

DOI: 10.20103/j.stxb.202310012126

彭修涛, 刘榕, 肖娟. 川中丘陵区柏木和马尾松人工林根系分泌物碳输入的季节差异. 生态学报, 2025, 45(1): 128-136.

Peng X T, Liu R, Xiao J. Seasonal dynamic difference of root exudates carbon input of *Cupressus funebris* and *Pinus massoniana* plantations in the hilly area of central Sichuan. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(1): 128-136.

川中丘陵区柏木和马尾松人工林根系分泌物碳输入的季节差异

彭修涛, 刘榕, 肖娟*

西华师范大学环境科学与工程学院, 南充 637002

摘要: 根系分泌物在维持植物生长和调节土壤碳-养分循环中发挥重要作用, 而目前对根系分泌物碳输入通量及其影响因素的研究主要集中于生长季, 忽视了对全年根系分泌物碳输入的整体评估。为填补这一知识空白, 以川中丘陵区柏木和马尾松人工林为研究对象, 分别于 2021 年的 1 月(冬季)、4 月(春季)、8 月(夏季)和 10 月(秋季)进行了根系分泌物的野外原位收集, 并同步收集和分析了气候数据和根系特征。结果表明: 1) 柏木和马尾松根系分泌速率呈相似的季节变化模式, 总体呈先升高后降低的变化趋势, 夏季最高、冬季最低; 2) 细根生物量和根系活力呈现与根系分泌速率一致的变化模式; 3) 根系分泌速率和根系特征(细根生物量和根系活力)均与温度和降水量之间呈现出显著的正相关关系, 且根系分泌物速率与根系活力之间也具有显著的正相关关系。结果表明, 根系分泌速率存在明显的季节变化模式, 并受到季节性气候变化下根系活性变异的强烈影响。因此, 充分了解根系分泌物的季节差异有助于准确评估森林生态系统的根系分泌物输入通量, 还能丰富森林根系分泌物季节动态变化规律及其调控因素的认识。

关键词: 川中丘陵区; 人工林; 根系分泌物; 根系特征; 季节动态

Seasonal dynamic difference of root exudates carbon input of *Cupressus funebris* and *Pinus massoniana* plantations in the hilly area of central Sichuan

PENG Xiutao, LIU Rong, XIAO Juan*

College of Environmental Science and Engineering, China West Normal University, Nanchong 637002, China

Abstract: Root exudation plays an important role in maintaining plant growth and mediating the cycling of soil C-nutrient, in spite of that the current studies of root exudation C input flux and the influencing factors of root exudation C input flux mainly focus on the growing seasons. On the other hand, many studies of root exudation C input flux ignore the overall evaluation of root exudates throughout the year. In order to enrich the overall study of carbon input in root exudates throughout the year, we took the root exudation of *Cupressus funebris* and *Pinus massoniana* Lamb in hilly areas of central Sichuan as research objects. And we collected the root exudation of *Cupressus funebris* and *Pinus massoniana* Lamb in situ in January (winter), April (spring), August (summer) and October (autumn) of 2021, respectively. And furthermore, we also collected and analyzed climate data and root characteristics data simultaneously. The results were as follows: 1) The root exudation rates of *Cupressus funebris* Endl and *Pinus massoniana* Lamb showed a similar seasonal variation pattern. It is to say that the root exudate rates of two tree species increased first and then decreased, and also root exudate rates reached the highest in summer and reached the lowest in winter. 2) The seasonal variation patterns of fine root biomass and fine root

基金项目: 国家自然科学基金(31700387); 四川省科技厅科技计划项目(2021YJ0283); 西华师范大学校级创新团队资金(KCXTD2024-3); 省级大学生创新创业训练项目(S202210638049)

收稿日期: 2023-10-01; **网络出版日期:** 2024-09-23

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

root vitality were consistent with the rate of root exudations. It is to say that both of fine root biomass and fine root vitality of *Cupressus funebris* Endl and *Pinus massoniana* Lamb increased first and then decreased, with the highest value in summer and the lowest value in winter. 3) The root exudation rate and root characteristics (including fine root biomass and root vitality) of *Cupressus funebris* Endl and *Pinus massoniana* Lamb were significantly positively correlated with temperature and precipitation. In addition, the root exudation rates of two species were also significantly positively correlated with their own root vitality. The above results indicated that the rate of root exudation had an obvious seasonal variation pattern. And furthermore, the seasonal variation pattern was also strongly influenced by the change of root vitality under seasonal climate change. Therefore, gaining a comprehensive understanding of the seasonal variations in root exudates is essential for accurately evaluating the input flux root exudates in forest ecosystems. And more importantly, in-depth exploration of the seasonal changes of root exudates can also enrich our knowledge of the seasonal dynamic changes in root exudates and their regulatory factors in forests.

Key Words: hilly area of central Sichuan; plantations; root exudates; fine root characteristics; seasonal dynamics

根系是植物和生态系统功能的关键调节者,其在调控土壤养分有效性、适应外界环境以及养分和水分获取方面扮演着重要角色^[1-3]。虽然细根生物量仅占森林生态系统总量的 2%—5%^[4-5],但在提高森林生态系统净初级生产力方面起着重要作用。有报道称,细根贡献了全球年净初级生产力的 30%—70%^[4-5]。此外,作为联系植物和土壤的重要媒介,根系在土壤 C 循环中也发挥着关键作用,植物可通过根系途径向土壤中释放根系分泌物,为土壤微生物提供有效、可利用的碳源,并伴随着根际土壤微生物活性的变化^[5-7],进而深刻调控着土壤碳-氮养分循环过程^[8]。因此,深入理解森林根系活动及其对环境变化的响应的已经成为地下生态学关注的焦点之一^[1]。

