

DOI: 10.5846/stxb201909031826

王楠, 潘小承, 白尚斌, 张拓. 酸雨对毛竹入侵阔叶林缓冲区根系形态及分布格局的影响. 生态学报, 2020, 40(13): 4670-4678.

Wang N, Pan X C, Bai S B, Zhang T. Effects of acid rain on root morphology and distribution pattern in the buffer zone of broad-leaved forest invaded by Moso bamboo. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(13): 4670-4678.

## 酸雨对毛竹入侵阔叶林缓冲区根系形态及分布格局的影响

王楠<sup>1,2</sup>, 潘小承<sup>2,\*</sup>, 白尚斌<sup>2</sup>, 张拓<sup>3</sup>

1 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040

2 浙江农林大学浙江省森林生态系统碳循环与固碳减排重点实验室, 杭州 311300

3 西华师范大学环境科学与工程学院, 南充 637002

**摘要:**为明确亚热带毛竹与阔叶树根系对酸雨的适应策略,于2017—2018年在浙江省杭州临安天目山国家级自然保护区毛竹入侵阔叶林过渡区开展酸雨模拟试验,选取T1(pH=4.0)、T2(pH=2.5)、CK(pH=5.5)3个模拟酸雨梯度,分析不同强度酸雨作用下毛竹与阔叶树的根系变化。结果表明:T1对阔叶树根系形态指标具有显著的抑制作用( $P<0.05$ ),导致阔叶树根系的总根长、总表面积、总体积及和细根比根长分别下降了39.9%、39.4%、42.3%和16.2%;T2对毛竹和阔叶树根系指标均有显著的抑制作用( $P<0.05$ ),导致毛竹的根系总根长、总表面积、总体积及细根比根长分别下降了41.5%、42.9%、46.4%和15.1%,阔叶树根系分别下降了60.2%、63.3%、61.8%和20.5%。随着酸雨强度的增加,林内根系生物量密度减少,毛竹将更多的根系置于土壤表层。在水平方向上阔叶树根系则随离树距离的增加而逐渐减少,毛竹2—5 mm径级根系生物量在离竹20 cm,离树40 cm和20 cm之间差异显著( $P<0.05$ )。pH、有机质、可溶有机碳、碱解氮、有效磷和速效钾对毛竹的根系可塑性具有显著的影响( $P<0.05$ )。这些结果表明,毛竹在酸雨作用下利用根系形态可塑性实现种群竞争优势。

**关键词:**毛竹;酸雨胁迫;入侵;根系形态;地下竞争

## Effects of acid rain on root morphology and distribution pattern in the buffer zone of broad-leaved forest invaded by Moso bamboo

WANG Nan<sup>1,2</sup>, PAN Xiaocheng<sup>2,\*</sup>, BAI Shangbin<sup>2</sup>, ZHANG Tuo<sup>3</sup>

1 College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 Zhejiang Provincial Key Laboratory of Carbon Cycling in Forest Ecosystems and Carbon Sequestration, Zhejiang Agricultural and Forestry University, Hangzhou 311300, China

3 College of Environmental Science and Engineering, China West Normal University, Nanchong 637002, China

**Abstract:** Acid rain is an important phenomena in global climate change and it can strongly influence forest ecology. Many studies have shown the impacts of acid rain on root morphology, but the results are very different due to the different species and environmental conditions. Till now, the effects of acid rain on the root morphology of Moso bamboo has not been reported. Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*), an economically important plant, is often cultivated not only for its delicious shoots and versatile culms, but also as an important biomass resource in southern China. However, with its robust growth and strong rhizomes, Moso bamboo populations have been expanding rapidly into adjacent forests. The ability of Moso bamboo plant to respond to competition through root plasticity may be an important trait for the species, but little information

**基金项目:**国家自然科学基金项目(31770680);浙江省自然科学基金项目(LY15C160005, LQ19C160013).

**收稿日期:**2019-09-03; **修订日期:**2020-02-12

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 41217642@qq.com

is available on how root systems respond to belowground competition during simulated acid rain. To provide baseline information on the morphological plasticity of the response of Moso bamboo roots during the simulated acid rain we continuously mixed Moso bamboo and broad-leaved forest (transition forest). Three gradients of simulated acid rain treatment including pH 2.5, 4.0 and CK (lake water) were designed to determine the effects of the simulated acid rain on root plasticity in transition forest. This study was conducted in a typical transition zone in the TianMu Mountain Nature Reserve, Zhejiang Province, China, where there is ongoing bamboo expansion. Rhizome and root from transition forest was collected by the soil core method to analyze root morphological parameters. The results showed that (1) T1 (pH = 4.0) treatment significantly inhibited the root system of broad-leaved trees ( $P < 0.05$ ), resulting in 39.9%, 39.4%, 42.3% and 16.2% decrease in total root length, total surface area, total volume, and special root length, respectively. T2 (pH = 2.5) treatment significantly inhibited the growth of Moso bamboo and broad-leaved trees ( $P < 0.05$ ). (2) In the vertical direction, the root system biomass of Moso bamboo in 0—10cm soil layer increased from 81.9% of all root biomass in CK to 87.2% in T2. Simultaneously, the root biomass of broad-leaved trees shifted from the upper to lower soil layers. The root system of Moso bamboo managed to place more biomass in upper soil layers when it encountered other trees, allowing it to gain a competitive advantage. (3) In the horizontal direction, the root biomass of Moso bamboo did not significantly decline with an increase in distance from the sample tree, while the root biomasses of broad-leaved trees decreased with the increasing distance from the sample tree. The inhibition of acid rain on root system was independent of horizontal distance. (4) The pH, organic matter, soluble organic carbon, soil respiration rate, available nitrogen, available phosphorous and available potassium had significant effects on root plasticity of Moso bamboo ( $P < 0.05$ ). It can be seen that, under simulated acid rain, the morphological plasticity of Moso bamboo roots is stronger than that of broad-leaved trees, showing an overall trend of accelerating invasion. Moso bamboo would outcompete trees in the belowground environment. It is of great significance to clarify the competitive position of root plasticity under simulated acid rain for forestry management.

