

黔中地区不同林龄马尾松群落细根功能性状及其异速生长关系

聂 坤,徐 明,文春玉,张 姣,张 健*

(贵州大学 生命科学院真菌资源研究所,贵州 贵阳 550025)

摘 要:细根作为植物吸收养分和水分的主要器官,其功能性状对森林生态系统功能具有重要影响。以黔中龙里县林场的马尾松林为对象,测定 3 个林龄马尾松林(25、37、52 a)群落中马尾松与优势灌木的 12 个根功能性状,分析随林龄变化根性状的异速生长关系。结果表明,随马尾松林龄增长,马尾松细根性状指标存在显著性变化;其中马尾松根长密度和根表面积密度随林龄增长表现为 52 a>25 a>37 a 的马尾松林;马尾松根生物量密度、根体积密度和根直径随林龄增长呈显著增加趋势,而比根长、比表面积和根组织密度随着林龄增长则呈现下降的变化趋势。不同林龄马尾松林下优势灌木组成结构存在显著差异,同种灌木的根长密度、比根长和比表面积随马尾松林龄变化存在显著性差异变化。马尾松的根生物量密度、根体积密度、比根长、比表面积和根直径随林龄增长存在显著的异速生长关系,这表明马尾松细根随林龄变化对资源获取利用的策略发生着改变;马尾松倾向于以更长的细根长度而不是更大的根表面积获取资源,相较于高林龄林分,低林龄林分马尾松林的马尾松根系有更高的比根长,表现出低投资高收益的生态策略。

关键词:马尾松;林龄;细根性状;异速生长

中图分类号:S718.5

文献标志码:A

文章编号:1001-7461(2022)06-0010-08

Fine Root Functional Traits and Its Allometric Growth Relationship of *Pinus massoniana* Forests Between Different Stand Ages in Central Guizhou

NIE Kun, XU Ming, WEN Chun-yu, ZHANG Jiao, ZHANG Jian*

(The Institute of Fungal Resources, Guizhou University, Guiyang 550025, Guizhou, China)

Abstract: As the main organ for plants to absorb nutrients and water, fine roots have important effects on the function of forest ecosystem. In this study, *Pinus massoniana* stands occurring in the Forest Farm of Longli County, located central Guizhou Province, were taken as the research object. Roots of *P. massoniana* and dominant shrubs were collected from the *P. massoniana* stands with different stand ages (25-, 37-, and 52-year-old). Twelve root functional traits were measured to analyze and the allometric growth relationship between stand age and root functional traits. The results showed that the fine root traits of *P. massoniana* changed significantly with the increase of stand age, and the increase of root length density and root surface area density with stand age was as follows: 52- > 25- > 37-year-old stand. The root biomass density, root volume density and root diameter of *P. massoniana* increased significantly with stand age, while the specific root length, specific surface area and root tissue density decreased with the age. The root length density, specific root length and specific surface area of the dominant shrub had significant differences with the change of stand age. The root biomass density, root volume density, specific root length, specific surface area and root diameter of *P. massoniana* showed a significant allometric relationship with stand age, which indicated that the strategies of resource acquisition and utilization of fine roots of *P. massoniana* changed

收稿日期:2021-11-09 修回日期:2022-01-14

基金项目:国家自然科学基金项目(31960234;31660150)。

第一作者:聂 坤。研究方向:植物生态学。E-mail:nienuk@163.com

*通信作者:张 健,博士,副教授,硕士生导师。研究方向:生态环境效益评价、微生物生态学。E-mail:zhangjian12102@163.com

with the change of stand age. In general, *P. massoniana* tended to acquire resources with longer fine root length rather than larger root surface area, and to accumulate biomass more rapidly in low-age stand than in high-age stand.

Key words: *Pinus massoniana*; stand age; fine root trait; allometry

植物功能性状(plant functional traits)是植物经过长期进化形成的一系列性状,这些性状能够反映植物与环境之间的关系,并对生态系统有一定的影响^[1-4]。常见的植物功能性状有叶片大小、植株高度、根系长度、直径和元素含量等,根系作为植物的营养器官,影响着植物体的生长发育和资源获取与利用^[5];同时,植物根系深植于土壤中,是与土壤环境接触面积最大器官,根功能性状可有效地反映植被对土壤环境变化的响应和植物对资源的分配与权衡。比根长(specific root length, SRL)是决定根系吸收水分和养分的能力的重要生理功能指标^[6],植物比根长越大意味着投入更少的生物量便可获得更高的资源获取效率^[7];在单位体积的土壤中,植物的根长密度(root length density, RLD)越大,其对水分和养分的吸收能力也越强;根生物量密度(root biomass density, RBD)是体现植物地下部分碳汇集能力的重要指标^[8];比根面积(specific roots surface area, SRSA)、根表面积密度(roots surface area density, RSAD)和根体积密度(root volume density, RVD)可反映植物根系与土体接触的紧密程度^[9];植物根组织密度(root tissue density, RTD)越大,根组织的伸展性和防御力越强^[10]。植物不可能通过单一性状的改变适应环境,而是通过多种性状的组合响应环境梯度的变化,所以研究多个性状更能反映植物与环境的关系。

马尾松(*Pinus massoniana*)作为广泛分布于我国南方地区的乡土树种^[11],其较强的环境适应能力和快速的生物量积累能力使其成为我国南方地区重要的经济用材和绿化先锋树种。马尾松根系的生长不仅取决于根系本身的形态结构,还受到外界环境因子的影响,而除了土壤类型、气候类型和海拔等因子外,林地的林龄对植物根性状也有显著影响^[12-13]。目前,许多学者从不同区域、林龄、演替类型、密度和土层深度等方面对马尾松根生物量、元素含量、细根的生产与周转和根系分布特征等开展了研究^[12-21],但对马尾松根功能性状的研究,尤其是对不同林龄马尾松根性状及其异速生长关系的研究较少。本研究以黔中山地丘陵区龙里县林场 25、37、52 a 马尾松人工林为研究对象,揭示马尾松林根性状随林龄的变化规律及其根性状间的异速生长特征,以为马尾松群落生态学理论及可持续经营管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

