

中幼龄粗枝云杉 (*Picea asperata*) 根系的觅食能力*

南宏伟^{1,2} 刘庆^{2**} 肖群英^{2,3}

¹山西农业大学林学院 晋中 030801

²中国科学院成都生物研究所, 中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室 成都 610041

³中国科学院大学 北京 100049

摘要 于四川省理县米亚罗林区选择幼龄期及中龄期两种生长阶段粗枝云杉个体为研究对象, 采用挖掘法搜集全部根系, 基于根系生物量及形态指标, 从觅食器官总量角度定量衡量研究对象根系的觅食能力, 并结合根序分级理论, 基于前五级根序生理指标对其细根内部组分觅食效率进行评价, 揭示其异质性规律. 结果显示, 9年、12年和29年生云杉侧根总生物量分别为154.50、2 195.27、7 380.60 g, 总表面积分别为3 295.38、39 564.93、179 023.54 cm², 其中细根生物量依次为27.74、188.79、1 022.89 g, 总表面积分别为2 353.97、19 395.49、98 551.54 cm². 根系比根长、总氮含量同根系觅食能力存在正相关关系. 随着根序的增加, 云杉前五级根系比根长、总氮含量呈显著下降趋势 ($P = 0.000$), 因此, 一级根至五级根根系觅食能力逐渐下降, 细根内部组分觅食能力存在显著异质性. 其中, 一级根比根长和总氮含量远远大于其他根序, 是云杉细根内部觅食能力最高的部分. 云杉前五级根序非结构性碳水化合物 (NSC) 及其组分含量较低, 随根序增加无显著变化规律, 各根序自身NSC储量无法成为其觅食行为的主要能量供应源. 上述研究结果为植物行为学研究, 乃至森林地下生态学过程研究提供了基础数据, 同时进一步丰富了对树木根系结构与功能的认识. 图4 表1 参36

关键词 粗枝云杉; 觅食能力; 根系形态; 根系生理; 根系生物量

CLC S718.5

Root foraging ability of spruce (*Picea asperata*) in two growth stages*

NAN Hongwei^{1,2}, LIU Qing^{2**} & XIAO Qunying^{2,3}

¹College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Jinzhong 030801, China

²Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization & Ecological Restoration Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract The extensive distribution and complex structure of the root system of woody plants in soil makes it difficult to understand its foraging ability. This paper aimed to quantitatively measure the foraging ability of the whole tree root system of spruce (*Picea asperata*), the dominant tree species in the subalpine coniferous forests of western Sichuan, China, and to reveal the heterogeneity of foraging ability of fine root fractions. The whole root systems of three 9-year-old, three 12-year-old, and three 29-year-old spruce in two growth stages were excavated cautiously by hand. Based on the root biomass and root morphology index, foraging ability of whole root systems of the target plant was quantitatively expressed by the total amount of foraging organ; root foraging efficiency of internal components of fine root was evaluated by means of its physiological indices, including total N, total C, and non-structure carbohydrate (NSC); the heterogeneity of foraging ability of fine root fractions was also clarified. The results showed a whole lateral root biomass of 154.5 g for the 9-year-old spruce, 2 195.27 g for the 12-year-old spruce, and 7 380.60 g for the 29-year-old spruce, with fine root biomass of 27.74 g, 188.79 g, and 1 022.89 g, respectively. There was an upward trend in the total length and in the total surface area of the whole lateral root systems or fine roots of spruce. The specific root length and total nitrogen content were positively correlated with root foraging ability. With the increase of root orders, specific root length, and total N content of the first five root order of spruce took on an upward trend. It suggested that the root foraging ability declined with the increase of root order, and there was significant heterogeneity

收稿日期 Received: 2015-02-26 接受日期 Accepted: 2015-04-07

*中国科学院战略性先导科技专项 (XDA05050303)、国家自然科学基金项目 (31470630) 和山西农业大学引进人才博士科研启动费项目 (2013YJ17) 资助 Supported by the Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (XDA05050303), the National Natural Science Foundation of China (31470630), and the Talent-Recruiting Program of Shanxi Agricultural University (2013YJ17)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: liuqing@cib.ac.cn)

among the internal components of fine root. The specific root length and total N content of the first order were far more than the other root orders, and the first order root foraging ability was the best among roots of all the first five orders. The nonstructural carbohydrates concentration and its fractions of the first five root orders were small, exhibiting no specific tendency, which suggested that the NSC stored in the first five root order was not enough for its foraging behavior. The physiological differences among growth stages showed that the age of tree had a significant impact on root physiological characteristics, and implied that with the increase of age of tree, the foraging efficiency of the first order root of spruce might decline. These conclusions enrich our understanding of the structure and function of root systems of woody plant at the perspective of the root foraging ability.

Keywords *Picea asperata*; foraging ability; root morphology; root physiology; root biomass

在植物生活史中, 当外界条件(环境)改变时, 植物可以在形态和生理上迅速地作出响应, 从而表现出复杂的“行为”模式^[1]. 植物根系对养分和水分的吸收, 即根系觅食过程, 可以直接或间接影响到植物个体的存活、成长, 乃至生态系统的结构与功能, 是植物行为的重要方面, 也是当前植物行为学研究的热点内容^[2]. 由于植物根系觅食行为是在高度时空异质性的环境中进行的, 并可以对众多外界信息作出响应, 如土壤养分有效性、土壤养分异质性、土壤温度、根系竞争、土壤病原体和土壤动物取食过程等^[3], 因此上述领域成为植物根系觅食行为研究的重要方面^[4]. 这些研究有助于深入阐明植物根系觅食机制; 但对于植物生态系统而言, 定量表达并评价整株植物根系的觅食能力则是植物行为学研究的另一项基础任务.

已有研究表明, 直接衡量测定根系的功能(如水分吸收、养分的转运)是非常困难的^[5]. 当前, 众多学者认为根系生物量依然是全面表达植株个体根系觅食能力的较好指标. 完整获取植株个体根系生物量对于个体矮小、生活期短暂的草本及灌木是较易实现的. 然而, 木本植物形体庞大, 根系结构复杂, 分布广泛, 因此定量表达完整植株个体根系的觅食能力将极富挑战性; 至今, 仅有少量科研人员对此展开过探究. Cheng等投入巨大劳动力成本, 采用全根系挖掘法对黄桦(*Betula alleghaniensis*)和糖槭(*Acer saccharum*)根系进行了仔细搜集, 并建立了该树种树高、基径同根系总生物量间的数学模型^[6-7]. 但是, 这类数学模型不仅数量少, 而且针对性较强, 因此当面对全新树种时, 甚至相同树种而不同生活环境时, 上述模型就难以直接应用了. 因此, 尽管工作量巨大, 全根系挖掘法仍然是当前获取木本植物个体完整根系生物量的唯一有效方法.

