

DOI: 10.5846/stxb202102060384

吴静, 盛茂银, 肖海龙, 郭超, 王霖娇. 西南喀斯特石漠化环境适生植物细根构型及其与细根和根际土壤养分计量特征的相关性. 生态学报, 2022, 42(2): 677-687.

Wu J, Sheng M Y, Xiao H L, Guo C, Wang L J. Fine root architecture of adaptive plants and its correlation with nutrient stoichiometric characteristics of fine root and rhizosphere soils in karst rocky desertification environments, SW China. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(2): 677-687.

西南喀斯特石漠化环境适生植物细根构型及其与细根和根际土壤养分计量特征的相关性

吴 静^{1,2}, 盛茂银^{1,3}, 肖海龙^{1,2}, 郭 超^{1,2}, 王霖娇^{1,3,*}

1 贵州师范大学喀斯特研究院, 贵阳 550001

2 国家喀斯特石漠化治理工程技术研究中心, 贵阳 550001

3 贵州省喀斯特山地生态环境国家重点实验室培育基地, 贵阳 550001

摘要:以西南喀斯特石漠化环境适生植物构树(*Broussonetia papyrifera*)、花椒(*Zanthoxylum bungeanum*)、刺梨(*Rosa roxburghii*)、火棘(*Pyracantha fortuneana*)为研究对象,采用挖掘法采集完整的细根根系,分析细根构型特征及其与细根和根际土壤 C、N、P 养分元素化学计量特征之间的相关性,探讨细根构型特征对石漠化贫瘠土壤生境的响应。结果表明:构树、花椒、刺梨、火棘细根构型均趋向于鱼尾形分支模式,细根拓扑指数分别为 0.93、0.95、0.95 和 0.94。4 种适生植物的细根连接长度较长,但细根根系分支率较小。构树、刺梨细根分支前后横截面积比不存在显著差异且分别为 1.04、1.03,基本符合 Leonardo da Vinci 法则。细根构型与细根和根际土壤养分有一定的相关性。主成分分析结果表明,细根 N 含量及细根、根际土壤中与 P 相关的计量比均是影响细根构型的主要因子。进一步分析表明,4 种适生植物通过减少细根次级分支、根系间的重叠、延长细根连接长度以获得充足的养分来应对环境的变化,提高对养分的吸收效率以及对喀斯特环境的生态适应性。研究结果对揭示适生植物细根对喀斯特石漠化生境的适应策略具有一定的科学意义,对西南喀斯特石漠化植被修复具有明显的实践参考。

关键词:细根;拓扑指数;分支率;根际土壤;生态化学计量

Fine root architecture of adaptive plants and its correlation with nutrient stoichiometric characteristics of fine root and rhizosphere soils in karst rocky desertification environments, SW China

WU Jing^{1,2}, SHENG Maoyin^{1,3}, XIAO Hailong^{1,2}, GUO Chao^{1,2}, WANG Linjiao^{1,3,*}

1 Karst Research Institute, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China

2 National Engineering Research Center for Karst Rocky Desertification Control, Guiyang 550001, China

3 State Key Laboratory Incubation Base for Karst Mountain Ecology Environment of Guizhou Province, Guiyang 550001, China

Abstract: *Broussonetia papyrifera*, *Zanthoxylum bungeanum*, *Rosa roxburghii* and *Pyracantha fortuneana* were selected as the adaptive plants for Karst Rocky Desertification in Southwest China. The fine root architecture and its correlation with the stoichiometric characteristics of C, N and P in fine root and rhizosphere soil were analyzed to explore the response of fine root architecture to rocky desertification and barren soil habitat. The results showed that the fine root architecture of *B. papyrifera*, *Z. bungeanum*, *R. roxburghii* and *P. fortuneana* tended to Herringbone branching, and the fine root topological indexes were 0.93, 0.95, 0.95 and 0.94, respectively. The fine root connection length of the four adaptive plants was

基金项目:贵州省科学技术基金(黔科合基础[2019]1224号);国家自然科学基金地区项目(31660136)

收稿日期:2021-02-06; 网络出版日期:2021-09-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wlj111717@163.com

longer, but the branching rate of fine root was smaller. The ratios of cross-section areas of the *B. papyrifera* and *R. burejense* before and after fine root branching were no significant difference with 1.04 and 1.03, respectively, which were consistent with Leonardo da Vinci's law. Fine root architecture was related to fine root and rhizosphere soil nutrients. The results of principal component analysis showed that the N content of fine roots and the stoichiometric ratio related to P in fine roots and rhizosphere soil were the main factors affecting fine root architecture. Further analysis showed that the four adaptive plants could obtain sufficient nutrients to cope with the changes of environment by reducing the secondary branches of fine roots, overlapping between roots and extending the length of fine root connection, so as to improve the nutrient absorption efficiency and ecological adaptability to karst environment. The results of the study have a certain scientific significance for revealing the adaptive strategies of fine roots of adaptive plants to karst rocky desertification habitat, and have obviously practical reference for vegetation restoration of Karst Rocky Desertification in Southwest China.

Key Words: fine root; topological index; branching ratio; rhizosphere soil; ecological stoichiometry

细根(直径小于 2mm)具有复杂的分支系统,拥有较大的吸收表面积,是根系的重要组成部分。根系是植物与外界进行物质与能量交换的重要器官之一^[1-3],根系构型体现根系在土壤中的分布与排列以及植物对土壤养分的利用策略^[4],具有一定的可塑性。根系构型的研究主要着力于几何形态和拓扑结构参数^[5],几何形态反映根系的形态和功能^[6],拓扑结构参数反映根系在土壤空间中的分布特征^[7]。在不同因素的影响下,根系构型的表达均有不同^[8],存在几何形态和拓扑结构参数的差异。根系构型在一定程度上反映了植物对环境所采取的适应策略。然而,由于不能直观的了解根系在地下的生长情况及完整根系的获取难度较大,以往较多的是通过生理指标反映粗根生长,而通过根系构型反映细根在土壤中的分支模式和适应策略较少。

