径为 (11.36 ± 8.21) cm、平均树高为 (6.88 ± 2.44) m。

表 1 不同土层土壤 C、N、P 含量(平均值 \pm 标准差)

Table 1 Soil C, N, P content in different soil layers (Average \pm SD)

土层 Soil layer/cm	全碳 Total C/(mg/g)	全氮 Total N/(mg/g)	全磷 Total P/(mg/g)
0—10	75.16 \pm 7.46	6.05 \pm 0.31	0.65 \pm 0.02
10—20	57.61 \pm 1.70	4.55 \pm 0.26	0.47 \pm 0.09

1.3 细根采集

本研究开展于 2016 年 7 月,选取落叶林群落样地内典型的 22 种木本植物进行细根的采集,根据生活型划分包括灌木 13 种、乔木 9 种。采样时,对样地内的物种选取 3 棵具有代表性的标准木,在树冠区按 3 个方位(以树干为原点的圆的三等分线上)距树干 0.5 m 左右(树冠内)处,用铲子将地面的凋落物清理干净后,进行细根采集(由于森林树木根系错综复杂,为保证根系取样准确,我们采取的方法是先找出树木主根,并沿主根延伸方向获取细根),将取出的带有土壤的细根装入密封袋,做好标记带回驻地后,装入 0.15 mm 网袋在流水下反复淘洗,分拣出细根,并使用扫描仪(EPSON Perfection V37/V370)扫描细根。最后将洗净晾干的细根样品装入密封袋,做好标记后带回实验室。

1.4 指标测定

(1) 细根根长、表面积和体积:使用 Microsoft Excel 2013 记录细根分析软件(WinRHIZO Pro 2009b)分析扫描图像直接获得的细根根长(cm)、表面积(cm^2)和体积(cm^3)。

(2) 细根干重:将所有细根放入烘箱,在 $65^{\circ}C$ 的温度下烘干 72 h 至恒重,用电子天平称重(精确到 0.01 g)。

(3) 细根根组织密度(Root Tissue Density, RTD) (g/cm^3):细根干重(g)/细根体积(cm^3)。

(4) 细根比根长(Specific Root Length, SRL) (cm/g):细根根长(cm)/细根干重(g)。

(5) 细根比根面积(Specific Root Surface Area, SRA) (cm^2/g):细根表面积(cm^2)/细根干重(g)。

(6) 细根氮含量(Root Nitrogen Content, RNC) (mg/g)和土壤碳氮含量:细根氮含量用碳氮元素分析仪(Elemental Analyzer Vario EL III)测定;土壤碳氮含量用碳氮元素分析仪(Vario MAX)测定。

(7) 细根磷含量(Root Phosphorus Content, RPC) (mg/g)和土壤磷含量:均在 $H_2SO_4-H_2O_2$ 中消煮后用连续流动分析仪(Skalar San ++)测定。

(8) 细根氮磷比(Root Nitrogen/Phosphorus ratio, RN:P):细根氮含量(mg/g)/细根磷含量(mg/g)。

1.5 数据处理

首先用 Microsoft Excel 2013 软件进行数据整理;其次用 SPSS 19.0 软件对各细根性状和样地组成的相关指标的均值及标准差进行计算,并使用单因素方差分析法(one-way ANOVA)对不同生活型物种细根性状的差异($\alpha=0.05$)进行分析;然后将数据进行以 10 为底的对数转换,使其符合或接近正态分布,采用 Pearson 相关分析法分析细根性状间的相关性;最后通过标准化主轴估计(standardized major axis estimation, SMA)的方法^[30],用 R-3.2.5 软件中的“smart”程辑包^[31],计算存在相关性性状的线性拟合度 R^2 、显著性水平以及斜率。图像绘制均在 Origin 9 软件中进行。

2 结果与分析

2.1 落叶林细根性状的分布状况

由表 2 和图 1 可知,武夷山落叶林群落木本植物的平均根氮含量(RNC)为(10.27 ± 3.11) mg/g,其中野花椒和白蜡树的 RNC 显著高于其他物种,云锦杜鹃则显著低于其他物种;平均根磷含量(RPC)为(0.63 ± 0.17) mg/g,其中野花椒和毛果槭的 RPC 显著高于其他物种,白檀的值显著低于其他物种;平均根氮磷比(RN:P)为 16.36 ± 2.61 ,其中白檀的 RN:P 显著高于其他物种,毛果槭的值最低;平均根组织密度(RTD)为(0.10 ± 0.02) g/cm³,其中坛果山矾的 RTD 最大,白蜡树最小;平均比根长(SRL)为(1582.65 ± 186.67) cm/g,其中 SRL 较大的是泡花树和梅叶冬青,较小的是坛果山矾和天目木兰;平均比根面积(SRA)为(464.81 ± 64.10) cm²/g,其中 SRA 最大的是白蜡树,最小的是坛果山矾。不同树种之间细根性状的差异显著($P < 0.05$)。