此外, 从生理角度揭示根系觅食“效率”是定量表达整株植物根系觅食能力的内在要求和深入发展. 木本植物的根系具有复杂的分支结构, 由无数形态和功能各异的小根段构成. 传统上基于根系直径大小的根系分类方法无法体现出这些小根段的着生位置、结构与功能^[8-10]. Pregitzer等在研究北美9种树种细根构型的基础上, 首次提出了根序分级的概念^[11]. 该理论依据自然地理学中河流分级方法, 将着生在根系末端的根尖定义为一级根, 其后依次为二级根、三级根, ……依次类推. 根序分级理论有助于我们从生理角度更加深入精确地衡量木本植物根系觅食效率.

森林生态系统的地下生态过程涉及土壤、微生物、动物、植物根系等组分的各种物理、化学和生物学过程及其相互作用过程, 是解决植物生态学领域中众多关键科学问题的

潜在突破点. 亚高山森林是指以暗针叶林为主体的亚高山植被, 是我国西南林区森林的主体^[12]. 云杉林是重要的针叶林森林类群, 是亚高山森林的主要组成部分之一, 但对其地下生态学过程的认识还刚刚起步. 定量表达整株云杉根系的觅食能力是其植物行为学研究, 乃至地下生态学过程研究的重要理论基础, 但至今依然缺乏相关基础数据. 我们于四川省阿坝藏族羌族自治州理县米亚罗林区选择幼龄期及中龄期两种生长阶段粗枝云杉(*Picea asperata*)个体为研究对象, 采用挖掘法搜集全部根系, 1) 基于根系生物量及根系形态指标, 结合根系径级分类方法, 从觅食器官“总量”的角度定量表达研究对象根系的觅食能力; 2) 基于前五级根序生理指标, 评价研究对象根系的觅食“效率”, 为植物行为学研究, 乃至森林地下生态学过程研究提供基础数据, 并加深我们对于树木根系结构与功能的理解.

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究区位于四川省阿坝藏族羌族自治州理县米亚罗林区, 地理位置为东经102°48'-103°02', 北纬31°43'-31°47'. 该区属青藏高原东缘褶皱带外缘部分, 地势总体上西北高东南低, 境内众多山峰海拔在4 000 m以上, 属典型高山峡谷地貌^[12]. 受高原地形影响, 及西风急流和东南季风控制, 该区属典型山地季风气候, 夏季温凉多雨, 冬季寒冷干燥. 1月平均气温-8℃, 7月平均气温12.6℃, 年平均气温4.8-6.9℃, 极端高温32℃, 极端低温-16℃, 无霜期115-150 d, 年降水量700-900 mm, 年蒸发量1 000-1 900 mm. 研究区土壤类型为山地棕壤, 成土母质主要为千枚岩、板岩和白云岩等残坡积风化物, 层次疏松, 节理发育. 由于气候高寒, 岩石物理风化强烈, 加上地面坡度大, 细土易被冲刷流失, 从而使土壤具有粗骨(石砾含量高)和薄层等特征^[13-14]. 受高原地形影响, 该区森林植被垂直带谱较为显著. 原生森林以亚高山暗针叶林为主, 主要优势树种为岷江冷杉(*Abies faxoniana*)^[15]. 该区原生森林经大规模采伐后, 于采伐迹地进行了以粗枝云杉(*Picea asperata*)为主的人工更新, 逐渐形成了比较完整的人工针叶林恢复序列^[16]. 试验样地设在环境条件基本一致, 林龄分别为9年、12年和29年的粗枝云杉人工针叶林中, 平均海拔为3 300 m, 坡度约23°, 坡向为西偏北, 林分密度1 650-2 200株/hm², 林中主要灌木种类有巴东小檗(*Berberis henryana*)、红刺悬钩子(*Rubus rubrisetulosus*)、红脉忍冬(*Lonicera nervosa*)等, 草本类主要包括马先蒿(*Pedicularis*

ikomai)、三毛草 (*Trisetum bifidum*)、牛尾蒿 (*Artemisia roxburghiana*)、银莲花 (*Anemone cathayensis*)、羽裂蟹甲草 (*Sinacalia tangutica*) 等^[16-18]。试验区除在人工更新早期进行一次地表植被清除外,未实施其他营林抚育措施。

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集 2011年8月中旬,于各试验样地通过目测法选择9年、12年和29年生粗枝云杉标准木^[19]各3株,采用人工挖掘法^[6]收集整株树木全部根系。挖掘时,首先从树干基部确定主根所在位置,和根系生长大致方向及方位,然后沿根系拓展方向逐次开挖,利用螺丝刀、小铁铲等辅助工具,手工仔细收集研究对象根系,同时尽量避免对目标树木根系的破坏。

待挖掘全部完成后,及时清洗附着于根系上的泥土、动植物残体等类似杂物,并记录其中最长的根系长度。然后依据根系直径大小,利用电子游标卡尺将全部根系划分为4类:细根(<2 mm)、小根(2-5 mm)、中根(5-20 mm)和粗根(>20 mm)^[20]。利用电子天平和杆秤对全部根系分根类进行鲜重测定。此后,从各根类中分别选择10余条具代表性的标准根段,装入自封袋中,以备后续根序分级使用。标准根段要求至少包含前5级根序,长度15 cm以上^[9]。最后,将整株树木根系分根类充分混匀,并分别从中选取至少1/3根系(样品),称量鲜重后,装入自封袋,作为样品带回实验室4℃低温保存备用。

此举耗费巨大的人力物力,15人耗时1周才完成。9年、12年和29年生粗枝云杉平均地径分别为6.84 cm、10.65 cm、23.17 cm,平均树高分别为1.52 m、3.23 m、11.52 m。其中,9年和12年生粗枝云杉年龄差距较小,属同一生长期。因此,本文将研究对象划分为两个生长阶段,即幼龄期及中龄期。此外,由于木本植物主根及侧根在生物学及生态学属性上存在巨大差异,且根系觅食过程主要由侧根来完成,因此本文将粗枝云杉除主根外全部侧根根系作为研究对象。