Fitter 等^[5]提出了两种分支模式:鱼尾形分支模式和叉状分支模式,比较了不同分支模式的营养竞争能力,发现鱼尾形分支更能适应贫瘠的生境,叉状分支更能适应养分丰富的生境^[9-10]。黄同丽等^[11]对喀斯特地区 3 种灌木根系构型研究发现,根系均为典型的鱼尾形分支模式。而苏樑等^[12]对喀斯特峰丛洼地(广西环江毛南族自治县的西北部)不同植被恢复阶段的 4 个优势种根系构型研究发现,根系均为典型的叉状分支模式。同位于喀斯特地区出现不同的根系(粗根)分支模式,可能是遗传和生境的影响^[13]。细根是植物吸收水分和养分的主要器官,在植物与土壤的物质和能量交换中起着关键性的作用^[14-15]。近期的研究表明,细根养分特征受到土壤养分供应的限制^[16]。Ladanai 等^[17]发现,植物细根和土壤间的养分特征具有紧密的相关性。马玉珠等^[18]综合中国 302 个细根数据发现,土壤对细根 N、P 含量的影响较降水和温度更高。陈晓萍等^[19]研究发现,土壤 C 与细根 N 含量呈显著正相关,而细根 P 的含量受土壤中 P 供应量的限制。细根养分与土壤养分关系的研究,可以帮助理解植物养分元素对土壤养分的适应策略,利于喀斯特石漠化的治理与恢复^[16]。在喀斯特石漠化生态系统中植物养分特征的研究取得了显著的成效^[16]。王璐等^[20]研究发现,核桃(*Juglans regia*)较刺梨(*Rosa roxburghii*)有更高的 N:P,对土壤养分的归还能力较高。植株生长方面,刘立斌等认为在喀斯特地区,植物生长主要受 P 限制^[21],而刘娜等认为主要受 N 限制^[22],皮发剑等认为物种同时受 N 和 P 的限制^[23]。植株养分含量及计量比和生长受到何种元素限制的研究,对反映根系的分支策略及植株适应策略具有重要意义,对于生长限制元素的研究可综合植株种类、生境等因素进行综合考虑。以上研究主要是对不同树种间根系(粗根)构型和植株的养分特征分别对贫瘠土壤的适应策略研究^[24],将细根构型和细根、根际土壤养分相结合的研究,特别是不同树种在西南喀斯特石漠化环境中的细根拓扑结构和细根-根际土壤养分功能是否存在相关性,还不清楚。因此,将细根拓扑结构特征和养分特征综合用于细根研究能更准确的反映细根构型特征和生态适应策略^[25],对生态环境的恢复与治理起着关键作用。

西南喀斯特石漠化是我国西南山区一个独特的生态环境系统,是我国典型的生态脆弱区;该区具有地表破碎、基岩裸露、土壤浅薄、分层复杂、碳酸钙含量高等特点,给植被恢复带来很大难度^[26]。构树(*Broussonetia papyrifera*)、花椒(*Zanthoxylum bungeanum*)、刺梨、火棘(*Pyracantha fortuneana*)是西南喀斯特地区典型的适生

植物;其中构树是喀斯特地区常见的饲料作物,其韧皮纤维可作为造纸的高级材料,花椒、刺梨、火棘是经济林树种,通过平整土地,施加底肥进行人工广泛种植,成为贵州省扶贫开发的特色产业植物。高经济效益的适生植物是西南喀斯特石漠化生态恢复与治理的生态型树种,但长期以来主要是针对粗根的研究,基于细根的研究甚少。鉴于此,本文从细根构型、细根养分、根际土壤养分三方面刻画细根构型的特点及细根构型与养分之间的相关性,分析影响细根构型的主要因子,探讨 4 种适生植物对喀斯特环境的生态适应性。该研究对揭示喀斯特地区植物共存机制具有科学意义,将为揭示细根构型与细根、根际土壤养分间的耦合关联提供理论依据,并对该地区生态恢复与治理提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于贵州省关岭-贞丰花江喀斯特高原峡谷石漠化生态建设综合治理示范区(25°39'13" N—25°41'00" N, 105°36'30" E—105°46'30" E),海拔 450—1450m。气候为南亚热带干热河谷气候,年均温为 18.4℃,最低气温 6.6℃,最高气温 32.4℃;年均降水量为 1100mm,降水集中于夏季。土壤以黄壤、黄色石灰土为主,土壤质地粘重、缺乏团粒结构,土壤中钙、镁、铁含量较高,pH 值一般在 6.5 以上。花江示范区石漠化面积广布,占示范区总面积的 73.10%。经过“九五”和“十五”时期的治理,研究区内植被得到了较好的恢复,植被为亚热带常绿落叶针阔混交林,主要为马尾松(*Pinus massoniana*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、油桐(*Vernicia fordii*)、漆树(*Toxicodendron vernicifluum*)、构树、花椒、刺梨、火棘等。

1.2 样品采集与处理

2020 年 6 月底,在示范区内选择长势相近且生长状况良好的 4 种适生植物构树、花椒、刺梨、火棘进行随机取样,并对地上部分指标(基径、株高、植株年龄、林下成分)进行调查,统计为确定标准样株各 12 株,4 种适生植物的基径:10—15mm、株高:80—100cm、植株年龄:1—1.5a,林下主要以斑茅(*Saccharum arundinaceum*)、狗尾巴草(*Setaria viridis*)等杂草为主。根系采用全挖法,在距样株 1.5m 范围内将凋落物、杂草等清理干净,用铁铲、锄头、撬棍、毛刷等小心清理出所有直径大于 1mm 的整株根系,然后选取直径小于 2mm 的完整根系,即为细根,装入有标签的保鲜袋中,于当天放入 2—3℃ 冰箱中冷藏。取样过程中尽量避免末端低级根的损失,以保证细根构型的完整性^[27]。根际土的采集参照抖土法^[28],利用细根采集时余下的根际土壤,除去根系附近较大的石子和动植物残体等,抖落根系表面的粒土和杂质,采集附着于根际表面 4mm 以内的根际土^[29]。将每株植物基部土壤进行混合后,分别装入贴有标签的密封袋中带回实验室。

将取出的完整细根用去离子水洗去表面土壤,采用精度分别为 0.01mm、1mm 的游标卡尺和卷尺,对各级根系分支前后的直径、根系内部和外部连接数量、连接长度等进行测量。每级根系分支前后直径测量 3 次,并根据 Strahler 等^[30]方法确定根级。将测量后的同一植株的根系充分混合后分成 3 份,且 4 种树种每一树种各 12 棵,每棵树的根际土取 3 份,细根样品和根际土样品各 144 个。将细根样品于 105℃ 杀青 30min 后调至 60℃ 烘干至恒重,用 LMP-800A 高速粉碎机粉碎,过 0.149 mm 筛。根际土自然晾干一个月,除去其中的动植物残体以及石灰结核和石子等,用石磨棒研磨后过 0.149 mm 筛,用以化学分析^[27]。

