Bulletin of Botanical Research

植被控制对人工更新紫椴幼树根系性状的影响

杨立学1 刘士林1 付瀚萱1 周思雨1 刘会锋2 申方圆1*

(1. 东北林业大学林学院,森林生态系统可持续经营教育部重点实验室,国家林业草原东北乡土树种工程技术研究中心,哈尔滨150040; 2. 大兴安岭地区农业林业科学研究院,加格达奇 165300)

摘 要 全光条件下紫椴(Tilia amurensis)更新困难,植被控制通过改变光照条件和土壤质量能够促进目的树种生长,研究植被控制强度对紫椴幼树根系性状和土壤因子的影响,为紫椴人工林培育提供支撑。以株行距为1.5 m×1.5 m的紫椴人工林(5年生)为对象,设置不同植被控制强度:幼树半径75 cm内所有灌草去除(T₅₀)、半径50 cm范围灌草去除(T₅₀)、半径30 cm范围灌草去除(T₅₀)和不去除灌草(CK),测定不同植被控制强度下紫椴幼树吸收根和运输根的形态学性状、全量养分和非结构性碳水化合物等指标及土壤理化性质,揭示植被控制对根系性状和土壤因子的影响。植被控制显著改变了紫椴幼树所处环境中光照强度,其中,T₇₅处理下光照强度最大,光照强度随着植被控制强度减弱而显著降低(P<0.05)。植被控制均显著降低了土壤全碳、全氮、速效氮和有效磷含量。随着植被控制强度的减弱,细根的直径、碳磷比、可溶性糖和淀粉含量均减小,比表面积、比根长、全碳、全氮和全磷含量均增加。土壤因子对紫椴幼树吸收根和运输根根系性状的变异的解释度分别为43.2%和37.9%。植被控制强度越大,紫椴幼树获得的光照强度越大,紫椴幼树根系形态、化学计量和生理特征随植被控制强度的变化均发生适应性改变,通过提高紫椴根系比表面积、比根长、全碳、全氮和全磷含量以增强幼树对低光条件的适应。植被控制强度变化下光照条件和土壤因子的改变可能是解释紫椴幼树根系性状变化的两个主要因素。

关键词 紫椴;幼树;根系;植被控制;形态特征;生理特征

中图分类号:S792.36 文献标志码:A doi:10.7525/j.issn.1673-5102.2024.02.012

Effects of Vegetation Control on Root Traits of Artificial Regeneration of *Tilia amurensis* **Saplings**

YANG Lixue¹ LIU Shilin¹ FU Hanxuan¹ ZHOU Siyu¹ LIU Huifeng² SHEN Fangyuan^{1*}

(1. School of Forestry, Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management-ministry of Education, Engineering and Technology Research Centre for Northeast Native Tree Species-national Forestry and Grassland Administration, Northeast Forestry University, Harbin 150040; 2. Forestry and Agriculture of Academy in Daxing' an Mountains, Jiagedaqi 165300)

Abstract Since the regeneration of *Tilia amurensis* is difficult under full light conditions, and vegetation control can promote the growth of target species by changing light conditions and soil quality. In order to provide the support for the cultivation of *T. amurensis*, the effects of vegetation control intensity on root traits and soil factors of seedlings were investigated. *T. amurensis* monocultures (Five-year-old) with inter-row and intra-row spaces of 1.5 m×1.5 m were used as materials, and vegetation control treatments with different intensities T_{30} , T_{50} and T_{75} (clearing vegetation in the radius of 30, 50, 75 cm around *T. amurensis* seedlings) and control treatment (CK) were set. The morphological traits, total nutrient content, and non-structural carbon content in the absorptive roots and transport roots of *T. amurensis* seedlings, as well as soil variables were measured under different treatments, and the effects of vegetation control on root traits and soil conditions were revealed.

