

DOI: 10.5846/stxb202112143536

黄爱梅, 方毅, 孙俊, 李锦隆, 胡丹丹, 钟全林, 程栋梁. 武夷山不同海拔毛竹细根功能性状. 生态学报, 2023, 43(1): 398-407.

Huang A M, Fang Y, Sun J, Li J L, Hu D D, Zhong Q L, Cheng D L. Fine root traits of *Phyllostachys edulis* at different altitudes in Wuyi Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(1): 398-407.

武夷山不同海拔毛竹细根功能性状

黄爱梅¹, 方毅², 孙俊¹, 李锦隆¹, 胡丹丹^{1,3}, 钟全林^{1,3}, 程栋梁^{1,3,*}

1 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

2 江西武夷山国家级自然保护区管理局, 上饶 334500

3 福建师范大学福建省植物生理生态重点实验室, 福州 350007

摘要: 细根作为植物最重要的资源获取功能器官, 是影响陆地生态系统的重要组成部分。量化毛竹的细根功能性状对于理解其生理生态特征响应及生活史策略至关重要。为揭示毛竹细根功能性状随海拔梯度的变化规律以及细根的适应策略, 对武夷山不同海拔(840 m、1040 m、1240 m)毛竹细根的碳(C)、氮(N)、磷(P)含量和比根长(SRL)、比根面积(SRA)等性状进行测定, 分析细根性状在海拔上的差异及其异速生长关系。结果表明: (1) 不同海拔毛竹细根养分性状存在显著差异。毛竹细根 C 含量在海拔 1040 m 最大。随海拔升高, 细根 N、P 含量均呈下降趋势, 细根 C:N、C:P 随着海拔的升高而增加。(2) 细根的结构性状在海拔梯度上差异显著。随海拔升高, 细根平均根直径(AvgDiam)、SRL 及 SRA 均呈下降趋势, 而根组织密度(RTD)呈升高趋势。(3) 细根性状间存在显著的异速生长关系。细根 N 与 P 含量存在显著的等速生长关系, 二者与 C 含量存在显著异速生长关系; SRL 与 SRA 存在显著的等速生长关系, 二者与 RTD 存在显著的负等速生长关系, 与 N 含量存在显著的异速生长关系; 细根 AvgDiam 与 RTD 存在显著的负异速生长关系。毛竹细根功能性状海拔梯度差异显著且细根性状之间呈显著的异速生长关系, 表明毛竹细根获取型性状(如 SRL)与保守型性状(如 RTD)存在权衡, 在海拔 840 m 毛竹倾向于增加根长来获取养分和水分, 随海拔升高则采取保守策略, 如增加根组织密度。因此, 毛竹能够通过自身表型可塑性机制合理权衡细根性状之间的资源配置以适应环境变化。

关键词: 细根; 海拔; 毛竹; 异速生长关系

Fine root traits of *Phyllostachys edulis* at different altitudes in Wuyi Mountain

HUANG Aimei¹, FANG Yi², SUN Jun¹, LI Jinlong¹, HU Dandan^{1,3}, ZHONG Quanlin^{1,3}, CHENG Dongliang^{1,3,*}

1 Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Administrative Bureau of Jiangxi Wuyishan National Nature Reserve, Shangrao 334500, China

3 Fujian Provincial Key Laboratory of Plant Eco-physiology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract: As the most important resource-obtaining functional organ of plants, fine roots are an important part affecting terrestrial ecosystems. Quantifying the fine root functional traits of *Phyllostachys edulis* is critical to our understanding of the physiological response and ecological characteristics for bamboo's life-history strategies. To investigate the variation of fine root traits of *Phyllostachys edulis* with altitude gradient and the adaptation strategies of fine roots, the contents of carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P), specific root length (SRL), specific root area (SRA) and other traits of *Ph. edulis*'s fine roots were measured in Wuyi Mountain at different altitudes (840 m, 1040 m, 1240 m), and the differences of fine root traits at different altitudes and the allometric relationship between them were analyzed. The results showed that: (1) there were significant differences in the contents of C, N, P and the ecological stoichiometry among

基金项目: 国家自然科学基金项目(32071555); 福建省科技厅产学研合作项目(2019N5009); 福建省教育厅项目(JAT190084)

收稿日期: 2021-12-14; **网络出版日期:** 2022-08-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chengdl02@aliyun.com

different altitudes. The content of C in fine roots was the highest at the altitude of 1040 m, with the increase in altitude, the content of N and P decreased, leading to the increase of the ratio of C:N and C:P. (2) There were significant differences on the structural traits of fine roots among different altitudes. As the altitude increased, the average root diameter (AvgDiam), SRL, SRA of fine roots all showed a downward trend, while the root tissue density (RTD) showed an upward trend. (3) There was a significant allometric relationship between fine root traits. The significant isometric relationships were found between N and P content in fine roots, but they showed a significant allometric relationship between C content. There was a significant isometric relationship between SRL and SRA, but they showed a significantly negative isometric relationship with RTD, and showed a significant allometric relationship with N content. The significantly negative allometric relationships were found between AvgDiam and RTD. There was a significant difference of fine root functional traits among different altitudes, and a significant allometric relationship between them. Our research showed that there was a trade-off between fine root acquisitive traits (such as SRL) and conservative traits (such as RTD). *Ph.edulis* tended to increase root length for increasing nutrient absorption at altitude of 840 m, and adopted the conservative strategy (such as increasing root tissue density) with increasing altitude. Therefore, *Ph.edulis* can rationally balance resource allocation among fine root traits to adapt to environmental changes through phenotypic plasticity mechanism.