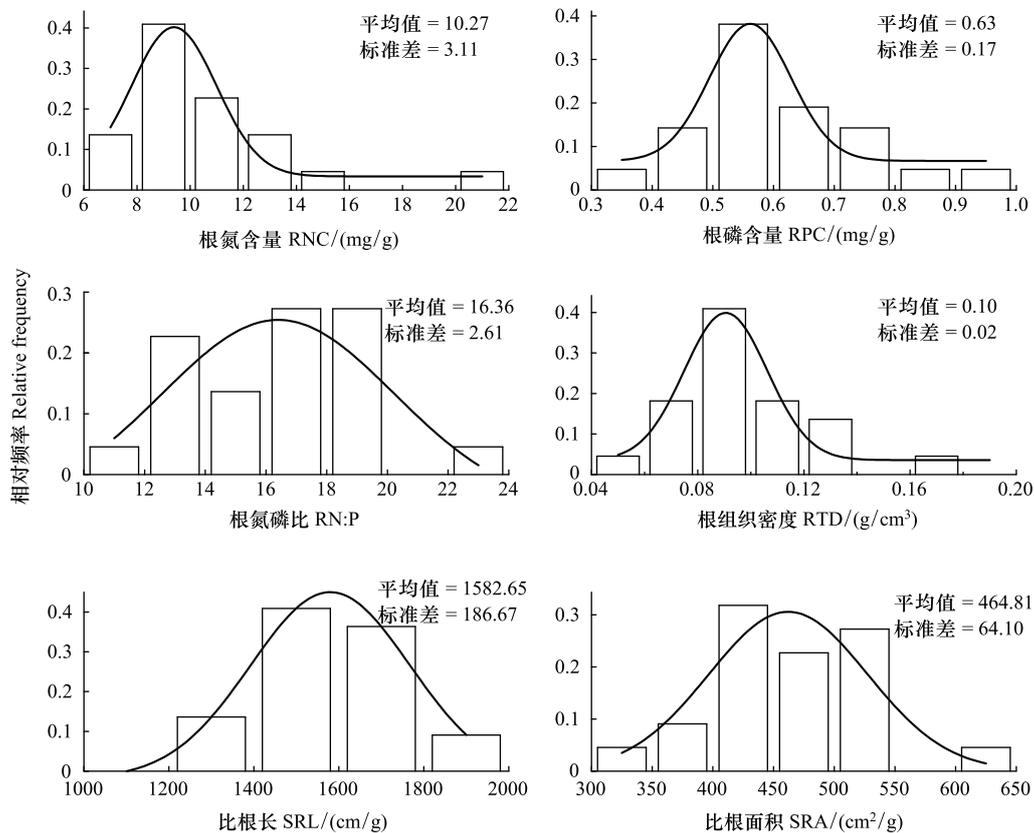


图 1 落叶林细根性状的分布频率

Fig.1 Distribution frequency of fine root traits in deciduous forest

RNC: Root Nitrogen Content; RPC: Root Phosphorus Content; RN:P: Root Nitrogen/Phosphorus ratio; RTD: Root Tissue Density; SRL: Specific Root Length; SRA: Specific Root Surface Area

表 2 样地物种组成及其细根性状(平均值±标准差)

