DOI: 10.5846/stxb201806211367
周永姣,程林,王满堂,朱国洁,钟全林,郭炳桥,程栋梁.武夷山不同海拔黄山松细根性状季节变化研究.生态学报,2019,39(12): - .
Zhou Y J, Cheng L, Wang M T, Zhu G J, Zhong Q L, Guo B Q, Cheng D L.Seasonal changes of fine root traits in *Pinus taiwanensis* Hayata at different altitudes in the Wuyi Mountains.Acta Ecologica Sinica,2019,39(12): - .

武夷山不同海拔黄山松细根性状季节变化研究

周永姣[1],程　林[2],王满堂[3],朱国洁[1],钟全林[1,4],郭炳桥[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:细根作为植物吸收养分和水分的主要器官,其功能性状对森林生态系统功能具有重要影响。本研究以武夷山黄山松为研究对象,通过对不同季节(春季、夏季、秋季和冬季)和不同海拔(1200、1400、1600、1800 m 和 2000 m)的黄山松细根的功能性状的测定,分析其细根性状特征随海拔和季节变化的规律。结果表明:(1)黄山松细根比根长(SRL),比根面积(SRA)均随海拔先升高后降低,其均值分别为(9.32±0.35) cm/g 与(276.41±68.10) cm^2/g;根组织密度(RTD)随海拔先降低后升高,均值为(0.16±0.05) g/cm^3。根平均直径(AvgDiam)随海拔增加变化不显著,均值为(0.097±0.004) mm。SRL 和 SRA 在海拔 1600 m 处达到最大,而 RTD 和 AvgDiam 的最大值出现在海拔 1800 m 或 2000 m 处。(2)SRL 和 SRA 在夏季或秋季达到最大,RTD 和 AvgDiam 最大值则出现在冬季或春季。季节和海拔对各细根性状都有显著影响($P<0.01$),但季节与海拔对根性状并没有产生显著的交互作用($P>0.05$)。(3)SRL 与 SRA 间的异速生长指数是 1.25,显著大于 1.0($P<0.01$);SRL 与 RTD 存在负等速生长关系,而与 AvgDiam 存在显著负异速生长关系($P<0.01$);SRA 与 RTD,以及 RTD 与 AvgDiam 间均存在显著负异速生长关系($P<0.01$),但 SRA 与 AvgDiam 之间不存在异速生长关系。黄山松的细根性状在 1600 m 处倾向于增加比根长和比根面积,而在海拔 1800 m 或 2000 m 处则倾向于增加组织密度与根直径,这与黄山松细根性状从夏秋到冬春的季节变化规律相类似。同时,相对于比根面积来说,黄山松的细根在海拔 1600 m 处和夏秋季节更倾向于投资比根长来增加养分的吸收。

关键词:海拔;季节动态;细根性状;黄山松;武夷山;异速生长关系

Seasonal changes of fine root traits in *Pinus taiwanensis* Hayata at different altitudes in the Wuyi Mountains

ZHOU Yongjiao[1], CHENG Lin[2], WANG Mantang[3], ZHU Guojie[1], ZHONG Quanlin[1,4], GUO Bingqiao[1], 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: Fine roots are the main organs for plants to absorb nutrients and water, and there are important effects of their functional traits on forest ecosystem functions. In this study, we collected the fine roots of *Pinus taiwanensis* Hayata at different altitudes (1,200, 1,400, 1,600, 1,800, and 2,000 m) in the Wuyi Mountains in different seasons (spring, summer, autumn, and winter), and investigated the altitudinal and seasonal variation in fine root traits. The results showed

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:2018-06-21;　　**网络出版日期**:2018-00-00
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: chengdl02@aliyun.com

that: (1) the specific root length (SRL) and specific root area (SRA) of *P. taiwanensis* firstly increased and then decreased with altitudes, and the average values were (9.32±0.35) cm/g and (276.41±68.10) cm^2/g; respectively, root tissue density (RTD) firstly decreased and then increased with altitude with an average value of (0.16±0.05) g/cm^3. The root diameter (AvgDiam) did not change significantly among altitudes, and the mean value was (0.097±0.004) cm. Both SRL and SRA reached a maximum at the altitude of 1,600 m, while the maximum values of RTD and AvgDiam appeared at altitudes of 1,800 or 2,000 m, respectively; (2) SRL and SRA reached a maximum in summer or autumn, and RTD and AvgDiam maximum appeared in winter or spring, respectively. Moreover, season and elevation had significant effects on fine root traits($P<0.01$), but not when acting together($P>0.05$); (3) there was a significant allometric relationship between SRL and SRA($P<0.01$), and the exponent was>1. Negative isometric relationships were found between SRL and RTD, but SRL showed a significant negative allometric relationship with AvgDiam ($P<0.01$). Significant negative allometric relationships were found between both SRA and RTD, and RTD and AvgDiam($P<0.01$). However, there was no allometric relationship between SRA and AvgDiam. Our research showed that the fine root traits of *P. taiwanensis* tended to increase the SRL and SRA at an altitude of 1,600 m, but tended to increase the RTD and AvgDiam at altitudes of 1800 or 2000 m, respectively, which was similar to the fine root traits of *P. taiwanensis* from summer and autumn to spring and winter. Moreover, fine roots of *P. taiwanensis* preferred to invest in SRL than SRA for increasing nutrient absorption at altitudes of 1,600 m and in summer or autumn.