Key Words: fine root; altitude; *Phyllostachys edulis*; allometric relationship

细根是植物根系最前端直径小于 2 mm 的根,是植物吸收土壤中的水分和养分能力最强、效率最高的器官,是植物对外界环境变化最敏感的器官之一,环境因素的改变会对其功能性状造成重要影响^[1]。细根作为林分物质循环和能量流动的重要载体,是影响陆地生态系统的重要组成部分^[2]。越来越多研究表明^[3],细根通过调节其形态和养分等性状特征来适应环境变化并影响植物生长。植物细根的功能性状不仅受自身遗传特性的影响,并且也与细根结构有关^[4]。细根在森林生态系统中的关键功能通常与其形态特征有关,如细根比根长和比根面积与细根吸收功能有关^[5]。另外,细根化学计量特征为细根最重要的功能特征之一,其随环境因子变化作为一种自然适应策略,能较好地指示陆地生态系统元素循环对环境的适应^[6]。

海拔作为影响林地环境温度与水分的重要因子,对植物细根功能性状有重要影响^[7]。细根功能性状的研究是当前研究的一个热点。近年来,较多学者对不同海拔细根进行了研究,但因不同植物的生理特性,细根功能性状在海拔梯度上的变化规律存在差异^[8]。在细根养分方面,碳(C)、氮(N)、磷(P)是细根重要组成元素,参与植物细根的各项生理过程。Garkoti 等^[9]对不同海拔 3 种物种细根养分含量的研究表明:细根 N、P 含量随海拔升高呈下降趋势;在热带山地森林的研究也发现细根 N 含量与海拔呈显著负相关^[10]。而其他研究结果发现不同海拔黄山松(*Pinus taiwanensis*)细根 P 含量存在显著差异,随海拔呈上升趋势^[11]。植物根系的生理生态功能除了与组织中养分含量有关外,还与其形态结构密切相关。在细根形态方面,细根结构与养分和水分的吸收效率具有密切联系。在热带森林细根的研究中,发现细根比根长与比根面积随海拔升高显著增加,在高海拔分别是低海拔地区所测值的 5 倍和 2 倍^[12]。而其他研究表明细根比根长与海拔呈显著负相关,而根直径与海拔呈显著正相关^[5]。此外,通过对不同海拔细根性状的研究,发现黄山松^[13]和杉木^[8](*Cunninghamia lanceolata*)的细根比根长、比根面积和根组织密度等在海拔梯度上存在显著差异。由此可见,海拔梯度造成的环境异质性不仅引起植物细根养分发生显著变化,而且显著改变了细根形态。然而,目前关于植物细根性状在海拔梯度上的变化还存在不确定性,且多集中在乔木方面的研究,而关于竹类植物的研究较少。

细根性状间存在多种复杂的关系,它们彼此互相联系,共同对植物体的生长起作用。异速生长是指生物体某两个性状的相对生长速率不相同的现象^[14-15]。如一些研究发现细根比根长与根组织密度之间存在异速生长关系^[13,16],而其他结果表明它们之间不存在显著的异速生长关系^[17-18]。此外,以往的研究认为细根 N 含量与根直径存在显著的负相关关系^[19],但也有研究认为细根 N 含量与根直径之间存在显著正相关关

系^[20]。由此可见细根功能性状之间存在多种复杂的关系。然而,目前尚不清楚海拔变化带来的环境异质性是否对植物细根性状之间的关系造成影响,以及它们之间的关系如何变化,尤其是竹类植物。

毛竹(*Phyllostachys edulis*)作为一种重要的森林资源,以其庞大的生存繁衍能力和重要的经济价值深刻影响着森林可持续发展^[21]。目前大多数关于毛竹根系的研究主要集中在扩张方面,毛竹向其周围阔叶林或撂荒地扩展过程中具有明显的可塑性。这种可塑性不仅表现在细根养分方面^[21-22],还表现在根系形态性状方面^[23-24],说明毛竹细根性状随环境变化而发生相应的变化。海拔作为一个综合生态因子,为探究植物如何响应环境变化提供了研究场所^[25]。然而,目前关于毛竹细根功能性状如何响应海拔变化的研究较少。因此,本研究在武夷山国家级自然保护区内,选取毛竹为研究对象,分析其不同海拔细根主要功能性状的差异及其关系,主要探讨以下科学问题:(一)毛竹细根性状在海拔梯度上是否有显著差异及其变化趋势如何?(二)毛竹不同细根性状之间是否存在显著的异速生长关系?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究的采样点在武夷山国家级自然保护区(27°48'11"—28°00'35"N,117°39'30"—117°55'47"E),属于中亚热带季风气候,年均温 14.2 °C,年均降水量 2583 mm,年平均无霜期 231 d^[26]。武夷山是中亚热带地区重要的森林生态系统,因其地理位置及较高的海拔,植被呈现出鲜明的垂直带谱特征,从低海拔往上依次为毛竹林、常绿林、常绿落叶混交林、针阔混交林、针叶林、矮曲林及中山草甸^[27]。毛竹林是研究区重要的植被类型,其分布的海拔范围较广,最低海拔为 250 m,最高海拔为 1500 m,毛竹生长分布平均海拔 600 m 左右,竹林为粗放管理,几乎不采用施肥措施,以材用经营为主^[28]。为排除人工干扰对毛竹细根生长的影响,本研究采样点选择自然保护区的核心区(海拔 800 m 以上),在核心保护区内,毛竹林未受到人为干扰。

1.2 样地设置及样品采集

依海拔梯度设置 3 个毛竹纯林样地,间隔 200 m 的海拔设置一个调查样地,海拔分别为 840 m、1040 m、1240 m。根据毛竹株高、胸径等特征,每个海拔以 10 m 为最小间隔,设置 3 个 10 m×10 m 的样方,共 9 个样方(表 1)。2016 年 8 月在每个样方分别选取 3 株毛竹,即近似平均株高、胸径的二度竹(2—3 年生)。以二度竹为中心,距离 0.5 m 左右随机选取 3 个采样点,用铲子将凋落物清理干净,采用多点混合取样法挖取 3 个 20 cm×20 cm×20 cm 的土块进行混合。将当天的土样放置 100 目的土筛中多次冲洗,根据根系的气味、颜色、弹性等特征,挑出直径 < 2 mm 活的毛竹细根,然后将细根样品装入标记好的自封袋带回实验室。