根系分泌物是指在植物生长过程中,植物通过根系不同部位主动或被动地向根际土壤持续输送的大量有机物的统称^[9],其主要源自于植物光合作用的地下碳分配,约占植物地下碳分配总量的 5%—21%^[6],最高可达森林生态系统总净光合产物的 10%^[10]。作为植物-土壤-微生物界面信息交换和物质循环过程的重要媒介,根系分泌物能为微生物生长提供充足的碳和其余养分,提高微生物活性以调控土壤生物地球化学循环关键过程(如养分循环)^[11-12],并最终通过生态反馈机制促进森林生产力和植被生长。此外,根系分泌物在植物抵御外界环境胁迫^[13]、改变土壤团聚体形成^[14]以及选择性塑造根际微生态环境^[15]等方面还发挥着关键作用。根系碳输入受到温度、降水、光照等环境因子的调控^[16-18]。已有研究表明,降水减少后,植物为应对土壤水分缺乏的影响,内部的 C 分配格局会发生变化,为获取更多的水资源,植物会将更多的光合产物用于细根生产以及细根系统的构筑^[19]。有报道称,温度升高会增加根系分泌物的分泌^[20]。一项地中海森林根系分泌物的研究也表明,树木的根系分泌物速率会因土壤环境因子(土壤含水量、土壤温度等)变化而产生明显的年内变化,导致根系分泌物速率存在明显的季节差异^[16]。由此可知,根系碳输入会因环境因子的季节变化而呈现出明显的季节差异。然而,目前森林生态系统根系分泌物的宏观研究主要关注的是生长季时根系分泌物与植物生长、土壤微生物特性及土壤养分循环之间的内在联系^[21],忽视了对根系分泌物季节动态差异的整体评估,因此探究环境因子作用下根系分泌物的季节动态差异有助于更好充实这一知识空缺^[22]。

马尾松和柏木具有耐干旱贫瘠、适应力强等特点,是川中丘陵区的主要造林恢复树种,在该区森林生态系统中占据着重要地位^[23-24]。该区人工林也是长江中上游防护林工程的重要组成部分^[25],在维持区域生态功能稳定以及调节区域气候等方面发挥着关键作用。本区域属于亚热带湿润季风气候,全年温度和降水分明,夏季高温多雨,冬季低温少雨,温度和降水具有明显的季节波动^[26-27]。上述特征为探究川中丘陵地区人工林根系分泌物碳输入的季节变化模式提供了良好的天然试验平台。为此,本研究以川中丘陵区柏木和马尾松人工林为研究对象,探究了温度、降水驱动下两种人工林根系分泌物及根系特征的季节变化趋势以及根系特征与根系分泌物之间的关系,这可以进一步拓宽我们对人工森林生态系统地下物候的了解,并为人工林生态系

统的可持续发展和季节性管理提供合理的科学依据。

1 试验地概况

本研究的试验点位于四川省南充市金城山森林公园。该区域森林面积 211.37 hm^2 , 森林覆盖率达 98% 以上, 是我国中部人工林的重要建设地带。从山底到山顶主要有阔叶林、针叶林、灌丛和草本等, 植被分层明显, 可以明显地观测到乔木层、灌木层和草本层。其中, 乔木层主要包括柏木 (*Cupressus funebris* Endl.)、马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb.)、油桐 (*Vernicia fordii* (Hemsl.) Airy Shaw)、杉木 (*Cunninghamia lanceolata* Lamb.)、香叶树 (*Lindera communis* Hemsl.) 等; 林下灌木层主要包括铁仔 (*Myrsine africana* Linn.)、杜鹃 (*Rhododendron simsii* Planch.)、野蔷薇 (*Rosa multiflora* Thunb.) 等; 草本层主要有齿头鳞毛蕨 (*Dryopteris labordei* (Christ) C. Chr.)、淫羊藿 (*Epimedium brevicornu* Maxim.)、鸡眼草 (*Kummerowia striata* Schindl.)、艾蒿 (*Artemisia argyi* Lévl. & Vaniot.)、苔草 (*Carex* spp.) 等^[28]。该区域属于亚热带湿润季风气候, 最热月 (7 月) 均温 21.7 $^{\circ}\text{C}$, 最冷月 (1 月) 均温 5.4 $^{\circ}\text{C}$, 年平均气温 17.6 $^{\circ}\text{C}$, 降水主要集中在夏秋季, 年均降水量 1063 mm, 且月均日照时数在夏季最高, 冬季最低^[26-27]。根据研究区的物候和地理条件等因素, 我们将 3 月至 5 月划分为春季, 6 月至 8 月划分为夏季, 9 月至 11 月划分为秋季, 12 月至次年 2 月划分为冬季。

2 试验方法

2.1 试验设置

研究对象为金城山森林公园的柏木人工林和马尾松人工林, 其中在山顶设置了 3 个马尾松人工林样地, 在山腰处设置了 3 个柏木人工林样地。然后, 分别于 2021 年的 1 月 (冬季)、4 月 (春季)、8 月 (夏季) 和 10 月 (秋季) 进行根系分泌物的原位收集。

2.2 根系特征的测定

2.2.1 细根生物量测定

首先, 在每个样地随机选择 3 个取样点, 去除表面凋落物层和杂草后, 利用直径 5 cm 土钻钻取 0—15 cm 深的土壤样品, 过筛混匀后带回实验室 4 $^{\circ}\text{C}$ 低温保存; 然后, 根据颜色、形状等特征挑出直径 ≤ 2 mm 的细根, 洗净细根表土后用烘干法在恒温 (60 $^{\circ}\text{C}$) 干燥箱中烘至恒重, 之后称重; 最后, 计算细根生物量: 细根生物量 (g/m^2) = 细根干重 (g) / 取样面积 (m^2)。