Key Words: altitude; seasonal dynamics; fine root traits; *Pinus taiwanensis* Hayata; Wuyi Mountains; allometric growth relationship

植物细根具有巨大的吸收表面积,生理活性强,是树木水分和养分吸收的主要器官[1]。细根的主要功能性状包括细根比根长(Specific Root Length,SRL)、比根面积(Specific Root Surface Area,SRA)、根组织密度(Root Tissue Density,RTD)以及平均根直径(Average Diameter,AvgDiam)。这些功能性状与细根的生理活动紧密相关,直接影响细根吸收养分和水分的能力。在全球气候变化影响下,由于细根对外界环境的变化表现得异常敏感,二者之间的响应机制在森林生态系统物质循环和能量流动中起着重要的影响。此外,黄山松为中国特有树种,是我国东部亚热带高海拔山地绿化、造林和生态恢复的重要树种,在高山植被恢复、固碳、水源涵养、针叶药效开发以及应对全球气候变化等方面显示出巨大的生态、社会与经济价值[2]。

山地海拔的垂直变化显著改变植物生长的环境因子(温度、降水等),影响细根功能性状的主要因素较多,包括温度、水分、土壤、生物等。对于温度而言,Ostonen 等[3]发现:温度降低导致挪威云杉细根长度增加[4]。Manes 等[5]对地中海橡树的研究发现,土壤温度升高,比根长增加,但细根平均根直径和根组织密度并没有受到影响。对于水分的影响,目前大部分研究认为水分的缺乏使得细根平均根直径降低,同时水分缺乏导致养分缺乏从而使得比根长、比根面积和根组织密度增大[6-7]。但也有研究表明水分与细根性状之间关系并不大[8]。对于土壤养分影响而言,大量研究[9-12]表明细根性状与土壤养分供应量呈负相关关系,且不同的土壤类型上所生长的植物细根性状也不同。但 Neumann 等[13]发现,土壤对细根性状没有影响。不同树种之间、不同年龄的同一树种之间的细根性状也不同[14-16]。

除了细根性状随环境变化表现出差异性之外,不同生长期的植物细根性状特征也存在显著变化。例如:王向荣[17]通过对不同季节(春季、夏季和秋季)水曲柳和落叶松不同根序直径的研究发现:夏季一级根平均根直径显著小于春季、秋季,且表层土壤的细根偏细。杨秀云[18]对落叶松人工林研究也表明 SRL 存在季节的显著差异。因此,研究不同海拔植物细根性状的季节响应规律,对于了解植物如何应对未来环境变化具有重要的现实意义。

异速生长指的是生物体某一特征的相对生长速率不等于第二种特征的相对生长速率[19]。植物性状间的异速关系是生态系统和植物进化关系共同影响的结果[20-24],在不同植物生态系统和植物群落间具有显著差

异,说明植物在不同环境中的生长策略存在差异[20-23,25],如:姚倩等[26]提出叶体积与叶干重之间的异速生长指数的变化是植物在不同阶段对资源利用方式发生了转变。而本研究通过分析黄山松不同细根性状间的异速生长关系,这对了解黄山松的细根的养分策略以应对全球气候变化也具有重要意义。

本研究拟选江西武夷山国家级自然保护区内的黄山松为研究对象,通过分析不同季节武夷山黄山松(*Pinus taiwanensis* Hayata)细根在各个海拔的主要功能性状,包括黄山松的细根比根长、细根比根面积、细根根组织密度以及细根平均根直径等。我们提出了两个问题:(1)黄山松细根性状如何随海拔和季节发生变化?(2)海拔和季节之间是否对细根性状存在交互作用?此外,我们在不考虑海拔和季节的情况下分析了武夷山黄山松不同细根性状间的异速生长关系来进一步研究植物对在养分获取方面的权衡策略。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

本研究地点位于江西武夷山国家级自然保护区(27°48′11″—28°00′35″N,117°39′30″—117°55′47″E),江西省东部,铅山县南沿,武夷山脉北段西北坡。武夷山因其特殊的地理位置,复杂的地貌,使得境内生物多样性非常丰富,森林覆盖率达 95%以上。它是以保护中亚热带中山地自然生态系统及其生物多样性为主的森林生态型自然保护区,主峰黄岗山海拔高度 2160.8 m,为东南第一高峰[27],属中亚热带海洋性气候和大陆性气候的过渡地带,在海拔 900 m 处观测的年平均气温为 14.2 ℃,最低气温为-14.2℃,最高气温为 36.3℃,年均湿度 84%,年平均降水量 2583 mm,最高年降水量 3544 mm,年平均无霜期 231 d[28]。高海拔使得山上的植物和土壤分布都呈现出明显的垂直带状,且生长着成片的天然黄山松林。

1.2　样地设置

根据江西武夷山国家级自然保护区内黄山松的实际生长和分布情况和随机性、独立性的样地选取原则,于 2014 年 10 月在黄岗山上,以海拔 1200 m 为起点,每间隔 200 m 设置 1 个调查样地,即分别在 1200、1400、1600、1800、2000 m 处共设置 5 个黄山松调查样地。在每个样地内设置 3 个 20 m×20 m 以 10 m 为最小间隔的样方。具体设置从每个样方的一个边角开始,按顺时针方向利用罗盘仪测角,皮尺测量距离,以 PVC 管作标记,利用彩带连接,将样方平均分成 4 个 10 m×10 m 的小样方。用 GPS 对样地的四个边角进行定位,同时测定记录样地内胸径≥5 cm 的乔木的胸径和树高,样地林分特征和土壤概况参见表 1。

表 1　不同海拔黄山松样地基本概况(平均值±标准误)