**Key Words:** Moso bamboo; acid rain; invasion; root morphology; belowground competition

酸雨作为全球性环境问题之一,已受到国际社会的普遍关注<sup>[1]</sup>。我国酸雨区面积仍不断扩大,危害程度逐渐加重,已超过国土面积的 40%,其中亚热带地区的酸雨污染尤为严重<sup>[2]</sup>。浙江位于我国中亚热带,全省平均酸雨率超过 80%,是酸雨问题发生的典型区域<sup>[3]</sup>。酸雨不仅对植物叶片造成直接的损害,使叶片变黄甚至脱落,影响植物光合作用,而且可以导致土壤酸化,造成钾、钙、镁等营养元素淋溶,从而使土壤贫瘠,影响植物正常生长发育<sup>[4]</sup>。由于自然环境中部分植物群落对酸雨敏感且抗性较差,导致该区域植被群落完全消失或发生群落演替而引起重大的结构变化,给森林生态系统带来严重的影响和破坏<sup>[5]</sup>。毛竹 (*Phyllostachys pubescens*) 为禾本科刚竹属,单轴散生型常绿乔木状竹类植物,世界上 85% 的毛竹生长在我国长江以南地区<sup>[6]</sup>。毛竹种群的地下根茎克隆生长过程使其具有很强的水平扩展能力,通过地下竹鞭向邻近异质小生境拓殖,实现毛竹向周围林地不断扩张,并在成功入侵其他林分后演变为毛竹单一优势群落,降低生态系统多样性<sup>[7-8]</sup>。近年来,酸雨胁迫下的毛竹入侵导致生态系统重新构建过程引起了科研人员的高度关注和浓厚兴趣,但大多仅涉及酸雨对毛竹凋落物分解、生理生化性质等方面<sup>[9]</sup>。研究发现,酸雨胁迫初期的毛竹净光合速率无显著变化,毛竹可以通过调节保护酶活性、提高渗透调节能力和释放 VOCs 等方式来提高适应环境的能力。随胁迫时间延长,高浓度酸雨处理下毛竹叶片净光合速率逐渐降低,毛竹的生理生化反应被抑制<sup>[10]</sup>。但事实证明,长期的酸雨胁迫加剧了毛竹入侵对自然生态系统稳定性的威胁<sup>[11]</sup>,毛竹在生理生化反应被抑制的条件下如何入侵其他林分的适应机制尚未见报道。

毛竹通过地下鞭根向邻近森林逐渐扩张的过程能够引起地下根系竞争<sup>[12]</sup>。地下根系竞争会引起根系形态及分布格局的变化,这是植物种群克服环境异质性的的重要途径,根系发达会使植物在长期竞争中占优势,其中形态可和生物量的响应是植物适应环境变化的一种重要模式<sup>[13-14]</sup>。为明确酸雨胁迫下毛竹与阔叶树根系

的变化,掌握毛竹在竞争中优势地位的变化趋势,本文在天目山国家级自然保护区毛竹向阔叶林扩张的典型区域,设置 2 种酸雨胁迫模式 T1 (pH=4.0)、T2 (pH=2.5) 及喷洒天然湖水作为对照 CK (pH=5.5),比较 3 种处理对毛竹与阔叶树的根系生物量密度、形态等的参数差异,以及土壤理化性质的特征变化,探讨毛竹根系生物量及其形态特征受酸雨胁迫的变化规律,揭示毛竹阔叶林根系在酸雨胁迫中的反应,为评价毛竹入侵对生态功能的影响提供理论依据。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究地区概况

研究区域位于浙江省杭州临安天目山国家级自然保护区 (30°18'30"—30°21'37"N, 119°24'11"—119°27'11" E),保护区海拔 300—1500 m,年平均气温 8.9—15.8℃,最冷月气温 2.6—3.4℃,极端最低气温 -20.2℃ 最热月气温 19.9—28.1℃,无霜期 209—235 d,年平均降雨量 1400 mm<sup>[15]</sup>。其森林植被大体分为 6 种类型:常绿阔叶林,常绿落叶阔叶混交林,落叶阔叶林,针阔混交林,针叶林、毛竹林。毛竹林主要分布在海拔 350—950m。林冠层树种主要有青冈 (*Cyclobalanopsis glance*)、木荷 (*Schima superba*)、苦槠 (*Castanopsis sclerophylla*)、毛竹 (*Phyllostachys pubescens*) 等;灌木层有毛花连蕊茶 (*Camellia fraternal*)、山矾 (*Symplocos caudate*) 和山胡椒 (*Lindera glauca*) 等;草本层有菊科 (*Compositae*)、禾本科 (*Gramineae*)、鳞毛蕨科 (*Dryopteridaceae*) 等植物<sup>[16]</sup>。

