

DOI: 10.13332/j.1000-1522.20170040

根系形态可塑性决定黄栌幼苗在瘠薄土壤中的适应对策

王艺霖 周 玫 李 苹 孙广鹏 史双龙 徐程扬

(北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室,干旱、半干旱地区森林培育和森林生态系统国家林业局重点实验室)

摘要:形态可塑性与植物生长对策及资源利用能力紧密相联,是植物在特定环境下生存策略的重要表现。研究有限资源土壤中根系形态可塑性与植物生态对策的关系,对深入理解植物对环境的适应机制具有重要意义。本研究以黄栌1年生播种苗为研究材料,采用温室盆栽试验,设置5个不同梯度养分供给水平,对黄栌幼苗根系功能性状(比根长、比表面积、根组织密度、根细度、根尖密度、分枝密度等)和不同径级细根的功能性状(根长、根表面积、根体积、根尖数)进行分析,研究了不同养分供给环境中黄栌幼苗根系形态的可塑性变化。结果表明:不同养分供给处理对黄栌幼苗的比根长、比表面积、根尖数、分枝数、根尖密度、根平均直径、根组织密度和根细度均有极显著影响($P<0.01$);在纯沙环境中,黄栌幼苗与比根长、比表面积和根细度变化最为密切;在养分受限制较严重的环境中,黄栌幼苗主要通过改变根长、根表面积、根尖数和分枝数适应环境;养分受限制相对较轻和中等的环境中,幼苗与根尖密度、分枝密度、根平均直径和根体积变化关系最为密切;而在全土环境中,幼苗主要通过根组织密度变化适应环境。养分供给量受限制在一定程度上可刺激黄栌幼苗分化直径 $\leq 1.0\text{ mm}$ 的细根、限制直径 $> 1.0\text{ mm}$ 根系发育;通过根系形态性状的可塑性反映,养分供给状况变化显著地改变了黄栌幼苗吸收利用养分的对策,从充足养分到养分受限制条件、到养分极度缺乏条件,黄栌幼苗对养分吸收利用的对策从强化就地利用能力,转变到就地吸收利用与扩大吸收范围并重、扩大吸收范围、提高储存与输导能力,最后转变到忍耐对策。

关键词:黄栌;根系;形态可塑性;生态对策;瘠薄环境;养分

中图分类号:S793.9 文献标志码:A 文章编号:1000-1522(2017)06-0060-10

WANG Yi-lin; ZHOU Mei; LI Ping; SUN Guang-peng; SHI Shuang-long; XU Cheng-yang. **Root morphological plasticity determing the adaptive strategies of *Cotinus coggygia* seedlings in barren soil environment.** *Journal of Beijing Forestry University* (2017) **39**(6) 60-69 [Ch, 62 ref.] Key Laboratory for Forest Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Key Laboratory for Silviculture and Forest Ecosystem in Arid and Semi-arid Areas of State Forestry Administration, Beijing Forestry University, Beijing, 100083, P. R. China.

Morphological plasticity is closely related to the ability of plant growth and resource utilization, which is an important manifestation of plant survival strategy in specific environment. To study the relationship between root morphological plasticity and ecological strategies of the plant is significant to understand the mechanism of plant adaptation to the environment. With 1-year-old *Cotinus coggygia* seedlings as the study materials, this paper applies the pot experiment in greenhouse and sets up five different levels of nutrient supply to analyze the root morphology characteristics (root length, surface area, root tissue density, root fineness, root branching density, etc.) and different diameters of root morphology (root length, root surface area, root volume, root tips) to study the changes of morphological and functional plasticity in the plant seedlings. The results indicated that different levels of nutrient supply showed significant ($P<0.01$) interaction on root length, surface area, root tips, root forks, root tissue density, average root diameter and root fineness of the plant seedlings. In the pure sand

收稿日期: 2017-02-20 修回日期: 2017-03-20
基金项目: 北京市教委科学研究与研究生培养共建项目。
第一作者: 王艺霖。主要研究方向: 城市林业。Email: wangyilin.bjfu@qq.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学林学院。
责任作者: 徐程扬, 教授, 博士生导师。主要研究方向: 城市林业、公益林培育理论与技术。Email: cyxu@bjfu.edu.cn 地址: 同上。
本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

environment, the seedlings were most closely related to the root length, root surface area and root fineness. In the environment with limited nutrient restriction, the seedlings were mainly changed by root length, root surface area, root number and branch. However, the relationship between root tip density, root branch density, root diameter and root volume was most closely related in the relatively light and medium environment. In the whole soil environment, the seedlings were mainly affected by the change of root tissue density. To a certain extent, limited nutrient supply can stimulate ≤ 1.0 mm diameter fine roots and limit > 1.0 mm diameter fine roots. Morphological and functional plasticity in the plant seedlings reflected that the levels of nutrient supply significantly changed the strategies of nutrient absorption of *Cotinus coggygia* seedlings. From nutrient-sufficient to nutrient-limited and nutrient-deficient condition, seedlings tend to change their ecological strategies from enhancing the utilization ability in situ, enhancing the absorption ability in situ and expanding the absorption range, improving the storage and transportation ability, and finally change to the endurance strategies.

Key words *Cotinus coggygia*; root; morphological plasticity; ecological strategy; barren environment; nutrient

形态可塑性与植物生长对策及资源利用的能力紧密相联^[1-2],是植物在特定环境下生存策略的重要表现^[3],因其承载的环境变化信息具有重要的指示作用^[4-5],植物形态可塑性成为受普遍关注的研究热点之一^[6-7]。根系对植物生长和生产力起着关键作用^[8],尤其在养分受限制环境中,根系的形态与生理可塑性反映是植物获取土壤有限资源的重要机制^[4-5],而这些可塑性反映往往受环境信息的诱导,并反馈决定着植物根系生长速度和分枝状况^[8]。因此,研究有限资源土壤中根系形态可塑性与植物生态对策的关系,了解根系形态特征在不同养分环境下的反馈能力,对深入理解植物对环境的适应机制具有重要意义。

近几年来,在根系关键性状与土壤环境间的关系方面已有大量研究报道^[5,9-13]。研究结果表明,根系生物量、根长密度、根系分布深度^[14]以及根系直径、比根长、根组织密度^[15]通常是植物避旱和抗脱水的重要性状;根系在营养斑块中生物量、根系分枝强度等形态性状的大幅度提高^[16]是发生根系觅食行为的重要表现,而细根发生串根等特化^[17]、有机酸等分泌物增加^[18]则是植物通过活化根际养分适应高度养分胁迫环境的重要对策。然而,并非所有根系性状与生产力、环境适应性均有密切相关^[10]。植物对异质土壤环境和同质土壤环境的根系反映不尽相同^[19],而植物在同质养分受限环境中的根系形态可塑性变化以及植物的适应对策研究仍显不足。