表 1 样地林分特征

Table 1 Stand characteristics of *Phyllostachys edulis*

海拔 Altitude/m	立竹密度 Density/(株/hm ²)	平均株高 Average height/m	平均胸径 Average DBH/cm
840	3900±500c	16.26±0.40a	10.13±0.37ab
1040	6100±600a	17.13±0.61a	10.83±0.36a
1240	4300±500b	14.77±0.39b	9.17±0.24b

不同字母表示不同海拔间差异显著($P < 0.05$)

1.3 细根样品指标测定

使用扫描仪(EPSON Perfection V39)扫描细根,在细根分析软件(Win RHIZO Pro 2009b)中分析扫描图像得到细根根长(cm)、平均根直径(AvgDiam)(cm)、表面积(cm²)和体积(cm³)等数据;细根样品全部扫描完成之后,将细根放入 65 °C 的烘箱中烘 72 h 至恒重,用电子天平(精确到 0.001 g)称量细根干重。细根功能性状测定方法^[8, 22]为:

- (1) 比根长(SRL)(cm/g):细根根长(cm)/细根干重(g)。
- (2) 比根面积(SRA)(cm²/g):细根表面积(cm²)/细根干重(g)。

(3) 细根组织密度 (RTD) (g/cm^3): 细根干重 (g)/体积 (cm^3)。

(4) 细根 C 含量 (RCC) 和 N 含量 (RNC): 用 CHNOS 元素分析仪 (Vario EL III, Elemental Analysis, Germany) 测定^[29]。

(5) 细根 P 含量 (RPC): 用 H_2SO_4 和 HClO_4 进行消煮, 然后利用连续流动分析仪 (San ++, Skalar, Netherlands) 进行测定^[30]。

1.4 数据处理

用 Microsoft Excel 2016 软件进行数据整理; 用 SPSS 25.0 软件的单因素方差分析 检验不同海拔毛竹细根养分及结构性状的差异。细根性状关系的研究采用异速生长方程 $Y=\beta X^\alpha$ 进行拟合, 把所得的数据以 10 为底进行对数转换, 使其符合或接近正态分布, 等式两边同时取对数使其转化为 $\lg Y=\lg \beta+\alpha \lg X$, 其中 Y, X 表示不同的性状值; β 为异速常数, 即线性关系的截距; α 为异速增长指数, 即线性关系的斜率。当 $\alpha=1$ 时, 代表两者呈等速生长关系; $\alpha \neq 1$ 时, 则表现为异速生长关系。在 R 数据分析软件中采用标准化主轴回归分析 (SMA) 的方法计算异速指数和常数^[31-32], 同时计算性状回归斜率的置信区间。然后对斜率进行异质性检验, 若斜率间差异不显著则计算共同斜率^[33]。利用 Origin Pro 2019b 软件作图, 图表中数据为平均值 \pm 标准误。

2 结果与分析

2.1 不同海拔毛竹细根 C、N、P 含量及化学计量特征

武夷山不同海拔毛竹细根 C、N、P 含量及各元素计量比存在显著差异。随着海拔升高, 细根 N、P 含量降低, C:N、C:P 升高 (图 1); 毛竹细根 C 含量在海拔 1040 m 显著高于海拔 840 m 与 1240 m ($P<0.05$); 细根 N、P 含量在海拔 840 m 显著高于 1240 m ($P<0.05$); 细根 C:N、C:P 在 1240 m 显著高于 840m ($P<0.05$)。

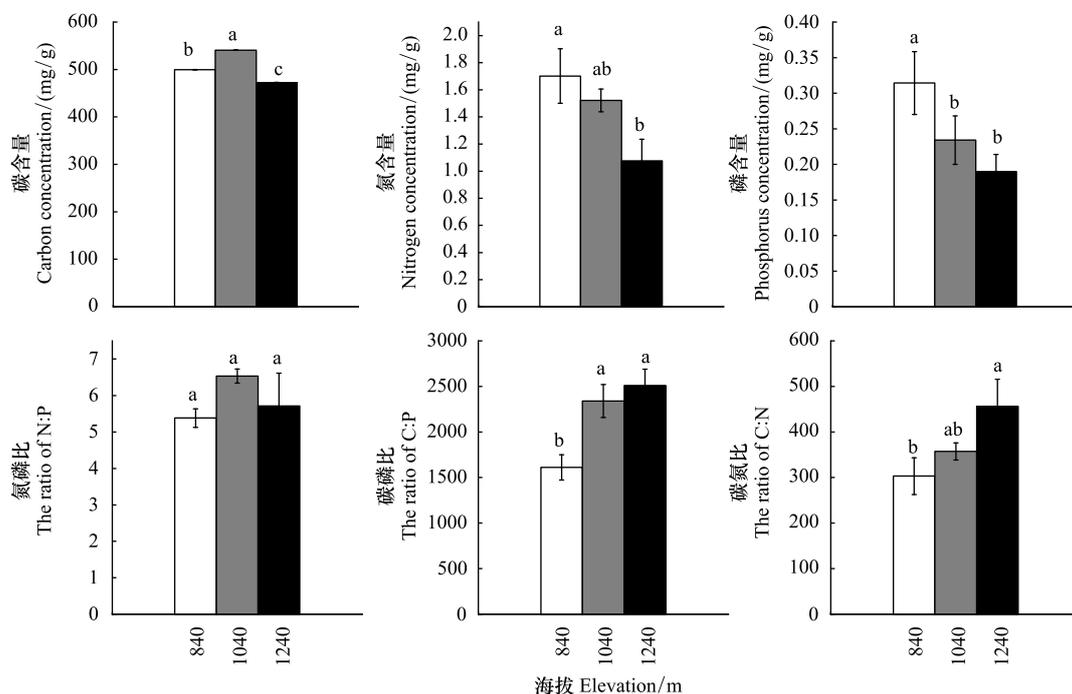


图 1 不同海拔梯度毛竹细根碳 C、氮 N、磷 P 含量及 C:N、C:P、C:N

Fig.1 The content of C, N, P and C:N, C:P, C:N in the fine root of *Phyllostachys edulis* at different altitude