1.2.2 根系形态学指标测定及计算 将根系样品进一步清洗干净后,置于扫描仪(EPSON EXPRESSION 1000XL)中获取根系形态图像,利用专业根系分析系统WinRHIZO (Régent instruments, Quebec, QC, Canada)计算根系的长度、表面积等形态学指标。样品根系的长度、表面积除以该株粗枝云杉相应根类权重,即为该研究对象相应根类的总长度和总表面积。权重计算参见2.2.3部分。

1.2.3 根系生物量测定及计算 将样品置于烘箱中,70℃烘干至恒重,利用千分之一电子天平进行生物量测定。该数值除以相应研究对象相应根类权重,即为该研究对象相应根

类的总生物量。权重:样品根系鲜重占相应研究对象相应根类总鲜重的百分比。

采用Pregitzer等的方法^[11]对标准根段进行根序分级(1-5级)。将根系最前(远)端部分,即根尖,定义为一级根,其后依次为二级根、三级根,……,依次类推。分级完成后,参照前述方法获取各级根序形态学指标。最后,根序样品经杀青(100℃,1h)处理后,70℃烘干至恒重,称量记录其生物量,并结合相应根序形态学指标计算其比根长。

为避免误差,将标准根段的测量数据补充入2.2.2及2.2.3中相应的根系指标中。

1.2.4 根系生理指标测定及计算 上述根序样品经SPEX 8000-D型球磨机粉碎后,分为两份:一份用于根系总碳及总氮含量的测定,另一份用于根系淀粉及可溶性糖含量的测定。利用元素分析仪(Vario MACRO, 340 Elementar Analysesyteme GmbH, Hanau, Germany)完成根系碳氮含量分析。根据总碳及总氮含量测定结果,计算各级根序碳氮比。

利用 $\phi = 80\%$ 乙醇浸提样品组织中的可溶性糖;利用 $\phi = 35\%$ 高氯酸从已提取过可溶性糖的不溶于乙醇的沉淀中浸提淀粉。采用蒽酮硫酸比色法测定样品中可溶性糖和淀粉含量^[21]。可溶性糖和淀粉总称为非结构性碳水化合物(Non-structure carbohydrate, NSC)^[22]。

1.2.5 数据处理 以不同等级根系生物量及形态指标,不同根序生理指标为因变量,以树木年龄或根序为固定因素,采用ANOVA进行结果差异显著性检验,并用LSD法完成多重比较分析过程。采用SPSS 16.0软件进行统计分析,利用Sigmaplot 10.0软件对数据进行处理和绘图。

2 结果与分析

2.1 根系生物量、长度及表面积

研究结果表明,随着年龄的增加,粗枝云杉各根类生物量均呈显著上升趋势。其中,细根生物量由9年生粗枝云杉的27.74 g,12年生粗枝云杉的188.79 g,上升为29年生粗枝云杉的1 022.89 g;小根生物量由9年生粗枝云杉的14.62 g、12年生粗枝云杉的163.56 g,上升为29年生粗枝云杉的975.84 g;中根和粗根生物量分别由9年生粗枝云杉的29.98 g、82.16 g上升为29年生粗枝云杉的1 668.16 g、3 173.71 g(图1)。9年、12年和29年生粗枝云杉侧根总生物量依次为154.5 g、2 195.27 g和7 380.60 g,表现出显著上升趋势(表1)。

方差分析结果表明,随着年龄的增加,粗枝云杉各根类长度均呈显著上升趋势。其中,细根长度由9年生粗枝云杉

表1 不同年龄粗枝云杉根系总体生物量及形态学特征

Table 1 Whole biomass and morphological characteristics of root systems of *Picea asperata* of different ages

树龄 Tree age (t/a)	最长根系长度 Maximum root length (l/cm)	侧根总鲜重 Total fresh weight of lateral root system (m/g)	侧根总生物量 Total biomass of lateral root system (m/g)	侧根总长度 Total length of lateral root system (l/cm)	侧根总表面积 Total surface area of lateral root system (A/cm ²)
9	101.67 ± 12.58(a)	410.67 ± 229.82(a)	154.50 ± 66.40(a)	14005.58 ± 6064.52(a)	3295.38 ± 1460.39(a)
12	193.33 ± 65.06(b)	3468.33 ± 1390.52(a)	2195.27 ± 872.50(b)	133725.18 ± 53148.65(b)	39564.93 ± 15724.96(b)
29	513.00 ± 19.08(c)	14808.36 ± 7314.83(b)	7380.60 ± 586.08(c)	458738.24 ± 66004.07(c)	179023.54 ± 26618.58(c)

同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Small letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level among treatments.

的13 328.02 cm, 12年生粗枝云杉的123 448.44 cm, 上升为29年生粗枝云杉的411 156.73 cm; 小根长度由9年生粗枝云杉的442.23 cm上升为29年生粗枝云杉的35 266.56 cm; 中根和粗根长度分别由9年生粗枝云杉的215.02 cm、20.31 cm上升为29年生粗枝云杉的8 193.02 cm、4 121.94 cm(图1)。9年、12年和29年生粗枝云杉侧根总长度依次为14 005.58 cm、133 725.18 cm和458 738.24 cm, 表现出了显著上升趋势; 9年、12年和29年生粗枝云杉最长根系长度分别为101.67 cm、193.33 cm和513.00 cm(表1)。

随着年龄的增加, 粗枝云杉细根、小根、中根和粗根表面积均呈显著上升趋势。其中, 细根表面积由9年生粗枝云杉的2 353.97 cm²上升为29年生粗枝云杉 98 551.54 cm²; 小根表面积由9年生粗枝云杉的417.46 cm²、12年生粗枝云杉的5 706.60 cm², 上升为29年生粗枝云杉的32 006.75 cm²; 中根和粗根表面积分别由9年生粗枝云杉的474.30 cm²、49.64 cm²上升为29年生粗枝云杉的20 943.27 cm²、27 521.97 cm²(图1)。侧根总表面积也表现出相同的趋势(表1)。

