

DOI: 10.20103/j.stxb.202306091227

刘媛, 席慧青, 陈姝含, 邸楠, 席本野. 毛白杨人工林吸收根判定阈值对其空间分布特征的影响. 生态学报, 2023, 43(24): 10363-10375.

Liu Y, Xi H Q, Chen S H, Di N, Xi B Y. Influence of the determination threshold of absorbing roots on the spatial distribution characteristics of plantation poplar. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(24): 10363-10375.

毛白杨人工林吸收根判定阈值对其空间分布特征的影响

刘媛^{1,2}, 席慧青¹, 陈姝含¹, 邸楠^{1,*}, 席本野²

1 内蒙古大学生态与环境学院, 呼和浩特 010020

2 干旱半干旱地区森林培育和生态系统研究国家林业和草原局重点实验室, 北京 100083

摘要: 通过林木根系研究中不同吸收根的判定标准下根系空间分布特征的差异对比, 阐明根系分级标准对吸收根空间分布格局的影响, 提升根系研究精度, 明确林木根系有效“觅食”区域。在 7 年生毛白杨林分中于 5 株样树周围挖取 780 个土柱, 选取根系形态指标: 根系平均直径(RD)、根系表面积密度(RAD)、根长密度(RLD)和根系体积密度(RVD)研究其垂向与径向的分布动态, 并分析不同吸收根判定标准对毛白杨细根空间分布以及各形态指标的影响。结果表明: 选取 2 mm 作为吸收根判定标准确实会导致运输根被误判为吸收根, 但其空间分布特征仍能反映吸收根的真实空间分布格局。而且在该判定标准下, 判定标准对于实际的细根形态和空间分布情况是否会产生影响由于监测指标的不同以及研究位置的变化而不同。其中 RAD、RLD 和 RVD 的空间分布特征基本相同, 但 RVD 的差值比例远高于其他指标, 且深土层的差值比例普遍高于浅土层。因此, 以 2 mm 为吸收根判定标准时, 选取 RLD 和 RAD 更能准确反映吸收根的真实空间分布格局, 且该标准更适用于在进行相对较浅的土层中开展研究, 采用 2 mm 为阈值划分吸收根研究细根垂直分布特征时建议以各形态指标在各个土层所占比例来进行描述。本研究仅针对毛白杨开展, 研究结果在不同树种间是否存在普适性仍有待后续开展类似研究进一步验证。

关键词: 吸收根; 判定阈值; 根系形态; 空间分布; 毛白杨

Influence of the determination threshold of absorbing roots on the spatial distribution characteristics of plantation poplar

LIU Yuan^{1,2}, XI Huiqing¹, CHEN Shuhan¹, DI Nan^{1,*}, XI Benye²

1 School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010020, China

2 Laboratory for Silviculture and Forest Ecosystem in Arid- and Semi-Arid Region of State Forestry and Grassland Administration, Beijing 100083, China

Abstract: The study compares the spatial distribution characteristics of root systems based on different absorption criteria to clarify the impact of root classification criteria on the absorbing root distribution pattern. This study aims to improve the accuracy of root studies, and to clarify the effective "foraging" regions of tree roots. In a 7-year-old *Populus tomentosa* plantation, 780 soil columns were excavated around five sample trees. Root morphological indexes including root mean diameter (RD), root surface area density (RAD), root length density (RLD), and root volume density (RVD) were studied to observe their vertical and lateral distribution dynamics. The effects of different root absorption criteria on both the spatial distribution of fine roots and each morphological index of *Populus tomentosa* were also analysed. Results showed that choosing 2 mm as the criterion for absorbing roots would indeed lead to the transport roots being misclassified as absorbing roots, but their spatial distribution characteristics could still reflect the true spatial distribution pattern of absorbing roots.

基金项目: 内蒙古自治区重点研发和成果转化计划项目(2022YFDZ0021); 北京林业大学中央高校基本科研业务费专项资金项目(BFUKF202305); 内蒙古自治区自然科学基金(2020BS03002)

收稿日期: 2023-06-09; **网络出版日期:** 2023-11-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dinan@imu.edu.cn

Moreover, under this criterion, the influence of the criterion on the actual shape and spatial distribution of fine roots was different due to the differences in monitoring index and study location. The spatial distribution characteristics of RAD, RLD, and RVD were basically the same, but the difference ratio of RVD was much higher than other indexes, and the difference ratio of the deep soil layer was generally higher than that of the shallow soil layer. Therefore, selecting RLD and RAD at the 2 mm criterion could more accurately reflect the true spatial distribution pattern of absorbing roots, and this standard was more suitable for conducting research in relatively shallow soil layers. When 2 mm was used as the threshold for studying the vertical distribution characteristics of fine roots by dividing the absorbing roots, it is recommended to describe the proportion of each morphological index in each soil layer. The current study was limited to *Populus tomentosa*, and the generalizability of the results across diverse tree species should be confirmed in future investigations.

Key Words: absorbing roots; judging threshold; root morphology; spatial distribution; *Populus tomentosa*

根系是林木重要的功能器官,是植物与土壤间汲取和输送土壤资源的纽带,对林木的生长乃至生存都起着重要的决定性作用^[1]。不同类型的根系具有不同的形态特征和生理结构,也决定了其在土壤中发挥着吸收、贮藏、传输、锚固等多种功能^[2]。在研究植物根系时,通常将根系划分为起支撑、传输作用的粗根和发挥吸收功能细根^[3]。其中,细根具有较强生理活性和庞大的吸收表面积,所以细根的生长发育状况与空间分布特征常常直接影响着林木对土壤水养资源的利用能力和效率,从而对植物各项生理功能的正常进行发挥着至关重要的作用^[4]。因此,研究林木细根不仅有助于充分发挥根系的吸收功能、调节树木对土壤理化性质的生理响应^[5],还对严格节约水资源、优化栽培管理以及促进森林空间系统中物质和能量的流动具有至关重要的意义^[6]。

目前,国内外已有大量关于林木根系空间分布的研究。在以往的研究中,通常采用“直径分级法”,即将直径小于等于某一特定阈值的根系视为具有吸收功能的细根^[7]。其中, ≤ 2 mm 阈值被众多学者在研究中广泛采用,但也有学者选择 ≤ 5 mm^[8]、 ≤ 3 mm^[9]或者 ≤ 1 mm^[10]等作为划分细根的分级标准。“直径分级法”具有简单直观、便于操作以及标准统一等优点,也是已有根系研究中最常采用的分级方法。然而,通过对林木根系形态特征和解剖结构的研究,发现直径 ≤ 2 mm 的细根在形态、结构和功能上均存在显著差异^[11]。这意味着常规采用“直径分级法”划定的细根并没有将不同功能的根系划分开来,细根中既包含有皮质组织、末端木质化程度低的吸收根,也包含次生长显著、末端木质化程度较高的非吸收根(运输根)^[12]。因此,单纯采用直径阈值对根系进行分级,会导致部分运输根也被“误判”为吸收根,进而造成对吸收根形态特征、空间分布、周转动态等的影响。然而,“直径分级法”对吸收根的“误判”对其后续的研究结果影响程度如何,以及该影响是普遍分布在整个根区,还是集中在根区内的某一范围,目前还未有研究针对这一系列问题进行探讨。

