

DOI: 10.5846/stxb202104150984

周岚, 巫大字, 吕秋实, 李贤伟, 苏宇, 郭茂金, 尹海锋, 吕倩. 松材线虫侵染的马尾松人工林细根形态及生物量分异特征. 生态学报, 2022, 42(15): 6274-6286.

Zhou L, Wu D Y, Lü Q S, Li X W, Su Y, Guo M J, Yin H F, Lü Q. Morphology and biomass differentiations of fine roots in *Pinus massoniana* plantation infected by *Bursaphelenchus xylophilus*. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(15): 6274-6286.

松材线虫侵染的马尾松人工林细根形态及生物量分异特征

周 岚¹, 巫大字¹, 吕秋实¹, 李贤伟^{1,2,3,*}, 苏 宇¹, 郭茂金¹, 尹海锋¹, 吕 倩¹

¹ 四川农业大学林学院, 成都 611130

² 长江上游森林资源保育与生态安全国家林业和草原局重点实验室, 成都 611130

³ 长江上游林业生态工程四川省重点实验室, 成都 611130

摘要: 中龄林的马尾松受松材线虫侵染后, 林木生长、生理生化指标、群落多样性等会发生异质性变化, 但是, 针对患病林木地下细根的响应尚不清楚。本研究以松材线虫疫区患病马尾松和健康马尾松为研究对象, 采用土柱法, 分 0—15 cm 和 15—30 cm 土层, 对细根进行分级研究, 定量分析 1—5 级细根的形态、生物量以及养分元素, 探讨松材线虫侵染的马尾松人工林细根形态、生物量以及养分元素的分异特征。结果表明: (1) 患病马尾松人工林细根的健康状态与根长密度、生物量呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 低级根 (如 1 级根) 患病后, 响应会更加强烈。 (2) 马尾松人工林患病后, 细根有效磷、速效钾浓度会显著降低 ($P < 0.05$), 而全氮、钙浓度会显著升高 ($P < 0.05$)。 (3) 松材线虫病使林分的土壤有机质含量显著高于健康林分 ($P < 0.05$), 而土壤速效钾含量会显著低于健康林分 ($P < 0.05$)。以上结果表明, 松材线虫侵染的马尾松人工林会在细根形态、细根养分和土壤养分上会发生特异性响应, 揭示了松材线虫病对马尾松人工林地下细根的影响, 旨在为松材线虫病防治提供一定参考。

关键词: 细根; 形态; 生物量; 养分浓度; 马尾松; 松材线虫病

Morphology and biomass differentiations of fine roots in *Pinus massoniana* plantation infected by *Bursaphelenchus xylophilus*

ZHOU Lan¹, WU Dayu¹, LÜ Qiushi¹, LI Xianwei^{1,2,3,*}, SU Yu¹, GUO Maojin¹, YIN Haifeng¹, LÜ Qian¹

¹ College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

² Key Laboratory of State Forestry Administration for Forest Resources Conservation and Ecological Security in the Upper Reaches of the Yangtze River, Chengdu 611130, China

³ Forestry Ecological Engineering in the Upper Reaches of Yangtze River, Chengdu 611130, China

Abstract: *Pinus massoniana* plantation is an important part of forest resources in China. Its construction has greatly increased forest coverage and solved the contradiction between wood supply and demand. But a large number of *Pinus massoniana* plantations are easy to be infected with pine wood nematodes (PWN), *Bursaphelenchus xylophilus*, heterogeneous changes have taken place on the forest growth, physio—biochemical indexes, community diversity, etc. At present, little is known on the underground response, especially the response of the infected *Pinus massoniana* fine roots to the pine wood nematode disease. In this study, the infected *Pinus massoniana* plantation and healthy plantation were sampled by the soil column method at the pine wood nematode epidemic area, and the soil layer was divided into 0—15 cm layer and 15—30 cm layer. The fine root morphology and biomass were quantified in level 1—5 root orders to further

基金项目: 国家“十三五”科技支撑计划项目 (2017YFD0600302); 国家级大学生创新训练计划项目 (201810626012)

收稿日期: 2021-04-15; **网络出版日期:** 2022-04-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lxw@sicau.edu.cn

understand the heterogeneous changes of the fine root morphology, biomass and nutrient concentration. Ultimately, this study would like to explore the differential characteristics of the fine root morphology, biomass and nutrient elements of the *Pinus massoniana* plantation infected by the pine wood nematodes. The results showed that: (1) The health status of the infected *Pinus massoniana* plantation fine roots was positively correlated with the root length density (RLD) and biomass ($P < 0.01$). The low order fine roots, such as level—1 roots, would respond more strongly after the fine roots were affected by the pine wood nematode disease. (2) When the *Pinus massoniana* plantation were attacked by the pine wood nematodes, the concentrations of the infected fine root available phosphorus and available potassium were significantly decreased ($P < 0.05$), while the concentrations of total nitrogen and calcium were significantly increased ($P < 0.05$). (3) The pine nematode disease also influenced the soil crucial components that the soil organic matter content of the infected *Pinus massoniana* plantation was significantly higher than that of the healthy stand ($P < 0.05$), while the content of the soil available potassium was significantly lower than that of the healthy *Pinus massoniana* plantation ($P < 0.05$). The above results firstly showed that heterogeneous changes happened on the infected *Pinus massoniana* plantation of the fine root morphology, root nutrient concentration and soil nutrient concentration. The *Pinus massoniana* plantation responded to the pine wood nematode disease on the underground by the fine roots. Furthermore, the effect of the pine wilt disease (PWD) on the fine roots of the infected *Pinus massoniana* plantation was revealed, aiming to provide some reference for the prevention and control of the pine wilt disease on *Pinus massoniana* plantation.

Key Words: fine root; morphology; biomass; nutrient concentration; *Pinus massoniana*; pine wilt disease

细根(直径 ≤ 2 mm)是地下生态系统的主体,其系统内部存在结构和功能的分异特征^[1]。细根的形态变化对整株植物的变化起着关键性作用,植物可根据根系形态塑形的适应性变化提高对外界营养元素的吸收^[2]。低级根(如1级根)是典型的吸收根,直径最细,比根长最高,是离子进入细根的主要场所;而高级根(如5级根)是运输根,直径最粗,比根长最低,细胞逐渐趋于死亡,构成木质导管,输导能力较强^[3-6]。虽然细根生物量只占地下部分总生物量的3%—30%^[7],但每年仍有大量的水分、养分由细根吸收,再运输到整株植物;而且,细根能通过呼吸和周转消耗光合产物,枯死分解后向土壤归还有机碳和其它养分^[8-9]。因此,细根养分动态在一定程度上,可以反映树木的健康状况。细根生物量与纬度呈线性负相关^[10],还表现出明显的季节性^[11]。多项研究显示,细根生物量有明显的空间垂直分布特征^[12-14]。树种不同,细根生物量也有较大差异^[15]。