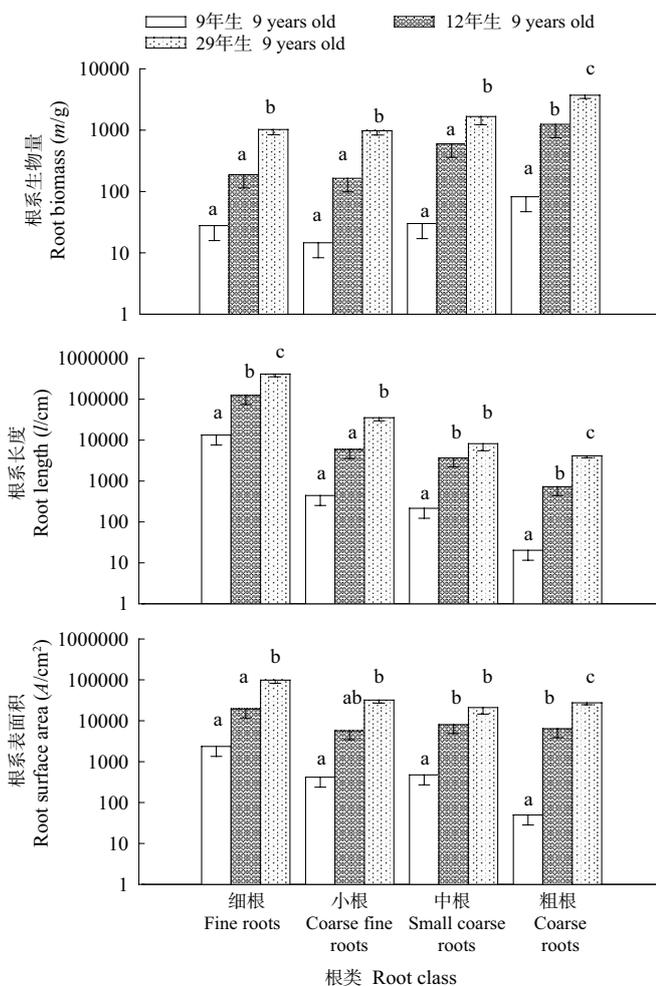


图1 不同年龄粗枝云杉根系的生物量、长度及表面积。图中同一根类内不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 1 Root biomass, length, and surface area of *Picea asperata* of different ages. Small letters in the same root class indicate significant difference at 0.05 level among treatments.

2.2 比根长

随着根序的增加, 3种年龄的粗枝云杉比根长均呈显著下降趋势, 但四级根序同五级根序比根长间无显著差异。其中, 9年生和29年生粗枝云杉一级根比根长分别为4 496.15 cm g⁻¹、2 891.84 cm g⁻¹, 而五级根序比根长则显著下降为50.34 cm g⁻¹、180.20 cm g⁻¹。此外, 研究表明9年生、12年生粗枝云杉一级根比根长显著高于29年生粗枝云杉一级根比根长, 而二至四级根序比根长在不同年龄粗枝云杉间无显著差异(图2)。

2.3 根系碳、氮含量及碳氮比

随着根序的增加, 3种不同年龄粗枝云杉根系总氮含量均呈显著下降趋势, 如29年生粗枝云杉一至五级根序总氮含量依次为1.30%、1.02%、0.89%、0.67%和0.61%(图3)。同一根序不同年龄间比较结果表明, 根系总氮含量呈先增加后降低的特征, 且全部根序总氮含量的最大值均出现在12年生粗枝云杉的根序中。例如一级根总氮含量的最大值1.88%, 出现在12年生粗枝云杉一级根中。

在同年生粗枝云杉中, 根系总碳含量表现出随根序增加而上升的趋势, 如9年生粗枝云杉一级根总碳含量为44.36%, 而五级根序上升为49.34%。随着年龄的增加, 一、四、五级根序总碳含量呈显著上升趋势, 其中, 一级根总碳含量由9年生粗枝云杉的44.36%, 上升为29年生的46.57%(图3)。

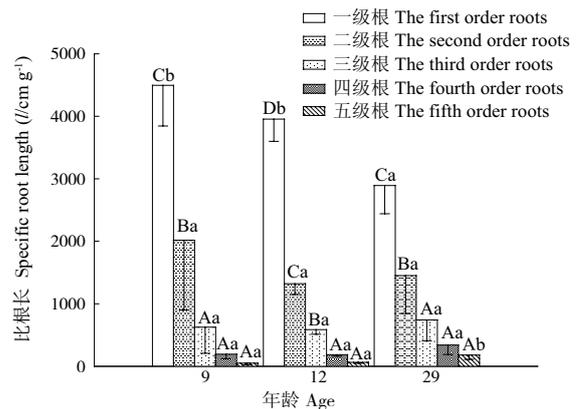


图2 不同年龄粗枝云杉前五级根序的比根长。图中不同大写字母表示同年龄粗枝云杉不同根序间差异显著, 不同小写字母表示同一根序不同年龄间差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 2 Specific root length of the first five root orders in *Picea asperata* of different ages. Capital letters in the same age indicate significant difference at 0.05 level among different root orders; small letters in the root order indicate significant difference at 0.05 level among different ages.

研究表明, 3种年龄粗枝云杉根系的碳氮比均随根序的增加而显著上升。9年生、12年生和29年生粗枝云杉根系碳氮比分别由一级根的31.29、24.00及35.87, 上升至五级根序的73.50、46.67及83.16, 显著地表现出递增趋势。此外, 29年生粗枝云杉一级、四级和五级根序的碳氮比显著高于9年生和12年生粗枝云杉相应根序的碳氮比(图3)。

2.4 根系非结构性碳水化合物 (NSC) 含量

研究表明, 同一年龄粗枝云杉不同根序非结构性碳水化合物 (NSC) 含量存在显著差异, 但总体趋势各异: 12年生粗枝云杉根系NSC含量随根序的增加而增加, 其一级、三级、五级根序NSC含量分别为91.39 mg g⁻¹、132.30 mg g⁻¹、142.24