黄栌 (*Cotinus coggygia*) 为漆树科 (Anacardiaceae) 黄栌属落叶灌木或小乔木,是我国华北、华东、华中等地区重要的秋季彩叶树种,被广泛地应用于风景林营造^[20-21]。黄栌根系发达、萌蘖

力强,耐干旱、瘠薄、盐碱,是华北地区以及东北南部干瘠山地造林绿化的优良先锋树种^[22]。生长势衰弱,是黄栌树木罹患枯萎病、白粉病等的重要起因^[23-24],遗传改良、适地适树以及更新复壮是改变这一局面的重要途径。所以,揭示黄栌树木对干瘠环境的适应机制,是遗传改良和适地适树的重要基础。目前,国内外学者在黄栌组培快繁技术^[25-26]、叶片色素^[27-28]、化学成分及药理^[29]、病虫害防治^[23-24]、光合响应^[30-32]、抗旱机制^[33]等方面开展了大量研究,而在黄栌幼苗根系形态可塑性方面未见系统研究报道。

本研究拟从黄栌幼苗根系形态指标变化入手,通过温室盆栽控制土壤养分供给能力处理,拟解决两个问题:1) 根系形态在养分受限制环境中的可塑性反映普遍存在种间差异,在不同养分供给量环境中,黄栌幼苗根系形态性状发生哪些变化? 2) 根系形态性状变化是否对黄栌幼苗适应瘠薄环境采取的生态对策有驱动作用? 由于根系性状往往是遗传改良的重要参考^[34],期望通过论文研究,能为今后黄栌幼苗遗传改良和适地适树提供技术参考。

1 试验地概况

试验在北京林业大学妙峰山实验林场的普昭院苗圃 (39°54'N, 116°28'E) 温室中进行。温室的光照、温度和空气湿度自动控制,采用通风降温 and 空调控温相结合的方法,将温室内昼/夜温度控制在 18℃/25℃,采用通风法将空气湿度控制在 70% ~ 80%,采用自然光照与高压钠灯人工补光相结合的方法,将温室内光照强度维持在 $> 800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,保持每天光照时间在 16 h。

2 材料与方法

2.1 苗木栽培与管理

以山东省泰安市种源黄栌当年生播种苗为试验材料,开展控制土壤养分的盆栽模拟试验。种子经过4个月的冬季混沙层积催芽,于2015年3月21日播种在育苗盘中,待幼苗生长至苗高15.0 cm以后,移植到塑料盆中。盆栽基质为消毒的山地原土(黄栌土)和细沙,塑料花盆栽培容器大小为上沿直径23.5 cm、下沿直径16.5 cm、盆高26.5 cm。将个体大小相对一致的黄栌幼苗(平均苗高15.36 cm,平均地径1.82 mm),于2015年6月25日移栽至不同比例土沙混合的塑料花盆中进行试验,每盆单株栽植。缓苗期后每周灌溉1次,每次灌溉时间为

08:00—09:00。为了避免基质水分条件对苗木生长发育产生显著影响,通过称质量法将盆中基质水分控制在土壤田间持水量的75%~80%。

2.2 试验设计

由于异质性土壤对植物根系的空间格局具有显著影响,根系在富营养斑块中产量通常明显高于养分贫乏斑块^[7],这种养分分布状态又可以引起根系在局部土壤中发生补偿性生长,以便使整体植株对土壤养分吸收利用最经济。因此,本研究采用养分均质土壤进行试验。试验通过不同比例沙和土壤均匀混合基质,将养分设置为5个水平,采用随机试验设计, T_1 为沙:土=3:7、 T_2 为沙:土=1:1、 T_3 为沙:土=7:3以及 T_4 全沙,以全土 T_0 为对照。每个处理40株,3次重复,共计600株。5个处理的土壤养分含量见表1。

表 1 不同养分供给量下土壤养分含量
Tab.1 Basic chemical properties of the tested soil

处理 Treatment	pH	有机质 Organic matter/ (g·kg ⁻¹)	全氮 Total nitrogen/ (g·kg ⁻¹)	速效氮 Available nitrogen/ (mg·kg ⁻¹)	有效磷 Available phosphorus/ (mg·kg ⁻¹)	速效钾 Available potassium/ (mg·kg ⁻¹)
T_0	8.7	7.48	0.30	29	14.1	324
T_1	8.5	2.78	0.16	18	4.2	186
T_2	8.3	1.92	0.10	11	2.1	118
T_3	8.2	1.73	0.09	8	1.9	109
T_4	7.9	1.52	0.05	5	0.7	97

2.3 取样及指标测定

分别在幼苗栽植于盆中后第60天、80天、100天和120天进行全株取样,每个处理选择苗高、地径接近平均值的个体作为样株。因为植株间个体差异较大,故加大取样数量,每时期每处理取样15株,5个处理,每次共取样75株,4个时期共取样300株。其中每时期每处理取9株(共计180株)根系用于生物量测定,经恒温箱中105℃杀青15 min,80℃烘至恒质量,并用精确度为0.001 g的电子天平称其质量,测得根系生物量。另取每时期每处理6株(共计120株)根系用于扫描分析,将根系小心清洗干净,迅速放入装有蒸馏水的无色透明塑料水槽内,同时用镊子调整根系相对位置以避免根系之间的相互交叉和重叠,利用Epson Expression V750扫描仪和Win-RHIZO Pro 2004a根系分析软件(Regent Instruments Inc., Canada)测定根长(RL, cm)、根表面积(RA, cm²)、根尖数(RT)、分枝数(RF)、平均根系直径(RD, mm)、根体积(RV, cm³)等指标。由于直径<2 mm根系(尤其序级不同的根系)解剖结构、菌根共生等形态特征以及呼吸、水分吸收、养分含量、根系寿命等特性均有显著差别,并可根据功

能差异进一步划分成吸收根、输导根两个组分^[35],所以,本研究按照根系直径 $D\leq 0.50$ mm (Grade 1, 简作G1)、 0.50 mm < $D\leq 1.00$ mm (G2)、 1.00 mm < $D\leq 2.00$ mm (G3)、 $D>2.00$ mm (G4) 4个级别对根形态指标进行分级,获取不同直径级别根系指标数据。由于径级较大的根系较少,故未对>5.00 mm以上的根系做进一步分级。根生物量(RB, g)采用烘干称质量法测定。