Table 2 Species composition and fine root traits in plots (Average±SD)									
物种 Species	科 Family	生活型 Lifeform	重要值 IV/%	根氮含量 RNC/(mg/g)	根磷含量 RPC/(mg/g)	根氮磷比 RN:P	根组织密度 RTD/(g/cm ³)	比根长 SRL/(cm/g)	比根面积 SRA/(cm ² /g)
短柱柃 <i>Eurya brevisstyla</i>	山茶科 Theaceae	灌木	1.01	12.21±0.08	0.75±0.04	16.35±1.05	0.09±0.02	1678.94±307.91	497.97±105.56
梅叶冬青 <i>Ilex asprella</i>	冬青科 Aquifoliaceae	灌木	3.47	9.30±0.21	0.51±0.02	18.20±0.53	0.12±0.02	1890.55±523.25	446.30±95.57
岩柃 <i>Eurya saxicola</i>	山茶科 Theaceae	灌木	8.27	8.20±0.16	0.44±0.02	18.79±0.49	0.13±0.01	1544.90±349.66	384.50±31.40
云锦杜鹃 <i>Rhododendron fortunei</i>	杜鹃花科 Ericaceae	灌木	3.50	6.52±0.06	0.49±0.01	13.42±0.48	0.11±0.02	1572.79±336.83	413.83±51.02
灯笼花 <i>Fuchsia hybrida</i>	柳叶菜科 Onagraceae	灌木	4.77	8.03±0.07	0.58±0.05	13.81±1.26	0.10±0.01	1550.05±355.07	442.20±82.41
合轴荚蒾 <i>Viburnum sympodioidale</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	灌木	1.38	7.40±0.18	0.60±0.02	12.45±0.68	0.08±0.002	1762.63±94.97	530.52±17.11
泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	清风藤科 Sabiaceae	灌木	1.41	8.82±0.17	0.57±0.003	15.60±0.29	0.09±0.02	1973.50±147.69	535.04±66.61
华东山柳 <i>Clethra barbinervis</i>	椴叶树科 Clethraceae	灌木	5.24	8.58±0.35	0.51±0.01	16.90±0.61	0.13±0.02	1407.61±171.02	375.66±56.45
三椏乌药 <i>Lauraceae. obtusifolia</i>	樟科 Lauraceae	灌木	3.00	11.04±0.21	0.66±0.01	16.84±0.48	0.08±0.01	1543.87±202.80	501.55±113.49
中华石楠 <i>Photinia beauverdiana</i>	蔷薇科 Rosaceae	灌木	2.99	7.19±0.28	0.54±0.03	13.37±0.87	0.10±0.003	1752.99±257.85	476.05±28.99
白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾科 Symplocaceae	灌木	9.04	9.00±0.19	0.40±0.005	22.67±0.71	0.10±0.003	1378.65±232.49	427.56±49.01
山榿 <i>Lindera reflexa</i>	樟科 Lauraceae	灌木	1.82	12.33±0.40	0.73±0.003	16.99±0.60	0.09±0.02	1711.30±284.06	506.04±60.32
野花椒 <i>Zanthoxylum simulans</i>	芸香科 Rutaceae	灌木	1.05	20.58±0.30	1.13±0.02	18.29±0.07	0.09±0.01	1706.46±58.76	484.21±20.00
毛果槭 <i>Acer nikoense</i>	槭树科 Aceraceae	乔木	1.34	10.62±0.26	0.90±0.04	11.80±0.39	0.08±0.01	1666.68±53.94	521.22±28.12
稠李 <i>Prunus padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	乔木	9.36	12.25±0.22	0.77±0.03	15.87±0.84	0.08±0.02	1562.63±256.84	495.46±66.24
多脉青冈 <i>Cyclobalanopsis multinervis</i>	壳斗科 Fagaceae	乔木	13.56	8.39±0.11	0.57±0.001	14.81±0.22	0.09±0.01	1405.97±161.15	453.49±55.64
坛界山矾 <i>Symplocos urceolaris</i>	山矾科 Symplocaceae	乔木	2.10	10.06±0.22	0.55±0.01	18.26±0.15	0.16±0.03	1289.34±214.07	346.11±64.36
鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	槭树科 Aceraceae	乔木	0.96	8.15±0.24	0.45±0.01	18.11±0.74	0.11±0.01	1635.80±86.24	431.19±67.51
闽院八角 <i>Illicium minwanense</i>	八角科 Illiciaceae	乔木	12.39	11.39±0.15	0.67±0.02	17.06±0.66	0.08±0.01	1516.26±151.80	501.43±46.77
天目木兰 <i>Magnolia amoena</i>	木兰科 Magnoliaceae	乔木	1.37	12.00±0.16	0.62±0.01	19.35±0.16	0.09±0.001	1210.72±5.23	408.63±39.41
白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	木犀科 Oleaceae	乔木	1.50	14.97±0.22	0.86±0.01	17.46±0.15	0.05±0.004	1649.02±168.41	628.99±57.09
天目紫茎 <i>Stewartia gemmata</i>	山茶科 Theaceae	乔木	10.47	8.97±0.45	0.66±0.005	13.50±0.58	0.10±0.02	1407.66±189.95	417.78±9.17

IV: Important Value; RNC: Root Nitrogen Content; RPC: Root Phosphorus Content; RN:P: Root Nitrogen/Phosphorus ratio; RTD: Root Tissue Density; SRL: Specific Root Length; SRA: Specific Root Surface

Area

2.2 落叶林不同生活型物种细根性状的比较

由图 2 可知,不同生活型的物种之间,灌木和乔木在 RNC、RPC、RN:P、RTD 和 SRA 等细根性状上均无显著差异($P > 0.05$);只有 SRL 在灌木和乔木中存在显著差异,灌木的 SRL 显著高于乔木($P=0.033$)。

