

DOI:10.12171/j.1000-1522.20190419

中国东北温带 3 种木质藤本植物细根 解剖和形态性状研究

王元敏 王 燕 王思远 高国强 谷加存

(森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 东北林业大学林学院, 黑龙江 哈尔滨 150040)

摘要:【目的】研究温带木质藤本植物细根的功能性状及其潜在吸收能力。【方法】选取中国东北温带 3 种代表性木质藤本植物, 即缠绕类藤本狗枣猕猴桃和北五味子、卷须攀援类藤本山葡萄为材料, 研究了 1~5 级细根的解剖、形态、分支结构和吸收根组成。【结果】随着根序的增加, 狗枣猕猴桃和北五味子的皮层厚度有增加趋势, 而山葡萄则呈降低趋势。3 种藤本植物的中柱直径均随根序增加而显著增粗, 但是皮层厚度与中柱直径比值显著下降。皮层的存留状态显示, 所有树种吸收根的比例均随根序增加而明显下降, 1 级根是典型的吸收根。从 1 级根至 5 级根, 3 种藤本植物比根长显著降低, 直径显著增粗, 组织密度增加, 但是分支比仅在山葡萄中呈现单调的降低趋势。树种对各根系性状有显著的影响, 但是与根序的影响存在交互作用。与其他 2 个缠绕类藤本植物相比, 卷须攀援类藤本山葡萄中柱直径较大, 皮层厚度与中柱直径比值较低, 而 2、3 级根的分支比明显更高。与本地区其他类群植物相比, 3 种藤本植物 1 级根的平均直径较粗、比根长较低, 而平均组织密度介于草本蕨类和其他木本植物之间。【结论】细根解剖和形态性状在 3 种藤本植物间存在明显差异, 但是这些性状随根序变化的规律与其他木本植物较一致。与本地区其他类群植物相比, 藤本植物 1 级根形态特征表现出了较为独立的特点。

关键词: 根序; 木质藤本; 细根; 功能性状; 资源吸收

中图分类号: S718.3; Q944.54 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2020)05-0042-08

引文格式: 王元敏, 王燕, 王思远, 等. 中国东北温带 3 种木质藤本植物细根解剖和形态性状研究 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(5): 42-49. Wang Yuanmin, Wang Yan, Wang Siyuan, et al. Fine root anatomical and morphological traits of three temperate liana species in northeastern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(5): 42-49.

Fine root anatomical and morphological traits of three temperate liana species in northeastern China

Wang Yuanmin Wang Yan Wang Siyuan Gao Guoqiang Gu Jiacun

(Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management of Ministry of Education, School of Forestry,
Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China)

Abstract: [Objective] The objective was to investigate the functional traits and potential absorbing capacity in fine roots of liana (woody climbing plants) in temperate forests. [Method] We sampled three typical temperate liana species in northeastern China, including two twining climbers (*Actinidia kolomikta* and *Schisandra chinensis*) and one tendril climber (*Vitis amurensis*). The anatomical, morphological, and branching traits, as well as the composition of absorptive roots were examined for the grade 1-5 fine roots in the three species. [Result] The results showed that the cortical thickness of *Actinidia kolomikta* and *Schisandra chinensis* increased by ascending branch order, while that of *Vitis amurensis* decreased. The stele

收稿日期: 2019-11-06 修回日期: 2020-03-29

基金项目: 国家自然科学基金项目(31870608、31100470), 中央高校基本科研业务费专项(2572018BA11)。

第一作者: 王元敏。主要研究方向: 根系生理生态学。Email: yzzz17@163.com 地址: 150040 黑龙江省哈尔滨市香坊区和兴路 26 号东北林业大学林学院。

责任作者: 谷加存, 副教授。主要研究方向: 森林培育学。Email: gjcnfu@163.com 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

diameter of all three liana species significantly increased with increasing branch order, but the ratio of cortical thickness to stele diameter significantly reduced. In term of the status of cortex appearance, the proportion of roots with absorbing function apparently decreased with ascending branch order across all three species, with the grade 1 fine roots as typical absorptive roots. From grade 1 to 5, specific root length significantly decreased, but root diameter and tissue density increased. The decline in root branching ratio associated with increasing branch order was only found in *V. amurensis*. Those root functional traits in liana were significantly influenced by tree species, but showing significant interaction with branch orders. Compared with two twining climbers, tendril climber of *V. amurensis* had wider stele, lower ratio of cortical thickness to stele diameter, and much higher branching ratio to the grade 2 and grade 3 roots. In comparison to other woody plants and herbaceous ferns at the same study site, mean root diameter of three liana species was thicker but mean specific root length was lower, with intermediate mean tissue root density. [Conclusion] Although the interspecific differences in root anatomical and morphological traits exist in three temperate liana species, the variation patterns of those root traits associated with increasing branch order are consistent with other woody plants. The morphological traits of the grade 1 roots in these lianas display distinctive characteristics compared with other plant taxa in this region.

