

DOI:10.13332/j.1000-1522.20180396

兴安落叶松和白桦细根形态对环境变化的响应

张丽予^{1,2} 张军辉¹ 张蕾^{1,2} 陈伟^{1,2} 韩士杰¹

(1. 中国科学院森林生态与管理重点实验室, 沈阳应用生态研究所, 辽宁 沈阳 110016; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要:【目的】细根是树木吸收养分和水分的主要器官, 在陆地生态系统养分循环和能量流动中发挥着重要作用。尽管人们已经理解了细根对碳和养分循环的重要性, 但是对细根在不同环境条件下的响应和适应机制仍需深入探索。本文通过比较同一树种在不同环境条件下细根形态的可塑性以及不同树种细根形态上的差异, 了解环境因子和外生菌根侵染对细根形态特征的影响。【方法】以东北大兴安岭和小兴安岭多年冻土区(伊春冻土退化区、南翁河冻土退化敏感区、漠河永久冻土区)的优势树种兴安落叶松和白桦为研究对象, 在植物生长季节采样, 挖掘法获取完整根系, 测定初级发育根(1、2级根)的细根直径, 比根长, 比表面积, 组织密度, 等形态特征和外生菌根侵染率。【结果】土壤有效氮、土壤全碳以及生长季月均温是影响细根形态特征的主要因素。在伊春冻土退化区、南翁河冻土退化敏感区、漠河永久冻土区条件下, 兴安落叶松细根形态差异均不显著($P > 0.05$), 外生菌根侵染率差异显著($P < 0.05$); 白桦细根直径、比根长、比表面积和外生菌根侵染率差异显著($P < 0.05$), 组织密度差异不显著($P > 0.05$), 白桦细根直径在南翁河冻土退化敏感区最小, 而比根长和比表面积最大。兴安落叶松和白桦两树种之间细根形态特征和外生菌根侵染率存在较大差异($P < 0.05$)。兴安落叶松和白桦菌根侵染率与细根直径显著正相关($r = 0.64, P < 0.01; r = 0.61, P < 0.01$), 与其他细根形态特征相关性不显著。【结论】土壤养分和生长季月均温是影响不同冻土区兴安落叶松和白桦细根形态的主要因素, 兴安落叶松主要依赖外生菌根真菌适应环境变化, 而白桦则是通过调整细根直径、比根长、比表面积以及外生菌根侵染率以响应环境空间异质性, 外生菌根真菌的存在是兴安落叶松和白桦的重要替代性吸收策略。

关键词: 冻土退化区; 细根形态; 菌根侵染率; 兴安落叶松; 白桦

中图分类号: S718.52⁺1.3; S791.22; S792.153 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522-(2019)06-0015-09

引文格式: 张丽予, 张军辉, 张蕾, 等. 兴安落叶松和白桦细根形态对环境变化的响应 [J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(6):15-23. Zhang Liyu, Zhang Junhui, Zhang Lei, et al. Response of fine root morphology of *Larix gmelinii* and *Betula platyphylla* to environmental changes [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(6): 15-23.

Response of fine root morphology of *Larix gmelinii* and *Betula platyphylla* to environmental changes

Zhang Liyu^{1,2} Zhang Junhui¹ Zhang Lei^{1,2} Chen Wei^{1,2} Han Shijie¹

(1. Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, Liaoning, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: [Objective] Fine root is the primary organ for trees to absorb nutrients and water, and plays a significant role in the nutrient cycling and energy flowing of terrestrial ecosystems. Despite our understanding of the importance of fine roots for carbon and nutrient cycling, lack of understanding of acclimation and adaptation mechanisms of fine roots under different environmental conditions is a key shortcoming in the future projection about the consequences of climate change. The purpose of this paper is to compare the plasticity of fine root morphology under different environmental conditions and the

收稿日期: 2018-12-18 修回日期: 2019-03-24

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(41330530), 国家自然科学基金面上项目(41575153)。

第一作者: 张丽予。主要研究方向: 森林生态系统碳循环。Email: 787086561@qq.com 地址: 110016 辽宁省沈阳市沈河区文化路 72 号沈阳应用生态研究所。

责任作者: 韩士杰, 博士, 研究员。主要研究方向: 全球变化生态学。Email: hansj@iae.ac.cn 地址: 同上。

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

morphology of fine roots of two tree species, and to analyze the effects of environmental factors and ectomycorrhizal colonization on fine root morphology. [Method] This paper takes the dominant species of *Larix gmelinii* and *Betula platyphylla* in the permafrost regions of the Xing'an Mountains (Yichun permafrost degraded area, Nanwenghe permafrost degraded sensitive area, Mohe permafrost area of northeastern China) as the research object, the intact root segments were sampled by excavation method in the growing season. We measured the diameter, specific root length, specific surface area, tissue density and ectomycorrhizal colonization rate of primary development roots (1st and 2nd root). [Result] Soil available nitrogen, soil total carbon and monthly mean temperature of growing season were the main factors affecting the morphology. The fine root morphology of *Larix gmelinii* differed little ($P > 0.05$) among the three research sites, and the ectomycorrhizal colonization rate made significant difference ($P < 0.05$). For *Betula platyphylla*, the diameter, specific root length, specific surface area and ectomycorrhizal colonization rate were significantly different ($P < 0.05$), but tissue density did not differ ($P > 0.05$). The diameter of fine root of *Betula platyphylla* was the smallest in the Nanwenghe permafrost degraded sensitive area, but specific root length and specific surface area were the largest; the morphological characteristics of fine roots and the colonization rate of ectomycorrhizal fungi exhibited different between two tree species; and the colonization rates of *Larix gmelinii* and *Betula platyphylla* were significantly positively correlated with fine root diameter ($r = 0.64, P < 0.01$; $r = 0.61, P < 0.01$). [Conclusion] The soil nutrient and the monthly mean temperature of the growing season are the main factors influencing the morphology of fine roots. *Larix gmelinii* mainly relies on ectomycorrhizal fungi to adapt to environmental changes, while *Betula platyphylla* is adjusted by fine root diameter, specific root length and specific surface area and ectomycorrhizal infection rate in response to environmental spatial heterogeneity and the existence of ectomycorrhizal fungi is a crucial alternative absorption strategy.