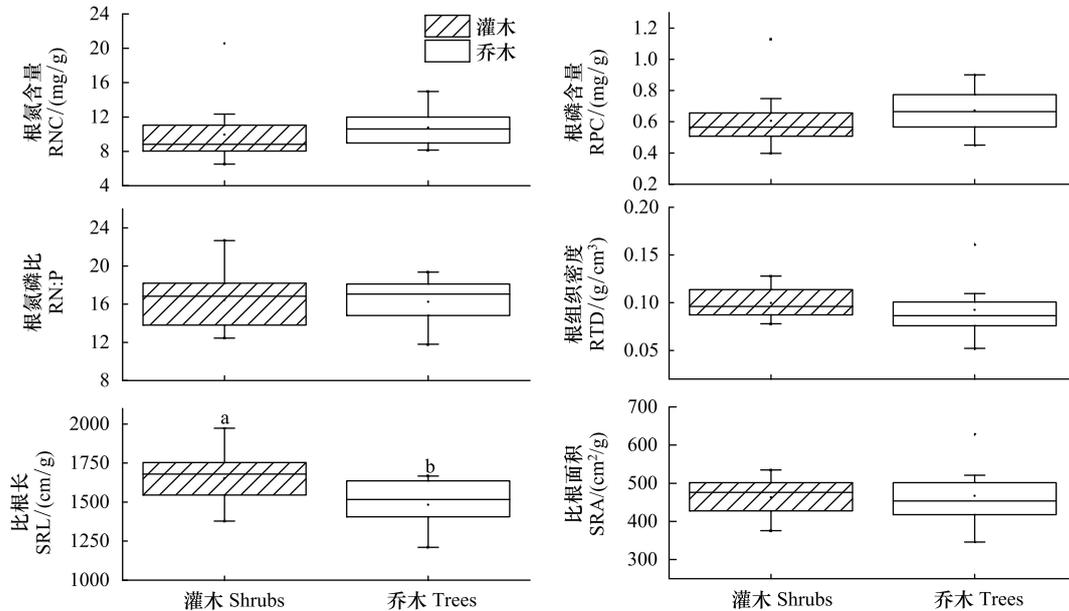


图 2 落叶林不同生活型植物的细根性状

Fig.2 Fine root traits of different life-form plants in deciduous forest

不同小写字母表示同一细根性状在不同生活型中存在显著差异,无标注表示不存在显著差异($P > 0.05$)

2.3 落叶林细根性状间的关系

由表 3 和图 3 可知,在细根性状之间,RNC 与 RPC 存在着极显著正相关关系,与 RTD 存在着显著负相关关系,但与 RN:P、SRL、SRA 的相关性不显著;RPC 还与 RTD 存在着极显著负相关关系,但与 SRA 存在着极显著正相关关系;RTD 与 SRA 的相关性最高,存在着极显著负相关关系;RN:P 与其他细根性状的相关性均不显著;SRL 仅与 SRA 存在着极显著正相关关系。

表 3 落叶林细根性状间的相关系数

Table 3 Correlation coefficients of fine root traits in deciduous forests

细根性状 Fine root traits	根氮含量 lg RNC	根磷含量 lg RPC	根氮磷比 lg RN:P	根组织密度 lg RTD	比根长 lg SRL
根磷含量 lg RPC	0.806 **				
根氮磷比 lg RN:P	0.384	-0.237			
根组织密度 lg RTD	-0.439 *	-0.607 **	0.226		
比根长 lg SRL	0.007	0.207	-0.311	-0.285	
比根面积 lg SRA	0.394	0.592 **	-0.276	-0.916 **	0.626 **

* 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$

3 讨论

3.1 落叶林细根性状的分布状况

氮(N)与磷(P)是植物在成长过程中不可或缺的 2 种矿质营养元素,参与植物生长中所需的蛋白质以及遗传物质的合成,对植物发育有着重要的作用^[32],在生物地球化学循环中占据重要地位^[33]。江西武夷山落叶林木本植物的平均根氮含量(RNC)为(10.27±3.11) mg/g,相对高于我国的平均值 9.16 mg/g^[33];平均根磷