吸收根的空间分布格局密切关系着根系对土壤资源的吸收和利用能力^[2,13]、对环境的适应策略^[14]以及根系对水土的固着能力^[15]等等,也因此备受学者关注。在以吸收根的空间分布特征为主要研究目的时,往往需要对根区内的吸收根进行大量且密集的取样。尽管“根序法”能够充分考虑根系间功能的差异,从而实现吸收根的准确判断,但分级过程耗时耗力,无法针对大量根系样本开展。因此,若能明确“直径分级法”对吸收根空间分布格局的影响程度和范围,则可在根系取样过程中根据研究目的制定更为科学合理的取样方案,在一定程度上减小甚至避免由划分方法导致的结果误差。因此,研究不同吸收根判定标准下根系空间分布格局的差异性对优化根系研究方法、提升根系研究精度都具有重要意义,也为进一步精确了解林木根系的有效“觅食”区域提供参考价值。

本研究选取了我国北方地区广泛分布的常见树种——杨树作为研究对象,通过对比“直径分级法”划分的细根与实际吸收根在空间分布格局上的差异,量化“直径分级法”对吸收根空间分布格局的影响程度和范围。本研究借鉴“功能划分法”^[16-19]的理念与应用,根据已有杨树细根的径级分布特征和不同根序根系的解剖结构^[11, 18-19],确定了杨树细根中具备吸收功能的根系直径范围(约为 ≤ 0.2 mm)。因此,本研究将 ≤ 0.2

mm 的细根视作杨树的吸收根,并将其空间分布结果作为标准值,与常用的 ≤ 2 mm 细根分级标准下的细根空间分布进行对比。开展本研究旨在阐明以下三个科学问题:(1)采用传统“直径分级法”对吸收根空间分布情况所产生的影响是否显著?(2)不同判定标准下,吸收根空间分布特征存在明显差异的具体范围如何?(3)不同判定标准下,根系各形态指标的空间分布特征是否表现出一致的差异性?

1 材料与方法

1.1 研究地概况与试验地描述

研究区位于山东省聊城市高唐县,地处东经 $116^{\circ}14'$,北纬 $36^{\circ}54'$,高唐境内地势平缓、土地肥沃,地属黄泛冲积平原,平均海拔 27 m。该试验地为典型的暖温带半干旱季风区域大陆性气候,年均降雨量 545 mm,降水主要集中在夏季,年均蒸发量 1880 mm,年均气温 13.2°C ,极端最高温 41.2°C ,极端最低气温 -20.8°C ,春旱、夏涝、秋爽、冬干已成规律。试验地土壤类型为潮土,土壤质地主要以粉土为主,有机质含量较低^[20]。

研究对象为该区域典型毛白杨人工林,2008 年春季栽植于平原条件下,试验林总面积为 5.9 hm^2 ,林分密度为 $1404\text{ 株}/\text{hm}^2$ 。林分采用宽窄行栽植模式,南北为行方向,宽行行距为 8 m,窄行行距为 1.5 m,株距为 1.5 m。2011 年,该林分平均胸径为 8.6 cm,平均树高为 10.5 m。栽植期间,林地内无间作,仅使用除草剂喷洒去除林下竞争草本植物。

1.2 试验设计与样品采集

1.2.1 根系取样

在 7 年生试验林中,选择 5 株平均标准木,以树干为中心,在每株样树的平均生长空间内进行根系取样。在水平于树干且垂直于树行的方向上挖取土壤剖面,采用土柱法^[19]分别在距离树-50 cm、50 cm、100 cm、150 cm、250 cm 和 350 cm 处(负值为窄行、正值为宽行)进行根系密集取样。垂直方向上,每 10 cm 为一层,土柱取样规格为 $20\times 10\times 10\text{ cm}^3$,取样深度至地下 260 cm。最终,获得根系样品共计 780 个。

1.2.2 根系采集与处理

首先,将取回的根样在水中浸泡冲洗,分别过 0.8 mm 和 0.125 mm 的筛,使根系与土壤分离,同时剔除有机质残渣以及杂质。之后在清水中用镊子和网勺小心捡取活根,将获取的全部根系装入自封袋中依次编号标记,并放入冰箱冷冻。然后,使用扫描仪(Epson Perfection V750 Pro)对根系进行扫描,利用 WinRHIZO 根系图像分析系统(Regent Instruments Inc., Quebec, Canada)按不同吸收根分级标准(直径 ≤ 2 mm 和直径 ≤ 0.2 mm)测定细根的各形态指标。由于直径 ≤ 0.2 mm 的细根挑选操作难度和称重误差均较大,所以有关生物量的各项指标(如比根长、比表面积、组织密度等)未在本研究中涉及。最终,分别按照不同分级标准,选取根系平均直径(RD)、根系表面积密度(RAD)、根长密度(RLD)和根系体积密度(RVD)4 个根系形态指标进行研究。

1.3 数据处理与分析

根系形态指标计算方法:根系平均直径(RD, mm),根系投影面积比对应根长;根系表面积密度(RAD, cm^2/cm^3),单位土体积内的根系表面积;根长密度(RLD, cm/cm^3),单位土体积内的根系长度;根系体积密度(RVD, cm^3/cm^3),单位土体积内的根系体积。各细根形态指标的垂直分布是将同一土层内宽、窄行各取样位置处的数据进行平均所得;各细根形态指标的水平分布则是将同一距树距离处不同土层的数据进行平均所得。细根各形态指标的差异率由直径 ≤ 2 mm 与直径 ≤ 0.2 mm 测定结果的差值除以直径 ≤ 0.2 mm 测定结果计算所得。通过计算垂直方向上不同深度和水平方向上不同距离处的细根各指标所占比例,从而对比两种划分标准下细根一维分布格局间的差异。由于不同位置处的 RD 不具有累计关系,故未对两种划分标准下细根 RD 的一维分布格局进行对比。此外,分别对每个取样位置上的 5 株样树的形态指标进行平均得到细根形态指标的二维分布,并按相同方法计算差异率的二维分布。最终,采用混合效应模型对各形态指标的差异率在不同土层间或者距树距离间的差异性进行分析($P\leq 0.05$),分析过程中考虑了不同土层和距树距离间自相