本研究区位于黔中地区龙里县林场,地理坐标为 106°56′36″—106°56′44″E, 26°26′39″—26°27′04″N, 海拔 1 100~1 300 m, 林场总面积约 13 万 hm²。位于黔中腹地、苗岭山脉中段,地势东南低,西北高,属中亚热带季风湿润气候^[22],年平均气温 14.8℃,最冷月均温 4.6℃,最热月均温 23.6℃,年均降雨量 1 100 mm,相对湿度 77%,年均日照时数 1 160 h,无霜期 280 d 以上,土壤主要为黄壤。

1.2 样地设置与调查

试验于 2021 年 5 月进行,在龙里县林场选择立地条件基本一致的 25、37、52 a 林龄马尾松人工林作为调查样地(表 1)。本研究参照《LY/T 2908—2017 主要树种龄级与龄组划分》,将调查的 25、37、52 a 马尾松林分别划分为近成熟林、成熟林和过成熟林。在每个林龄样地内设置 3 个 20 m×20 m 调查样方,样方间距离>20 m。样方内分别测定胸径≥5 cm 的植株的树高、胸径和冠幅。林下植被主要有油茶(*Camellia oleifera*)、铁仔(*Myrsine africana*)、红花杜鹃(*Rhododendron arboreum*)、小果南烛(*Lyonia ovalifolia*)、白栎(*Quercus fabri*)、山莓(*Rubus corchorifolius*)、铁芒箕(*Dicranopteris dichotoma*)、土牛膝(*Achyranthes aspera*)、红柳叶牛膝(*Achyranthes longifolia*)和长柄山蚂蝗(*Hylodesmum podocarpum*)等。

1.3 样品采集、处理及测定分析

马尾松的细根主要分布在 0~20 cm 土层中^[14-15],且在山地丘陵区则主要分布于 0~10 cm 土层中^[16]。本研究中选择 0~20 cm 为根系采样深度,在每个样方内选取 3 棵健康且长势均一的马尾松,以钉板法^[23]在每棵树的东南、北偏东 15°、西偏南 15°方向、距离树干 1 m 的区域采集 20 cm×20 cm×20 cm 立方土体的根系样品,每棵树的 3 个土体根系合并成 1 个样品,装入自封袋并做好标记。油茶的根系采集方法除采样距离为距树干 0.5 m 外,其他要求与马尾松一致。其余灌木采取全挖法采集植株根系。共采集 72 袋根系样品。所有采集到的样品放入装有冰袋的保温箱中带回实验室,用孔径为 0.8 mm 的筛子淘洗干净,根据外形、颜色、

表 1 不同林龄马尾松林样方概况

Table 1 The basic characteristics of *Pinus massoniana* plantations with different stand ages

样地序号	林龄/a	经纬度	海拔/m	坡位	坡度/(°)	坡向
1	25	106°56′40.83″E, 26°26′40.34″N	1 134	坡下	18	东南坡
2	25	106°56′38.27″E, 26°26′39.11″N	1 123	坡下	22	东南坡
3	25	106°56′42.99″E, 26°26′40.22″N	1 128	坡下	30	西南坡
4	37	106°56′43.41″E, 26°26′51.63″N	1 172	坡下	3	东南坡
5	37	106°56′41.56″E, 26°26′56.12″N	1 188	坡下	5	东南坡
6	37	106°56′43.41″E, 26°26′57.97″N	1 190	坡下	6	东南坡
7	52	106°56′36.03″E, 26°27′01.38″N	1 220	坡中	3	东北坡
8	52	106°56′37.96″E, 26°27′03.59″N	1 220	坡中	11	东南坡
9	52	106°56′38.42″E, 26°27′01.91″N	1 213	坡中	19	东南坡

气味等挑选出马尾松根系与油茶根系;马尾松的根较为粗糙,根系分支较少,根系表面多为灰褐色、周皮多为黄棕色,马尾松的根与其木材一样,常散发明显的松香味,而油茶的根系坚韧,根系表面较为光滑,常呈灰褐色,根系分支较多,不同根系的根直径较为接近,无特殊气味;将分选好的根系分装入自封袋置于低温冰箱(4℃)中保存直至测量时取出。

1.4 根系指标测定

按照 Pregitzer 等的分类标准进行根系分级^[24],最先端的根尖定义为 1 级根,2 个 1 级根交汇后的根定为 2 级根,2 个 2 级根交汇后的根定为 3 级根,依此类推一直延伸到 5 级根,本研究将 1~3 级根归为细根。扫描前挑选出 1~3 级根,用根系扫描仪(Epson Perfection V850 Pro)对选取的细根进行扫描,扫描完成后用根系图像分析软件(WinRHIZO Pro 2009b)分析细根根长(L, m)、直径(D, mm)、表面积(SA, m²)和体积(V, m³)等数据。烘干法测定根系的生物量(B, kg)。

将样品细根长度除以取样土体体积(0.000 8 m³)可得到单位土体内各根样的根长密度(RLD, m/m³),同理根表面积密度(RSAD, m²/m³)、根体积密度(RVD, m³/m³)、根生物量密度(RBD, kg/m³)分别为根表面积、根体积、细根干重除以单位土体体积得到;根组织密度(RTD, m/m³)由细根干重除以细根体积得到;比根长(SRL, m/kg)由细根长度除以细根干重得到;比根面积(SRSA, m²/kg)由细根表面积(m²)除以细根干重得到。

1.5 数据分析

使用 Microsoft Excel 2019 和 SPSS 26.0 进行数据分析。运用单因素方差分析方法(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较数据间的差异($P < 0.05$)。马尾松根性状间的异速生长关系分析参考陈国鹏^[25]的方法,数据先进行以 10 为底的对数转化以更接近正态分布,采用标准主轴回归

(SMA)以异速生长方程 $y = \beta x^{\alpha}$ 拟合根性状间的异速关系,将等式两边同时取对数得 $\lg y = \lg \beta + \alpha \lg x$, $\lg \beta$ 为异速常数, α 为异速指数, $\alpha = 1.0$ 代表因变量(y)和自变量(x)呈等速关系, $\alpha > 1.0$ 或 $\alpha < 1.0$ 时则表现为异速关系,不同林龄根性状异速指数再通过 Post-hoc 多重比较检验其异质性。利用 Origin 2019 b 软件作图。