马尾松(*Pinus massoniana*)是松科(Pinaceae)松属(*Pinus*)乔木树种,耐干旱瘠薄,适应能力强,为我国南方低山丘陵区群落演替和荒山绿化造林的重要树种^[16]。2019年国家林业和草原局公告,四川省共有37个区市县出现松材线虫(*Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhner) Nickle)疫情。近年来,广安市邻水县(松材线虫疫区)发现马尾松因感染松材线虫病枯萎死亡。松材线虫病,因其发病迅速、致死率高、治理难度大等特点,素有松树“癌症”之称^[17],严重影响地区生态安全格局,造成了巨大的经济损失。目前,除了受害机理和防控措施外,有关马尾松松材线虫病的研究主要集中在林木生长状况^[18]、生理生化指标^[19-20]、群落多样性^[21]等方面,针对患病林木地下细根响应的研究却鲜有报道;国内外对健康林分细根形态^[22-29]、生物量^[9-15,30-32]、养分元素^[1,2,33-35]的异质性也进行了大量研究,而针对松材线虫侵染的马尾松人工林细根形态、生物量以及养分元素的分异特征,至今仍是未知。然而细根作为马尾松与土壤沟通的媒介,对地上(马尾松)地下(土壤)部分的变化响应均非常敏感。本研究以松材线虫疫区患病的马尾松人工林为研究对象,以环境和林分条件基本相同的健康株为对照组,探讨松材线虫侵染的马尾松人工林细根形态、生物量以及养分元素的分异特征,以揭示松材线虫病对马尾松人工林地下细根的影响,为马尾松松材线虫病防治提供背景和启示。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于广安市邻水县(30°01′—30°33′ N, 106°41′—107°18′ E),属川东褶皱平行岭谷低山丘陵区。多年平均气温 16.9℃,极端最冷气温 3.8℃,极端最热气温 40.5℃。雨量丰沛,最高年均降雨量为 1206.8 mm,全年各季降水量分配不均,夏季降雨最多,冬季最少。土壤为黄壤,土层薄,肥力低。马尾松人工林下层植物较密,常见的灌木为猕猴桃科(Actinidiaceae)、山茱萸科(Cornaceae)和木姜子属(*Litsea*);草本类为蕨类石韦(*Pyrrosia lingua*)、皱叶狗尾草(*Setaria plicata*)、羊胡子草(*Carex rigescens*);藤本类为芒萁(*Dicranopteris pedate*)、卫矛(*Euonymus aleatus*)、爬山虎(*Parthenocissus tricuspidata*)。

在研究区内,选择出现松材线虫疫情的、针叶黄化甚至部分植株萎蔫枯死的患病马尾松人工林,和与其坡度、坡向、海拔等立地条件相近的健康马尾松人工林。在患病林分和健康林分中,分别设置 3 个 20 m×20 m 的标准地,且控制选择标准地的林龄、密度、郁闭度、平均胸径、平均树高等条件情况基本一致。标准地概况见表 1,标准地土壤化学性质见表 2。

表 1 标准地概况

Table 1 Situation of standard sample plot

标准地类型 Type of Standard sample plot	经纬度 Latitude and longitude	海拔 Altitude/m	坡度 Slope	坡向 Aspect	平均胸径 Mean diameter at breast height /cm	平均树高 Mean tree height /m	株数 Number	密度 Density/ (株/hm ²)	郁闭度 Canopy density	年龄 Age/a
患病 Infected	30°06′11″ N 107°02′29″ E	360	12°	西北 305°	18.5	13.6	29	725	0.6	30
健康 Healthy	30°06′02″ N 107°02′22″ E	277	12°	北 7°	19.1	13.8	32	775	0.7	30

表 2 标准地土壤化学性质

Table 2 Soil chemical properties of standard sample plot

土层/cm Layer	标准地类型 Type of standard sample plot	有机质/(g/kg) Organic matter	全氮/(g/kg) Total nitrogen	有效磷/(mg/kg) Available phosphorus	速效钾/(mg/kg) Available potassium
0—15	健康	48.12±1.04b	1.28±0.22a	3.51±0.17b	92.60±1.94a
	患病	55.89±0.77a	1.15±0.18a	5.20±0.62a	80.58±4.01b
15—30	健康	37.85±1.39c	0.79±0.07b	3.14±0.16b	85.40±1.98b
	患病	46.09±2.27b	0.77±0.07b	3.29±0.10b	72.96±2.15c

表中数值为“平均值±标准偏差”,同列不同小写字母表示在 0.05 水平上具有显著差异($P<0.05$)

1.2 样品采集

2018 年 5 月,在患病林分每个标准地内,选择 3 株针叶萎蔫、流脂减少的患病株;在健康林分每个标准地内,选择 3 株优良的平均木。利用土柱法,沿着坡向,分别在离树干基部 0.5—1 m 范围内(细根分布区域,最能代表调查样木的平均水平^[36—38])挖 20 cm×20 cm×15 cm 大小的土柱,东西南北四个方向各挖一个,每点按 0—15 cm、15—30 cm 分为 2 个垂直层次。每一个区间为一个整体,将其标号装袋放入低温保鲜盒,带回实验室。

在每个标准地内,随机选取 5 棵树,分别在离树干基部 0—0.5 m 内(土壤养分分布区域,更为接近以树干为圆心的树木生长周围土壤养分的平均值^[38—40]),去除土层表面枯落物后,使用直径为 5 cm 的土钻,分 0—15 cm、15—30 cm 两个土层采样。将同一标准地内采集的土壤样品分层混合,标号装袋后带回实验室。

1.3 样品处理与测定

1.3.1 细根分级和土壤筛选

采用 Pregitzer 等^[1]运用的河流水系分级方法,对细根按生长顺序进行分级。选出根序完整、包含五个级

的细根样品,用镊子依次将样品的 1—5 级根分离下来^[1],分类装入自封袋,并写清标号。

土壤样品在室内经自然风干后,剔除石粒和动植物残体等杂物,研磨过 2 mm 土壤筛,四分法取部分风干土样研磨过 0.149 mm 筛,记录并装入塑封袋中备用。

1.3.2 细根形态指标和生物量测定

应用 Epson 数字化扫描仪 (Expression 10000XL 1.0) 和 Win RHIZO 2012 根系图像分析系统软件对 1—5 级细根的形态特征指标 (平均直径、根长、表面积等) 进行定量分析。然后再将细根在 65℃ 烘干至恒重,用电子天平称重 (精确到 0.0001 g) 测定各级细根质量。

进一步计算,得到各处理细根的比根长 SRL,根长密度 RLD,比表面积 SRA 以及生物量 B 数据,计算公式为:

$$\text{SRL} = L/M; \text{RLD} = L/V; \text{SRA} = SA/M; B = M/d^2$$

式中, SRL 为比根长 (m/g); RLD 为根长密度 (m/m³); SRA 比表面积 (m²/g); B 生物量 (g/m²); L 为根系长度 (m); M 为干重 (g); V 为土块体积 (m³); SA 细根表面积 (m²); d 为土块边长 (m)。

1.3.3 细根养分测定和土壤养分测定

将细根研磨至可通过 2 mm 筛孔;再按照林标 LY/T 1271—1999^[41]测定细根 N、P、K 元素浓度,按照林标 LY/T 1270—1999^[42]测定细根 Ca 元素浓度。

土壤养分含量测定,采用重铬酸钾氧化—外加热法测定土壤有机质,采用凯式定氮法测定全 N,采用钼锑抗比色法测定有效 P,采用乙酸铵浸提—火焰光度法测定速效 K。以上各项指标每样品重复测定 3 次。

1.3.4 细根和土壤使用后的集中处理

根据国家林业和草原局《松材线虫病疫区和疫木管理办法》,在取样、搬运、测试和研究完成后,严格按照规定,并及时将患病细根和土壤集中进行粉碎和烧毁处理。

1.4 数据处理与统计分析

采用 EXCEL 2010 进行数据的统计整理和初步计算,SPSS 20.0 对数据进行统计分析,图片均由 Origin 8.0 绘制。采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 比较马尾松人工林 1—5 级细根在不同健康状态下平均直径、比根长、根长密度、比表面积、生物量的差异,和细根养分元素 N、P、K、Ca 的差异,以及比较不同健康状态林分土壤有机质、全 N、有效 P 和速效 K 含量的差异;并且,在 $P < 0.05$ 的显著水平下,以最小显著差异法 (LSD) 进行以上指标的多重比较。使用方差分析,分析不同健康状态、土层、根序以及各种交互作用,采用 Pearson 相关性分析评价自变量与因变量的相关关系。