Key words: permafrost degraded region; fine root morphology; ectomycorrhizal colonization rate; *Larix gmelinii*; *Betula platyphylla*

细根是树木对水分和养分吸收的主要器官,是植物物质和能量运输最活跃的部分。虽然树木细根($< 2\text{ mm}$)对生物量的贡献不到2%^[1],但它们可能占森林年初级生产力的75%^[2],在森林固碳、养分和水循环过程中发挥着关键作用。细根在其发育过程中表现出高度的可塑性(plasticity)^[3-5],其对环境变化的响应和适应及其机制仍缺乏深入的了解。

全球变化迅速而深远地改变了土壤资源的可利用性,树木必须通过改变细根生物量^[6-7]、根尖形态^[8]或生理活动^[9]等来适应环境变化。初级发育根(通常指1级根和2级根)是根系适应环境变化最敏感的地带,其变化的程度和速度能够表征或指示根系的可塑性水平和细根获取营养的适应性潜力^[10]。对欧洲云杉(*Picea abies*)林沿纬度梯度^[6]以及长期的土壤增温和施肥实验^[11]研究表明,初级根根尖的形态特征均显示出了明显的变化。因而,初级发育根的形态可塑性已经成为植物对环境变化响应或适应的重要研究内容。

在细根系统中已经使用各种参数来反映细根形态对不断变化的环境条件的响应,例如氮有效性增加改变了细根直径^[12],施肥降低了细根比根长^[13],组

织密度随施肥增多而降低^[14]等等。同时细根形态特征也因气候、林龄、树种或地点肥力梯度而异^[15-17]。另一方面,菌根广泛分布于不同的陆地生态系统中,目前已发现80%以上的植物物种与真菌形成菌根^[18],借助于大量延伸在土壤中的菌根真菌的根外菌丝网可有效的提高宿主植物对养分的吸收利用。研究表明,细根形态变化,如直径、比根长、组织密度等与细根是否被菌根侵染有关,但菌根真菌的参与可能会导致细根对环境变化的可塑性发生混乱,例如在贫瘠的土壤中,外生菌根真菌菌丝体生物量增加,扩大了养分吸收面积,使得宿主植物细根不需要形态上的调整就可以满足自身生长需求^[19-20]。

我国东北大兴安岭和小兴安岭的多年冻土区位于欧亚大陆多年冻土区的东缘地带,是我国乃至全球范围受全球变化影响最显著的区域之一,目前处于气候变化脆弱敏感期^[21]。该区植物对氮素需求强烈依赖于凋落物和有机质分解的微生物氮素周转,而气温升高导致永冻层融化释放可溶性氮增多,使得土壤资源可利用性增加。兴安落叶松(*Larix gmelinii*)和白桦(*Betula platyphylla*)是该区域的主要优势树种,具有分布广、面积大、适应性强的特点。

兴安落叶松属于北方针叶林，是寒温带气候条件下形成的气候演替顶级树种；白桦属于落叶阔叶林，是针叶林或落叶阔叶林破坏后出现的次生类型，属于森林演替的先锋物种。同时兴安落叶松和白桦均为外生菌根真菌侵染树种。

本项研究以位于不同纬度梯度冻土退化区(伊春)、冻土退化敏感区(大兴安岭南翁河)、永久冻土区(漠河)的兴安落叶松和白桦为研究对象，通过对比树种间和不同冻土环境的初级发育根(1 级根和 2 级根)的直径、比根长、比表面积、组织密度以及外生菌根侵染率，分析同一树种在不同的环境条件下细根形态的可塑性，不同树种细根形态上的差异以及环境因子和外生菌根真菌侵染对细根形态产生的影响，为根系生态学研究提供理论依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

本文选择的研究地点位于我国小兴安岭、大兴安岭辖区，依据何瑞霞等^[21]、金会军等^[22]的研究，样地分别位于我国的冻土退化区、冻土退化敏感区和永久冻土区。位于冻土退化区伊春市友好林业局永青林场的样地，属温带大陆湿润季风气候，地势平坦，森林沼泽分布广泛。位于冻土退化敏感区的南翁河样地，隶属加格达奇南翁河国家级自然保护区，属于寒温带大陆性季风气候。位于永久冻土区漠河县北极村的样地，则属于寒温带大陆性季风气候。不同样地基本信息及土壤基本参数见表 1、2。