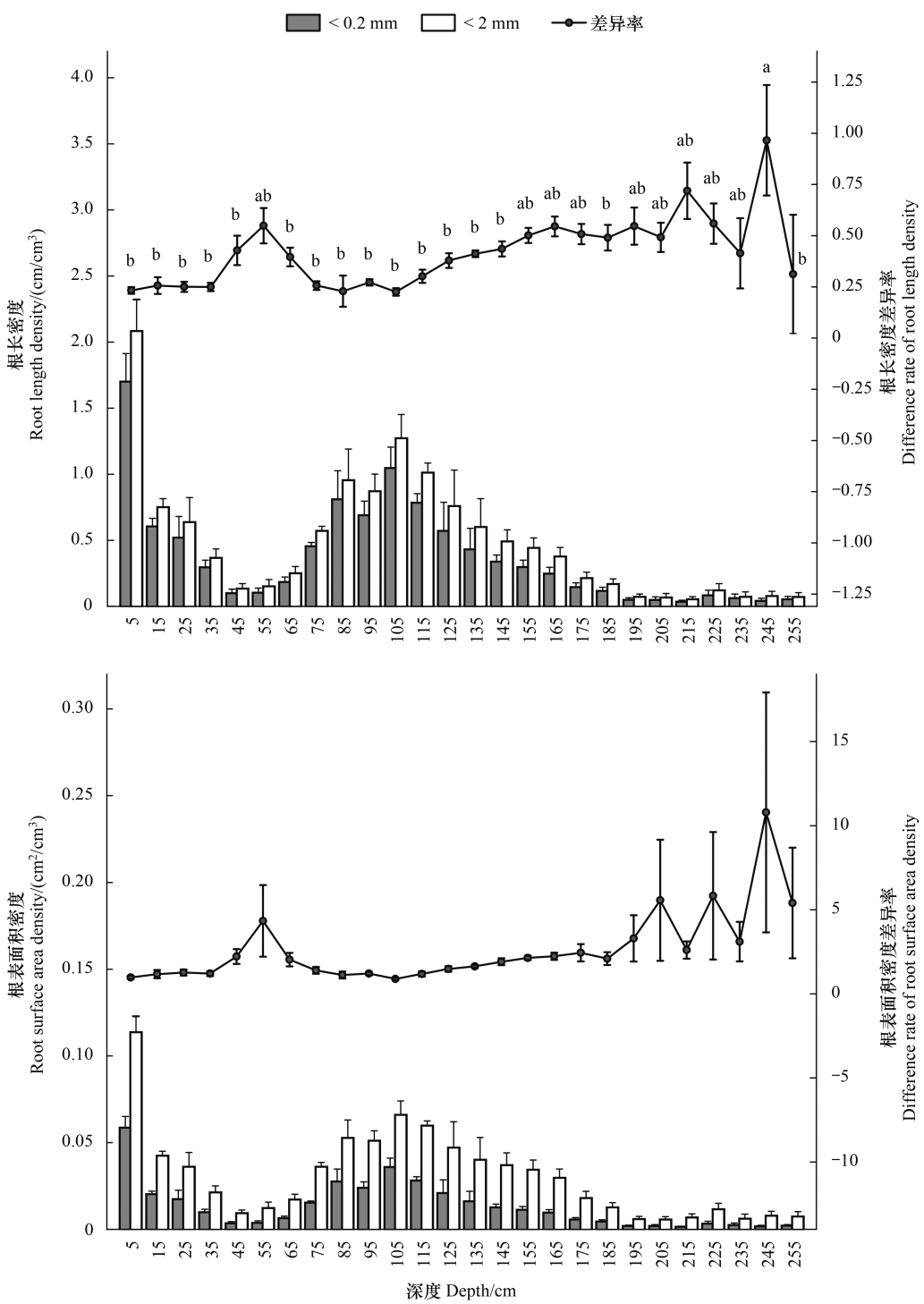
关。以上数据均采用 Excel 2021 和 R v.4.1.2 软件进行整理和统计分析,文中各图表由 Origin 8.0 软件进行绘制。

2 结果

2.1 细根一维分布差异

2.1.1 垂直分布差异

图 1 显示了在林木的平均生长空间内,不同分级标准划分的细根各形态指标的垂直分布特征。不同分级



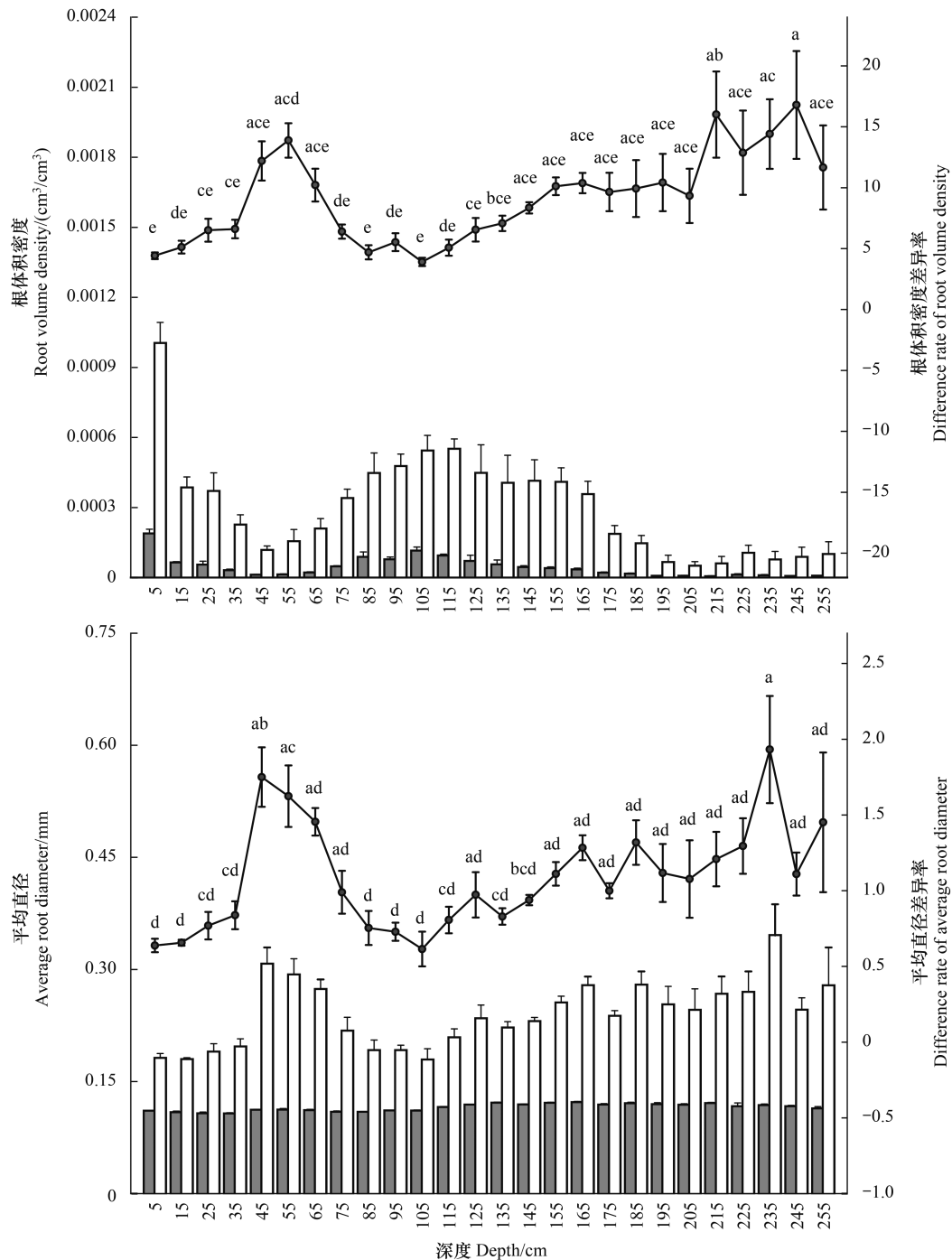


图1 不同细根判定标准下 RLD、RAD、RVD 和 RD 垂直分布变化

Fig.1 Vertical variation in RLD, RAD, RVD and RD under different criteria of fine roots

标准下,RLD、RAD、RVD 的垂直变化趋势大致相同。直径 ≤ 2 mm 的 RLD、RAD、RVD 在表土层(0—10 cm)分布最多,且随土层加深而呈现下降趋势,但于 70—110 cm 深度处,各指标再次呈现一定程度的增加趋势,但仍低于土壤表层。之后,RLD、RAD、RVD 继续随土壤深度增加而缓慢下降,于 200 cm 以下的深土层中保持较低的水平。总体而言,宽、窄行内直径 ≤ 2 mm 的细根的主要分布区为 0—30 cm 和 70—170 cm 土层。相比之下,直径 ≤ 0.2 mm 的 RLD、RAD、RVD 随土壤深度的变化特征表现出与直径 ≤ 2 mm 细根相似的趋势,但各指标数值都明显低于直径 ≤ 2 mm 细根。