基金项目:国家重点研发课题省级资金资助项目(GX18B031);中央高校基本科研业务费专项资金项目(2572020DR05, 2572019CP16);黑龙江头雁创新团队计划项目(森林资源高效培育技术研发团队)。

第一作者简介:杨立学(1973一),男,教授,主要从事森林培育学研究。

^{*} 通信作者:E-mail:shuke9197@126.com。 收稿日期:2023年10月7日。

Vegetation control significantly changed the light intensity in the environment of T. amurensis seedlings, among which the light intensity under T_{75} treatment was the maximum, and the light intensity decreased with the weakening of vegetation control intensity (P < 0.05). Vegetation control significantly reduced the contents of total carbon, total nitrogen, available nitrogen, and available phosphorus in the soil. With the decrease of vegetation control intensity, the fine root diameter, carbon to phosphorus ratio, soluble sugar and starch contents decreased, while the specific surface area, specific root length, total carbon, total nitrogen and total phosphorus contents increased. Soil variables factors to the variation of root traits for absorptive roots and transport roots were 43.2% and 37.9%, respectively. The greater the vegetation control intensity, the greater the light intensity obtained by T. amurensis saplings, and the root morphology, stoichiometry and physiological traits of T. amurensis saplings took adaptive changes with the change of vegetation control intensity. The root specific surface area, specific root length, total carbon, total nitrogen and total phosphorus contents were increased to enhance the adaptability to low light conditions. The changes of light conditions and soil factors under vegetation control might be the two main factors to explain the root trait changes of T. amurensis saplings.

Key words *Tilia amurensis*; seedlings; roots; vegetation control; morphology; physiology

幼龄林时期是决定苗木成活成林的关键阶段,此时造林树种多处于幼树阶段,树体相对矮小,对不良环境抵抗力差,常与其周围草本灌木存在激烈的地上和地下竞争。通过割灌除草等方式控制目标树种周围竞争性植被盖度,促进目标树种生长更新,是中幼龄林抚育过程中典型的森林经营方式之一^[1]。研究发现,地表植被控制不仅可以通过降低物种间竞争关系促进幼树的生长,缩短林分郁闭时间^[2],而且针对特定树种还可以发挥生物遮荫功能,起到调节幼树光照条件的作用,植被控制强度越大,幼树受光面积越大,光照强度越大,从而促进幼树更新发育^[3]。

细根(直径≤2 mm)是植物重要的营养和功能 器官之一,负责水分和养分的运输,其性状特征对 植物的生长发育具有重要作用[4-5]。按照根序分级 法来划分根系[6],能够很好地反映其形态特征的变 化规律,通常将最末端的前3级定义为吸收根,其 在吸收水分和养分上发挥重要作用,4级和5级根 大多数已木质化,被认为是运输根[7]。根系作为重 要的养分捕获器官,通过改变自身特征适应环境 变化,保证更有效地吸收养分[8],其形态特征包括 根直径、比根长、比表面积和根组织密度等指标[9]。 研究表明,较小的根直径、较大的比根长和比表面 积有利于提高植物对资源的吸收和利用效率[10]。 陈菊艳等[11]研究野鸦椿(Euscaphis japonica)幼苗 形态特征对遮光条件的响应发现,随着光照强度 的减弱,苗木根长呈现先增加后减小的趋势,根幅 在60% 遮光处理下最大,90% 遮光处理下最小,侧 根数呈现下降的趋势。闫兴富等四研究光环境对 柠条锦鸡儿(Caragana korshinskii)幼苗形态特征

的影响发现,其主根长在55.5%光照条件下最大,0.5%光照条件下最小。吴小健等[13]研究不同杉木(Cunninghamia lanceolata)细根生态化学计量特征的差异发现,细根氮和磷含量随着根序的增加呈现下降的趋势,而碳含量呈现增加的趋势。可溶性糖和淀粉可以提高植物应对不良环境的适应能力,具有稳定渗透压等功能,在植物的生长过程中起着非常重要的作用[14]。张玲等[14]研究遮荫对黄檗(Phellodendron amurense)幼苗生理特征的影响发现,黄檗雌株和雄株的可溶性糖和淀粉含量均随着遮荫强度的增加先增加后减少。由此可见,根系性状随光照强度的响应在不同种植物和不同根序间变化并不一致,而对于紫椴根系性状随环境变化的研究并不多见。