2 结果与分析

2.1 松材线虫侵染的马尾松人工林细根的形态及生物量

如图 1 所示,0—15 cm 土层和 15—30 cm 土层内,随根序增加,患病细根的平均直径、生物量呈递增趋势,比根长、比表面积呈递减趋势,根长密度呈先增后减趋势。其中,5 级患病细根和 5 级健康细根的平均直径存在显著差异 ($P < 0.05$)。对于患病细根组间,1 至 3 级细根的平均直径不存在显著差异 ($P > 0.05$)。患病细根 1 至 4 级之间,比根长存在显著差异 ($P < 0.05$)。除 0—15 cm 土层的 1 级细根,其余患病和健康细根的根长密度之间均存在显著差异 ($P < 0.05$)。患病细根组间,1 级细根的比表面积与更高级别细根的比表面积存在显著差异 ($P < 0.05$)。3 级至 5 级组内,患病和健康细根的生物量存在显著差异 ($P < 0.05$)。

如图 2 所示,受松材线虫侵染的马尾松人工林与健康马尾松人工林相比,患病马尾松人工林的总细根直径、总比根长、总比表面积变化程度不明显,相对偏差分别为 5.70%、1.42%、14.49%。但是,总根长密度、总生物量明显下降,总下降幅度为 48.28%、52.92%,相对偏差为 63.65%、71.96%。其中,1 级至 5 级细根,根长密度的下降幅度分别为 40.26%、39.12%、44.50%、62.05%、68.39%,生物量的下降幅度分别为 46.12%、29.07%、43.12%、46.72%、60.64%。

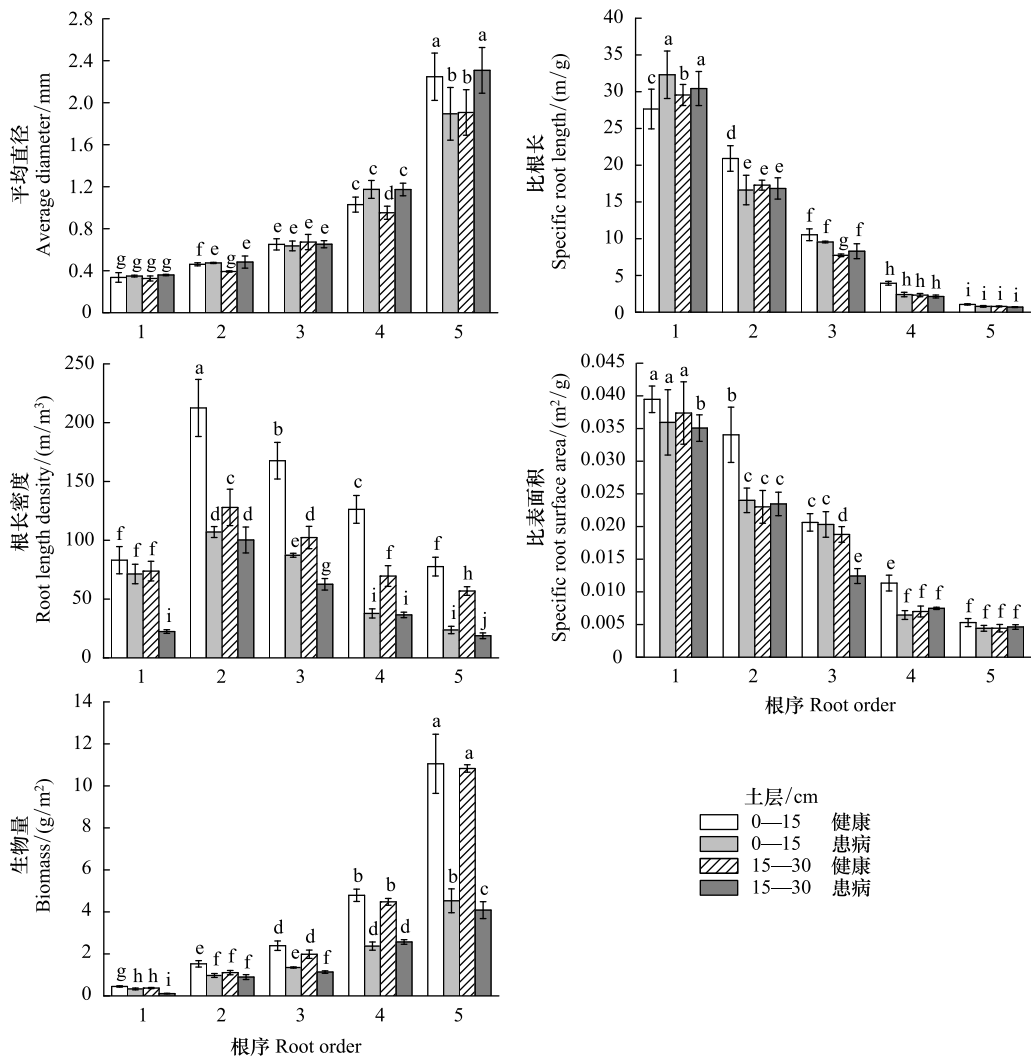


图 1 不同土层、不同根序、不同健康状态马尾松人工林细根的形态及生物量

Fig.1 Morphology characteristics and biomass of fine roots in *Pinus massoniana* plantation of different layer, root order and health status
不同字母表示不同土层、不同根序、不同健康状态的细根在 0.05 水平下存在显著差异 ($P<0.05$)

如表 3 所示,细根的健康状态与根长密度、生物量呈极显著正相关($P<0.01$)。

表 3 健康状态与马尾松人工林细根形态及生物量的相关性系数

Table 3 Correlation coefficient between health status and morphology characteristics and biomass of fine roots in <i>Pinus massoniana</i> plantation		直径 Diameter/mm	比根长 Specific root length/(m/g)	根长密度 Root length density/(m/m ³)	比表面积 Specific root surface area/(m ² /g)	生物量 Biomass/(g/m ²)
状态	Pearson 相关性	-0.0406	0.0079	0.5441 **	0.1108	0.3366 **
Status	显著性(双侧)	0.7579	0.9522	<0.0001	0.3992	0.0086

*, 在 0.05 水平(双侧)上显著相关; **, 在 0.01 水平(双侧)上显著相关

2.2 松材线虫侵染的马尾松人工林细根的营养状况

如图 3、表 4 所示,受松材线虫侵染的马尾松人工林细根的营养浓度会发生变化。患病马尾松细根除 2、3、4 级细根的 K 元素和 3 级细根中 Ca 元素浓度在不同土层差异不显著外($P>0.05$),其余患病细根的元素均表现为两土层间差异显著($P<0.05$)。受松材线虫侵染的马尾松,细根中 N、P、K 元素浓度随着根序等级增加而不断降低,且差异显著($P<0.05$)。Ca 元素浓度在根序中变化趋势不明显,1 级细根 Ca 元素浓度最大。松