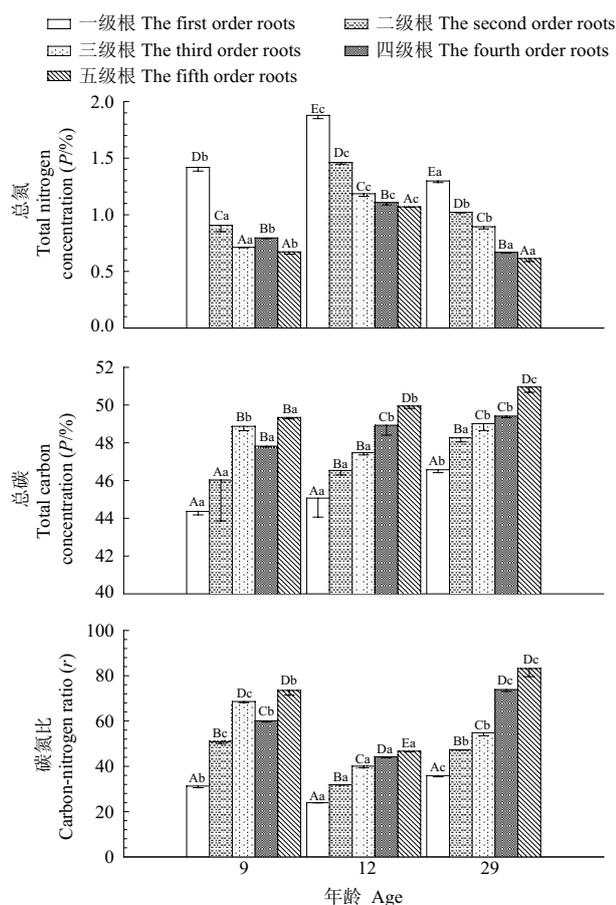


图3 不同年龄粗枝云杉前五级根序的总氮、总碳含量及碳氮比。图中不同大写字母表示同龄粗枝云杉不同根序间差异显著；不同小写字母表示同一根序不同年龄间差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 3 Total nitrogen, total carbon concentration and carbon-nitrogen ratio of the first five root orders in *Picea asperata* of different ages. Capital letters in the same age indicate significant difference at 0.05 level among different root orders; small letters in the root order indicate significant difference at 0.05 level among different ages.

mg g^{-1} ；而29年生粗枝云杉则表现出相反的趋势，同一级、二级根相比，四级、五级根序拥有较低的NSC含量。此外，12年生粗枝云杉二级至五级根序NSC含量显著高于另外两种年龄粗枝云杉相应根序的NSC含量(图4)。

总体上，三种年龄粗枝云杉前三级根序淀粉含量同四级、五级根序淀粉含量间存在显著差异，但表现形式各异。对12年生粗枝云杉而言，四级、五级根序淀粉含量显著高于前三级根序淀粉含量；而对29年生粗枝云杉而言，结果恰好相反。此外，12年生粗枝云杉二级至五级根序淀粉含量显著高于其余年龄粗枝云杉相应根序的淀粉含量。可溶性糖测定结果表明，其在同一年龄不同根序及同一根序不同年龄间存在显著差异(图4)。同其他根序相比，9年生、29年生粗枝云杉二级根拥有最大的可溶性糖含量，其值分别为 62.56 mg g^{-1} 和 64.71 mg g^{-1} 。

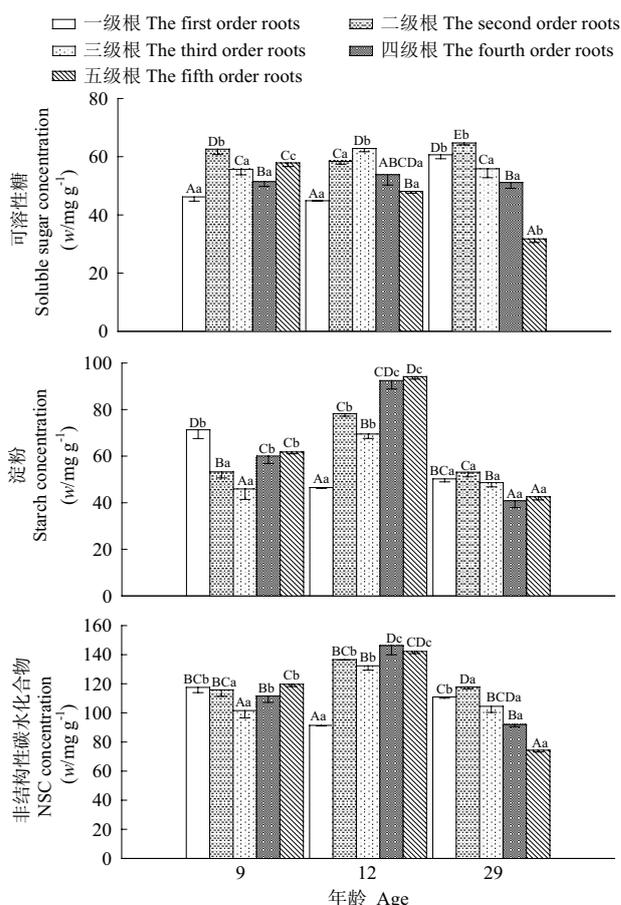


图4 不同年龄粗枝云杉前五级根序的非结构性碳水化合物(NSC)及其组分含量。图中不同大写字母表示同龄粗枝云杉不同根序间差异显著；不同小写字母表示同一根序不同年龄间差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 4 The NSC concentration and fractions of the first five root orders in *Picea asperata* of different ages. Capital letters in the same age indicate significant difference at 0.05 level among different root orders; small letters in the root order indicate significant difference at 0.05 level among different ages.

3 讨论与结论

3.1 粗枝云杉根系整体觅食能力的量化表达

粗枝云杉是我国特有的针叶树种，适生范围广泛，较耐寒冷，且较喜光，属浅根性树种，是重要的防护林和用材林树种^[12]。根系是植物极其重要的营养吸收器官，其生物量大小可以反映出该植物个体根系的整体觅食能力。前人研究已表明，在植物根系觅食过程中，细根($< 2 \text{ mm}$)扮演重要角色，而细根之外的其余根系主要发挥养分运输和存储的作用^[23]。因此，可以使用单株粗枝云杉的根系生物量，尤其总细根生物量，定量表达其根系整体的觅食能力。本研究表明，9年、12年和29年生粗枝云杉侧根总生物量依次为 154.5 g 、 2195.27 g 和 7380.60 g ，其细根生物量依次为 27.74 g 、 188.79 g 和 1022.89 g ，且不同年龄间差异显著。此外，根系形态指标同根系生物量密切相关，均可表达觅食器官在“总量”上的性质。然而，由于根系密度不同，相同生物量的根系可能在形态