紫椴(Tilia amurensis)是我国东北地区的珍贵阔叶树种之一,是重要的用材树种、蜜源树种和绿化树种,具有重要的生态和经济价值。紫椴幼苗和幼树对光环境具有较为广泛的适应性,但研究发现全光条件下紫椴人工更新效果并不理想[15],此外,紫椴幼树对不同光照条件下个体差异相对明显[16],这极大限制了紫椴的人工更新进程。针对此更新障碍以往研究多采用人工遮荫处理改变幼树光环境以促进其人工更新[16-18],但人工遮荫方式对光照条件的改变相对单一,且不适宜在造林地内大面积作业,紫椴根系性状特征与其生长发育密切相关。鉴于此,本研究以紫椴幼树人工林为对象,通过设置不同植被控制强度来控制光照强度,以揭示植被控制强度对紫椴幼树生长及细根不同根序形态、化学计量和生理性状的影响。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

研究地为黑龙江省伊春市南岔县奋斗经营所 (46°36′~47°27′N,128°49′~129°46′E),位于小兴 安岭腹地,属温带大陆性季风气候,冬季寒冷干燥,夏季湿凉多雨,年均气温-0.3 °C,年均最高气温7.5 °C,年均最低气温-6.6 °C,年日照时1850h,年降水量550~750 mm。

造林地原为红松阔叶混交林,后经历史性采伐形成荒地,2018年春季采用2年生紫椴实生苗以株行距1.5 m×1.5 m人工营建紫椴纯林,紫椴假二叉分枝,造林前不进行整地,使其与灌木杂草共生,以形成林地小气候来保护顶芽。本试验紫椴造林地地势平坦,平均海拔400 m,土壤类型为暗棕壤。造林地内主要灌木有瘤枝卫矛(Euonymus verrucosus)、暴马丁香(Syringa reticulata subsp. amurensis)、光萼溲疏(Deutzia glabrata)、金花忍冬(Lonicera chrysantha)、毛榛子(Corylus mandshurica)等,主要草本有蚊子草(Filipendula palmata)、狭叶荨麻(Urtica angustifolia)、东北羊角芹(Aegopodium alpestre)、膜叶驴蹄草(Caltha palustris var. membranacea)、耳叶蟹甲草(Parasenecio auriculatus)等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置

2022年5月中旬选择长势一致的健康紫椴幼树 140株,进行3种强度的竞争植被控制处理:以幼树为中心去除半径30 cm 内的(T₃₀)、半径50 cm 内的(T₅₀)、半径75 cm 内的(T₇₅)灌草,不进行植被控制为对照组(CK),每个处理各35 株。本研究中,紫椴人工林营建过程中,以初始密度为1.5 m×1.5 m定点挖穴造林,土穴规格为半径30 cm,深30 cm。鉴于此,以 T₇₅处理为 100% 强度。植被控制只对地表上灌草进行清除,不破坏土壤结构与植物根系。

1.2.2 植物和土壤样品的采集与测定

2022年5月中旬,对140株紫椴幼树进行挂牌标记,并使用卷尺和游标卡尺分别测定其树高和地径(见表1)。2022年8月中旬,使用照度计测定幼树所处环境的光照强度,在每株幼树树梢高度的东、南、西、北4个方向分别读取数值,取平均值作为该环境下的光照强度。随机选择每组处理中生长健壮无病虫害和机械损伤的15株紫椴幼树,在每株紫椴根系生长方向50~100 cm 内,采集多

个包含1~5级根的完整根段,轻轻抖落根系表面黏着的土粒,装进无菌保鲜袋放入便携式恒温冷藏箱,并尽快带回实验室。采集每株幼树根部土壤样品,将每个处理的3株幼树土壤样品充分混合为一个土壤样本,每个处理采集5个混合土壤样本,共计20个混合土壤样本,土壤样本带回实验室测定土壤理化性质。