与 RLD、RAD、RVD 相比, RD 在不同划分标准下垂直变化趋势略显不同(图 1)。其中,以 0.2 mm 为划分阈值的 RD 随土壤深度未表现出明显变化,始终保持在 0.11 mm 左右,上涨或下降趋势都十分微弱。而以 2 mm 为划分阈值的 RD 则表现出明显的垂直变化:RD 在 0—40 cm 土层中稳定在 0.19 mm 左右,在 40—70 cm 土层中明显增大至 0.29 mm,在 70—110 cm 土层内经历明显降低之后逐渐趋于不规则波动变化, RD 总体呈现深土层高于土壤表层的规律。

通过计算不同划分阈值下细根各形态指标的差异率,发现:在 ≤ 100 cm 的土层中, RLD、RAD、RVD 和 RD 的差异率均在 40—70 cm 这一范围内相对较高,但仅 RVD 和 RD 的差异率升高达到显著水平($P < 0.05$) (图 1)。而当土层深度 > 100 cm 时, RLD、RVD 和 RD 的差异率呈现出随土层深度的增加而显著增加的趋势($P < 0.05$),差异率最大值出现在 230—250 cm 土层内。RAD 的差异率虽然表现出与其它指标相似的变化趋势,但在不同土层间差异不显著($P > 0.05$)。此外,各指标差异率在数值大小上也具有明显的差异,各指标差异率由低到高排序为 $RLD < RD < RAD < RVD$,其平均值分别为 0.42、1.09、2.67 和 9.16,其中, RVD 的差异率远高于其它指标(图 1)。

2.1.2 水平分布差异

图 2 显示了宽、窄行内毛白杨直径 ≤ 2 mm 和直径 ≤ 0.2 mm 的细根各形态指标的水平分布特征。总体而言, RLD、RAD、RVD 的水平变化趋势大致相同,且不同划分标准下细根的上述 3 个指标水平分布特征相似。无论何种划分标准下, RLD、RAD、RVD 均在窄行距树 50 cm、宽行距树 100 cm 以及宽行距树 300 cm 处占优。上述 3 个指标在窄行距树 50 cm 较宽行相同距离处分布更为集中,且在宽行距树距离 > 150 cm 后随距离的增加呈上升趋势。最终,在宽行内距树 300 cm 处, RLD、RAD、RVD 大幅提升至最大值。

不同划分标准下的 RD 的水平变化趋势略显不同(图 2)。与 RD 的垂直变化相似,直径 ≤ 0.2 mm 的 RD 在水平方向上无明显变化,始终保持在 0.11–0.12 mm。而直径 ≤ 2 mm 的 RD 则在距树较近的位置相对更高,

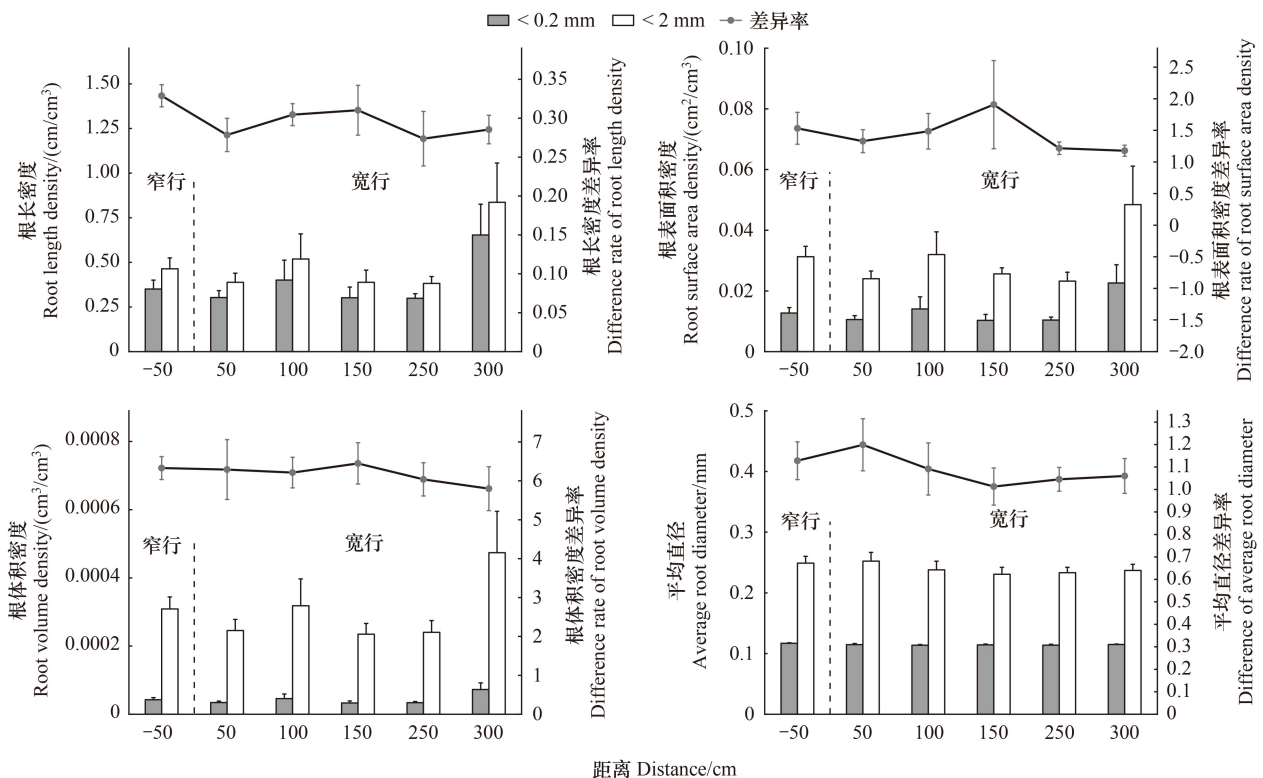


图 2 不同细根判定标准下 RLD、RAD、RVD 和 RD 水平分布变化

Fig.2 Lateral variation in RLD, RAD, RVD, and RD under different criteria of fine roots

在宽行中随着距树距离的增加而出现微弱的下降趋势。

水平方向上,RLD、RAD、RVD 和 RD 的差异率虽呈现不同的变化趋势(图 2),但距树不同距离间差异均不显著($P>0.05$),即不同细根划分方法在细根形态的水平分布上未造成明显的影响。从数值上来看,水平方向上各形态指标的差异率由低到高排序与垂直方向相同,即 $RLD(0.30)<RD(1.09)<RAD(1.44)<RVD(6.19)$,但平均值总体低于垂直方向,且 RVD 的差异率仍大幅高于其他指标(图 2)。

2.1.3 分布格局差异

如图 3 所示,在垂直方向和水平方向上,不同分级标准下的 RLD、RAD 和 RVD 各位置占比(各位置/总量)均呈现极显著的线性相关关系($P<0.01$)。就同一指标而言,各水平位置占比的拟合直线的斜率较垂直方向更高,且更接近于 1。其中,3 个指标各水平位置占比和各深度占比的拟合直线平均斜率分别为 0.91 和 0.82。就不同指标而言,3 个指标各深度占比的拟合直线斜率排序为 $RLD>RAD>RVD$,而各水平位置占比的拟合直线斜率排序为 $RLD>RVD>RAD$ 。这说明无论在垂直还是水平方向上,RLD 各位置占比拟合直线均与 1:1 线的偏离程度最小。此外,随着 RAD 和 RVD 各位置占比的逐渐增大,其拟合直线与 1:1 线的偏离程度也逐渐增大(图 3)。