不同字母表示不同海拔间差异显著 ($P<0.05$)

2.2 毛竹细根结构性状随海拔的变化

毛竹细根结构性状在不同海拔差异显著, 随着海拔的升高, 毛竹细根平均根直径 (AvgDiam)、比根长

(SRL)和比根面积(SRA)均呈下降趋势,而根组织密度(RTD)呈升高趋势(图2)。其中,细根 AvgDiam 在海拔 840 m 显著高于1240 m ($P<0.05$);SRL、SRA 在海拔 840 m 显著大于 1240 m ($P<0.05$);RTD 在海拔 1240 m 显著大于 840 m 和 1040 m ($P<0.05$)。

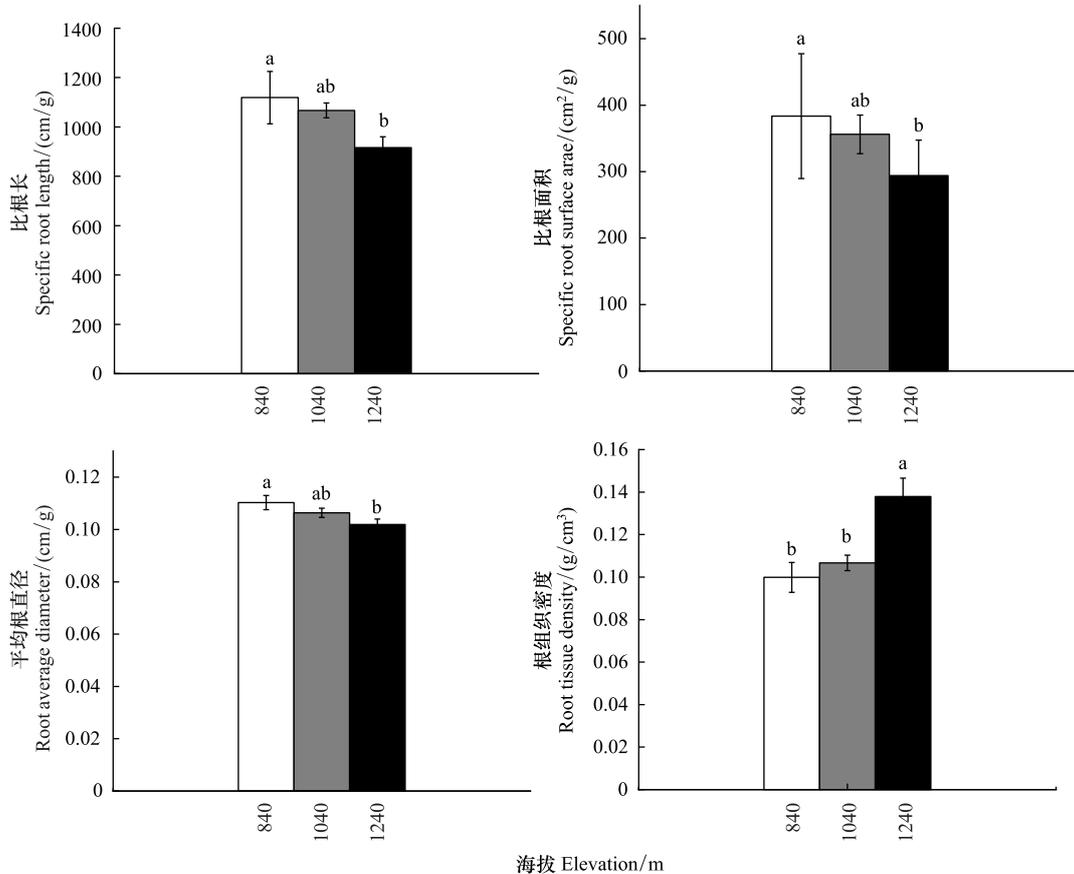


图2 毛竹细根性状: SRL、SRA、RTD 和 AvgDiam 随海拔变化

Fig.2 Fine root traits of *Phyllostachys edulis*: SRL, SRA, RTD, AvgDiam vary with altitude

SRL: 比根长 Specific root length; SRA: 比根面积 Specific root surface area; RTD: 细根根组织密度 Root tissue density; AvgDiam: 平均根直径 Fine root average diameter

2.3 不同海拔毛竹细根性状之间的异速生长关系

毛竹细根性状在各海拔内或整体海拔梯度上具有显著的异速生长关系。表现为:部分毛竹细根性状在各海拔与整体海拔梯度上均呈现显著相关关系(图3)。其中,毛竹细根 N 含量与 P 含量存在显著的等速生长关系,在不同海拔间拥有共同斜率 0.91 与共同截距 0.70(图3)。毛竹细根 SRL 与 SRA 存在显著的等速生长关系,拥有共同斜率 0.97 与共同截距 0.63(图3);毛竹细根 SRA 与 RTD 呈负等速生长关系,拥有共同斜率-0.92 与共同截距 1.67(图3)。

另一方面,部分毛竹细根性状之间在各海拔内无显著关系,但在整体海拔梯度上显著相关(图4)。例如,毛竹细根 C 含量与 N、P 含量存在显著的异速生长关系,异速生长指数 α 分别为 5.36 ($P<0.01$)、5.83 ($P<0.05$)(图4)。SRL 与 RTD 存在显著的负等速生长关系,等速生长指数 α 分为 -0.86 ($P<0.01$)(图4)。AvgDiam 与 RTD 存在显著的负异速生长关系,异速生长指数 α 为 -0.31 ($P<0.05$)(图4);N 与 SRL、SRA 存在显著异速生长关系,异速生长指数 α 分别为 1.74 ($P<0.05$)、1.70 ($P<0.05$)(图4)。