Key words: root order; woody liana; fine root; functional trait; resource acquisition

藤本植物是不能单独直立, 需依靠主茎缠绕或攀援器官借助他物攀援升高的植物类群^[1]。在森林生态系统中, 木质藤本是早期演替阶段群落中重要的组成部分^[2], 不仅增加了物种多样性, 而且在物质循环中发挥着重要作用^[3]。在热带森林中, 藤本植物约占木本植物多度的 25%, 对生态系统结构的稳定和功能的发挥具有重要意义^[4]。温带森林中藤本植物的种类和多度虽远低于热带^[5], 但是有研究指出藤本植物的密度或多度在欧洲和北美温带森林中呈现出持续的增加趋势^[6-7], 表明藤本植物对温带森林的群落结构、更新与动态起到了愈来愈重要的作用^[8]。木质藤本为了能够与高大直立的乔木树种有效竞争, 在资源获取策略和器官性状的构建上表现出独特的一面。例如 Vivek 等^[9]通过对热带常绿阔叶林中主要藤本植物和乔木树种的叶片性状研究发现, 藤本植物叶片较薄, 组织密度较小, N 浓度较高而 C/N 比较低, 表明它们在较小的构建成本下却具有更高的光合收益。丁凌子等^[10]发现与相同生境的树木相比, 木质藤本的叶面积更小, 气孔密度和叶片组织密度更低, 比叶面积更大。然而与地上叶片特征的深入研究相比, 目前对木质藤本根系尤其是细根功能性状的研究仍然缺乏。

不同生活型(功能型)的植物根系具有明显不同的功能性状。例如对全球植物根系功能性状的研究证实, 草本植物的细根直径较木本植物更小, 而比根长更大^[11]; 也有研究发现当细根直径相同时, 草本植物的细根真菌侵染率明显低于木本植物^[12]。然而大部分的研究并未考虑藤本植物这一特殊的植物类

群。最近, Collins 等^[13]对热带 10 种木质藤本研究发现, 与同科的乔木树种相比, 木质藤本植物的细根具有较低的组织密度、较细的直径、较低的 C 含量和 C/N 比, 以及较低的菌根侵染率, 但是具有较高的比根长和分支强度, 显示了藤本植物具有较强的地下资源获取能力。已有的文献显示, 藤本植物细根的研究通常采用直径阈值^[13]的方法, 忽略了细根分支等级(即根序, root branch order)不同可能导致细根功能性状定量研究的不确定性, 这将限制我们对木质藤本植物根系结构与功能联系的充分理解。

为此, 本研究在中国东北帽儿山地区选取了 3 种典型温带木质藤本植物, 即缠绕类藤本狗枣猕猴桃(*Actinidia kolomikta*)和北五味子(*Schisandra chinensis*), 卷须攀援类藤本山葡萄(*Vitis amurensis*), 通过根序法^[14]对其 1~5 级根的形态(直径、比根长、组织密度), 分支比(母根上着生子根的数量)以及解剖特征(皮层厚度、中柱直径以及二者比例)进行测定。主要目的是:(1)揭示木质藤本根系解剖和形态分支特征如何随根序变化, 并通过对皮层组织的观察, 估计各根序吸收根的比例;(2)比较种间和攀援类型间细根解剖和形态分支特征的差异。研究结果对于认识温带木质藤本植物细根功能性状的变异具有参考意义。

1 研究地概况与研究方法

1.1 研究地概况

研究地点为黑龙江省尚志市东北林业大学帽儿山实验林场尖砬沟森林培育实验站(45°21'~45°25'

N, 127°30' ~ 127°34' E)。该地区为低山丘陵区, 属于温带大陆性季风气候, 年均气温 2.8 °C, 1 月平均气温 -19.6 °C, 7 月平均气温 20.9 °C; 极端低温与高温分别为 -44 和 34.8 °C。年平均降水量 723 mm, 年平均蒸发量 1 094 mm, 无霜期 120 ~ 140 d, ≥ 10 °C 积温 2 526 °C。林下土壤为典型暗棕壤, 土壤厚度 40 ~ 50 cm。地带性植被为原始阔叶红松 (*Pinus koraiensis*) 林破坏后形成的天然次生林。本研究取样林分设置在天然次生林内, 该林分内的主要树种有青杨 (*Populus ussuriensis*)、黄波罗 (*Phellodendron amurense*)、枫桦 (*Betula costata*)、白桦 (*Betula platyphylla*)、胡桃楸 (*Juglans mandshurica*)、稠李 (*Padus racemosa*)、青楷槭 (*Acer tegmentosum*)、色木槭 (*Acer mono*)、暴马丁香 (*Syringa reticulata* var. *amurensis*)、水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*)、春榆 (*Ulmus davidiana* var. *japonica*) 等。纪春艳等^[15]指出东北地区野生木质藤本植物共 26 种, 本研究从中选择了帽儿山地区 3 种典型木质藤本植物开展细根功能性状研究。在调查林分中, 狗枣猕猴桃的平均地径为 6.9 cm, 主要宿主树种为枫桦、白桦等; 北五味子的平均地径为 2.0 cm, 主要宿主树种为暴马丁香、色木槭等; 山葡萄的平均地径为 3.7 cm, 主要宿主树种为色木槭、青杨、白桦等。狗枣猕猴桃和山葡萄多攀援至树冠顶部, 北五味子攀援至中上部或顶部。