2 结果与分析

2.1 不同林龄马尾松的细根性状特征

随林龄变化,马尾松细根性状指标除根比表面积(SRSA)和根组织密度(STD)外,其余均存在显著性差异(图 1)。其中,根长密度(RLD)和根表面积密度(RSAD)随林龄增长呈现先减小后增大的变化趋势;比根长(SRL)随林龄增长呈减小的变化趋势;52 a 林地马尾松 RSAD 显著大于 25 a 和 37 a 林地($P < 0.01$),SRL 表现为 25 a 林地显著大于 37 a 和 52 a 林地($P < 0.01$),这表明 25 a 马尾松有更多更长的一级细根;52 a 林地马尾松的根体积密度(RVD)、根生物量密度(RBD)和根直径(D)极显著大于 25 a 和 37 a 林地($P < 0.05$),这表明马尾松的粗根占比随林龄增长呈现显著增加的变化趋势。

2.2 不同林龄马尾松林林下优势灌木的细根性状特征

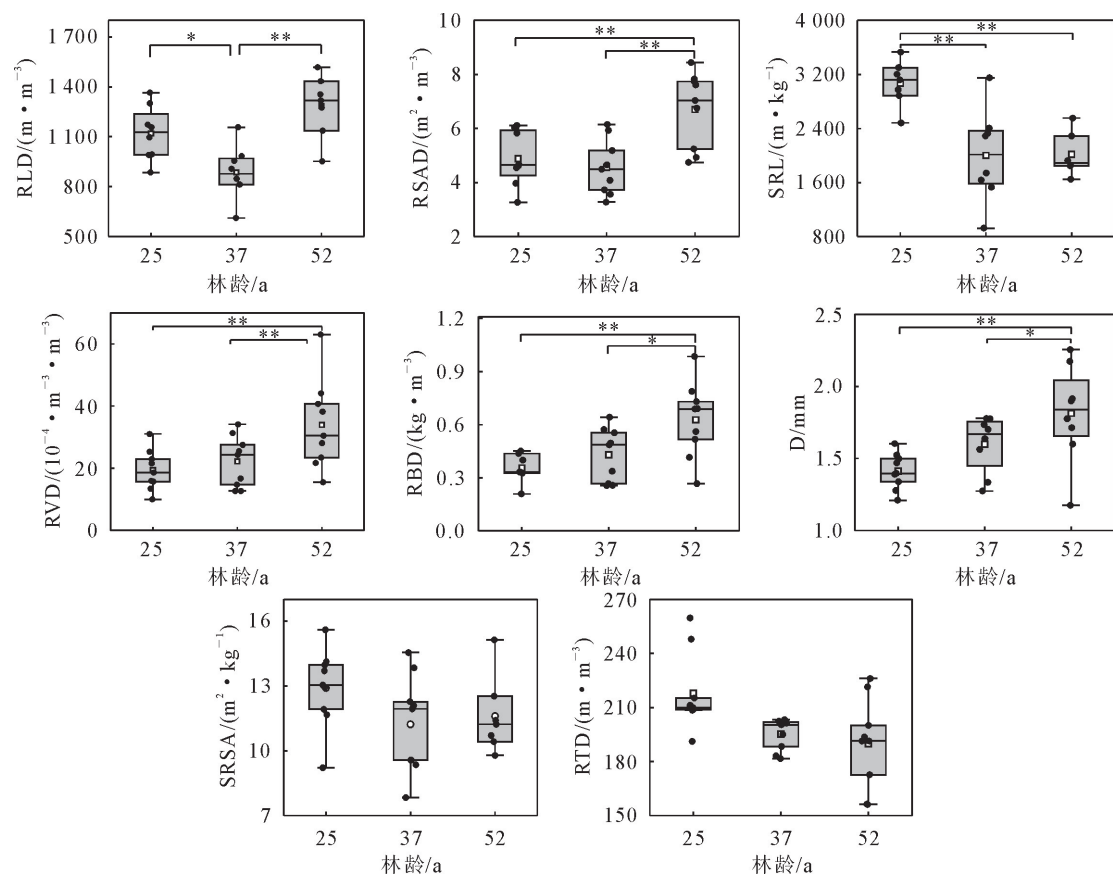
随林龄变化,马尾松林的林下优势灌木组成存在差异(表 2)。其中,25 a 马尾松林灌木层主要为红花杜鹃和铁仔,37 a 马尾松林油茶与铁仔为共优灌木,而 52 a 马尾松林地油茶是唯一的优势灌木。随马尾松林龄变化,同一优势灌木细根性状变化存在显著差异($P < 0.05$)。其中,25 a 马尾松林铁仔的根长密度、比根长和比表面积均显著大于 37 a 马尾松林($P < 0.05$),其根直径显著小于 37 a 马尾松林($P < 0.01$),铁仔的其他细根性状随林龄变化无显著差异;随马尾松林龄变化,油茶细根性状则表现

出与铁仔相反的变化趋势,表现为 52 a 马尾松林的根长密度、根表面积密度、根体积密度、比根长和比表面积均显著大于 37 a 马尾松林($P<0.05$),根直径和根组织密度随林龄变化均无显著差异。

2.3 不同林龄马尾松细根性状间的异速生长关系

随马尾松林龄增长,马尾松的根生物量密度(RBD)、根体积密度(RVD)、比根长(SRL)、比表面积(SRSA)和根直径(D)间存在显著的异速生长关系(图 2、表 3),且林龄对马尾松根性状间的异速生长关系的影响显著。其中,RBD、RVD 与 D 存在显著的正异速生长关系,其异速指数均呈现出 25 a>37 a>52 a 的变化趋势,SRL、SRSA 与 D 表现出显著的负