2.2.2 根系活力测定

TTC 法测定根系活力^[29]: 首先, 称取 0.5 g 长度为 0.5—1 cm 的根尖样品放入烧杯中, 加入 0.4% TTC 溶液和 pH=7 的磷酸缓冲液的等量混合溶液 10 mL, 把根尖样品充分浸没在溶液中, 在 37 $^{\circ}\text{C}$ 下暗保存 1—3 h, 之后加入 2 mL 1 mol/L 硫酸停止反应; 然后, 把样品取出吸干水分, 加入 3—4 mL 乙酸乙酯和少量石英砂一起在研钵内磨碎已提取出甲瓊, 然后将提取液移入 10 mL 容量瓶用乙酸乙酯定容; 最后, 在 485 nm 波长下比色, 以空白试样作参比测定吸光度, 然后再利用标准曲线即可计算出四氮唑的还原量。四氮唑还原强度 (mg/g (根鲜重)/h) = 四氮唑还原量 (mg) / [根重 (g) \times 时间 (h)]

标准曲线绘制: 取 0.4% TTC 溶液 0.2 mL 放入 10 mL 量瓶中, 加少许 $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$ 粉摇匀后立即产生红色的甲瓊。再用乙酸乙酯定容至刻度, 摇匀。然后分别取此液 0.25 mL、0.50 mL、1.00 mL、1.50 mL、2.00 mL 置 10 mL 容量瓶中, 用乙酸乙酯定容至刻度, 即得到含甲瓊 25 μg 、50 μg 、100 μg 、150 μg 、200 μg 的标准比色系列, 以空白作参比, 在 485 nm 波长下测定吸光度, 绘制标准曲线。

2.3 根系分泌物收集与测定

2.3.1 根系分泌物收集

参照蒋铮等^[30]的实验方法, 采用改进后的静态根系分泌物原位收集装置于春季 (4 月)、夏季 (8 月)、秋季 (10 月)、冬季 (1 月) 对两种人工林根系分泌物进行收集。试验于 2021 年春季、夏季、秋季、冬季采用野外

原位收集装置收集柏木、马尾松根系分泌物。收集方法主要步骤如下^[22, 27]:(1)提前配制好无碳混合营养液(主要成分: NH_4NO_3 、 KH_2PO_4 、 K_2SO_4 、 MgSO_4 和 CaCl_2)作为根系培养液以收集根系分泌物;(2)在植物根部土壤挖寻未受损伤的完整活根(直径 ≤ 2 mm, 10—15 cm),并用纯水小心清洗根表面附着的土壤,洗净后将根缓慢移入底部垫有棉花的玻璃针筒中,之后将无菌玻璃砂装入玻璃针筒使其完全覆盖根系(棉花、无菌玻璃砂经 2 mol/L 盐酸浸泡 24 h),注入 20 mL 营养液于玻璃装置中进行润洗并抽出,最后再注入 20 mL 营养液培养 24 h;(3)培养完成后连续收集 3 d 根系分泌物,当天完成收集并用 0.22 μm 滤膜进行抽滤,然后于 -20 $^{\circ}\text{C}$ 冷冻保存样品待测。

2.3.2 根系分泌物测定

根系分泌物测定步骤^[22]:(1)将玻璃装置连同内部细根一起带回实验室后,取出细根扫描成图片,利用 WinRizo 软件分析根系参数(根长、根表面积);(2)将扫描后的细根装入信封,并于 55°C 烘箱中烘干至恒重,称量得根生物量(根干重);(3)使用总有机碳(TOC)/总氮(TN)分析仪测定根系分泌物的 TOC 浓度(mg/L);(4)单位根长根系分泌物速率、单位根表面积根系分泌物速率、单位根生物量根系分泌物速率和根系分泌物根系分泌物碳通量,计算公式如下^[22, 27]:①单位根长根系分泌物速率($\mu\text{g C cm}^{-1} \text{h}^{-1}$)= TOC 浓度/(根长 \times 收集时间);②单位根表面积根系分泌物速率($\mu\text{g C cm}^{-2} \text{h}^{-1}$)= TOC 浓度/(根表面积 \times 收集时间);③单位根生物量根系分泌物速率($\mu\text{g C g}^{-1} \text{h}^{-1}$)= TOC 浓度/(根生物量 \times 收集时间)。

2.3.3 根系分泌物根系分泌物碳通量的估算

根系分泌物碳通量是指生态系统中一段时间内通过单位地表面积的根系分泌物碳输入量^[31]。基于此,利用柏木和马尾松人工林生态系统的单位面积细根生物量、生长时间(24 h)、单位根生物量根系分泌物速率,估算各季节生态系统水平上的根系分泌物根系分泌物碳通量,计算公式如下^[27, 32]:根系分泌物根系分泌物碳通量($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$)= 细根生物量(g/m^2) \times 单位根生物量根系分泌物速率($\mu\text{g C g}^{-1} \text{h}^{-1}$) \times 生长时间(h)。

2.4 数据分析

本文中所有数据在经过 Microsoft Excel 2021 软件整理后,使用 SPSS 26 软件进行了单因素方差分析,分别比较了两种人工林各季节间根系分泌物以及根系特征差异;然后,采用 Origin 2021 将根系分泌物、根系特征以及气象因素(温度和降水)进行了两两线性拟合,分析了根系分泌物、根系特征以及气象因素(温度和降水)之间的相关性。本文中所有图形均使用 Origin 2021 进行绘制。

3 结果分析

3.1 研究区的环境状况

图 1 结果表明,研究期间,试验区域具有明显的温度和降水量变化。其中,降水量最高在夏季,最低在冬季,降水主要集中在夏、秋季,全年月均降水量变化范围为 5—111 mm,降水量最高在 8 月,月均降水量可达 110.35 mm;降水量最低在 1 月,月均降水量为 5.93 mm;同理,温度最高在夏季,最低在冬季,最热月为 8 月,月均温为 25.5°C ,最冷月在 1 月,月均温为 7.7°C 。