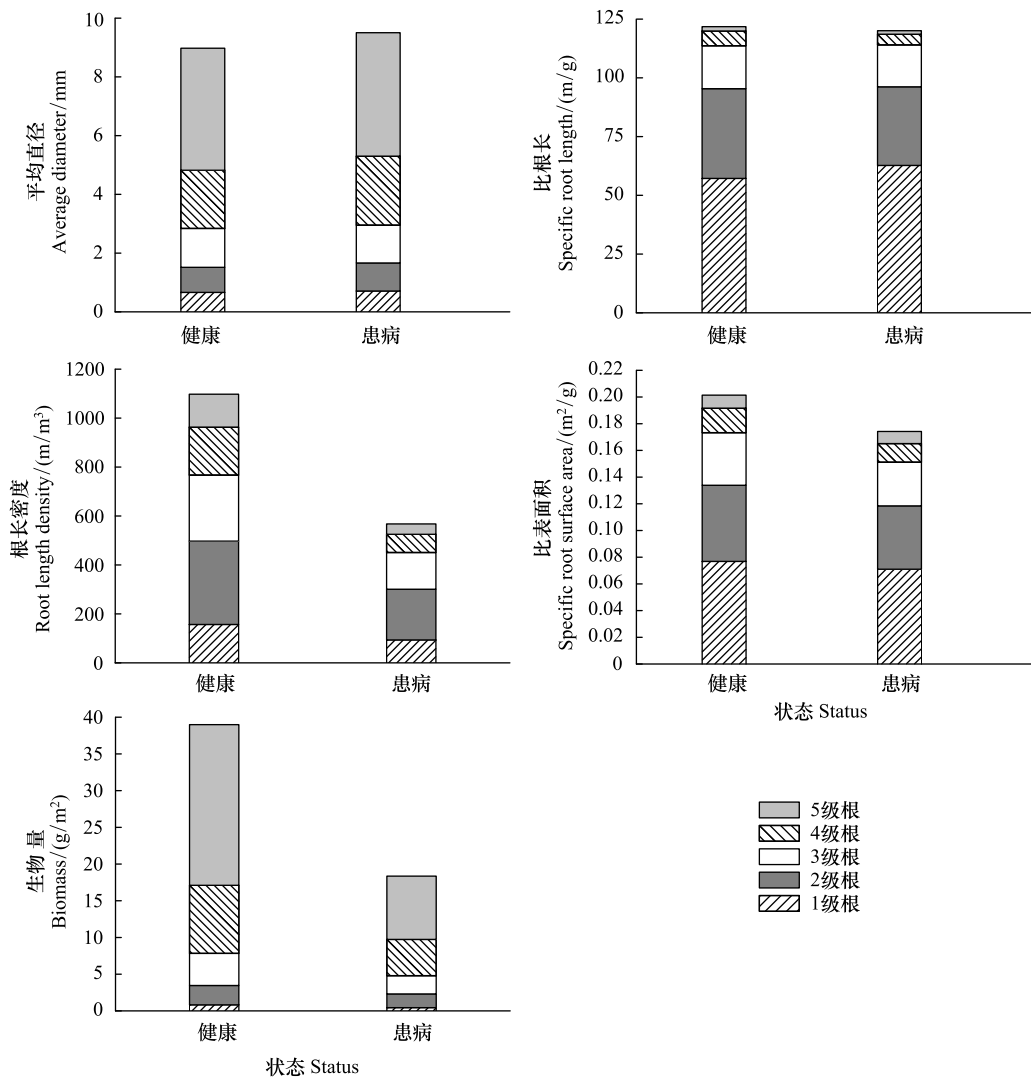


图2 不同健康状态五个级别细根的总平均直径、总比根长、总根长密度、总比表面积、总生物量

Fig.2 Total average diameter, total specific root length, total root length density, total specific surface area, and total biomass of fine roots at five root orders of different health status

材线虫病使马尾松细根 P、K 元素浓度降低,且患病马尾松细根的 P、K 元素浓度显著低于健康马尾松细根的元素浓度 ($P<0.05$)。但是,患病细根中 N、Ca 元素浓度与健康相比却表现为增加,且均差异显著 ($P<0.05$)。

表 4 不同健康状态马尾松人工林细根的营养浓度 (g/kg)							
Table 4 Nutrient concentrations of fine roots in <i>Pinus massoniana</i> plantation in different health status							
元素 Nutrient	土层/cm Layer	状态 Status	根序 Root order				
			1	2	3	4	5
全氮 Total nitrogen	0—15	健康	6.8256Ba	5.5404Bb	4.6515Bc	4.0084Bd	3.6507Be
		患病	7.0789Aa	5.8353Ab	4.8937Ac	4.4040Ad	3.9733Ae
	15—30	健康	5.5637Da	4.2302Db	3.0137Dc	2.3527Dd	1.9005De
		患病	5.7804Ca	4.4545Cb	3.2612Cc	2.5613Cd	2.2905Ce
磷 Phosphorus	0—15	健康	1.0532Aa	0.8734Ab	0.8400Ab	0.5962Ac	0.4733Ad
		患病	0.9700Ba	0.8207Bb	0.7767Bc	0.5167Bd	0.4300Be
	15—30	健康	0.7904Ca	0.6171Cb	0.5638Cc	0.4264Cd	0.3514Ce

续表

元素 Nutrient	土层/cm Layer	状态 Status	根序 Root order				
			1	2	3	4	5
钾 Potassium	0—15	患病	0.7302Da	0.5504Db	0.4870Dc	0.3604Dd	0.2976De
		健康	5.9667Aa	5.1970Ab	3.8065Ac	3.3639Ad	3.0096Ae
	15—30	患病	5.4667Ba	4.5667BCb	3.3832Bc	2.9367Cd	2.6932Bd
		健康	5.6667Ba	4.7780Bb	3.5033Bc	3.1533Bd	2.7147Be
钙 Calcium	0—15	患病	5.1236Ca	4.4046Cb	3.2734Bc	2.8281Cd	2.3034Ce
		健康	5.3353Ba	5.2173BCb	5.2622Bab	5.2047Bb	5.2483BCab
	15—30	患病	5.5598Aa	5.4758Aab	5.4009Abc	5.3505Ac	5.4073Abc
		健康	5.2318Ca	5.1707Ca	5.1537Ca	5.1532Ba	5.1633Ca
		患病	5.4203Ba	5.3043Bb	5.3104ABb	5.2503Bb	5.2733Bb

同行不同小写字母表示不同根序间存在显著差异 ($P<0.05$), 同列不同大写字母表示不同健康状态在不同土层间存在显著差异 ($P<0.05$)

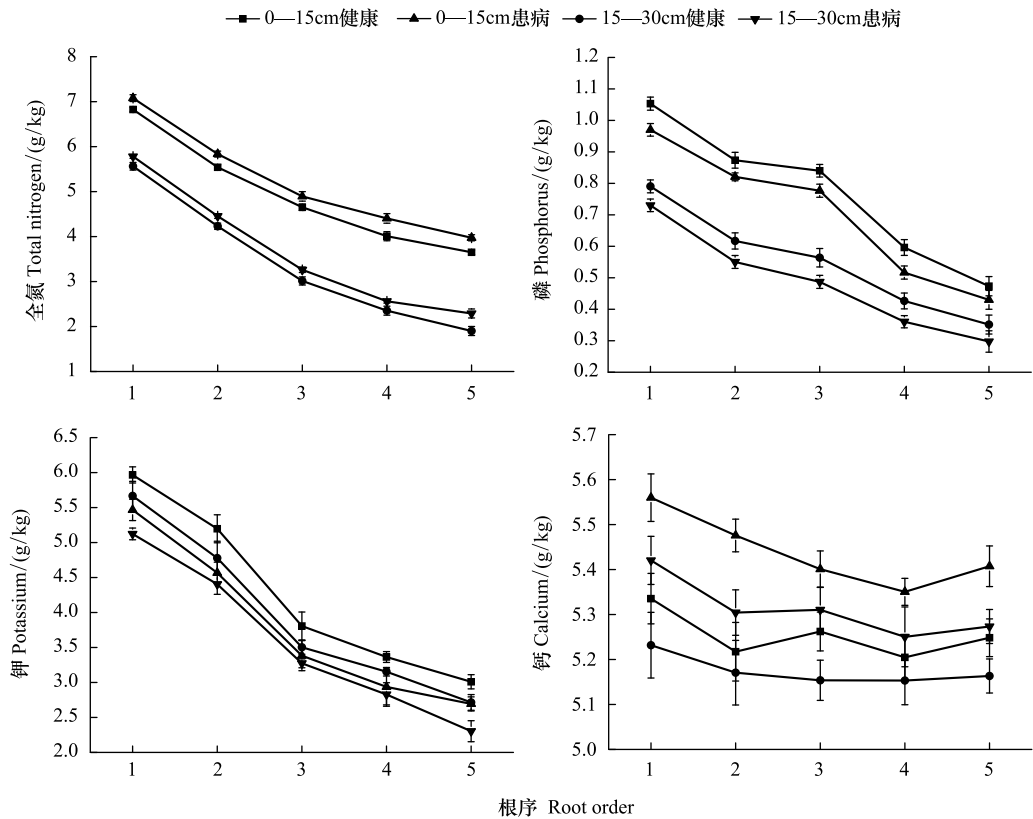


图3 不同土层、不同根序、不同健康状态马尾松人工林细根的营养浓度

Fig.3 Nutrient concentrations of fine roots in *Pinus massoniana* plantation of different layer, root order and health status