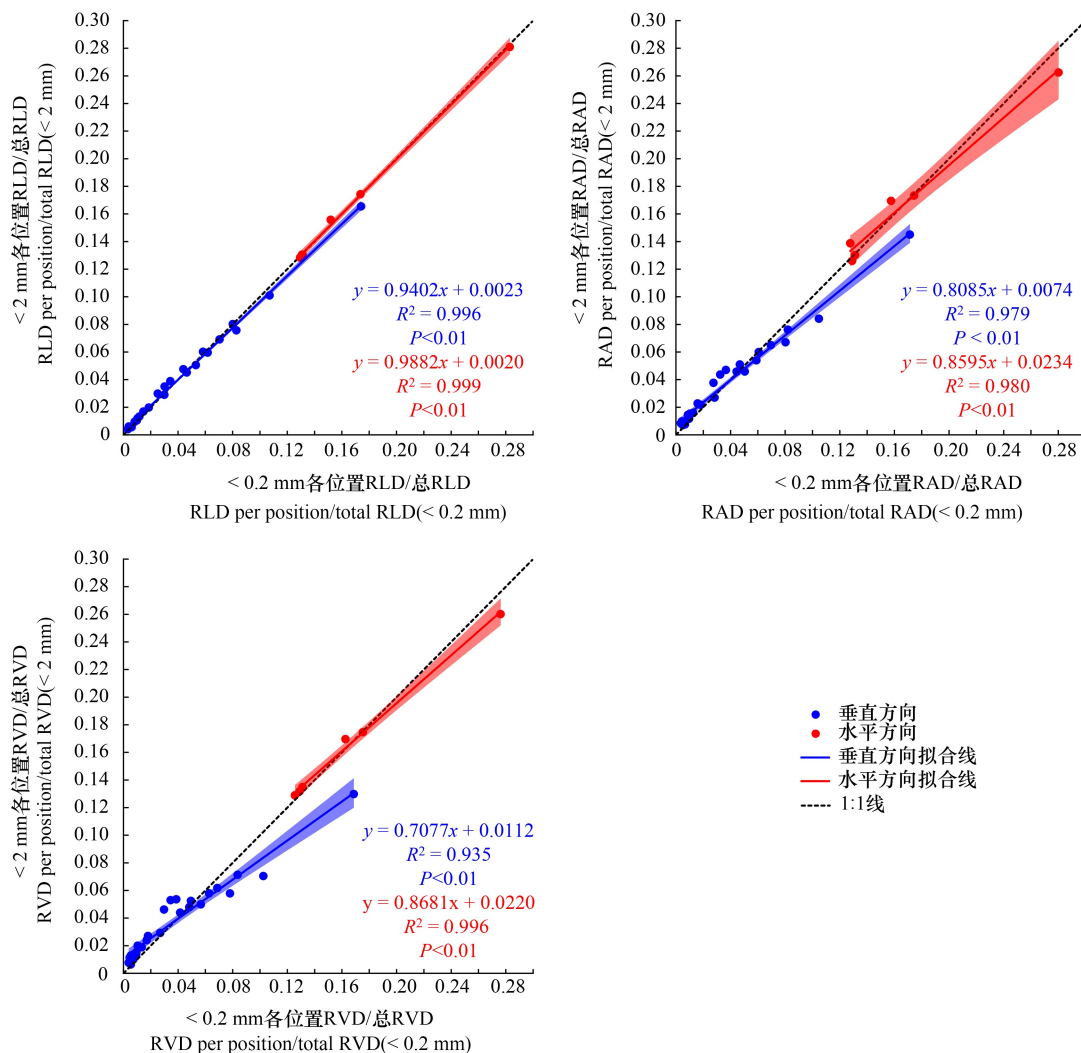


图 3 各位置 RLD、RAD 和 RVD 占比在不同细根判定标准间的比较

Fig.3 Comparison of RLD, RAD, and RVD proportions between different criteria of fine roots

2.2 细根二维分布差异

直径 ≤ 2 mm 的细根与直径 ≤ 0.2 mm 细根各形态指标在林木平均生长空间内的二维分布状况如图 4 所示。总体而言,不同划分标准下 RLD、RAD 和 RVD 的二维分布大致相同。除表层土壤(0—10 cm)较其它土层具有更为集中的细根分布外,RLD、RAD 和 RVD 还多聚集于宽行距树 350 cm 范围内的 80—140 cm 土层中。此外,在 >200 cm 的深层土壤中,RLD、RAD 和 RVD 在宽行距树 100 cm 处的分布高于其它水平位置,且这一现象在 <2 mm 的细根上更为明显(图 4)。

RD 分布则由于吸收根划分标准的不同而呈现出与其他指标截然不同的趋势(图 4)。直径 ≤ 2 mm 的 RD 分布在宽窄行间无明显的规律性变化,但在 40—70 cm 土层中相对较高。70 cm 以下土层中,RD 呈现出土层越深其根系平均直径增加的趋势,尤其在 230—240 cm、径向-50—100 cm 范围内明显较高。而 <0.02 mm 的 RD 在二维空间内总体呈均匀分布。在 ≤ 110 cm 土层范围内,直径 ≤ 0.2 mm 的 RD 在窄行内高于宽行,但在 ≥ 110 cm 土层范围内,RD 在宽窄行内变化不规律,但其平均值为 0.26 mm,高于 110 cm 以上土层(0.22 mm)。

如图 5 所示,4 个指标的差异率在二维空间上总体表现出深层高于浅层的特征。其中,RLD 与 RAD 差异率的变化趋势相似:在 <200 cm 土层中,二者差异率都处于均匀且较低的水平,其平均值分别为 0.38 和 1.76,但在深土层(200—260 cm)差异率大幅增加,该土层内平均值分别达到 0.90 和 6.67。相比之下,RVD 差异率表现出更明显的空间异质性,其二维空间内的平均值高达 10.72,且浅层土壤中不同距树距离间的差异也明显高于 RLD 和 RAD。而 RD 的差异率尽管数值较低(二维空间内平均值为 1.09),但其不同土壤位置间的差别较为明显,仅在 0—30 cm 的表土层内保持均匀且较低水平(0.69)。