### 1.2 试验样地设计

2017 年 3 月,根据浙江省杭州临安天目山国家级自然保护区毛竹—阔叶林的分布情况,在毛竹向阔叶混交林(青冈、苦槠)扩张区域布设 3 块实验样地,每个样地宽 5 m,长 25 m。采用随机区组设计,在每块样地内各设置 3 个 5 m×5 m 的样方,样方间预留 5 m 宽的缓冲带,共计 9 个模拟酸雨实验样方。在样方离地高度 2 m 处设置透明聚氯乙烯遮雨棚,减少自然降雨对样地的影响。参照临安市以往的常规酸雨监测资料<sup>[17]</sup>,按照 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>: HNO<sub>3</sub>=8:1 的摩尔比配置模拟酸雨母液,再用母液与去离子水配成相应 pH 值的模拟酸雨。设置对照 CK (pH=5.5)、T1 (pH=4.0)、T2 (pH=2.5) 3 个模拟酸雨处理,其中对照为当地的天然湖水。自 2017 年 7 月开始模拟酸雨处理,喷淋频率为每月 3 次。每个样方每次喷洒量为 10 L<sup>[18]</sup>。

### 1.3 取样与测定

#### 1.3.1 植物根系测定

2018 年 7 月在样地内进行取样,采用根钻法(内径 10 cm)在每个样方内设置 6 个采样点分 3 层(0—10, 10—20, 20—30 cm)钻取土样,6 个采样点位置分别离竹距离为 20、40、60 cm 和离树距离为 20、40、60 cm。将土样带回实验室,用 60 目标准土壤筛(0.28 mm 孔径)将根系与土壤分离,将毛竹鞭根与阔叶树根分开,用自来水反复冲洗干净,利用 EPSON 根系扫描仪获得根系样品图像,采用 WinRHIZO Pro STD1600+型根系图像分析系统(Regent Instruments Inc., Quebec, Canada)进行分析。各层根系按照直径≤2 mm、2—5 mm、>5 mm 分为 3 级,用电子天平(瑞士 Metler)准确测量竹鞭及每级根系的鲜重并记录,后置于 80℃ 烘箱(德国 Binder)中烘干至恒重(24 h)计算根系生物量(g/m<sup>2</sup>)。根系生物量计算公式为:

$$\text{根生物量}(\text{g}/\text{m}^2) = \text{平均每土芯根干质量}(\text{g}) / [\pi \times (0.1/2)^2]$$

式中,0.1 为根钻内径(m)。

#### 1.3.2 土壤理化性质测定

土壤 pH 值用土:水=1:2.5 浸提,电位法测定;土壤溶解有机碳(Soil dissolved organic carbon, DOC)含量使用高纯度水浸提,取上清 0.45 μm 滤膜后使用岛津 TOC-VCPH 分析仪测定;碱解氮(Available nitrogen, AN)含量采用碱解蒸馏法测定<sup>[19]</sup>;有效磷(Available phosphorous, AP)含量采用钼锑抗分光光度法测定<sup>[20]</sup>;速效钾(Available potassium, AK)含量采用火焰原子吸收法测定;土壤有机质(Organic matter, OM)含量测定采用重铬酸钾容量法<sup>[21]</sup>。

### 1.4 数据处理

使用 SPSS 软件(IBM SPSS Statistics 22 for WINDOWS)进行数据统计分析;采用 Pearson 法进行相关性分

析,差异显著性检验采用 Duncan 法。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同酸雨处理的根系形态

模拟酸雨对毛竹和阔叶树根系的总根长、总表面积、总体积及细根比根长均有显著影响 ( $P < 0.05$ ) (表 1)。与 CK (pH=5.5) 相比, T1 (pH=4.0) 对阔叶树具有显著的抑制作用 ( $P < 0.05$ ), 导致阔叶树根系的总根长、总表面积、总体积及细根比根长分别下降了 39.9%、39.4%、42.3% 和 16.2%, 对毛竹根系形态没有显著影响。T2 (pH=2.5) 对毛竹和阔叶树均有显著的抑制作用 ( $P < 0.05$ ), 导致毛竹的根系总根长、总表面积、总体积及细根比根长分别下降了 41.5%、42.9%、46.4% 和 15.1%, 阔叶树根系的总根长、总表面积、总体积及细根比根长分别下降了 60.2%、63.3%、61.8% 和 20.5%。另外, T1 (pH=4.0) 对毛竹细根比根长具有促进作用, 对阔叶树细根比根长具有抑制作用。

表 1 毛竹、阔叶树根系形态在不同酸雨处理样地 0—30 cm 土层的差异

Table 1 The difference of root morphological characteristics of Moso bamboo and broadleaved trees in 0—30 cm soil layer under different acid rain treatments

植物种 Plant species	处理 Treatment	总根长 Total root length/ (m/m <sup>2</sup> )	总根表面积 Total root surface area/(10 <sup>2</sup> cm <sup>2</sup> /m <sup>2</sup> )	总根体积 Total root volume/ (cm <sup>3</sup> /m <sup>2</sup> )	细根(≤ 2 mm)比根长 Special root length/ (m/g)
毛竹 Moso bamboo	CK	5367.3±426.5a	3756.6±314.2a	11872.6±1543.6a	5.76±0.46a
	T1	5177.3±531.7a	3942.3±288.6a	1 668.3±1012.7a	6.31±0.32a
	T2	4139.7±466.2c	4143.6±195.7c	8366.7±884.6c	4.89±0.37b
阔叶树 Broadleaf tree	CK	1642.3±289.3a	877.3±104.1a	4016.3±533.6a	6.49±0.57a
	T1	986.7±189.4b	531.7±57.4b	2322.6±336.4b	5.44±0.45b
	T2	653.3±112.3c	322.0±44.3c	1532.8±144.1c	5.16±0.54c

不同小写字母表示同一种植物不同处理间在 0.05 水平上的差异显著 ( $P < 0.05$ ); CK: pH=5.5; T1: pH=4.0; T2: pH=2.5