1.2 根系取样

2018 年 8 月, 在林分内随机选取生长状况相近的 3 种藤本植物各 10 株。以样株的基部为圆心, 在 0.3 ~ 0.8 m 半径范围内, 用铁锹将其根系挖断, 并用平头改锥小心地掘出根系至根颈部, 确保获取目标树种的根系。用枝剪剪下含有前 5 级根的根系样品, 分成 2 部分。一部分轻轻抖落根系表面黏着的土粒后装入封口袋, 运回实验室放于 -20 °C 冰箱中冷冻, 用于随后的形态指标测定; 另一部分, 在去离子水中洗净后, 放入 FAA 固定液 (70 % 酒精: 冰醋酸: 丙三醇 (体积分数) 为 90:5:5), 运回实验室放入 4 °C 冷藏柜中保存, 用于解剖指标的测定。

1.3 根系形态与分支测定

对于每个样株获得的根系 (每个种根系样本量为 10), 均取完整的根段 (包含前 5 级根), 依据 Pregitzer 等^[14] 的根序分级方法进行分级, 即根系最末端定义为 1 级根, 1 级根着生于 2 级根上, 以此类推^[16]。记录母根 (如 2 级根) 上着生的子根 (如 1 级根) 的数量, 用于计算分支比 (子根数/母根数)。分级后的根系样品采用扫描仪 (EPSON, Expression 10000XL 1.0) 扫描, 通过根系形态分析软件 (WinRhizo 2004b, Regent Instruments Inc., 加拿大) 对根系图片

进行分析, 测定其根系直径, 总长度, 总体积等参数。形态分析后的根系样品在 65 °C 烘箱中烘干 48 h 后称质量。最后, 计算 1 ~ 5 级细根的平均直径 (mm), 比根长 (m/g), 组织密度 (g/cm³)。

1.4 根系解剖特征测定

将 FAA 固定液中的根系依据上述方法分级, 混合后每级根随机选取 10 ~ 30 个根样, 采用石蜡切片技术^[17] 制成细根横剖面切片, 每个根样制作 8 张切片。根系样品经过脱水—透明—浸蜡—包埋—修蜡块—切片—展片, 粘片—烘片—染色—封片后, 使用 OLYMPUS BX-51 生物显微镜 (Olympus Electronics Ins., Tsukuba, Japan) 观测, 并用 Motic Images Plus 2.0 软件选择清晰视野拍照, 测量切片中每个根样的皮层厚度和中柱直径。因为皮层是细根主要的吸收组织^[18], 因此将具有完整皮层的细根定义为吸收根, 并记录每个级别中吸收根的数量。观察中发现, 一些高级根 (3 ~ 5 级根) 的皮层开始解体或者部分脱落 (图 1), 并伴随次生木质部的发育, 故认为这些根系已经丧失了潜在的吸收功能, 因此只测定了残存皮层的厚度, 但是该根样并不作为吸收根进行数量统计。

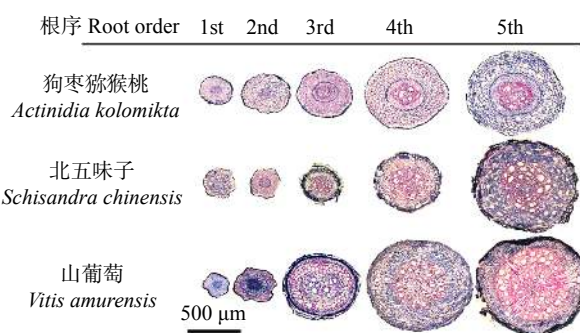


图 1 3 种藤本植物 1 ~ 5 级根典型解剖构造

Fig. 1 Typical anatomical structure of the grade 1-5 roots in three liana species

1.5 数据分析

依据 3 种藤本植物的根系形态测定数据, 计算 1 ~ 5 级根序的平均直径、比根长、组织密度和对应的标准误差 ($n = 10$)。依据解剖构造测定的数据, 计算各树种 1 ~ 5 级根的皮肤厚度、中柱直径、皮层厚度与中柱直径比值的平均值和标准误差 ($n = 10 \sim 30$), 同时计算各根序吸收根的比例 (%)。采用双因素方差分析方法, 检验树种和根序以及它们之间的交互作用, 对细根直径、比根长、组织密度、分支比、皮层厚度、中柱直径, 以及皮层厚度与中柱直径比值的影响 ($\alpha = 0.05$)。在方差分析的基础上, 采用多重比较的方法, 检验各功能性状在 1 ~ 5 级根之间的差异显著性 ($\alpha = 0.05$)。数据分析均采用 SPSS 19.0 for