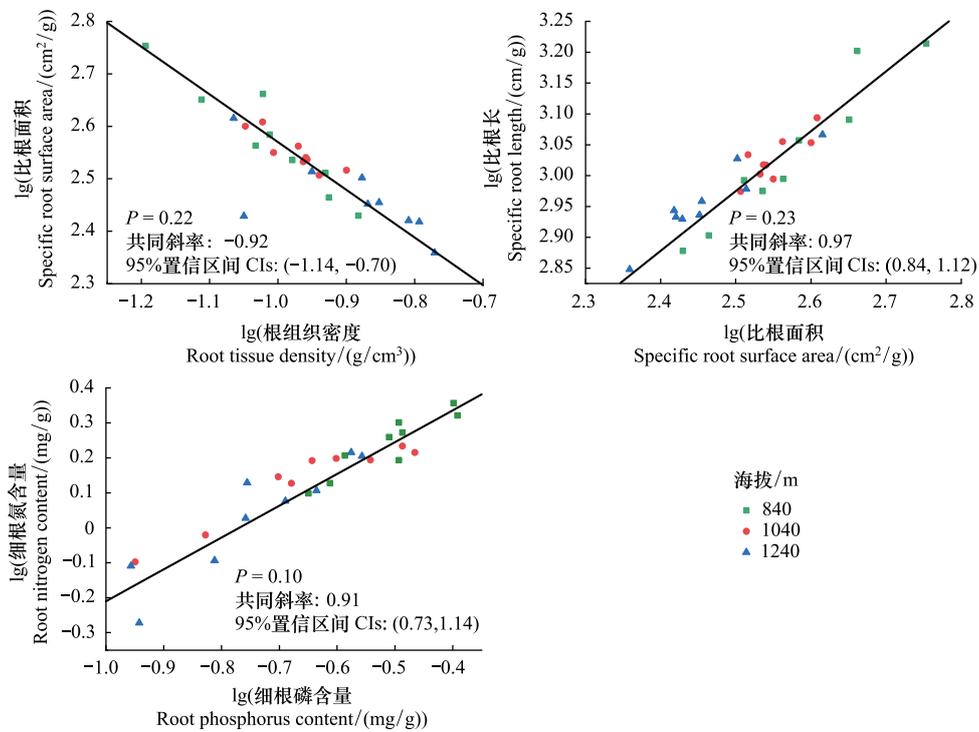


图3 不同海拔毛竹细根性状的关系

Fig.3 Relationships between fine root traits in *Phyllostachys edulis* at different altitudes

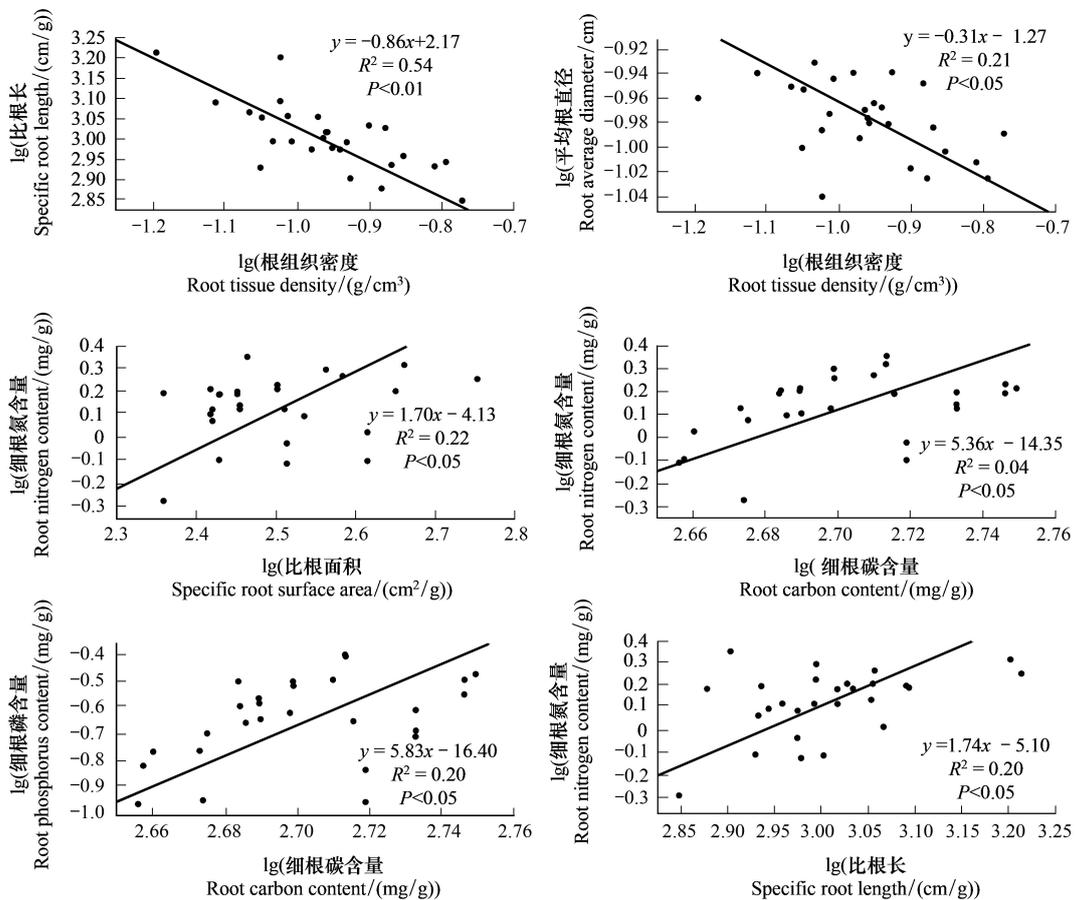


图4 毛竹细根性状之间的关系

Fig.4 Relationships between fine root traits in *Phyllostachys edulis*

3 讨论

3.1 海拔对毛竹细根 C、N、P 含量及其化学计量比的影响

细根作为植物地下资源获取的器官,海拔引起的各种环境因子改变必然对其产生影响。本研究中,细根 C 含量在 1040 m 显著高于 840 m 与 1240 m(图 1)。这可能与毛竹的立竹密度有关,在三个海拔中 1040 m 毛竹立竹密度均最大。研究表明,随着密度的增大,生物量更多地分配到根系^[34]。另外,有研究认为立竹密度可以改变林内的温度、湿度以及光照等环境条件来限制林下植被的生长,立竹密度的增加导致林下植被减少^[35],从而减小了与毛竹细根竞争土壤中的养分,土壤中 C 元素更多地被毛竹细根吸收。因此,该海拔毛竹细根 C 含量最高。