### 2.2 不同酸雨处理根系生物量的垂直分布格局

由表 2 可知, 0—30 cm 土层中, 3 种处理的毛竹根系和阔叶树细根的生物量密度自上而下均表现为逐渐下降的趋势, 但毛竹鞭根和阔叶树的 2—5 mm 及 >5 mm 径级根系表现有所不同, 毛竹鞭根呈现自上而下不断增加的趋势, 阔叶树 2—5 mm 径级根系表现为在 0—10 cm 土层中最高, 20—30 cm 次之, 而 10—20 cm 最小, 阔叶树 >5 mm 径级根系表现为在 20—30 cm 土层中最高, 10—20 cm 次之, 而 0—10 cm 最小。在同一土层中, T2 对毛竹根系和鞭根生物量及阔叶树细根生物量具有显著抑制作用 ( $P < 0.05$ ), 而 T1 仅对阔叶树 2—5 mm 及 >5 mm 径级根系生物量具有显著抑制作用 ( $P < 0.05$ )。

表 2 毛竹、阔叶树根系和竹鞭生物量密度在不同酸雨处理样地的垂直分布

Table 2 Vertical Distribution of Root and rhizomes Biomass Density of moso bamboo and broad-leaved trees with different acid rain treatments

土层 Soil layer/cm	处理 Treatment	毛竹根系和竹鞭生物量/(g/m <sup>2</sup> ) Biomass of root and rhizomes of moso-bamboo			阔叶树根系生物量/(g/m <sup>2</sup> ) Root biomass of broad-leaved trees		
		≤ 2 mm	2—5 mm	竹鞭	≤ 2 mm	2—5 mm	>5 mm
0—10	CK	356.17±51.32a	128.34±32.54a	1124.56±185.36a	53.67±17.86a	43.22±12.31a	9.89±5.24a
	T1	358.51±31.64a	111.54±6.78a	1086.55±254.37a	28.42±5.66b	25.56±3.64b	8.76±3.71a
	T2	188.75±22.43b	60.23±8.85b	548.59±107.68b	17.56±2.87c	15.44±3.98c	3.58±0.87b
10—20	CK	121.67±15.47a	87.67±14.52a	1578.68±211.88a	31.58±15.78a	26.19±7.77a	10.38±4.64a
	T1	158.66±29.37a	96.35±11.24a	1364.57±574.66a	12.13±1.64b	11.37±1.62b	10.87±2.11a
	T2	68.67±6.67b	32.31±6.67b	667.38±69.75b	8.77±1.56c	7.69±1.09c	3.23±0.42b
20—30	CK	91.37±12.98a	85.67±8.86a	1931.56±154.91a	29.31±15.37a	39.68±11.09a	19.69±6.63a
	T1	95.76±11.66a	81.44±5.72a	1859.76±767.54a	9.51±1.08b	23.64±4.17b	15.43±4.52a
	T2	30.21±5.89b	21.69±4.34b	884.58±108.67b	5.46±0.95c	14.57±4.49c	6.97±2.33b

不同小写字母表示同一土层不同处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )

由表 2 还可以看出,不同土层不同处理的根系分布比例不尽相同。在 CK 样地中,阔叶树 0—10、10—20、20—30 cm 土层根系生物量分别占总根量的 29.7%、32.2%、38.1%, T1 样地中分别为 30.2%、30.9%、38.9%, T2 样地中分别为 32.3%、30.5%、37.2%。另外,在 CK 样地中,毛竹在 0—10、10—20、20—30 cm 土层中的根系生物量分别占各层总生物量的 81.9%、75.4%、66.6%, T1 样地中分别为 88.2%、88.1%、78.5%, T2 样地中分别为 87.2%、83.7%、65.8%,可见在酸雨作用下,尤其是弱酸酸雨作用下,各土层毛竹根系生物量占总生物量比重增加,表现为向阔叶林加快扩张的趋势,同时趋向表层分布的主要是毛竹吸收根系,而阔叶树根系则向深层发展。

### 2.3 不同酸雨处理根系生物量的水平分布格局

由表 3 可以看出,毛竹  $\leq 2$  mm 径级根系离竹距离 20 cm 处生物量最高,CK、T1、T2 处理样地分别为 747.52、656.77、516.75 g/m<sup>2</sup>,离树 20 cm 处生物量最小,分别为 211.33、256.37、207.49 g/m<sup>2</sup>,其余水平分布点间差异均不显著( $P>0.05$ )。毛竹 2—5 mm 径级根系则表现为离竹 40 cm、60 cm、离树 60 cm 处根系生物量差异不显著( $P>0.05$ ),与离竹 20 cm、离树 40 cm 和 20 cm 处根系生物量差异显著( $P<0.05$ ),在阔叶树根系周围分布有大量毛竹根系,而阔叶树 3 种径级根系的生物量均随离树距离增加、离竹距离减小,呈现显著下降趋势,毛竹周围仅有少量阔叶树根系分布。在 T1 和 T2 处理样地中,离竹 20 cm 处,无 $>5$  mm 阔叶树根系分布。