2.4 数据处理

通过形态和生物量指标,计算比根长(SRL, cm/g)、比表面积(SRA, cm²/g)、根尖密度(RTD, number/cm)、分枝密度(RBI, number/cm)、根组织密度(RTID, g/cm³)和根细度(RFN, cm/cm³)。计算公式分别为:

$$SRL = RL/RB$$

$$SRA = RA/RB$$

$$RTD = RT/RL$$

$$RBI = RF/RL$$

$$RTID = RB/RV$$

$$RFN = RL/RV$$

利用SPSS 16.0统计软件(SPSS for Windows,

Chicago, USA) 进行方差分析,采用 Duncan 法进行多重比较,用 Microsoft Office Excel 2016 绘制图表,应用 GGEbiplot 软件 (Copyright © Weikai Yan)^[36],按照 Yan 和 Rajcan(2002)^[37]的方法,对不同处理与各个指标间的关系进行主成分双标图分析。

3 结果与分析

3.1 黄栌幼苗根系形态性状对养分供给的可塑性反应

3.1.1 根系形态性状的变化动态

从总体上看,不同养分供给水平对黄栌幼苗的比根长、比表面积、根尖数、分枝数、分枝密度、根尖密度、根平均直径、根组织密度和根细度均有极显著影响($P < 0.01$),在部分时段对根长和根体积有显

著影响($P < 0.05$),但对根表面积的影响未达显著水平(表 2)。

黄栌幼苗的比根长、比表面积、根尖数、分枝数和根细度随着养分供给水平的降低显著增加,而根组织密度则相反(图 1)。T₄处理黄栌幼苗的比根长、比表面积和根细度一直保持着较高的水平,与 T₀相比,根细度提高了 22.27% ~ 79.02%,根组织密度降低了 40.48% ~ 49.52%,比根长、比表面积分别是 T₀处理的 1.06 ~ 1.48 倍和 1.49 ~ 2.01 倍。T₃处理幼苗的根长、根表面积、根尖数和分枝数总体较高,分别比 T₀处理提高 52.75% ~ 82.49%、38.54% ~ 86.23%、243.09% ~ 378.07% 和 326.54% ~ 349.57%。T₁处理幼苗的根尖密度和分枝密度最高,分别比 T₀处理提高了 19.12% ~ 53.61% 和 27.47% ~ 94.56%。

表 2 不同时期、不同养分供给水平对黄栌幼苗根系形态性状影响的方差分析(P 值)

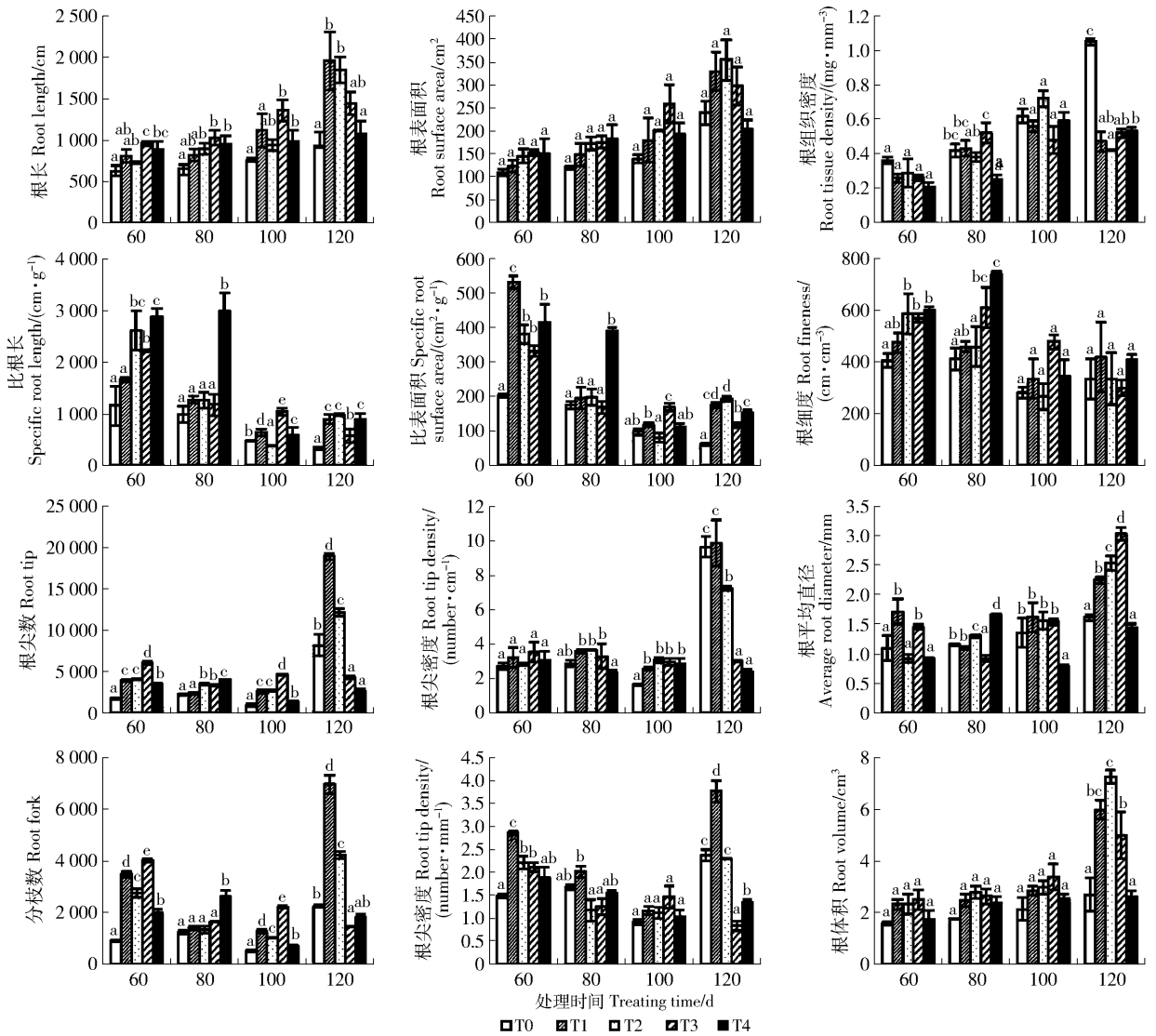
Tab.2 ANOVA on root morphological traits of *Cotinus coggygia* seedlings treated with different nutrient availabilities in different dates(P-value)

指标 Index	取样时间 Sampling time			
	60 d	80 d	100 d	120 d
根长 Root length (RL)	0.027	0.054	0.062	0.02
根表面积 Root surface area (RA)	0.417	0.216	0.176	0.069
比根长 Specific root length (SRL)	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
比表面积 Specific root surface area (SRA)	0.003	0.003	0.003	<0.001
根组织密度 Root tissue density (RTID)	0.009	<0.001	0.007	<0.001
根细度 Root fineness (RFN)	<0.001	0.007	0.009	0.006
根尖数 Root tips (RT)	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
根尖密度 Root tip density (RTD)	<0.001	<0.001	<0.001	0.002
分枝数 Root forks (RF)	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
分枝密度 Root branching density (RBI)	<0.001	0.042	<0.001	0.002
根平均直径 Average root diameter (RD)	<0.001	<0.001	0.007	<0.001
根体积 Root volume (RV)	0.183	0.074	0.187	<0.001