表 1 不同研究地点的基本信息

Tab. 1 Basic information of different study sites

地点 Site	纬度 Latitude	经度 Longitude	年均温 Mean annual temperature/℃	年均降雨量 Mean annual precipitation/mm	生长季月均温 Monthly mean temperature in growing season/℃
伊春 Yichun	48°07'22" ~ 48°08'23"N	128°38'16" ~ 128°39'25"E	1.92	693	17.27
南翁河 Nanwenghe	51°07'20" ~ 51°07'27"N	125°08'19" ~ 125°08'21"E	- 1.37	643	14.79
漠河 Mohe	53°28'14" ~ 53°28'14"N	122°19'51" ~ 122°19'53"E	- 2.78	518	14.46

表 2 不同地点不同林型土壤基本性质

Tab. 2 Basic properties of soil for different forest types in varied sites

土壤性质 Soil property	兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>			白桦 <i>Betula platyphylla</i>		
	伊春 Yichun	南翁河 Nanwenghe	漠河 Mohe	伊春 Yichun	南翁河 Nanwenghe	漠河 Mohe
土壤含水率 Soil water content/%	253a (0.42)	172b (1.72)	345a (0.41)	537a (0.44)	232b (0.30)	354b (0.29)
pH	5.42a (0.09)	5.38a (0.06)	5.34a (0.05)	4.65a (0.04)	5.66b (0.06)	5.16c (0.03)
全碳含量 Total carbon content/%	15.05a (1.54)	9.95b (1.08)	16.61a (1.97)	26.57a (0.51)	14.26b (1.04)	21.33c (1.37)
全氮含量 Total nitrogen content/%	0.98a (0.09)	0.70b (0.09)	1.16a (0.09)	1.55a (0.04)	0.96b (0.11)	1.27c (0.11)
土壤有效氮含量 Soil available nitrogen content/(mg·kg ⁻¹)	11.90ab (2.29)	14.58a (1.13)	7.41b (0.90)	17.94ab (1.66)	21.23a (2.63)	12.23b (1.65)

注：括号内数据为标准误，同行不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。Notes: data in parentheses are standard errors, and different letters in the same line indicate significant difference ($P < 0.05$).

1.2 样地设置与取样

考虑到本文涉猎的不同研究区独特的气候和土壤地质条件以及森林沼泽湿地类型的差异，为保证不同研究地点的可比性，笔者在 3 个研究区域内均选择了兴安落叶松—苔草(*Carex* spp.)、白桦—苔草两种林分类型为研究对象。在每个研究地点分别设置 3 个 10 m × 10 m 样地，两个林分类型总计 18 块样地。

1.3 测定方法

2018 年 7 月，在各个样地内选择 3 株生长状况

(主要是基于胸径大小)较一致的兴安落叶松或白桦作为研究对象，人工沿目标树的树干基部开始挖掘，向外延伸到 0.5 ~ 1.0 m 左右，取出一部分完整根系，装入自封袋中。同时在同一目标树的周围取 0 ~ 20 cm 土壤样品，将根系和土壤样品冷藏(4 ℃)保存带回实验室，备用。

1.3.1 细根形态测定

将野外取回的细根使用低温去离子水轻轻冲洗，去除根系表面的土壤颗粒。在低温去离子水下，对细根进行分级，位于根轴最远端的根尖为 1 级根

(1级根生于2级根上),将1级根和2级根与其他根系分离,完全舒展开后放于Epson数字化扫描仪(Expression 10000XL 1.0))下进行扫描,经过扫描后的细根放在65℃的烘箱下烘干至恒质量(24 h),采用高精度天平(0.000 1 g)测定细根生物量。扫描根系图像采用WinRHIZO(Pro 2004b)软件进行根系形态特征分析,包括根系直径、比根长、比表面积和组织密度。

计算公式如下:

$$\begin{aligned}\text{比根长}(\text{m/g}) &= \text{细根长}(\text{m})/\text{细根生物量}(\text{g}) \\ \text{比表面积}(\text{cm}^2/\text{g}) &= \text{细根表面积}(\text{cm}^2)/\text{细根生物量}(\text{g}) \\ \text{组织密度}(\text{g/cm}^3) &= \text{细根生物量}(\text{g})/\text{细根体积}(\text{cm}^3)\end{aligned}$$

1.3.2 菌根侵染率测定

另取一部分根系,在低温去离子水下清洗,装入FAA固定液瓶中,放入冷藏箱临时保存。使用镊子从每个样品中取出约50~70个1级根在40倍显微镜下观察,记录观察根尖总数和被侵染菌根数。

计算公式如下:

$$\text{外生菌根侵染率} = \frac{\text{被侵染根尖个数}}{\text{观察根尖数}} \times 100\%$$

1.3.3 其他指标测定

将每个研究样地的土壤样品首先在野外过2 mm筛,部分土壤经2 mol/L KCl浸提后,浸提液冷冻条件下运回实验室,再分别测定土壤铵态氮和硝态氮含量,其总和即为土壤有效氮含量。同时,再取出少量土壤采用烘干法测定土壤含水率,其公式为:土壤含水率=(烘干前铝盒及土样质量-烘干后铝盒及土样质量)/(烘干后铝盒及土样质量-烘干空铝盒质量)×100%。将剩余土壤自然风干,使用元素分析仪测定土壤全碳、全氮,pH计测定土壤pH值。

1.3.4 数据提取和处理

气象因子(年均降雨量和年均温等)数据来源于中国气象局气象数据共享网,并采用空间差值法进行计算。采用单因素方差分析法分析3个研究地点各土壤性质和细根形态的差异性,同时采用Duncan法进行多重比较。在分析之前分别采用Shapiro-Wilk法和Bartlett法做正态性和方差齐性检验,对于不满足正态性和方差齐性的数据做Log或平方等相关转换。采用Spearman相关系数计算细根各形态之间以及菌根侵染率和细根形态之间的相关性。利用逐步回归分析确定影响细根形态的主要环境因子。方差分析、相关分析和回归分析均使用SAS 9.2软件。

