

# 繁殖方式对杉木根系不同序级生物量、形态性状及碳氮含量的影响

李林鑫<sup>1,2</sup>, 杨贵云<sup>1,2</sup>, 董强<sup>1,2</sup>, 郭昊澜<sup>1,2</sup>, 李明<sup>1,2</sup>, 马祥庆<sup>1,2</sup>, 吴鹏飞<sup>3,2\*</sup>

(1.福建农林大学林学院,福建 福州 350002; 2.国家林业草原局杉木工程技术研究中心,福建 福州 350002)

**摘要:**【目的】了解繁殖方式对杉木幼苗根系不同序级生物量分配及生长的影响,有利于认识杉木因繁殖方式影响幼苗个体根系早期发育水平及生长策略的差异。【方法】以种子萌发、组织培养和无性扦插等繁殖方式培育1年的杉木幼苗为研究对象,测定比较杉木根系不同序级生物量、形态性状与组织碳氮含量的差异,并分析根系生物量不同序级测定指标之间的内在关系,探究杉木幼苗因繁殖方式影响根系早期生长策略的差异性。【结果】(1)不同繁殖方式培育的杉木幼苗根冠比差异达显著水平( $P<0.05$ ),表现为扦插苗>实生苗>组培苗。从同一序级根系生物量分配情况来看,扦插苗1级根生物量( $0.68\pm 0.13\text{g}$ )分别是实生苗和组培苗的4.31倍、1.09倍;组培苗2-4级根生物量显著大于实生苗与扦插苗,分别为 $1.19\pm 0.21\text{g}$ 、 $1.63\pm 0.19\text{g}$ 、 $1.82\pm 0.27\text{g}$ ,组培苗与扦插苗根系不同序级生物量积累速率更快。(2)随着根序级别的增加,杉木实生苗、组培苗与扦插苗根的平均直径、组织密度、C含量及C/N逐渐增大,比表面积、比根长与N含量变化与之相反。(3)杉木实生苗通过4级根生长来支配1-2级根延伸,其4级根生物量、1-2级根比表面积显著大于组培苗与扦插苗;但杉木组培苗与扦插苗根系不同序级的功能水平要高于实生苗,主要通过提高1级根长度来增强对资源的吸收利用,1级根比根长显著大于实生苗。(4)组培苗与扦插苗1-2级根N含量显著高于实生苗,但3-4级根N含量显著低于实生苗;组培苗1-4级根C含量显著低于实生苗与扦插苗;组培苗与扦插苗1级根C/N显著小于实生苗。(5)实生苗根系生物量在1级根上与组织C、N,2-3级根上与形态性状,4级根上与两者均具有显著关系;组培苗、扦插苗根系生物量在1-2级根上与形态性状,3-4级根上分别与形态性状,组织C、N具有显著关系。【结论】不同繁殖方式培育的杉木幼苗根系早期发育水平存在差异,实生苗根系具有探索寻觅土壤空间资源的生长策略;组培苗与扦插苗根系功能作用相似,表现出增强对已占据空间资源吸收利用效率的生长策略。充分考虑杉木根系发育水平对全株生长的影响,以选择适宜繁殖方式培育的幼苗进行造林,能更好提高造林质量。

**关键词:** 杉木; 繁殖方式; 根序; 生物量分配; 形态构建特征; 生长策略

## Effects of propagation methods on biomass, morphological traits and carbon and nitrogen contents of different orders of Chinese fir roots

LI Linxin<sup>1,2</sup>, YANG Guiyun<sup>1,2</sup>, DONG Qiang<sup>1,2</sup>, GUO Haolan<sup>1,2</sup>, LI Ming<sup>1,2</sup>, MA Xiangqing<sup>1,2</sup>, WU Pengfei<sup>1,2\*</sup>

(1. College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou, Fujian 350002, China; 2. Chinese Fir Engineering Technology Research Center of State Forestry Administration, Fuzhou, Fujian 350002, China)

**Abstract:** 【Objective】 Understanding the effects of propagation methods on the biomass allocation and growth of different order roots of Chinese fir saplings is helpful to understand the differences in the early development level and growth strategies of individual roots of Chinese fir saplings due to propagation methods. 【Method】 Chinese fir saplings cultivated for 1 year by seed germination, tissue culture and rooted cutting were used as the research objects to determine and compare the differences in biomass, morphological traits

基金项目: 国家重点研发计划项目(2021YFD2201304-05)资助。

\*吴鹏飞为通讯作者。

and tissue carbon and nitrogen content of Chinese fir roots at different order levels, and analyze the internal relationships among the measurement indexes of root biomass at different order levels, so as to explore the differences in the influence of propagation methods on early root growth strategies of Chinese fir saplings. 【Result】 (1)The root shoot ratio of Chinese fir saplings cultured by different propagation methods had a significant difference ( $P<0.05$ ), and the results showed that rooted cutting> seed germination>tissue culture seedlings. According to the distribution of root biomass in the same sequence, the root biomass ( $0.68\pm 0.13\text{g}$ ) of the first grade of rooted cuttings was 4.31 times and 1.09 times that of the seed germination and tissue culture, respectively. The root biomass of tissue culture at grades 2-4 was significantly higher than that of seed germination and rooted cuttings,  $1.19\pm 0.21\text{g}$ ,  $1.63\pm 0.19\text{g}$  and  $1.82\pm 0.27\text{g}$ , respectively. The biomass accumulation rate of tissue culture and rooted cuttings was faster. (2)With the increase of root order level, the average diameter, tissue density, C content and C/N of the roots of Chinese fir seed germination, tissue culture and rooted cuttings gradually increased, while the changes of specific surface area, specific root length and N content were opposite. (3)Chinese fir seed germination dominated 1-2 root extensions through 4-grade root growth, and their 4-grade root biomass and 1-2 grade root specific surface area were significantly larger than those of tissue culture and rooted cuttings. However, the functional level of different order roots of tissue culture and rooted cuttings was higher than that of seed germination, and the absorption and utilization of resources were enhanced mainly by increasing the root length of grade 1, and the root length of grade 1 was significantly greater than that of seed germination. (4) The N content of 1-2 roots of tissue culture and rooted cuttings was significantly higher than that of seed germination, but the N content of 3-4 roots was significantly lower than that of seed germination. The C content of 1-4 roots of tissue culture was significantly lower than that of seed germination and rooted cuttings. The C/N of grade 1 order roots of tissue culture and rooted cuttings was significantly lower than that of seed germination. (5)The root biomass of seed germination was related to grade 1 order roots tissue C, N, 2-3 roots of the morphological traits, 4 roots has significant relationship with both of them. The root biomass of tissue culture and rooted cuttings had significant relationship with morphological traits at 1-2 roots, and with morphological traits, tissue C and N at 3-4 roots, respectively. 【Conclusion】 There are differences in the early development level of Chinese fir saplings cultivated by different propagation methods, and the roots of seed germination have the growth strategy of exploring soil space resources. The root function of tissue culture is similar to that of rooted cuttings, showing a growth strategy to enhance the absorption and utilization efficiency of occupied space resources. Fully considering the influence of the root development level of Chinese fir on the growth of the whole plant, the quality of afforestation can be better improved by selecting saplings cultivated in suitable propagation methods for afforestation.

