

DOI: 10.5846/stxb201911122384

陈旭, 陈冬倩, 刘洪凯, 赵春周, 赵文太, 董智, 张永涛, 王延平. 黄河三角洲滨海盐碱地 11 个造林树种细根解剖性状对土壤条件的响应. 生态学报, 2021, 41(10): 4150-4159.

Chen X, Chen D Q, Liu H K, Zhao C Z, Zhao W T, Dong Z, Zhang Y T, Wang Y P. Responses of fine root anatomical traits of eleven tree species to the soil conditions in coastal saline-alkali stand sites of the Yellow River delta. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(10): 4150-4159.

黄河三角洲滨海盐碱地 11 个造林树种细根解剖性状对土壤条件的响应

陈旭^{1,4}, 陈冬倩¹, 刘洪凯¹, 赵春周², 赵文太³, 董智¹, 张永涛¹, 王延平^{1,*}

1 山东农业大学黄河下游森林培育国家林业局重点实验室, 泰安 271018

2 寿光国有机械林场, 潍坊 262716

3 山东省林业外资与工程项目管理站, 济南 250014

4 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

摘要: 细根作为植物与土壤连接的重要部位, 能够反映植物对生存环境的适应性。以黄河三角洲滨海盐碱地不同立地条件下 11 个造林树种为对象, 基于细根分支等级划分 1—4 级根序并进行解剖特征测定, 分析细根解剖性状对滨海盐碱地不同土壤条件的响应规律。结果表明: (1) 不同根序的细根直径存在显著差异, 细根直径随根序升高呈增大趋势, 而同根序的细根直径在不同树种间表现出显著的种间差异 ($P < 0.05$)。1—2 级细根皮层厚度、3—4 级细根导管密度在树种间的差异均达显著水平 ($P < 0.05$)。 (2) 在较为严重盐渍化土壤条件下 (立地 1), 细根皮层厚度较其他立地显著增大, 但细根导管密度较小; 在轻度盐碱立地条件下 (立地 3), 细根导管密度较大; 较为严重的盐碱立地具有更为发达的细根直径及维管柱直径。 (3) 树种 1—2 级细根解剖结构与土壤环境关系最为密切, 其中 1 级根直径与土壤 pH 值显著正相关 ($P < 0.05$), 与土壤硝态氮含量呈显著负相关 ($P < 0.05$)。对土壤理化性质与细根解剖性状的冗余分析表明, 前两个轴的特征值达 0.640 和 0.196, 土壤速效养分含量与轴一 (RDA1) 呈正相关, 低级根解剖性状则与轴二 (RDA2) 呈显著负相关。低级根解剖结构以及土壤的 pH 值能解释较多树种的差异性, 其中低级根直径与皮层厚度对盐碱环境表现出较强的响应。

关键词: 滨海盐碱地; 细根解剖结构; 土壤理化性质; 植被修复

Responses of fine root anatomical traits of eleven tree species to the soil conditions in coastal saline-alkali stand sites of the Yellow River delta

CHEN Xu^{1,4}, CHEN Dongqian¹, LIU Hongkai¹, ZHAO Chunzhou², ZHAO Wentai³, DONG Zhi¹, ZHANG Yongtao¹, WANG Yanping^{1,*}

1 Soil Erosion and Ecological Restoration Laboratory of Shandong Province, Forestry College of Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China

2 Shouguang National Forest Farm, Weifang 262716, China

3 Shandong Forestry Foreign Investment and Project Management Office, Jinan 250014, China

4 State Key Laboratory of Vegetation and Environment Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Science, Beijing 100093, China

Abstract: As an important link between plant and soil environment, fine roots can reflect the adaptability of plants to the living environment. Based on the functional traits of fine roots, exploration on mechanism of plants adaptive to environment would be significant for the vegetation restoration. In this study, 11 tree species in different stand sites of coastal saline-alkali land were selected, and six anatomical traits of 1—4 order fine roots were examined, including the fine root diameter,

基金项目: 山东省重点研发计划 (2017CXGG0314); 欧洲投资银行贷款山东沿海防护林建设项目 (SCSFP-KY-2)

收稿日期: 2019-11-12; 网络出版日期: 2021-03-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangyp@sdau.edu.cn

root cortex thickness, root stele diameter, the number of vessels, vessel diameter, and vessel density. At the same time, the soil physical and chemical properties in the forestlands where the fine roots of tree species are sampled were determined. The responses of fine root anatomical traits to soil environments were analyzed, and the study would provide a scientific basis for the vegetation restoration and plant community construct on coastal saline-alkali lands. The result showed that The fine root diameters of different orders were significantly different, and the fine root diameters increased with the increase of root order, while the fine root diameters of the same root order showed significant interspecific difference ($P < 0.05$). The root cortex thickness in 1—2 order fine roots and the vessel density in 3—4 order fine roots also showed significant differences among tree species ($P < 0.05$). Based on clustering of forest lands, the roots had larger cortex thickness of 1—2 order roots but less vessel density of 3—4 order roots in site 1 (the relatively higher salinization of soil) than those of other two sites. Furthermore, the root diameters and the stele diameters were more developed in site 1 (the relatively higher salinization of soil). The anatomical structure of the lower order roots of tree species was most closely related to the soil environment. The diameter of the first order roots was positively correlated with soil pH ($P < 0.05$), negatively correlated with soil nitrate nitrogen ($P < 0.05$). The redundant analysis (RDA) of soil properties and fine root anatomical traits showed the characteristic values were 0.640 and 0.196 in the two axes (RDA1 and RDA2), and soil available nutrient contents were positively related to RDA1 while the anatomical traits of lower order roots were negatively related to RDA2. The anatomical traits and soil pH value could explain more information of the tree species differentiation in saline-alkali soil environments, and the root diameter and the root cortex thickness in lower order fine roots demonstrated strong responses to soil saline-alkali environments, which would provide some references for the selection of tree species for the vegetation restoration in coastal saline-alkali environment in the future.