表 3 不同径级根系生物量密度在不同酸雨处理样地 0—30 cm 土层的水平分布变化

处理 Treatment	根径/mm Diameter	植物种类 Plant species	离竹距离 Distance from the bamboo			离树距离 Distance from the tree		
			20 cm	40 cm	60 cm	60 cm	40 cm	20 cm
			CK	$\leq 2$	毛竹/(g/m <sup>2</sup> )	747.52±75.66a	521.39±61.85b	564.68±57.31b
		阔叶树/(g/m <sup>2</sup> )	36.51±14.44c	75.14±33.21b	125.67±38.42b	134.66±52.13b	167.58±51.22b	268.16±42.79a
	2—5	毛竹/(g/m <sup>2</sup> )	396.97±41.37a	315.21±55.46ab	277.35±48.66b	293.58±59.99b	161.54±53.32c	109.88±30.14c
		阔叶树/(g/m <sup>2</sup> )	28.44±3.16e	61.32±15.41d	88.46±12.31c	98.54±8.85c	137.62±15.24b	221.37±60.02a
	>5	阔叶树/(g/m <sup>2</sup> )	6.25±0.51d	28.94±6.12c	51.37±15.62b	68.18±25.43b	85.40±18.83ab	122.67±36.85a
T1	$\leq 2$	毛竹/(g/m <sup>2</sup> )	656.77±53.32a	499.13±47.21b	483.21±50.79b	542.29±56.16b	417.87±39.12b	256.37±40.35c
		阔叶树/(g/m <sup>2</sup> )	12.31±2.54d	55.35±10.67c	111.44±20.13b	122.12±25.67b	144.38±20.69b	199.64±25.37a
	2—5	毛竹/(g/m <sup>2</sup> )	358.71±51.24a	298.65±38.67ab	255.73±19.58b	264.35±40.19b	137.86±22.46c	88.81±15.76d
		阔叶树/(g/m <sup>2</sup> )	15.84±6.67e	48.66±8.56d	71.32±6.98c	83.24±8.71c	122.36±16.26b	198.97±22.47a
	>5	阔叶树/(g/m <sup>2</sup> )	0.00±0e	21.55±5.36d	47.21±5.98c	55.77±9.68bc	70.36±9.45b	110.85±13.54a
T2	$\leq 2$	毛竹/(g/m <sup>2</sup> )	516.75±66.15a	405.66±43.12b	358.65±53.72b	361.24±37.52b	291.82±45.43b	207.49±30.13c
		阔叶树/(g/m <sup>2</sup> )	9.85±6.98d	33.12±5.87c	82.38±10.84b	97.54±18.42b	100.87±16.31b	158.51±20.81a
	2—5	毛竹/(g/m <sup>2</sup> )	321.54±41.63a	255.36±38.45ab	241.37±24.91b	211.65±33.40b	105.32±16.75c	77.26±13.65c
		阔叶树/(g/m <sup>2</sup> )	6.15±2.87e	32.15±15.24d	55.63±6.41c	60.82±9.03c	105.50±11.67b	155.08±20.40a
	>5	阔叶树/(g/m <sup>2</sup> )	0.00±0e	10.30±8.75d	33.24±8.63c	35.47±11.49c	58.65±6.77b	88.10±16.70a

同行不同小写字母表示相同处理相同径级的毛竹、阔叶树根系生物量密度在不同水平分布点间的差异显著 ( $P<0.05$ )

在过渡区中,在不同酸雨处理的毛竹和阔叶树根系水平分布特征不同(图 1),毛竹和阔叶树根系总生物量在 CK 中最高,在 T2 中最低,且毛竹和阔叶树根系在 CK 与 T2 之间的生物量差异显著( $P<0.05$ ),而在 CK 与 T1 之间的差异不显著( $P>0.05$ )。由此可看出,强酸酸雨对毛竹和阔叶树根系均具有显著的抑制作用,且与离竹距离和离树距离的变化无关。

### 2.4 不同酸雨处理的土壤理化性质

模拟酸雨对毛竹阔叶混交林土壤 pH 值、OM、DOC、AN、AP、AK 含量的影响呈差异显著水平(表 4)。通过比较发现,T2 土壤的平均 pH 值比 CK 土壤的低 19.23%,T1 土壤的平均 pH 值比 CK 土壤的低 7.69%。T2 土壤有机质比 CK 土壤的低 39.83%,T1 土壤的有机质比 CK 土壤的低 25.19%。T1 土壤的 DOC、AN、AP、AK 含量分别是 CK 土壤的 0.81 倍、1.40 倍、1.05 倍和 0.83 倍,T2 土壤的 DOC、AN、AP、AK 含量分别是 CK 土壤

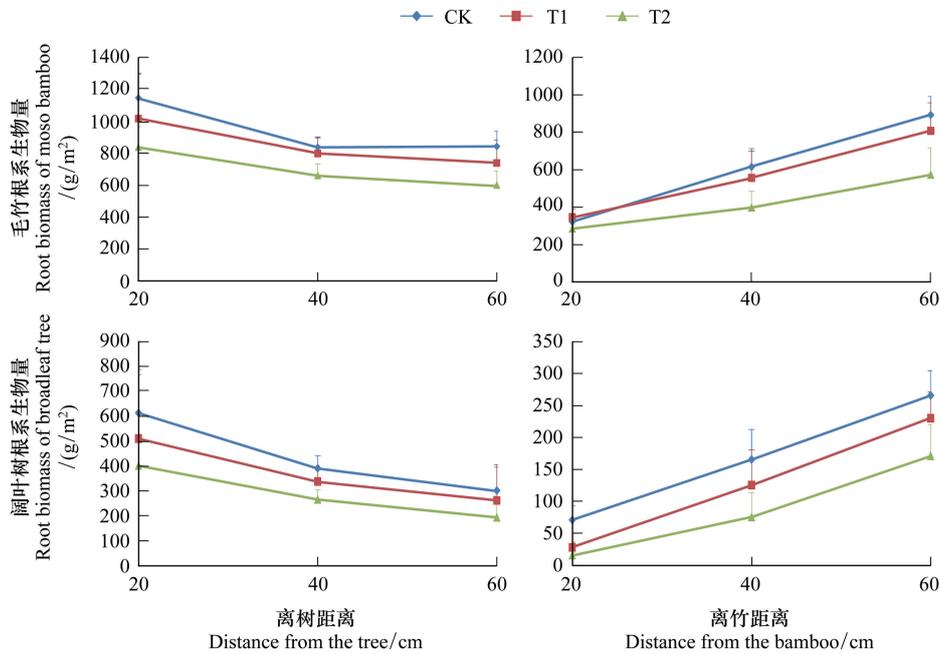


图 1 不同酸雨处理的根系水平分布

Fig.1 Horizontal distribution of root system under different acid rain treatments