毛竹细根 N、P 含量随海拔的升高而降低(图 1),二者之间存在显著的等速生长关系(图 3),说明二者在不同海拔的生物化学过程具有一定的协同性,与 Garkoti^[9]和林君漪等^[36]的研究结果基本一致,即细根 N、P 含量均随海拔升高而下降,温度随海拔升高逐渐降低,林分的生长速率降低,植物对于 N、P 含量的需求也相应地下降。但也有研究表明,武夷山黄山松细根 P 含量随着海拔升高而升高^[11],造成这种差异可能与研究区的土壤化学元素含量有关,P 属于典型的沉积性元素,主要来源于成土母质的风化,细根 P 含量受土壤母质显著影响^[36-37]。因此,海拔之间细根养分含量的变化在不同的研究中存在一定差异,可能与土壤环境的异质性和植物本身生物学遗传特性有关。

细根 C:N、C:P 在海拔 1240 m 显著高于海拔 840 m,随着海拔升高而升高,可能与其 N、P 含量变化有关(图 1)。C:N、C:P 通常反映植物的生长速率和吸收效率。“生长速率理论”认为快速生长的植物比慢速生长的植物需要更多的 N、P^[38]。本研究结果表明高海拔毛竹细根拥有较高的 C:N、C:P 比值,说明分配到 rRNA 中 N、P 的下降^[39],细根不能合成大量的蛋白质以支持快速生长,这与研究样地中海拔 1240 m 毛竹立竹高度、胸径均最小的结果一致。从元素周转的角度来看,C:N 是衡量细根组织周转和分解的重要指标^[40],其值越高,细根周转越慢,意味着高海拔毛竹细根的生长较为缓慢且寿命较长。

3.2 海拔对毛竹细根结构性状的影响

植物长期在不同环境条件下会形成一定的表型性状,而海拔作为一个综合性生态因子,植物会随着海拔变化形成适应性形态特征,表现为形态特征的差异^[7]。结果表明,毛竹细根平均根直径(AvgDiam)、比根长(SRL)和比根面积(SRA)均随海拔升高而降低,海拔 840 m 显著高于 1240 m(图 2)。研究人员对中国亚热带 96 种被子植物根系特征的研究发现细根 N 含量与根直径之间存在显著正相关关系^[20]。另外,Reich 等发现细根 N 含量与细根比根长呈显著正相关的关系^[41]。而在本研究中,同样发现细根 N 含量与根直径、比根长具有显著正相关关系(图 3)。因此,毛竹细根根直径和比根长随海拔升高而下降可能是细根养分差异所导致。而其他关于细根特征的研究表明:高海拔地区细根直径显著高于低海拔地区所测的值,由于高海拔气温较低,增加细根直径有利于抵御低温胁迫^[42-43];而对华北落叶松细根形态特征的研究也得出一致的结论,即随海拔升高细根平均直径呈逐渐增粗的趋势^[43]。这些结果与本研究并不一致,造成这种差异可能是海拔高度的原因,上述研究中的海拔均在 2000 m 以上,而在本研究中最高海拔为 1240 m,毛竹细根受到低温胁迫的可能性较小,因此不会将大量养分投资于细根皮层细胞的构建。研究中根组织密度(RTD)随着海拔升高而升高,在海拔 1240 m 显著大于 1040 m 和 840 m(图 2)。研究表明,植物存在着代表根在资源获取和储存之间权衡的根经济谱(RES)^[44],植物的根性状沿着两种不同的策略边界范围演化:一种是具有获取型策略的根性状,如 SRL 和 SRA;而另一种是具有保守型策略的根性状,如 RTD^[45]。细根 RTD 是与资源保守型策略相关的根性状^[12],海拔升高导致温度的降低会限制细根对养分的吸收,细根吸收功能下降^[37]。因此,这种情况下细根不会将过多的养分用于资源获取型细根性状的构建,而是将更多的养分用于资源保守型的性状,如细根组织密度。

细根形态在海拔上呈现显著差异,意味着毛竹在不同环境条件下,细根对于资源的利用策略的不同。如

在低海拔处,毛竹倾向于增加比根长来获取养分和水分;而在高海拔则采取相对保守策略适应环境的变化,如增加细根的组织密度。

3.3 海拔对毛竹细根性状间的异速生长关系的影响

海拔对毛竹细根性状的关系没有显著的影响,但从总体上看,毛竹细根在养分性状内、结构性状内以及养分性状与结构性状存在显著的相关性(图 3)。其中,毛竹细根 N 与 P 含量存在显著的等速生长关系(图 3)。植物 N、P 元素在植物生长及生理功能调节方面发挥着重要的作用^[46]。植物通过大量吸收 N、P 合成蛋白质和核酸以实现快速生长,二者通常存在耦合关系且功能相似^[47]。氮元素含量越多,磷元素的吸收效率越高,二者呈现正相关关系,这一关系与其他陆地植物养分计量关系的规律一致。细根 N、P 含量与 C 含量存在显著的异速生长关系,异速生长指数分别为 5.36、5.83(图 4),说明细根 C 含量的增加速度大于 N、P 含量增加速度。这主要是因为 C 作为结构性物质,在植物体内主要起到骨架的作用,细根中的木质素主要由碳元素构成。而 N 和 P 作为功能性物质,主要用于合成光合产物、调控植物体内蛋白质和生长消耗等,其选择性地优先供给叶片,只有过多时才会储存在根系中^[48]。