Key Words: coastal saline-alkali land; fine root anatomical traits; physical and chemical properties of soil; vegetation restoration

盐碱地植被修复与群落构建的核心问题是如何培育和种植耐盐碱植物,利用植物自身的耐盐性来应对土壤盐渍化产生的逆境^[1]。其中,与盐碱环境相适应的植物材料选择与应用是盐碱地植被修复的重要方向。研究表明,土壤环境与植物功能性状表达密切相关,土壤养分状况不仅会影响植物地上部分叶片、枝条的性状,也会对地下部分的根系形态结构、化学特征等产生直接影响^[2-3]。细根生物量、平均直径和根长密度等与土壤氮素含量具有紧密联系^[4];在贫瘠的土壤环境中,植物细根生物量增大,比根长增加以获取更多的资源^[5]。因此,通过研究植物的根系性状与环境胁迫的关系,确定对逆境具有强烈响应的根系性状,可为盐碱地植物选择提供科学依据。

细根(直径 ≤ 2 mm)是植物地下根系系统的主要构件^[6],主要承担吸收、运输水和养分的功能,从而为植物的生理代谢活动奠定基础^[7-8]。同时,细根也是感受土壤逆境胁迫的首要部位,其形态特征与植物生理功能十分密切^[9],并在面临不同土壤环境时表现出较强的形态可塑性^[10]。盐碱环境中植物的细根形态建成将受到盐离子的制约,但在适度盐胁迫下细根生物量和长度反而增加^[11];凯氏带出现变宽以阻止水分和矿物质离子流入中柱^[12]。此外,盐生植物的根中被发现通常具有气体交换功能的通气组织^[13]。以上研究都表明,在盐碱环境中植物细根的形态结构与其自身耐受能力紧密相关,这种响应关系对于盐碱地植物材料选择具有重要参考价值。

滨海盐碱地是山东省盐碱地的主要类型,而黄河三角洲是山东滨海盐碱地的主要分布地区之一。近 40 年来,山东省通过开展滨海盐碱地综合治理工作,在旱涝盐碱综合治理方面取得许多进展^[14]。这些研究成果均成为滨海盐碱地植被修复的重要科技支撑。但是,盐碱地植被修复与群落构建仍是未来该区域盐碱地治理面临的重要课题^[15],其中基于根系性状的植物材料选择技术尚未应用。基于此,本研究通过对黄河三角洲滨海盐碱地 11 个主要造林树种细根解剖结构的比较分析,阐明树种对盐碱胁迫的响应规律,以为将来开展滨海盐碱地植物群落构建奠定基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究试验样地位于山东潍坊市寿光国有机械林场,是典型的滨海盐碱地带。该林场由于早期林地开发活动导致不同林地间具有显著的土壤盐含量差异,本研究选择的 11 个树种亦位于 3 种盐渍化程度不同的立地^[15],各立地树种林分林龄均为 5 年。其中,重度盐碱地(立地 1)造林树种包括白榆(*Ulmus pumila*, ULPU)、白蜡(*Fraxinus chinensis*, FRCH2);中度盐碱地(立地 2)造林树种包括皂角(*Gleditsia sinensis*, GLSI)、臭椿(*Ailanthus altissima*, AIAL)、白蜡(*F. chinensis*, FRCH1)、槐(*Sophora japonica*, SOJA)、欧美杨(*Populus × euramericana*, POEU)、旱柳(*Salix matsudana*, SAMA)、悬铃木(*Platanus orientalis*, PLOR);轻度盐碱地(立地 3)造林树种包括枣树(*Ziziphus jujuba*, ZIJU)、桃树(*Amygdalus persica*, AMPE)、白梨(*Pyrus bretschneideri*, PYBR)。于不同林分中各设置 3 个 20 m × 20 m 的样地进行林分调查并采集土壤和细根样品。

1.2 研究方法

1.2.1 细根采集

细根采集于生长季 7 月份进行。首先,在设置的样地中针对每个造林树种选取株高、胸径相似且长势良好的 3 株标准木。采用挖掘法进行标准木根系的取样,取样时在标准木东南西北 4 个方向分别挖开长 40 cm 宽 40 cm 深 30 cm 的土体,本研究采用 Pregitzer 等人的细根根序区分方法^[16],继而筛选标准木所有根系并从中随机选择 3—5 个具有完整根序的细根,洗净细根后采用 FAA 固定液固定,采样结束后立刻带回实验室。

1.2.2 土壤采集

样地内土壤样品的采集与细根采集同时进行。在样地内所选择的标准木周围 0.5 m 处等距离设置 5 个取样点。将每个取样点去除地表草本植被后,挖取深度 10 cm 左右的土壤,剔除易见的植物根系及其他杂物,粉碎土块并混合,按四分法取 1 kg 左右的土壤装入袋内混匀,密封带回室内除去土壤表面杂质后风干进行土壤 pH 值^[15,17]、电导率^[15,18]、铵态氮、硝态氮和速效磷^[15]等土壤理化性质的测定。

1.2.3 细根解剖特征参数测定

对采集的细根样本进行处理,番红固绿染色,制成石蜡切片。利用 E200 生物显微镜(Nikon Eclipse, Tokyo)观察测定细根解剖性状。每切片随机选择 10 个视野测量细根解剖特征参数,包括 1—4 级细根各根序细根直径、皮层厚度、维管柱直径、导管数量、导管直径,并计算获得导管密度。其中,由于皮层常存在于低根序细根中而高根序细根的次生长导致皮层消失脱落^[16],为此本研究中测定皮层厚度主要针对 1—2 级细根;而 3—4 级细根由于根内维管束显著发育形成导管,故导管解剖特征测定主要针对 3—4 级细根。

1.2.4 数据分析

利用 SPSS 17.0 对测得的所有细根解剖数据进行分析,并通过单因素分析过程分析差异显著性(α),利用 Canoco 5.0 做冗余分析。所有数据均已通过标准化使其符合标准正态分布。

2 结果与分析

2.1 树种细根直径以及维管柱直径的比较

从图 1 可以看出,细根直径以及维管柱直径具有显著种间差异($P < 0.05$)。槐 1 级和 2 级细根直径显著大于其他树种,欧美杨 1 级根直径在所有树种中最小(214.72 ± 0.81) μm 。在高级根序中,白蜡 1 的 3 级根直径与 4 级根直径分别达到了(2217.5 ± 25.96) μm 和(4419.6 ± 27.26) μm ,均大于其他树种的高级根直径。白梨的 3 级根直径和 4 级根直径最小,分别为(359 ± 10.80) μm 、(854.4 ± 18.48) μm 。对于不同树种的维管柱直径的比较,其中白蜡 1 在所有研究树种中具有最为发达的维管柱,欧美杨的不同根序的维管柱在所有树种中均最小。