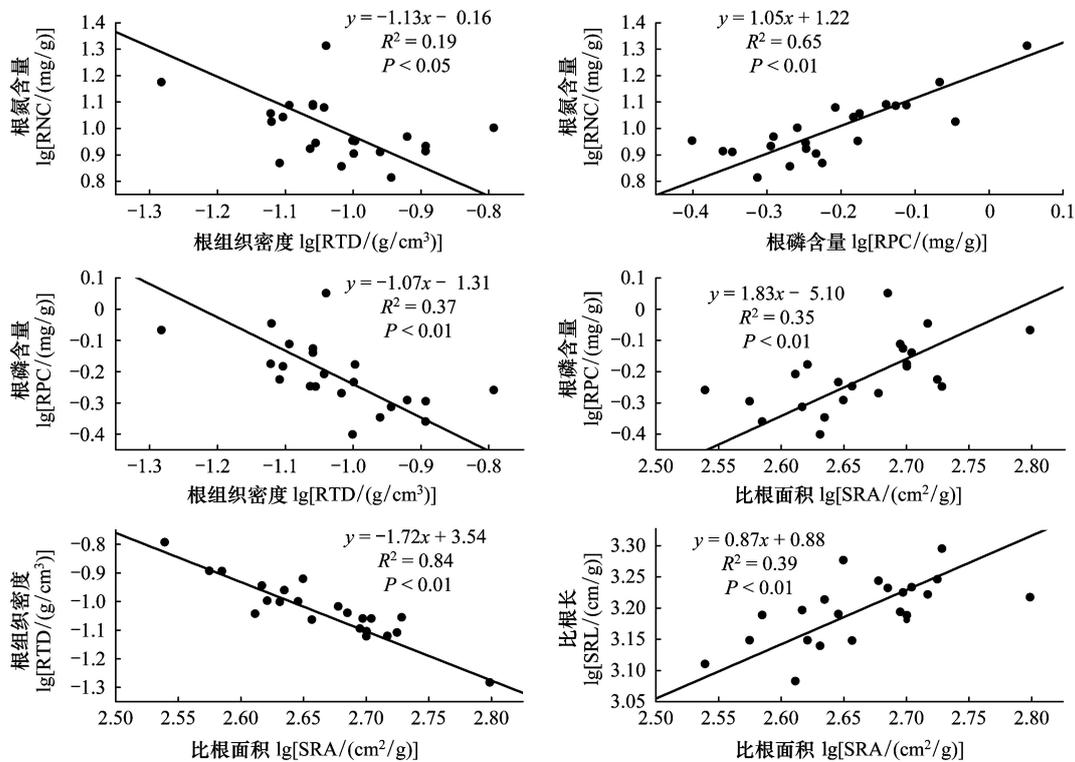


图3 落叶林细根性状间的关系

Fig.3 Relationships between fine root traits in deciduous forest

含量(RPC)为 (0.63 ± 0.17) mg/g, 相对低于我国平均值 0.954 mg/g^[33]。本结果部分地证实了 Kerkhoff 等^[34]的观点:与较冷的地点相比,相对于N来说较温暖地点的植物具有较低的P含量。细根主要是从土壤中吸收养分,N含量偏高一方面可能是由于中国东部亚热带地区长期N沉降导致土壤N含量偏高^[35],另一方面可能是因为采样时间为夏季,气温高,森林生态系统物质循环旺盛,植物和土壤腐殖质等释放了有机态氮等,相对增加了植物可利用的氮源^[36-37];P含量偏低可能是由于该区域高温多雨,土壤富铝化作用明显,大多数土壤呈酸性或强酸性,而不少酸性土壤固磷强度大,导致该地区细植物所能吸收的P较少^[38]。N:P能够衡量植物体的营养状况^[13],是决定植物群落的结构与功能方面的关键指标^[39]。Koerselman 等^[40]曾指出N:P高于16植物可归为受P限制;低于14为受N限制;介于14—16之间时可能受P限制也可能受N限制,也可能同时受到二者的限制。该落叶林群落植物根的平均氮磷比(RN:P)为 16.36 ± 2.61 ,处于全球平均水平 $14.3—21.5$ ^[41]之间,但远高于中国植物细根N:P平均值 14.27 ^[33]。Reich & Oleksyn^[42]、Wardle 等^[43]的研究结果表明,北方和温带的森林生产量普遍受到N限制,而亚热带常绿林和热带雨林则主要受到P限制。该群落RN:P偏高可能是由于P含量相对较低,说明生长于亚热带的武夷山植物可能在更大的程度上是受到P元素的限制和影响。

组织的伸展力和防御力在一定程度上能够通过根组织密度(RTD)体现出来,若植物根系有较大的RTD,其组织的伸展力和防御力在一定程度上也将较大^[44]。本研究表明,细根的平均根组织密度(RTD)为 (0.10 ± 0.02) g/cm³,相对高于邹斌等^[45]所研究的亚热带天然林4种树木的平均水平;但低于郑颖等^[44]、Kong 等^[46]以及Luke 等^[47]研究中植物的平均根组织密度,表明其防御力相对较弱。比根长(SRL)也是关键的细根性状之一,它表示根系在“投资”和“收益”方面的关系^[48],高SRL可能通过更快地获取土壤资源促进植物更快地生长^[49]。该落叶林群落平均比根面积(SRA)为 (464.81 ± 64.10) cm²/g;平均比根长(SRL)为 (1582.65 ± 186.67) cm/g,虽高于郑颖等^[44]的研究中延河流域温带森林的平均值,但相对低于邹斌等^[45]、Kong 等^[46]以及Luke 等^[47]研究植物比根长的平均范围,表明武夷山落叶林群落植物根系的水分与养分获取能力也相对较

弱。这些差异的存在,可能与不同森林所处的环境、所研究物种的样本数量及遗传背景不同有关。

3.2 落叶林不同生活型物种细根性状的差异

本研究表明,落叶林群落细根性状在乔木和灌木这两种不同生活型物种间,只有比根长(SRL)具有显著差异($P < 0.05$),灌木比乔木具有更大的 SRL。植物的 SRL 越大,其在水分与养分的获得上会越有利^[50]。因此,从一定程度上来说,该落叶林群落内的灌木比乔木在吸收水分和养分方面具有更大的优势。从生长速度这方面来看,灌木的生长速度相对来说快于乔木^[51],这与一般观点所认为的生长比较快的植物常常会比生长比较慢的植物拥有较大的 SRL^[52]相一致。