3.2 根系分泌物速率及根系分泌物根系分泌物碳通量的季节动态

图 2 结果表明,柏木和马尾松全年的单位根表面积、单位根长、单位根生物量根系分泌物速率均呈现出先上升后下降的趋势,且夏季和冬季的根系分泌物速率之间在显著性差异($P < 0.05$)。柏木和马尾松根系分泌

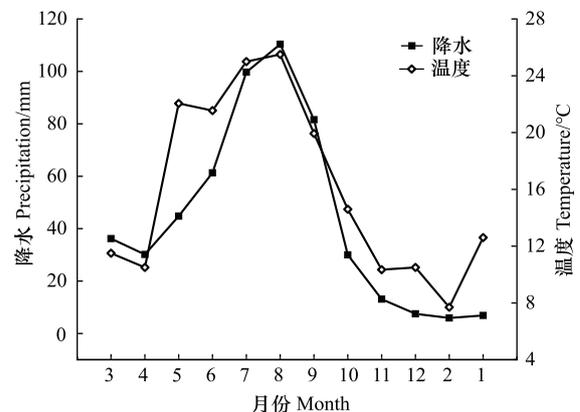


图 1 2021 年 1 月—12 月各月平均温度和降水量
Fig.1 Average monthly temperature and precipitation from January to December 2021

物速率均在夏季时最高,分别为 $0.529 \mu\text{g C h}^{-1} \text{cm}^{-2}$ 和 $0.478 \mu\text{g C h}^{-1} \text{cm}^{-2}$ 、 $0.072 \mu\text{g C h}^{-1} \text{cm}^{-1}$ 和 $0.064 \mu\text{g C h}^{-1} \text{cm}^{-1}$ 、 $109.290 \mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$ 和 $101.123 \mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$; 同样地,柏木和马尾松根系分泌物速率均在冬季时达到最低,分别为 $0.417 \mu\text{g C h}^{-1} \text{cm}^{-2}$ 和 $0.408 \mu\text{g C h}^{-1} \text{cm}^{-2}$ 、 $0.061 \mu\text{g C h}^{-1} \text{cm}^{-1}$ 和 $0.055 \mu\text{g C h}^{-1} \text{cm}^{-1}$ 、 $96.075 \mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$ 和 $85.631 \mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$ 。

由图 2 结果可知,柏木和马尾松全年的根系分泌物碳通量呈现出了先升后降的趋势,夏季和冬季的根系分泌物碳通量之间具有显著性差异 ($P < 0.05$)。其中柏木和马尾松的根系分泌物碳通量均在夏季时最高,冬季时最低,分别为 $0.35 \text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 和 $0.19 \text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 、 $0.37 \text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 和 $0.20 \text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 。

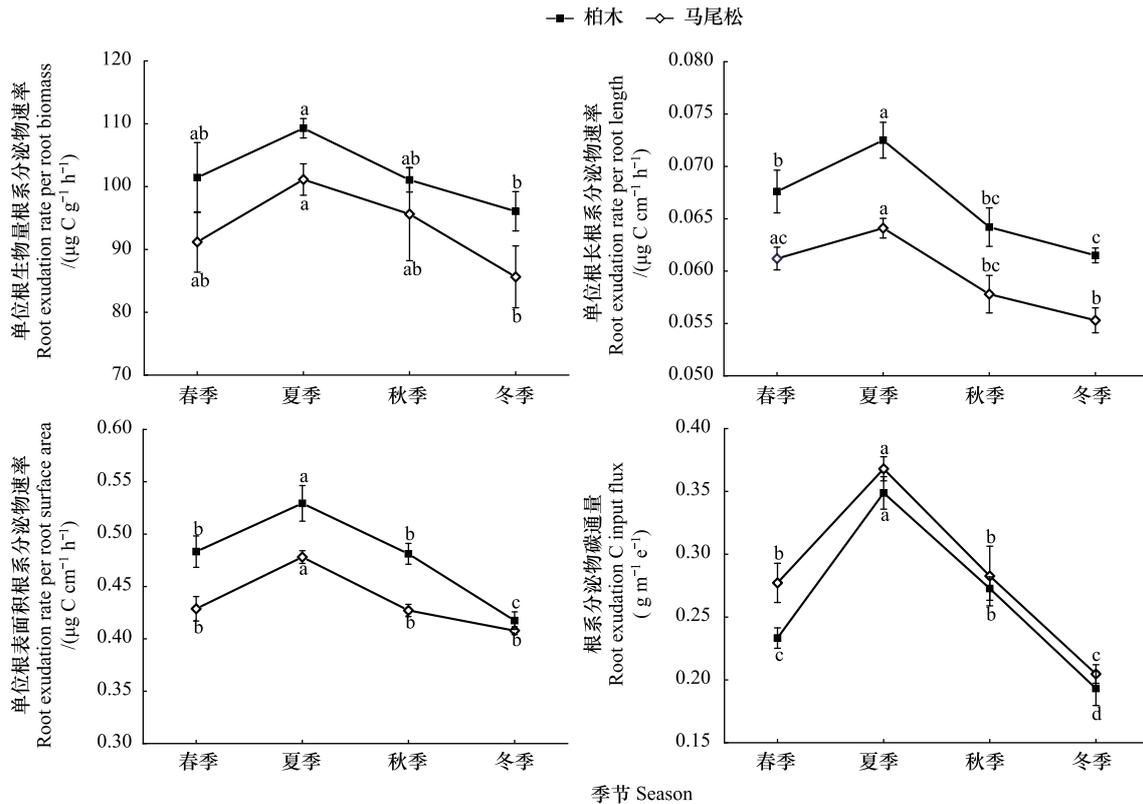


图 2 柏木和马尾松的根系分泌物速率和根系分泌物碳通量的季节动态

Fig.3 Seasonal dynamics of root exudation rate and carbon flux of *Cupressus funebris* and *Pinus massoniana*