2.2 树种细根皮层厚度的比较

对 11 个树种的 1—2 级根皮层厚度进行比较(图 2),发现皮层厚度在树种间存在显著差异($P < 0.05$)。

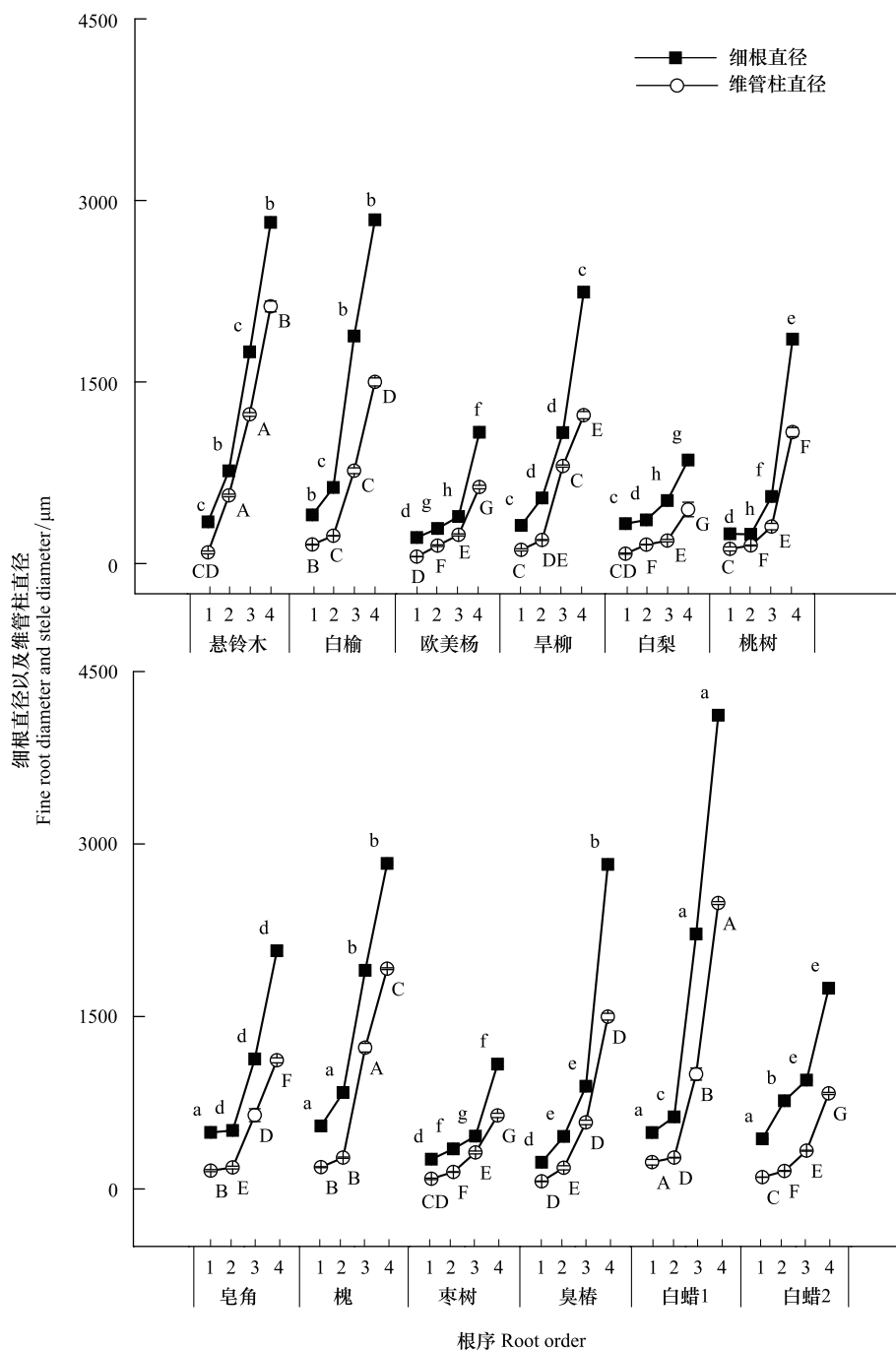


图 1 11 个树种 1—4 级根细根直径和维管柱直径特征

Fig.1 Characteristics of fine root diameter and stele diameter of 1—4 order roots among 11 tree species

图中数字 1—4 表示树种根序, 字母表示不同树种同一根序下细根直径及维管柱直径差异显著性 ($P < 0.05$)

其中, 槐相比于其他树种具有更厚的低级根皮层厚度, 1 级根与 2 级根皮层厚度分别达到 $(177.86 \pm 15.61) \mu\text{m}$ 和 $(300.40 \pm 1.56) \mu\text{m}$; 桃树的 1 级根皮层厚度最小, 为 $(43.52 \pm 4.76) \mu\text{m}$ 。细根皮层厚度的显著差异在一定程度上指示了各树种在盐碱立地上细根对水分及养分的觅食和吸收能力存在一定差异。

2.3 细根导管直径以及导管密度的比较

从图 3 可以看出, 各树种 3—4 级细根导管直径与其根序等级呈协同增长。槐的 3 级根和白榆的 4 级导管直径最大, 白梨和枣树的最小。此外, 即使是同一根序, 细根导管密度存在显著种间差异 (表 1, $P < 0.05$)。