2 结果与分析

2.1 各研究地点土壤性质差异

分别位于伊春市友好林业局永青林场、加格达

奇南翁河国家级自然保护区和漠河县北极村3个研究地点的土壤性质差异较大。对于兴安落叶松林型来说,由表2可以看出南翁河地区的土壤含水率、全碳含量、全氮含量与另外2个地点差异显著($P < 0.05$),南翁河地区土壤有效氮含量与漠河差异显著。由于3个研究地点的森林沼泽条件,土壤含水率较高,其中漠河永久冻土区含水率最高,全碳含量、全氮含量均表现出南翁河冻土退化敏感区最低,其次是伊春,漠河含量最高,而土壤有效氮含量则相反。对于白桦林型而言,伊春土壤含水率与南翁河和漠河差异显著,pH、全碳含量、全氮含量在3个地点均差异显著($P < 0.05$),南翁河土壤有效氮含量与漠河差异显著($P < 0.05$),其中土壤含水率、全氮和全碳含量伊春最高,南翁河最低,而土壤有效氮含量南翁河最高。

2.2 各研究地点细根形态和菌根侵染率差异比较

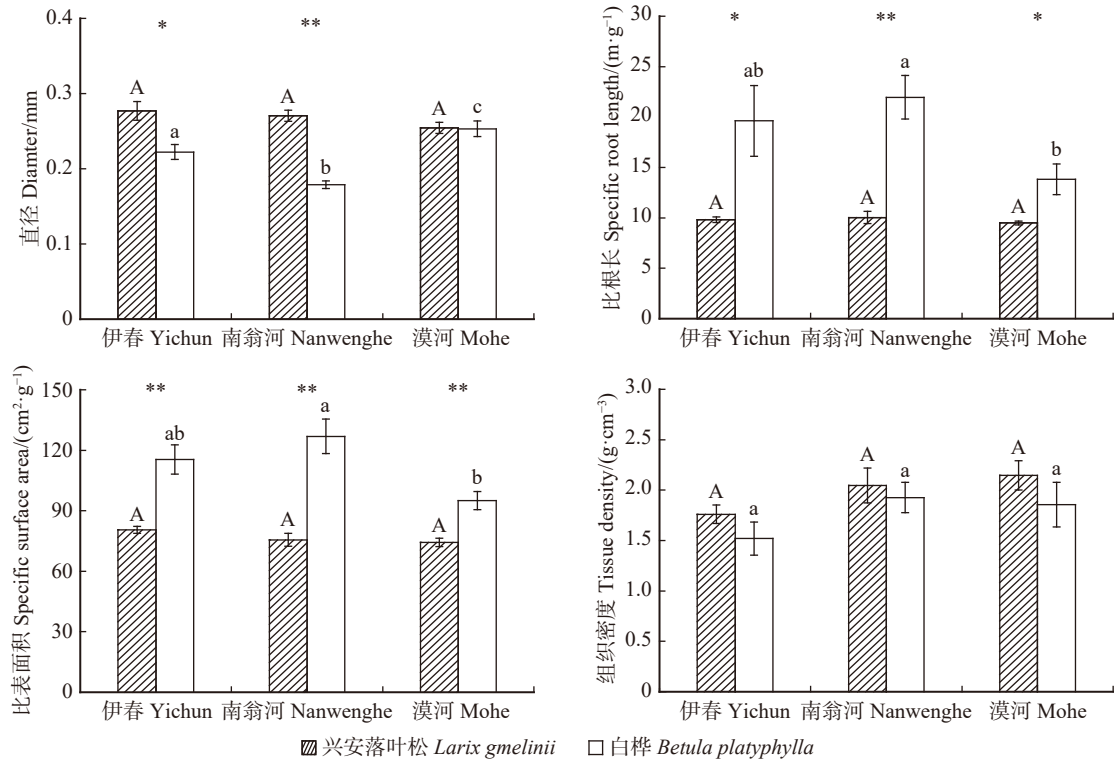
兴安落叶松和白桦在3个研究地点表现出不同的细根形态变化规律。由图1可以看出在3个研究地点兴安落叶松细根形态特征差异不显著。而白桦细根直径在3个研究地点差异极显著($P < 0.01$),比根长和比表面积在南翁河和漠河地区差异极显著($P < 0.01$),组织密度差异不显著。白桦细根直径在南翁河冻土退化区最小,比根长和比表面积最大。在整个冻土区域范围内,兴安落叶松细根直径变化范围(最小值~最大值)为0.24~0.36 mm,比根长为8.27~14.65 m/g,比表面积为58.83~94.6 cm²/g,组织密度为1.33~3.23 g/cm³。白桦细根直径变化范围为0.15~0.32 mm,比根长为7.51~45.14 m/g,比表面积为79.4~146.45 cm²/g,组织密度为0.74~2.8 g/cm³。伊春兴安落叶松和白桦外生菌根真菌侵染率与另外2个研究地点差异显著($P < 0.05$),且均表现为南翁河冻土退化区最小,其次是漠河,最大是伊春(图2)。从图1、2及上述数据可见,细根形态及外生菌根侵染率在两树种间差异较大。