1.3 分析方法

1.3.1 拓扑参数计算

(1) 拓扑指数:采用 Fitter^[9]的拓扑指数计算方法:

$$TI = \lg A / \lg M \quad (1)$$

式中, M 为根系所有外部连接的总数; A 为最长根系通道内部连接的总数。 $TI=1$ 时,根系为鱼尾形分支, TI 越接近 0.5 时,根系为叉状分支(图 1)。

Oppelt 等^[31]提出了新的修正拓扑参数计算方法:

$$qa = \frac{a - 1 - Ib v_0}{v_0 - 1 - Ib v_0}; \quad qb = \frac{b - 1 - Ib v_0}{(v_0 + 1)/2 - v_0^{-1} - Ib v_0} \quad (2)$$

式中, $a(A)$ 为拓扑长度(植物基部到根终端连接数量), b 为平均拓扑长度, $lbv_0 = \ln v_0 / \ln 2$, $b = Pe / v_0$, v_0 相当于(1)中的 M , Pe 为根系基部到根系终端通道的所有连接总数。修正后的拓扑参数 qa 、 qb 值的范围在 0—1 之间, 鱼尾形分支 $qa = qb = 1$, 叉状分支 $qa = qb = 0$, 两种模式的过渡形式是 qa 、 qb 的值在 0—1 之间。

(2) 根系分支率

根据 Strahler^[30] 方法确定根级, 既由外向内确定根级, 最外层的所有根系为一级根, 2 个一级根相遇为二级根, 2 个二级根相遇为三级根, 以此类推, 不同级根系相遇, 则以相遇根级中较高级根的级作为相遇后根的根级; 由外向内统计不同根级(i) 的数量 N_i , 以等级 i 为横坐标, $\lg N_i$ 为纵坐标作图, 植株的总分支率(Rb) 由回归直线斜率的逆对数表示; 逐步分支率($R_i : R_{i+1}$) 为相邻两级根系分支数之比, 计算公式为 $R_i : R_{i+1} = N_i : N_{i+1}$ 。

(3) 根系分支前后横截面积

Leonardo da Vinci 法则认为植物分支前后的根系横截面积相等, 即分支前的根系横截面积等于分支后的根系横截面积总和, 用方程式(3)表示:

$$d_{\text{前}}^2 = \sum_{k=0}^n d_i^2 \quad (3)$$

通过方程式(3), Van Noordwijk 和 Purnomosidhi^[32] 提出了能够反映普遍根系分支规律的方程(4):

$$d_{\text{前}}^2 = a \sum_{k=0}^n d_i^2 \quad (4)$$

1.3.2 样品养分测定方法

本研究的实验方法参考《土壤农化分析》^[33], 细根、根际土壤各项指标均 3 次重复测定。其中细根、根际土有机碳(SOC)采用重铬酸钾容量法-外加热法测定, 全氮(TN)采用凯式定氮法测定, 全磷(TP)采用 H_2SO_4 - H_2O_2 消煮-钼锑抗比色法。

1.4 数据处理

利用 Excel 2016、Canoco 4.5 和 SPSS 22.0 软件对数据进行统计分析。采用单因素(one-way ANOVA)和 LSD 法进行方差分析和多重比较($\alpha = 0.05$), 利用 Pearson Correlation 相关分析检验细根构型分别与细根养分、根际土壤养分之间的相关关系; 运用主成分分析找出影响细根构型的主要因子。

2 结果与分析

2.1 适生植物细根构型特征

由表 1 可知, 4 种适生植物的细根拓扑指数 qa 、 qb 、 TI 均不存在显著差异, 表明在喀斯特石漠化环境中 4 种适生植物的细根分支模式具有趋同性。其中 TI 均接近于 1, 为典型的鱼尾形分支模式, 该模式具有根系分支简单, 次级分支少, 根系内部竞争小等特点。4 种适生植物细根总根长较长且存在差异: 花椒与火棘不存在显著差异, 其他之间均存在显著差异。4 种适生植物细根总分支率偏小且不存在显著差异。4 种适生植物细根分支前后横截面积之比存在显著差异: 花椒与火棘存在显著差异, 其他之间均不存在显著差异, 表明构树、刺梨细根分支前后横截面积之比均接近于 1, 基本符合 Leonardo da Vinci 法则, 体现了构树、刺梨细根分支前后的横截面积基本相等。

由图 2 可知, 4 种适生植物细根具有明显的可塑性与不同的形态特征, 可能与树种和生境条件的不同有关。构树、刺梨、火棘的细根呈人字形: 构树主根粗壮, 侧根较长且细, 表皮呈土黄色; 花椒主根粗短, 侧根长短差异较大, 表皮呈土黄色; 刺梨分枝密度不高, 侧根粗壮, 表皮呈黄褐色; 火棘主根粗短, 侧根细长, 表皮呈黑

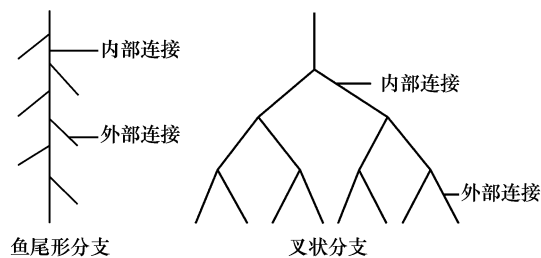


图 1 根系拓扑结构示意图

Fig.1 Schematic of root topological structures

色。4 种适生植物通过增加根系的连接长度,提升空间拓展能力,以获得充足的水分与养分供应。

表 1 4 种适生植物细根构型特征
Table 1 Fine root architecture of the four adaptive plants

物种 Species	qa	qb	TI	总根长/mm Total root length	Rb	横截面积比 Ratio of cross-section areas
构树 <i>B. papyrifera</i>	$0.76 \pm 0.03a$	$0.71 \pm 0.03a$	$0.93 \pm 0.01a$	$1227.70 \pm 55.11a$	$1.49 \pm 0.01a$	$1.04 \pm 0.01ab$
花椒 <i>Z. bungeanum</i>	$0.81 \pm 0.03a$	$0.77 \pm 0.02a$	$0.95 \pm 0.01a$	$806.08 \pm 36.19c$	$1.52 \pm 0.03a$	$1.02 \pm 0.01b$
刺梨 <i>R. burejense</i>	$0.83 \pm 0.02a$	$0.80 \pm 0.03a$	$0.95 \pm 0.01a$	$1096.16 \pm 49.21b$	$1.55 \pm 0.02a$	$1.03 \pm 0.00ab$
火棘 <i>P. fortuneana</i>	$0.79 \pm 0.03a$	$0.72 \pm 0.04a$	$0.94 \pm 0.01a$	$838.33 \pm 37.63c$	$1.51 \pm 0.03a$	$1.05 \pm 0.01a$

qa 、 qb 为修正后拓扑指数 a 、 b ; TI 为拓扑指数; Rb 为总分支率; 同列不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。表中数据为平均值 $\pm$ 标准误