**Key words:** *Cunninghamia lanceolata*; propagation methods; root orders; biomass allocation; morphological structure characteristics; growth strategy

利用种子萌发、组织培养和扦插等繁殖方式可实现延续物种目的, 但不同繁殖方式培育的植物后代个体外观形态、资源获取与环境适应能力存在差异(Pokhrel *et al.*, 2021)。与植物其他营养器官相比, 根系作为植物与外界进行物质与能量交换的关键器官, 当土壤有限资源匮乏时, 根系将获得更多生物量, 且具有较大形态可塑性(Greinwald *et al.*, 2021; Wen *et al.*, 2022)。特别是, 根系通常由多个分支等级(序级)组成, 在林木幼苗早期发育过程中, 根系不同序级生物量单位投资比例、形态结构与资源吸收利用效率等方面均具有较大差异(Chen *et al.*, 2013; Addo-Danso *et al.*, 2020)。根系不同序级形态建成将向着利于吸收更多土壤资源的生长策略转变(周永姣等, 2020)。由于根系不同序级形态架构建成中碳(C)成本存在差异, 根系生物量在不同分支等级之间表现出不同的分配策略(Asaah *et al.*, 2012; Ma *et al.*, 2021)。因此, 从繁殖方式角度揭示根系生物量在不同序级上的分配格局及形态性状差异对全面认识根系长期适应环境过程中的生存特性具有重要意义。

杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 速生、常绿, 具有产量高、材质优良等特点, 是我国人工造林面积最大的针叶树种(国家林业和草原局, 2019)。在长期进化与适应环境变化过程中, 杉木可通过调整根系的长度、体积等形态结构及其生物量分配格局来提高对土壤有限养分资源的高效吸收与利用(邹显花等, 2016)。研究表明, 不同繁殖方式培育的杉木幼苗根系空间分布特征存在差异, 实生苗通过构建垂直方向上的主根使根系呈鱼尾形分支结构, 组培苗与扦插苗萌生的侧根使根系呈叉状分支结构(Li *et al.*, 2022)。组培苗与扦插苗侧根具有较强发育及生长能力与其繁殖方式密切相关。Albrecht 等(2017)认为通过无性繁殖的幼苗可将更多生物量投资用于支撑侧根形态构建; 张吉玲等(2021)研究发现, 不同繁殖方式培育的杉木幼苗根系内源激素水平存在差异, 进而影响根系的生长发育, 杉木根系将构建出不同的形态特征(Wei *et al.*, 2016)。可见, 不同繁殖方式培育的杉木幼苗在表型性状、生理特性及对环境表现出的潜在适应能力等方面具有明显差异, 对土壤有限资源吸收利用效率也不同。那么, 不同繁殖方式培育的杉木幼苗根系不同分支等级(序级)构建中资源的配置与获取策略是否具有差异? 目前较少从林木根系不同序级形态可塑性及生物量分配格局变化的角度出发, 探讨不同繁殖方式培育的杉木幼苗根系早期生长发育与形态构建特征的内在关系, 一定程度上限制了人们对杉木幼苗根系生长策略的认识。

鉴于此, 本文以杉木实生苗、组培苗与扦插苗为研究对象, 采用室内沙培盆栽模拟试验研究繁殖方式对杉木幼苗根系不同序级生物量分配格局、形态性状及组织 C、氮(N)含量的影响, 探究不同繁殖方式培育的杉木幼苗在相同生长环境下根系的生长策略, 以期对杉木幼苗个体根系早期生长发育研究与造林时适宜繁殖方式选择提供科学依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料

2021 年 5 月, 选择不同繁殖方式培育的长势均一、根系完整且无病虫害的杉木幼苗为研究对象, 其中, 实生苗平均苗高  $25.92 \pm 2.48$ cm、平均地径  $0.40 \pm 0.05$ cm, 组培苗平均苗高  $29.20 \pm 3.73$ cm、平均地径  $0.49 \pm 0.08$ cm, 扦插苗平均苗高  $23.10 \pm 2.66$ cm、平均地径  $0.38 \pm 0.06$ cm。参试幼苗的具体繁殖培育措施如 Li 等(2022)中所示, 将参试幼苗去除死根后在福建农林大学林学院大棚沙床上缓苗 1 个月, 期间根据天气情况适量浇水。

### 1.2 试验设计

试验于 2021 年 6 月在福建农林大学林学院大棚内进行沙培盆栽模拟试验, 采用  $32\text{cm} \times 18\text{cm} \times 21\text{cm}$  (上口径 $\times$ 下口径 $\times$ 高) 聚乙烯花盆为培育容器, 洗净河沙为培养基质, 每盆装基质 20kg, 基质 pH 8.2, 全磷含量  $0.06\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$  (有效磷痕量), 全钾含量  $3.23\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 全氮含量  $0.28\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。每个容器栽植 1 株杉木幼苗, 每种繁殖方式重复 9 株。为使杉木幼苗生长环境一致及满足正常生长养分需求, 根据改良 1/3Hoagland 营养液配方(Wu *et al.*, 2011)进行全营养液浇苗, pH 为 5.8, 每 7d 浇 1 次上述全营养液, 每次每盆浇 100mL, 每天 18:00 浇纯水 200ml。盆栽大棚室温  $18\text{-}28^\circ\text{C}$ , 光照  $14\text{ h} \cdot \text{d}^{-1}$ , 相对湿度  $>80\%$ 。盆栽 90d 于 2021 年 9 月幼苗生长盛期结束后对其进行收获处理。

### 1.3 指标测定方法

将幼苗从培育容器中取出, 用纯水洗净根系后, 采用 Pregitzer 等(2002)提出的根序分级法对根系分级, 最前端具有根尖的根定义为 1 级根, 1 级根母根为 2 级根, 2 级根母根为 3 级根, 依次类推。经测定, 参试杉木幼苗根系均可分至 4 级。利用数字化扫描仪 (STD 1600 Epson, USA) 对分级后根系不同序级的形

态进行扫描，根系分析系统软件 WinRHIZO (version4.0B, Rengent Instruments Inc, Canada) 进行平均直径、长度、表面积及体积等形态指标的定量测定。测定结束后，将所有根序与地上部分叶置于 105℃烘箱内杀青 30 min，后在 80℃下烘干至恒重，进行生物量测定，并计算出根冠比，以及根系不同序级的组织密度、比表面积及比根长等指标(李石一宁等, 2022)。