3.1.2 不同径级细根结构性状的可塑性反应

在生长前期(60 ~ 80 d),不同养分供给处理对黄栌幼苗 $D \leq 1.00$ mm 细根的根长、根表面积、根体积和根尖数均有显著影响($P < 0.05$),在生长后期(100 ~ 120 d)对 $D > 1.00$ mm 细根的根长、根表面积和根体积有显著影响($P < 0.05$)(表 3)。各养分供给环境下幼苗细根的根长、根表面积和根尖数以及其在总根系中所占比例随着径级的升高大幅度降低(图 2)。 $D \leq 0.50$ mm 细根的根长占总根长的 70.44% ~ 78.37%、根表面积占总根表面积的 35.26% ~ 46.30%,各处理中以 T₄最高、T₀最少; $0.50 \text{ mm} < D \leq 1.00$ mm 细根,根长、根表面积仅分别占总根长、根表面积的 16.00% ~ 22.05% 和

24.51% ~ 33.03%,且分别以 T₀和 T₃处理最高。T₁、T₂、T₃处理幼苗 $D \leq 0.50$ mm 和 $0.50 < D \leq 1.00$ mm 细根的根长、根表面积、根体积、根尖数均高于 T₀和 T₄处理。T₁处理下 $D \leq 0.50$ mm 细根的根长、根表面积、根体积、根尖数最高,分别比 T₀处理提高 77.0% ~ 126.1%、70.4% ~ 109.1%、51.4% ~ 96.8% 和 105.7% ~ 178.9%,且比 T₄处理分别高 58.7% ~ 99.0%、61.5% ~ 99.1%、45.1% ~ 119.6% 和 130.9% ~ 292.7%。 $0.50 < D \leq 1.00$ mm 细根的根长、根表面积随着养分供给的降低而增加,T₃处理幼苗细根的根长、表面积、根体积、根尖数分别比 T₀处理提高 110.7% ~ 145.5%、106.7% ~ 184.8%、91.7% ~ 144.3% 和 117.1% ~ 172.9%,但 T₄处理



不同小写字母表示不同养分供给下黄栌幼苗根系形态指标的差异显著 ($P < 0.05$)。Different letters mean obviously different in root traits among soil nutrient availability treatments ($P < 0.05$).

图1 养分供给对黄栌幼苗根系结构性状的影响动态

Fig. 1 Dynamic changes in root traits of *Cotinus coggygia* seedlings grown in different nutrient environment

又仅高于 T_0 处理。这说明,养分供给对黄栌幼苗粗根和细根发育的影响存在一定程度的权衡关系,即养分供给量受限制在一定程度上可刺激黄栌幼苗分化 $D \leq 1.00$ mm 的细根、限制 $D > 1.00$ mm 根系发育;在充足的养分环境中,黄栌幼苗分化较少的 $D \leq 1.00$ mm 细根,而 $D > 1.00$ mm 根系发育相对较好;但是极度缺乏养分会严重限制黄栌根系发育。

3.2 黄栌幼苗在养分受限环境中的土壤资源利用对策

黄栌幼苗在养分充足环境 (T_0)、养分极度缺乏环境 (T_4) 中的适应对策不同,并与在一定程度上养分受限制环境中的适应对策完全不同,而养分限制程度对幼苗适应对策也有明显影响(图3)。在纯沙环境 (T_4) 中,黄栌幼苗与比根长、比表面积和根细度变化最为密切(图3),且为各处理中最大,但根

长、根表面积、根尖数量、根系直径、根体积均为最低水平(图1),直径 ≤ 1.00 mm 细根各指标也处于较低水平(图2),表明在极端瘠薄的环境条件下,幼苗通过降低根系生产投入,同时降低储藏根系组分、限制细根分化,从而采取以增加对瘠薄环境忍耐性为主的对策。在养分受限制较严重的环境中 (T_3),黄栌幼苗主要通过改变根长、根表面积、根尖数和分枝数适应环境(图3),4者均处于各处理中比较高的水平,且根尖密度和分枝密度较低、根系直径最高(图1),同时直径 ≤ 1.00 mm 细根根长、根表面积和根尖数总体偏低, 0.50 mm $< D \leq 1.00$ mm 细根长度、表面积则明显高于其他处理(图2),说明幼苗倾向于采取忍耐养分供给不足环境、加强根系养分储藏和养分与水分输导能力的对策。养分受限制相对较轻 (T_1) 和中等 (T_2) 的环境中,幼苗与根尖密度、分