Windows 软件 (SPSS 公司, 美国) 完成, 并采用 Sigmaplot(v.10.0, SYSTAT, 美国) 制图。

2 结果与分析

2.1 细根解剖特征

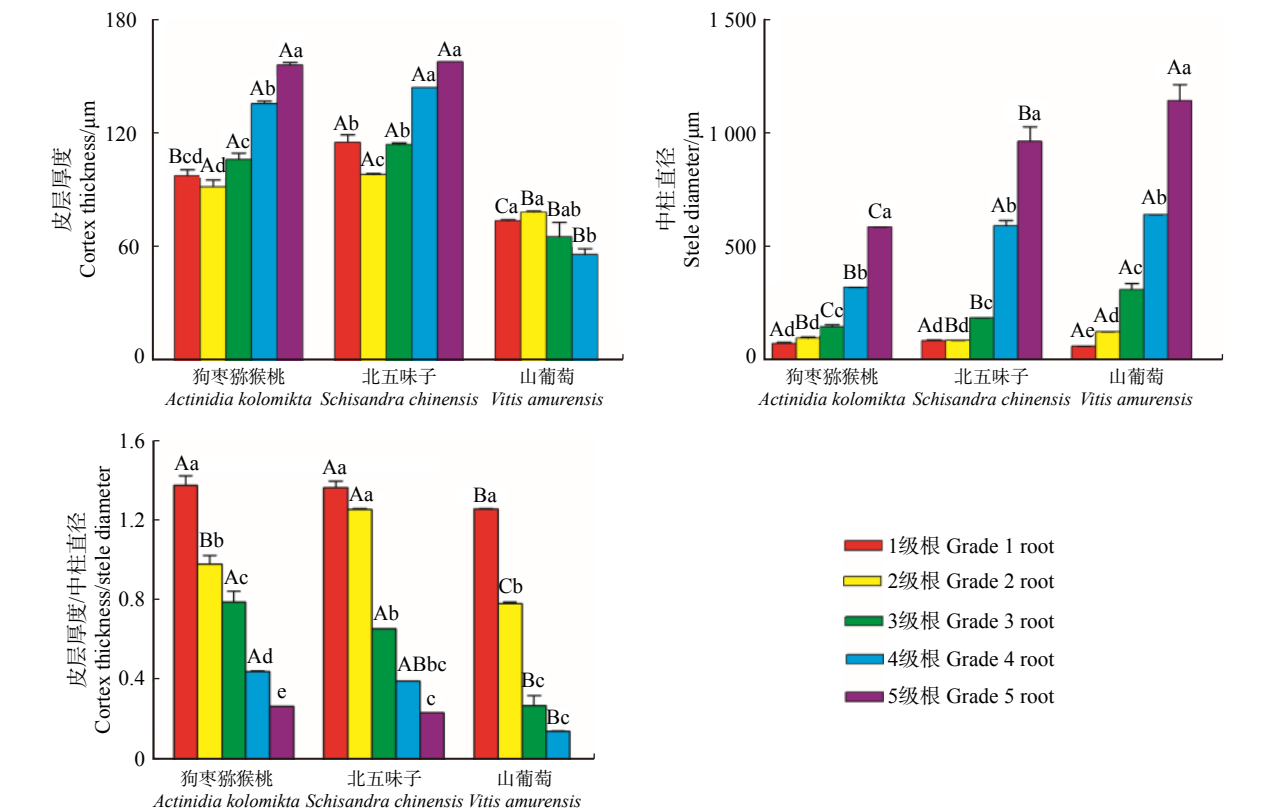
3 种藤本植物的 1 级根均为吸收根, 2 级根中吸收根比例均在 85 % 以上, 但是 3~5 级根中比例差异明显。狗枣猕猴桃 3 级根中吸收根比例为 91.80%, 而山葡萄仅为 7.55%, 北五味子介于中间为 34.55%。山葡萄中的 4、5 级根和北五味子的 5 级根中均未观察到完整皮层组织(图 1、表 1)。狗枣猕猴桃和北五味子的前 5 级根均有皮层组织出现, 而山葡萄则仅在前 4 级根存在皮层, 吸收根比例随根序升高呈现明显降低的趋势(图 2、表 1)。

树种对皮层厚度、中柱直径、皮层厚度与中柱直径的比值影响均显著, 但是根序对于皮层厚度的影

响不显著, 树种和根序的交互作用对皮层厚度、中柱直径及其比值的影响均显著(表 2)。狗枣猕猴桃和北五味子根皮层厚度随根序增加先略有减少后增大, 而山葡萄前 4 级根的皮层厚度随根序先增加后减少(图 2)。狗枣猕猴桃和北五味子中 2 级根皮层最薄, 分别为(91.89 ± 3.64)μm 和(98.50 ± 0.44)μm, 而山葡萄 4 级根的皮层最薄(56.36 ± 3.19)μm。相同根序, 山葡萄在种间总是具有最小的皮层厚度。3 种藤本植物细根中柱直径均随根序增加而增加, 1 级根的中柱直径从大到小依次为: 北五味子(84.21 ± 2.88)μm、狗枣猕猴桃(72.83 ± 3.28)μm、山葡萄(59.55 ± 0.05)μm。3 个种根皮层厚度与中柱直径的比值均随根序增加而明显下降, 其中狗枣猕猴桃 1 级根皮层厚度与中柱直径的比值最大 1.38 ± 0.05, 其次是北五味子 1.37 ± 0.03, 山葡萄最小 1.26 ± 0.003(图 2)。

表 1 3 种藤本植物 1~5 级根吸收根的比例

Tab. 1 Proportion of absorptive fine roots of grade 1~5 in three liana species		%				
树种 Tree species		1级根 Grade 1 root	2级根 Grade 2 root	3级根 Grade 3 root	4级根 Grade 4 root	5级根 Grade 5 root
狗枣猕猴桃 <i>Actinidia kolomikta</i>		100	96.43	91.80	45.45	2.94
北五味子 <i>Schisandra chinensis</i>		100	97.22	34.55	6.82	0
山葡萄 <i>Vitis amurensis</i>		100	86.76	7.55	0	0



大写字母表示不同树种间差异显著; 小写字母表示不同根序间差异显著。下同。Capital letters represent significant differences among different tree species; lowercase letters represent significant differences among varied root orders. The same below

图 2 3 种藤本植物 1~5 级细根皮层厚度、中柱直径及二者比值的变化

Fig. 2 Variations of cortex thickness, stele diameter and their ratios in the grade 1~5 roots in three liana species