异速生长关系,但 3 个林龄的 SRL 与 D 的异速指数均显著<1.0,SRSA 与 D 呈现等速生长关系;RVD 与 RBD 随林龄增长表现出等速生长关系;SRSA 与 SRL 呈现正异速生长关系,3 个林龄间的异速指数均显著<1.0。SRL 及 SRSA 与 RBD 均呈现负异速生长关系,52 a 林 SRL 与 RBD 的异速指数显著<1.0,25、37 a 林与 1.0 无显著差异;SRSA 与 RBD 的异速指数与 SRL 与 RBD 呈现完全相反的趋势,为 25、37 a 林 SRSA 与 RBD 的异速指数均显著>1.0,52 a 林 α 与-1.0 无显著差异。多重比较显示,仅 RBD 与 D、RVD 与 D 和 SRL 与 RBD 间异速指数存在显著差异外,其余根性状间均无显著差异。



注:RLD 表示植物的根长密度;RSAD 表示根表面积密度;SRL 表示比根长;RVD 表示根体积密度;RBD 表示根生物量密度;D 表示根直径;SRSA 表示比根面积;RTD 表示根组织密度。* 表示 $P<0.05$; ** 表示 $P<0.01$ 。下同。

图 1 马尾松细根性状随林龄的变化特征

Fig. 1 Fine root traits of *Pinus massoniana* with different stand ages

表 2 不同林龄马尾松人工林林下灌木细根性状

Table 2 Fine root traits of understory shrubs in *P. massoniana* plantations with different stand ages

物种	林龄 /a	RBD /(kg·m ⁻³)	RLD /(m·m ⁻³)	RSAD /(m ² ·m ⁻³)	D/mm	RVD /(m ³ ·m ⁻³)	RTD /(kg·m ⁻³)	SRL /(m·kg ⁻¹)	SRSA /(m ² ·kg ⁻¹)
红花杜鹃	25	0.63±0.05	1 427.99±281.04	4.63±0.34	1.36±0.32	0.001 70±0.000 37	425.06±60.62	2 381.95±521.24	7.55±0.71
铁仔	25	0.72±0.06 a	1 704.95±233.53 a	6.15±0.54 a	1.25±0.06 b	0.002 00±0.000 15 a	359.36±7.41 a	2 399.47±270.71 a	8.63±0.51 a
	37	0.73±0.04 a	1 014.99±87.71 b	4.89±0.19 a	1.64±0.09 a	0.002 05±0.000 10 a	356.82±16.69a	1 427.22±172.52 b	6.80±0.46 b
油茶	37	0.31±0.05 b	1 653.29±364.34 b	4.61±0.85 b	0.98±0.05 a	0.001 13±0.000 14 b	264.17±14.94a	5 161.05±520.90 b	14.87±0.96 b
	52	0.56±0.07 a	3 914.69±481.95 a	11.00±1.17 a	0.93±0.02 a	0.002 54±0.000 23 a	220.86±14.69a	7 136.98±653.61 a	20.15±1.50 a

注:同列不同小写字母表示同种植物根性状指标在不同林龄马尾松林间差异显著($P<0.05$)。

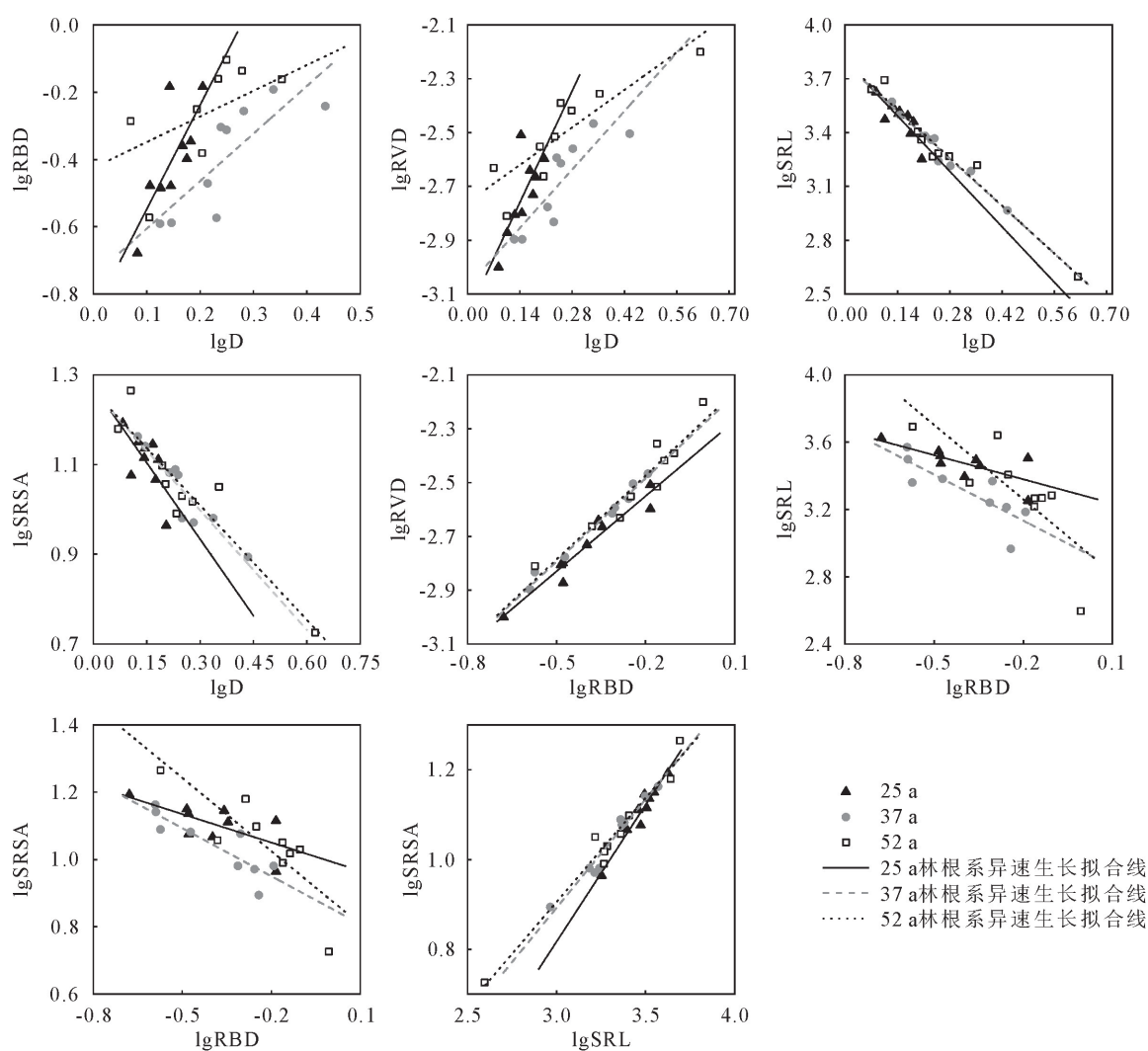


图2 不同林龄马尾松根性状的异速关系

Fig. 2 Allometric relationship of different stand ages for root traits of *P. massoniana*