SRL 与 SRA 存在显著的等速生长关系(图 3),一般认为,当单位重量细根根长越长,其表面积也越大。此外,二者与细根 N 含量存在显著的异速生长关系(图 3),与前人研究结果一致,SRL 和 SRA 是与资源获取策略相关的根性状^[49],是表示细根吸收能力的最直接指标,如“吸收根模块”理论指出细根的比根长越大,吸收营养物质的能力更强^[50]。细根 SRL、SRA 越大,对土壤养分和水分的吸收效率较高,因而从土壤中吸收到 N 元素的含量会大大增加^[42]。结果表明 SRL、SRA 与 RTD 存在显著的负等速生长关系,许多关于细根性状关系的研究表明细根 SRL、SRA 越大,RTD 越小^[51],这是植物对养分吸收的一种策略。这也表明毛竹细根 SRL、SRA 与 RTD 存在权衡关系。毛竹地下根系十分复杂,细根作为主要的吸收根,为了吸收土壤中更多的营养物质,植物会将更多养分投资于根系向根尖方向的延伸生长,从而减缓了养分以密度的形式积累在细根组织中。温带草地植物功能性状的研究也发现细根 RTD 随着 SRL 增大而减小^[52],与本研究结果相似。AvgDiam 与 RTD 存在显著的负异速生长关系。与根经济谱假定的根直径与根组织密度呈正相关相反^[53],大多数的细根形态性状之间存在强相关性,支持根经济谱的存在。但是,根直径并没有完全沿根经济谱轴线排列,支持了根系性状是多维谱的观点^[54]。细根性状的相关性均存在着一定的差别且具有复杂性,这可能是由于在不一样的时空尺度中,环境背景和植物系统发育均有着巨大差异。

4 结论

本研究分析了毛竹细根养分性状及其结构性状的海拔效应和细根性状之间的关系。海拔对毛竹细根功能性状产生了显著的影响,从而造成毛竹细根在不同海拔的资源获取策略有所不同。毛竹细根在 840 m 倾向于增加比根长和比根面积,而在 1240 m 则倾向于增加根组织密度。不同的细根性状存在显著的异速生长关系,表明毛竹细根性状之间存在权衡关系。如比根长与根组织密度进行生长发育与存活之间的权衡,当细根选择保守策略时,其吸收功能也相应下降。本研究结果阐明了毛竹细根在海拔梯度上的生态适应策略,有助于揭示植物对气候变化的响应。

参考文献(References):

- [1] Hendricks J J, Nadelhoffer K J, Aber J D. Assessing the role of fine roots in carbon and nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993, 8(5): 174-178.
- [2] Jha P, Mohapatra K P. Leaf litterfall, fine root production and turnover in four major tree species of the semi-arid region of India. *Plant and Soil*, 2010, 326(1/2): 481-491.
- [3] McCormack M L, Guo D L, Iversen C M, Chen W L, Eissenstat D M, Fernandez C W, Li L, Ma C G, Ma Z Q, Poorter H, Reich P B, Zadworny M, Zanne A. Building a better foundation: improving root-trait measurements to understand and model plant and ecosystem processes. *New Phytologist*, 2017, 215(1): 27-37.

- [4] 杨丽韡, 李文华. 长白山原始阔叶红松林细根分布及其周转的研究. 北京林业大学学报, 2005, 27(2): 1-5.
- [5] Addo-Danso S D, Defrenne C E, McCormack M L, Ostonen I, Addo-Danso A, Foli E G, Borden K A, Isaac M E, Prescott C E. Fine-root morphological trait variation in tropical forest ecosystems: an evidence synthesis. *Plant Ecology*, 2020, 221(1): 1-13.
- [6] Zhang Q F, Xie J S, Lyu M K, Xiong D C, Wang J, Chen Y M, Li Y Q, Wang M K, Yang Y S. Short-term effects of soil warming and nitrogen addition on the N:P stoichiometry of *Cunninghamia lanceolata* in subtropical regions. *Plant and Soil*, 2017, 411(1/2): 395-407.
- [7] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [8] 李爱琴, 张莎莎, 王会荣, 张丹丹, 赵晓雅, 关梦冉, 徐小牛. 杉木成熟林细根形态与功能特征的海拔梯度变异特点. 生态学报, 2020, 40(2): 719-727.
- [9] Garkoti S C. Dynamics of fine root N, P and K in high elevation forests of central Himalaya. *Forestry Studies in China*, 2012, 14(2): 145-151.
- [10] Pierick K, Leuschner C, Homeier J. Topography as a factor driving small-scale variation in tree fine root traits and root functional diversity in a species-rich tropical montane forest. *New Phytologist*, 2021, 230(1): 129-138.
- [11] 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.
- [12] Girardin C A J, Aragão L E O C, Malhi Y, Huasco W H, Metcalfe D B, Durand L, Mamani M, Silva-Espejo J E, Whittaker R J. Fine root dynamics along an elevational gradient in tropical Amazonian and Andean forests. *Global Biogeochemical Cycles*, 2013, 27(1): 252-264.
- [13] 周永姣, 程林, 王满堂, 朱国洁, 钟全林, 郭炳桥, 程栋梁. 武夷山不同海拔黄山松细根性状季节变化. 生态学报, 2019, 39(12): 4530-4539.
- [14] 韩文轩, 方精云. 幂指数异速生长机制模型综述. 植物生态学报, 2008(4): 951-960.
- [15] Normand F, Bissery C, Damour G, Lauri P É. Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf-stem allometry in mango cultivars. *New Phytologist*, 2008, 178(3): 590-602.
- [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] Craine J M, Froehle J, Tilman D G, Wedin D A, Chapin III F S. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 2001, 93(2): 274-285.
- [18] 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.
- [19] Hendricks J J, Aber J D, Nadelhoffer K J, Hallett R D. Nitrogen controls on fine root substrate quality in temperate forest ecosystems. *Ecosystems*, 2000, 3(1): 57-69.
- [20] Kong D L, Ma C G, 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.
- [21] 蔡春菊, 范少辉, 刘希珍, 刘广路. 毛竹向杉木林扩展过程中细根适应策略. 生态学杂志, 2019, 38(4): 967-972.
- [22] 刘广路, 刘希珍, 李雁冰, 罗天磊, 蔡春菊, 范少辉. 毛竹向撂荒地扩展过程中细根性状变化特征. 热带作物学报, 2017, 38(7): 1204-1209.
- [23] 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.
- [24] 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.
- [25] Milla R, Giménez-Benavides L, Escudero A, Reich P B. Intra-and interspecific performance in growth and reproduction increase with altitude: a case study with two *Saxifraga* species from northern Spain. *Functional Ecology*, 2009, 23(1): 111-118.
- [26] 刘信中, 方福生. 江西武夷山自然保护区科学考察集. 北京: 中国林业出版社, 2001.
- [27] 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.
- [28] 张厚喜, 林丛, 程浩, 金昌善, 徐自坤, 魏志超, 马祥庆. 武夷山不同海拔梯度毛竹林土壤有机碳特征及影响因素. 土壤, 2019, 51(4): 821-828.
- [29] Wu X P, Liu S R, Luan J W, Wang Y, Cai C J. Responses of water use in Moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla*) culms of different developmental stages to manipulative drought. *Forest Ecosystems*, 2019, 6(1): 31.
- [30] 高小敏, 刘世荣, 王一, 栾军伟, 蔡春菊, 任立宁. 穿透雨减少和氮添加对毛竹叶片和细根化学计量的影响. 生态学报, 2021, 41(4): 1440-1450.
- [31] Warton D I, Duursma R A, Falster D S, Taskinen S. Smatr 3-an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology*