CK: pH=5.5; T1: pH=4.0; T2: pH=2.5

的 0.61 倍、1.61 倍、1.68 倍和 0.68 倍。由此可见,不同强度的酸雨对毛竹入侵阔叶林过渡区的土壤理化性质具有显著影响( $P<0.05$ )。

表 4 不同酸雨处理样地的土壤理化性质

Table 4 Soil physicochemical properties of the sample sites under different acid rain treatments

处理 Treatment	pH	有机质 OM/(g/kg)	可溶性有机碳 DOC/(mg/kg)	碱解氮 AN/(mg/kg)	有效磷 AP/(mg/kg)	速效钾 AK/(mg/kg)
CK	5.2±0.05a	56.32±4.35a	145.26±11.33a	161.87±22.39c	3.48±0.44b	45.37±4.22a
T1	4.8±0.05b	42.13±5.63b	118.33±9.57b	226.33±20.18b	3.66±0.13b	37.87±2.33b
T2	4.2±0.04c	33.89±4.48c	88.61±10.98c	261.37±12.64a	5.83±0.86a	30.75±3.29c

表中数据表示为平均值±标准差;同列不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著 ( $P<0.05$ );M:土壤有机质 Organic matter;DOC:土壤溶解有机碳 Soil dissolved organic carbon;AN:碱解氮 Available nitrogen;AP:有效磷 Available phosphorous;AK:速效钾 Available potassium

### 2.5 毛竹根系与土壤性质的关系

毛竹根系、竹鞭的形态特征与土壤性质的相关性分析表明(表 5):pH、有机质、可溶有机碳对毛竹的总根长、总根表面积、总根体积和生物量的影响差异极显著 ( $P<0.01$ )。碱解氮对毛竹的总根长、总根体积和生物量的影响差异极显著 ( $P<0.01$ ),对总根表面积的影响差异显著 ( $P<0.05$ )。有效磷对毛竹的总根长、总根表面积、总根体积和细根比根长的影响差异显著 ( $P<0.05$ ),对生物量的影响差异显著 ( $P<0.05$ )。速效钾对毛竹总根长和生物量的影响差异极显著 ( $P<0.05$ ),对总根表面积和总根体积的影响差异显著 ( $P<0.05$ )。

### 3 讨论与结论

在长期酸雨胁迫下,毛竹表现出较高适应性,使得毛竹入侵阔叶树的速度发生规律性变化。毛竹根系形态变化及生物量分布是毛竹对酸雨胁迫的重要适应策略,根系形态可塑性表现为细根比根长、根系生物量密度及分布等多种因素,酸雨对这些因素及土壤环境均具有不同程度的影响<sup>[22]</sup>。

表 5 毛竹根系的形态特征、生物量与土壤理化性质的相关系数( $r$ )Table 5 Correlation coefficients ( $r$ ) between soil physicochemical properties and root morphology, biomass of moso bamboo

理化性质 Physicochemical properties	总根长 Total root length	总根表面积 Total root surface area	总根体积 Total root volume	细根比根长 Special root length	生物量 Biomass
pH	0.865 **	0.924 **	0.896 **	0.581	0.821 **
有机质 OM	0.910 **	0.843 **	0.914 **	0.408	0.923 **
可溶性有机碳 DOC	0.872 **	0.896 **	0.725 *	0.510	0.836 *
碱解氮 AN	-0.896 **	-0.766 *	-0.871 **	-0.332	-0.945 **
有效磷 AP	-0.758 *	-0.648 *	-0.706 *	-0.686 *	-0.812 **
速效钾 AK	0.841 **	0.766 *	0.689 *	0.754	0.903 **

\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ 

### 3.1 酸雨胁迫的毛竹入侵

植物的种间竞争除了争夺光资源以外,还表现在植物根系对土壤养分吸收利用能力上<sup>[23]</sup>。根系形态可塑性是衡量根系竞争策略的重要指标,多数学者认为根长、根体积、细根比根长等指标的增加有利于增强根系竞争力<sup>[24]</sup>,刘骏<sup>[25]</sup>等对毛竹向常绿阔叶林扩张过程中细根策略的研究发现,毛竹在与阔叶树竞争的过程中,细根比根长显著增加,提高了环境的适应对策,达到种群扩张的目的。本研究发现,弱酸酸雨对毛竹的根系形态没有显著影响,但是对阔叶树的根系形态具有显著的影响。毛竹与阔叶林生态适应力和耐受力不同是毛竹种群的扩散蔓延的主要原因,毛竹种群呈现加快扩张趋势。而强酸酸雨对毛竹和阔叶树的根系总根长、总根表面积、总根体积和细根比根长均具有显著的抑制作用,这说明酸雨胁迫下毛竹与阔叶林的地下根系竞争强度减弱,但毛竹表现出较强的可塑性反应,这意味着毛竹更能够适应酸雨胁迫环境,获得更大的竞争优势,从而仍保持入侵趋势。当酸雨强度进一步提高时,毛竹与阔叶林的地下根系都将失去竞争力,同时自然生态系统遭到严重破坏,甚至该区域植被群落完全消失或发生群落演替而引起重大的结构变化。