相关研究表明,不同生活型之间的一些植物根系功能性状呈现出显著的差异:寇萌等^[53]、徐琨等^[54]和 Freschet 等^[55]对不同生活型植物的 SRL 进行研究时,均发现木本植物(乔木、灌木)的 SRL 显著小于草本植物;龚时慧^[10]研究发现,落叶乔木的 RTD 和灌木与半灌木的 RNC 显著高于其他生活型植物($P < 0.01$);王晓洁^[11]的研究结果表明,灌木的 RNC 和 RPC 均显著高于乔木,而 RN:P 在乔木和灌木中无显著差异。这些差异的产生有可能是因为乔木、灌木、草本这 3 种不同生活型的植物在其所处群落中的地理位置各异,在接受光、热、水等方面存在差异^[11],从而造成不同生活型的植物在对相同环境的适应能力方面存在一定的差异^[56]。基于性状的“群落构建理论”指出:在一局域群落中,竞争或许会致使性状趋异,但生境筛选可能致使性状趋同^[57-58]。生境筛选效应使得不同物种往往为适宜同一环境而形成较为一致的性状特征^[17],本研究采集的均是低级根,结果中除 SRL 外,其余细根性状在灌木和乔木间的差异均不显著,这很可能与生境筛选效应使性状趋同有关。

3.3 落叶林细根性状间的相关性

植物功能性状间存在相关性可能是由于自然选择使某些性状对环境产生特定的联合适应,若不同物种中有两个或者是多个重要的植物生态学性状都拥有一致的相关性时,就能够被认为是植物性状变化而形成的一个策略维度^[59-60]。植物功能性状间的权衡能够揭示一些主要的植物生态策略,辅助人们更好地研究物种的分布与生态系统过程^[61]。

武夷山落叶林群落中植物细根 N、P 元素之间具有极显著的正相关性,植物能够正常生长发育与多种元素的供给息息相关,在植物的大部分生命活动中 N、P 这两种营养元素往往是同时被需要的^[13],这体现了陆生高等植物养分计量的普遍规律^[62],能够保障武夷山落叶林群落的稳定生长发育。一个地区 N、P 元素的相对供应水平可以通过植物 N:P 来反映^[39],但在本研究中 RN:P 与其他性状均无显著相关性,这可能表明当前该落叶林群落 N、P 元素的营养平衡状况对其他根性状的影响较小。

本研究中,SRL 和 SRA 之间具有极显著的正相关关系,当单位重量根的长度(SRL)越长,其表面积也越大^[63]。一般认为,植物体如果拥有较大 SRL 和 SRA,在水分与养分的获取上会更有利^[50]。很多研究^[5, 15-17, 44]表明,SRL 和 RTD 具有显著乃至极显著的负相关关系,同时周鹏等^[21]指出这种关系要在种群水平上才呈现出来。虽然本研究中 RTD 和 SRL 不存在显著相关关系,但 RTD 和 SRA 具有极显著的负相关关系。SRA 与 RTD 之间的负相关关系是植物对养分吸收的一种策略^[15],有较大 SRL 或 SRA 的植物往往 RTD 较小,根系延伸与周转速率则较快,对养分及水分有较强的吸收能力,相应地该植物对环境也有较强适应能力^[54]。

本研究与龚时慧等^[17]、郑颖^[64]以及 Craine 等^[18]的研究结果均表明 RNC 与 RTD 之间呈显著的负相关关系;同时本研究还发现 RPC 与 RTD 之间也存在极显著的负相关关系,植物通过根系吸收来的养分大多会用于防御构造的构建^[5],但可能植物在通过增加根组织密度来增强其防御能力的同时比根长会相对降低,对养分的吸收能力会有所下降。宋光^[16]研究发现 RPC 和 SRL 存在显著正相关;而本研究发现二者无显著关系,但 RPC 和 SRA 存在极显著正相关。周鹏等^[21]、Valverde 等^[20]以及 Tjoelker 等^[22]对草本植物 RNC 与 SRL 的研究结果与本研究一致,发现上述二者并无显著相关,而 Reich 等^[19]研究表明植物 SRL 越大,RNC 越高。还有一些关于乔木的研究报告指出,RNC 和 SRL 之间或者 SRL 和 RTD 的关系比较差或者不显著^[65]。在不同

地区学者的研究中,细根性状的相关性均存在着一定的差别,这可能是由于在不一样的时空尺度中,环境背景和植物系统发育均有着巨大差异。

4 结论

本研究结果表明,武夷山落叶林群落不同层片的细根性状存在差异性,灌木的比根长显著高于乔木,这可能反映了灌木倾向于通过增加 SRL 来提高水分和养分的获取能力以增强与乔木的竞争优势;同时不同细根性状间存在一定程度的相关性,如 SRA 和 RTD 存在极显著的负相关关系,表明群落中的植物通过改变 SRA 及 RTD 进行生长与防御之间的权衡。在将来细根性状的研究过程中,需要收集较大的样本数据,同时也要注意重采样过程中植物年龄和根序等方面的统一性以及考虑植物系统发育和其所在环境的异质性。

参考文献 (References):