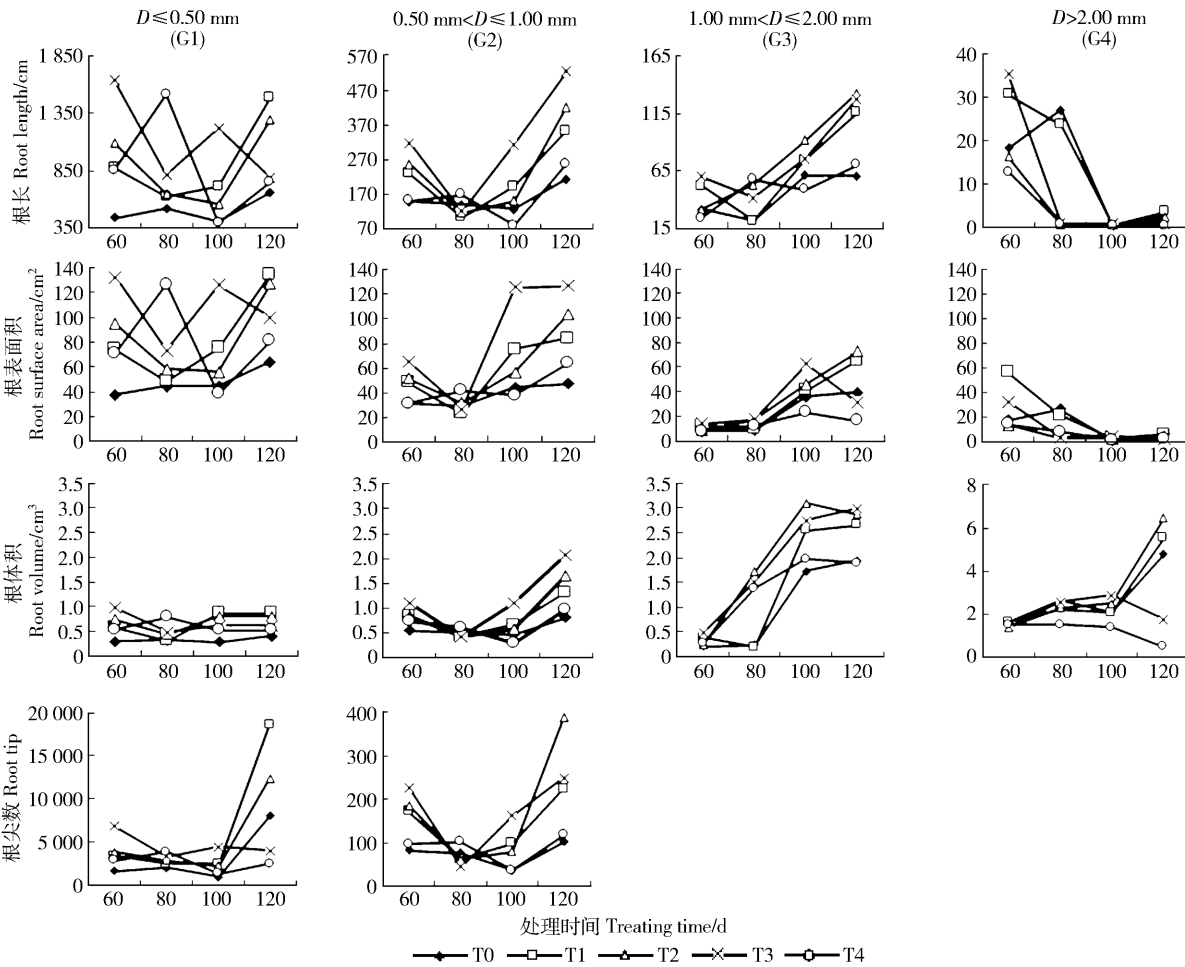


图 2 不同养分供给对黄栌幼苗不同径级根系形态指标的影响

Fig. 2 Dynamic changes in root traits with different diameters of *Cotinus coggygia* seedlings grown in different nutrient availabilities

表 3 不同养分供给对黄栌幼苗不同径级根系指标影响的方差分析 (*P* 值)

Tab. 3 ANOVA on root traits of <i>Cotinus coggygia</i> seedlings treated with different nutrient availabilities (<i>P</i> value)					
指标	径级	取样时间 Sampling time			
Index	Diameter class	60 d	80 d	100 d	120 d
RL	G1	0. 099	0. 028	0. 074	0. 067
	G2	0. 008	0. 031	0. 045	0. 106
	G3	0. 013	0. 003	0. 047	0. 276
	G4	0. 008	<0. 001	0. 086	0. 003
RA	G1	0. 02	0. 015	0. 084	0. 129
	G2	0. 007	0. 011	0. 235	0. 077
	G3	0. 086	0. 006	0. 219	0. 139
	G4	0. 124	<0. 001	0. 046	0. 047
RV	G1	0. 026	0. 002	0. 115	0. 123
	G2	0. 063	<0. 001	0. 019	0. 184
	G3	0. 18	<0. 001	0. 006	0. 005
	G4	0. 105	<0. 001	0. 021	0. 344
RT	G1	0. 088	<0. 001	0. 058	0. 215
	G2	0. 219	<0. 001	0. 179	0. 093

枝密度、根平均直径和根体积变化关系最为密切(图 3),二者同样具有较高的根长、根表面积、比根长和比表面积(图 1);但是,T₂处理幼苗根尖密度、分枝密度和根系直径处于中等水平,根体积处于最高水平、根细度最小(图 1),*D*≤0. 50 mm 细根根尖数最高(图 2),说明黄栌幼苗采取以偏于强化根系就地养分吸收能力为主、拓展根系吸收范围为辅的对策适应环境;T₁处理幼苗的根尖数、分枝数、根尖密度、分枝密度均处于最高水平,且具有较高的比根长和根系体积(图 1),*D*≤1. 00 mm 细根的根长、根表面积、根体积以及根尖数均相对较高(图 2),表明幼苗向根系投入的光合产物较高,采取同时强化根系就地吸收能力和拓展根系吸收范围的对策。然而,在全土环境(T₀)中,幼苗主要通过根组织密度(RTID)变化适应环境(图 3),尽管具有最高的根组织密度、较高的根尖密度和分枝密度,但其余性状均处于较低水平,尤其是根系长度、根表面积较低(图 1),*D*≤1. 00 mm 细根的根长和根表面积也较低(图 2),表明幼苗不需要在根系生产上投入更多的光合产物即可获取充足的土壤资源,幼苗采取了强化就

地资源利用的对策。

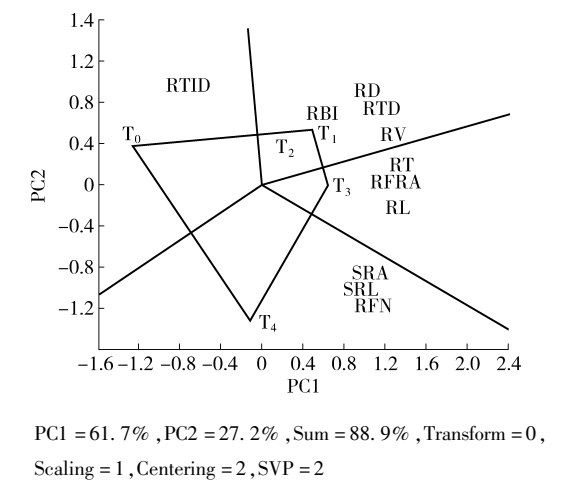


图3 黄栌幼苗根系形态指标与养分环境间关系的双标图分析
Fig. 3 Biplot analysis on the correlation between root traits and nutrient environments

4 结论与讨论

4.1 黄栌幼苗在养分受限环境中的根系性状可塑性

根系是植物与土壤环境进行物质和能量交换的主要器官^[38],在植物水分和养分吸收、运移过程中有着不可替代的作用^[39-40]。根系的形态可塑性决定了根系在土壤空间中的位置、空间拓展能力和资源获取方式^[4],体现了植物对土壤资源的利用情况和环境适应性^[11,13,41-42]。