Table 1　The basic characterisitcs of *Pinus taiwanensis* Hayata along elevation gradient(Average ±SE)

海拔 Elevation/m	黄山松林分特征 The characteristics of *Pinus taiwanensis* Hayata			土壤概况 The basic characteristics of soil		
	密度 Density/(株/hm²)	平均胸径 Average DBH/cm	平均树高 Average height/m	全碳 Total C/(mg/g)	全氮 Total N/(mg/g)	全磷 Total P/(mg/g)
1200	717.25±65.08c	23.99 ±0.79a	16.19±0.46a	98.75±1.60a	5.84±0.07a	0.19±0.01c
1400	1991.12±256.73a	14.25±0.36b	13.29±0.23b	77.02±5.27b	4.20±0.19c	0.15±0.01c
1600	1533.36±370.90b	14.53 ±0.40b	10.49±0.16c	97.42±6.78a	5.74±0.38a	0.27±0.03b
1800	417.29±130.98c	14.84 ±0.69b	6.22±0.20d	66.66±1.22b	5.03±0.09b	0.27±0.01b
2000	525.00±160.73c	13.17 ±0.66b	4.76±0.14d	76.76±2.96b	5.76±0.17a	0.43±0.02a

不同字母表示不同海拔间存在显著差异($P<0.05$)

1.3　细根选取和采集

在江西武夷山各海拔的 3 个调查样方内,于 2014 年 12 月,2015 年 3 月,2015 年 6 月,2015 年 9 月每个样方分别选取 3 株具有典型性的黄山松标准木,按东南、西南、北 3 个不同的方位在树冠内,距离树干范围 0.5—1 m 之间,将凋落物清理干净后,利用挖掘法,挖取 3 个 20 cm × 20 cm × 20 cm 的土块,按 0—20 cm 装入密封袋中,做好标记。带回驻地后,当天内将土样过筛淘洗,重复多次后根据根系的气味、颜色、弹性、根皮与中柱

分离的难易程度等,除去草根和其他根系,分拣出直径<2 mm 的活的黄山松细根。将细根放置于 ESPON Perfection V39 上,对细根进行扫描,扫描量不少于总量三分之一[29],保存图像后,将扫描的细根装袋做好标记后带回实验室。

1.4 细根样品指标测定

首先运用软件 WinRHIZO Pro 2009b 分析扫描所得到的黄山松细根形态图像;其次使用 Excel 2007 记录武夷山黄山松细根的根长、平均根直径、表面积和体积。然后将各海拔扫描后装袋的细根放入烘箱内,在 65℃的条件下烘干 72 h 至恒重,使用电子天平称量,测得各个海拔的细根干重,精确到 0.01 g。除黄山松细根的平均根直径 AvgDiam(cm)由扫描结果直接读出外,细根其余的功能性状计算方法为:黄山松细根比根长 SRL(cm/g)由细根根长(cm)/干重(g)得到,细根比根面积 SRA(cm^2/g)由表面积(cm^2)/干重(g)得到,细根根组织密度 RTD(g/cm^3)由干重(g)/体积(cm^3)得到。

1.5 数据处理分析方法

首先使用 Excel 2007 对细根指标进行简单的数据统计;其次运用 SPSS 19.0 中的单因素单变量方差分析方法(one-way ANOVA),并用 LSD 法进行多重检验检验各功能性状在不同海拔和季节之间的差异。运用双因素方差分析法(Two-factor analysis of variance)分析得到武夷山黄山松细根的主要功能性状与海拔和季节之间的相关性信息。对当黄山松细根性状的值进行算术平均,并进行以 10 为底的对数转换以使之符合正态分布。细根性状间关系的研究,采用异速生长方程 $y=\beta x^{\alpha}$ 进行拟合,将该等式两边同时取对数使其转化为 $log_{10}y=log_{10}\alpha+\beta log_{10}x$。其中 y 和 x 分别为因变量和自变量,β 为异速常数,即线性关系的截距,α 为异速指数,当 $\alpha=1$ 时,代表因变量和自变量呈等速生长关系,$\alpha>1$ 或 $\alpha<1$ 时,两者表现为异速生长关系。异速指数和异速常数的估算,采用标准化主轴估计(standardized major axis estimation,SMA)的方法[30],由 R3.2.3 软件中的 smatr 包完成[31]。采用 Pitman[32]的方法计算细根性状回归斜率的置信区间,并通过 Warton 和 Weber[33]的方法对斜率进行异质性检验,且在斜率同质时计算共同斜率。利用 OriginPro 9.0 软件作图,图表中数据为平均值±标准误。

2 结果与分析

2.1 黄山松细根性状随海拔的变化

不同海拔黄山松细根比根长(SRL)有显著差异($P<0.05$),随海拔有先升(1200—1600 m)后降(1600—2000 m)的趋势,1600 m 海拔 SRL 显著高于 1200、1800、2000 m($P<0.05$)(表 2)。细根比根面积(SRA)在海拔间具有显著差异($P<0.05$),最高值同样出现在 1600 m,在 1800 m 海拔最低,SRA 随海拔的变化大致与 SRL 相一致(表 2)。细根组织密度(RTD)在 1200、1800 m 显著高于 1400、1600、2000 m($P<0.05$)(表 2)。细根平均根直径(AvgDiam)在海拔间具有显著差异($P<0.05$),在 2000 m 海拔最高,在 1800 m 海拔最低,但 AvgDiam 并不随海拔发生显著的变化趋势(表 2)。