2.3 细根形态之间相关性以及菌根侵染对细根形态的影响

由表3可以看出,细根直径与比根长和比表积极显著负相关($P < 0.01$),比根长和比表积极显著正相关($P < 0.01$),组织密度和比表面积显著负相关($P < 0.05$)。兴安落叶松和白桦菌根侵染率与细根直径极显著正相关($P < 0.01$),兴安落叶松外生菌根侵染率与组织密度显著负相关,与其他细根形态指标相关性不显著。

2.4 细根形态特征和外生菌根侵染率与环境因子的回归分析

细根形态特征和外生菌根侵染率受多种环境因



柱状图数据为 9 个数据平均值±标准误, 大小写字母分别代表兴安落叶松和白桦差异显著 ($P < 0.05$), * 代表 $P < 0.05$, ** 代表 $P < 0.01$ 。下同。Histogram data is 9 data mean $\pm$ SE, the uppercase and lowercase letters respectively represent significant difference for *Larix gmelinii* and *Betula platyphylla* ($P < 0.05$). * represents $P < 0.05$, ** represents $P < 0.01$. Same as below.

图 1 兴安落叶松和白桦细根直径、比根长、比表面积和组织密度

Fig. 1 Fine root diameter, specific root length, specific surface area and tissue density of *Larix gmelinii* and *Betula platyphylla*

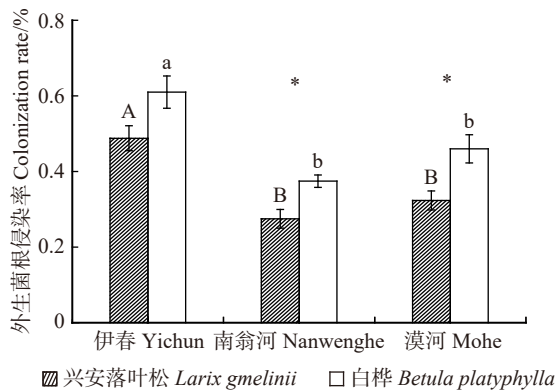


图 2 兴安落叶松和白桦外生菌根侵染率

Fig. 2 Ectomycorrhizal fungal colonization rate of *Larix gmelinii* and *Betula platyphylla*

子的影响。由表 4 可以看出, 细根直径与土壤有效氮和土壤全碳含量极显著负相关, 而与生长季月均温呈极显著正相关($r = 0.58$, $P < 0.0001$)。比根长与土壤有效氮和土壤全碳极显著正相关($r = 0.57$, $P < 0.0001$), 比表面积与土壤有效氮和土壤全碳极显著正相关($r = 0.48$, $P < 0.001$), 组织密度与全氮和生长季月均温极显著负相关($r = 0.42$, $P < 0.01$)。外生菌根侵染率受环境影响较复杂, 与土壤全碳和生长季月均温呈极显著正相关, 与 pH 值和土壤含水率极显著负相关($r = 0.75$, $P < 0.001$), 因此, 细根各形态特征受土壤养分影响较大。

表 3 细根形态特征的相关性分析和外生菌根侵染率对细根形态特征的影响

Tab. 3 Correlation analysis of fine root morphology and the effects of ectomycorrhizal colonization rate on fine root morphology

项目 Item	细根形态特征 Fine root morphology			外生菌根侵染率 Ectomycorrhizal colonization rate	
	比根长 Specific root length	比表面积 Specific surface area	组织密度 Tissue density	兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	白桦 <i>Betula platyphylla</i>
细根直径 Fine root diameter	-0.68**	-0.59**	-0.18	0.64**	0.61**
比根长 Specific root length		0.82**	-0.34	0.06	-0.46
比表面积 Specific surface area			-0.41*	0.27	-0.23
组织密度 Tissue density				-0.48*	-0.20

表 4 环境因子与细根形态的回归分析

Tab. 4 Regression analysis between environmental factors and fine root morphology

细根形态特征 Fine root morphology	回归方程 Regression equation	复相关系数 Multiple correlation coefficient	P
细根直径 Fine root diameter	$y_1 = -0.003x_1 - 0.001x_2 + 0.008x_3 + 0.177$	0.58	< 0.000 1
比根长 Specific root length	$y_2 = 0.367x_1 + 0.149x_2 + 5.547$	0.57	< 0.000 1
比表面积 Specific surface area	$y_3 = 1.364x_1 + 0.912x_2 + 59.889$	0.48	< 0.001
组织密度 Tissue density	$y_4 = -0.359x_4 - 0.107x_3 + 3.929$	0.42	< 0.01
外生菌根侵染率 Ectomycorrhizal colonization rate	$y_5 = 0.011x_2 - 0.079x_5 - 0.034x_6 + 0.056x_3 - 0.121$	0.75	< 0.000 1

注: x_1 代表土壤有效氮含量, x_2 代表全碳含量, x_3 代表生长季月均温, x_4 代表全氮含量, x_5 代表pH, x_6 代表土壤含水率。Notes: x_1 represents soil available nitrogen content, x_2 represents total carbon content, x_3 represents monthly mean temperature in growing season, x_4 represents total nitrogen content, x_5 represents pH, x_6 represents soil water content.