黄栌幼苗根系形态性状在不同养分供给条件下均发生了显著的可塑性反应,其中,比根长、比表面积、根细度、根组织密度随着土壤养分供给量的变化发生了较强的可塑性反应(图1);根系的可塑性反应随着根系径级的降低而显著加强,其中以 $D\leq 0.50\text{ mm}$ 根系的根长、根表面积、根体积和根尖数反应更为强烈(图2)。本研究中,黄栌幼苗根系长度、根尖数、分枝数、根尖密度、分枝密度均随着土壤养分受限制程度的提高而大幅度降低。由于根系直径、比根长和比表面积的细微变化都会导致根系长度的剧烈变化^[43],增加根系长度意味着扩大根系在土壤中的吸收范围^[44],增加根尖密度和分枝密度意味着强化就地吸收利用土壤资源的能力^[45],这种结果符合地上、地下生物量分配的功能平衡原理,即生物量向获得受限制的资源方向分配^[46]。但是,比根长随着土壤养分受限程度的提高大幅度下降(图1),在理论上意味着根系生长率大幅度下降^[47]、幼苗对土壤中养分吸收效率也大幅度下降^[48]。土壤缺乏氮通常会促进主根以及部分侧根伸长生长,而不刺激侧根分化^[49],极度缺乏氮将几乎完全缺失侧根分化^[50]。黄栌幼苗根系性状的可塑性变化结果

基本符合这一规律。

4.2 黄栌幼苗在土壤养分受限环境中的适应对策

通过根系形态性状的可塑性反应,养分供给状况变化显著地改变了黄栌幼苗吸收利用养分的对策,从充足养分到养分受限制条件再到养分极度缺乏条件,黄栌幼苗对养分吸收利用的对策从强化就地利用能力,转变到就地吸收利用与扩大吸收范围并重、扩大吸收范围、提高储存与输导能力,最后转变到忍耐对策。

相比于增加根系长度等的拓展空间机制,增加细根分枝强度等的集中机制对土壤养分吸收利用更加有效^[46]。所以,黄栌幼苗在养分充足环境中的吸收与利用效率并不最高。因为,在养分充足环境中,黄栌幼苗根组织密度显著高于其他环境,而根系组织密度与根系干物质量^[51]、根系呼吸速率^[52]呈极显著正比关系,这是由于在维持根系生命中投入较高的光合产物,从而导致幼苗植株的地上部分相对生长率较低^[53],因此,很难用较低的根系碳水化合物投入代价形成较高的地上初级生产力^[54]。实质上,全土环境中黄栌幼苗的地上部分生物量和总生物量是 T_3 处理幼苗的90.2%和89.8%。当土壤资源超出植物需求程度时,往往会降低根系寿命^[55],而根系寿命与根系径级、序级呈极显著的负相关关系^[56]。因此,在养分充足环境中,黄栌幼苗根尖密度和分枝密度处于较高水平(图1)、 $D\leq 1.0\text{ mm}$ 细根根长和根表面积处于较低水平(图2)的现象,说明幼苗细根产量偏低、寿命较长,相对集中的细根提高了根系就地吸收利用土壤资源的能力。

在养分受限制条件下,植物通常通过根系的可塑性反应提高其对养分的捕获能力^[3],具体表现为扩大吸收范围或提高就地吸收能力^[13],在根系形态性状上发生增加根细度、比根长^[43]、或细根的长度和数量^[7]等变化。在养分受限制相对较轻的环境中,形成了较高的根尖密度、分枝密度以及较高的根长、比根长、平均直径和根体积的根系构型,是幼苗显著增加主根和侧根伸长生长、同时加大细根分枝强度的结果,以此拓展根系在土壤中的分布范围,并提高了就地吸收土壤资源的能力。但是,具有较高的细根($D\leq 0.5\text{ mm}$)根长、根表面积以及根尖数特性的幼苗,尽管提高了对土壤资源的就地吸收利用能力^[46],构建了“密集型”的根系网络系统^[13,56],同时也更多地付出了因加速细根周转而消耗更多光合产物的代价。而较高的根平均直径和根体积,意味着具有较多的粗根,这将有利于提高植株的抗逆性和地上部分的迅速生长。当某土壤养分成为植物生长的主要限制因子时,植物的根系寿命通常会延

长^[56],所以,黄栌幼苗在养分受限制环境中分化较多的细根对植株的成活与生长是极为有利的。

在土壤养分极度受限制的环境中,黄栌幼苗比根长、比表面积和根细度的显著增加、根组织密度降低(图1),说明幼苗构建了更细、更疏松的根系,其目的是为了进一步提升养分获取能力和利用效率^[7,57]。根系数量、大小和质量均相对较低的现象表明,黄栌幼苗在该环境中大幅度降低了向根系生产投入的光合物质,使根系构型向提高输导能力的方向发育^[45]。

尽管新根分化和增加侧根伸长生长均可提高根系长度^[7],但二者之间的土壤资源利用对策完全不同。新根分化提高了植株对土壤资源的就地利用能力,增加侧根伸长生长则提高了植株对土壤资源的利用范围。黄栌幼苗随着培养时间的延长, T_1 、 T_2 、 T_3 处理下根系长度均呈显著提高趋势发展,但是根尖数、分枝数以及根尖密度、分枝密度则随着养分供给量的提高而顺次降低,幼苗根系就地利用土壤资源的能力也顺次降低,这是吸收根(本文中 $D \leq 0.5$ mm的根)的长度和表面积依次减少的缘故。

从经济学上讲,形成较多的细根能显著增加比表面积,提高植物对土壤资源的吸收利用能力,但是 $D \leq 0.5$ mm根系可以占到 $D \leq 1.5$ mm根系总长度的80%以上^[58],而较细的根系寿命短、更新快^[57],因而根系周转的代谢成本更为昂贵^[43];较大的根系可提高植株的抗逆能力,尤其是养分储藏能力^[59]和水分输导能力^[60],同时也提高了根系维持呼吸的能力^[61],而同样也要付出较昂贵的代谢成本。因此,在不同养分供给环境中的黄栌幼苗以最“经济”的方式构建根系系统,找到最佳的收益(养分获取)与代价(根系构造与维护)关系^[13],合理权衡根系资源配置模式,决定了植物适应不同环境的生态对策。

通过黄栌根系性状可塑性反应变化和在不同土壤养分条件中的适应对策变化,可以推断:黄栌根系性状对养分受限制环境的适应对策变化较大,这意味着黄栌能够适应的立地条件范围更加广泛。从提高黄栌的树木健康和观赏价值角度出发,何种立地条件更加适宜是未来研究的重要内容之一。在根系性状对土壤养分的适应中,根系序级间差异远比径级间差异更为敏感,尤其是序级为1、2、3级的根系^[62],所以,不同序级根系性状对养分受限制环境反应机制还有待于进一步研究。

参 考 文 献

[1] FORTUNEL C, BARALOTO C. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species [J]. Functional Ecology, 2012, 26(5):1153-1161.

[2] 陈莹婷,许振柱. 植物叶经济谱的研究进展[J]. 植物生态学报, 2014, 38(10): 1135-1153.
CHEN Y T, XU Z Z. Review on research of leaf economics spectrum [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 38(10): 1135-1153.

[3] MOONEY K A, HALITSCHKE R, KESSLER A, et al. Evolutionary trade-offs in plants mediate the strength of trophic cascades [J]. Science, 2010, 327:1642-1644.