不同小写字母代表差异显著

3.3 细根生物量和根系活力的季节变化

图 3 结果表明,柏木和马尾松全年的细根生物量以及根系活力均呈现出先升后降的季节变化趋势,且夏季的细根生物量及根系活力与冬季存在显著差异 ($P < 0.05$)。其中柏木和马尾松的细根生物量在夏季时最高,冬季时最低,分别为 136.81g/m^2 和 152.11g/m^2 、 96.05g/m^2 和 100.29g/m^2 ; 同样地,柏木和马尾松的根系活力在夏季时最高,冬季时最低,分别为 $291.16 \mu\text{g C g}^{-1} \text{h}^{-1}$ 和 $118.78 \mu\text{g C g}^{-1} \text{h}^{-1}$ 、 $231.61 \mu\text{g C g}^{-1} \text{h}^{-1}$ 和 $98.97 \mu\text{g C g}^{-1} \text{h}^{-1}$ 。

3.4 根系分泌物速率、根系特征和温度、降水量之间的关系

由图 4 可看出,柏木和马尾松单位根生物量根系分泌物速率与降水量和温度之间存在显著的正相关关系 ($R^2 = 0.008, P < 0.05$; $R^2 = 0.156, P < 0.05$; $R^2 = 0.179, P < 0.05$; $R^2 = 0.338, P < 0.05$)。

从图 4 还可看出,柏木和马尾松细根生物量与温度、降水量之间均存在显著的正相关关系 ($R^2 = 0.773, P < 0.05$; $R^2 = 0.723, P < 0.05$; $R^2 = 0.596, P < 0.05$; $R^2 = 0.561, P < 0.05$)。

此外,图 4 结果表明,柏木和马尾松根系活力与温度和降水量之间均具有显著正相关关系 ($R^2 = 0.823, P <$

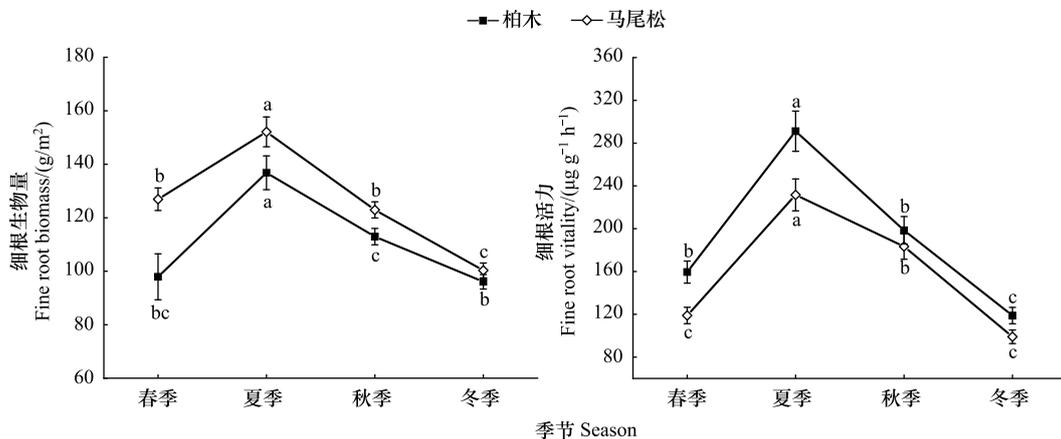


图3 柏木和马尾松的细根生物量和根系活力的季节动态

Fig.3 Seasonal dynamics of fine root biomass and fine root activity of *Cupressus funebris* Endl and *Pinus massoniana*

0.05; $R^2 = 0.726, P < 0.05$; $R^2 = 0.840, P < 0.05$; $R^2 = 0.847, P < 0.05$); 图4结果表明,柏木和马尾松单位根生物量根系分泌物速率与根系活力之间也存在显著正相关关系 ($R^2 = 0.253, P < 0.05$; $R^2 = 0.222, P < 0.05$)。

4 讨论与结论

本研究结果表明,研究区全年的温度和降水总体上呈倒“V”字形,即呈现出“夏季高,冬季低”的季节变化规律,并且夏季的温度和降水与冬季存在显著差异。此外,柏木和马尾松全年的根系分泌物速率、根系分泌物碳通量总体上也呈现出“夏季高,冬季低”的季节变化模式,并且柏木和马尾松夏季的根系分泌物速率、根系分泌物碳通量与冬季存在显著差异,这与研究区环境因子(温度和降水)的季节变化规律基本一致。简言之,随着季节的推移,两树种根系会释放更多的根系分泌物以响应环境因子(温度和降水)的季节变化模式。Zhao 和王小平等^[5, 33]研究均发现根系分泌物速率具有明显的季节动态,夏季时根系分泌物速率最高,冬季时最低,这与本研究中两树种根系分泌物的季节变化规律一致;Yin 等^[34]在根系分泌物速率及其相关微生物过程的研究中发现根系分泌物速率存在强的季节动态。总之,对川中丘陵区人工林根系分泌物季节变化模式的研究可进一步丰富我们对川中丘陵区人工林地下物候变化及其驱动因素的认识,并能为该区人工林的可持续发展和适应性管理提供科学的理论依据。