生物量测定完成后，将根系不同序级样品粉碎、过 0.15mm 筛，使用 Vario Max 碳氮元素分析仪（德国 Elementar）测定组织 C、N 含量，计算 C/N。

#### 1.4 数据统计与分析

采用 SPSS 26.0 软件进行单因素方差分析 (One-way ANOVA)，同时利用最小差异性显著检验 (LSD) 进行显著性检验 ( $P=0.05$ )，数据分析前进行正态性与方差齐性检验 ( $P>0.05$ )。相关性分析使用 R 4.2.1 软件中的 “Hmisc” 包和 “Corrplot” 包运行与可视化，其余图使用 Origin 2018 软件绘制，结果以平均值±标准误差表示。

## 2 结果与分析

### 2.1 繁殖方式对杉木幼苗根系不同序级生物量分配格局的影响

杉木幼苗根冠比差异达显著水平 ( $P<0.05$ )，表现为扦插苗>实生苗>组培苗 (图 1)。随着根序级别的增加，根系不同序级生物量呈逐渐增大的变化规律 ( $P<0.05$ ) (图 2)。同一根序级别上，组培苗与扦插苗 1 级根生物量显著大于实生苗 ( $P<0.05$ )，组培苗 2-4 级根生物量显著大于实生苗与扦插苗 ( $P<0.05$ )，扦插苗 2 级根与 4 级根生物量显著大于实生苗 ( $P<0.05$ )。

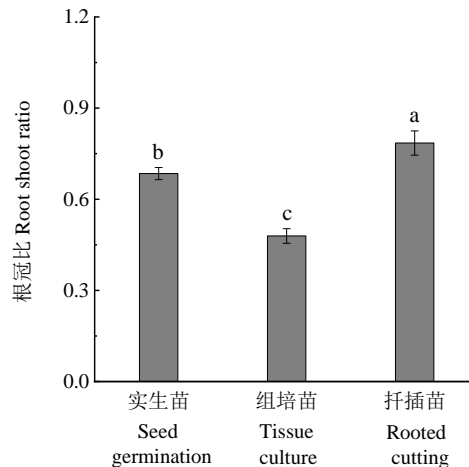


图 1 不同繁殖方式杉木幼苗根冠比的比较

注：相同小写字母表示不同繁殖方式杉木幼苗根冠比差异未达显著水平 ( $P>0.05$ )。

Fig.1 Comparison of root shoot ratio of Chinese fir saplings with different propagation methods

Note: The same lowercase letters indicated that there was no significant differences in root/shoot ratio of Chinese fir saplings in different propagation methods ( $P>0.05$ ).

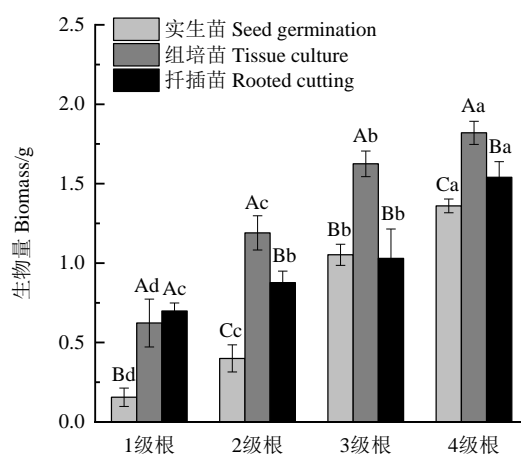


图2 不同繁殖方式杉木幼苗根系不同序级生物量的比较

注：相同大写字母表示不同繁殖方式杉木幼苗根系同一序级生物量差异未达显著水平 ( $P>0.05$ )；相同小写字母表示同一繁殖方式杉木幼苗根系不同序级生物量差异未达显著水平 ( $P>0.05$ )。

Fig.2 Comparison of root biomass in different order of Chinese fir saplings with different propagation methods

Note: The same capital letter indicated that the biomass of the roots of Chinese fir saplings in the same order was not significantly different in different propagation methods ( $P>0.05$ ). The same lowercase letter indicated that the biomass of the roots of Chinese fir saplings with the same propagation methods was not significantly different in different order levels ( $P>0.05$ ).

## 2.2 繁殖方式对杉木幼苗根系不同序级形态性状的影响

从图3中可以看出，随着根序级别的增加，杉木实生苗、组培苗与扦插苗根系不同序级平均直径与组织密度呈逐渐增大的变化规律，比根长与比表面积变化规律与之相反。

同一根序级别上，组培苗、扦插苗1级根与3级根平均直径显著大于实生苗 ( $P<0.05$ )，但4级根平均直径显著小于实生苗 ( $P<0.05$ )，而组培苗与扦插苗1-4级根平均直径差异均未达显著水平 ( $P>0.05$ )；另外，组培苗与扦插苗1-4级根组织密度显著大于实生苗 ( $P<0.05$ )，组培苗3-4级组织密度显著大于扦插苗 ( $P<0.05$ )。

组培苗与扦插苗1-2级根比表面积显著小于实生苗 ( $P<0.05$ )，但组培苗3级根比表面积显著大于实生苗与扦插苗 ( $P<0.05$ )，4级根比表面积则显著小于实生苗与扦插苗 ( $P<0.05$ )；组培苗与扦插苗1级根比根长显著大于实生苗 ( $P<0.05$ )，2级根比根长显著小于实生苗 ( $P<0.05$ )，实生苗与组培苗3级根比根长显著大于扦插苗 ( $P<0.05$ )，但实生苗、组培苗与扦插苗4级根比根长相互之间的差异未达显著水平 ( $P>0.05$ )。