根系的广布性是根系形态可塑性的特征之一,生物量表征着根系的广布性,反映了植物对土壤资源的竞争能力<sup>[26]</sup>。本研究发现,毛竹细根生物量高于常绿阔叶林,表现出较高的生物量可塑性,发达的根系占据较大的土壤空间,能够获取更多的养分和水分资源。不同酸雨处理各土层中根系分布的比例不尽相同,在酸雨胁迫下,毛竹在土壤表层的根系生物量占有比例增加,可能是由于土壤中容易被利用植物的水分和养分大都分布在土壤表层,酸雨酸度在一定阈值范围内可以促进毛竹获得更大的竞争优势。

生物量水平分配的改变是克隆植物适应异质性环境的结果,植物为了从土壤中吸收更多的水分和营养物质,加速根系生长,增加根系生物量,这是毛竹对资源异质性的一种适应对策<sup>[27-29]</sup>。资源的异质性和干扰的随机性导致了毛竹在生物量分配格局上的差异,反映了毛竹在酸雨胁迫下的生长策略以及在资源有限条件下对维持自身生存和发展的各项功能做出选择的一种权衡。阔叶树各径级根系在不同土层中的水平分布表现为距树干距离增加而减少的趋势,同时酸雨胁迫下毛竹根系的水平分布格局也发生了明显的变化,毛竹根系的水平分布则表现为距主干距离增加,根系减少未见明显趋势,在阔叶树周围分布有大量毛竹根系。随着与毛竹的接近,阔叶树根系不断下降,在毛竹周围有少量的阔叶树根系分布,这说明酸雨显著抑制了阔叶树的根系可塑性发育,从而加速了毛竹入侵。

### 3.2 毛竹入侵的影响因子

土壤条件是林木根系形态分布的主要影响因素之一,其中土壤酸碱度是对外界环境变化反应最敏感的土壤理化性质,对土壤的微生物活动以及植物根系生长发育都有很大的影响<sup>[30-31]</sup>。本研究中毛竹入侵阔叶林形成的混交林中,土壤 pH 值随着酸雨强度的增加而降低。土壤酸化过程中,土壤的分解与矿化过程加快,造成钾、钙、镁等营养元素淋溶,关键养分元素缺乏导致植物根系发育受阻,抑制了植物根系可塑性发育<sup>[32]</sup>。氮素通常是限制植物根系发育的因子,增加氮素能够促进植物根系生长发育,使植物在竞争中占据优势地位<sup>[33]</sup>。酸雨中的氮氧化物在一定程度上增加土壤中的氮素,而酸雨通过抑制了植物根系生长,降低了土壤氮

素的利用<sup>[34]</sup>,提高土壤氮素含量。因此,酸雨胁迫下,毛竹能够更快适应土壤养分含量变化实现成功入侵。另一方面,毛竹具有生长速度快和养分吸收能力强的特性,较高的土壤养分可以促进毛竹根系的快速生长,有利于毛竹入侵和扩散<sup>[35]</sup>。由于入侵物种和被取代的物种适应性的差异,因而根性可塑性的物种在竞争中处于相对优势。建议深入研究毛竹入侵对酸雨胁迫的入侵策略需要将根系形态可塑性、生理可塑性和生长动态可塑性等多个方面相结合,综合考虑根系可塑性在竞争中的表现,才能全面揭示酸雨胁迫下毛竹入侵阔叶林的驱动机制。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Zhang X Y, Jiang H, Jin J X, Xu X H, Zhang Q X. Analysis of acid rain patterns in northeastern China using a decision tree method. *Atmospheric Environment*, 2012, 46: 590-596.
- [ 2 ] 牟永铭, 朱光良. 基于 GIS 技术的浙江省酸雨区分布研究. *科技通报*, 2005, 21(3): 356-359.
- [ 3 ] 宋晓东, 江洪, 余树全, 周国模, 宋瑜. 浙江省酸雨的空间分布格局及其未来变化趋势预测. *环境污染与防治*, 2009, 31(1): 13-16.
- [ 4 ] Ramlall C, Varghese B, Ramdhani S, Pammenter N W, Bhatt A, Berjak P, Sershen. Effects of simulated acid rain on germination, seedling growth and oxidative metabolism of recalcitrant-seeded *Trichilia dregeana* grown in its natural seed bank. *Physiologia Plantarum*, 2015, 153(1): 149-160.
- [ 5 ] 冯宗炜. 中国酸雨对陆地生态系统的影响和防治对策. *中国工程科学*, 2000, 2(9): 5-11, 28-28.
- [ 6 ] Li P H, Zhou G M, Du H Q, Li D S, Mo L F, Xu X J, Shi Y J, Zhou Y F. Current and potential carbon stocks in Moso bamboo forests in China. *Journal of Environmental Management*, 2015, 156: 89-96.
- [ 7 ] 李伟成, 杨慧敏, 高贵宾, 温星, 盛海燕. 覆盖对中小径级毛竹林地土壤细菌群落的影响. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2018, 44(1): 49-58.
- [ 8 ] 杨清培, 郭英荣, 兰文军, 宋庆妮, 杨光耀. 竹子扩张对阔叶林物种多样性的影响: 两竹种的叠加效应. *应用生态学报*, 2017, 28(10): 3155-3162.
- [ 9 ] 季晓燕, 江洪, 洪江华, 马元丹. 模拟酸雨对亚热带三个树种凋落叶分解速率及分解酶活性的影响. *环境科学学报*, 2013, 33(7): 2027-2035.
- [ 10 ] 项敬银, 俞飞, 伊力塔, 陈敏斯. 模拟酸雨和镉复合处理对秃瓣杜英生长和荧光参数的影响. *生态学报*, 2018, 38(15): 5443-5451.
- [ 11 ] 陈晓旋, 安婉丽, 陈优阳, 刘旭阳, 金强, 王维奇. 模拟酸雨对福州平原水稻田土壤化学结合态有机碳含量的影响. *环境科学学报*, 2018, 38(12): 4796-4804.
- [ 12 ] 沈蕊, 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 王楠, 温国胜, 陈娟. 毛竹种群向针阔林扩张的根系形态可塑性. *生态学报*, 2016, 36(2): 326-334.
- [ 13 ] Meiners S J, Kong C H, Ladwig L M, Pisula N L, Lang K A. Developing an ecological context for allelopathy. *Plant Ecology*, 2012, 213(8): 1221-1227.
- [ 14 ] Wang H C, Tian G L, Chiu C Y. Invasion of Moso bamboo into a Japanese cedar plantation affects the chemical composition and humification of soil organic matter. *Scientific Reports*, 2016, 6: 32211.
- [ 15 ] 管杰然, 商天其, 伊力塔, 叶诺楠, 余树全. 天目山常绿落叶阔叶混交林优势种生物量变化及群落演替特征. *生态学报*, 2017, 37(20): 6761-6772.
- [ 16 ] 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 梁倩倩, 陈娟, 程艳艳, 沈蕊. 天目山保护区森林群落植物多样性对毛竹入侵的响应及动态变化. *生物多样性*, 2013, 21(3): 288-295.
- [ 17 ] 牛彧文, 蒲静姣, 邓芳萍, 齐冰. 1992—2012 年浙江省酸雨变化特征及成因分析. *中国环境监测*, 2017, 33(6): 55-62.
- [ 18 ] Liang G H, Liu X Z, Chen X M, Qiu Q Y, Zhang D Q, Chu G W, Liu J X, Liu S Z, Zhou G Y. Response of soil respiration to acid rain in forests of different maturity in southern China. *PLoS One*, 2013, 8(4): e62207.
- [ 19 ] Tete E, Viaud V, Walter C. Organic carbon and nitrogen mineralization in a poorly-drained mineral soil under transient waterlogged conditions: an incubation experiment. *European Journal of Soil Science*, 2015, 66(3): 427-437.
- [ 20 ] 梁晨, 殷书柏, 刘吉平. 三江平原碟形洼地-岛状林土壤氮磷空间分布及生态化学计量特征. *生态学报*, 2019, 39(20): 7679-7685.
- [ 21 ] 宋庆妮, 杨清培, 刘骏, 余定坤, 方楷, 徐佩, 何宇娟. 毛竹扩张对常绿阔叶林土壤氮素矿化及有效性的影响. *应用生态学报*, 2013, 24(2): 338-344.
- [ 22 ] 赵文瑞, 刘鑫, 张金池, 王玲, 谢德晋, 袁颖丹, 王金平, 王鹰翔. 添加酸雨酸度和硫氮比对麻栎林细根生长的影响. *林业科学*, 2017, 53(4): 158-165.
- [ 23 ] Rogers E D, Benfey P N. Regulation of plant root system architecture: implications for crop advancement. *Current Opinion in Biotechnology*, 2015,