表 1 不同处理组紫椴幼树初始树高、地径
Table 1 Initial tree height and ground diameter of *T. amurensis* saplings under different treatments

处理 Treatment	树高 Tree height/cm	地径 Ground diameter/mm
T ₇₅	10.75±1.13	44.60±2.68
T ₅₀	9.19 ± 0.92	41.65±3.31
T ₃₀	11.83 ± 1.22	44.75±2.86
CK	12.68 ± 1.03	45.35±2.55
F	1.61	1.95
P	0.19	0.13

注:表中数据为平均值±标准误差。

Note: The data in the table were mean±standard error.

将采集的紫椴幼树的根系样品根据根序法分 别分为吸收根(1~3级根)和运输根(4~5级根),使 用Epson数字化扫描仪(Expression 10000XL 1.0, Telford)分别对吸收根和运输根进行扫描,扫描后 的图像使用根系形态分析软件(Win RHIZO Pro 2016, Canada) 进行形态参数的分析, 分析获得根 系的平均直径、总根长、总体积等指标,将扫描完 的细根置于信封中并做好标记后,放入烘箱中 65 ℃烘干至恒质量(精确到 0.000 1 g),并计算根 系的比表面积(Specific root surface area, SRA)、比 根长(Specific root length, SRL)和组织密度(Root tissue density, RTD)。将烘干后的细根先用球磨仪 粉碎,过0.149 mm 筛后,用元素分析仪测定全碳和 全氮含量[19],使用硫酸-过氧化氢消化法测定全磷 含量[20],采用改进的蒽酮-硫酸法测定可溶性糖和 淀粉含量[21]。

1.3 数据处理和统计分析

数据通过 Microsoft Excel 2013 软件整理后,使用 SPSS 25.0 软件对不同处理组紫椴幼树的光照强度、当年生长量、根系性状等指标进行单因素方差分析 (One-way ANOVA)、混合效应方差分析 (Mixed-effect ANOVA)、多重比较(Duncan 检验法)和相关性分析(Spearman 法),使用 R语言 vegan 包

对根系性质与土壤因子进行冗余分析,通过Origin Pro 2018 软件(v9.5.0, USA)实现数据可视化。

2 结果与分析

2.1 植被控制对光照强度和土壤理化性质的 影响

植被控制对紫椴幼树所处环境的光照强度、 土壤pH、含水量、全碳、全氮、速效氮和有效磷含 量影响显著(P<0.05),对土壤全磷含量影响不显 著(见图1)。随着植被控制强度减弱,紫椴幼树所 处环境的光照强度呈现显著下降的趋势(见图 1A)。土壤pH在 T_{30} 处理下显著高于其他3个处理 (P<0.05, 见图 1B)。土壤的含水量在 T_{75} 处理和 CK组显著高于 T_{50} 处理(P<0.05, 见图 1C)。土壤的全碳和全氮在CK组显著高于其他3个处理(P<0.05),在 T_{75} 和 T_{30} 处理下显著高于 T_{50} 处理(P<0.05),在 T_{75} 和 T_{30} 处理的差异不显著(见图 1D~E)。土壤的速效氮含量在 CK组显著高于其他3个处理(P<0.05),在 T_{75} 处理下显著高于 T_{30} 处理(P<0.05),在 T_{75} 处理下显著高于 T_{30} 处理(P<0.05),见图 1G)。土壤的有效磷含量在 CK组显著高于其他3个处理(P<0.05),见图 1G)。土壤的有效磷含量在 CK组显著高于其他3个处理(P<0.05),但其他3个处理间差异不显著(见图 1H)。