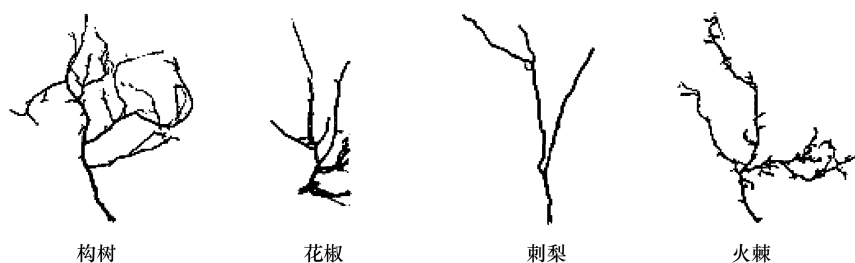


图 2 4 种适生植物细根形态特征

Fig.2 Fine root sharp of the four adaptive plants

2.2 适生植物细根构型特征与细根 C、N、P 化学计量的相关性

由表 2 可知, 构树细根 P 含量与细根总根长之间存在显著负相关关系 ($P < 0.05$), 细根 C 含量、N 含量、C:N、C:P、N:P 与细根构型特征之间不存在显著的相关关系 ($P > 0.05$)。花椒细根 N:P 与细根总分支率之间存在显著正相关关系 ($P < 0.05$), 细根 C 含量、N 含量、P 含量、C:N、C:P 与细根构型特征之间不存在显著的相关关系 ($P > 0.05$)。

由表 2 可知, 刺梨细根 P 含量与 qa 、 TI 之间存在显著负相关关系 ($P < 0.05$), 细根 C:P 与 qa 、 qb 、 TI 之间存在显著正相关关系 ($P < 0.05$), 细根 C 含量、N 含量、C:N、N:P 与细根构型特征之间不存在显著的相关关系 ($P > 0.05$)。火棘细根 N 含量与细根总根长之间存在显著负相关关系 ($P < 0.05$), 细根 C 含量、P 含量、C:N、C:P、N:P 与细根构型特征之间不存在显著的相关关系 ($P > 0.05$)。

2.3 适生植物细根构型特征与根际土壤 C、N、P 化学计量的相关性

由表 3 可知, 构树根际土壤 N、P、C:P、N:P 与细根构型特征之间不存在显著的相关关系 ($P > 0.05$)。根际土壤 C 含量与细根总分支率之间存在极显著正相关关系 ($P < 0.01$)、与细根横截面积比之间存在显著负相关关系 ($P < 0.05$)。根际土壤 C:N 与细根横截面积比之间存在显著负相关关系 ($P < 0.05$)。

由表 3 可知, 花椒根际土壤 C 含量除与细根 qa 、 qb 、 TI 、横截面积比之间存在显著正相关关系 ($P < 0.05$), 与细根总分支率存在显著负相关关系 ($P < 0.05$)。根际土壤 N 含量与细根横截面积比存在显著正相关关系 ($P < 0.05$)。根际土壤 C:N 与细根 qa 、 qb 、 TI 之间存在显著正相关关系 ($P < 0.05$), 根际土壤 C:P 与细根总分支率存在显著负相关关系、与细根横截面积比存在显著正相关关系 ($P < 0.05$)。根际土壤 P 含量、N:P 与细根构型特征之间不存在显著的相关关系 ($P > 0.05$)。

由表 3 可知, 刺梨根际土壤 C 含量与细根总分支率之间存在极显著负相关关系 ($P < 0.01$), 根际土壤 P 含量与细根总分支率之间存在显著负相关关系 ($P < 0.05$), 根际土壤 C:P 与细根总根长之间存在显著正相关关系 ($P < 0.05$)。根际土壤 N 含量、C:N、N:P 与细根构型特征之间不存在显著的相关关系 ($P > 0.05$)。火棘根

际土壤养分与细根构型之间不存在显著的相关关系 ($P>0.05$)。

表 2 4 种适生植物细根构型与细根养分相关系数

Table 2 Correlation coefficients between fine root architecture parameters and stoichiometric characteristics of fine root nutrition elements in the four adaptive plants

物种 Species	养分 Nutrient	qa	qb	TI	总根长/mm Total root length	Rb	横截面积比 Ratio of cross-section areas
构树	C	-0.162	-0.299	-0.129	-0.154	0.152	0.085
<i>B. papyrifera</i>	N	-0.180	-0.102	-0.192	-0.165	0.239	0.104
	P	0.167	0.267	0.149	-0.546 *	-0.422	-0.092
	C:N	0.218	0.104	0.233	0.046	-0.244	-0.119
	C:P	-0.195	-0.325	-0.168	0.463	0.429	0.190
	N:P	-0.250	-0.229	-0.253	0.158	0.440	0.176
花椒	C	-0.239	-0.052	-0.301	-0.136	0.047	-0.250
<i>Z. bungeanum</i>	N	-0.278	-0.124	-0.316	-0.196	0.436	0.027
	P	0.286	0.362	0.240	-0.139	-0.391	-0.266
	C:N	0.195	0.059	0.228	0.267	-0.455	-0.034
	C:P	-0.284	-0.326	-0.253	0.078	0.390	0.267
	N:P	-0.326	-0.277	-0.322	-0.068	0.531 *	0.191
刺梨	C	-0.079	0.114	-0.012	0.201	0.216	0.159
<i>R. burejense</i>	N	-0.065	-0.234	-0.084	-0.291	-0.421	-0.411
	P	-0.536 *	-0.440	-0.525 *	-0.136	-0.399	-0.066
	C:N	0.074	0.259	0.096	0.309	0.383	0.410
	C:P	0.569 *	0.509 *	0.570 *	0.151	0.430	0.094
	N:P	0.290	0.088	0.265	-0.153	-0.124	-0.293
火棘	C	0.080	-0.021	0.073	-0.349	0.107	-0.469
<i>P. fortuneana</i>	N	-0.090	-0.107	-0.074	-0.503 *	-0.388	0.131
	P	-0.139	-0.096	-0.108	0.443	0.335	0.316
	C:N	0.081	-0.020	0.074	-0.339	0.113	-0.469
	C:P	0.196	0.126	0.174	-0.447	-0.367	-0.316
	N:P	0.184	0.129	0.163	-0.411	-0.389	-0.254