表 2 黄山松细根性状:SRL、SRA、RTD 和 AvgDiam 随海拔变化特征

Table 2 Fine root characters of *Pinus taiwanensis* Hayata : characters of changes in SRL, SRA, RTD, AvgDiam with altitude

海拔 Elevation/m	细根性状 Fine root traits			
	比根长 SRL/(cm/g)	比根面积 SRA/(cm^2/g)	根组织密度 RTD/(g/cm^3)	平均根直径 AvgDiam/cm
1200	866.97±74.51b	238.77±14.87c	0.1898±0.009a	0.091±0.003bc
1400	950.57±63.35ab	297.07±18.27ab	0.1468±0.013b	0.101±0.002ab
1600	1128.05±83.58a	330.98±21.59a	0.1359±0.010b	0.094±0.003bc
1800	883.80±68.87b	234.11±14.14c	0.2072±0.012a	0.086±0.002c
2000	829.21±75.64b	281.10±15.80bc	0.1392±0.014b	0.113±0.010a

SRL,比根长,Specific Root Length;SRA,比根面积,Specific Root Surface Area;RTD,根组织密度,Root Tissue Density;AvgDiam,平均根直径,Average Diameter;不同字母表示不同海拔间存在显著差异($P<0.05$)

综上可知,黄山松细根性状在海拔间都具有显著差异。SRL 与 SRA 在总体上随海拔表现出先增后降的趋势;而 RTD 随海拔表现出近乎相反的趋势(表 2)。

2.2　黄山松细根性状随季节的变化

季节和海拔均对各细根性状都有显著影响($P<0.01$),但季节与海拔对根性状并没有产生显著的交互作用($P>0.05$)(图 1)。各海拔黄山松细根的 SRL 在夏季和秋季最高,冬季最低,除 1600 m 海拔以外,各海拔的 SRL 在夏季和秋季是要显著高于冬季的($P<0.05$)(图 1)。同样,各海拔的 SRA 在秋季最高,冬季或春季最低,除 1600 m 之外,各海拔秋季 SRA 显著高于冬季($P<0.05$)(图 1)。与 SRL、SRA 相反,在各个海拔,冬季和春季的 RTD 要高于夏季和秋季,1400 m 和 1800 m 处的 RTD 在冬季显著高于夏季和秋季($P<0.05$),1200 m 处的 RTD 在春季显著高于夏季和秋季($P<0.05$)(图 1)。AvgDiam 随季节变化并不如 SRL、SRA、RTD 明显,AvgDiam 在冬季达到最高,冬季黄山松细根的 AvgDiam 只有在 1200 m 海拔处显著高于其他海拔($P<0.05$)(图 1)。

因此,SRL、SRA、RTD、AvgDiam 等细根性状都存在明显的季节变化,除 1600 m 海拔之外,各个海拔的 SRL 和 SRA 在冬季和春季最低,在夏秋季较高;RTD 则明显相反,在冬季和春季达到最高,相对于其他性状,不同海拔细根 AvgDiam 随季节变异较小。

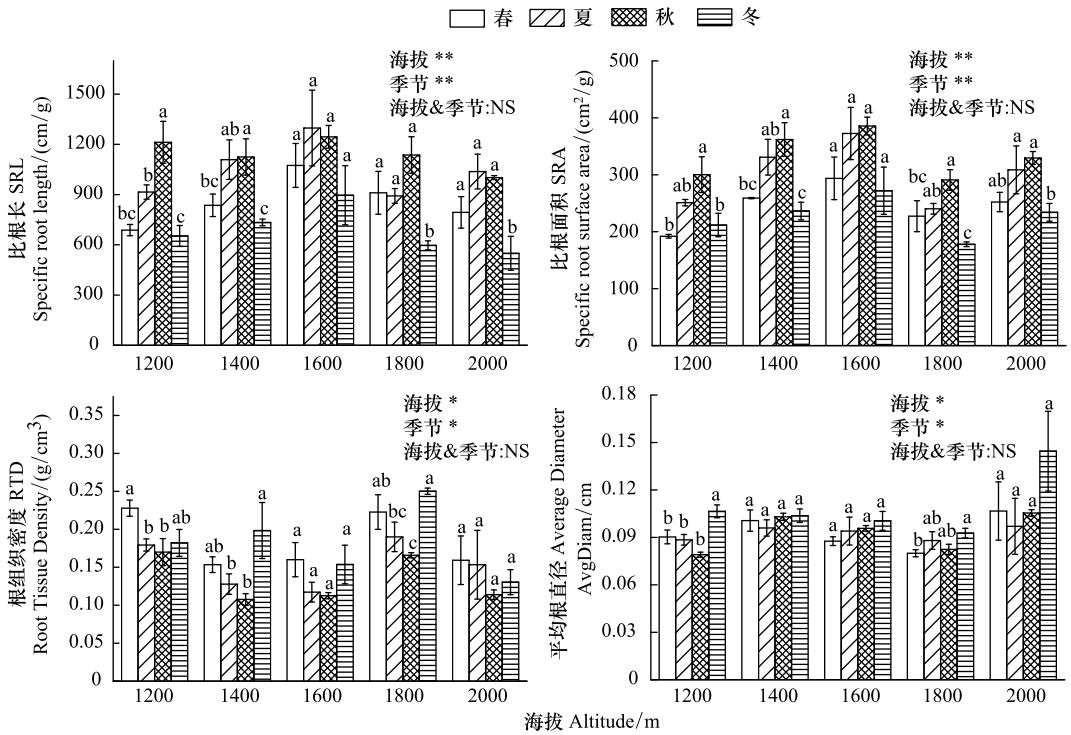

图 1　不同海拔 SRL、SRA、RTD、AvgDiam 随季节变化特征

Fig.1　Seasonal changes of SRL、SRA、RTD、AvgDiam at different altitudes

不同字母表示相同海拔在不同季节间存在显著差异($P<0.05$),* * 表示海拔和季节对细根性状有显著影响($P<0.01$),NS 表示海拔和季节对细根性状无显著的交互作用