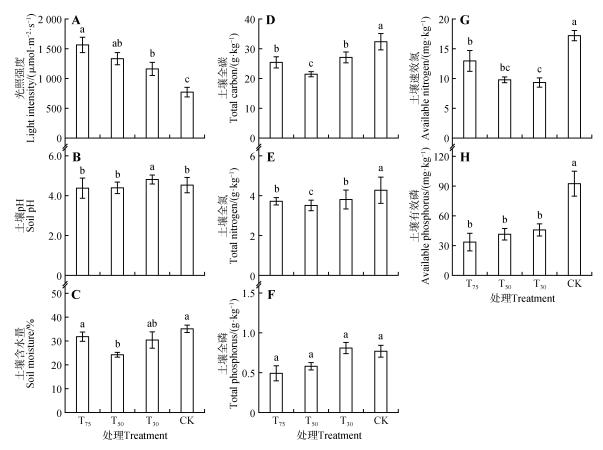


图 1 不同植被控制强度对紫椴幼树光照强度和土壤理化性质的影响 不同小写字母代表不同处理间差异显著(P<0.05)。

Fig.1 Effects of different treatments on the light intensity and soil physicochemical properties of *T. amurensis* saplings

Different lowercase letters indicated significant difference among treatments (*P*<0.05).

2.2 植被控制对紫椴根系形态特征的影响

混合效应方差分析结果显示,紫椴幼树的根系形态性状在不同植被控制处理与根系种类间存在显著差异(P<0.05)。其中,所有处理组紫椴运输根的根直径均显著大于吸收根(P<0.05),而其比表面积和比根长均显著小于吸收根(P<0.05)。而对于组织密度而言,只有Tao处理下运输根的组

织密度显著大于吸收根(*P*<0.05),其他处理组运输根和吸收根之间无显著差异(见图 2)。

对于紫椴幼树根系的吸收根(1~3级根)而言,植被控制显著改变了其比表面积、比根长和组织密度(P<0.05,见图 2B~D)。吸收根直径在 T_{75} 处理下最大((0.26±0.03) mm),在 CK 组最小((0.22±0.02) mm),但不同处理组间差异不显著(见图 2A)。

吸收根比表面积随着植被控制强度的减弱而增加,在CK组达到最大((983.35±177.90) $\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$),显著高于 T_{75} 组 68.20%(见图 2B)。吸收根的比根长随植被控制强度减弱而增加,在CK组达到最大((145.91±20.34) $\text{m} \cdot \text{g}^{-1}$),显著高于 T_{75} 组 81.10%(见图 2C)。吸收根组织密度随植被控制强度减弱而降低,在 T_{75} 组最大((0.29±0.03) $\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$),在CK组最低((0.20±0.02) $\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$),两者间差异显著(P<0.05,见图 2D)。

对于紫椴幼树根系的运输根(4~5级根)而言,植被控制对其直径、比根面积和比根长影响显

著(P<0.05),运输根直径随植被控制强度减弱而减小,在 T_{75} 组最大((0.97±0.12) mm),分别高于 T_{30} 和 CK 组 44.78% 和 42.65%,差异显著(P<0.05,见图 2A)。运输根比表面积和比根长都随植被控制强度减弱而增加,均在 T_{75} 组最小((142.83±28.78) $m^2 \cdot g^{-1}$)和((5.16±1.35) $m \cdot g^{-1}$),在 T_{30} 组达到最大((234.13±17.31) $m^2 \cdot g^{-1}$)和(11.34±1.17) $m \cdot g^{-1}$,见图 2B~C)。运输根组织密度在 T_{75} 处理下最大((0.33±0.04) $g \cdot m^{-3}$),在 T_{50} 处理下最小((0.23±0.05) $g \cdot m^{-3}$),不同处理间差异不显著(见图 2D)。