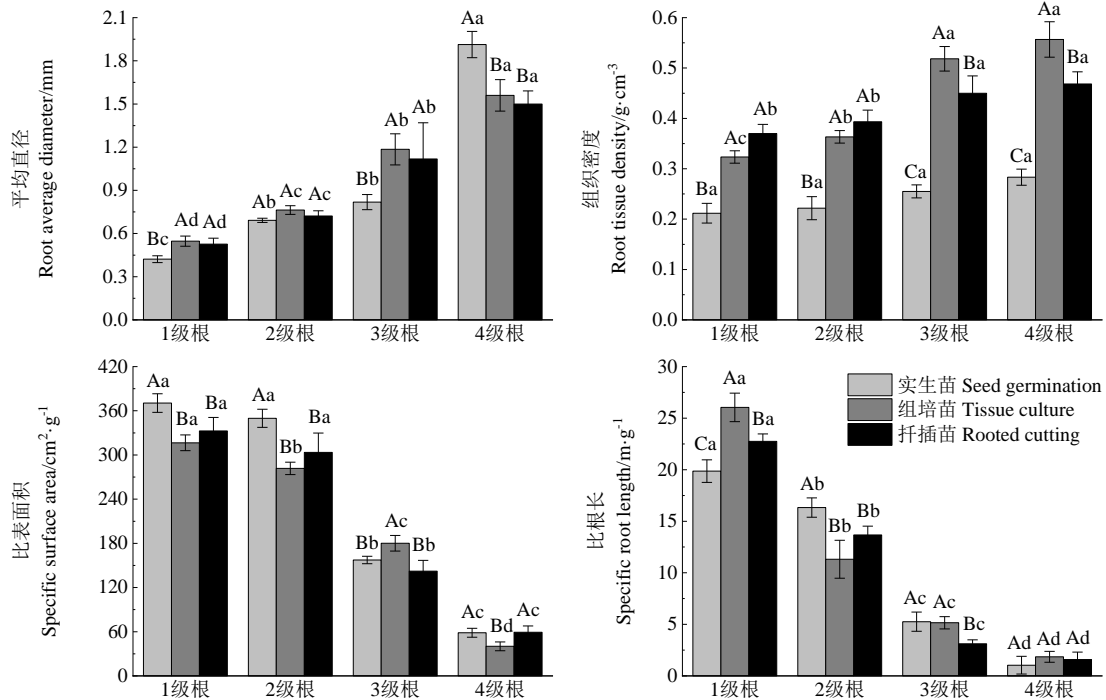


图3 不同繁殖方式杉木幼苗根系不同序级形态性状的比较

注：相同大写字母表示不同繁殖方式杉木幼苗根系同一序级形态性状差异未达显著水平 ( $P>0.05$ )；相同小写字母表示同一繁殖方式杉木幼苗根系不同序级形态性状差异未达显著水平 ( $P>0.05$ )。

Fig. 3 Comparison of morphological traits of different order roots of Chinese fir saplings with different propagation methods

Note: The same capital letter indicated that the root morphological traits of Chinese fir saplings in the same order were not significantly different in different propagation methods ( $P>0.05$ ). The same lowercase letter indicated that the difference of root morphological traits in different order of Chinese fir saplings with the same propagation methods was not significant ( $P>0.05$ ).

### 2.3 繁殖方式对杉木幼苗根系不同序级组织碳氮含量的影响

随着根序级别的增加，杉木实生苗、组培苗与扦插苗根系不同序级 C 含量与 C/N 呈逐渐增大的变化规律，N 含量变化规律与之相反（图 4）。

同一根序级别上，组培苗与扦插苗 1-2 级根 N 含量显著高于实生苗 ( $P<0.05$ )，3-4 级根 N 含量显著低于实生苗 ( $P<0.05$ )，但组培苗与扦插苗 1-4 级根 N 含量相互之间的差异均未达显著水平 ( $P>0.05$ )；组培苗 1-4 级根 C 含量显著低于实生苗与扦插苗 ( $P<0.05$ )，而实生苗与扦插苗 1-4 级根 C 含量相互之间的差异未达显著水平 ( $P>0.05$ )。

组培苗与扦插苗 1 级根 C/N 显著小于实生苗 ( $P<0.05$ )，且组培苗 2 级根 C/N 显著小于实生苗与扦插苗 ( $P<0.05$ )，而扦插苗 3-4 级根 C/N 显著大于实生苗与组培苗 ( $P<0.05$ )。

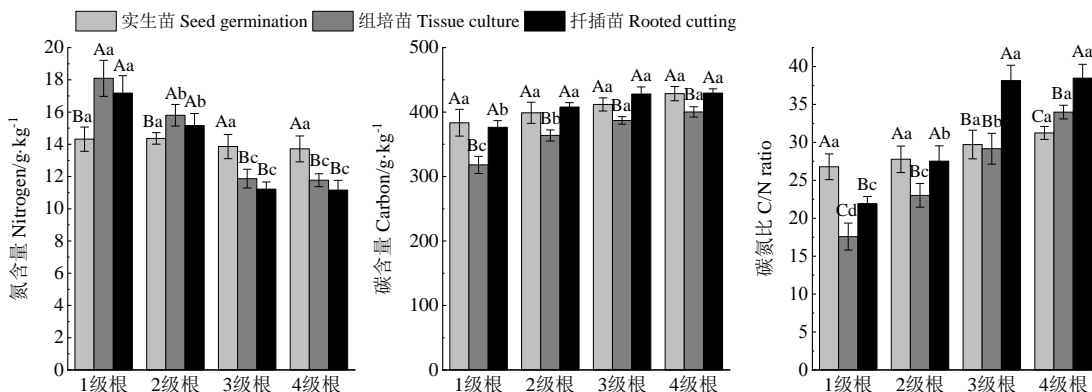


图4 不同繁殖方式杉木幼苗根系不同序级 C、N 含量及 C/N 的比较

注：相同大写字母表示不同繁殖方式杉木幼苗根系同一序级碳氮含量及碳氮比差异未达显著水平 ( $P>0.05$ )；相同小写字母表示同一繁殖方式杉木幼苗根系不同序级碳氮含量及碳氮比差异未达显著水平 ( $P>0.05$ )。

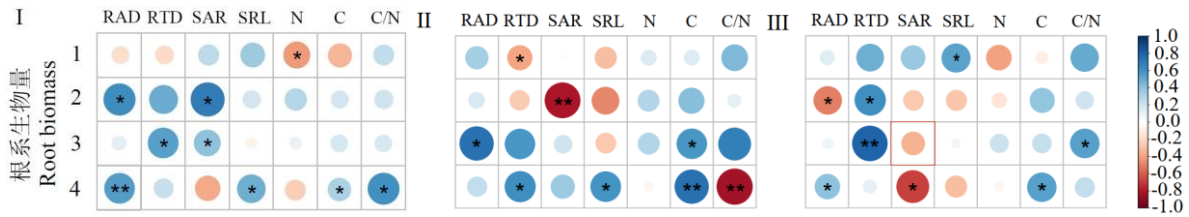
Fig.4 Comparison of C and N contents and C/N in roots of Chinese fir saplings with different propagation methods

Note: The same capital letters indicated that the carbon and nitrogen content and carbon nitrogen ratio of the same root order of Chinese fir saplings with different propagation methods was no significantly different ( $P>0.05$ ); The same lowercase letters indicated that the carbon and nitrogen content and carbon nitrogen ratio of different root orders of Chinese fir saplings in the same propagation methods was no significantly different ( $P>0.05$ ).