2.3　细根性状间异速生长关系

黄山松细根平均比根长(SRL)与平均比根面积(SRA)存在显著的异速生长关系,异速生长指数 α 为 1.25(95%CI=1.12—1.40,$P<0.01$)(图 2)。黄山松细根平均比根面积(SRA)与平均根组织密度(RTD)存在显著的负异速生长关系,异速生长指数 α 为-0.81(95%CI=-0.89—-0.73,$P<0.01$)(图 2)。黄山松细根平均比根长(SRL)与平均根组织密度(RTD)存在显著的负等速生长关系,即与-1.0 无显著差异($P=0.945$),等速生长指数 α 为-1.01(95%CI=-1.19—-0.85,$P<0.01$)(图 2)。黄山松细根平均根组织密度(RTD)与平均根直径

(AvgDiam)存在显著的负异速生长关系,异速生长指数 α 为-1.80(95%CI=-2.10—-1.54,P<0.01)(图 2)。黄山松细根平均比根长(SRL)与平均根直径(AvgDiam)之间存在显著的负异速生长关系,异速生长指数 α 为-1.81(95%CI=-2.09—-1.56,P<0.01)(图 2)。黄山松细根平均比根面积(SRA)与平均根直径(AvgDiam)间不存在显著的异速生长关系(P>0.05)(图 2)。

综上可知,只有 SRL 和 SRA 之间存在异速生长指数 α >1 的异速生长关系,除 SRA 与 AvgDiam 之间不存在异速生长关系以外,SRL 与 RTD 和 AvgDiam 存在负异速生长关系,RTD 与 SRA 和 AvgDiam 存在负异速生长关系。

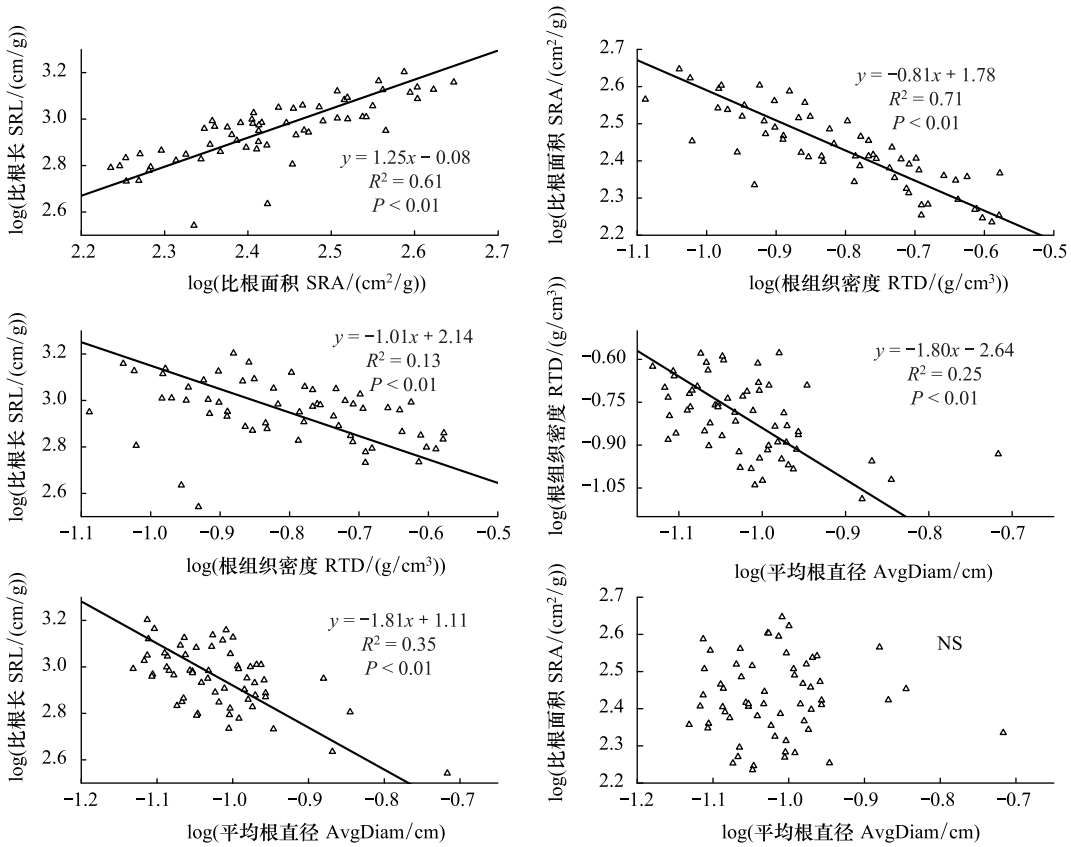

图 2 黄山松细根性状间的异速生长关系

Fig.2 Allometric relationships between fine root traits of *Pinus taiwanensis Hayata*

SRL,比根长,Specific Root Length;SRA,比根面积,Specific Root Surface Area;RTD,根组织密度,Root Tissue Density;AvgDiam,平均根直径,Average Diameter;NS 表示无显著关系