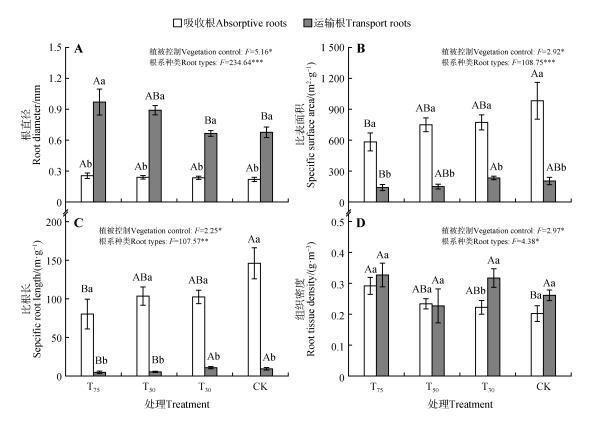


图 2 不同植被控制强度对紫椴根系形态特征的影响

不同大写字母代表相同细根类型不同处理间差异显著,不同小写字母代表相同处理下吸收根和运输根间差异显著。*P<0.05,**P<0.01,***P<0.001。下同。

Fig.2 Effects of different treatments on the root morphological characteristics of T. amurensis saplings

Different capital letters indicated significant difference among treatments for the same fine root type, while different lowercase letters indicated significant difference between absorptive roots and transport roots under the same treatment. *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001. The same as below.

2.3 植被控制对紫椴根系化学计量的影响

混合效应方差分析结果显示,紫椴幼树根系的全碳、全氮、全磷含量和碳氮磷化学计量比在根系种类间均存在显著差异(P<0.05),其中所有处理组紫椴运输根的全碳含量、碳氮比均显著大于吸收根(P<0.05),而全氮含量均显著小于吸收根

(P<0.05),此外,吸收根的全磷含量和氮磷比均大于运输根,但两者间差异不显著。 T_{75} 和 CK组的运输根的碳磷比显著大于吸收根(P<0.05),而 T_{50} 和 T_{30} 组中两种根系类型的碳磷比差异不显著(见图 3)。植被控制只对所有根系的全碳、全氮含量具有显著影响(P<0.05, 见图 3A~B)。

对于紫椴幼树吸收根而言,全碳、全氮和全磷含量均随植被控制强度减弱而增加,在T₇₅组最小,在 CK组最大,T₇₅和 CK间差异显著(*P*<0.05,见图 3A~B)。随着植被控制强度减弱,吸收根的碳磷比和氮磷比也逐渐降低,而碳氮比无明显变化,但三者在不同处理间差异均不显著(见图 3D~F)。

对于紫椴幼树运输根而言,全碳和全氮含量均

随植被控制强度减弱而增加,在T₇₅组最小,在CK 组最大,T₇₅和CK间差异显著(P<0.05,见图3A~B)。 运输根全磷含量也随植被控制强度减弱而增加,但 不同植被控制处理间差异不显著(见图3C)。随着 植被控制强度的减弱,运输根碳氮比和碳磷比逐渐 降低,而氮磷比则先升高后降低,但碳氮磷化学计 量比在不同处理间差异均不显著(见图3D~F)。

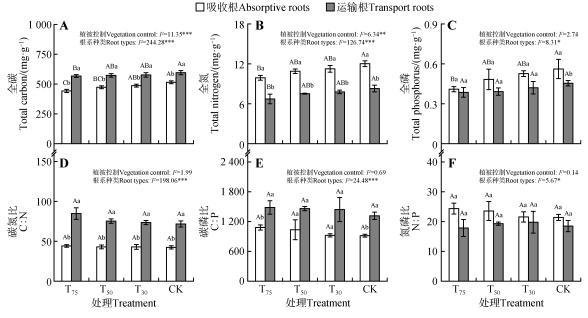


图 3 不同植被控制强度对紫椴根系碳氮磷含量和计量比的影响

Fig.3 Effects of different treatments on the content and stoichiometric of carbon, nitrogen, and phosphorus in the absorptive roots and transport roots of *T. amurensis* saplings