植物生理活动对环境变化十分敏感,根系分泌物速率和根系分泌物碳通量也可能受到显著影响。例如,Phillips 等^[35]发现高浓度的 CO_2 环境可提高火炬松幼苗根系分泌物速率;Uselman 等^[36]发现温度升高会升高刺槐幼苗的根系分泌物速率;Lehto 和 Zwiazek^[37]发现由于根系生长较慢,降水减少会导致根系分泌物的释放减少。本研究的相关性分析结果表明,柏木和马尾松根系分泌物速率及根系分泌物碳通量均与温度和降水量呈显著正相关关系,根系分泌物速率和根系分泌物碳通量的变化与温度和降水密切相关。王小平等^[33]研究表明根系分泌物速率与气温和降水呈正相关关系,这与我们的研究结果一致;Yang 等^[30]研究结果也表明根系分泌物速率与研究站点的气温和降水呈显著正相关。由此可推测,柏木和马尾松根系分泌物速率及根系分泌物碳通量的季节变化模式可能与温度和降水诱导的植物生理活动密切相关^[34],如在气温升高和降水增加的环境中,植物需要更多的养分维持自身正常生长^[33]。夏季时温度的季节性增加会显著增加树木的光合速率和碳同化速率^[38-39],树木生产力显著提高,生物量也明显增加,导致树木会将更多的根系分泌物碳释放至土壤中,刺激根际微生物和酶的活性,进而增加土壤养分的矿化,以获取更多自身生长所需的养分^[33],这是植物应对环境变化所采取的一种生理调节策略^[40]。Shalik 等^[41]发现刺梨松的生长与降水量呈正相关关系,研究区夏季时降水的季节性增加也会促进树木生长^[42],树木各项生理活动更加活跃,根际微生物活性提高^[33],根系分泌物速率和根系分泌物碳通量也显著增加。因此,研究区夏季上升的温度与充足的降水使

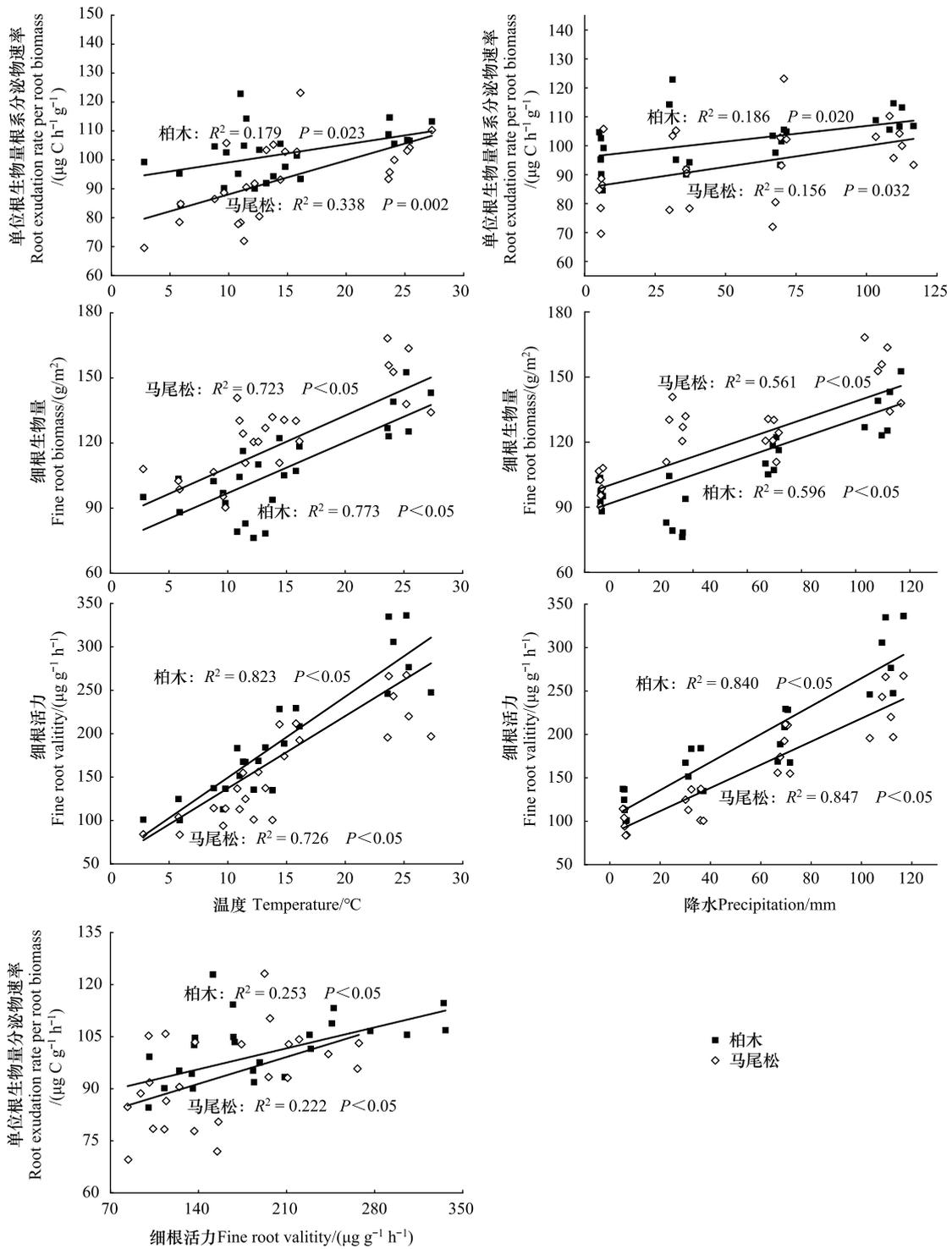


图 4 根系分泌物速率、根系性状和温度、降水量之间的关系

Fig. 4 Relationships between root exudates, root characteristics, temperature and precipitation

柏木和马尾松根系分泌物速率和根系分泌物碳通量达到最高;反之,冬季较低的温度和降水可能使柏木和马尾松进入休眠期^[43],生理活性不高,根系分泌物速率及根系分泌物碳通量也相应地达到最低水平。

本研究还发现,细根生物量与温度和降水之间具有显著正相关关系,温度和降水增加促进了细根生长。Yuan 和 Wang 等^[44-45]研究结果均表明气温和降水对细根生产和细根生物量均具有显著影响,且细根生物量