3 讨 论

本研究中兴安落叶松和白桦生长在森林沼泽湿地中, 共同具备的生态适应方式是以浅根系分布于地表层, 分布范围广从而形成庞大的根系网。本研究选取的冻土退化区(伊春)、冻土退化敏感区(大兴安岭南翁河)以及永久冻土区(漠河)位于不同的纬度梯度, 由于温度和降水等原因, 土壤中有有机质分解程度不同导致研究区域内土壤养分含量差异^[23-24]。兴安落叶松和白桦细根形态主要受到土壤有效氮和土壤全碳的影响, 其中土壤有效氮影响较大, 这与多数研究结果相一致^[12,25-27], 但受到土壤碳含量的限制。年均温和年均降雨量影响均不显著, 生长季月均温(5—9月)影响显著, 主要因为在研究区域内土壤水分充足不是植物生长的限制性因素, 而植物的生长季节(5—9月)的月平均温度在3个研究区域差异较大, 从而影响细根形态的可塑性。因此, 气候和土壤等环境条件差异使得研究区域内的共有树种兴安落叶松和白桦根系在其发育过程中表现出高度的可塑性以此来响应环境空间异质性。

受遗传变异和环境条件影响的各种细根形态特征已被用作树木对环境变化适应和响应的指标。细根直径是树木根系最重要的形态特征之一, 植物根系常通过调节直径大小来适应环境。比根长和比表面积是反映植物细根生理功能的重要指标, 它们的值越大表示投入相同的成本养分利用效率越高^[28]。组织密度反映了根系组织的防御力。其中细根直径和组织密度是比根长的两个组成部分^[29], 本研究中(见表3), 虽然直径与比根长呈显著负相关, 但组织密度与比根长无显著相关性, 这说明直径是影响比根长的主要因素, 而不是组织密度。同时本研究得出比根长和比表面积显著正相关, 菌根侵染率对细根形态各指标中细根直径影响较大。

Löhmus等^[30]提出在自然条件下树木会承受多重压力, 为了维持和改善对矿质营养的吸收树木必

须采用广泛吸收策略(extensive foraging strategy)获取养分, 这导致细根系统中细根生物量和长度的增加, 或者采取细根形态适应和依赖根际微生物来吸收养分的强化策略(intensive foraging strategy)。即使在恶劣的条件下, 细根的形态适应也能维持树木生长, 进而不同的树木具有不同的适应策略。在本研究中(见图1), 兴安落叶松细根形态特征均不显著。与我们的研究相似, 也有研究并没有发现细根形态特征的可塑性^[31-32]。这可能是由于:(1)外生菌根真菌的参与导致细根形态的可塑性发生混乱, 即在有限的环境变化范围内, 外生菌根真菌的存在足以使植物正常生长而无需细根形态调整。(2)忽略了细根的广泛吸收策略, 有研究表明细根生物量的可塑性可能比形态特征的可塑性更重要^[28]。而另一树种白桦, 其细根直径在3个研究地点差异显著, 比根长、比表面积在南翁河和漠河表现出明显差异, 组织密度差异不显著。细根直径在土壤环境相对优越的南翁河冻土退化敏感区最小, 比根长和比表面最大, 在土壤贫瘠的漠河永久冻土区细根直径最大, 比根长和比表面积最小, 这与很多研究得出相反结论^[13,33-34]。这些研究表明, 在贫瘠的土壤中细根更细, 比根长更高, 细根生长更快, 以便在相对较低的生物量投资中增加资源吸收。而一个相反的假设来自资源经济学理论, 该理论预测贫瘠的土壤一般选择具有低比根长的物种以保留所获得的稀缺资源(即保守策略), 而土壤资源丰富的土壤则选择比根长较高的物种, 高效快速的获取土壤资源(即获取策略)^[35], 因此我们认为在资源保护和资源获取这两种特性之间的权衡也可能发生在物种内。也就是说, 白桦为适应不利的环境条件表现出细根直径变大, 比根长和比表面积变低等细根形态特征变化。本文的研究结果与Ostonen等人^[36]的研究结果一致。

另一方面, 树木根系与菌根真菌之间的共生关系对植物养分和水分的摄取至关重要, 大多数温带和寒温带森林树种与菌根真菌形成关联以克服营养

限制^[37]。植物根系与菌根真菌相互作用大大增加了根系的活跃表面,从而促进了植物在更大土壤面积下对营养物质和水分的吸收^[38]。本研究中(见图2)兴安落叶松和白桦均受到外生菌根侵染,伊春两树种的外生菌根侵染率与另外2个地点差异显著。外生菌根真菌主要从宿主植物中获取新鲜的碳水化合物^[18],在氮营养受限的环境下,植物将分配较多的碳水化合物供根系生长,随着氮限制的缓解,相对于根系来说植物地上部分的碳汇强度增大,向根系供应的碳减少,从而向外生菌根真菌供应的碳减少^[39],这一观点很好的解释了本研究中外生菌根侵染率在土壤环境相对优越的南翁河冻土退化敏感区相对较低,而漠河和伊春地区较高(图2)的现象。而兴安落叶松细根形态特征在不同研究地点没有显著差异,说明外生菌根真菌的参与可能导致细根形态对环境变化的可塑性发生混乱,它的存在是一种重要的替代吸收策略,特别是在贫瘠的土壤中可以补偿根系形态特征对资源限制的反应^[19-20]。

同时本研究也证实了不同的树种对环境空间异质性具有不同的适应策略,相对于兴安落叶松而言,白桦直径更细、比根长和比表面积更高,这种差异可能来源于物种自身的遗传与进化,使得同一气候区域的不同树种形成不同的适应策略,将更加有利于支持生态系统的稳定结构。另一方面,在同一气候区域内,白桦林凋落物绝对增量较大,有更高的养分含量输入到土壤之中,比根长和比表面积更高也说明白桦对养分的吸收速率高于兴安落叶松。