[4] MALAMY J E. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture [J]. Plant Cell & Environment, 2005, 28(1):67-77.

[5] ROGERS E D, BENFEY P N. Regulation of plant root system architecture: implications for crop advancement [J]. Current Opinion in Biotechnology, 2015, 32:93-98.

[6] BRADSHAW A D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants [J]. Advances in Genetics, 1965, 13(1): 115-155.

[7] HODGE A. Plastic plants and patchy soils [J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(2): 401-411.

[8] RISTOVA D, BUSCH W. Natural variation of root traits: from development to nutrient uptake [J]. Plant Physiology, 2014, 166(2): 518-527.

[9] GROSSMAN J D, RICE K J. Evolution of root plasticity responses to variation in soil nutrient distribution and concentration [J]. Evolutionary Applications, 2012, 5(5):850-857.

[10] PACHECOVILLALOBOS D, HARDTKE C S. Natural genetic variation of root system architecture from *Arabidopsis* to *Brachypodium*: towards adaptive value [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 2012, 367:1552-1558.

[11] 郭京衡,曾凡江,李尝君,等. 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[J]. 植物生态学报, 2014, 38(1):36-44.
GUO J H, ZENG F J, LI C J, et al. Root architecture and ecological adaptation strategies in three shelterbelt plant species in the southern Taklimakan Desert [J]. Journal of Plant Ecology, 2014, 38(1):36-44.

[12] 倪薇,霍常富,王朋. 落叶松(*Larix*)细根形态特征沿纬度梯度的可塑性[J]. 生态学杂志, 2014, 33(9): 2322-2329.
NI W, HUO C F, WANG P. Morphological plasticity of fine root traits in *Larix* plantations across a latitude gradient [J]. Chinese Journal of Ecology, 2014, 33(9): 2322-2329.

[13] 宋清华,赵成章,史元春,等. 不同坡向甘肃肃草根系分叉数和连接长度的权衡关系 [J]. 植物生态学报, 2015, 39(6): 577-585.
SONG Q H, ZHAO C Z, SHI Y C, et al. Trade-off between root forks and link length of *Melica przewalskyi* on different aspects of slopes [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(6): 577-585.

[14] KASHIWAGI J, KRISHNAMURTHY L, UPADHYAYA H D, et al. Genetic variability of drought-avoidance root traits in the mini-core germplasm collection of chickpea (*Cicer arietinum* L.) [J]. Euphytica, 2005, 146(3): 213-222.

- [15] ABENAVOLI M R, LEONE M, SUNSERI F, et al. Root phenotyping for drought tolerance in bean landraces from Calabria (Italy) [J]. Journal of Agronomy & Crop Science, 2015, 202 (1):1-12.
- [16] GIEHL R F, VON W N. Root nutrient foraging [J]. Plant Physiology, 2014, 166(2):509-517.
- [17] ZÚÑIGA-FEEST A, DELGADO M, BUSTOS-SALAZAR A, et al. The southern south American Proteaceae, *Embothrium coccineum* exhibits intraspecies variation in growth and cluster-root formation depending on climatic and edaphic origins [J]. Plant Soil, 2015, 396(1): 201-213.
- [18] BAIS H P, WEIR T L, PERRY L G, et al. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms [J]. Annual Review of Plant Biology, 2006, 57(1): 233-66.
- [19] KOEVOETS I T, VENEMA J H, ELZENGA J T M, et al. Roots withstanding their environment: exploiting root system architecture responses to abiotic stress to improve crop tolerance [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7:1335.
- [20] 陈书文, 李娟娟, 雷新彦, 等. 观赏植物黄栌快繁技术研究 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2005, 33(9): 117-120.
CHEN S W, LI J J, LEI X Y, et al. Study on rapid propagation technique for ornamental of *Cotinus coggygia* [J]. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 2005, 33 (9):117-120.
- [21] 李海龙, 李端亮. 黄栌属植物研究进展 [J]. 陕西林业科技, 2009(6):22-27.
LI H L, LI D L. Advances in studies on genus *Cotinus* (Tourn.) Mill[J]. Shaanxi Forest Science and Technology, 2009(6):22-27.
- [22] 李红云, 李焕平, 杨吉华, 等. 4 种灌木林地土壤物理性状及抗侵蚀性能的研究 [J]. 水土保持学报, 2006, 20(3):13-16.
LI H Y, LI H P, YANG J H, et al. Study on soil physical properties and anti-erosion capability under four kinds of shrubbery [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2006, 20(3):13-16.
- [23] 韩婧. 香山黄栌枯萎病防治初步研究 [D]. 北京:北京林业大学, 2009.
HAN J. Preliminary study on the control of *Cotinus coggygia* verticillium wilt in fragrant hill [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2009.
- [24] 鲍绍文. 黄栌与大丽轮枝菌互作的病理学机制研究 [D]. 北京:北京林业大学, 2010.
BAO S W. Pathological mechanism of interaction between *Cotinus coggygia* and *Verticillium dahliae* [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2010.
- [25] PACHOLCZAK A, SZYDŁO W, ŁUKASZEWSKA A. The effect of etiolation and shading of stock plants on rhizogenesis in stem cuttings of *Cotinus coggygia* [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2005, 27(4):417-428.
- [26] METIVIER P S R, YEUNG E C, PATEL K R, et al. In vitro rooting of microshoots of *Cotinus coggygia* Mill, a woody ornamental plant [J]. In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant, 2007, 43(2):119-123.
- [27] VALIANOU L, KARAPANAGIOTIS I, CHRYSSOULAKIS Y. Erratum to: comparison of extraction methods for the analysis of natural dyes in historical textiles by high-performance liquid chromatography [J]. Analytical and Bioanalytical Chemistry, 2009, 395(7):2175-2189.
- [28] MANTZOURIS D, KARAPANAGIOTIS I, VALIANOU L, et al. HPLC-DAD-MS analysis of dyes identified in textiles from Mount Athos [J]. Analytical and Bioanalytical Chemistry, 2011, 399 (9):3065-3079.
- [29] MATIC S, STANIC S, BOGOJEVIC D, et al. Genotoxic potential of *Cotinus coggygia* Scop. (Anacardiaceae) stem extract in vivo [J]. Genetics & Molecular Biology, 2011, 34(2):298-303.
- [30] 刘刚, 张光灿, 刘霞. 土壤干旱胁迫对黄栌叶片光合作用的影响 [J]. 应用生态学报, 2010, 21(7):1697-1701.
LIU G, ZHANG G C, LIU X. Responses of *Cotinus coggygia* var. *cinerea* photosynthesis to soil drought stress [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(7):1697-1701.
- [31] 葛雨萱, 赵阳, 甘长青, 等. 不同光环境对黄栌光合特性及生长势和叶色的影响 [J]. 中国农学通报, 2011, 27(19):19-22.
GE Y X, ZHAO Y, GAN C Q, et al. The effects of different light environments on photosynthetic characteristics, growth potential and leaves color of *Cotinus coggygia* Scop. [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011, 27(19):19-22.
- [32] 李金航, 齐秀慧, 徐程扬, 等. 黄栌幼苗叶片气体交换对干旱胁迫的短期响应 [J]. 林业科学, 2015, 51(1):29-41.
LI J H, QI X H, XU C Y, et al. Short-term responses of leaf gas exchange characteristics to drought stress of *Cotinus coggygia* seedlings [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2015, 51(1):29-41.
- [33] 李金航, 齐秀慧, 徐程扬, 等. 华北 4 产地黄栌幼苗根系形态对干旱胁迫的短期响应 [J]. 北京林业大学学报, 2014, 36 (1):48-54.
LI J H, QI X H, XU C Y, et al. Short-term responses of root morphology to drought stress of *Cotinus coggygia* seedlings from four varied locations in northern China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2014, 36(1):48-54.
- [34] PAEZGARCIA A, MOTES C M, SCHEIBLE W R, et al. Root traits and phenotyping strategies for plant improvement [J]. Plants, 2015, 4(2): 334-355.
- [35] MCCORMACK M L, DICKIE I A, EISSENSTAT D M, et al. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes [J]. New Phytologist, 2015, 207(3):505-518.
- [36] HOYOS-VILLEGAS V, WRIGHT E M, KELLY J D. GGE biplot analysis of yield associations with root traits in a Mesoamerican bean diversity panel [J]. Crop Science, 2016, 56(3): 1081-1094.
- [37] YAN W, RAJCAN I. Biplot analysis of test sites and trait relations of soybean in Ontario [J]. Crop Science, 2002, 42(1): 11-20.
- [38] PLAZA-BONILLA D, ÁLVARO-FUENTES J, ARRÚE J L, et al. Tillage and nitrogen fertilization effects on nitrous oxide yield-scaled emissions in a rainfed Mediterranean area [J]. Agriculture Ecosystems & Environment, 2014, 189(2):43-52.
- [39] DANNOWSKI M, BLOCK A. Fractal geometry and root system structures of heterogeneous plant communities [J]. Plant and Soil, 2005, 272(1): 61-76.