3 讨论

3.1 分级标准对细根空间分布的影响

植物对土壤资源的吸收与利用直接受细根空间分布的影响,细根的形态特征也会直接或间接的影响根系对水养资源的吸收效率以及根系的环境生态战略^[21]。本研究中,两种分级标准下,细根 RLD、RAD 和 RVD 的垂直分布、水平分布以及二维分布格局总体表现出相似的规律,即具有一致的变化趋势。这意味着采用不同的细根分级标准未对上述 3 个指标的空间分布格局产生明显的影响。宽、窄行内不同分级标准下毛白杨细根 RLD、RAD、RVD 的空间分布并未出现较大差异的原因可能是:虽然以直径 ≤ 2 mm 作为吸收根的判定标准导致一部分的运输根被“误判”为吸收根,但吸收根和运输根在空间分布上的一致性可能导致这种“误判”未被凸显,所以并未对 RLD、RAD、RVD 的总体变化趋势产生显著影响。一方面,从根系的生长发育过程来看,吸收根往往是指根序为 1—3 级的根系^[3,20,22],处于根系分支系统的末端,并与根序更高的运输根紧密相连,故吸收根在某一区域内的集中分布也需借助于运输根在该区域的构建。因此,以直径 ≤ 2 mm 作为吸收根的判定标准会将与吸收根连接的部分运输根被“误判”为吸收根,而这部分运输根也保持了与吸收根相似的分布趋势。另一方面,物种的功能性状会在自然筛选下形成一种性状组合,即权衡关系,也称“生态策略”^[23]。这种形状间的组合关系可能在林木不同功能的根系上也适用,即吸收根分布广泛的区域可能也相应的伴随着较为集中的运输根,从而实现更加高效的水养资源吸收和运输,促进林木在环境中占据最适宜的生态位。

从细根各形态指标的一维和二维分布来看,不同分级标准间的差异率在垂直方向上的变异明显高于水平方向(图 1—图 3,图 5)。首先,从各指标的空间部分特征上来看,垂直分布的变异性明显的大于水平分布(图 1—图 2),且该现象也已在其它深根性树种及环境条件下被证实^[24—26]。这可能主要是由于土壤水养资源和土壤物理性质在垂直方向上表现出强于水平方向的空异质性密切相关^[27—28]。其次,深层土壤与浅层土壤中根系功能上的特异性和差异性也可能导致了这一结果^[29]。在浅土层中,林木细根面临激烈的竞争,需要抢占土壤中有限的水养资源,所以大量的吸收根密集分布在浅层土壤中以充分发挥吸收功能^[20]。但在深层土壤中,细根尖端吸收的水分和养分需要经历较长的传输过程从而运输到地上部分,因此,运输根在深层土壤占据的比例可能较表土层中要高,从而兼顾资源吸收和高效运输^[30]。因此,相比于表层土壤,2mm 的分级