如表 5 所示,细根的健康状态与钙浓度呈极显著负相关($P<0.01$)。

表 5 健康状态与马尾松人工林细根养分浓度的相关性系数

Table 5 Correlation coefficient between health status and nutrient concentration of fine roots in *Pinus massoniana* plantation

		全氮 Total Nitrogen	磷 Phosphorus	钾 Potassium	钙 Calcium
状态	Pearson 相关性	-0.096	0.1512	0.1878	-0.6820 **
Status	显著性(双侧)	0.4652	0.2488	0.1507	<0.0001

*, 在 0.05 水平(双侧)上显著相关; **, 在 0.01 水平(双侧)上显著相关

2.3 松材线虫侵染的马尾松人工林土壤的养分状况

如图 4、表 2 所示,随着土层加深,患病林分的土壤有机质、全氮、有效磷、速效钾均呈降低趋势,且差异显著($P<0.05$)。其中,患病林分的土壤有机质含量显著高于健康林分($P<0.05$)。患病林分和健康林分的全氮含量差异不显著($P>0.05$)。除此之外,患病林分的土壤有效磷含量在土壤表层(0—15 cm)显著高于健康林分的有效磷含量($P<0.05$),但在下层土壤(15—30 cm)两者差异不显著($P>0.05$)。相较于健康林分,患病林分的土壤速效钾含量显著低于健康林分($P<0.05$)。

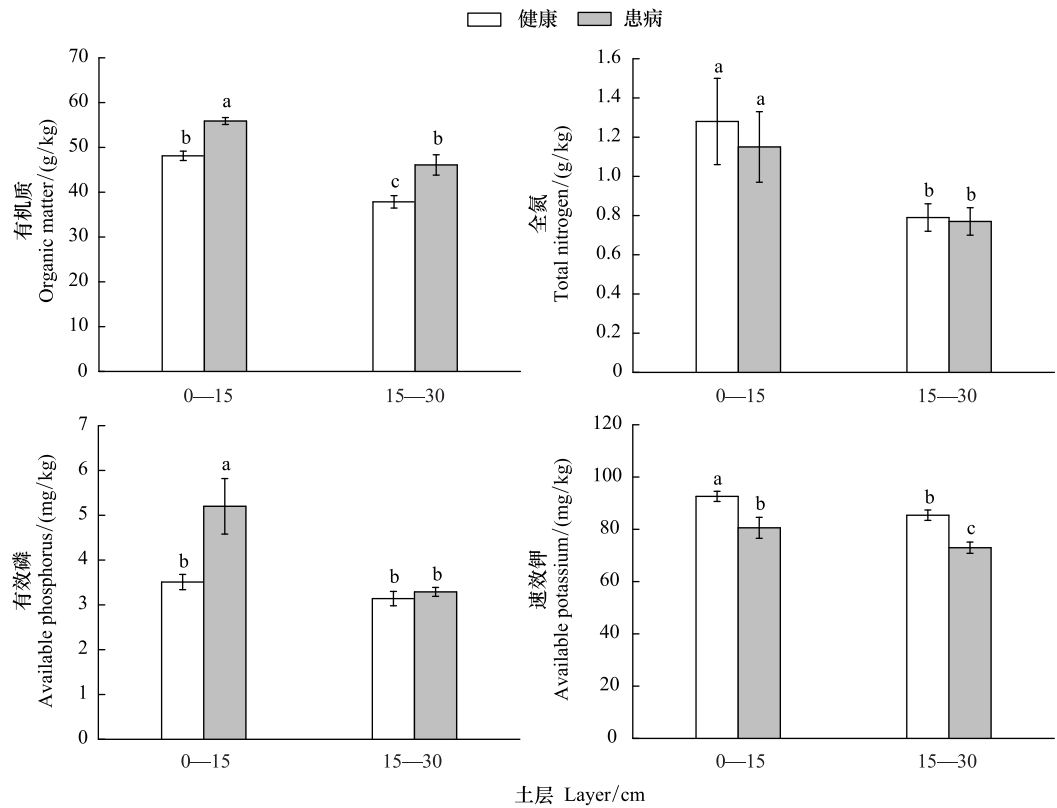


图 4 不同土层、不同健康状态马尾松人工林土壤的养分浓度

Fig.4 Nutrient concentrations of soil in *Pinus massoniana* plantation of different layer and health status

不同字母表示不同土层、不同健康状态的土壤在 0.05 水平下存在显著差异 ($P<0.05$)

如表 6 所示, 树体健康状态与土壤有机质呈显著负相关($P<0.05$), 且健康状态与土壤速效钾浓度呈极显著正相关($P<0.01$)。

表 6 健康状态与马尾松人工林土壤养分浓度的相关性系数

Table 6 Correlation coefficient between health status and nutrient concentration of soil in *Pinus massoniana* plantation

		有机质 Organic matter	全氮 Total nitrogen	有效磷 Available phosphorus	速效钾 Available potassium
状态	Pearson 相关性	-0.6130 *	0.157	-0.527	0.8180 **
State	显著性(双侧)	0.0342	0.6267	0.0781	0.0011

*, 在 0.05 水平(双侧)上显著相关; **, 在 0.01 水平(双侧)上显著相关

3 讨论

3.1 松材线虫侵染后马尾松人工林细根形态及生物量的响应特征

细根的特异性是由内在因素(遗传因素)和外界因素(生物与非生物环境因素)共同作用形成的,即细根

的形态会根据土壤微生物、以及水分、养分的变化和限制,产生应对措施,以达到最适合其生存的根系分配策略^[22]。由于患病和健康林分的环境条件、林分条件基本一致,因而影响本研究的自变量为林分健康状态、土层、根序及其交互作用。

马尾松前 3 级细根的平均直径具有一定的相似性^[1],且 4、5 级细根的平均直径随着根序增加而显著增大^[3-4]。本研究中,受松材线虫侵染的马尾松人工林细根的平均直径呈现出前 3 级细根的平均直径表现一定的相似性,这与 Pregitzer 等^[1]的研究结果一致。随着根序等级的增加,4 级和 5 级细根的平均直径显著增大,在师伟等^[3]、常文静和郭大立^[4]的研究中也得以验证。马尾松作为先锋树种,细根需要极强的生长能力和输导能力去适应环境,因此,在形态上会表现出需要较粗的平均直径^[23]。患病的高级根(如 5 级根)比低级根(如 1 级根)变异幅度大,可能是由于马尾松遭受松材线虫侵染后倾向于优先改变 5 级细根的直径以适应患病状态。师伟等^[3]对帽儿山 20 个阔叶树种、贾全全等^[24]对三种常见针叶树种的研究表明,细根的比根长随根序增加而减少。土层不同,比根长分布也不同^[26]。本研究随着根序增加,受松材线虫侵染的马尾松人工林细根的比根长依次递减,这与师伟等^[3]、贾全全等^[24]的研究结果类似。不同的比根长反映细根的不同吸收策略^[25],在本研究中也得到了验证,即患病马尾松人工林的 1 级细根对养分和水分的吸收较强,5 级细根能力较弱,且患病细根倾向于优先改变 1 级细根的比根长以适应患病状态。以往的研究中,马尾松细根的根长密度会随土层加深而降低;随着根径增大,其根长密度也会降低^[27]。本研究中,受松材线虫侵染的马尾松人工林细根的根长密度与健康马尾松人工林相比大幅降低,是因为细根的根长密度与健康状况呈极显著正相关($P < 0.01$)。与黄林等^[27]的结论一致,说明根系在土壤不同深度的分布因土壤理化性质的变化而有所差异。低级根寿命短^[3],随着根序增加,患病细根的根长密度呈先递增,2 级根及以后递减趋势,很可能是因为在患病过程中,1 级根大量死亡分解。细根的比表面积,反应了单位质量细根投入水分和养分利用的效率,比表面积越高,其养分利用率越高^[28]。以往有研究表明,根序与比表面积负相关^[29]。本研究中,与刘佳等^[29]的结论相似,患病细根的比表面积随根序增大而减小,这是因为不同根序的根具有不同生理功能。患病 1 级根比表面积显著大于更高级别根($P < 0.05$),除以上影响因素外,还可能是因为马尾松 1 级根具有外生菌根,所以其直径明显膨大,比表面积也增大^[29]。