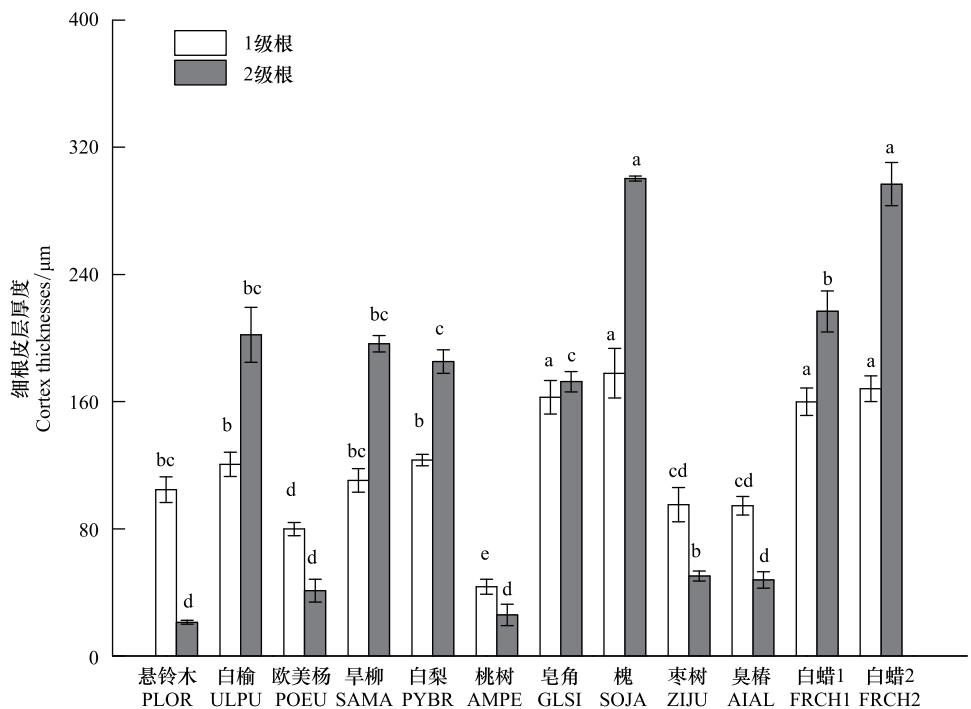


图 2 11 个树种 1 级和 2 级细根皮层厚度特征

Fig.2 Characteristics of cortical thickness of 1—2 order fine roots of 11 tree species

图中字母表示不同树种同一根序皮层厚度差异显著性 ($P < 0.05$); PLOR: 悬铃木 *Platanus orientalis*; FRCH1: 白蜡 1 *Fraxinus chinensis*1; POEU: 欧美杨 *Populus×euramericana*; SAMA: 旱柳 *Salix matsudana*; SOJA: 槐 *Sophora japonica*; AIAL: 臭椿 *Ailanthus altissima*; GLSI: 皂角 *Gleditsia sinensis*; AMPE: 桃树 *Amygdalus persica*; ZIJU: 枣树 *Ziziphus jujuba*; PYBR: 白梨 *Pyrus bretschneideri*; ULPU: 白榆 *Ulmus pumila*; FRCH2: 白蜡 2 *Fraxinus chinensis*2

在 3 级根中,白梨的导管密度最大,超过 1000 个/ mm^2 ,而槐的 3 级根导管密度最小,仅为 40 个/ mm^2 左右。细根内导管直径和密度的差异说明各树种水分和养分的运输能力存在一定差异。

表 1 11 个树种 3—4 级细根导管密度特征

Table 1 Characteristics of vessel densities in 3—4 order fine root among 11 tree species

根序 Root order	悬铃木 PLOR	白蜡 1 FRCH1	欧美杨 POEU	旱柳 SAMA	槐 SOJA	臭椿 AIAL
3 级 Order 3	83.30 ±2.14c	79.40 ±8.77c	894.00 ±222.69b	141.60±3.21c	40.50 ±2.19c	301.50 ±21.66bc
4 级 Order 4	38.90 ±1.64bc	24.31±0.25c	179.62±8.68bc	54.68±2.84bc	26.39 ±0.23 c	35.33 ±1.42bc

根序 Root order	皂角 GLSI	桃树 AMPE	枣树 ZIJU	白梨 PYBR	白榆 ULPU	白蜡 2 FRCH2
3 级 Order 3	107.40 ±23.19c	673.30±171.89ab	387.10 ±31.08bc	1076.16±118.75a	101.00 ±6.85c	241.27±5.48bc
4 级 Order 4	41.94 ±1.59bc	71.33±4.64bc	226.76 ±13.68b	417.32±200.44a	38.15 ±1.71bc	144.29±3.16bc

同一行不同字母表示不同树种间同根序导管密度差异显著性 ($P < 0.05$), 导管密度单位为个/ mm^2 ; PLOR: 悬铃木 *Platanus orientalis*; FRCH1: 白蜡 1 *Fraxinus chinensis*1; POEU: 欧美杨 *Populus×euramericana*; SAMA: 旱柳 *Salix matsudana*; SOJA: 槐 *Sophora japonica*; AIAL: 臭椿 *Ailanthus altissima*; GLSI: 皂角 *Gleditsia sinensis*; AMPE: 桃树 *Amygdalus persica*; ZIJU: 枣树 *Ziziphus jujuba*; PYBR: 白梨 *Pyrus bretschneideri*; ULPU: 白榆 *Ulmus pumila*; FRCH2: 白蜡 2 *Fraxinus chinensis*2

2.4 不同盐碱立地条件下细根解剖性状的分异

从图 4 可以看出,各根序细根直径在不同立地间具有显著差异 ($P < 0.05$),相比较于盐碱程度最轻的立

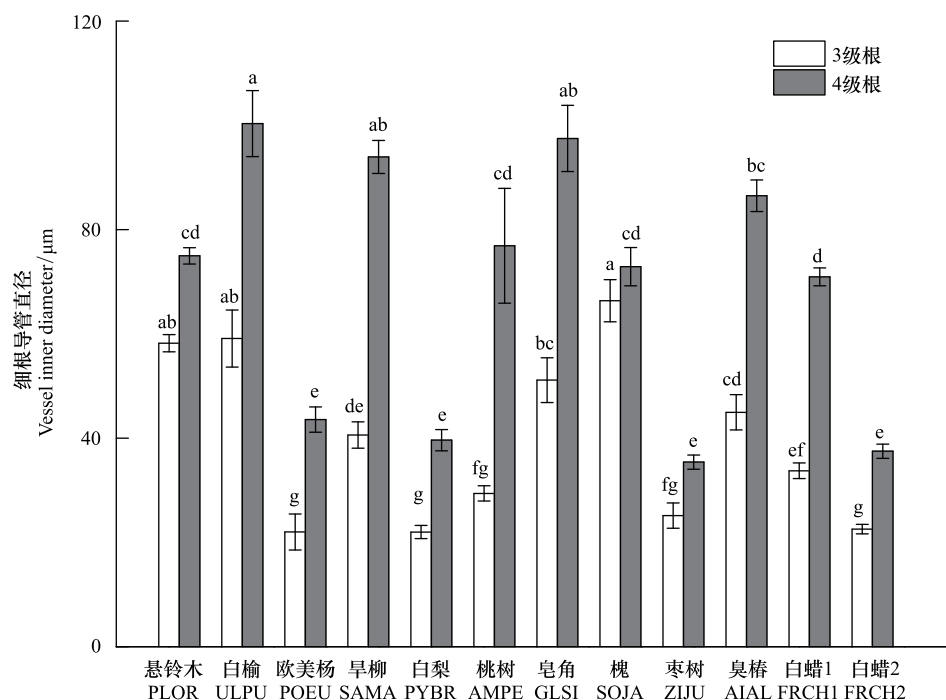


图3 11个树种3—4级细根导管直径特征

Fig.3 Characteristics of root vessel diameter of 3—4 order fine root of 11 tree species