表 2 树种和根序对细根形态、解剖以及分支比的双因素方差分析

Tab. 2 Two-way (species and root order) factorial ANOVA of tree species and root order on root morphological, anatomical characteristics and branching ratios

变异来源 Source of variation	自由度 df	皮层厚度 Cortex thickness	中柱直径 Stele diameter	皮层厚度/中柱直径 Cortex thickness/ stele diameter	根直径 Root diameter	比根长 Specific root length	组织密度 Tissue density	自由度 df	分支比 Branching ratio
树种 Tree species	2	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.001	2	< 0.001
根序 Root order	4	0.057	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	3	< 0.001
树种 × 根序 Tree species × root order	7	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.004	< 0.001	< 0.001	5	0.001

注: 粗体字表示影响显著; 山葡萄、北五味子的4、5级根的大部分皮层组织解体, 故只对前3级根的皮肤厚度、皮层厚度/中柱直径进行了统计分析。Notes: values in bold type indicate significant effects. Only the cortical thickness and cortex thickness/stele diameter of the first three grade roots are analyzed by ANOVA due to most cortex tissue disorganizes in grade 4 and grade 5 roots in *Schisandra chinensis* and *Vitis amurensis*.

2.2 细根形态和分支特征

树种和根序对细根形态特征均有显著影响, 而树种和根序的交互作用对根直径的影响不显著(表 2)。3 种藤本植物根直径随根序增加而增加, 1 级根直径以北五味子最大(0.31 ± 0.003)mm, 其次是狗枣猕猴桃(0.26 ± 0.004) mm, 山葡萄最小(0.25 ± 0.003) mm。比根长随根序的变化规律与直径相反, 随根序的增大而减小。树种间, 1 级根的比根长从大到小分别是山葡萄(125.97 ± 4.19)m/g、狗枣猕猴桃(91.69 ± 6.91)m/g、北五味子(56.88 ± 2.91)m/g。3 个藤本植物根组织密度随着根序增加而增大。北五味子 1 级根组织密度最大(0.23 ± 0.01)g/cm³, 其次是狗枣猕

猴桃(0.22 ± 0.02)g/cm³, 山葡萄最小(0.17 ± 0.004) g/cm³(图 3)。综合来看, 与其余 2 种缠绕类藤本植物相比, 卷须攀援类藤本山葡萄 1、2 级根直径相对较细, 比根长较大, 而组织密度较低, 但是 3~5 级根则呈现出了相反的规律性。树种、根序以及二者的交互作用对分支比的影响显著(表 2)。山葡萄的 2、3 级根分支比明显高于其余 2 个种, 但是 4、5 级根分支比则在种间非常接近。分支比随根序的变化趋势较为复杂, 与树种有关。在所有根序中, 北五味子和山葡萄的 2 级根分支比最高, 而狗枣猕猴桃则是 5 级根分支比最高。