3 讨论

3.1 不同海拔细根性状间差异分析

武夷山黄山松细根的平均比根长为(9.32±0.35) cm/g,平均比根面积为(276.41±68.10) cm^2/g,平均根组织密度为(0.16±0.05) cm^3/g,高于亚热带常绿阔叶林的细根性状平均指标[34],说明武夷山的黄山松细根活性较强;这可能是在不同海拔之间,植物细根的差异性不仅要归因于海拔,更要关注生态系统间的异质性[2]。例如:在本研究中,各样地之间的林分特征和土壤性质(表 1)也存在显著差异。

Alvarez-Uria 和 Körner[14]对阿尔卑斯山阔叶和针叶树种细根比根长(SRL)的研究认为其随海拔没有显著变化。而本研究发现不同海拔黄山松细根比根长(SRL)存在显著差异,海拔 1600 m 处最高(表 2,P<0.05);细根比根面积(SRA)在海拔 1600 m 处也显著高于海拔 1200 m、1800 m(表 2,P<0.05),有研究结果发

现,植物细根比根长、比根面积越大,细根吸收养分和水分的能力更强[35],也有研究认为较高的 SRL 值也可以反映植物在物种[36]或群落[37]水平上对贫瘠土壤条件的反应,SRL 因营养限制而增加,我们的结果相反,因为在 1600 m 海拔处的全碳和全氮都高于其他海拔,所以土壤养分可能并不是引起黄山松细根比根长和比根面积在 1600 m 处显著增加的原因。但是我们发现样地林分密度在海拔 1400 m 和 1600 m 处最大,植物地上部分与地下部分竞争压力增大,SRL 与 SRA 吸收水分和养分的重要标志,反映出投入到细根生物量中用于吸收养分的效率[38-39],所以植物通过增加比根长和比根面积来适应这种压力,有研究[40]认为高林分密度增加了细根比根长,与我们研究中 1600 m 处林分密度一致。因此我们有理由认为林分密度是导致武夷山黄山松细根 SRL 和 SRA 在海拔 1400 m 和 1600 m 处大于其他海拔的影响因素之一。

本研究发现,1800 m 处细根根组织密度(RTD)显著较高(表 2,$P<0.05$),有研究指出越贫瘠的土壤中根组织密度倾向于更高[41],由我们的样地情况可知 1800 m 处的全碳和全氮含量也同样较低,所以土壤养分也是植物细根根组织密度变化的影响因素。有研究[42]在对苏格兰松树设置纬度梯度的研究中发现,寒冷地区的细根吸收根直径大于温暖地区。本研究也发现 2000 m 处 AvgDiam 显著大于其他海拔,SRL 和 SRA 都较小,而 2000 m 处的土壤全磷含量也是最高的(表 1),因为根直径与土壤肥力正相关[42],而且低温限制了细根的生长,也促进了植物趋向于生长更粗更厚的根[43],所以温度和养分均是导致黄山松细根直径在 2000 m 海拔处显著较高的影响因素。

3.2　不同季节细根性状间差异分析

King 等人指出,在温带生态系统中,7 月或 8 月温度和降水量一般表现出明显的季节性和较高的值[44]。而亚热带的降水也主要集中在夏季,本研究发现,黄山松 SRL 和 SRA 在夏季或者秋季达到最高值,整体上在冬季最低。在冬季气温低,细根的 SRL、SRA 最低,随着气温的回升,春季 SRL 和 SRA 随之增加,在温度较高的夏季和秋季进入生长旺季,生理功能表现最旺盛,细根加速生长,吸收水分养分,因而 SRA 与 SRL 最高。RTD 在季节间变化与 SRL 和 SRA 相反,在冬季或者春季最高,而在夏季或秋季最低,随着温度的升高密度降低,以便更多的吸收养分。例如,有研究指出三叶蒿具有显著更大的比根长和更小的根直径,这两个根性状与更快的根增殖和资源获取相关[45],我们的研究结果中夏秋两季的高 SRL 和 SRA 以及低 RTD 也同样表明植物在春夏季节将进行更快的根增殖和获取资源,这与 Green 等[46]提出的根系生产和根寿命在雨季倾向于增加而在旱季则趋于减少也相一致。而 AvgDiam 整体上在春季或者夏季出现最低值。与梅莉等[47]对水曲柳人工林细根季节动态的研究结果相类似,水曲柳在春季细根的 AvgDiam 较小,秋季细根的 AvgDiam 较大,因为秋季细根进行次生长,导致细根 AvgDiam 逐渐增大。

3.3　细根性状间的异速生长分析

在我们研究中,除比根面积与根直径外,其余黄山松根性状之间均存在显著异速生长关系。其中,黄山松比根长(SRL)与比根面积(SRA)异速生长指数为 1.25,SRL 与 SRA 是与资源获取策略相关的根性状[48],这说明黄山松细根在单位碳投资里进行根长和根表面积来获取养分的策略是相似的,而且黄山松在进行资源获取时更加倾向于增加根长来获取养分。但本研究发现 SRL 与根组织密度(RTD)和根直径(AvgDiam)的异速生长指数分别为-1.01 和-1.81,SRA 与 RTD 的异速生长指数为-0.81,这说明粗根与较为坚硬的根拥有较低的 SRL 和 SRA,黄山松粗根更加趋向获取资源时增加根直径和组织密度的保守策略。有研究指出较薄较细的根具有高的 SRL,往往拥有更好的开发能力[49]和更高的生长速度和养分吸收效率[50];相反,更厚更粗的根拥有更厚的皮层和更多的皮质细胞层[51-52],因此需要在细胞壁中投入更多的碳和木质素,具有更高的组织密度[53-55]。本研究中 SRL 和 SRA 在 1600 m 海拔以及夏季和秋季较高,但 RTD 是较低的,这也是黄山松进行资源获取策略和保守策略的一种生长期内的调节。黄山松在春夏进行资源获取策略,而秋冬则进行保守策略。郭大立等[56]认为每单位生物量的根长(即 SRL)随着根直径的下降而呈非线性增加,而本研究中发现 SRL 与 AvgDiam 存在显著负相关关系,这可能是因为本研究只观测了黄山松细根的种内差异所造成的。此外,在土壤表层,很多因素,包括高浓度的 N,P 和 K[57-58],土壤强度较低以及在降水较少期间水分利用效率都会影响