图中小写字母表示不同立地树种同一根序细根导管直径之间的差异显著性($P < 0.05$)

地3,重度以及中度盐碱立地(立地1与立地2)的树种具有更为发达的细根直径。这种特征在树种的低级根中更为显著,这与图2所示重度盐碱地的树种细根皮层厚度较大具有一致性。

2.5 细根解剖性状与土壤理化性质冗余分析

对土壤理化性质与细根解剖性状的冗余分析表明(图5),前两个轴能够直观反映出树种解剖性状与土壤理化性质之间的相关性,其特征值分别达0.640和0.196。1级根及2级根的细根直径和皮层厚度能解释较多的树种差异性,是影响树种分异的关键地下性状。低级根解剖性状与土壤养分含量相关性较高,1级根直径以及1级根皮层厚度与土壤pH值显著正相关($r = 0.672, P < 0.05$; $r = 0.650, P < 0.05$),而与土壤的硝态氮含量呈显著负相关($r = -0.586, P < 0.05$; $r = -0.672, P < 0.05$)。这表明在盐碱环境中,较高的土壤pH值和较低的土壤硝态氮含量均导致根皮层相对较厚,根直径增大,这在2级根中也表现出相同的规律。此外,土壤速效养分含量与轴一(RDA1)呈正相关,低级根解剖性状则与轴二(RDA2)呈显著负相关。这表明盐碱立地上树种细根性状不但依赖于土壤盐碱度,也受土壤养分条件的影响。

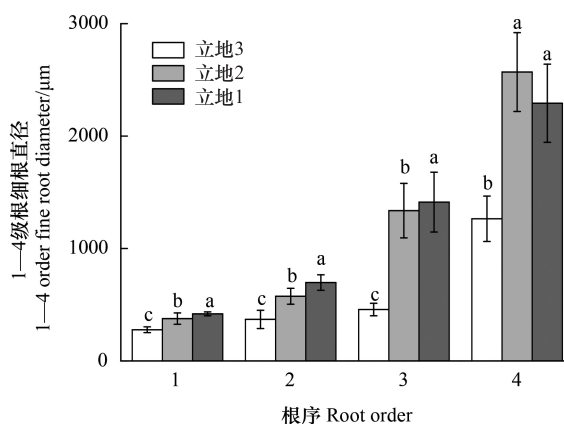


图4 11个树种不同立地环境中1—4级根序细根直径特征

Fig.4 Characteristics of 1—4 order fine root diameter among 11 species in different sites

图中小写字母表示不同立地树种在同一根序下的细根直径之间的差异显著性($P < 0.05$)

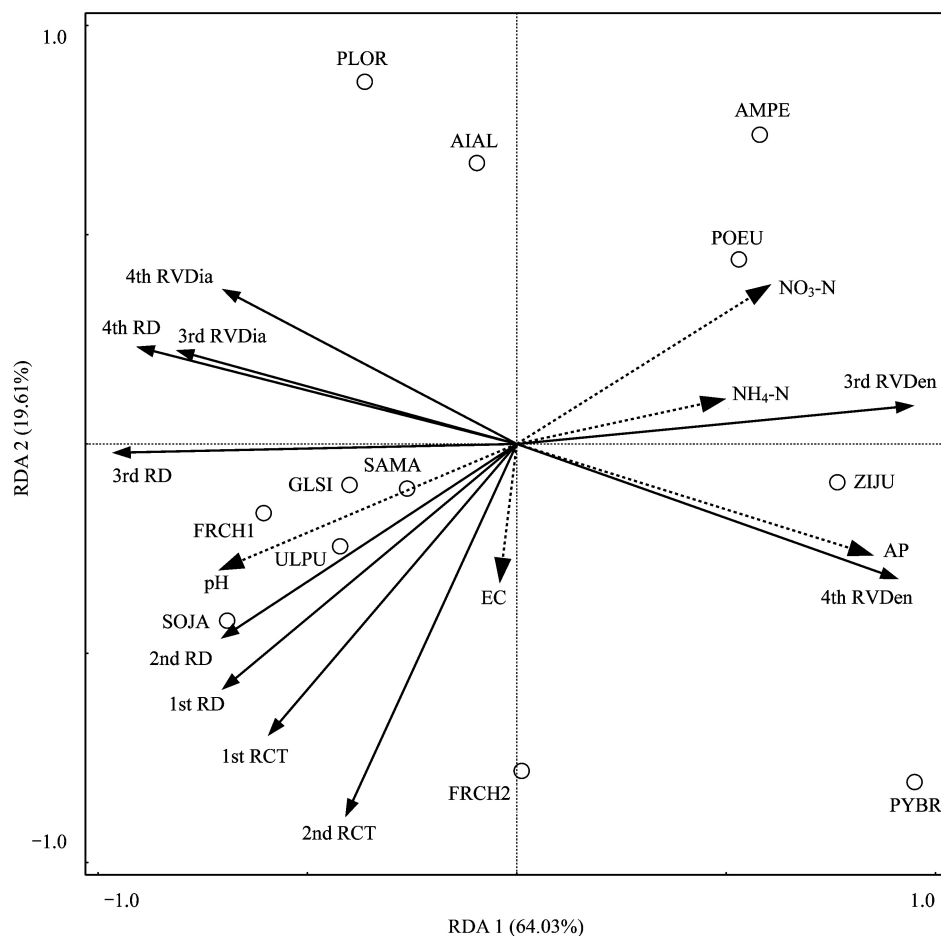


图 5 细根解剖性状与土壤理化性质相关性的冗余分析

Fig.5 Redundancy analysis(RDA) based on fine root anatomical characters and soil physicochemical properties correlation