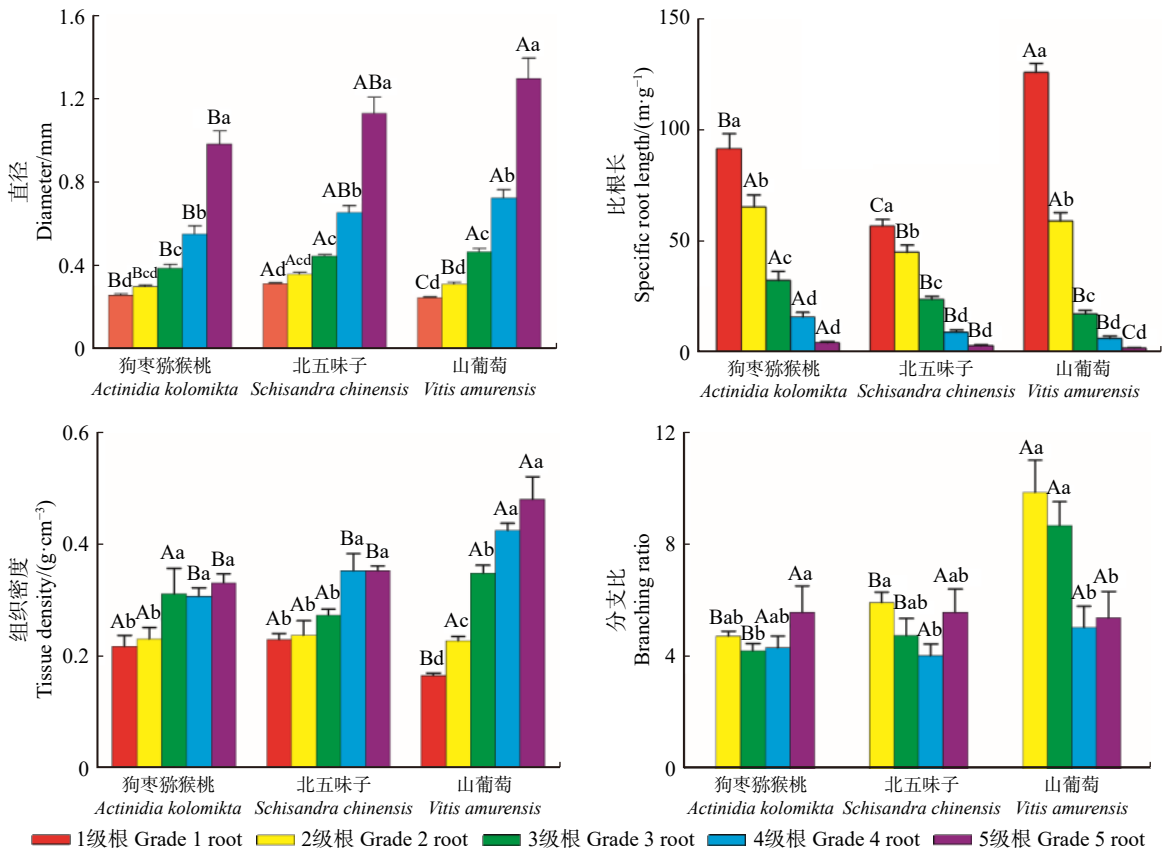


图 3 3 种藤本植物 1~5 级细根直径、比根长、组织密度和分支比的变化

Fig. 3 Variations of the diameter, specific root length, tissue density and branching ratio in grade 1-5 roots in three liana species

3 讨 论

树木细根的主要功能是吸收土壤中的水分和养分,满足自身和地上器官的生长和生理代谢需求。根系功能性状在物种间的变异,以及功能性状之间的内在联系和权衡关系,是当前备受关注的植物生态学问题^[19-20]。然而,与其他植物类群相比,目前对藤本植物根系功能性状的研究相对缺乏。本研究选择的狗枣猕猴桃和北五味子为缠绕类藤本,而山葡萄属于卷须攀援类藤本。胡亮^[5]总结指出,黑龙江地区缠绕类和卷须类藤本植物分别占藤本植物种类的53%和26%,因此,我们考察的3种藤本植物在本地区藤本植物类群中具有较好的代表性。据我们掌握的文献情况,本文是基于根序分级的方法对我国温带木质藤本植物细根功能性状的首次报道。

本研究发现,藤本植物根系的解剖和形态特征,既表现出随根序变化的一致性,又表现出种间变化的差异性。通过对皮层组织的观察,我们发现3种藤本植物的1~2级根是资源吸收的主体,但是3~5级根的吸收根比例在种间差异明显。Guo等^[21]对中国温带23个木本植物1~5级根研究发现,1级根是典型的吸收根,存在完整的皮层组织;4、5级根皮层退化或消失,属于典型的运输根;2和3级根既有吸收根也有运输根。这与我们的研究结果有所不同,表明不同类群植物吸收根所包含的根序,以及吸收根在各根序中占的比例有所区别。例如Dong等^[22]对本地区9种草本蕨类植物研究发现,1~4级根均存在皮层组织,暗示其均具有潜在的吸收功能。Long等^[23]证实热带树种合果木(*Paramichelia baillonii*)前5级根均存在完整的皮层组织。然而,由于直接测定单个根序细根养分(或水分)吸收速率的困难^[21],导致通过解剖特征来判断其吸收能力还有待于进一步的检验。此外,我们还发现随着根序的增加,3种藤本植物的皮层厚度与中柱直径比值均显著降低。基于Kong等^[24]提出的观点,即吸收根资源和运输功能的倾向性与其皮层厚度与中柱半径比值有关。因此,我们推测本研究中皮层厚度与中柱直径比值的显著降低,意味着高级根即使具有吸收能力(存续皮层),其生理功能已经转变为以资源运输为主。

3种藤本植物细根形态特征随根序表现出了规律性的变化,即直径增粗,比根长降低,组织密度增大。该结果与师伟等^[25]关于帽儿山天然次生林中20个阔叶树种1~5级细根形态特征的研究结果一致。细根形态特征随根序变化的规律,也被温带^[21,26]、亚热带^[27-29]、热带^[18,30]森林的研究所证实。细根形态

的变化规律与其生理功能有密切联系^[14]。因为低级根主要行使吸收功能,所以较细的直径、较大的比根长、较低的组织密度,有助于这些根系提高其吸收效率,从而以较低的构建成本获取土壤资源。

此外,3种藤本植物细根功能性状之间也表现出了明显的种间差异。各根序具有吸收能力根系的比例种间是不同的,狗枣猕猴桃和北五味子1~5级根中吸收根比例均高于山葡萄,显示了相同根序细根潜在吸收能力上的区别。分支比在山葡萄与其他物种之间也存在明显的不同。山葡萄分支比随着根序增加而降低,与Wang等^[26]关于水曲柳和落叶松(*Larix gmelinii*)1~5级根的研究一致。但是,狗枣猕猴桃和北五味子各根序分支比变化规律有所不同,然而具体的原因目前还不清楚。山葡萄是卷须攀援类,与另外两种缠绕类藤本植物相比,是较为进化的类群^[5],在细根功能性状可能上与其他2个物种差异更明显。但是,因为物种数量较少,攀缘类型和进化历史是否是导致3种藤本植物根系特征存在差异的主要因素,还有待于进一步的研究。值得一提的是,尽管在热带木质藤本植物开展了一些根系性状的研究^[13,31],但是这些研究均是以根直径阈值的方法,导致无法与本研究中基于根序方法的相关结果进行直接比较。因此,无论是在热带还是温带森林,采用根序分级的方法开展木质藤本植物细根功能性状的研究是非常必要的。