根进行增殖的资源获取策略[48],所以,未来的研究将着重分析更多的土壤性质和气候因素对细根性状的影响。

4 结论

本研究的结果表明,武夷山黄山松细根性状在不同海拔和不同季节之间均具有显著差异,但是其交互作用对黄山松细根性状影响并不显著。黄山松细根的比根长和比根面积在中海拔(1600 m)处最高,根组织密度和根直径在高海拔(1800 m 和 2000 m)最高;比根长和比根面积在夏秋季节最高,根组织密度和根直径在冬春季节最高,分析得出林分密度、温度和土壤养分是其中重要的影响因素。同时对细根性状的异速生长关系分析则表明了植物在夏秋季节和中海拔(1600 m)进行养分的获取策略时更倾向于增加比根长来获取养分;而在高海拔(1800 m 和 2000 m)和冬春季节则更倾向于增加根直径与根组织密度以进行保守策略的投资,这可能是黄山松细根面对不同海拔及不同生长期的生存策略权衡。

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] 苏松锦, 刘金福, 兰思仁, 洪伟, 李文周. 黄山松研究综述(1960-2014)及其知识图谱分析. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2015, 44(5): 478-486.

[3] Ostonen I, Helmisaari H S, Borken W, Tedersoo L, Kukumägi M, Bahram M, Lindroos A J, Nöjd P, Uri V, Merilä P, Asi E, Lõhmus K. Fine root foraging strategies in Norway spruce forests across a European climate gradient. Global Change Biology, 2011, 17(12): 3620-3632.

[4] 宋长青, 冷疏影, 吕克解. 地理学在全球变化研究中的学科地位及重要作用. 地球科学进展, 2000, 15(3): 318-320.

[5] Manes F, Vitale M, Donato E, Giannini M, Puppi G. Different ability of three Mediterranean oak species to tolerate progressive water stress. Photosynthetica, 2006, 44(3): 387-393.

[6] Hertel D, Strecker T, Müller-Haubold H, Leuschner C. Fine root biomass and dynamics in beech forests across a precipitation gradient-is optimal resource partitioning theory applicable to water-limited mature trees? Journal of Ecology, 2013, 101(5): 1183-1200.

[7] Leppälammi-Kujansuu J, Salemaa M, Kleja D B, Linder S, Helmisaari H S. Fine root turnover and litter production of Norway spruce in a long-term temperature and nutrient manipulation experiment. Plant and Soil, 2014, 374(1/2): 73-88.

[8] Rytter R M. The effect of limited availability of N or water on C allocation to fine roots and annual fine root turnover in Alnus incana and Salix viminalis. Tree Physiology, 2013, 33(9): 924-939.

[9] Godbold D L, Fritz H W, Jentschke G, Meesenburg H, Rademacher P. Root turnover and root necromass accumulation of Norway spruce (Picea abies) are affected by soil acidity. Tree Physiology, 2003, 23(13): 915-921.

[10] Useche A, Shipley B. Plasticity in relative growth rate after a reduction in nitrogen availability is related to root morphological and physiological responses. Annals of Botany, 2010, 106(4): 617-625.

[11] Vanguelova E I, Nortcliff S, Moffat A J, Kennedy F. Morphology, biomass and nutrient status of fine roots of Scots pine (*Pinus sylvestris*) as influenced by seasonal fluctuations in soil moisture and soil solution chemistry. Plant and Soil, 2005, 270(1/2): 233-247.

[12] Wang G L, Fahey T J, Xue S, Liu F. Root morphology and architecture respond to N addition in *Pinus tabuliformis*, west China. Oecologia, 2013, 171(2): 583-590.

[13] Neumann G, Bott S, Ohler M A, Mock H P, Lippmann R, Grosch R, Smalla K. Root exudation and root development of lettuce (*Lactuca sativa* L. cv. Tizian) as affected by different soils. Frontiers in Microbiology, 2014, 5: 2.

[14] Alvarez-Uria P, Körner C. Fine root traits in adult trees of evergreen and deciduous taxa from low and high elevation in the Alps. Alpine Botany, 2011, 121(2): 107-112.

[15] Hajek P, Hertel D, Leuschner C. Intraspecific variation in root and leaf traits and leaf-root trait linkages in eight aspen demes (*Populus tremula* and *P. tremuloides*). Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 415.

[16] 徐文静, 王政权, 范志强, 孙海龙, 贾淑霞, 吴楚. 遮荫对水曲柳幼苗细根衰老的影响. 植物生态学报, 2006, 30(1): 104-111.

[17] 王向荣. 水曲柳和落叶松细根构型研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2005.

[18] 杨秀云. 华北落叶松人工林细根生物量季节动态及空间分布格局[D]. 晋中: 山西农业大学, 2005.