和细根产量与气温和降水呈正相关,这与本研究结果一致。根系活力作为反映植物根系吸收、合成、氧化和还原能力的综合体,是表征根系生长状况与土壤含水量及周围环境动态关系的重要指标^[44]。由于细根根尖具有吸收水分和矿质养分的能力^[46],细根根尖密度可用于表征根系活力强弱。相关性分析结果也表明,根系活力与温度和降水呈显著正相关关系,这说明植物根系生长和代谢活性会随温度和降水变化而变化^[46]。Leuschner 和 Wang 等^[45-46]发现温度和降水是影响细根生物量和细根根尖密度的重要环境因素,且细根根尖密度会随着温度和降水增加而增加,这与我们的研究结果一致。本研究相关性分析结果还表明,根系分泌物速率与根系活力呈显著正相关关系,两树种根系分泌物速率会随根系活力改变而发生变化。综上所述,随着温度和降水的季节性增加,植物细根生物量和根系活力也随之增加,呈现明显的季节变化模式,表明气候变化下细根特征(细根生物量和根系活力)变异也是柏木和马尾松根系分泌物季节变化模式的重要驱动因素。Zhao 等^[5]研究表明根系分泌物速率的季节变化可能受到温度和降水驱动下的细根特征变异的强烈影响。因此,夏季时研究区丰富的降水与较高的温度使柏木和马尾松人工林细根大量生长,细根生物量迅速积累,细根根尖数量增加^[45-46],根系活力显著提高^[44-46],导致根系分泌物速率和根系分泌物碳通量达到最大值;反之,冬季时,两树种进入休眠期,根系生长缓慢^[43],根系活力明显下降,根系分泌物速率及根系分泌物碳通量也相应地达到最小值。

本研究发现柏木和马尾松人工林根系分泌物速率存在明显的季节变化模式,温度和降水量是根系分泌物速率季节变化模式的重要驱动因素,且两树种根系分泌物速率的季节动态也受到季节性气候变化下根系活性变异的强烈影响。因此,充分了解根系分泌物的季节差异有助于准确评估森林生态系统的根系分泌物输入通量,还能丰富森林根系分泌物季节动态变化规律及其调控因素的认识。

参考文献 (References):

- [1] Warren J M, Hanson P J, Iversen C M, et al. Root structural and functional dynamics in terrestrial biosphere models-evaluation and recommendations. *New Phytologist*, 2015, 205(1): 59-78.
- [2] Hodge A. The plastic plant; root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 2004, 162(1): 9-24.
- [3] Jochen Schenk H. Vertical vegetation structure below ground; scaling from root to globe. *Progress in Botany*. Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag, 2005: 341-373.
- [4] Olesinski J, Lavigne M B, Kershaw J A Jr, Krasowski M J. Fine-root dynamics change during stand development and in response to thinning in balsam fir (*Abies balsamea* L. Mill.) forests. *Forest Ecology and Management*, 2012, 286: 48-58.
- [5] Zhao J H, Ye Y Q, Sun X D, Shi L Y, Chen X L, Guan Q W. Root exudation patterns of Chinese fir after thinning relating to root characteristics and soil conditions. *Forest Ecology and Management*, 2023, 541: 121068.
- [6] el Zahar Haichar F, Santaella C, Heulin T, Achouak W. Root exudates mediated interactions belowground. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 77: 69-80.
- [7] Iannucci A, Canfora L, Nigro F, De Vita P, Beleggia R. Relationships between root morphology, root exudate compounds and rhizosphere microbial community in durum wheat. *Applied Soil Ecology*, 2021, 158: 103781.
- [8] Bai W M, Wan S Q, Niu S L, Liu W X, Chen Q S, Wang Q B, Zhang W H, Han X G, Li L H. Increased temperature and precipitation interact to affect root production, mortality, and turnover in a temperate steppe: implications for ecosystem C cycling. *Global Change Biology*, 2010, 16(4): 1306-1316.
- [9] 尹华军, 张子良, 刘庆. 森林根系分泌物生态学研究: 问题与展望. *植物生态学报*, 2018, 42(11): 1055-1070.
- [10] Kannenberg S A, Phillips R P. Plant responses to stress impacts: the C we do not see. *Tree Physiology*, 2017, 37(2): 151-153.
- [11] Dijkstra F A, Carrillo Y, Pendall E, Morgan J A. Rhizosphere priming: a nutrient perspective. *Frontiers in Microbiology*, 2013, 4: 216.
- [12] Heinze J, Liu X F, Tian Y, Kwatocho Kengdo S, Heinze B, Nirschi A, Borken W, Inselsbacher E, Wanek W, Schindlbacher A. Increase in fine root biomass enhances root exudation by long-term soil warming in a temperate forest. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2023, 6: 1152142.
- [13] 赵宽, 周葆华, 马万征, 羊礼敏. 不同环境胁迫对根系分泌有机酸的影响研究进展. *土壤*, 2016, 48(2): 235-240.
- [14] 杨富玲, 石杨, 李斌, 杜志焯, 汪梦婷, 廖恒毅, 陈稷, 黄进. 植物根系分泌物在污染及沙化土壤修复中的应用现状与前景. *应用生态学报*, 2021, 32(7): 2623-2632.
- [15] 潘声旺, 雷志华, 吴云霄, 杨丽娟, 何茂萍, 曹生宪. 根系分泌物在有机氯农药残留降解过程中的作用. *云南大学学报: 自然科学版*, 2017, 39(4): 669-676.
- [16] Jakoby G, Rog I, Megidish S, Klein T. Enhanced root exudation of mature broadleaf and conifer trees in a Mediterranean forest during the dry season. *Tree Physiology*, 2020, 40(11): 1595-1605.