表示显著相关 ($P<0.05$), 表示极显著相关 ($P<0.01$), Rb 为总分支率

表 3 4 种适生植物细根构型与根际土壤养分相关系数

Table 3 Correlation coefficients between fine root architecture parameters and stoichiometric characteristics of rhizosphere soil nutrition elements in the four adaptive plants

物种 Species	养分 Nutrient	qa	qb	TI	总根长/mm Total root length	Rb	横截面积比 Ratio of cross-section areas
构树	C	-0.248	-0.345	-0.185	-0.111	0.706 **	-0.536 *
<i>B. papyrifera</i>	N	-0.245	-0.136	-0.174	-0.031	0.203	0.217
	P	-0.267	-0.188	-0.174	-0.257	0.326	0.174
	C:N	-0.037	-0.186	-0.052	-0.018	0.341	-0.569 *
	C:P	0.133	0.010	0.060	0.222	-0.071	-0.384
	N:P	0.245	0.214	0.162	0.290	-0.334	-0.064
花椒	C	0.654 *	0.595 *	0.623 *	-0.195	-0.509 *	0.625 *
<i>Z. bungeanum</i>	N	0.359	0.244	0.329	0.040	-0.244	0.632 *
	P	0.402	0.490	0.436	-0.427	-0.079	0.223
	C:N	0.616 *	0.624 *	0.600 *	-0.307	-0.491	0.346

续表

物种 Species	养分 Nutrient	qa	qb	TI	总根长/mm Total root length	Rb	横截面积比 Ratio of cross-section areas
刺梨 <i>R. burejense</i>	C:P	0.446	0.299	0.397	0.122	-0.532 *	0.549 *
	N:P	-0.133	-0.302	-0.187	0.479	-0.135	0.297
	C	-0.328	-0.282	-0.414	0.031	-0.681 **	-0.045
	N	-0.154	-0.158	-0.162	-0.120	-0.086	-0.210
	P	-0.458	-0.385	-0.469	-0.446	-0.529 *	0.308
	C:N	0.039	0.047	0.013	0.232	-0.106	0.011
火棘 <i>P. fortuneana</i>	C:P	0.095	0.094	0.006	0.508 *	-0.254	-0.318
	N:P	0.027	-0.010	0.009	0.073	0.095	-0.339
	C	0.015	0.021	0.028	0.213	-0.370	-0.100
	N	-0.103	-0.090	-0.049	0.317	-0.184	0.142
	P	0.145	0.185	0.167	0.295	-0.143	0.390
	C:N	0.242	0.222	0.160	-0.236	-0.366	-0.448
	C:P	-0.176	-0.200	-0.185	-0.076	-0.172	-0.423
	N:P	-0.303	-0.319	-0.267	0.060	-0.006	-0.203

2.4 影响细根构型的细根和根际土壤 C、N、P 化学计量特征主成分分析

通过主成分分析发现(图 3),拓扑指数 qa 、 qb 、 TI 与细根 C、N、P 含量、根际土壤 C:N、C:P 呈正相关,总根长、横截面积比与细根 C、P 含量、细根 C:N、根际土壤 C、N 含量、根际土壤 C:P、N:P 呈正相关,总分支率与细根 C:P、C:N、N:P、根际土壤 C、N、P 含量、根际土壤 N:P 呈正相关。而细根 N 含量、细根 C:P、N:P、根际土壤 C:P、N:P 的箭头较长,表明其对细根构型的影响较大,特别是细根 N:P 箭头最长,说明其对细根构型的影响最大,且细根养分较根际土壤养分对细根构型的影响大。

3 讨论

3.1 喀斯特石漠化生境适生植物细根构型

本研究中 4 种适生植物均为典型的鱼尾形分支模式,与黄同丽等^[11]对喀斯特地区 3 种灌木根系研究结果一致。在投入相同的碳时,鱼尾形分支利用自身优势,有效避免根系内部竞争从而迅速占领冗余空间^[10],达到吸收养分的目的,因此鱼尾形分支更适应于喀斯特独特的生境^[10,34],并能针对生境的变化快速做出适应性的改变^[34]。而苏櫟等^[12]对喀斯特峰丛洼地不同植被恢复阶段的 4 个优势种根系构型研究发现均为典型的叉状分支模式。喀斯特地区出现两种不同的分支模式,可能与树种、生境、遗传有关^[13],而分支模式的具体决定因素尚需深入研究。

增加根系的连接长度是植物应对环境变化、扩大分布范围和提高养分利用效率的重要策略,且养分吸收效率和空间拓展能力与细根连接长度呈正相关^[31]。本研究中 4 种适生植物的细根均为连接长度较长的鱼尾形分支,根系通过增加连接长度、降低根系分支率,提高养分吸收效率和空间拓展能力,保证植物的正常生长;

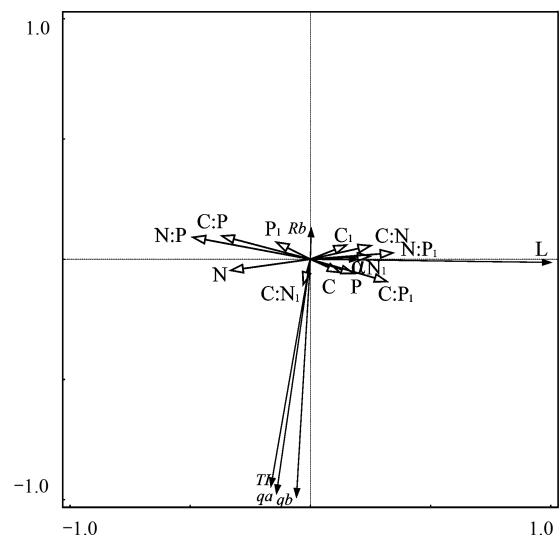


图 3 基于细根构型、养分特征的主成分分析

Fig. 3 Principal component analysis based on fine root architecture and nutrient characteristics rhizosphere soil nutrition