大量研究表明,细根生物量有多种影响因子:纬度、气候、土壤、树种、林分条件^[9-15]等。根据对细根生物量的水平分布研究,0.5—1 m 的生物量更能代表调查样木的平均水平^[36-38]。0—10 mm 马尾松细根在距树干基部 0.5 m 处,根系生物量最大(4.18 t/hm²)。中龄林马尾松根系生物量随水平距离增加而减少^[36]。乔木马尾松细根生物量在水平方向上的分布与细根直径的分布一致,为 0—0.5 m < 0.5—1 m < 1—1.5 m^[37]。不同径级马尾松根系总生物量主要分布在距离树桩 0—1 m 范围内,占比 62.2% 以上^[38]。本研究中,受松材线虫侵染的马尾松人工林的总生物量比健康马尾松人工林的总生物量有明显下降,总下降幅度达到 52.92%,证明了细根生物量和健康状态极显著正相关($P < 0.01$)。不同级别细根,下降幅度也不同;3 级根后,随根序增加,受松材线虫侵染的马尾松人工林细根的生物量降幅越来越大(图 2),这可能是由于不同健康状态与根序的交互作用对细根生物量的作用随根序增加而越来越强。张腾飞等^[30]对香樟人工林的研究证明细根生物量与根序正相关,许坛等^[31]对连作杨树人工林的研究却发现细根生物量随着根序增加而减少。和张腾飞等^[30]的研究一致,与许坛等^[31]的结果相反,本研究中的细根生物量和根序呈现正相关性,这可能是受生物内在因子,即遗传特性对细根生物量的影响。王力等^[32]认为,林区的土壤上层更有利于气体交换和水分吸收。随着土层的加深,土壤容重会逐渐增加,氧气逐渐减少,使得细根吸收水分和养分受到抑制,所以,细根生物量会随土层加深而逐渐减少。本研究中细根生物量受外部因素土层的影响,这可能与本研究区域的土壤水肥特点有关^[32]。

虽然根系有很强的环境可塑性,根长、根系吸收面积等形态指标会随土壤的空间异质性而发生变化;但是,根系的形态主要受遗传因素控制,环境侵扰只是次要因素,且需要长时间的累积^[33]。所以,各个根系形态指标的变异程度可能会呈现一定异质性。如表 3,根长密度和生物量都因受松材线虫侵染而发生了显著变化,但患病马尾松人工林的细根直径、比根长、比表面积变化程度不明显。

由于被侵染时间过短,患病马尾松人工林的总细根直径、总比根长、总比表面积变化程度不明显。根据《国家林业局公告(2015年第3号)(2015年全国松材线虫病疫区公告)》,广安市邻水县于2015年第一次被确定为松材线虫疫区,而采样时间为2018年5月。这个间隔时间不足以使总细根直径、总比根长、总比表面积这些形态指标发生明显变化。

3.2 松材线虫侵染后马尾松人工林细根养分的响应特征

土壤深度会影响土壤养分的分配,随着土壤深度增加,土壤全氮、有效磷、速效钾浓度呈现减少趋势,不同土层的土壤养分差异明显^[43-46]。细根养分与土壤养分密切相关,细根从土壤吸收养分,土壤养分的丰沛程度在一定程度上会影响细根的养分^[33-35]。本研究中,马尾松上层土(0—15 cm)细根N、P、K的浓度显著大于下层土(15—30 cm)细根的元素浓度($P<0.05$),这可能是因为土壤N、P、K元素养分存在空间异质性,从而导致细根养分也存在空间异质性。患病马尾松2、3、4级细根的K元素和3级细根中Ca元素浓度在不同土层中差异不显著,这可能是因为两个土层间土壤K、Ca元素浓度差异不大所导致的结果。

根系存在明显的分支结构,依据不同的生长发育顺序和位置,形成根序^[47],不同根序的细根在生理和养分浓度上存在差异^[1]。本研究中,细根中N、P、K元素浓度随着根序的增加而不断减少,这都证明不同根序间存在养分异质性。这与Pregitzer等^[1]发现随根序增加,N元素浓度降低,Li等^[48]研究发现细根中N、P元素浓度随根序增加呈线性降低,魏鹏等^[49]发现细根根序增加,N、P、K元素浓度降低的研究结果相似。这样的养分分配模式与细根代谢有关,低级根序的细根是吸收养分和水分的主要器官,代谢活动强度大^[29],所需RNA、蛋白质较多,对N、P需求较大,同时根系吸收水分需要 K^+ 维持根压,因此N、P、K元素浓度在低级细根中较高。本研究中,Ca元素浓度在根序间变化的趋势不明显,1级细根根Ca元素浓度最大,这可能是因为Ca元素在植物体内可以促进细胞伸长和分裂,1级细根代谢旺盛,周转速度快,所以Ca元素浓度较高,而Ca元素作为植物组成结构元素,其浓度在其他根序的细根中差异不大。

细根枯死、分解过程中,存在淋溶、物质迁移、土壤生物代谢等过程,细根不断与外界进行物质交换,元素浓度不断变化。在植物中,K元素主要以 K 离子存在,P元素以 PO_4^{3-} 形态存在,所以这两种元素在雨水淋溶过程中极易丢失^[50]。本研究中患病马尾松细根的P、K元素浓度显著低于健康马尾松细根中的浓度($P<0.05$),这可能与元素特性和在根系中的形态有关。有研究表明,当根系中某元素浓度高至能满足微生物所需时,根系分解时该元素浓度表现为释放,浓度低于微生物所需时则表现为富集^[8]。

本研究中患病细根的N元素浓度增加,表现为富集,可能是分解者对N的生物学调控,分解者在凋落物中拓殖需要足够的N,细根本身N不足,分解者便从土壤摄取。在植物受到外界刺激时, Ca^{2+} 会激增,能供迅速恢复 Ca^{2+} 稳态的植物通常有更强的抗逆性^[51]。若 Ca^{2+} 浓度不能迅速恢复 Ca^{2+} 稳态,则会对细胞造成严重的伤害,导致细胞其他信号传递受到阻碍,进一步阻碍细胞代谢过程^[52]。本研究中患病马尾松细根Ca元素浓度显著高于健康马尾松($P<0.05$),细根的健康状态与钙浓度呈极显著负相关($P<0.01$),证明了Ca元素增加很可能会加速细根死亡,限制水分吸收和养分吸收,使得受松材线虫侵染的马尾松快速枯死。