本文通过比较同一树种在不同环境条件下细根形态的可塑性以及不同树种细根形态上的差异,初步分析了部分环境因子和外生菌根侵染对细根形态特征的影响。主要考虑了冻土退化引起土壤养分含量变化对细根形态的影响,忽略了土壤质地、密度以及团聚体结构^[40-41]等土壤物理性质的差异,同时对外生菌根真菌的了解不够深入。今后,可以从土壤物理性质的角度开展研究,如研究区域内土壤团聚体不同粒径与细根形态塑性的关系,同时可以采用先进的分子生物学技术与传统方法相结合研究菌根真菌多样性及其对细根形态的影响,进一步为根系生态学研究提供理论依据。

4 结 论

通过上述结果和分析可以得出结论,兴安落叶松和白桦细根各形态之间以及菌根真菌间存在较为明显的功能平衡。兴安落叶松主要依赖外生菌根真菌适应由冻土退化引起的环境变化,而白桦对不利环境的适应主要表现为细根直径变大,比根长和比

表面积变低,外生菌根侵染率增加使自身更好的适应不利的环境条件。同时,外生菌根真菌的存在是兴安落叶松和白桦的重要替代性吸收策略。

参 考 文 献

- [1] Borken W, Kossmann G, Matzner E. Biomass, morphology and nutrient contents of fine roots in four Norway spruce stands[J]. *Plant and Soil*, 2007, 292(1-2): 79-93.
- [2] Gill R A, Jackson R B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems[J]. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 13-31.
- [3] 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.
- [4] Zanetti C, Vennetier M, Mériaux P, et al. Plasticity of tree root system structure in contrasting soil materials and environmental conditions[J]. *Plant and Soil*, 2015, 387(1-2): 21-35.
- [5] Mou P, Jones R H, Tan Z Q, et al. Morphological and physiological plasticity of plant roots when nutrients are both spatially and temporally heterogeneous[J]. *Plant and Soil*, 2013, 364(1-2): 373-384.
- [6] Ostonen I, Helmisaari H S, Borken W, et al. Fine root foraging strategies in Norway spruce forests across a European climate gradient[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(12): 3620-3632.
- [7] Helmisaari H S, Derome J, Noid P, et al. Fine root biomass in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands[J]. *Tree Physiology*, 2007, 27(10): 1493-1504.
- [8] Adams T S, McCormack M L, Eissenstat D M. Foraging strategies in trees of different root morphology: the role of root lifespan[J]. *Tree Physiology*, 2013, 33(9): 940-948.
- [9] Burton A J, Pregitzer K S, Hendrick R L. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests[J]. *Oecologia*, 2000, 125(3): 389-399.
- [10] Ostonen I, Rosenvald K, Helmisaari H, et al. Morphological plasticity of ectomycorrhizal short roots in *Betula* sp and *Picea abies* forests across climate and forest succession gradients: its role in changing environments [J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4 (2013-09-02) [2017-06-20]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00335>.
- [11] Leppälampi-Kujansuu J, Ostonen I, Strömberg M, et al. Effects of long-term temperature and nutrient manipulation on Norway spruce fine roots and mycelia production[J]. *Plant and Soil*, 2013, 366(1-2): 287-303.
- [12] 刘金梁, 梅莉, 谷加存, 等. 内生生长法研究施氮肥对水曲柳和落叶松细根生物量和形态的影响 [J]. 生态学杂志, 2009, 28(1): 1-6.
Liu J L, Mei L, Gu J C, et al. Effects of nitrogen fertilization on fine root biomass and morphology of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*: a study with in-growth core approach[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28(1): 1-6.
- [13] Ostonen I, Püttsepp Ü, Biel C, et al. Specific root length as an indicator of environmental change[J]. *Plant Biosystems*, 2007,