图中主成分特征根>1; L 为总根长; α 为横截面积比; C、N、P、C:N、C:P、N:P 分别为细根 C、N、P、C:N、C:P、N:P; C_1 、 N_1 、 P_1 、 $C:N_1$ 、 $C:P_1$ 、 $N:P_1$ 分别为根际土壤 C、N、P、C:N、C:P、N:P

这与 Fitter^[10] 和 Fitter 等^[35] 发现的根系较高吸收效率与鱼尾形分支和较长连接长度相关的结果一致。较长的细根连接长度可能与独特的生境有关,喀斯特地区纯碳酸盐岩大面积出露,岩溶作用强烈,导致土层浅薄不连续且持水能力低,植物出现“根包石”现象,根系需沿着岩石向下扩张到土壤小生境中,以获得水分和养分供应。

本研究中 4 种适生植物的细根总分支率较小,表明细根的生态适应性是大致相同的,即利用较小的分支率来适应喀斯特独特的生境;这与苏樑等^[12] 研究结果一致。根系分支率是植物对环境适应能力的体现,有研究表明根系分支率能较好地反映根系构型的可塑性变化^[36];因此加强喀斯特地区细根构型的研究,以充分了解细根构型的可塑性变化,助力于石漠化的治理与恢复。

Leonardo da Vinci 法则认为,根系分支前的横截面积等于根系分支后的横截面积之和^[32];这与徐立清等^[24] 对张广才岭不同生境胡桃楸(*Juglans mandshurica*) 的研究,及苏樑等^[12] 对喀斯特峰丛洼地不同植被恢复阶段的 4 个优势种根系构型的研究相同;本研究发现构树、刺梨的细根分支前后的横截面积之比不存在显著差异且分别为 1.04、1.03,均接近于 1,符合 Leonardo da Vinci 法则,表明构树、刺梨的细根分支前后的横截面积相等,但花椒、火棘不符合 Leonardo da Vinci 法则,可能与树种、遗传、生境、及前人对横截面积比的研究是基于粗根的研究等有关。

4 种适生植物的细根形态多为人字形,根系分支简单,连接长度较长,与鱼尾形分支相似,更好的体现了细根形态与细根构型之间的相似性,两者均是对生境适应的重要策略。

3.2 喀斯特石漠化生境细根和根际土壤 C、N、P 计量特征对细根构型的影响

对比细根养分、根际土壤养分与细根构型的相关性发现,细根养分与细根构型的相关性较小,但主要与细根 N、P 有关。4 种适生植物中刺梨的细根养分对细根构型的影响较大,这可能与刺梨的 P (0.64 mg/g) 含量不高有关,且研究区石漠化程度高,植被覆盖率低导致风化和淋溶作用较强,使得 P 易受损失进入水体^[37-38],植物的生长受到 P 的限制^[27]。构树、刺梨的细根 P 含量分别与细根总根长、细根拓扑结构呈显著负相关,火棘 N 含量与细根总根长呈显著负相关;而花椒 N:P 与细根总分支率呈显著正相关,刺梨 C:P 与细根拓扑结构呈显著正相关。这可能是因为细根 P 含量、N 含量较为充分且能满足植物生长需要时,细根不在通过改变拓扑结构和延长总根长来满足其正常生长;当 N:P、C:P 较为缺乏时,细根通过改变拓扑结构和总分支率来获取更多的 C、N 来满足其正常生长,同时也反映出 P 含量对计量比的影响。细根拓扑结构的大小与细根吸收水分、养分的效率有关,本研究中鱼尾形分支是理想的细根构型,拥有更高的水分、养分吸收效率和适应喀斯特贫瘠生境的能力;较长的细根连接长度利于细根在土壤中伸展,增加其在土层中的分布,提高对水分和养分的吸收效率^[39-40]。

根际土壤中的 C 含量主要来源于细根的死亡、分泌及呼吸等过程;N 含量主要来源于有机质的分解、生物量的多少和植被的固氮作用,有机质的多少直接决定了根际土壤中 N 含量的高低;P 含量主要来源于土壤的母质和成土作用。根际土壤养分与细根构型的相关性分析表明,根际土壤的 C 含量、P 含量及 C:P 与细根总分支率呈显著负相关,根际土壤 C 含量、C:N 与细根横截面积比呈显著负相关。这可能因为根际土壤养分较为充足时,细根不在通过改变总分支率、横截面积比来满足其生长。根际土壤养分与细根构型之间的相关性较细根养分与细根构型之间的相关性更为显著、关联性更多,这可能与根际土壤是细根养分最主要、最直接的来源^[27],及细根的功能是吸收根际土壤中的水分和养分有关^[41]。

通过主成分分析可从多个变量中找出影响细根构型的主要因子,本研究中细根 N 含量及细根、根际土壤中与 P 相关的计量比均是影响细根构型的主要因子,特别是细根养分有更为直接的影响,这可能与细根和细根构型特征有更为直接的联系有关。喀斯特地区植物的生长受到 N、P 元素的限制^[16,23],养分元素的多少直接影响细根构型的发展,为更好的让 4 种植物适应生境可通过对 N、P 元素的调节从而促进细根构型的改变,使 4 种植物更能适应喀斯特石漠化环境。通过养分元素的调节以改变细根构型特征是调节植物生态适应性的有效方式。然而未见有细根构型与细根养分和根际土壤养分相结合的研究,大多是单一的根系构型特征的