### 2.4 杉木幼苗根系生物量与不同序级形态性状及碳氮含量的内在关系

杉木幼苗根系生物量与不同序级生长性状、C、N 含量及 C/N 之间存在明显相关关系 (图 5)。1 级根上，实生苗根系生物量与 N 含量、组培苗根系生物量与组织密度呈显著负相关 ( $P<0.05$ )，扦插苗根系生物量与比根长呈显著正相关 ( $P<0.05$ )；2 级根上，实生苗根系生物量与平均直径、比表面积呈显著正相关，组培苗根系生物量与比表面积呈显著负相关，扦插苗根系生物量与平均直径呈显著负相关，与组织密度呈显著正相关。

3 级根上，实生苗根系生物量与组织密度、比表面积呈显著正相关，组培苗根系生物量与平均直径、C 含量呈显著正相关，扦插苗根系生物量与组织密度、C/N 呈显著正相关；4 级根上，实生苗根系生物量与平均直径、比根长、C 含量、C/N 均呈显著正相关，组培苗根系生物量与组织密度、比根长、C 含量呈显著正相关，与 C/N 呈显著负相关，扦插苗根系生物量与平均直径、C 含量呈显著正相关，与比表面积呈显著负相关。



\*表示  $P$  小于 0.05; \*\*表示  $P<0.01$

图 5 不同繁殖方式杉木幼苗根系生物量与不同序级形态性状及碳氮含量的相关性分析

I: 实生苗; II: 组培苗; III: 扦插苗

注: RAD: 平均直径; RTD: 组织密度; SAR: 比表面积; SRL: 比根长; N: 氮含量; C: 碳含量; C/N: 碳氮比

Fig.5 Correlation analysis of root biomass and morphological traits of different order and carbon and nitrogen contents of Chinese fir saplings with different propagation methods

I: Seed germination; II: Tissue culture; III: Rooted cutting

Note: RAD:Root average diameter; RTD:Root tissue density; SAR:Specific root surface area; SRL:Specific root length; N:Nitrogen; C:Carbon; C/N:carbon nitrogen ratio

## 3 讨论

### 3.1 繁殖方式对杉木幼苗根系生物量积累及在不同序级上分配的影响规律

生物量分配格局反映了植物调整 C 分配来适应环境的生活策略。本研究中，扦插苗与实生苗根冠比显著大于组培苗。Portsmouth 等(2007)研究表明，当土壤养分有效性降低时，植物会增加根系的 C 投资来促进限制性养分的吸收，根冠比增大。但杜英东等(2023)研究发现，N 添加处理使杨树 (*Populus spp.*) 根冠比降低，而比叶面积及生物量显著增加，这提高了杨树的光能转化效率。在 1 年生杉木幼苗生物量分配格局研究也有发现，杉木通过改变 C 分配来适应 N 添加，而 N 添加驱动的养分缓解有效促进了杉木茎、叶等地上部的生长，并促进了杉木幼苗的光合作用(王娇等, 2021)。因此，相比较于组培苗，扦插苗与实生苗将 C 成本向地下部根系分配来帮助吸收水分或养分，维持最大生长速率的策略更明显，而非倾向于向地上

部分配更多 C 成本(Li *et al.*, 2020)。

根系生物量在不同序级上的分配格局体现了侧根构建过程中 C 成本消耗的差异。本文研究发现,随着根序级别的增加,杉木实生苗、组培苗与扦插苗根系不同序级生物量均呈逐渐增大的变化规律,这与云杉(*Picea asperat*) (苏宇等, 2022)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*) (张咪等, 2019)等大多数林木根系研究的规律一致。这种变化主要与其功能作用有关,对 3-5 级根投资更多 C 成本有利于 1-2 级根向更深处的土壤空间生长,并能极大限度避免 1-2 级根相互之间出现重叠(Liao *et al.*, 2014)。

从同一序级的生物量变化来看,组培苗向 1-4 级根投资的生物量显著大于实生苗,扦插苗向 1-2 级根、4 级根投资的生物量显著大于实生苗。研究表明,接近叉状分支结构的根系分枝模式反映了植物通过增加分支侧根来扩展在土层中的范围,提高浅层化分布的根系对已占据空间资源的竞争能力(马雄忠等, 2020)。Lynch 等(2013)认为,接近鱼尾形分支模式的植物根系内部竞争小,具有延伸至“更陡、更深”的潜在发育特性,是生长缓慢的植物对营养匮乏生境表现出的良好适应策略,以获得更深土层中的水、养资源。可见,不同根系构型是植物应对生境胁迫表型可塑性机制的重要体现。在杉木根系构型的研究中,杨振亚等(2018)研究发现,1 年生的杉木幼苗在干旱胁迫下形成了独特的适应性策略,通过增加根部的光合产物积累及改变糖淀比、提高根冠比与根系建成成本,以此增加根系的复杂程度和分布范围增加,使根系“更陡更深”来适应逆境胁迫。

因此,杉木组培苗与扦插苗较多侧根构建过程中需投入更多 C 成本,快速形成有利于对已占据空间资源吸收利用的叉状分支结构根系构型;杉木实生苗根系早期生长相对缓慢,朝着增加在生存介质中伸展与分布范围的鱼尾形根系构型建成(Li *et al.*, 2022)。获得更多生物量的根序将有足够 C 成本支配形态建成消耗,形成有利于资源吸收利用的根系架构(Poot *et al.*, 2008; 常云妮等, 2022)。此时,不同序级所表征的资源获取策略也存在差异。

### 3.2 繁殖方式对杉木幼苗根系不同序级资源获取策略的影响规律

不同序级的生长性状差异使其表征出的资源获取策略也不同(李石一宁等, 2022)。本研究中,杉木实生苗、组培苗与扦插苗平均直径表现出随着根序级别的增加而增大的变化。研究表明,随着根序级别的增加,初生结构被次生结构取代,根系的吸收能力降低,但运输功能显著增强,直径表现出逐渐增大的变化(苏宇等, 2022)。这在热带、亚热带常绿或落叶阔叶林树种研究中也有发现,根系木质化程度随着根序级别的增加而增大、直径也越大(Fitter, 2002; 刘运科等, 2016)。特别是组培苗与扦插苗 3 级根平均直径便达到了 1mm,表明组培苗与扦插苗自 3 级根起便出现初生结构中薄壁细胞消失,具有周皮的次生结构形成的现象(杨鑫等, 2016)。

比根长、比表面积与组织密度是衡量根的吸收能力、生理活性与功能水平高低的重要形态性状参数(Ostonen *et al.*, 2007; 杨雨等, 2020)。本研究中,随着根序级别的增加,比表面积与比根长呈逐渐减小的变化趋势,组织密度变化趋势与之相反。这与长叶松(*Pinus palustris*)、柳杉(*Cryptomeria japonica*)、毛冬青(*Ilex pubescens*)等乔木与灌木所表现的规律一致(Guo *et al.*, 2004; 张进如等, 2022; 李婧等, 2023)。这可能与随着根序级别的增加,根系对养分的吸收由倾向于“快速投资-收益型”的获取策略向“缓慢投资-收益型”的保守策略转变有关(Reich, 2014)。即杉木实生苗、组培苗与扦插苗根系从具有较高的水分和营养元素吸收效率向主要起转运、输导的功能作用转变。