指标上差异甚大, 仅仅使用根系生物量指标来衡量植物个体根系整体的觅食能力将会产生一定的偏差。而且, 根系的总长度及总表面积可以更加直观形象地反映其觅食过程发生“空间”的大小, 或觅食器官“有效空间”的大小。因此, 根系, 特别是细根的总长度和总表面积可以从另外的“总量”层面上高效衡量植物根系的觅食能力。本研究表明, 29年生粗枝云杉侧根的总长度及总表面积分别为458 738.24 cm、179 023.54 cm², 其中细根总长度及总表面积分别为411 156.73 cm、98 551.54 cm²。本研究以巨大的劳动力成本, 利用挖掘法搜集幼龄期及中龄期两种生长阶段粗枝云杉个体的全部根系, 采用研究对象侧根, 尤其是细根总生物量, 总长度及总表面积等指标, 从觅食器官“总量”的角度定量表达研究对象根系的觅食能力, 为植物行为学研究, 乃至森林地下生态学过程研究提供基础数据。

本文采用全根系挖掘法对粗枝云杉根系觅食能力进行研究。这种方法在获取木本植物个体完整根系总量时被证明是高效的^[6-7], 然而如果操作不慎, 极易导致研究对象根系的损伤, 从而造成试验误差。本试验样地土壤为山地棕壤, 成土母质主要为千枚岩等残坡积风化物, 层次疏松, 岩石物理风化强烈, 土壤具有粗骨(石砾含量高)和薄层等特征^[13-14]。试验地土壤的这些性质导致大中型土壤颗粒同粗枝云杉根系的结合比较松散, 而较小的土壤颗粒尽管同根系紧密结合, 但在水流漂洗过程中也极易从根系表面脱落, 因而为我们单独分离粗枝云杉根系提供了便利。此外, 在根系挖掘现场, 我们发现那些损失掉的根尖, 即遗留散落在土壤中的根尖, 具有共同的特征——颜色深, 含水量极低, 基本上处于枯死及半枯死状态。由此可知, 这部分根系绝大多数为生理活性极低, 即将“凋落”的根尖。相反, 具有旺盛生命力的根尖同二级根的结合具有一定的牢固度, 不易脱落, 如果在实地挖掘过程中, 尽量小心细致操作, 对其的影响是可以忽略的。因此, 本研究不去过多考虑那些即将“凋落”的根尖, 而将重点放到具有旺盛生命力的根尖的上; 这种方法对粗枝云杉根系总体觅食能力的衡量精度影响有限。唯有客观应用全根系挖掘法才能保证试验结果的精度。

3.2 粗枝云杉根系觅食效率的评价

细根是指直径小于2 mm的根系, 根序分级理论揭示了细根内部形态及生理上的异质性。Guo等在研究我国23种温带树种根序形态特征后, 发现根系直径随根序的增加而严格递增, 且绝大多数树种的五级根直径小于1.5 mm^[9]。因此, 从根系径级的角度分析, 一级根、二级根、……, 直至五级根实质上为细根内部的组分, 换言之, 对前五级根序的研究是对细根研究的进一步深入, 有助于揭示细根内部各组分的生态学规律。基于上述观点, 本文采用粗枝云杉前五级根序生理指标对其根系觅食效率进行评价。

比根长是指单位质量的根系长度, 是反映根系经济特性及环境变化的重要参数, 同时也是表征细根形态与生理功能的重要指标^[24]。随着根序的增加, 粗枝云杉前五级根系比根长呈显著下降趋势, 同Pregitzer等^[11]和Wang等^[25]研究结果一致。另外, 本研究发现这种趋势同树木年龄无关, 两种生长阶段的粗枝云杉均表现出相同的规律。Guo等研究发现一级根的寿命在一年左右, 而高级根的寿命远大于一年^[26]。因

此, 比根长随根序增加而降低, 有利于提高植物根系参与物质循环的经济性能。通常认为, 比根长同根系生理活性密切相关, 且比根长较大的根系, 其觅食能力相对较高^[27]。本研究中, 粗枝云杉前五级根序的比根长随根序的增加而显著下降, 且一级根比根长远大于其他根序的比根长。这表明随着根序的增加, 粗枝云杉根系的觅食能力呈下降趋势, 且一级根是其根系中觅食能力最高的部分。

已有研究表明, 根系总氮含量同根系呼吸速率密切相关, 二者均可用来衡量根系对水分及养分的吸收能力, 即根系觅食能力^[28-30]。本研究发现, 随着根序的增加, 根系总氮含量呈显著降低趋势, 同Pregitzer等^[11]和Guo等^[8]研究结论一致。无论9年生、12年生, 还是29年生粗枝云杉, 其一级根总氮含量均是最高, 这表明一级根具有很强的生理活性, 即拥有较强的觅食能力。随着根序的增加, 粗枝云杉根系觅食能力逐渐下降。Pregitzer等研究表明尽管细根(<2 mm)总体构造成本较低, 但从氮素利用角度分析, 却具有很高的“运营”成本^[31]。本研究进一步揭示了这种“运营”成本随根序的增加而降低。细根周转是森林生态系统碳循环中的重要环节。粗枝云杉前五级根系总碳含量表现出随根序增加而上升的趋势, 加之各级根序寿命不同, 因此它们对森林生态系统C循环的贡献是不同的。根系碳氮比是细根周转过程中的关键参数之一。本研究表明粗枝云杉根系的碳氮比随根序的增加而显著上升, 同Fan和Jiang对22年生水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)和兴安落叶松(*Larix gmelinii*)研究结果^[32]一致, 但粗枝云杉各级根序碳氮比显著高于上述两者。这可能是由于物种间的差异造成的。粗枝云杉各根序总氮、总碳及碳氮比间的差异说明其觅食能力存在差异, 且高含氮量导致的高生理活性使一级根成为细根中觅食能力最高的部分。