3.3 松材线虫侵染后马尾松人工林土壤养分的响应特征

土壤是植物生长发育的基础,土壤条件的差异可以影响植物的生长以及健康状态。同时,森林生态系统中植被的群落组成、林分结构及林木生长状况等的改变也会反过来影响土壤养分情况^[53]。研究表明,感染了松材线虫病的马尾松林林分结构和群落功能较未感染林分均发生了不同程度的改变^[21]。因此,感病林分的土壤养分状况可能也会发生一定改变。0—0.5 m土壤养分含量在水平分布上更为接近以树干为圆心的树木生长周围土壤养分的平均值^[38-40]。在研究间伐强度对马尾松人工林根际土壤的影响时,取样位置在树干周围20 cm^[39]。马尾松根系总生物量主要集中在距离树干0.5 m的范围内^[38],而土壤营养元素含量越高,马尾松生长越好^[40],所以,选取土壤养分的研究地也首先考虑细根分布集中的区域。

在森林生态系统中,土壤养分主要来源于林地表面植物凋落物和植物根系,以及土壤本身经微生物分解、矿化得到的养分^[54]。其中,林地植物的凋落物主要集中在土壤表层,且一般植物的根系也主要分布于土壤表

层,因此它们分解所得的大量有机质和养分元素也主要集中在土壤表层。本研究中,患病马尾松林分的土壤随土层加深,土壤有机质、全氮、有效磷、速效钾均呈降低趋势,可能是因为土壤养分具有“表聚性”的特征。

多项研究表明,土壤有机质的积累一部分来源于凋落物和植物根系的分解^[43—46,53—54]。本研究中,患病林分土壤有机质含量显著高于健康林分($P<0.05$)。这可能是由于松材线虫侵染马尾松人工林后,林内部分林木枯死,进而导致林内光照增强,温度升高,在一定程度上加快了地表凋落物的分解速度,使得感病林分土壤有机质含量相对较高;也可能是由于马尾松患病后,根系死亡数量增加,分解后向土壤中输入了更多的有机质。受松材线虫侵染的马尾松林分土壤硝化作用显著增强^[55],重度受损林分土壤 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 的含量显著高于轻度受损林分^[56]。净硝化作用可能导致氮素在硝化过程中以 N_2O 的形式损失或者在氮素运输过程中以 NO_3^--N 的形式流失到地下水中,且土壤 NO_3^--N 极易通过地表径流、反硝化、渗漏等方式损失从而引起土壤总氮含量的减少^[57]。这些因素可能导致了本研究出现感病林分土壤全 N 含量低于健康林分的结果,但差异不显著($P>0.05$)。同时,土壤中较高的硝态氮含量会加剧土壤的酸化以及土壤盐基离子的淋失^[56],这可能是本研究中患病林分土壤速效 K 含量较低的重要原因之一,以及也是林分健康状态与土壤速效 K 浓度呈极显著正相关($P<0.01$)的原因。马尾松林遭受损毁后,土壤有效磷会增加^[56]。本研究中,患病林分土壤有效 P 含量在 0—15 cm 土层内显著高于健康林分,这与葛萍等^[56]的研究结论相似,可能是因为受松材线虫侵染后马尾松林土壤磷的转化性质受到改变,土壤磷的矿化速率有所提高^[55],因此土壤中有效 P 的含量较健康林分有所升高。

4 结论

受松材线虫侵染的马尾松人工林细根的健康状态与根长密度、生物量呈极显著正相关($P<0.01$)。患病马尾松人工林的 1 级细根(低级根)对养分和水分的吸收较强,5 级细根(高级根)能力较弱,且患病细根倾向于优先改变 5 级细根的平均直径和 1 级细根的比根长、比表面积以适应患病状态。在患病过程中,1 级细根可能会大量死亡分解。因此,低级根(如 1 级根)患病后,响应会更加强烈。

马尾松人工林患病后,细根有效磷、速效钾浓度会显著降低($P<0.05$),全氮、钙浓度会显著升高($P<0.05$)。细根的健康状态与钙浓度呈极显著负相关($P<0.01$)。松材线虫病使林分的土壤有机质含量显著高于健康林分($P<0.05$),而土壤速效钾含量会显著低于健康林分($P<0.05$)。树体的健康状态与土壤有机质浓度呈显著负相关($P<0.05$),与土壤速效钾浓度呈极显著正相关($P<0.01$)。

上述结果表明,松材线虫侵染的马尾松人工林会在细根形态、细根养分和土壤养分上会发生特异性响应,揭示了松材线虫病对马尾松人工林地下细根的影响。

参考文献(References):

- [1] 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.
- [2] 宋平, 张蕊, 张一, 周志春, 丰忠平. 模拟氮沉降对低磷胁迫下马尾松无性系细根形态和氮磷效率的影响. *植物生态学报*, 2016, 40(11): 1136-1144.
- [3] 师伟, 王政权, 刘金梁, 谷加存, 郭大立. 帽儿山天然次生林 20 个阔叶树种细根形态. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1217-1226.
- [4] 常文静, 郭大立. 中国温带、亚热带和热带森林 45 个常见树种细根直径变异. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1248-1257.
- [5] 郑金兴, 熊德成, 黄锦学, 杨智杰, 卢正立, 陈光水, 杨玉盛, 谢锦升. 亚热带 6 种天然林树种细根呼吸异质性. *生态学报*, 2012, 32(14): 4363-4370.
- [6] 陈海波, 卫星, 王婧, 王政权. 水曲柳苗木根系形态和解剖结构对不同氮浓度的反应. *林业科学*, 2010, 46(2): 61-66.
- [7] 秦艳, 王林和, 张国盛, 胡永宁, 斯庆毕力格, 张忠山. 毛乌素沙地臭柏与油蒿群落细根生物量的季节动态及其空间变化. *中国沙漠*, 2008, 28(3): 455-461.
- [8] 王娜, 程瑞梅, 肖文发, 刘泽彬, 张炜银. 马尾松细根研究进展. *世界林业研究*, 2014, 27(3): 25-29.
- [9] 王瑞丽, 程瑞梅, 肖文发, 封晓辉, 刘泽彬, 葛晓改, 王晓荣, 张炜银. 三峡库区马尾松人工林细根生产和周转. *应用生态学报*, 2012, 23