从同一序级的形态性状变化来看,组培苗与扦插苗 1 级根、3 级根平均直径显著大于实生苗,1-4 级根组织密度也显著大于实生苗,但实生苗 4 级根平均直径显著大于组培苗与扦插苗。有研究发现,直径粗、



组织密度高的根能够与菌根共生来有效地吸收养分, 林木因为具有较高的碳输入可负担起菌根菌的 C 消耗, 相对来说林木可能更多的通过菌根菌来获取养分, 进而具有较粗的根直径(Donovan *et al.*, 2011; Chen *et al.*, 2016)。Cao 等(2022)研究已证实, 杉木根系的微生物群落多样性指数较高, 其与丛枝菌根真菌形成的菌根网络能够帮助杉木提高对磷等重要营养元素的吸收。较高的组织密度表明根的内皮层和外皮层木质化更大, 这可使植物更有效地运输水分和养分, 并能防止水分流失(Brunner *et al.*, 2015)。因此, 组培苗与扦插苗可能会通过增加 1 级根与 3 级根的直径来增强吸收资源的效率, 实生苗则通过增加 4 级根的直径来实现。此时, 组培苗与扦插苗根系不同序级的功能水平要高于实生苗(李秉钧等, 2019)。

另外, 组培苗与扦插苗 1 级根比根长显著大于实生苗, 但 2 级根比根长显著小于实生苗, 1-2 级根比表面积也显著小于实生苗。研究发现, 1 级根的皮肤组织发达、代谢快, 对养分的吸收速率高, 当根系具有较大比根长时可以减小根栓塞风险发生的可能性(McCormack *et al.*, 2015)。并且在杉木根系早期发育过程中, 由于繁殖方式影响, 实生苗的根系生物量主要投资到垂直方向上主根构建, 组培苗与扦插苗的根系生物量更多用于水平方向上侧根生长, 其 1 级根比根长大于实生苗, 但由于实生苗对 4 级根投资更多生物量, 为保证能量消耗所需, 1-2 级根构建出更大范围吸收资源的面积, 以维持正常生长营养供给(Li *et al.*, 2022)。可见, 杉木实生苗、组培苗与扦插苗不同序级功能作用具有明显差异, 并影响组织 C、N 积累。

本研究发现, 随着根序级别的增加, C 含量与 C/N 呈逐渐增大的变化规律, N 含量变化规律与之相反。熊德成等(2012)认为, C 浓度在序级上的差异可能是由于可溶性糖组分和贮存组分随序级增加的变化规律不一导致。Guo 等(2008)也认为根中化学成分的不同主要与生长发育特征有关, 随着根序级别的增加, 木质化的次生组织增多, 纤维素和木质素浓度高, 使得 C 浓度增加, N 浓度减小, 进而改变 C/N。但有关杉木实生苗、组培苗与扦插苗 C、N 积累量及 C/N 在同一序级上的变化与内在生理代谢过程的关联性还有待于深入研究。

### 3.3 繁殖方式对杉木幼苗根系生物量与不同序级形态性状、组织碳氮含量关系的影响

根系通过形态性状调整能适时权衡不同序级的资源配置, 并优化整个根系的生存策略(祝维等, 2019; 闫小莉等, 2020)。从植物“此消彼长”的资源权衡策略中可以发现, 为优化对有限资源的配置, 根系可通过直径、长度、表面积等形态调整实现理想根型构建和高效资源获取的功能平衡维持(Ma *et al.*, 2018)。N 作为影响根系生物量分配的主要因素, 当根系 N 库较大时, 根系对营养物质的吸收较好(张豪睿等, 2021)。本研究中, 杉木实生苗根系生物量与 1 级根 N 含量具有的负相关关系, 反映出根系由于早期生长缓慢对资源的吸收利用具有相对较低的特性。1 级根上, 杉木组培苗、扦插苗的根系生物量与形态性状均具有显著关系, 反映了其将有限 C 成本主要用于根的直径、表面积与体积等形态构建, 以此提高对已占据土壤空间资源吸收利用的生活策略(Li *et al.*, 2022)。4 级根上, 杉木实生苗、组培苗、扦插苗根系生物量与形态性状、组织 C/N 均具有显著关系, 这可能与不同序级在构建成本与资源获取之间的生态权衡策略有关, 另一方面可能与细根功能性状对环境条件的响应方式具有某些相似的特性有关(苏宇等, 2022)。

## 4 结论

杉木幼苗个体根系早期发育时不同序级的生物量分配格局、形态性状及组织 C、N 含量因繁殖方式影响而存在差异, 具有不同的生长策略。随着根序级别的增加, 生物量、直径、组织密度、C 含量及 C/N 逐渐增大, 比表面积、比根长与 N 含量逐渐减小, 在不同繁殖方式同一序级间的变化因具体序级而异。实生苗不同序级生物量积累速率要慢于组培苗与扦插苗, 但组培苗与扦插苗不同序级功能作用更相似。实生苗

根系早期生长相对缓慢,根系生物量主要用于4级根直径增大以增强对资源的吸收与运输效率,并支撑1-2级根生长来增大资源吸收的单位面积,2级根长度也增加,表现出探索寻觅更深土壤空间资源的生长策略。杉木组培苗与扦插苗根系生物量主要用于侧根构建,通过1级根长度增加,1-4级根功能水平的提高,以快速形成高效利用资源的理想根架构,表现出对已占据空间资源吸收利用的生长策略。本研究仅探究了相同生长环境下,杉木幼苗因繁殖方式影响根系早期发育水平及生长策略的差异,今后应继续开展繁殖方式对杉木幼苗适应逆境胁迫下形态、生理生化的影响研究,进一步揭示杉木根系结构和功能间的关。