非结构性碳水化合物(Non-structure carbohydrate, NSC)是树木光合作用主要产物在生产过剩时的暂时储存^[33], 是树木生长代谢过程中重要的能量供应物质^[34]。树木根系中NSC含量可以表征其生长代谢过程中的能量供应状况^[8], 同其觅食能力息息相关。本研究表明12年生粗枝云杉根系NSC含量随根序的增加而增加, 同Guo等^[8]、Yin等^[21]研究结论一致。但29年生粗枝云杉各级根系NSC含量表现出相反趋势, 而9年生粗枝云杉各级根系NSC含量趋势更加复杂。Schulze等研究表明树木碳分配策略同其生长发育阶段密切相关^[35]。本研究中两个生长阶段的粗枝云杉根系NSC含量随根序变化趋势不一致, 其部分原因在于其不同生长阶段可能采取了不同的碳分配策略。据于丽敏等对3种温带树种非结构性碳水化合物的分配研究, 红松(*Pinus koraiensis*)和兴安落叶松(*Larix gmelinii*)根系NSC及其组分浓度随根系直径增加未表现出具体规律, 而蒙古栎(*Quercus mongolica*)根系中总NSC浓度随根系直径增加呈递增趋势^[36]。尽管上述研究中根系分级方法是依据径级划分的, 但依然表明了碳分配策略在物种间的差异。此外, 碳水化合物分配是树木许多生态生理过程综合作用的结果, 众多环境及遗传因素均会对其造成显著影响^[35]。据Yin等研究, 根系NSC含量依赖于碳同化和NSC周转过程的平衡, 生长季末期是树木根系NSC含量最低的时期^[21]。本研究对象根系的采集日期接近其生长季末, 加之粗根(>5 mm)是NSC及其组分的优势储存库^[36],

而本研究对象为前五级根序(直径远低于5 mm),因而总体上其NSC含量较低,难以表现出具体的分配规律.本研究中,粗枝云杉根系NSC含量随根序变化趋势不一致可能是由上述多种因素共同作用导致的.粗枝云杉前五级根序较低的NSC含量表明根系觅食过程的能量补充主要依赖于NSC及其组分的优势储存库——粗根的供给,而觅食主体自身(如一级根)存储的能量供给是非常有限的,换言之,尽管粗根不直接参与土壤养分和水分的吸收,但其能量供给状况将显著影响整体根系的觅食效率.

本研究表明幼龄期粗枝云杉一级根比根长、总氮含量显著高于中龄期粗枝云杉一级根的相应指标,而一级根总碳含量及碳氮比则呈现出相反的趋势.因此,随着年龄的增加,粗枝云杉一级根的觅食效率可能存在下降趋势.但因其影响因素众多,且本研究仅选取两个生长阶段粗枝云杉作为研究对象,该结论仍需要更大年龄树木的研究数据来进一步论证.此外本研究发现,尽管除一级根外,粗枝云杉其余根序总氮、总碳、碳氮比、NSC及其组分随年龄增加未表现出具体的变化规律,但其结论的复杂性本身即表明年龄对粗枝云杉根系生理特性存在显著的影响.

在从觅食器官“总量”的角度定量表达粗枝云杉根系觅食能力的基础上,本研究基于根序分级理论,采用前五级根序比根长、碳氮含量、NSC及其组分含量等指标,从觅食过程“效率”的角度对研究对象根系觅食能力进行评价,并深入揭示细根内部各组分觅食能力的异质性.已有研究表明,根系比根长、总氮含量同根系觅食能力存在正相关关系^[27-30].本研究表明随着根序的增加,粗枝云杉前五级根系比根长、总氮含量呈显著下降趋势,说明一级根至五级根根系觅食能力逐渐下降,细根内部组分觅食能力存在显著异质性.其中,一级根比根长和总氮含量远远大于其他根序,是粗枝云杉细根内部觅食能力最高的部分.此外,本研究表明幼龄期粗枝云杉一级根比根长、总氮含量显著高于中龄期粗枝云杉一级根的相应指标,表明年龄对粗枝云杉根系觅食效率具有潜在的影响.树木根系中NSC及其组分含量可以表征其觅食过程的能量供应状况^[8].本研究表明,粗枝云杉前五级根序NSC及其组分含量较低,随根序增加无明显变化规律,各根序自身NSC储量无法成为其觅食过程的主要能量供应源,换言之,树木根系觅食过程能量供应依赖于前五级根系外其余根系的源源不断输入.上述结论从根系觅食能力角度丰富了我们对于根系结构与功能的认识.

致谢 感谢中国科学院成都生物研究所生态研究中心地下生态学学科组全体老师、同学在野外根系挖掘过程中的鼎力相助.

参考文献 [References]

- Silvertown J. Plant phenotypic plasticity and non-cognitive behavior [J]. *Trends Ecol Evol*, 1998, **13**: 255-256
- Kemmel SW, De Kroon H, Cahill JF, Mommer L. Improving the scale and precision of hypotheses to explain root foraging ability [J]. *Ann Bot*, 2008, **101**: 1295-1301
- Karban R. Plant behaviour and communication [J]. *Ecol Lett*, 2008, **11**: 727-739
- De Kroon H, Visser EJW, Huber H, Hutchings MJ. A modular concept of plant foraging behaviour: the interplay between local responses and systemic control [J]. *Plant Cell Environ*, 2009, **32**: 704-712
- Lucash MS, Eissenstat DM, Joslin JD, McFarlane KJ, Yanai RD. Estimating nutrient uptake by mature tree roots under field conditions: challenges and opportunities [J]. *Trees-Struct Funct*, 2007, **21**: 593-603
- Cheng S, Widden P, Messier C. Light and tree size influence belowground development in yellow birch and sugar maple [J]. *Plant Soil*, 2005, **270**: 321-330
- Cheng S. Lorentzian model of roots for understory yellow birch and sugar maple saplings [J]. *J Theor Biol*, 2007, **246**: 309-322
- Guo DL, Mitchell RJ, Hendricks JJ. 2004. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest [J]. *Oecologia*, **140**: 450-457
- Guo DL, Xia MX, Wei X, Chang WJ, Liu Y, Wang ZQ. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species [J]. *New Phytol*, 2008, **180**: 673-683
- Wells CE, Glenn DM, Eissenstat DM. Changes in the risk of fine-root mortality with age: a case study in peach, *Prunus persica* (Rosaceae) [J]. *Am J Bot*, 2002, **89**: 79-87
- Pregitzer KS, DeForest JL, Burton AJ, Allen MF, Ruess RW, Hendrick RL. Fine root architecture of nine North American trees [J]. *Ecol Monogr*, 2002, **72**: 293-309
- 刘庆, 林波. 全球气候变化对亚高山针叶林树木的影响[M]. 北京: 科学出版社, 2010 [Liu Q, Lin B. Effects of global climate change on subalpine coniferous forest trees [M]. Beijing: Science Press, 2010]
- 郭宁, 邢韶华, 姬文元, 崔国发, 汪明, 薛樵, 蒋先敏. 川西米亚罗林区冷杉林群落特征与生态因子的关系[J]. 生态学杂志, 2010, **29** (6): 1054-1060 [Guo N, Xing SH, Ji WY, Cui GF, Wang M, Xue Q, Jiang XM. Relationships between fir community characteristics and ecological factors in Miyaluo forest area of West Sichuan [J]. *Chin J Ecol*, 2010, **29** (6): 1054-1060]
- 胡蓉, 林波, 刘庆. 林窗与凋落物对人工云杉林早期更新的影响[J]. 林业科学, 2011, **47** (6): 24-29 [Hu R, Lin B, Liu Q. Effects of forest gaps and litter on the early regeneration of *Picea asperata* plantations [J]. *Sci Silv Sin*, 2011, **47** (6): 24-29]
- 张远东, 赵常明, 刘世荣. 川西米亚罗林区森林恢复的影响因子分析[J]. 林业科学, 2005, **41** (4): 189-193 [Zhang YD, Zhao CM, Liu SR. The influence factors of sub-alpine forest restoration in miyaluo, west sichuan [J]. *Sci Silv Sin*, **41** (4): 189-193]
- 何海, 乔永康, 刘庆, 吴彦, 林波. 亚高山针叶林人工恢复过程中生物量和材积动态研究[J]. 应用生态学报, 2004, **15** (5): 748-752 [He H, Qiao YK, Liu Q, Wu Y, Lin B. Dynamics of biomass and stem volume of *Picea asperata* stands in artificial restoration process of subalpine coniferous forest [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2004, **15** (5): 748-752]
- 李娇, 蒋先敏, 尹春英, 魏宇航, 刘庆. 不同林龄云杉人工林的根系分泌物与土壤微生物[J]. 应用生态学报, 2014, **25** (2): 325-222 [Li J, Jiang XM, Yin CY, Wei YH, Liu Qing. Root exudates and soil microbes in three *Picea asperata* plantations with different stand ages [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2014, **25** (2): 325-222]
- 四川植被协作组. 四川植被[M]. 成都: 四川人民出版社, 1980
- 孟宪宇. 测树学[M]. 3版. 北京: 中国林业出版社, 2006 [Meng XY. Forest mensuration [M]. 3rd ed. Beijing: Chinese Forestry Publishing