- 32: 93-98.
- [24] Fortunel C, Fine P V A, Baraloto C. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. *Functional Ecology*, 2012, 26(5): 1153-1161.
- [25] 刘骏, 杨清培, 宋庆妮, 余定坤, 杨光耀, 祁红艳, 施建敏. 毛竹种群向常绿阔叶林扩张的细根策略. *植物生态学报*, 2013, 37(3): 230-238.
- [26] Fujii S, Kasuya N. Fine root biomass and morphology of *Pinus densiflora* under competitive stress by *Chamaecyparis obtusa*. *Journal of Forest Research*, 2008, 13(3): 185-189.
- [27] 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 余树全, 李艳华, 方飞燕. 天目山国家级自然保护区毛竹扩散过程的林分结构变化研究. *西部林业科学*, 2012, 41(1): 77-82.
- [28] 王鹏, 牟溥, 李云斌. 植物根系养分捕获塑性与根竞争. *植物生态学报*, 2012, 36(11): 1184-1196.
- [29] Makita N, Hirano Y, Mizoguchi T, Kominami Y, Dannoura M, Ishii H, Finér L, Kanazawa Y. Very fine roots respond to soil depth: biomass allocation, morphology, and physiology in a broad-leaved temperate forest. *Ecological Research*, 2011, 26(1): 95-104.
- [30] 唐琨, 朱伟文, 周文新, 易镇邪, 屠乃美. 土壤 pH 对植物生长发育影响的研究进展. *作物研究*, 2013, 27(2): 207-212.
- [31] Li Z Z, Zhang L, Deng B L, Liu Y Q, Kong F Q, Huang G X, Zou Q, Liu Q, Guo X M, Fu Y Q, Niu D K, Siemann E. Effects of Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) invasions on soil nitrogen cycles depend on invasion stage and warming. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, 24(32): 24989-24999.
- [32] Umemura M, Takenaka C. Changes in chemical characteristics of surface soils in hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) forests induced by the invasion of exotic Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) in central Japan. *Plant Species Biology*, 2015, 30(1): 72-79.
- [33] Song Q N, Ouyang M, Yang Q P, Lu H, Yang G Y, Chen F S, Shi J M. Degradation of litter quality and decline of soil nitrogen mineralization after moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) expansion to neighboring broadleaved forest in subtropical China. *Plant and Soil*, 2016, 404(1/2): 113-124.
- [34] 刘滔, 尹光彩, 刘菊秀, 梁国华, 吴建平. 酸沉降对南亚热带森林土壤主要元素的影响. *应用与环境生物学报*, 2013, 19(2): 255-261.
- [35] Shinohara Y, Kume T, Ichihashi R, Komatsu H, Otsuki K. Moso-bamboo forests in Japan: what are the effects of their area expansion on ecosystem services? *Journal of the Japanese Forest Society*, 2014, 96(6): 351-361.