2.4 马尾松林根功能性状指标间相关关系

Pearson 相关分析结果表明马尾松的根性状指标之间存在着显著性的相关关系(表4)。其中D与RTD、SRL和SRSA间呈极显著负相关关系($P < 0.01$);RVD与RTD、SRL和SRSA间呈显著的负相关关系($P < 0.05$);RLD与D也呈显著的负相关关系($P < 0.05$);而RBD与RSAD、D、RVD间、SRL与SRSA间均呈现极显著正相关关系($P < 0.01$),RBD与D、RLD与RSAD、RSAD与RVD间均呈现显著正相关关系($P < 0.05$)。

3 结论与讨论

黔中地区不同林龄马尾松细根性状间存在显著性差异;52 a马尾松群落中马尾松的根长密度、根表面积密度、根生物量密度、根体积密度均显著高于其他2个林龄;随林龄增长马尾松细根对资源获取利用的策略发生转变;总体上,马尾松倾向于以更长的

细根长度,而不是更大的根表面积获取资源;相较于高林龄马尾松林,低林龄马尾松林的马尾松根系有更高的比根长,表现出低投资高收益的生态策略。

马尾松的根性状与根系生长密切关联,根系生长主要受根系自身的根序、细根构型以及其化学组成等内在生理特性的影响,同时根系生长也会受到土壤理化性质、林龄、纬度、林分类型和菌根等外部环境因子的影响。乔木的细根长度和根表面积可直接地反映环境因子变化导致的根性状变化差异^[26],二者也是评价根系对水分和养分吸收能力的重要指标^[27],同时,根长密度与根表面积密度一般呈现出较为一致的时空变化规律。本研究表明马尾松的细根长度以及表面积都显著受到林龄变化的影响;随着林龄的增长,马尾松细根根长密度和根表面积密度呈先减小后增加的变化趋势,表现为52 a马尾松细根根表面积密度极显著大于25、37 a马尾松,25 a大于37 a马尾松。张成富等^[16]研究发现,45 a马尾

松成熟林的根长密度、根表面积密度均小于 30 a 近熟林,张晓等^[28]对北京不同林龄油松根系分布特征的研究发现,随着林龄增长,不同林龄油松的根长密度和根表面积密度均呈递减趋势,即近成熟林油松林地(35 a 林)根长密度与根表面积密度均大于成熟林(40 a 林和 57 a 林),与本研究中近熟马尾松林(25 a 林)大于成熟马尾松林(37 a 林)的变化趋势一致;52 a 林地的根长密度与根表面积密度达到最高,可能是过成熟林中,马尾松根系在土层中的富集更多,邸楠^[29]的研究发现毛白杨细根在土壤中的富集程度随着林龄增加而增大,同时生长年限越长,其二级及二级以上的根系越粗,所以过熟林中马尾松根数量和表面积相应增加,从而根长密度与根表面积密度显著增加。

表 3 不同林龄马尾松根性状的标准主轴回归(SMA)分析

Table 3 Analysis of standardized major axis regression (SMA) of root traits of *P. massoniana* for different stand ages

根性状	林龄/a	R^2	斜率(95%CI)	斜率多重比较	
				25 a 林地	37a 林地
RBD vs. D	25	0.59 *	4.021 (2.338,6.915) **		
	37	0.67 **	1.733 (1.056,2.847) *	*	
	52	0.54 *	1.043 (0.586,1.858) ^{ns}	**	ns
RVD vs. D	25	0.58 *	3.884(2.241,6.734) **		
	37	0.74 **	1.799(1.161,2.787) *	*	
	52	0.76 **	1.140(0.747,1.738) ^{ns}	**	ns
SRL vs. D	25	0.67 **	-2.691(-4.397,-1.647) **		
	37	0.96 **	-1.926(-2.290,-1.620) **	ns	
	52	0.96 **	-1.942(-2.309,-1.634) **	ns	ns
SRSA vs. D	25	0.45 *	-0.421(-0.785,-0.226) ^{ns}		
	37	0.88 **	-0.548(-0.843,-0.356) ^{ns}	ns	
	52	0.87 **	-0.878(-1.424,-0.541) ^{ns}	ns	ns
RVD vs. RBD	25	0.93 **	0.966(0.764,1.221) ^{ns}		
	37	0.99 **	1.038(0.939,1.146) ^{ns}	ns	
	52	0.90 **	1.092(0.830,1.438) ^{ns}	ns	ns
SRSA vs. SRL	25	0.94 **	0.629(0.507,0.781) **		
	37	0.96 **	0.493(0.415,0.587) **	ns	
	52	0.97 **	0.471(0.400,0.555) **	ns	ns
SRL vs. RBD	25	0.51 *	-0.669(-1.208,-0.370) ^{ns}		
	37	0.67 **	-1.111(-1.815,-0.680) ^{ns}	ns	
	52	0.62 *	-1.861(-3.142,-1.103) *	*	ns
SRSA vs. RBD	25	0.45 *	-0.421(-0.785,-0.226) **		
	37	0.75 **	-0.548(-0.843,-0.356) *	ns	
	52	0.68 **	-0.878(-1.424,-0.541) ^{ns}	ns	ns

注:CI 代表置信区间,ns 代表 $P>0.05$; * 代表 $P<0.05$; ** 代表 $P<0.01$ 。 R^2 为回归关系的显著性,斜率为与 1.0 的差异显著性,斜率多重比较为斜率的组间差异显著性。

表 4 不同林龄马尾松的根性状间相关关系

Table 4 Correlation coefficients among fine root traits of *P. massoniana* for different stand ages