[40] LIU J, WANG B, ZHANG Y, et al. Microtubule dynamics is required for root elongation growth under osmotic stress in *Arabidopsis* [J]. *Plant Growth Regulation*, 2014, 74(2):187-192.

[41] FITTER A H, STICKLAND T R, HARVEY M L, et al. Architectural analysis of plant root systems (1): architectural correlates of exploitation efficiency [J]. *New Phytologist*, 1991, 118(3):375-382.

[42] GUSWA A J. Effect of plant uptake strategy on the water-optimal root depth [J]. *Water Resources Research*, 2010, 46(9): 4921-4926.

[43] COMAS L H, BECKER S R, VON CRUZ M V, et al. Root traits contributing to plant productivity under drought [J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4(4): 442 [2017-01-06]. doi: 10.3389/fpls.2013.00442.

[44] HENKE M, SARLIKIOTI V, KURTH W, et al. Exploring root developmental plasticity to nitrogen with a three-dimensional architectural model [J]. *Plant Soil*, 2014, 385(1): 49-62.

[45] CAMPBELL B D, GRIME J P, MACKEY J M L. A trade-off between scale and precision in resource foraging [J]. *Oecologia*, 1991, 87(4): 532-538.

[46] POORTER H, NIKLAS K J, REICH P B, et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control [J]. *New Phytologist*, 2012, 193(1): 30-50.

[47] EISSENSTAT D M. On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: a field study using citrus rootstocks [J]. *New Phytologist*, 1991, 118(1): 63-68.

[48] EISSENSTAT D M, WELLS C E, YANAI R D, et al. Building roots in a changing environment: implications for root longevity [J]. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 33-42.

[49] GRUBER B D, GIEHL R F H, FRIEDEL S, et al. Plasticity of the arabidopsis root system under nutrient deficiencies [J]. *Plant Physiology*, 2013, 163(1): 161-179.

[50] KROUK G, LACOMBE B, BIELACH A, et al. Nitrate regulated auxin transport by NRT 1.1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants [J]. *Developmental Cell*, 2010, 18(6): 927-937.

[51] BIROUSTE M, ZAMORA-LEDEZMA E, BOSSARD C, et al. Measurement of fine root tissue density: a comparison of three methods reveals the potential of root dry matter content [J]. *Plant Soil*, 2014, 374(1): 299-313.

[52] REWALD B, RECHENMACHER A, GODBOLD D L. It's complicated: intraroot system variability of respiration and morphological traits in four deciduous tree species [J]. *Plant Physiology*, 2014, 166(2): 736-745.

[53] HUMMEL I, VILE D, VIOLLE C, et al. Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species [J]. *The New phytologist*, 2007, 173(2): 313-321.

[54] MCCORMACK M L, GUO D. Impacts of environmental factors on fine root lifespan [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5(5): 205.

[55] 梅莉, 王政权, 程云环, 等. 林木细根寿命及其影响因子研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2004, 28(4): 704-710.

MEI L, WANG Z Q, CHENG Y H, et al. A review: factors influencing fine root longevity in forest ecosystems [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2004, 28(4): 704-710.

[56] HODGE A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients [J]. *New Phytologist*, 2004, 162(1):9-24.

[57] FITTER A H, STICKLABD T R. Architectural analysis of plant root systems 2: influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species [J]. *New Phytologist*, 1991, 118(3): 383-389.

[58] 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.

[59] WEI H X, XU C Y, MA L Y, et al. Effect of late-season fertilization on nutrient reserves and carbohydrate accumulation in bareroot *Larix olgensis* seedlings [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2014, 37(2): 279-293.

[60] SENOCK R S, LEUSCHNER C. Axial water flux dynamics in small diameter roots of a fast growing tropical tree [J]. *Plant and Soil*, 1999, 208(1): 57-71.

[61] 张晶, 沈应柏, 徐程扬. 树木根系呼吸及其对环境的反应研究进展 [J]. *东北林业大学学报*, 2007, 35(2):78-81.

ZHANG J, SHEN Y B, XU C Y. Review's on root respiration and it responses to environment changes [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2007, 35(2):78-81.

[62] WANG G L, XUE S, LIU F, et al. Nitrogen addition increases the production and turnover of the lower-order roots but not of the higher-order roots of *Bothriochloa ischaemum* [J/OL]. *Plant Soil*, 2017[2017-02-25]. doi:10.1007/s11104-016-3160-2.

(责任编辑 范 娟
责任编辑委 张建国)