2.4 植被控制对紫椴根系非结构性碳含量的 影响

混合效应方差分析结果显示,紫椴幼树根系可溶性糖和淀粉含量在不同植被控制处理与根系种类间存在显著差异(P<0.05,见图 4)。对于根系可溶性糖含量而言,CK组中吸收根的可溶性糖含量显著大于运输根(P<0.05),而在 T_{75} 、 T_{50} 和 T_{30} 组中均小于运输根的,且在 T_{75} 中差异显著(P<0.05,见图 4A)。对于根系淀粉含量而言,吸收根的淀粉含量均大于运输根,在 T_{75} 和 T_{50} 中差异显著(P<0.05,见图 4B)。

对于紫椴幼树吸收根而言,可溶性糖和淀粉含量均随植被控制强度减弱而减小,均在 T_{75} 中含量最大,在CK中含量最小,其中可溶性糖含量在不同处理间差异不显著(见图4A), T_{75} 和 T_{50} 组的淀粉含量显著大于 T_{30} 和CK组(P<0.05,见图4B)。

对于紫椴幼树运输根而言,可溶性糖和淀粉

含量也随植被控制强度减弱而减小,均在 T_{75} 中含量最大,可溶性糖含量在CK组最小,淀粉含量在 T_{30} 组最小,但淀粉含量在不同处理间差异不显著(见图4B),而可溶性糖含量在不同处理间差异显著(P<0.05,见图4A)。

2.5 紫椴根系性状与土壤因子的关系

将紫椴幼树吸收根和运输根的根系性状分别作为响应变量,将土壤因子作为解释变量进行冗余分析显示,对于吸收根而言,前2个排序轴共解释根系性状总变异的43.2%(见图5A),对于运输根而言,前2个排序轴共解释根系性状总变异的37.9%(见图5B)。相关性分析显示,紫椴幼树的吸收根和运输根的根系性状与土壤因子的相关性总体上存在异同点:相同点是不管吸收根还是运输根,与根系全碳含量显著相关的土壤因子均较多;不同点是较多土壤因子与吸收根淀粉含量显著相关,而对于运输根来说,与其可溶性糖含量显

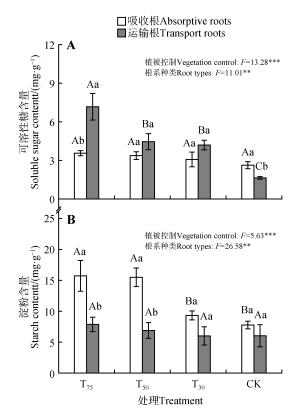


图 4 不同植被控制强度对紫椴吸收根和运输根非结构性 碳含量的影响

Fig.4 Effects of different treatments on the nonstructural carbohydrate content in the absorptive roots and transport roots of *T. amurensis* saplings

著相关的土壤因子较多。具体而言,吸收根根直径与土壤速效磷显著负相关,运输根根直径与土壤的 pH、全碳、全氮和全磷含量显著负相关(P<0.05,见表2~3)。运输根比表面积和比根长均与土壤的 pH、全碳和全氮含量显著正相关(P<0.05)。吸收根和运输根的全碳、全氮含量均与土壤全氮显著正相关(P<0.05)。运输根的磷含量与土壤含水量、土壤全碳显著正相关(P<0.05)。吸收根和运输根的可溶性糖含量均与土壤全氮显著负相关(P<0.05)。吸收根的淀粉含量与土壤的 pH、全碳和全氮含量显著负相关,而与土壤全磷含量显著正相关(P<0.05)。

3 讨论

植被控制处理显著改变了紫椴幼树所处微环境中的光照条件(见图1A),这可能是影响紫椴幼树根系性状的主要原因。植物光合作用产生的糖类物质是促进根系生长的重要因素,这些糖类物