- [17] Neumann G. The release of root exudates as affected by the plant's physiological status. *The Rhizosphere. Biochemistry and organic substances at the soil-plant interface*, 2000: 41-93.
- [18] Meier I C, Avis P G, Phillips R P. Fungal communities influence root exudation rates in pine seedlings. *FEMS Microbiology Ecology*, 2013, 83(3): 585-595.
- [19] Brunner I, Herzog C, Dawes M A, Arend M, Sperisen C. How tree roots respond to drought. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 547.
- [20] Meier I C, Tückmantel T, Heitkötter J, Müller K, Preusser S, Wrobel T J, Kandeler E, Marschner B, Leuschner C. Root exudation of mature beech forests across a nutrient availability gradient: the role of root morphology and fungal activity. *The New Phytologist*, 2020, 226(2): 583-594.
- [21] 陈虹, 唐昊治, 郭家欢, 潘畅, 王如海, 吴永红, 俞元春. 根系分泌物主要作用及解析技术进展. *土壤*, 2023, 55(2): 225-233.
- [22] 徐正刚, 许航, 彭修涛, 梁时军, 刘榕, 罗尚华, 肖娟. N 添加对东南亚高山红桦林根系分泌物及其介导的养分转化过程的影响. *植物研究*, 2023, 43(2): 194-206.
- [23] 别鹏飞. 川中丘陵区柏木人工林间伐改造研究[D]. 绵阳: 绵阳师范学院, 2019.
- [24] 崔宁洁, 刘小兵, 张丹桔, 张健, 刘洋, 邓长春, 纪托未, 陈亚梅. 不同林龄马尾松(*Pinus massoniana*)人工林碳氮磷分配格局及化学计量特征. *生态环境学报*, 2014, 23(2): 188-195.
- [25] 杨宗莉. 近 20 年来川中丘陵区典型防护林植被动态及生态功能研究[D]. 成都: 成都理工大学, 2013.
- [26] 孙澜, 苏智先, 严贤春, 张素兰. 金城山植物群落优势种群的种间关系. *应用与环境生物学报*, 2008, 14(3): 314-318.
- [27] 白志勇, 任可心, 陈梦雨, 苟永祥, 许航, 陈兰英, 肖娟. N 沉降下川中丘陵地区柏树人工林根系分泌物特征及其介导的根际 C、N 转化过程. *生态学杂志*, 2022, 41(3): 454-464.
- [28] 张运春, 王琼, 宋会兴, 陈劲松, 苏智先. 南充金城山物种多样性研究. *四川师范学院学报: 自然科学版*, 2002, 23(4): 319-325.
- [29] 朱秀云, 梁梦, 王玉. 根系活力的测定(TTC 法)实验综述报告. *广东化工*, 2020, 47(6): 211-212.
- [30] 蒋铮, 肖娟, 张子良, 乔明锋, 何为, 刘庆, 尹华军. 短期夜间增温对亚高山针叶林云杉幼苗根系分泌物速率和化学成分的影响. *生态学报*, 2018, 38(9): 3086-3096.
- [31] 王兴昌, 王传宽. 森林生态系统碳循环的基本概念和野外测定方法评述. *生态学报*, 2015, 35(13): 4241-4256.
- [32] 何为, 杨雪英, 肖娟, 张子良, 蒋铮, 袁远爽, 王东, 刘庆, 尹华军. 氮素富集对青藏高原东缘窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物碳输入的影响. *植物生态学报*, 2017, 41(6): 610-621.
- [33] 王小平, 肖肖, 唐天文, 黎云祥, 肖娟. 连香树人工林根系分泌物输入季节性变化及其驱动的根本微生物特性研究. *植物研究*, 2018, 38(1): 47-55.
- [34] Yin H J, Li Y F, Xiao J, Xu Z F, Cheng X Y, Liu Q. Enhanced root exudation stimulates soil nitrogen transformations in a subalpine coniferous forest under experimental warming. *Global Change Biology*, 2013, 19(7): 2158-2167.
- [35] Phillips R P, Bernhardt E S, Schlesinger W H. Elevated CO₂ increases root exudation from loblolly pine (*Pinus taeda*) seedlings as an N-mediated response. *Tree Physiology*, 2009, 29(12): 1513-1523.
- [36] Uselman S M, Qualls R G, Thomas R B. Effects of increased atmospheric CO₂, temperature, and soil N availability on root exudation of dissolved organic carbon by a N-fixing tree (*Robinia pseudoacacia* L.). *Plant and Soil*, 2000, 222(1/2): 191-202.
- [37] Lehto T, Zwiasek J J. Ectomycorrhizas and water relations of trees; a review. *Mycorrhiza*, 2011, 21(2): 71-90.
- [38] Saxe H, Cannell M G R, Johnsen Ø, Ryan M G, Vourlitis G. Tree and forest functioning in response to global warming. *The New Phytologist*, 2001, 149(3): 369-399.
- [39] Zhao C Z, Liu Q. Growth and physiological responses of *Picea asperata* seedlings to elevated temperature and to nitrogen fertilization. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2009, 31(1): 163-173.
- [40] Canarini A, Kaiser C, Merchant A, Richter A, Wanek W. Root exudation of primary metabolites: mechanisms and their roles in plant responses to environmental stimuli. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 157.
- [41] Sigdel S R, Dawadi B, Camarero J J, Liang E Y, Leavitt S W. Moisture-limited tree growth for a subtropical Himalayan conifer forest in western Nepal. *Forests*, 2018, 9(6): 340.
- [42] Wu Z, Dijkstra P, Koch G W, et al. Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: A meta-analysis of experimental manipulation. *Global change biology*, 2011, 17(2): 927-942.
- [43] Havranek W M, Tranquillini W. Physiological processes during winter dormancy and their ecological significance. *Ecophysiology of Coniferous Forests*. Amsterdam: Elsevier, 1995: 95-124.
- [44] Yao Y Z. Effects of ridge tillage on photosynthesis and root characters of rice. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 2015, 75(1): 35-41.
- [45] Wang S Z, Wang Z Q, Gu J C. Variation patterns of fine root biomass, production and turnover in Chinese forests. *Journal of Forestry Research*, 2017, 28(6): 1185-1194.
- [46] Clemensson-Lindell A, Persson H. The effects of nitrogen addition and removal on Norway spruce fine-root vitality and distribution in three catchment areas at Gårdsjön. *Forest Ecology and Management*, 1995, 71(1/2): 123-131.