	RBD	RLD	RSAD	D	RVD	RTD	SRL
RLD	0.236						
RSAD	0.828 **	0.735 *					
D	0.741 *	-0.428	0.276				
RVD	0.967 **	0.079	0.724 *	0.857 **			
RTD	-0.543	0.327	-0.230	-0.827 **	-0.714 *		
SRL	-0.630	0.562	-0.114	-0.873 **	-0.677 *	0.595	
SRSA	-0.647	0.525	-0.136	-0.850 **	-0.672 *	0.511	0.988 **

不同林龄林分马尾松地下细根生物量的增长与林龄呈正相关,本研究中,根系生物量随林龄的增长而增加;与高祥^[17]对龙里不同林龄马尾松林的研究结果和韩畅等^[12]对广西不同林龄马尾松林的研究结果一致,曹小玉等^[30]的研究也表明马尾松树干与根的生物量随龄林的增加而增加;肖欣等^[18]的研究

也表明,天然马尾松林细根生物量大小表现为:过熟林>成熟林>近熟林;此外,云南松^[31]及松科其他树种^[32-34]也有相似的变化规律。本研究还表明,龙里县马尾松细根体积密度和直径随林龄的变化趋势与根生物量密度一致,即随着林龄的增大而显著增加,而有研究表明,林龄对贵州山地丘陵区马尾松细根直径和根表面积密度无显著影响^[16];这种差异性可能与本研究以根序法划分细根有关,许多研究表明,仅通过根直径定义细根通常会忽略根系形态和结构的多样性^[24,35-36],马尾松细根从幼苗发育为成熟或过熟林木的过程中,其2~3级根的直径变化差异显著,所以根序法划分细根的方法比仅以直径划分细根的方法能更有效地保留各级根系的功能特性^[24],但同时也导致本研究结果与其他研究方法得出的结果存在差异。

随着林龄的增长,不同林下植被的根性状变化趋势不同。本研究表明,铁仔的根长密度、比根长及比表面积均随林龄的增长而减小,根直径随林龄的增长而减小;油茶的根生物量密度、根长密度、根表面积密度、根体积密度、比根长及比表面积均随林龄的增长而增加。这种截然相反的变化趋势可能是由于林下植被物种结构组成、林分结构组成和种间差异造成的;25 a林地植被多样性最高,灌木普遍为较低矮,同时乔木层郁闭度较低,37 a林地林下灌木物种多样性降低,油茶和铁仔占优势地位,马尾松和油茶占据大部分生态位,而52 a林地林下油茶占绝对的优势地位,物种组成单一,所以相较于25 a林地,37 a林地的铁仔生长受到抑制,根长等根性状也显著小于低林龄,52 a林地的油茶在灌木层没有其他竞争者,根生物量和根长等根性状显著高于37 a林地。

异速生长关系可以描述各生物性状间的相对生长速率^[37]。本研究发现,马尾松细根的根生物量密度(RBD)、根体积密度(RVD)、比根长(SRL)、比表面积(SRSA)及根直径(D)间存在显著的异速生长关系。25 a林地的RBD与D、RVD与D的异速生长指数分别为4.021、3.884,极显著 >1 ,37 a林地的RBD与D、RVD与D的异速生长指数分别为1.733、1.799,显著 >1.0 ,而52 a林地呈等速生长关系,表明林龄越小,根系生物量和体积的积累速度越快,许多研究也表明,幼龄林生长速度快、根系的代谢更旺盛^[38]。3个林分中马尾松细根比根长与直径存在极显著负相关关系,异速生长指数为 $-1.93 \sim -2.69$,周永姣等^[39]也发现黄山松的SRL与D呈显著负相关,其异速生长指数为 -1.81 。SRSA与D呈负异速生长关系。研究还发现,不同林龄间的RVD与RBD均呈等速生长关系且斜率

相近,说明马尾松根系体积的增加与生物量的增长存在高度的一致性。SRSA与SRL是一对相关性极强的根性状,能有效地表征根系的资源获取策略^[40],随林龄的增长,SRSA与SRL的异速生长指数分别为0.629、0.493和0.471,均极显著 <1.0 ,且各林龄的该异速生长指数无显著差异,表明3个林龄SRL的增长速率均显著大于SRSA的增长速率,马尾松更倾向于增加根系的长度以获取资源,与已有研究结果一致^[38]。

参考文献:

- [1] GITAY H, NOBLE I R. What are functional types and how should we seek them[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1997: 3-19.
- [2] DIAZ S, CABIDO M, CASANOVES F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale[J]. Journal of Vegetation Science, 1998, 9(1): 113-122.
- [3] CHATURVEDI R K, RAGHUBANSHI A S, SINGH J S. Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: a review[J]. Journal of Biosciences, 2011, 36(5): 963-981.
- [4] VIOLLE C, NAVAS M L, VILE D, *et al.* Let the concept of trait be functional! [J]. Oikos, 2007, 116: 882-892.
- [5] GUO D L, MITCHELL R J, HENDRICKS J J. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest[J]. Oecologia, 2004, 140(3): 450-457.
- [6] 韦兰英, 上官周平. 黄土高原白羊草、沙棘和辽东栎细根比根长特性[J]. 生态学报, 2006, 26(12): 4164-4170.
WEI L Y, SHANGGUAN Z P. Specific root length characteristics of three plant species, *Bothriochloa ischaemum*, *Hippophae rhamnoides* and *Quercus liaotungensis* in the Loess Plateau[J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(12): 4164-4170. (in Chinese)
- [7] EISSENSTAT D M. Costs and benefits of constructing roots of small diameter[J]. Journal of Plant Nutrition, 1992, 15(6-7): 763-782.
- [8] 李瑞霞, 凌宁, 郝俊鹏, 等. 林龄对侧柏人工林碳储量以及细根形态和生物量的影响[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2013, 37(2): 21-27.
LI R X, LING N, HAO J P, *et al.* Effects of stand ages on carbon storage, fine root morphology and biomass in *Platycladus orientalis* plantation[J]. Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition, 2013, 37(2): 21-27. (in Chinese)
- [9] 徐少君, 曾波, 类淑桐, 等. 三峡库区几种耐水淹植物根系特征与土壤抗水蚀增强效应[J]. 土壤学报, 2011, 48(1): 160-167.
XU S J, ZENG B, LEI S T, *et al.* Root features of several flooding-tolerant plants and their roles in enhancing anti-erodibility of the soil in Three Gorges Reservoir Region[J]. Acta Pedologica Sinica, 2011, 48(1): 160-167. (in Chinese)
- [10] CRAINE J M, FROEHLE J, TILMAN D G, *et al.* The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species