- (9): 2346-2352.
- [10] 邓强, 李婷, 袁志友, 焦峰. 黄土高原4种植被类型的细根生物量和年生产量. 应用生态学报, 2014, 25(11): 3091-3098.
- [11] 杨福春, 郭炳桥, 孙俊, 范瑞瑞, 孙蒙柯, 陈晓萍, 郭英荣, 袁荣斌, 程林, 钟全林, 程栋梁. 武夷山不同海拔黄山松根系生物量季节变化特征. 应用与环境生物学报, 2017, 23(6): 1117-1121.
- [12] 刘顺, 罗达, 杨洪国, 史作民, 刘千里, 张利, 康英, 马青. 川西亚高山岷江冷杉原始林细根生物量、生产力和周转. 生态学杂志, 2018, 37(4): 987-993.
- [13] 白世红, 丁新景, 马风云, 李树生, 敬如岩, 黄雅丽. 黄河三角洲盐碱地人工刺槐混交林细根分布研究. 中国生态农业学报, 2018, 26(1): 116-124.
- [14] 王健健, 赵学春, 来利明, 朱林海, 王永吉, 周继华, 姜联合, 马远见, 赵春强. 新疆三工河流域柞柳群落细根生产与周转对土壤有机碳的贡献. 林业科学研究, 2014, 27(6): 809-814.
- [15] Finér L, Helmisaari H S, Lohmus K, Majdi H, Brunner I, Børja I, Eldhuset T, Godbold D, Grebenc T, Konôpka B, Kraigher H, Möttönen M, R, Ohashi M, Oleksyn J, Ostonen I, Uri V, Vanguelova E. Variation in fine root biomass of three European tree species: beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.), and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). Plant Biosystems, 2007, 141(3): 394-405.
- [16] 曹梦, 潘萍, 欧阳勋志, 臧颖, 宁金魁, 郭丽玲, 李杨. 飞播马尾松林林下植被组成、多样性及其与环境因子的关系. 生态学杂志, 2018, 37(1): 1-8.
- [17] 黄红仙. 松材线虫病的危害与综合防治对策. 现代农业科技, 2018, (10): 137-137, 145-145.
- [18] 高瑞贺, 宋德文, 黄瑞芬, 石娟, 骆有庆, 刘洪高, 陈京元. 松材线虫入侵初期三峡库区马尾松林及土壤性质的变化. 北京林业大学学报, 2015, 37(1): 84-91.
- [19] 马菁, 张晓丽, 刘维, 袁媛, 王书涵. 松材线虫病对马尾松蒸腾速率和光谱特征的影响. 东北林业大学学报, 2013, 41(11): 115-117.
- [20] 徐华潮, 骆有庆, 张琴. 松材线虫自然侵染对黑松、马尾松针叶含水量、色素及抗氧化酶活性的影响. 林业科学, 2012, 48(11): 140-143.
- [21] 王玉玲, 刘金亮, 徐学红, 金毅, 陆高. 松材线虫侵害马尾松林后群落谱系多样性和结构动态. 中国森林病虫, 2015, 34(4): 37-41.
- [22] Hodge A, Berta G, Doussan C, Merchan F, Crespi M. Plant root growth, architecture and function. Plant and Soil, 2009, 321(1/2): 153-187.
- [23] 王伟伟, 熊德成, 黄锦学, 黄超超, 杨智杰, 胡双成, 林成芳, 陈光水. 亚热带不同演替树种米槎和马尾松细根性状对比研究. 生态学报, 2015, 35(17): 5813-5821.
- [24] 贾全全, 刘琪璟, 梁宇. 三种常见针叶树种的细根形态比较. 中南林业科技大学学报, 2016, 36(2): 33-39.
- [25] Comas L H, Eissenstat D M. Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species. New Phytologist, 2009, 182(4): 919-928.
- [26] 韦兰英, 上官周平. 黄土高原白羊草、沙棘和辽东栎细根比根长特性. 生态学报, 2006, 26(12): 4164-4170.
- [27] 黄林, 王峰, 周立江, 黄茹, 齐代华, 魏刚. 不同森林类型根系分布与土壤性质的关系. 生态学报, 2012, 32(19): 6110-6119.
- [28] 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.
- [29] 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.
- [30] 张腾飞, 李贤伟, 范川, 魏鹏, 刘运科, 苏宇, 杨正菊. 香樟人工林土壤表层细根形态特征、生物量及碳氮含量变化. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2014, 42(10): 103-110.
- [31] 许坛, 王华田, 朱婉苒, 王延平, 李传荣, 姜岳忠. 连作杨树细根根序形态及解剖结构. 林业科学, 2015, 51(1): 119-126.
- [32] 王力, 吴福金, 邓文鑫, 余学明, 吴磊. 马尾松混交林细根生物量研究. 安徽农业大学学报, 2013, 40(2): 225-232.
- [33] 占爱. 提高养分、水分吸收的根系形态和生理调控[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2015.
- [34] 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.
- [35] 王庆成. 水曲柳落叶松细根对土壤养分空间异质性的反应[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2004.
- [36] 程瑞梅, 王瑞丽, 肖文发, 封晓辉, 刘泽彬, 葛晓改, 王晓荣, 张炜银. 三峡库区马尾松根系生物量的空间分布. 生态学报, 2012, 32(3): 823-832.
- [37] Li X J, Su Y, Yin H F, Liu S Z, Chen G, Fan C, Feng M S, Li X W. The effects of crop tree management on the fine root traits of *Pinus massoniana* in Sichuan Province, China. Forests, 2020, 11(3): 351.
- [38] 高祥, 丁贵杰, 翟帅帅, 陈模芳, 杜华东. 不同林分密度马尾松人工林根系生物量及空间分布研究. 中南林业科技大学学报, 2014, 34(6): 71-75.
- [39] 叶钰倩, 赵家豪, 刘畅, 关庆伟. 间伐强度对马尾松人工林根际与非根际土壤中性糖特征的影响. 林业科学, 2019, 55(8): 28-35.
- [40] 吴修蓉. 马尾松营养分布及与土壤养分关系[D]. 贵阳: 贵州大学, 2019.

- [41] 中华人民共和国林业局. LY/T 1271—1999 森林植物与森林枯枝落叶层全氮、磷、钾、钠、钙、镁的测定. 中华人民共和国林业行业标准 LY1210—1275—1999 森林土壤分析方法, 1999, 295-297.
- [42] 中华人民共和国林业局. LY/T 1270—1999 森林植物与森林枯枝落叶层全硅、铁、铝、钙、镁、钾、钠、磷、硫、锰、铜、锌的测定. 中华人民共和国林业行业标准 LY1210—1275—1999 森林土壤分析方法, 1999, 279-294.
- [43] 王燕, 刘苑秋, 曾炳生, 郭浩, 邓宗富. 江西大岗山常绿阔叶林土壤养分特征研究. 江西农业大学学报, 2010, 32(1): 96-100.
- [44] 苏松锦, 刘金福, 何中声, 洪伟, 张金彪. 格氏栲天然林土壤养分空间异质性. 生态学报, 2012, 32(18): 5673-5682.
- [45] 陈晨, 高明, 郑杰炳, 陈凌静, 李东. 缙云山不同森林植被下土壤理化性状研究. 西南大学学报: 自然科学版, 2010, 32(3): 88-92.
- [46] 王琳, 欧阳华, 周才平, 张锋, 白军红, 彭奎. 贡嘎山东坡土壤有机质及氮素分布特征. 地理学报, 2004, 59(6): 1012-1019.
- [47] 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.
- [48] Li A, Guo D L, Wang Z Q, Liu H Y. Nitrogen and phosphorus allocation in leaves, twigs, and fine roots across 49 temperate, subtropical and tropical tree species: a hierarchical pattern. *Functional Ecology*, 2010, 24(1): 224-232.
- [49] 魏鹏. 两种林窗条件下柏木人工林细根分解研究[D]. 成都: 四川农业大学, 2014.
- [50] 温达志, 魏平, 张佑昌, 孔国辉. 鼎湖山亚热带森林细根分解干物质损失和元素动态. 生态学杂志, 1998, 17(2): 1-6.
- [51] 龙书生. 活性氧、一氧化氮、细胞质游离钙离子和 G 蛋白在小麦对条锈菌过敏性坏死反应中的作用[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011.
- [52] 简令成, 王红. Ca^{2+} 在植物细胞对逆境反应和适应中的调节作用. 植物学通报, 2008, 25(3): 255-267.
- [53] 崔宁洁, 张丹桔, 刘洋, 张健, 欧江, 张捷, 邓超, 纪托未. 不同林龄马尾松人工林林下植物多样性与土壤理化性质. 生态学杂志, 2014, 33(10): 2610-2617.
- [54] 秦娟, 唐心红, 杨雪梅. 马尾松不同林型对土壤理化性质的影响. 生态环境学报, 2013, 22(4): 598-604.
- [55] 王蕾蕾. 松材线虫危害后马尾松林的土壤养分变化特点[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2012.
- [56] 葛萍, 尹维彬, 王雷, 徐小牛. 合肥蜀山森林公园马尾松林松材线虫病危害后土壤溶解性有机碳氮与养分的变化. 安徽农业大学学报, 2011, 38(4): 511-516.
- [57] Hannam K D, Prescott C E. Soluble organic nitrogen in forests and adjacent clearcuts in *British Columbia*, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33(9): 1709-1718.