研究。李思诗等^[42]研究发现根系平均直径是影响根系构型的主要因子;唐子钦等^[43]研究发现根系总根长是影响根系构型的主要因子;单立山等^[44]发现根系拓扑指数、根系连接长度、根系分支率、根系横截面积比是影响根系构型的主要因子。本研究的细根构型特征显示,4种植物在细根总根长、细根横截面积比中存在显著差异,其可能是影响细根构型的主要因子。构树与刺梨总根长较长且存在差异可能与其本身对水分、养分的需求较高且采样处石子较多、土层浅薄等有关,为满足生长需要,构树、刺梨必通过增加细根连接长度以获得充足的水分、养分;同时也体现了喀斯特石漠化对构树、刺梨的生长影响较大,但两者密不可分,构树、刺梨的生长对喀斯特石漠化的恢复与治理具有一定的促进作用。花椒、火棘的横截面积比存在显著差异,且不符合 Leonardo da Vinci 法则,可能与树种、遗传、生境、及前人对横截面积比的研究是基于粗根的研究等有关,对细根横截面积比的研究应扩大其研究深度,丰富研究成果,但细根横截面积比存在差异的决定性因素尚需深入研究。综上所述,由于树种、根系类型、树种年限、生境等不同,影响根系构型的主要因子存在差异^[45]。

3.3 喀斯特石漠化生境适生植物细根适应策略

在贫瘠的喀斯特生境中4种植物均通过降低细根分支率、增加细根的连接长度以获得充足的水分和养分,细根吸收效率与细根分支、连接长度具有一定相关性^[31],较少的细根分支和更长的细根连接长度可能会增加细根的比重,促使细根的吸收能力增加;且细根比重的增加可提高对土壤的固结能力,有效的防止水土流失;同时鱼尾形分支具有较强的空间拓展能力和避免根系内部竞争从而快速占领冗余空间,呈现出一种特殊的生长模式—根包石。喀斯特地区养分缺乏^[16,27],但土壤养分是细根养分的主要来源之一^[46]。本研究中根际土壤养分、细根养分均较低,加之独特的喀斯特生境,植物为适应生境,通过鱼尾形分支模式、较长的细根连接长度等在贫瘠的生境中获得充足的养分,达到一种哪有较充足的养分就往哪儿伸展的生长机制。4种植物对喀斯特生境的适应性可能与细根 N 含量影响细根寿命及周转有关,细根 N 含量增加、细根周转变快、非结构性碳水化合物降低等将会导致细根寿命减短,同时细根 N 含量也会影响细根周转速度的变化,从而对细根的适应性产生一定的影响^[47];当生境发生变化时,4种植物可能通过改变细根 N 含量以影响细根寿命和周转,同时转变细根构型特征及对养分的吸收利用效率等方式以适应生境的变化。细根构型特征、细根养分、根际土壤养分综合用于根系的研究能精准的反映细根的生态适应策略,可助力于喀斯特生态系统保护与恢复。

4 结论

(1)喀斯特石漠化适生植物构树、花椒、刺梨、火棘细根均呈鱼尾形分支模式、较长的细根连接长度、较小的细根分支率,其生态适应性大致相同,独特的生境中“根包石”现象突出,植物具有较强的贫瘠生境适应能力。

(2)研究区的构树、刺梨细根分支前后的横截面积比符合 Leonardo da Vinci 法则,花椒、火棘细根分支前后的横截面积比存在差异,不符合 Leonardo da Vinci 法则,且细根分支前后的横截面积比是否符合 Leonardo da Vinci 法则可能因树种而异。

(3)相关性分析表明,细根 N、P 含量及与 P 相关的计量比和根际土壤 C、N、P 含量及与 C 相关的计量比分别与细根构型特征的相关性显著;主成分分析表明,细根养分、根际土壤养分对细根构型特征有一定的影响,其中细根 N 含量及细根、根际土壤中与 P 相关的计量比对细根构型特征的影响较大。

(4)研究区养分含量低且对植物的生长有双重影响,鱼尾形分支降低了根系内部的水分、养分竞争,植被不断的调整细根构型特征以适应喀斯特贫瘠的生境。

参考文献 (References):

- [1] Dannowski M, Block A. Fractal geometry and root system structures of heterogeneous plant communities. *Plant and Soil*, 2005, 272(1/2): 61-76.
- [2] 鲍雅静,曹明,李政海,郭鹏,张靖,秦洁. 羊草与大针茅根系构型对水分梯度响应的比较研究. *生态学报*, 2019, 39(3): 1063-1070.
- [3] 邓磊,关晋宏,张文辉. 辽东栎幼苗根系形态特征对环境梯度的响应. *生态学报*, 2018, 38(16): 5739-5749.
- [4] Lynch J. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiology*, 1995, 109(1): 7-13.