- and Evolution, 2012, 3(2): 257-259.
- [32] Warton D I, Wright I J, Falster D S, Westoby M. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 2006, 81(2): 259-291.
- [33] Warton D I, Weber N C. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. *Biometrical Journal*, 2002, 44(2): 161-174.
- [34] 黄丽铭, 薛立, 王相娥, 谢腾芳, 任向荣, 曹鹤. 不同密度下大叶相思幼林的生长和生物量分配格局. *华南农业大学学报*, 2008, 29(3): 52-55.
- [35] 范少辉, 赵建诚, 苏文会, 余林, 严彦. 不同密度毛竹林土壤质量综合评价. *林业科学*, 2015, 51(10): 1-9.
- [36] 林君漪, 张豪, 柏雨萱, 张硕, 林仁忠, 李新青, 靳少非, 郑德祥. 郭岩山不同海拔土壤养分对丝栗栲细根碳、氮、磷及其化学计量特征影响. *江西农业大学学报*, 2021, 43(6): 1348-1356.
- [37] 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.
- [38] Makino W, Cotner J B, Sterner R W, Elser J J. Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C:N:P stoichiometry. *Functional Ecology*, 2003, 17(1): 121-130.
- [39] 银晓瑞, 梁存柱, 王立新, 王炜, 刘钟龄, 刘小平. 内蒙古典型草原不同恢复演替阶段植物养分化学计量学. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 39-47.
- [40] 王延平, 许坛, 朱婉芮, 王华田, 张光灿, 李传荣, 姜岳忠. 杨树细根碳、氮含量的季节动态及代际差异. *应用生态学报*, 2015, 26(11): 3268-3276.
- [41] Reich P B, Walters M B, Tjoelker M G, Vanderklein D, Buschena C. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology*, 1998, 12(3): 395-405.
- [42] Baddeley J A, Watson C A. Influences of root diameter, tree age, soil depth and season on fine root survivorship in *Prunus avium*. *Plant and Soil*, 2005, 276(1/2): 15-22.
- [43] 胡瑞芝, 杜自强, 刘爽, 史建伟. 不同海拔华北落叶松细根形态特征. *生态学杂志*, 2016, 35(5): 1248-1253.
- [44] Reich P B. The world-wide "fast-slow" plant economics spectrum; a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [45] 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.
- [46] Schuster M J, Smith N G, Dukes J S. Responses of aboveground C and N pools to rainfall variability and nitrogen deposition are mediated by seasonal precipitation and plant community dynamics. *Biogeochemistry*, 2016, 129(3): 389-400.
- [47] 杨思琪, 赵旭剑, 森道, 沈海花, 韩文轩. 天山中段植物叶片碳氮磷化学计量及其海拔变化特征. *干旱区研究*, 2017, 34(6): 1371-1379.
- [48] 王凯, 张大鹏, 宋立宁, 吕林有, 刘建华. 氮沉降和降水增加对榆树幼苗不同器官碳氮磷分配格局的影响. *林业科学*, 2020, 56(3): 172-183.
- [49] Prieto I, Roumet C, Cardinael R, Dupraz C, Jourdan C, Kim J H, Maeght J L, Mao Z, Pierret A, Portillo N, Rouspard O, Thammahacksa C, Stokes A. Root functional parameters along a land-use gradient: evidence of a community-level economics spectrum. *Journal of Ecology*, 2015, 103(2): 361-373.
- [50] Guo D L, Xia M X, Wei X, Chang W J, Liu Y, Wang Z Q. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytologist*, 2008, 180(3): 673-683.
- [51] 施宇, 温仲明, 龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化. *生态学报*, 2011, 31(22): 6805-6814.
- [52] 周鹏, 耿燕, 马文红, 贺金生. 温带草地主要优势植物不同器官间功能性状的关联. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 7-16.
- [53] Roumet C, Birouste M, Picon-Cochard C, Ghestem M, Osman N, Vrignon-Brenas S, Cao K F, Stokes A. Root structure-function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytologist*, 2016, 210(3): 815-826.
- [54] de la Riva E G, Marañón T, Pérez-Ramos I M, Navarro-Fernández C M, Olmo M, Villar R. Root traits across environmental gradients in Mediterranean woody communities: are they aligned along the root economics spectrum?. *Plant and Soil*, 2018, 424(1/2): 35-48.