1st RD: 1 级根直径 1st order root diameter; 2nd RD: 2 级根直径 2nd order root diameter; 3rd RD: 3 级根直径 3rd order root diameter; 4th RD: 4 级根直径 4th order root diameter; 1st RCT: 1 级根皮层厚度 1st order root cortex thickness; 2nd RCT: 2 级根皮层厚度 2nd order root cortex thickness; 3rd RVDia: 3 级根导管直径 3rd order root vessel diameter; 4th RVDia: 4 级根导管直径 4th order root vessel diameter; 3rd RVDen: 3 级根导管密度 3rd order root vessel density; 4th RVDen: 4 级根导管密度 4th order root vessel density; pH: 土壤 pH 值 soil pH; EC: 土壤电导率 (25 °C) soil electrical conductivity (25 °C); NO₃-N: 土壤硝态氮含量 Soil nitrate nitrogen content; NH₄-N: 土壤铵态氮含量 soil ammonium nitrogen content; AP: 土壤速效磷含量 soil available phosphorus content. 箭头表示树种细根解剖性状及土壤理化性质, 空心圆表示本研究中涉及的 11 个树种

3 讨论

3.1 细根解剖性状对盐碱环境的响应

根系通过其表型特征如根长度、生物量等影响着植物的生理特征以及生产力,而这些表型特征由于受环境因素的影响从而具有巨大的可塑性^[19]。相比之下,植物根系解剖结构因其表现出良好的稳定性,对土壤环境拥有更为稳定的适应能力^[20]。细根是感受土壤环境变化的第一部位,也是植物应对盐碱胁迫的首道屏障^[21-22],所以植物的细根解剖结构对盐碱环境胁迫具有更为强烈的响应。研究表明,细根在不同根序之间的功能差异决定了各根序细根对盐碱胁迫的响应各有不同^[23]。

低根序细根在解剖结构中通常具有初生根的组织特征,通常被认为是水分和养分吸收的主要构件,在其组织结构中皮层是主要部分^[3, 16]。本研究对 11 个树种的 1—2 级细根解剖性状的比较发现,皮层厚度不但在

不同树种之间存在差异显著,而且在不同立地之间同样差异显著(图 2)。1 级根皮层厚度在重度盐碱立地条件下显著大于中度和轻度盐碱立地,这在 2 级细根中也具有同样的规律。有研究表明,在盐胁迫下,树木细根呈现出皮层增厚、内皮层凯氏带加宽现象^[24],这种特征能够通过阻隔盐离子进入幼根内部从而减轻植物自身所受到的盐胁迫危害^[25]。因此,皮层厚度较大的树种将在盐碱立地上获得更大的生长和适应优势。此外,细根直径增大通常被认为是植物应对逆境胁迫的重要策略,这种变化有利于增强植物地下结构的稳固性,并有利于土壤资源的获取^[26-27],本研究的相关结果也支持这一结论。同时,本研究对不同盐碱立地条件下多树种细根直径的变化规律研究,进一步表明细根直径随盐碱程度的增大趋势在低级根中更为显著(图 4)。

在高级根的解剖结构中,周皮、次生木质部等次生结构^[28]将成为主要的根系解剖性状。其中,维管组织在高级根内主要发挥输导功能,是根内水分和养分输送的重要通道^[16]。本研究以高级根内部导管密度和导管直径作为主要性状指标,发现导管直径在树种之间存在显著差异,并且表现出随根序升高而增大现象(图 3)。同时,不同盐碱立地上树种间 3—4 级细根导管密度存在显著差异,该指标在重度盐碱立地上最小,在轻度盐碱立地上则最大。这在一定程度上体现了树种适应盐碱立地的性状策略,即增大导管直径但减小导管密度以应对逆境胁迫。李国旗等^[29]对欧美杨 69 (*Populus deltoides*) 的盐胁迫研究也发现,在盐胁迫下杨树根内导管直径增大且分布更为密集^[29],这种结构对提高树木自身水分运输的效率具有积极效应,同时能够增强逆境下水分运输的稳定性。此外,根系为减轻盐毒害,还会表现出根系长度增加^[11]、内皮层凯氏带加宽^[12]、根冠比增大^[30]等特征。本研究通过多树种的综合比较,进一步确定盐碱胁迫下细根解剖性状的变化将更加依赖土壤条件变化(图 5)。

3.2 细根功能性状与土壤理化性质的相关性

在影响植物根系功能性状的众多因素中,土壤因子是最重要的组成部分^[31],土壤养分影响着群落物种组成与功能性状表达^[32]。研究表明,土壤养分会导致地下根系的形态、结构以及化学特征在群落水平上发生变化^[33-35]。同时,植物也可以通过调节根系某些特征来适应变化的环境从而保证资源获取^[36-37]。其中,根系功能性状主要包括生物量、形态结构特征(比根长、细根长度、细根直径、分支强度等)和化学特征(根系组织的碳氮含量、碳氮比、非结构性碳水化合物、纤维素等)^[38]。Kong^[39]提出直径是根功能性状变异的主导维度,其系统发育较为保守从而表现出更加稳定的遗传特性。在进化尺度上对根系性状的研究也表明,高等植物通过缩小根系直径以适应更加严酷的生态系统,但直径的缩小往往导致了细根寿命的缩短^[40]。因此,细根直径通常被视为反映细根功能性状的重要参数之一^[41]。本研究进一步发现,细根解剖性状中直径、皮层厚度等与土壤理化性质的关系较为密切。其中,1 级根直径和皮层厚度与土壤硝态氮含量呈显著负相关,但与铵态氮含量相关性不显著(图 5)。虽然有研究表明,氮素在植物根系生长及构型形成中发挥着重要调控作用^[42]。但是,氮素有效性与细根解剖性状的具体联系仍有待阐明。土壤中无机态氮素主要有两种基本形态——铵态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$)和硝态氮($\text{NO}_3^-\text{-N}$),且两者在树木生长过程中具有不同的功能, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 抑制根系生长,而 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 则促进根系生长^[43-44]。有研究发现杨树(*Populus maximowiczii* × *P. balsamifera*)经 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 处理后细根增大,同时根系对水分的吸收能力显著提高^[45]。可见,树木细根的生长与土壤中不同形态氮素的含量密切相关。本研究基于多树种细根解剖结构与土壤氮素含量的相关分析在一定程度上为认识这一规律提供了依据。本研究中,低级细根直径、皮层厚度等功能性状指标与硝态氮表现较强的相关性,这可能与研究中树木类型均属于阔叶树种有关。研究表明,树木对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸收利用存在选择性^[46],一般而言针叶树更偏好 $\text{NH}_4^+\text{-N}$,而阔叶树对不同形式氮素的偏好性目前尚无定论。因此,未来开展树种类型与土壤氮素形态的偏好利用关系研究将为揭示细根形态建成对氮素形态的响应规律提供切实依据。另外,就细根本身而言,其对养分环境变化的适应不但通过改变单位根长或吸收表面积来实现,在解剖结构上通过增加皮层厚度可为菌根定殖提供更多机会^[47]。因而,1—2 级细根中直径稍大或皮层比例较高者不但具有更好的吸收能力^[48],同时对环境变化也表达出更强的响应^[49]。基于细根功能属性,许多学者常将 1 级根和 2 级根划分为吸收根^[16,50],这类根的直径随物种和环境会发生显著的变化,因而具有更高的变异系数^[39]。本研究所采用的树种均是在黄河三角洲滨