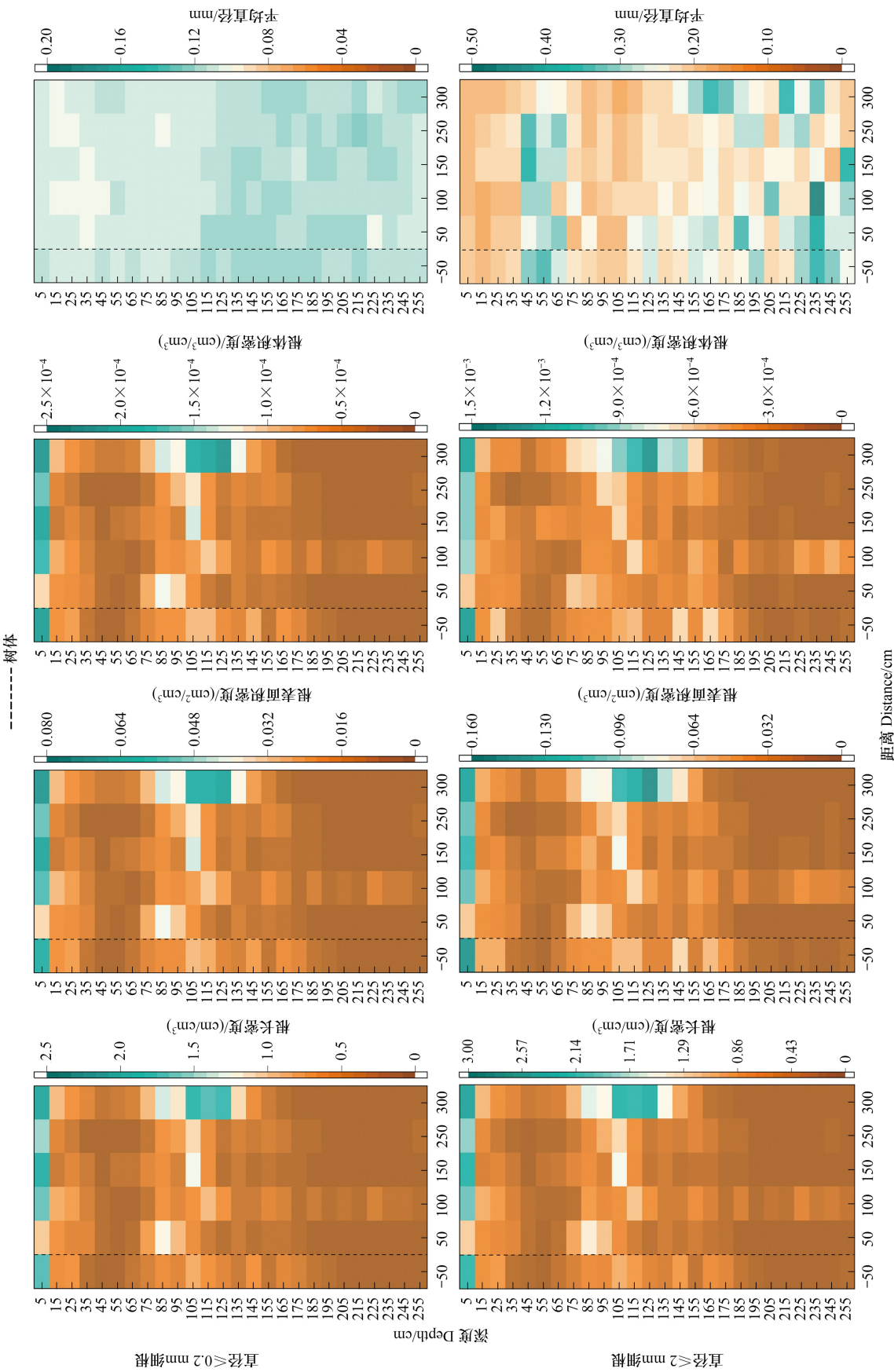


图 4 直径 ≤ 0.2 mm与直径 ≤ 2 mm细根RLD、RAD、RVD和RD二维分布变化。
蓝色越深表示细根各指标数值越大, 黄色越深则反之

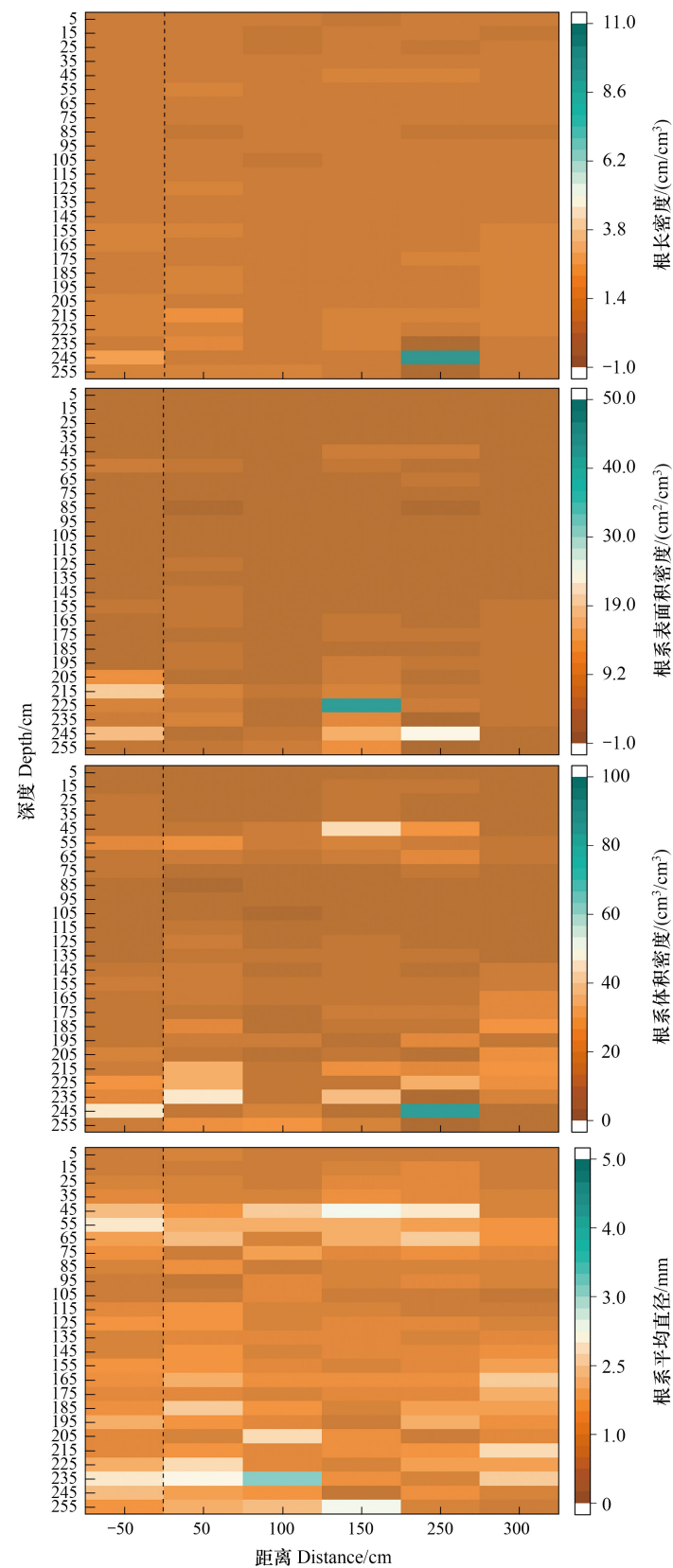


图 5 不同判定标准下细根 RLD、RAD、RVD 和 RD 差异率的二维变化

Fig.5 Two-dimensional variation in the difference ratio of RLD, RAD, RVD and RD of fine roots under different criteria

阈值可能会导致深土层内更多的运输根被“误判”为吸收根,进而造成深土层相对更高的差异率。鉴于此,若采用易于操作的直径阈值进行细根划分,针对浅层土壤中的细根分布预测会比深层土壤中的结果更为准确。

3.2 分级标准对细根形态指标的影响

RLD、RAD 和 RVD 作为细根重要的形态指标,其可塑性特征能直接反映细根的资源吸收利用策略。尽管在不同分级标准下,上述各指标均有着类似的空间变化趋势,但这三种形态指标仍反映出不同的“误判”程度。首先,不同形态指标差异率在数值大小上具有明显的差异。其中,RLD 在二维空间内均具有数值上最低的差异率(<0.5),RAD 的平均差异率为 RLD 的 5.8 倍,而 RVD 的差异率高达 RLD 的 21.5 倍。这一现象主要是由于不同的形态指标的测定维度不同,RLD 反映的是一维的根系长度,RAD 反映二维的根系表面积,而 RVD 则反映的是三维的根系体积。也就是说,测定维度的增加会在一定程度上导致不同分级标准下的偏差越来越大。其次,通过对比不同土层内细根占细根总量的比例发现,细根分布比例越高,以 2 mm 为阈值划分吸收根所得的 RLD、RAD 和 RVD 占比偏差越大,且 RAD 和 RVD 的偏差高于 RLD(图 3)。这说明在细根分布比例较高的垂直或水平位置处,简单地依据根系直径 ≤ 2 mm 划分吸收根将低估吸收根的比例,从而弱化吸收根在土壤剖面或水平距树距离上的变化趋势。

随着土层深度的增加,不同吸收根判定标准下的 RD 呈现出不同的分布趋势(图 1—图 2、图 4)。在以 0.2 mm 为阈值划分毛白杨吸收根的情况下,RD 基本保持恒定,仅存在细微的起伏。这一现象说明杨树的吸收根直径较为均一,始终维持在 0.12 mm 左右,且不会随土层深度和水平距离发生显著变化^[31]。而在以 2 mm 为阈值的情况下,RD 在各土层的分布规律具有明显的起伏变化,且深土层 RD 明显高于浅土层(图 1、图 4)。这可能是由于部分运输根被“误判”为吸收根后,其较大的直径变异和在不同土层分布比例的差异导致了各土层 RD 不同程度的增加^[32],进而呈现出各土层间 RD 的波动趋势。而深土层中更高的运输根比例可能是深土层 RD 高于浅土层 RD 的主要原因。鉴于两种分级标准下 RD 的垂直变化趋势完全不同,且其差异率也无明显规律,故在后续开展针对杨树吸收根的空间分布的相关研究时,若需采用直径分级法,可不考虑 RD 这一指标。

3.3 细根分级标准的适用建议

基于以上研究结果,“采用 2 mm 为阈值划分吸收根对于实际的细根形态和空间分布情况是否会产生显著的影响”这一问题的答案随着测定指标以及空间位置的变化而不同。首先,采用 2 mm 为阈值划分吸收根确实存在将运输根误判为吸收根的情况,但其空间分布特征仍能在一定程度上反映其吸收根的真实空间分布格局。考虑到深层各指标存在较高的偏差,本文建议当研究对象为浅根系树种或立地条件为土壤厚度较浅的山地时,采取传统的直径分级法进行细根判定并开展细根空间分布研究是可行的。但若研究的重点为深度较大的土壤剖面上的根系空间分布特征或深浅层根系分布的差异性,采用直径分级法则可能造成较大偏差。其次,鉴于 RLD 和 RAD 的空间分布格局稳定且差异率相对较低,故在以直径 ≤ 2 mm 为细根判定标准来研究细根的空间分布特征时,选取 RLD 和 RAD 更能准确反映吸收根的真实空间分布格局,具有更高的参考价值。尽管两种划分标准下 RVD 的变化趋势大致相同,符合真实吸收根变化的情况,但 RVD 的差异率显著高于 RLD 和 RAD,故在使用直径分级法对细根的空间分布特征进行估计时,不建议使用 RVD。第三,基于本文研究结果,若采用 2 mm 作为细根判定标准探讨整个土壤剖面上的分布格局时,不同土层间的差异可能会被弱化,土壤剖面中细根占比较高的土层中的细根分布会被低估。相比之下,RLD 的这种低估程度相对较小,故建议在关注各土层细根占比时使用 RLD 来进行描述。

尽管吸收根的空间分布特征未受不同直径划分标准的显著影响,但不得不承认的是简单地采用直径阈值对根系进行分类会导致根系形态与功能间缺乏紧密联系^[7]。在长期进化过程中,根系为适应环境而形成复杂的分枝结构,发育顺序和分枝系统的附生位置决定着根系具有不同的解剖结构和生理功能^[33]。因此,以根序为主要划分方法的细根生理生态学研究正在成为该领域研究的焦点^[34—35]。只有形态特征和生理特征的有机结合才能更准确、更真实地反映不同条件下根的变化^[36]。笔者未来也将进一步开展基于根序法和根系解