基于前期在帽儿山地区开展的多个研究^[18,22,25],我们比较了该地区木质藤本植物1级根(典型吸收根)与直立木本植物(乔木或灌木)、草本蕨类植物在形态特征上的差异(表3)。结果显示,藤本植物具有最粗的1级根,直径明显大于其他木本和草本蕨类植物,这与Collins等^[13]在热带地区观测到藤本植物根系较细的结果不同(该研究采用的是直径阈值的方法)。本地区藤本植物的1级根比根长最小,与其他类群相比较为粗壮。对于组织密度,则是草本蕨类植物的1级根最小,其次是藤本植物,而阔叶树和针叶树种的组织密度最大。考虑到这些形态特征所指示的潜在生理功能,温带木质藤本植物1级根吸收能力相对较弱(根直径粗、比根长短),而构建成本和寿命可能介于草本和其他木本植物之间(根组织密度居中),表明藤本植物吸收根形态特征具有相对的独立性,这将深刻影响藤本植物与其他类群植物对地下资源的竞争与种间共存关系。

4 结 论

3种温带木质藤本植物的细根解剖与形态性状受树种和根序的显著影响。随着根序的增加,皮层

表 3 帽儿山地区木质藤本植物与其他植物类群 1 级根形态特征比较

Tab. 3 Comparison in grade 1 root morphological characteristics between lianas and other plant taxa in Maoershan Region of northeastern China

生活型 Life form	样本量 Sample size	平均根直径 Average root diameter/ μm	根直径范围 Rang of root diameter/ μm	平均比根长 Average specific root length/ $(\text{m}\cdot\text{g}^{-1})$	比根长范围 Rang of specific root length/ $(\text{m}\cdot\text{g}^{-1})$	平均组织密度 Average tissue density/ $(\text{g}\cdot\text{cm}^{-3})$	组织密度范围 Rang of tissue density/ $(\text{g}\cdot\text{cm}^{-3})$	文献来源 Literature source
木质藤本 Woody liana	3	274.34 ± 20.55	234.30 ~ 327.20	91.52 ± 19.94	42.79 ~ 153.35	0.20 ± 0.02	0.14 ~ 0.31	本研究 This study
阔叶树 Broadleaf tree	20	240	170 ~ 500	102.9	32.71 ~ 203.83	—	—	师伟等, 2008 Shi Wei, etc, 2008
阔叶树和针叶树 Broadleaf tree and coniferous tree	23	243	168 ~ 520	99.83	33.7 ~ 203.82	0.27	0.14 ~ 0.41	Gu et al, 2014
草本蕨类 Herbaceous fern	9	—	187 ~ 468	—	85 ~ 260	—	0.04 ~ 0.12	Dong et al, 2015

注: “—”表示数据未给出。Note: “—” means data are not available.

厚度以及皮层厚度与中柱直径的比值逐渐减小, 吸收根的比例显著降低, 直径增粗而比根长降低, 这表明细根的潜在吸收能力随根序增加而逐渐减弱。卷须攀援类的山葡萄 1~5 级根吸收根比例均高于缠绕类藤本狗枣猕猴桃和北五味子, 但是其皮层厚度较低而中柱直径较高, 而 2、3 级根具有更高的分支比。与本地区其他乔木和草本蕨类植物相比, 3 种木质藤本植物的 1 级根直径较粗、比根长较低, 而组织密度居中。研究结果为深入了解温带木质藤本植物根系的资源获取策略提供了重要参考。

参 考 文 献

[1] 刘奇, 吴怀栋, 谭运洪, 等. 西双版纳热带季雨林木质藤本多样性及其攀援方式[J]. 林业科学, 2017, 53(8): 1–8.
Liu Q, Wu H D, Tan Y H, et al. Liana diversity and its climbing situation on trees in Xishuangbanna tropical seasonal rainforest[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2017, 53(8): 1–8.

[2] Leicht-Young S A, Pavlovic N B, Frohnapple K J, et al. Liana habitat and host preferences in northern temperate forests[J]. Forest Ecology and Management, 2010, 260(9): 1467–1477.

[3] Pérez-Salicrup D R, Schnitzer S, Putz F E. Community ecology and management of lianas[J]. Forest Ecology and Management, 2004, 190(1): 1–2.

[4] Schnitzer S A, Bongers F. The ecology of lianas and their role in forests[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2002, 17(5): 223–230.

[5] 胡亮. 东亚温带藤本植物多样性及其格局[J]. 生物多样性, 2011, 19(5): 567–573.
Hu L. Distribution and diversity of climbing plants in temperate East Asia[J]. Biodiversity Science, 2011, 19(5): 567–573.

[6] Allen B P, Sharitz R R, Goebel P C. Are lianas increasing in importance in temperate floodplain forests in the southeastern United States?[J]. Forest Ecology and Management, 2007, 242(1): 17–23.

[7] Ladwig L M, Meiner S J. Liana host preference and implications for deciduous forest regeneration[J]. Journal of the Torrey Botanical Society, 2010, 137(1): 103–112.

[8] Allen B P, Sharitz R R, Goebel P C. Twelve years post-hurricane liana dynamics in an old-growth southeastern floodplain forest[J]. Forest Ecology and Management, 2005, 218(1–3): 259–269.

[9] Vivek P, Parthasarathy N. Contrasting leaf-trait strategies in dominant liana and tree species of Indian tropical dry evergreen forest[J]. Flora, 2018, 249: 143–149.