[19] 路德维希·冯·贝塔朗菲. 生命问题: 现代生物学思想评价. 吴晓江, 译. 北京: 商务印书馆, 1999: 141-168.

[20] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. Proceedings of the National Academy of

Sciences of the United States of America, 1997, 94(25): 13730-13734.

[21] McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial redfield-type ratios. Ecology, 2004, 85(9): 2390-2401.

[22] 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.

[23] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2008, 39: 153-170.

[24] Ågren G I. The C:N:P stoichiometry of autotrophs-theory and observations. Ecology Letters, 2004, 7(3): 185-191.

[25] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.

[26] 姚婧, 李颖, 魏丽萍, 蒋思思, 杨松, 侯继华. 东灵山不同林型五角枫叶性状异速生长关系随发育阶段的变化. 生态学报, 2013, 33(13): 3907-3915.

[27] 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.

[28] 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.

[29] 刘广路, 刘希珍, 李雁冰, 罗天磊, 蔡春菊, 范少辉. 毛竹向撂荒地扩展过程中细根性状变化特征. 热带作物学报, 2017, 38(7): 1204-1209.

[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 3.5.1 Patched. (2018-11-10) [2018-6-23]. http://ydl.oregonstate.edu/pub/cran/doc/manuals/r-patched/R-intro.pdf.

[32] Pitman E J G. A note on normal correlation [2018-06-23]. http://biomet.oxfordjournals.org/.

[33] Warton D I, Weber N C. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. Biometrical Journal, 2002, 44(2): 161-174.

[34] 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.

[35] 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.

[36] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. New Phytologist, 2012, 193(1): 30-50.

[37] Holdaway R J, Richardson S J, Dickie I A, Peltzer D A, Coomes D A. Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest. Journal of Ecology, 2011, 99(4): 954-963.

[38] Bauhus J, Khanna P K, Menden N. Aboveground and belowground interactions in mixed plantations of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. Canadian Journal of Forest Research, 2000, 30(12): 1886-1894.

[39] 刘运科, 苏宇, 李德会, 范川, 谢雨彤, 李贤伟. 川中丘陵区 3 个树种的细根形态和功能异质性分析. 西北植物学报, 2016, 36(5): 1012-1020.

[40] 周伟, 陈信力, 李瑞霞, 闵建刚, 徐梅, 卢雯, 关庆伟. 林分密度对侧柏人工林细根形态的影响. 林业科技开发, 2012, 26(4): 35-38.

[41] 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.

[42] Zadworny M, McCormack M L, Mucha J, Reich P B, Oleksyn J. Scots pine fine roots adjust along a 2000-km latitudinal climatic gradient. New Phytologist, 2016, 212(2): 389-399.

[43] Alvarez-Uria P, Körner C. Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species. Functional Ecology, 2007, 21(2): 211-218.

[44] King J S, Pregitzer K S, Zak D R. Clonal variation in above- and below-ground growth responses of *Populus tremuloides* Michaux: influence of soil warming and nutrient availability. Plant and Soil, 1999, 217(1/2): 119-130.

[45] Chesus K A, Ocheltree T W. Analyzing root traits to characterize juniper expansion into rangelands. Journal of Arid Environments, 2018, 150: 1-8.

[46] Green J J, Dawson L A, Proctor J, Duff E I, Elston D A. Fine root dynamics in a tropical rain forest is influenced by rainfall. Plant and Soil, 2005, 276(1/2): 23-32.

[47] 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.

[48] Prieto I, Roumet C, Cardinael R, Dupraz C, Jourdan C, Kim J H, Maeght J L, Mao Z, Pierret A, Portillo N, Roupsard O, Thammahacksa C, Stokes A, Cahill J. Root functional parameters along a land-use gradient: evidence of a community-level economics spectrum. Journal of Ecology,

2015, 103(2): 361-373.

[49] Hodge A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. New Phytologist, 2004, 162(1): 9-24.

[50] Reich P B, Tjoelker M G, Walters M B, Vanderklein D W, Buschena C. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. Functional Ecology, 1998, 12(3): 327-338.

[51] Gu J C, Xu Y, Dong X Y, Wang H F, Wang Z Q. Root diameter variations explained by anatomy and phylogeny of 50 tropical and temperate tree species. Tree Physiology, 2014, 34(4): 415-425.

[52] Kong D L, Ma C E, 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.

[53] Eissenstat D M, Wells C E, Yanai R D, Whitbeck J L. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. New Phytologist, 2000, 147(1): 33-42.

[54] Luke McCormack M, Adams T S, Smithwick E A H, Eissenstat D M. Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. New Phytologist, 2012, 195(4): 823-831.

[55] Withington J M, Reich P B, Oleksyn J, Eissenstat D M. Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. Ecological Monographs, 2006, 76(3): 381-397.

[56] Ma Z Q, Guo D L, Xu X L, Lu M Z, Bardgett R D, Eissenstat D M, McCormack M L, Hedin L O. Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. Nature, 2018, 555(7694): 94-97.

[57] Arndt S K, Arampatsis C, Foetzki A, Li X Y, Zeng F J, Zhang X M. Contrasting patterns of leaf solute accumulation and salt adaptation in four phreatophytic desert plants in a hyperarid desert with saline groundwater. Journal of Arid Environments, 2004, 59(2): 259-270.

[58] Jobbágy E G, Jackson R B. The distribution of soil nutrients with depth: global patterns and the imprint of plants. Biogeochemistry, 2001, 53(1): 51-77.