- and relative abundance along fertility and disturbance gradients[J]. *Oikos*, 2001, 93(2): 274-285.
- [11] 丁波, 丁贵杰, 张耀荣. 密度调控对马尾松人工林生态系统碳储量的影响[J]. 西北林学院学报, 2016, 31(3): 197-203.
DING B, DING G J, ZHANG Y R. Effects of density regulation on carbon storage of *Pinus massoniana* plantation ecosystem[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2016, 31(3): 197-203. (in Chinese)
- [12] 韩畅, 宋敏, 杜虎, 等. 广西不同林龄杉木、马尾松人工林根系生物量及碳储量特征[J]. 生态学报, 2017, 37(7): 2282-2289.
HAN C, SONG M, DU H, *et al.* Biomass and carbon storage in roots of *Cunninghamia lanceolata* and *Pinus massoniana* plantations at different stand ages in Guangxi[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(7): 2282-2289. (in Chinese)
- [13] 梁月明, 潘复静, 马姜明, 等. 不同林龄和密度马尾松人工林针叶和根系的生态化学计量特征[J]. 广西植物, 2021, 41(9): 1497-1580.
LIANG Y M, PAN F J, MA J M, *et al.* Ecological stoichiometry characteristics of needle leaves and roots in different age and density stands of *Pinus massoniana* plantations [J]. *Guihaia*, 2021, 41(9): 1497-1508. (in Chinese)
- [14] 程瑞梅, 王瑞丽, 肖文发, 等. 三峡库区马尾松根系生物量的空间分布[J]. 生态学报, 2012, 32(3): 823-832.
CHENG R M, WANG R L, XIAO W F, *et al.* Spatial distribution of root biomass of *Pinus massoniana* plantation in Three Gorges Reservoir Area, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(3): 823-832. (in Chinese)
- [15] 宋尊荣, 秦佳双, 李明金, 等. 南亚热带马尾松人工林根系生物量分布格局[J]. 广西师范大学学报: 自然科学版, 2020, 38(1): 149-156.
SONG Z R, QIN J S, LI M J, *et al.* Study on root biomass of *Pinus massoniana* plantations in subtropical China[J]. *Journal of Guangxi Normal University: Nature Science Edition*, 2020, 38(1): 149-156. (in Chinese)
- [16] 张成富, 何腾兵, 杨威, 等. 高原山地丘陵区马尾松近成熟林和成熟林细根的垂直分布特征[J]. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2020, 49(6): 789-795.
ZHANG C F, HE T B, YANG W, *et al.* Vertical distribution characteristics of fine roots of near-mature and mature *Pinus massoniana* plantations in hilly areas in plateau mountainous region[J]. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University: Natural Science Edition*, 2020, 49(6): 789-795. (in Chinese)
- [17] 高祥. 不同马尾松人工林根系生物量及空间分布[D]. 贵阳: 贵州大学, 2014.
- [18] 肖欣, 韩天一, 欧阳勋志. 天然马尾松林细根生物量分布及其与土壤理化性质相关性研究[J]. 西部林业科学, 2015, 44(3): 61-67.
XIAO X, HAN T Y, OUYANG X Z. Fine root biomass distribution and its relationship with soil in *Pinus massoniana* natural forest[J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2015, 44(3): 61-67. (in Chinese)
- [19] 李相君. 目标树经营对马尾松人工林细根形态、生物量及碳氮分布格局的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2019.
- [20] 王娜, 沈雅飞, 程瑞梅, 等. 三峡库区马尾松细根生产和周转及其影响因子[J]. 应用生态学报, 2017, 28(12): 3827-3832.
WANG N, SHEN Y F, CHENG R M, *et al.* Fine root production and turnover of *Pinus massoniana* and their influencing factors in the Three Gorges Reservoir Area, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28(12): 3827-3832. (in Chinese)
- [21] 王娜, 程瑞梅, 肖文发, 等. 三峡库区马尾松不同直径细根分解动态及其影响因素[J]. 应用生态学报, 2017, 28(2): 391-398.
WANG N, CHENG R M, XIAO W F, *et al.* Dynamics of fine root decomposition and its affecting factors of *Pinus massoniana* in the Three Gorges Reservoir Area, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28(2): 391-398. (in Chinese)
- [22] 陈进. 贵州马尾松外生菌根真菌多样性及分布特征研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2020.
- [23] 郭其强, 李江荣, 边巴多吉, 等. 植物根系研究方法综述[J]. 吉林农业, 2015(17): 122-123.
- [24] 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.
- [25] 陈国鹏. 沙柳丛生枝异速生长关系与数量动态研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016.
- [26] JACKSON R B, MOONEY H A, SCHULZE E D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1997, 94(14): 7362-7366.
- [27] MICHAEL B L, MAREK J K, MICHAEL A S, *et al.* Age-related changes in survival and turnover rates of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) fine roots[J]. *Tree Physiology*, 2018, 38(6): 865-876.
- [28] 张晓, 黄晓强, 信忠保, 等. 北京山区不同林分林下植被根系分布特征及其影响因素[J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(4): 51-57.
ZHANG X, HUANG X Q, XIN Z B, *et al.* Distribution characteristics and its influencing factors of understory vegetation roots under the typical plantations in mountainous area of Beijing[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2018, 40(4): 51-57. (in Chinese)
- [29] 邸楠. 毛白杨根系性状时空变异及土壤水分吸收利用特征与机制[D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- [30] 曹小玉, 杨文龙, 刘悦翠. 马尾松林生态系统碳贮量研究[J]. 西北林学院学报, 2012, 27(5): 45-49.
CAO X Y, YANG W L, LIU Y C. Carbon storage quantity of *Pinus massoniana* ecosystem[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2012, 27(5): 45-49. (in Chinese)
- [31] 邓坤枚, 罗天祥, 张林, 等. 云南松林的根系生物量及其分布规律的研究[J]. 应用生态学报, 2005, 16(1): 21-24.
DENG K M, LUO T X, ZHANG L, *et al.* Root biomass of different stand-age *Pinus yunnanensis* forests and its distribution pattern in different soil depths [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(1): 21-24. (in Chinese)
- [32] VANNINEN P, YLITALO H, SIEVÄNEN R, *et al.* Effects of age and site quality on the distribution of biomass in scots pine (*Pinus sylvestris* L.) [J]. *Trees-Structure & Function*, 1996, 10(4): 231-238.