### 参 考 文 献

- 常云妮, 李宝银, 钟全林, 等. 2022. 三种功能型林木幼苗生物量分配及其与细根和叶片养分关系. 生态学杂志, 41(11): 2090-2097.
- (Chang Y N, Li B Y, Zhong Q L, *et al.* 2022. Biomass allocation of three functional types of forest tree seedlings and their relationships with nutrients in fine roots and leaves. *Chinese Journal of Ecology*, 41(11): 2090-2097. [in Chinese])
- 杜英东, 袁相洋, 冯兆忠. 2023. 不同形态氮对杨树光合特性及生长的影响. 植物生态学报, 47(3): 348-360.
- (Du Y D, Yuan X Y, Feng Z Z. 2023. Effects of different nitrogen forms on photosynthesis characteristics and growth of poplar. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 47(3): 348-360. [in Chinese])
- 国家林业和草原局. 中国森林资源报告(2014-2018). 中国林业出版社. 2019, 28-29.
- (State Forestry and Grassland Administration. 2019. China forest resources report (2014-2018). China Forestry Publishing House, 28-29. [in Chinese])
- 刘运科, 苏宇, 李德会, 等. 2016. 川中丘陵区3个树种的细根形态和功能异质性分析. 西北植物学报, 36(5): 1012-1020.
- (Liu Y K, Su Y, Li D H, *et al.* 2016. Morphological and functional heterogeneity of fine roots among three tree species in the hilly region of central Sichuan. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 36(5): 1012-1020. [in Chinese])
- 李秉钧, 颜耀, 张辉, 等. 2019. 不同种源杉木细根根序及碳氮计量的比较分析. 森林与环境学报, 39(6): 561-567.
- (Li B J, Yan Y, Zhang H, *et al.* 2019. Comparison of fine root morphology and carbon and nitrogen content in Chinese fir from different provenances. *Journal of Forest and Environment*, 39(6): 561-567. [in Chinese])
- 李石一宁, 熊德成, 姚晓东, 等. 2022. 常绿阔叶林中壳斗科树种细根形态与养分含量的序级变化特征. 生态学杂志, 41(05): 833-840.
- (Li S Y N, Xiong D C, Yao X D, *et al.* 2022. Morphology and nutrient contents of fine roots from different orders in Fagaceae species in an evergreen broad-leaved forest. *Chinese Journal of Ecology*, 41(5): 833-840. [in Chinese])
- 李婧, 洪宗文, 熊仕臣, 等. 2023. 华西雨屏区不同林龄柳杉人工林的根系形态和碳氮磷化学计量特征. 四川农业大学学报, 41(2): 257-265.
- (Li J, Hong Z W, Xiong S C, *et al.* 2023. The root morphology and C : N : P stoichiometric characteristics of *Cryptomeria japonica* var. *sinensis* plantations at different ages in Rainy Area of Western China. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 41(2): 257-265. [in Chinese])
- 马雄忠, 王新平. 2020. 阿拉善高原2种荒漠植物根系构型及生态适应性特征. 生态学报, 40(17): 6001-6008.
- (Ma X Z, Wang X P. 2020. Root architecture and adaptive strategy of two desert plants in the Alxa Plateau. *Acta Ecologica Sinica*,

- 40(17): 6001-6008. [in Chinese])
- 苏宇, 吴世磊, 贺维, 等. 2022. 弓杠岭不同海拔云杉细根生物量及形态特征. 西北植物学报, 42(1): 138-144.  
(Su Y, Wu S L, He W, *et al.* 2022. Fine root biomass and its morphological characteristics of *Picea asperata* along an elevation gradient of Gonggang mountains. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 42(1): 138-144. [in Chinese])
- 王娇, 关欣, 张伟东, 等. 2021. 杉木幼苗生物量分配格局对氮添加的响应. 植物生态学报, 45(11): 1231-1240.  
(Wang J, Guan X, Zhang W D, *et al.* 2021. Responses of biomass allocation patterns to nitrogen addition of *Cunninghamia lanceolata* seedlings. Chinese Journal of Plant Ecology. 45(11): 1231-1240. [in Chinese])
- 熊德成, 黄锦学, 杨智杰, 等. 2012. 亚热带六种天然林树种细根养分异质性. 生态学报, 32(14): 4343-4351.  
(Xiong D C, Huang J X, Yang Z J, *et al.* 2012. Nutrient heterogeneity in fine roots of six subtropical natural tree species. Acta Ecologica Sinica, 32(14): 4343-4351. [in Chinese])
- 杨鑫, 张高洁, 姚继周, 等. 2016. 水杉人工林细根解剖结构和菌根侵染研究. 南京林业大学学报(自然科学版), 40(6): 97-102.  
(Yang X, Zhang G J, Yao J Z, *et al.* 2016. Study on fine root anatomical structure and mycorrhizal colonization in *Metasequoia glyptostroboides* plantation. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 40(6): 97-102. [in Chinese])
- 杨振亚, 周本智, 陈庆标, 等. 2018. 干旱对杉木幼苗根系构型及非结构性碳水化合物的影响. 生态学报, 38(18): 6729-6740.  
(Yang Z Y, Zhou B Z, Chen Q B, *et al.* 2018. Effects of drought on root architecture and non-structural carbohydrate of *Cunninghamia lanceolata*. Acta Ecologica Sinica, 38(18): 6729-6740. [in Chinese])
- 闫小莉, 胡文佳, 马远帆, 等. 2020. 异质性供氮环境下杉木、马尾松、木荷氮素吸收偏好及其根系觅氮策略. 林业科学, 56(2): 1-11.  
(Yan X L, Hu W J, Ma Y F, *et al.* 2020. Nitrogen uptake preference of *Cunninghamia lanceolata*, *Pinus massoniana*, and *Schima superba* under heterogeneous nitrogen supply environment and their root foraging strategies. Scientia Silvae Sinicae, 56(2): 1-11. [in Chinese])
- 杨雨, 李芳兰, 包维楷, 等. 2020. 川西亚高山 11 种常见灌木细根形态特征. 应用与环境生物学报, 26(6): 1376-1384.  
(Yang Y, Li F L, Bao W K, *et al.* 2020. Fine-root morphology of common shrubs in the subalpine forests of western Sichuan. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 26(6): 1376-1384. [in Chinese])
- 邹显花, 吴鹏飞, 贾亚运, 等. 2016. 杉木根系对不同磷斑块浓度与异质分布的阶段响应. 植物营养与肥料学报, 22(4): 1056-1063.  
(Zou X H, Wu P F, Jia Y Y, *et al.* 2016. Periodical response of Chinese fir root to the phosphorus concentrations in patches and heterogeneous distribution in different growing stages. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 22(4): 1056-1063. [in Chinese])
- 张咪, 刘永峰, 贾艳梅, 等. 2019. 黄土高原刺槐细根形态特征和生物量研究. 西北林学院学报, 34(2): 22-27.  
(Zhang M, Liu Y F, Jia Y M, *et al.* 2019. Fine root morphology and biomass *Robinia pseudoacacia* in the Loess Plateau. Journal of Northwest Forestry University, 34(2): 22-27. [in Chinese])
- 祝维, 余立璇, 赵德海, 等. 2019. 基于根系发育分级的砂壤土下成熟林木根系构型分析. 植物生态学报, 43(2): 119-130.  
(Zhu W, Yu L X, Zhao D H, *et al.* 2019. Architectural analysis of root systems of mature trees in sandy loam soils using the root development classification. Chinese Journal of Plant Ecology, 43(2): 119-130. [in Chinese])