- House, 2006]
- 20 南宏伟, 贺秀斌, 鲍玉海, 王莉, 刘艳锋. 桑树根系对紫色土土壤抗剪强度的影响[J]. 中国水土保持, 2011 (8): 48-51 [Nan HW, He XB, Bao YH, Wang L, Liu YF. Influence of root system of *Morus alba* to shearing resistance of purple soil [J]. *Soil Water Convers Chin*, 2011 (8): 48-51]
 - 21 Yin CY, Pu XZ, Xiao QY, Zhao CZ, Liu Q. Effects of night warming on spruce root around non-growing season vary with branch order and month [J]. *Plant Soil*, 2014, **380**: 249-263
 - 22 Shi P, Körner C, Hoch G. End of season carbon supply status of woody species near the treeline in western China [J]. *Basic Appl Ecol*, 2006, **7**: 370-377
 - 23 严小龙. 根系生物学: 原理与应用[M]. 北京: 科学出版社, 2007 [Yan XL. Root biology: principles and applications [M]. Beijing: Science Press, 2007]
 - 24 Ostonen, PüTTSEPP Ü, BIEL C, Alberton O, Bakker MR, Löhmus K, Majdi H, Metcalfe D, Olsthoorn AFM, Pronk A, Vanguelova E, Weih M, Brunner I. Specific root length as an indicator of environmental change [J]. *Plant Biosyst*, 2007, **141**: 426-442
 - 25 Wang ZQ, Guo DL, Wang XR. Fine root architecture, morphology, and biomass of different branch orders of two Chinese temperate tree species [J]. *Plant Soil*, 2006, **288**: 155-171
 - 26 Guo DL, Mitchell RJ, Withington JM, Fan PP, Hendricks JJ. Endogenous and exogenous controls of root life span, mortality and nitrogen flux in a longleaf pine forest: root branch order predominates [J]. *J Ecol*, 2008, **96**: 737-745
 - 27 于立忠, 丁国泉, 史建伟, 于水强, 朱教君, 赵连富. 施肥对日本落叶松人工林细根直径、根长和比根长的影响[J]. 应用生态学报, 2007, **18** (5): 957-962 [Yu LZ, Ding GQ, Shi JW, Yu SQ, Zhu JJ, Zhao LF. Effects of fertilization on fine root diameter, root length and specific root length in *Larix kaempferi* plantation [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2007, **18** (5): 957-962]
 - 28 Burton AJ, Pregitzer KS, Ruess RW, Hendrick RL, Allen MF. Root respiration in North American forests: effects of nitrogen concentration and temperature across biomes [J]. *Oecologia*, 2002, **131**: 559-568
 - 29 Burton AJ, Jarvey JC, Jarvi MP, Zak DR. Chronic N deposition alters root respiration-tissue N relationship in northern hardwood forests [J]. *Global Change Biol*, 2012, **18**: 258-266
 - 30 Reich PB, Tjoelker MG, Pregitzer KS, Wright IJ, Oleksyn J, Machado JL. Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants [J]. *Ecol Lett*, 2008, **11**: 793-801
 - 31 Pregitzer KS, Kubiske ME, Yu CK, Hendrick RL. Relationships among root branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species [J]. *Oecologia*, 1997, **111**: 302-308
 - 32 Fan PP, Jiang YX. Nitrogen dynamics differed among the first six root branch orders of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii* during short-term decomposition [J]. *J Plant Res*, 2010, **123**: 433-438
 - 33 Kozłowski TT. Carbohydrate sources and sinks in woody plants [J]. *Bot Rev*, 1992, **58**: 107-222
 - 34 Koch KE. Carbohydrate-modulated gene expression in plants [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1996, **7**: 509-540
 - 35 Schulze ED. Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations [M]//Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H. Encyclopedia of plant physiology. Berlin: Springer-Verlag, 1982: 616-676
 - 36 于丽敏, 王传宽, 王兴昌. 三种温带树种非结构性碳水化合物的分配[J]. 植物生态学报, 2011, **35** (12): 1245-1255 [Yu LM, Wang CK, Wang XC. Allocation of nonstructural carbohydrates for three temperate tree species in Northeast China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2011, **35** (12): 1245-1255]