- 141(3): 426–442.
- [14] Eissenstat D M, Kucharski J M, Zadworny M, et al. Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest[J]. *New Phytologist*, 2015, 208(1): 114–124.
- [15] Ostonen I, Lohmus K, Helmisaari H S, et al. Fine root morphological adaptations in Scots pine, Norway spruce and silver birch along a latitudinal gradient in boreal forests[J]. *Tree Physiology*, 2007, 27(11): 1627–1634.
- [16] Comas L H, Eissenstat D M. Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species[J]. *New Phytologist*, 2009, 182(4): 919–928.
- [17] Kallikowski T, Pennanen T, Nygren P, et al. Belowground interspecific competition in mixed boreal forests: fine root and ectomycorrhiza characteristics along stand developmental stage and soil fertility gradients[J]. *Plant and Soil*, 2010, 330(1–2): 73–89.
- [18] 郭良栋, 田春杰. 菌根真菌的碳氮循环功能研究进展 [J]. 微生物学通报, 2013, 40(1): 158–171.
- Guo L D, Tian C J. Progress of the function of mycorrhizal fungi in the cycle of carbon and nitrogen[J]. *Microbiology China*, 2013, 40(1): 158–171.
- [19] Nilsson L O, Giesler R, Bååth E, et al. Growth and biomass of mycorrhizal mycelia in coniferous forests along short natural nutrient gradients[J]. *New Phytologist*, 2005, 165(2): 613–622.
- [20] Bahr A, Ellström M, Akselsson C, et al. Growth of ectomycorrhizal fungal mycelium along a Norway spruce forest nitrogen deposition gradient and its effect on nitrogen leakage[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 59: 38–48.
- [21] 何瑞霞, 金会军, 吕兰芝, 等. 东北北部冻土退化与寒区生态环境变化 [J]. 冰川冻土, 2009, 31(3): 525–531.
- He R X, Jin H J, Lü L Z, et al. Recent changes of permafrost and cold regions environments in the northern part of northeastern China[J]. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2009, 31(3): 525–531.
- [22] 金会军, 李述训, 王绍令, 等. 气候变化对中国多年冻土和寒区环境的影响 [J]. 地理学报, 2000, 55(2): 161–173.
- Jin H J, Li S X, Wang S L, et al. Impacts of climatic change on permafrost and cold regions environments in China[J]. *Acta Geographica Sinica*, 2000, 55(2): 161–173.
- [23] 赵一字, 杜淦聪. 大小兴安岭林区森林沼泽成因、类型及其分布规律的研究 [J]. 东北林学院学报, 1980(1): 27–35.
- Zhao Y Y, Du Y C. Research on contributing factor types and the rule of distribution of forestry Swamp in the Large and Lesser Xing'an Mountains[J]. *Journal of North-Eastern Forestry Institute*, 1980(1): 27–35.
- [24] 韩士杰, 王庆贵. 北方森林生态系统对全球气候变化的响应研究进展 [J]. 北京林业大学学报, 2016, 38(4): 1–20.
- Han S J, Wang Q G. Response of boreal forest ecosystem to global climate change: a review[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2016, 38(4): 1–20.
- [25] Weemstra M, Sterck F J, Visser E J W, et al. Fine-root trait plasticity of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) forests on two contrasting soils[J]. *Plant and Soil*, 2017, 415(1–2): 175–188.
- [26] 王文娜, 王燕, 王韶仲, 等. 氮有效性增加对细根解剖、形态特征和菌根侵染的影响 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(4): 1294–1302.
- Wang W N, Wang Y, Wang S Z, et al. Effects of elevated N availability on anatomy, morphology and mycorrhizal colonization of fine roots[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(4): 1294–1302.
- [27] 闫国永, 王晓春, 邢亚娟, 等. 兴安落叶松林细根解剖结构和化学组分对 N 沉降的响应 [J]. 北京林业大学学报, 2016, 38(4): 36–43.
- Yan G Y, Wang X C, Xing Y J, et al. Response of root anatomy and tissue chemistry to nitrogen deposition in larch forest in the Great Xing'an Mountains of northeastern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2016, 38(4): 36–43.
- [28] Bauhus J, Khanna P K, Menden N. Aboveground and belowground interactions in mixed plantations of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, 30(12): 1886–1894.
- [29] 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.
- [30] Lohmus K, Truu M, Truu J, et al. Functional diversity of culturable bacterial communities in the rhizosphere in relation to fine-root and soil parameters in alder stands on forest, abandoned agricultural, and oil-shale mining areas[J]. *Plant and Soil*, 2006, 283(1–2): 1–10.
- [31] Espeleta J F, Donovan L A. Fine root demography and morphology in response to soil resources availability among xeric and mesic sandhill tree species[J]. *Functional Ecology*, 2002, 16(1): 113–121.
- [32] Meier I C, Leuschner C. Genotypic variation and phenotypic plasticity in the drought response of fine roots of European beech[J]. *Tree Physiology*, 2008, 28(2): 297–309.
- [33] Holdaway R J, Richardson S J, Dickie I A, et al. Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest[J]. *Journal of Ecology*, 2011, 99(4): 954–963.
- [34] Prieto I, Roumet C, Cardinael R, et al. Root functional parameters along a land-use gradient: evidence of a community-level economics spectrum[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 103(2): 361–373.
- [35] Reich P B. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto[J]. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275–301.
- [36] Ostonen I, Lohmus K, Lasn R. The role of soil conditions in fine root ecomorphology in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst)[J]. *Plant and Soil*, 1999, 208(2): 283–292.
- [37] 刘延滨, 牟溥. 植物养分捕获的菌根塑性: 外生菌根的塑性 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(12): 1472–1484.
- Liu Y B, Mou P. Mycorrhizal plasticity of plant nutrient foraging: a review of ectomycorrhizal plasticity[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(12): 1472–1484.
- [38] Allen M F. Mycorrhizal fungi: highways for water and nutrients in arid soils[J]. *Vadose Zone Journal*, 2007, 6(2): 291–297.
- [39] Wallander H. A new hypothesis to explain allocation of dry matter

- between mycorrhizal fungi and pine seedlings in relation to nutrient supply[J]. *Plant and Soil*, 1995, 168-169(1): 243-248.
- [40] Pierret A, Doussan C, Capowiez Y, et al. Root functional architecture: a framework for modeling the interplay between roots and soil[J]. *Vadose Zone Journal*, 2009, 6(2): 269-281.
- [41] 娄鑫, 谷岩, 张军辉, 等. 冬季积雪与冻融对土壤团聚体稳定性的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2016, 38(4): 63-70.
- Lou X, Gu Y, Zhang J H, et al. Effects of snow cover and freeze-thaw cycles on stability of surface soil aggregates in forest[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2016, 38(4): 63-70.

(责任编辑 赵 勃
责任编辑 臧润国)