海盐碱地造林中的常见树种,其纯林和混交林常造成林地土壤环境的显著不同^[51]。但是,在物种水平上细根形态表现出更强的系统发育保守性^[52],而在较大尺度的群落水平上,细根直径则会受到诸如年均降水量、土壤养分等因素的影响而产生较大的变异^[53],这为比较土壤理化性质变化对树种细根功能性状的影响提供了更多可能。总之,细根的功能性状对不同类型的养分(如, N、P)以及不同形态的养分(如, NO_3^- -N、 NH_4^+ -N)具有不同的响应,深入揭示细根解剖特征和土壤理化性质的关系可为盐碱地植被修复和群落构建提供充足的理论依据和支撑。

4 结论

通过对滨海盐碱地不同立地条件下 11 个树种的细根解剖性状及树种所在林地土壤理化性质分析,发现树种细根解剖性状对土壤环境具有较为强烈的响应。树木的细根解剖性状不但在树种之间存在显著差异,在不同盐渍土壤环境下的差异也达到显著水平。同时低根序细根直径和皮层厚度随盐碱程度的增大而增大,这可作为盐碱地植被选择的参考性状。细根解剖性状与土壤理化性质的相关性分析也表明,低根序细根解剖性状的变化更加依赖于土壤 pH 值和土壤速效养分含量。因此,低级根解剖性状不但能解释树种差异性,同时对盐渍环境表现出较强的响应,本研究从根系功能性状视角为滨海盐碱地树种选择提供了科学依据。

参考文献 (References):

- [1] 阎旭东. 植物耐盐性鉴定及评价技术规程. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2012: 1-3.
- [2] Maire V, Wright I J, Prentice I C, Batjes N H, Bhaskar R, van Bodegom P M, Cornwell W K, Ellsworth D, Niinemets Ü, Ordóñez A, Reich P B, Santiago L S. Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(6): 706-717.
- [3] 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.
- [4] 苏樑, 宋同清, 杜虎, 曾馥平, 王华, 彭晚霞, 张芳, 张家涌. 喀斯特峰丛洼地不同植被恢复阶段细根生物量、形态特征及其影响因素. *应用生态学报*, 2018, 29(3): 783-789.
- [5] Bo H J, Wen C Y, Song L J, Yue Y T, Nie L S. Fine-root responses of *Populus tomentosa* forests to stand density. *Forests*, 2018, 9(9): 562.
- [6] Lin N, Bartsch N, Heinrichs S, Vor T. Long-term effects of canopy opening and liming on leaf litter production, and on leaf litter and fine-root decomposition in a European beech (*Fagus sylvatica* L.) forest. *Forest Ecology and Management*, 2015, 338: 183-190.
- [7] Miller R M, Jastrow J D. Hierarchy of root and mycorrhizal fungal interactions with soil aggregation. *Soil Biology and Biochemistry*, 1990, 22(5): 579-584.
- [8] Burton A J, Pregitzer K S, Hendrick R L. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. *Oecologia*, 2000, 125(3): 389-399.
- [9] MacFall J S, Johnson G A, Kramer P J. Comparative water uptake by roots of different ages in seedlings of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *New Phytologist*, 1991, 119(4): 551-560.
- [10] Kirfel K, Heinze S, Hertel D, Leuschner C. Effects of bedrock type and soil chemistry on the fine roots of European beech-A study on the belowground plasticity of trees. *Forest Ecology and Management*, 2019, 444: 256-268.
- [11] Imada S, Matsuo N, Acharya K, Yamanaka N. Effects of salinity on fine root distribution and whole plant biomass of *Tamarix ramosissima* cuttings. *Journal of Arid Environments*, 2015, 114: 84-90.
- [12] JULKOWSKA M M, TESTERINK C. Tuning plant signaling and growth to survive salt. *Trends in Plant Science*, 2015, 20(9): 586-594.
- [13] 陆静梅, 朱俊义, 李建东, 周道玮, 刘建新, 赵丽辉. 松嫩平原 4 种盐生植物根的结构研究. *生态学报*, 1998, 18(3): 335-336.
- [14] 董红云, 朱振林, 李新华, 杨丽萍, 张正. 山东省盐碱地分布、改良利用现状与治理成效潜力分析. *山东农业科学*, 2017, 49(5): 134-139.
- [15] 陈旭, 刘洪凯, 赵春周, 王强, 王延平. 山东滨海盐碱地 11 个造林树种叶解剖特征对土壤条件的响应. *植物生态学报*, 2019, 43(08): 697-708.
- [16] 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.
- [17] 章家恩. 生态学常用实验研究方法与技术. 北京: 化学工业出版社, 2007.
- [18] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [19] Saleem M, Law A D, Sahib M R, Pervaiz Z H, Zhang Q M. Impact of root system architecture on rhizosphere and root microbiome. *Rhizosphere*, 2018, 6: 47-51.
- [20] 孟娜, 魏胜华. 喷施烯效唑调控大豆根部解剖结构缓解盐逆境伤害. *生态学杂志*, 2018, 37(12): 3605-3609.
- [21] 王伶珍, 刘倩, 高娅妮, 柳旭. 植物对盐碱胁迫的响应机制研究进展. *生态学报*, 2017, 37(16): 5565-5577.