- [51] 王敦,张强,翟少伟.昆虫源蛋白质、壳聚糖、脂肪酸在动物营养和饲料中的应用研究与前景[J].西北林学院学报,2006(4):135-138.
WANG D,ZHANG Q,ZHAI S W. Advance in the application of insect protein, chitosan and fatty acids to animal nutrition and feed[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2006(4):135-138. (in Chinese)
- [52] 谢寿安,吕淑杰,袁锋,等.我国昆虫生态学的研究与展望[J].西北林学院学报,2002(1):51-54.
XIE S A,LÜ S J,YUAN F, *et al.* Review the past and look forward to the future of insect ecology in China[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2002(1):51-54. (in Chinese)
- [53] JIN B,ZHAO Y,LIU P, *et al.* The direct regulation of Aalb *dsx* on AalVgR is indispensable for ovarian development in *Aedes albopictus*[J]. Pest Management Science, 2021, 77(4): 1654-1667.
- [54] WAHLI W,DAWID I B,RYFFEL G U, *et al.* Vitellogenesis and the vitellogenin gene family [J]. Science, 1981, 212(4492):298-304.
- [55] QIAN C,LIU C,ZHU B, *et al.* Identification and expression analysis of vitellogenin from silk-producing insect, *Actias se-lene* Hubner[J]. African Journal of Biotechnology, 2011, 10(6):999-1010.
- [56] ZHU S,LIU F,ZENG H, *et al.* Insulin/IGF signaling and TORC1 promote vitellogenesis via inducing juvenile hormone biosynthesis in the *American cockroach* [J]. Development, 2020, 147(20).
- [57] GUY D,FRANZ E. The vitellogenin of *Leucophaea mad-rae*; Synthesis as a large phosphorylated precursor[J]. Insect Biochemistry, 1987, 17(3):401-415.
- [58] RAIKHEL A S,DHADIALLA T S. Accumulation of yolk proteins in insects oocytes[J]. Annual Review of Entomology, 1992, 37:217-251.
- [59] SAPPINGTON T W,RAIKHEL A S. Molecular characteristics of insects vitellogenins and vitellogenin receptors[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 1998, 28(5-6):277-300.
- [60] ROY S,SAHA T T,ZOU Z, *et al.* Regulatory pathways controlling female insects reproduction[J]. Annual Review of Entomology, 2018, 63:489-511.
- [61] DAI L,ZHENG J,WANG Y, *et al.* Survival physiology and sex ratio of the Chinese white pine beetle *Dendroctonus ar-mandi* (Coleoptera: Scolytinae) during host colonization and overwintering[J]. Bulletin of Entomological Research, 2020, 110(1):115-122.
- [62] KIJIMOTO T,MOCZEK A P,ANDREWS J. Diversification of *doublesex* function underlies morph-, sex-, and species-specific development of beetle horns[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(50):20526-20531.
- [63] ITO Y,HARIGAI A,NAKATA M, *et al.* The role of *doublesex* in the evolution of exaggerated horns in the Japanese rhinoceros beetle[J]. European Molecular Biology Organization Reports, 2013, 14(6):561-567.
- [64] GOTOH H,MIYAKAWA H,ISHIKAWA A, *et al.* Developmental link between sex and nutrition; *doublesex* regulates sex-specific mandible growth via juvenile hormone signaling in stag beetles[J]. PLoS Genetics, 2014, 10(1):e1004098.

(上接第 17 页)

- [33] HELMISAARI H S,MAKKONEN K,KELLOMKI S, *et al.* Below- and above-ground biomass, production and nitrogen use in scots pine stands in Eastern Finland[J]. Forest Ecology & Management, 2002, 165(1):317-326.
- [34] VOGT K A,MOORE E E,VOGT D J, *et al.* Conifer fine root and mycorrhizal root biomass within the forest floors of Douglas-fir stands of different ages and site productivities[J]. Revue Canadienne De Recherche Forestière, 2011, 13(13):429-437.
- [35] ESTRADA L R V,CARABALLO V V,RUTH L E, *et al.* Root anatomy, morphology, and longevity among root orders in *Vaccinium corymbosum* (Ericaceae)[J]. American Journal of Botany, 2008, 95(12):1506-1514.
- [36] 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 Phytol, 2015, 207(3):505-518.
- [37] 韩文轩,方精云.幂指数异速生长机制模型综述[J].植物生态学报,2008,32(4):951-960.
HAN W X,FANG J Y. Review on the mechanism models of allometric scaling laws: 3/4 VS. 2/3 power[J]. Journal of Plant Ecology (Chinese Version), 2008, 32(4):951-960. (in Chinese)
- [38] 苏瑾,王迪海.黄土区不同林龄刺槐人工林细根的衰老生理特征[J].生态学报,2016,36(14):4423-4429.
SU J,WANG D H. Physiological characteristics and senescence of fine roots in *Robinia pseudoacacia* plantations of different forest ages in the Loess Plateau[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(14):4423-4429. (in Chinese)
- [39] 周永姣,程林,王满堂,等.武夷山不同海拔黄山松细根性状季节变化[J].生态学报,2019,39(12):4530-4539.
ZHOU Y J,CHENG L,WANG M T, *et al.* Seasonal changes of fine root traits in *Pinus taiwanensis* hayata at different altitudes in the Wuyi Mountains[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(12):4530-4539. (in Chinese)
- [40] CORNELISSEN J H C,LAVOREL S,GARNIER E, *et al.* A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. Australian Journal of Botany, 2003, 51(4):335-380.