- [5] Fitter A H, Stickland T R. Architectural analysis of plant root systems 2. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New Phytologist*, 1991, 118(2): 383-389.
- [6] 王浩, 黄晨璐, 杨方社, 李怀恩. 砒砂岩区沙棘根系的生境适应性. *应用生态学报*, 2019, 30(1): 157-164.
- [7] Glimskär A. Estimates of root system topology of five plant species grown at steady-state nutrition. *Plant and Soil*, 2000, 227(1/2): 249-256.
- [8] 单立山, 李毅, 张荣, 张正中, 种培芳. 降雨格局变化对白刺幼苗根系形态特征的影响. *生态学报*, 2017, 37(21): 7324-7332.
- [9] Fitter A H. The topology and geometry of plant root systems; influence of watering rate on root system topology in *Trifolium pratense*. *Annals of Botany*, 1986, 58(1): 91-101.
- [10] Fitter A H, Stickland T R. Architectural analysis of plant root systems: III. Studies on plants under field conditions. *New Phytologist*, 1992, 121(2): 243-248.
- [11] 黄同丽, 唐丽霞, 陈龙, 张乔艳. 喀斯特区 3 种灌木根系构型及其生态适应策略. *中国水土保持科学*, 2019, 17(1): 89-94.
- [12] 苏樑, 杜虎, 王华, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 陈莉, 张芳. 喀斯特峰丛洼地不同植被恢复阶段优势种根系构型特征. *西北植物学报*, 2018, 38(1): 150-157.
- [13] 吴静, 盛茂银. 我国喀斯特植被根系生态学研究进展. *植物科学学报*, 2020, 38(4): 565-573.
- [14] Casper B B, Jackson R B. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1997, 28: 545-570.
- [15] Sun T, Hobbie S E, Berg B, Zhang H G, Wang Q K, Wang Z W, Hättenschwiler S. Contrasting dynamics and trait controls in first-order root compared with leaf litter decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(41): 10392-10397.
- [16] 胡琪娟, 盛茂银, 殷婕, 白义鑫. 西南喀斯特石漠化环境适生植物构树细根、根际土壤化学计量特征. *植物生态学报*, 2020, 44(9): 962-972.
- [17] Ladanai S, Ågren G I, Olsson B A. Relationships between tree and soil properties in *Picea abies* and *Pinus sylvestris* forests in Sweden. *Ecosystems*, 2010, 13(2): 302-316.
- [18] 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子. *植物生态学报*, 2015, 39(2): 159-166.
- [19] 陈晓萍, 郭炳桥, 钟全林, 王满堂, 李曼, 杨福春, 程栋梁. 武夷山不同海拔黄山松细根碳、氮、磷化学计量特征对土壤养分的适应. *生态学报*, 2018, 38(1): 273-281.
- [20] 王璐, 喻阳华, 邢容容, 秦仕忆. 喀斯特高寒干旱区不同经济树种的碳氮磷钾生态化学计量特征. *生态学报*, 2018, 38(15): 5393-5403.
- [21] 刘立斌, 钟巧连, 倪健. 贵州高原喀斯特次生林 C、N、P 生态化学计量特征与储量. *生态学报*, 2019, 39(22): 8606-8614.
- [22] 刘娜, 喻理飞, 赵庆, 武亚楠, 严令斌. 喀斯特高原石漠化区次生林叶片—枯落物—土壤连续体碳氮磷生态化学计量特征. *应用与环境生物学报*, 2020, 26(3): 681-688.
- [23] 皮发剑, 舒利贤, 喻理飞, 严令斌, 周晨, 吴正花, 袁丛军. 黔中喀斯特 10 种优势树种根茎叶化学计量特征及其关联性. *生态环境学报*, 2017, 26(4): 628-634.
- [24] 徐立清, 崔东海, 王庆成, 张勇, 马双娇, 朱凯月, 胡建文, 李红丽. 张广才岭西坡次生林不同生境胡桃楸幼树根系构型及细根特征. *应用生态学报*, 2020, 31(2): 373-380.
- [25] 马雄忠, 王新平. 阿拉善高原 2 种荒漠植物根系构型及生态适应性特征. *生态学报*, 2020, 40(17): 6001-6008.
- [26] 盛茂银, 刘洋, 熊康宁. 中国南方喀斯特石漠化演替过程中土壤理化性质的响应. *生态学报*, 2013, 33(19): 6303-6313.
- [27] 胡琪娟. 西南喀斯特石漠化适生植物构树化学计量特征及其对贫瘠土壤的适应策略. 贵州师范大学, 2020.
- [28] Guo D L, Mitchell R J, Hendricks J J. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest. *Oecologia*, 2004, 140(3): 450-457.
- [29] 高雨秋, 戴晓琴, 王建雷, 付晓莉, 寇亮, 王辉民. 亚热带人工林下植被根际土壤酶化学计量特征. *植物生态学报*, 2019, 43(3): 258-272.
- [30] Strahler A N. Hypsometric (area-altitude) analysis of erosional topography. *GSA Bulletin*, 1952, 63(11): 1117-1142.
- [31] Oppelt A L, Kurth W, Godbold D L. Contrasting rooting patterns of some arid-zone fruit tree species from Botswana-II. Coarse root distribution. *Agroforestry Systems*, 2005, 64(1): 13-24.
- [32] Van Noordwijk M, Purnomosidhi P. Root architecture in relation to tree-soil-crop interactions and shoot pruning in agroforestry. *Agroforestry Systems*, 1995, 30(1/2): 161-173.
- [33] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2008: 157-170.
- [34] Oppelt A L, Kurth W, Godbold D L. Topology, scaling relations and Leonardo's rule in root systems from African tree species. *Tree Physiology*, 2001, 21(2/3): 117-128.
- [35] Fitter A H, Stickland T R, Harvey M L, Wilson G W. Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of exploitation

- efficiency. *New Phytologist*, 1991, 118(3): 375-382.
- [36] Steingraeber D A, Waller D M. Non-stationarity of tree branching patterns and bifurcation ratios. *Proceedings of the Royal Society B*, 1986, 228 (1251): 187-194.
- [37] 白义鑫, 盛茂银, 胡琪娟, 赵楚, 吴静, 张茂莎. 西南喀斯特石漠化环境下土地利用变化对土壤有机碳及其组分的影响. *应用生态学报*, 2020, 31(5): 1607-1616.
- [38] Galloway J N, Townsend A R, Erisman J W, Bekunda M, Cai Z C, Freney J R, Martinelli L A, Seitzinger S P, Sutton M A. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 2008, 320(5878): 889-892.
- [39] Lynch J P. Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Annals of Botany*, 2013, 112(2): 347-357.
- [40] 杨振亚, 周本智, 陈庆标, 葛晓改, 王小明, 曹永慧, 童冉, 石洋. 干旱对杉木幼苗根系构型及非结构性碳水化合物化合物的影响. *生态学报*, 2018, 38(18): 6729-6740.
- [41] 刘佳, 项文化, 徐晓, 陈瑞, 田大伦, 彭长辉, 方晰. 湖南会同 5 个亚热带树种的细根构型及功能特征分析. *植物生态学报*, 2010, 34(8): 938-945.
- [42] 李思诗, 司晓静, 蒋芳市, 林金石, 蔡学智, 吴俣, 黄炎和. 长汀县崩岗区 8 种禾本科植物根系构型特征. *草业学报*, 2018, 27(10): 215-222.
- [43] 唐子钦, 陈有军, 胡健, 汪辉, 雷映霞, 帅林林, 周青平. 川西北沙化草地 7 种牧草根系构型及根鞘特征分析. *中国草地学报*, 2020, 42(2): 22-31.
- [44] 单立山, 李毅, 任伟, 苏世平, 董秋莲, 耿东梅. 河西走廊中部两种荒漠植物根系构型特征. *应用生态学报*, 2013, 24(1): 25-31.
- [45] 陈伟立, 李娟, 朱红惠, 陈杰忠, 姚青. 根际微生物调控植物根系构型研究进展. *生态学报*, 2016, 36(17): 5285-5297.
- [46] 岑龙沛, 严友进, 戴全厚, 焦权, 胡刚, 高儒学, 伏文兵. 喀斯特不同土地利用类型裂隙土壤有机碳及磷素赋存特征. *生态学报*, 2020, 40(21): 7567-7575.
- [47] 于水强, 王静波, 郝倩葳, 王维枫, 王琪, 詹龙飞. 四种不同生活型树种细根寿命及影响因素. *生态学报*, 2020, 40(9): 3040-3047.