- [22] Grzesiak M T, Hura T, Grzesiak S, Kaczanowska K, Szczyrek P. Influence of nitrogen deficiency or excess on a root system structure of maize and triticale seedlings grown under low and high soil density. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2018, 204(2): 196-208.
- [23] 陈旭. 山东省滨海盐碱地主要造林树种根叶解剖性状与土壤理化性质的相关性. 山东农业大学, 2019.
- [24] Zhang Y M, Ma H L, Calderón-Urrea A, C X, Bai X M, Wei J M. Anatomical changes to protect organelle integrity account for tolerance to alkali and salt stresses in *Melilotus officinalis*. *Plant and Soil*, 2016, 406(1/2): 327-340.
- [25] 张瑞群, 马晓东, 吕豪豪. 多枝桤柳幼苗生长及其根系解剖结构对水盐胁迫的响应. *草业科学*, 2016, 33(6): 1164-1173.
- [26] Franco J A, Bañón S, Vicente M J, Miralles J, Martínez-Sánchez J J. Root development in horticultural plants grown under abiotic stress conditions-a review. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 2011, 86(6): 543-556.
- [27] Acosta-Motos J R, Ortuño M F, Bernal-Vicente A, Diaz-Vivancos P, Sanchez-Blanco M J, Hernandez J A. Plant responses to salt stress: adaptive mechanisms. *Agronomy*, 2017, 7(1): 18.
- [28] 冯燕妮, 李和平. 植物显微图解. 北京: 科学出版社, 2013.
- [29] 李国旗, 张纪林, 安树青, 李瑾, 王云静. 土壤盐胁迫下杨树次生木质部的解剖特征. *林业科学*, 2003, 39(4): 89-97.
- [30] 王树凤, 胡韵雪, 孙海菁, 施翔, 潘红伟, 陈益泰. 盐胁迫对 2 种栎树苗期生长和根系生长发育的影响. *生态学报*, 2014, 34(4): 1021-1029.
- [31] 王曙光, 李中青, 贾寿山, 孙黛珍, 史雨刚, 范华, 梁增浩, 景蕊莲. 小麦叶片气孔性状与产量和抗旱性的关系. *应用生态学报*, 2013, 24(6): 1609-1614.
- [32] 李丹, 康萨如拉, 赵梦颖, 张庆, 任海娟, 任婧, 周俊梅, 王珍, 吴仁吉, 牛建明. 内蒙古羊草草原不同退化阶段土壤养分与植物功能性状的关系. *植物生态学报*, 2016, 40(10): 991-1002.
- [33] 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.
- [34] Liu B T, Li H B, Zhu B, Koide R T, Eissenstat D M, Guo D L. Complementarity in nutrient foraging strategies of absorptive fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi across 14 coexisting subtropical tree species. *New Phytologist*, 2015, 208(1): 125-136.
- [35] 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.
- [36] Fort F, Cruz P, Jouany C. Hierarchy of root functional trait values and plasticity drive early-stage competition for water and phosphorus among grasses. *Functional Ecology*, 2014, 28(4): 1030-1040.
- [37] Pollastrini M, Nogales A G, Benavides R, Bonal D, Finer L, Fotelli M, Gessler A, Grossiord C, Radoglou K, Strasser R J, Bussotti F. Tree diversity affects chlorophyll *a* fluorescence and other leaf traits of tree species in a boreal forest. *Tree Physiology*, 2017, 37(2): 199-208.
- [38] Mommer L, Visser E J W, van Ruijven J, de Caluwe H, Pierik R, de Kroon H. Contrasting root behaviour in two grass species: a test of functionality in dynamic heterogeneous conditions. *Plant and Soil*, 2011, 344(1/2): 347.
- [39] 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.
- [40] 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.
- [41] 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.
- [42] Hodge A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 2004, 162(1): 9-24.
- [43] Vollbrecht P, Kasemir H I. Effects of exogenously supplied ammonium on root development of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. *Botanica Acta*, 1992, 105(4): 306-312.
- [44] Bauer G A, Berntson G M. Ammonium and nitrate acquisition by plants in response to elevated CO₂ concentration: the roles of root physiology and architecture. *Tree Physiology*, 2000, 21(2/3): 137-144.
- [45] Domenicano S, Coll L, Messier C, Berninger F. Nitrogen forms affect root structure and water uptake in the hybrid poplar. *New Forests*, 2011, 42(3): 347-362.
- [46] 张彦东, 白尚斌. 氮素形态对树木养分吸收和生长的影响. *应用生态学报*, 2003, 14(11): 2044-2048.
- [47] Valverde-Barrantes O J, Horning A L, Smemo K A, Blackwood C B. Phylogenetically structured traits in root systems influence arbuscular mycorrhizal colonization in woody angiosperms. *Plant and Soil*, 2016, 404(1/2): 1-12.
- [48] Zhang X, Xing Y J, Wang Q G, Yan G Y, Wang M, Liu G C, Wang H L, Huang B B, Zhang J H. Effects of long-term nitrogen addition and decreased precipitation on the fine root morphology and anatomy of the main tree species in a temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 2020, 455: 117664.
- [49] Yan H, Kou L, Wang H M, Fu X L, Dai X Q, Li S G. Contrasting root foraging strategies of two subtropical coniferous forests under an increased diversity of understorey species. *Plant and Soil*, 2019, 436(1/2): 427-438.
- [50] McCormack M L, Dickie I A, Eissenstat D M, Fahey T J, Fernandez C W, Guo D L, Helmisaari H S, Hobbie E A, Iversen C M, Jackson R B, Leppälammil-Kujansuu J, Norby R J, Phillips R P, Pregitzer K S, Pritchard Seth G, Rewald B, Zadworny M. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 2015, 207(3): 505-518.
- [51] 黄雅丽, 田琪, 秦光华, 安然, 马风云, 敬如岩, 陈博杰. 黄河三角洲刺槐白蜡混交对土壤细菌群落结构及多样性的影响. *生态学报*, 2018, 38(11): 3859-3867.
- [52] Wang R L, Wang Q F, Zhao N, Xu Z W, Zhu X J, Jiao C C, Yu G R, He N P. Different phylogenetic and environmental controls of first-order root morphological and nutrient traits: evidence of multidimensional root traits. *Functional Ecology*, 2018, 32(1): 29-39.
- [53] Chen W L, Zeng H, Eissenstat D M, Guo D L. Variation of first-order root traits across climatic gradients and evolutionary trends in geological time. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(7): 846-856.