剖结构的杨树吸收根形态分布的可塑性研究,以期更好地了解树木根系的生理和生态功能。此外,本文仅针对毛白杨一个物种进行了研究,但不同根系分级阈值对根系空间分布的影响程度和方向也可能因树种而异,本研究结果的普适性仍有待后续针对其他树种开展类似研究进一步验证。

4 结论

本研究以 7 年生毛白杨人工林为例,探究人工林吸收根判定标准对其空间分布特征的影响,得出以下结论:采用 2 mm 为阈值划分吸收根确实会导致运输根被误判为吸收根,但该分级标准下的空间分布特征仍能反映吸收根的真实空间分布格局,在相对较浅的土层中开展根系分布研究时,选取 RLD 和 RAD 能够更加准确反映吸收根的真实空间分布格局,具有更高的参考价值。综上,传统的直径分级法会导致根系形态与功能间缺乏紧密联系,而根系具有不同的解剖结构和生理功能,因此,在根系研究中通过以根序为主要划分方法来切实实现形态特征和生理特征的有机结合,从而更好地了解树木根系的生理和生态功能。

参考文献(References):

- [1] 张小全,吴可红,Dieter Murach. 树木细根生产与周转研究方法评述. 生态学报, 2000, 20(5): 875-883.
- [2] Fitter A. Characteristics and functions of root systems. In: Waisel Y, Eshel A, Beeckman T, Kafkafi U, eds. Plant roots: the Hidden half. New York, NY, USA: Marcel Dekker, 15-32.
- [3] 卫星,刘颖,陈海波. 黄波罗不同根序的解剖结构及其功能异质性. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1238-1247.
- [4] 陈文庆,李鹏,张良恩. 林木细根分布规律与土壤水分响应关系研究. 水土保持研究, 2009, 16(6): 92-96, 101.
- [5] 郑力文. 林木根系对土壤性质的影响研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2015.
- [6] 李秉钧,颜耀,王小虎,孙雪莲,马祥庆. 环境因子对林木细根功能性状的影响研究进展. 福建林业科技, 2020, 47(2): 125-132.
- [7] 席本野. 杨树根系形态、分布、动态特征及其吸水特性. 北京林业大学学报, 2019, 41(12): 37-49.
- [8] 田磊. 不同林龄泡桐根系分泌物对土壤酶活性和微生物的影响. 林业调查规划, 2022, 47(1): 28-33.
- [9] 王文全,贾渝彬,胥丽敏,张振江. 毛白杨根系分布的研究. 河北农业大学学报, 1997, 20(1): 24-29.
- [10] 马秀玲,陆光明,徐祝龄,宋兆民,孟平,张劲松. 农林复合系统中林带和作物的根系分布特征. 中国农业大学学报, 1997, 2(1): 109-116.
- [11] 许坛,王华田,朱婉芮,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.
- [12] 李晓庆,王星斗,樊艳,刘强,王升级. 盐胁迫对杜梨吸收根生长指标的影响. 山西农业大学学报(自然科学版), 2021, 41(5): 62-67.
- [13] 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.
- [14] 郭京衡,曾凡江,李尝君,张波. 塔克拉玛干沙漠南缘三种防护林植物根系构型及其生态适应策略. 植物生态学报, 2014, 38(1): 36-44.
- [15] Flepp G, Robyr R, Scotti R, Giadrossich F, Conedera M, Vacchiano G, Fischer C, Ammann P, May D, Schwarz M. Correction; flepp et al. temporal dynamics of root reinforcement in European spruce forests. forests 2021, 12, 815. Forests, 2022, 13(9): 1469.
- [16] P Parton W J, Hanson P J, Swanston C, Torn M, Trumbore S E, Riley W, Kelly R. ForCent model development and testing using the Enriched Background Isotope Study experiment. Journal of Geophysical Research, 2010, 115(G4): G04001.
- [17] 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 S G, Rewald B, Zadworny M. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. The New Phytologist, 2015, 207(3): 505-518.
- [18] 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.
- [19] 谷加存,王东男,夏秀雪,王韶仲. 功能划分方法在树木细根生物量研究中的应用: 进展与评述. 植物生态学报, 2016, 40(12): 1344-1351.
- [20] 邸楠,席本野,Jeremiah R. PINT,王烨,李广德,贾黎明. 宽窄行栽植下三倍体毛白杨根系生物量分布及其对土壤养分因子的响应. 植物生态学报, 2013, 37(10): 961-971.
- [21] 邹松言,付婧懿,邸楠,王烨,席本野. 宽窄行栽植模式下三倍体毛白杨-小麦复合系统的细根分布及形态特征. 北京林业大学学报, 2021, 43(10): 73-80.
- [22] 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. *The New Phytologist*, 2008, 180(3): 673-683.
- [23] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325-339.
- [24] Douglas G B, McIvor I R, Potter J F, Foote L G. Root distribution of poplar at varying densities on pastoral hill country. *Plant and Soil*, 2010, 333(1): 147-161.
- [25] Mulia R, Dupraz C. Unusual fine root distributions of two deciduous tree species in southern France: what consequences for modelling of tree root dynamics? *Plant and Soil*, 2006, 281(1): 71-85.
- [26] 朱俊英, 肖辉杰, 冯天骄, 王栋, 辛智鸣, 杨润泽. 农田-防护林体系细根生物量与土壤水碳的耦合关系. *应用与环境生物学报*, 2023, 29(2): 414-422.
- [27] 刘玲, 王海燕, 戴伟, 杨晓娟, 李旭. 长白山低山区森林土壤有机碳及养分空间异质性. *应用生态学报*, 2014, 25(9): 2460-2468.
- [28] 徐尚平, 陶澍, 曹军. 内蒙古土壤 pH 值、粘粒和有机质含量的空间结构特征. *土壤通报*, 2001, 32(4): 145-148.
- [29] 李旭. 近自然林改造对宁波地区中幼林碳储量分布格局的影响[D]. 上海: 华东师范大学, 2019.
- [30] Wang Y, Dong X Y, Wang H F, Wang Z Q, Gu J C. Root tip morphology, anatomy, chemistry and potential hydraulic conductivity vary with soil depth in three temperate hardwood species. *Tree Physiology*, 2016, 36(1): 99-108.
- [31] 许坛. 连作杨树人工林细根根序形态及其季节动态[D]. 泰安: 山东农业大学, 2014.
- [32] 杨鑫, 张高洁, 姚继周, 于水强, 方月丰. 水杉人工林细根解剖结构和菌根侵染研究. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2016, 40(6): 97-102.
- [33] 吴小健, 李秉钧, 颜耀, 李明, 吴鹏飞, 马祥庆. 不同种源杉木细根解剖性状的差异分析. *森林与环境学报*, 2023, 43(3): 232-239.
- [34] 许旻. 中国热带 27 个阔叶树种不同根序细根的形态特征、解剖结构和碳氮研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2011.
- [35] 董秀秀, 张智勇, 王绍明, 申子惠, 濮晓珍. 生物炭添加对新疆连作棉花不同根序根系形态和生理特征的影响. *应用与环境生物学报*, 2022, 28(6): 1430-1436.
- [36] Guo D L, Mitchell R J, Withington J M, Fan P P, Hendricks J J. Endogenous and exogenous controls of root life span, mortality and nitrogen flux in a longleaf pine forest: root branch order predominates. *Journal of Ecology*, 2008, 96(4): 737-745.