- 周永姣, 王满堂, 王钊颖, 等. 2020. 亚热带 59 个常绿与落叶树种不同根序细根养分及化学计量特征. 生态学报, 40(14): 4975-4984.
- (Zhou Y J, Wang M T, Wang Z Y, *et al.* 2020. Nutrient and ecological stoichiometry of different root order fine roots of 59 evergreen and deciduous tree species in subtropical zone. *Acta Ecologica Sinica*, 40(14): 4975-4984. [in Chinese])
- 张豪睿, 付刚. 2021. 藏北高寒草甸根系生物量与碳氮分布格局及关联特征. 生态学报, 41(9): 3625-3633.
- (Zhang H R, Fu G. 2021. Root biomass, carbon and nitrogen distribution pattern and correlation characteristics of alpine meadow in northern Tibet. *Acta Ecologica Sinica*, 41(9): 3625-3633. [in Chinese])
- 张吉玲, 李明阳, 李勇, 等. 2021. 机械损伤处理杉木无性系萌蘖及内源激素含量差异. 南京林业大学学报(自然科学版), 45(02): 153-158.
- (Zhang J L, Li M Y, Li Y, *et al.* 2021. Effects of mechanical damage treatment on the tillering ability and endogenous hormone content of Chinese fir clones. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 45(2): 153-158. [in Chinese])
- 张进如, 闫晓俊, 贾林巧, 等. 2022. 亚热带天然常绿阔叶林林下9种灌木细根形态和C、N化学计量特征. 生态学报, 42(9): 3716-3726.
- (Zhang J R, Yan X J, Jia L Q, *et al.* 2022. Morphology and C and N stoichiometry traits of fine roots of nine understory shrubs in subtropical natural evergreen broad-leaved forest. *Acta Ecologica Sinica*, 42(9): 3716-3726. [in Chinese])
- Asaah E K, Wanduku T N, Tchoundjeu Z, *et al.* 2012. Do propagation methods affect the fine root architecture of African plum (*Dacryodes edulis*). *Trees*, 26(5): 1461-1469.
- Albrecht U, Bordas M, Lamb B, *et al.* 2017. Influence of Propagation Method on Root Architecture and Other Traits of Young Citrus Rootstock Plants. *HortScience: a publication of the American Society for Horticultural Science*, 52(11): 1569-1576.
- Addo-Danso S D, Defrenne C E, McCormack M L, *et al.* 2020. Fine-root morphological trait variation in tropical forest ecosystems: an evidence synthesis. *Plant Ecology*, 221(1): 1-13.
- Brunner I, Herzog C, Dawes M A, *et al.* 2015. How tree roots respond to drought. *Frontiers in Plant Science*, 6: 547.
- Chen H Y H, Brassard B W. 2013. Intrinsic and extrinsic controls of fine root life span. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 32(3): 151-161.
- Chen W L, Koide R T, Adams T S, *et al.* 2016. Root morphology and mycorrhizal symbioses together shape nutrient foraging strategies of temperate trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(31): 8741-8746.
- Cao Y, Li N N, Lin J Q, *et al.* 2022. Root system-rhizosphere soil-bulk soil interactions in different Chinese fir clones based on fungi community diversity change. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10: 1028686.
- Donovan L A, Maherali H, Caruso C M, *et al.* 2011. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(2): 88-95.
- Fitter A H, Fitter R S R. 2002. Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*, 296(5573): 1689-1691.
- Guo D L, Mitchell R J, Hendricks J J. 2004. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a long leaf pine forest. *Oecologia*, 140: 450-457.
- Guo D L, Xia M X, Wei X, *et al.* 2008. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root

- branch order in twenty-three Chinese temperate species. *New Phytologist*, 180(3): 673-683.
- Greinwald K, Dieckmann L A, Schippl C, *et al.* 2021. Vertical root distribution and biomass allocation along proglacial chronosequences in Central Switzerland. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 53(1): 20-34.
- Lynch J P. 2013. Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Annals of Botany*, 112(2): 347-357.
- Liao Y C, McCormack M L, Fan H B, *et al.* 2014. Relation of fine root distribution to soil C in a *Cunninghamia lanceolata* plantation in subtropical China. *Plant and soil*, 381(1): 225-234.
- Li W B, Zhang H X, Huang G Z, *et al.* 2020. Effects of nitrogen enrichment on tree carbon allocation: A global synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 29(3): 573-598.
- Li L X, Deng X H, Zhang T, *et al.* 2022. Propagation methods decide root architecture of Chinese fir: evidence from tissue culturing, rooted cutting and seed germination. *Plants*, 11(19): 2472.
- McCormack M L, Dickie L A, Eissenstat D M, *et al.* 2015. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207(3): 505-518.
- Ma Z Q, Guo D L, Xu X L, *et al.* 2018. Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 555(7694): 94-97.
- Ma H, Mo L, Crowther T W, *et al.* 2021. The global distribution and environmental drivers of aboveground versus belowground plant biomass. *Nature Ecology and Evolution*, 5(8): 1110-1122.
- Ostonen L, Löhmus K, Helmisaari H, *et al.* 2007. Fine root morphological adaptations in Scots pine, Norway spruce and silver birch along a latitudinal gradient in boreal forests. *Tree Physiology*, 27(11): 1627-1634.
- Pregitzer K S, DeForest J L, Burton A J, *et al.* 2002. Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 72(2): 293-309.
- Portsmouth A, Niinemets Ü. 2007. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Functional Ecology*, 21(1): 61-77.
- Poot P, Lambers H. 2008. Shallow - soil endemics: adaptive advantages and constraints of a specialized root - system morphology. *New Phytologist*, 178(2): 371-381.
- Pokhrel S, Meyering B, Bowman K, *et al.* 2021. Horticultural attributes and root architectures of field-grown 'Valencia' trees grafted on different rootstocks propagated by seed, cuttings, and tissue culture. *HortScience*, 56(2): 163-172.
- Reich P B. 2014. The world - wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2):275-301.
- Wu P F, Ma X Q, Tigabu M, *et al.* 2011. Root morphological plasticity and biomass production of two Chinese fir clones with high phosphorus efficiency under low phosphorus stress. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(2): 228-234.
- Wei X, Band L R, Kumpf R P, *et al.* 2016. Cyclic programmed cell death stimulates hormone signaling and root development in *Arabidopsis*. *Science*, 351(6217): 384-387.
- Wen Z H, White P J, Shen J B, *et al.* 2022. Linking root exudation to belowground economic traits for resource acquisition. *New Phytologist*, 233(4): 1620-1635.