- [1] 张小全, 吴可红, Murach D. 树木细根生产与周转研究方法评述. 生态学报, 2000, 20(5): 875-883.
- [2] Gill R A, Jackson R B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 13-31.
- [3] Yuan Z Y, Chen H Y H. Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, climate, fertility, and stand age: literature review and meta-analyses. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2010, 29(4): 204-221.
- [4] Eissenstat D M, Yanai R D. The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, 1997, 27(C): 1-60.
- [5] 戚德辉, 温仲明, 杨士梭, 王红霞, 郭茹. 基于功能性状的铁杆蒿对环境变化的响应与适应. *应用生态学报*, 2015, 26(7): 1921-1927.
- [6] 权伟, 余少娜, 王国兵, 阮宏华, 方燕鸿, 汪家社. 武夷山不同海拔植被土壤细根比根长季节动态. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2011, 35(6): 139-142.
- [7] Blondel J. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*, 2003, 100(2): 223-231.
- [8] Cummins K W. Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience*, 1974, 24(11): 631-641.
- [9] Elser J J. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *American Naturalist*, 2006, 168(4): E103-E122.
- [10] 龚时慧. 环境与系统发育背景对延河流域植物群落功能性状的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012.
- [11] 王晓洁. 东北阔叶红松林植物功能性状与功能多样性的地理差异研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2015.
- [12] 张继勇. 帽儿地区不同植物功能群叶片性状的比较研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2008.
- [13] 张月强. 探究泰山木本植物功能性状间的关系及对环境因子的响应[D]. 济南: 山东大学, 2014.
- [14] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements From Molecules to The Biosphere*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2002.
- [15] 施宇, 温仲明, 龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化. *生态学报*, 2011, 31(22): 6805-6814.
- [16] 宋光. 陕北黄土高原刺槐功能性状对环境因子的适应性研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013.
- [17] 龚时慧, 温仲明, 施宇. 延河流域植物群落功能性状对环境梯度的响应. *生态学报*, 2011, 31(20): 6088-6097.
- [18] Craine J M, Lee W G, Bond W J, Williams R J, Johnson L C. Environmental constraints on a global relationship among leaf and root traits of grasses. *Ecology*, 2005, 86(1): 12-19.
- [19] Reich P B, Walters M B, Tjoelker M G, Vanderklein D, Buschena C. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology*, 1998, 12(3): 395-405.
- [20] Valverde-Barrantes O J, Smemo K A, Blackwood C B. Fine root morphology is phylogenetically structured, but nitrogen is related to the plant economics spectrum in temperate trees. *Functional Ecology*, 2015, 29(6): 796-807.
- [21] 周鹏, 耿燕, 马文红, 贺金生. 温带草地主要优势植物不同器官间功能性状的关联. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 7-16.
- [22] Tjoelker M G, Craine J M, Wedin D, Reich P B, Tilman D. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist*, 2005, 167(2): 493-508.
- [23] 徐欢欢. 武夷山自然保护区植被垂直分布与特征. *武夷科学*, 2007, 23(1): 177-180.
- [24] 何建源, 林建丽, 刘初佃, 陈鹭真, 李振基. 武夷山自然保护区蕨类植物物种多样性与区系的研究. *福建林业科技*, 2004, 31(4): 40-43, 57-57.
- [25] 权伟. 武夷山不同海拔植被细根的空间变化与季节动态[D]. 南京: 南京林业大学, 2008.
- [26] 权伟, 徐侠, 王丰, 汪家社, 方燕鸿, 阮宏华, 余水强. 武夷山不同海拔高度植被细根生物量及形态特征. *生态学杂志*, 2008, 27(7): 1095-1103.
- [27] 卢宏典, 靳冰洁, 钟全林, 马玉珠, 郭炳桥, 郑媛, 李曼, 程栋梁. 中国南方 5 个地区木本植物根及叶片 N、P 生态化学计量学特征. *安徽农业大学学报*, 2016, 43(3): 481-488.
- [28] 郑成洋, 刘增力, 方精云. 福建黄岗山东南坡和西北坡乔木物种多样性及群落特征的垂直变化. *生物多样性*, 2004, 12(1): 63-74.
- [29] 刘信中, 方福生. *江西武夷山自然保护区科学考察集*. 北京: 中国林业出版社, 2001.
- [30] Warton D I, Wright I J, Falster D S, Westoby M. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 2006, 81(2): 259-291.