[10] 丁凌子, 陈亚军, 张教林. 热带雨林木质藤本植物叶片性状及其关联[J]. 植物科学学报, 2014, 32(4): 362–370.
Ding L Z, Chen Y J, Zhang J L. Leaf traits and their associations among liana species in tropical rainforest[J]. Plant Science Journal, 2014, 32(4): 362–370.

[11] Freschet G T, Valverde-Barrantes O J, Tucker C M, et al. Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation[J]. Journal of Ecology, 2017, 105(5): 1182–1196.

[12] Ma Z Q, Guo D L, Xu X L, et al. Evolutionary history resolves global organization of root functional traits[J]. Nature, 2018, 555: 94–97.

[13] Collins C G, Wright S J, Wurzbarger N. Root and leaf traits reflect distinct resource acquisition strategies in tropical lianas and trees[J]. Oecologia, 2016, 180(4): 1037–1047.

[14] Pregitzer K S, Deforest J L, Burton A J, et al. Fine root architecture of nine north American trees[J]. Ecological Monographs, 2002, 72(2): 293–309.

[15] 纪春艳, 崔大练, 马玉心. 东北地区野生藤本植物区系分析[J]. 中国林副特产, 2007(1): 59–63.
Ji C Y, Cui D L, Ma Y X. Biotic zonation of the wild climber plants in northeast China[J]. Forest By-product and Speciality in China, 2007(1): 59–63.

[16] 王向荣, 王政权, 韩有志, 等. 水曲柳和落叶松不同根序之间细根直径的变异研究[J]. 植物生态学报, 2005, 29(6): 871–877.
Wang X R, Wang Z Q, Han Y Z, et al. Variations of fine root diameter with root order in Manchurian ash and Dahurian larch plantations[J]. Acta Phytocologica Sinica, 2005, 29(6): 871–877.

[17] 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[J]. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1238–1247.

- Wei X, Liu Y, Chen H B. Anatomical and functional heterogeneity among different root orders of *Phellodendron amurense*[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2008, 32(6): 1238–1247.
- [18] Gu J C, Xu Y, Dong X Y, et al. Root diameter variations explained by anatomy and phylogeny of 50 tropical and temperate tree species[J]. *Tree Physiology*, 2014, 34(4): 415–425.
- [19] Bardgett R D, Mommer L, De Vries F T. Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2014, 29(12): 692–699.
- [20] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展[J]. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325–339.
- Liu X J, Ma K P. Plant functional traits concepts, applications and future directions[J]. *Scientia Sinica Vitae*, 2015, 45(4): 325–339.
- [21] Guo D L, Xia M X, Wei X, et al. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species[J]. *New Phytologist*, 2008, 180(3): 673–683.
- [22] Dong X Y, Wang H F, Gu J C, et al. Root morphology, histology and chemistry of nine fern species (Pteridophyta) in a temperate forest[J]. *Plant and Soil*, 2015, 393(1–2): 215–227.
- [23] Long Y Q, Kong D L, Chen Z X, et al. Variation of the linkage of root function with root branch order[J/OL]. *PLoS One*, 2013, 8(2): e57153 (2013–02–25) [2017–04–18]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057153>.
- [24] Kong D L, Wang J J, Zeng H, et al. The nutrient absorption-transportation hypothesis: optimizing structural traits in absorptive roots[J]. *New Phytologist*, 2017, 213(4): 1569–1572.
- [25] 师伟, 王政权, 郭大立, 等. 帽儿山天然次生林 20 个阔叶树种细根形态[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1217–1226.
- Shi W, Wang Z Q, Guo D L, et al. Fine root morphology of twenty hardwood species in Maoershan natural secondary forest in northeastern China[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2008, 32(6): 1217–1226.
- [26] Wang Z Q, Guo D L, Wang X R, et al. Fine root architecture, morphology, and biomass of different branch orders of two Chinese temperate tree species[J]. *Plant and Soil*, 2006, 288(1–2): 155–171.
- [27] 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[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1248–1257.
- Chang W J, Guo D L. Variation in root diameter among 45 common tree species in temperate, subtropical and tropical forests in China[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2008, 32(6): 1248–1257.
- [28] Kou L, Guo D L, Yang H, et al. Growth, morphological traits and mycorrhizal colonization of fine roots respond differently to nitrogen addition in a slash pine plantation in subtropical China[J]. *Plant and Soil*, 2015, 391(1–2): 207–218.
- [29] 廖乐平. 亚热带木兰科、樟科 10 个树种细根形态与功能特性研究及其亲缘关系分析[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2016.
- Liao L P. Fine root morphology and functional characteristics of 10 species of Magnoliaceae and Camphoraceae in subtropics and their relationship analysis[D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2016.
- [30] 许旸, 谷加存, 董雪云, 等. 海南岛 4 个热带阔叶树种前 5 级细根的形态、解剖结构和组织碳氮含量[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(9): 955–964.
- Xu Y, Gu J C, Dong X Y, et al. Fine root morphology, anatomy and tissue nitrogen and carbon contents of the first five orders in four tropical hardwood species in Hainan Island, China[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2011, 35(9): 955–964.
- [31] Woods C L, Dewalt S J, Cardelús C L, et al. Fertilization influences the nutrient acquisition strategy of a nomadic vine in a lowland tropical forest understory[J]. *Plant and Soil*, 2018, 431(1–2): 389–399.

(责任编辑 赵 勃
责任编辑 徐程扬)