- [31] Venables W N, Smith D M, the R Core Team. An Introduction to R. Notes on R; A Programming Environment for Data Analysis and Graphics. Version 3.5.0 Under development (2017-12-06) [2017-12-20]. <http://ydl.oregonstate.edu/pub/cran/doc/manuals/r-patched/R-intro.pdf>.
- [32] 那守海. 氮磷营养对落叶松幼苗生长的调控[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2008.
- [33] 马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 卢宏典, 郭炳桥, 郑媛, 李曼, 程栋梁. 中国植物细根碳、氮、磷化学计量学的空间变化及其影响因素. 植物生态学报, 2015, 39(2): 159-166.
- [34] Kerkhoff A J, Enquist B J, Elser J J, Fagan W F. Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(6): 585-598.
- [35] Liu X J, Zhang Y, Han W X, Tang A, Shen J L, Cui Z L, Vitousek P, Erisman J W, Gouling K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F S. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 2013, 494(7438): 459-463.
- [36] 刘尔平, 刘桂生, 雷俊杰. 闽北果园生态系统大气氮湿沉降研究. 江西农业学报, 2012, 24(7): 115-117.
- [37] 崔晓阳. 植物对有机氮源的利用及其在自然生态系统中的意义. 生态学报, 2007, 27(8): 3500-3512.
- [38] 邱燕, 张鼎华. 南方酸性土壤磷素化学研究进展. 福建稻麦科技, 2003, 21(3): 14-17.
- [39] 刘广路, 范少辉, 郭宝华, 杜满义, 李兴军. 不同年龄毛竹碳氮磷化学计量特征. 热带作物学报, 2016, 37(2): 279-285.
- [40] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [41] Yuan Z Y, Chen H Y H, Reich P B. Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus. *Nature Communications*, 2011, 2: 344.
- [42] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [43] Wardle D A, Walker L R, Bardgett R D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science*, 2004, 305(5683): 509-513.
- [44] 郑颖, 温仲明, 宋光, 丁曼. 环境与遗传背景对延河流域植物叶片和细根功能性状变异的影响. 生态学报, 2014, 34(10): 2682-2692.
- [45] 邹斌, 蔡飞, 郑景明, 戴伟. 亚热带天然林4种树木细根生物量垂直分布和主要功能性状的差异. 东北林业大学学报, 2015, 43(3): 18-22.
- [46] Kong D L, Ma C G, Zhang Q, Li L, Chen X Y, Zeng H, Guo D L. Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species. *New Phytologist*, 2014, 203(3): 863-872.
- [47] McCormack M L, Adams T S, Smithwick E A, Eissenstat D M. Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. *New Phytologist*, 2012, 195(4): 823-831.
- [48] 施宇. 延河流域植物功能性状对环境变化的响应和植物适应策略研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012.
- [49] Kramer-Walter K R, Bellingham P J, Millar T R, Smissen R D, Richardson S J, Laughlin D C. Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *Journal of Ecology*, 2016, 104(5): 1299-1310.
- [50] 赵国靖. 黄土丘陵区两乡土草混播下根系形态特征及其对土壤水分变化的响应[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014.
- [51] 高德武, 王晓辉, 蔡体久. 公别拉流域露天煤矿排土场植被恢复制约因素及对策. 黑龙江水利科技, 2003, 30(4): 95-96.
- [52] 韦兰英, 上官周平. 黄土高原白羊草、沙棘和辽东栎细根比根长特性. 生态学报, 2006, 26(12): 4164-4170.
- [53] 寇萌, 焦菊英, 王巧利, 尹秋龙. 黄土丘陵沟壑区不同植被带植物群落的细根分布特征. 农业机械学报, 2016, 47(2): 161-171.
- [54] 徐琨, 李芳兰, 苟水燕, 包维楷. 岷江干旱河谷25种植物一年生植株根系功能性状及相互关系. 生态学报, 2012, 32(1): 215-225.
- [55] Freschet G T, Valverde-Barrantes O J, Tucker C M, Craine J M, McCormack M L, Violle C, Fort F, Blackwood C B, Urban-Mead K R, Iversen C M, Bonis A, Comas L H, Cornelissen J H C, Dong M, Guo D L, Hobbie S E, Holdaway R J, Kembel S W, Makita N, Onipchenko V G, Picon-Cochard C, Reich P B, de la Riva E G, Smith S W, Soudzilovskaia N A, Tjoelker M G, Wardle D A, Roumet C. Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. *Journal of Ecology*, 2017, 105(5): 1182-1196.
- [56] 郑淑霞, 上官周平. 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局. 自然科学进展, 2006, 16(8): 965-973.
- [57] MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 1967, 101(921): 377-385.
- [58] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 2002, 16(5): 545-556.
- [59] Wright I J, Falster D S, Melinda P, Westoby M. Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. *Physiologia Plantarum*, 2006, 127(3): 445-456.
- [60] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33(1): 125-159.
- [61] 赵文霞, 邹斌, 郑景明, 罗久富. 常绿阔叶林常见树种根茎叶功能性状的相关性. 北京林业大学学报, 2016, 38(6): 35-41.
- [62] 胡耀升. 长白山森林不同演替阶段植物功能性状及其影响因子的研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2014.
- [63] 许盼. 中国热带27个阔叶树种不同根序细根的形态特征、解剖结构和碳氮研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2011.
- [64] 郑颖. 延河流域植物叶片与细根功能性状的时空变化[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014.
- [65] Valverde-Barrantes O J, Blackwood C B. Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum: Commentary on Kramer-Walter *et al.* (2016). *Journal of Ecology*, 2016, 104(5): 1311-1313.