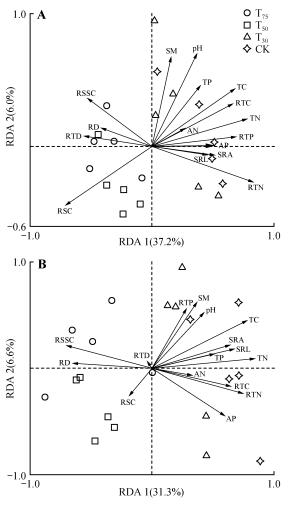


图 5 紫椴幼树吸收根(A)和运输根(B)根系性状与土壤 因子的冗余分析

RD. 根直径; SRA. 比表面积; SRL. 比根长; RTD. 根组织密度; RTC. 根全碳; RTN. 根全氮; RTP. 根全磷; RSSC. 根可溶性糖含量; RSC. 根淀粉含量; SM. 土壤含水量; pH. 土壤 pH; TC. 土壤全碳; TN. 土壤全氮; TP. 土壤全磷; AN. 土壤有效氮; AP. 土壤速效磷。

Fig.5 Redundancy analysis (RDA) of root traits and soil factors in absorptive roots(A) and transport roots (B) of *T. amurensis* saplings

RD. Root diameter; SRA. Specific surface area; SRL. Specific root length; RTD.Root tissue density; RTC.Root total carbon content; RTN. Root total nitrogen content; RTP.Root total phosphorus content; RSSC. Root soluble sugar content; RSC. Root starch content; SM. Soil moisture; pH.Soil pH; TC.Soil total carbon content; TN.Soil total nitrogen content; TP.Soil total phosphorus content; AN.Soil available nitrogen content; AP.Soil available phosphorus content.

质能够促进植物主根和侧根的生长发育^[22]。根系在不同光环境下可以调节自身的形态特征来促进根系的生长、营养元素的吸收及生物量的积累^[23]。根系直径是树木根系基础指标之一,植物通过直径大小的调整以适应环境。比根长和比表面积值

表 2 紫椴吸收根性状与土壤因子的相关性

Table 1 Correlation analysis of absorptive root characters and soil factors of *T. amurensis*

因素 Factors	土壤 pH Soil pH	土壤含水量 Soil moisture	土壤全碳 Soil total carbon	土壤全氮 Soil total nitrogen	土壤全磷 Soil total phosphorus	土壤速效磷 Soil available phosphorus	土壤有效氮 Soil available nitrogen
根直径 Root diameter	-0.025	-0.051	-0.242	-0.322	-0.084	-0.507*	-0.125
比表面积 Specific surface area	-0.030	-0.128	0.141	0.253	0.199	0.411	-0.012
比根长 Specific root length	-0.139	-0.066	0.128	0.205	-0.046	0.347	0.099
组织密度 Root tissue density	-0.135	0.069	-0.171	-0.249	-0.352	-0.377	0.105
根全碳 Root total carbon	0.543*	0.320	0.586**	0.472*	0.417	0.370	0.200
根全氮 Root total nitrogen	0.272	0.001	0.417	0.590**	0.356	0.534*	0.253
根全磷 Root total phosphorus	0.257	0.102	0.391	0.408	0.381	0.386	0.162
可溶性糖 Soluble sugar	-0.324	0.012	-0.402	-0.532*	-0.104	-0.071	-0.256
淀粉 Starch	-0.697**	-0.436	-0.734**	-0.723**	0.534*	-0.223	-0.335

表 3 紫椴运输根性状与土壤因子的相关性

Table 3 Correlation analysis of transport root characters and soil factors of *T. amurensis*

因素 Factors	土壤 pH Soil pH	土壤含水量 Soil moisture	土壤全碳 Soil total carbon	土壤全氮 Soil total nitrogen	土壤全磷 Soil total phosphorus	土壤速效磷 Soil available phosphorus	土壤有效氮 Soil available nitrogen
根直径 Root diameter	-0.604**	-0.299	-0.618**	-0.669**	-0.494*	-0.347	-0.146
比表面积 Specific surface area	0.570**	0.432	0.499*	0.487*	0.385	0.439	-0.102
比根长 Specific root length	0.522*	0.406	0.517*	0.539*	0.405	0.453*	-0.015
组织密度 Root tissue density	0.130	-0.258	-0.029	0.111	-0.044	-0.210	0.237
根全碳 Root total carbon	0.295	0.168	0.465*	0.549*	0.459*	0.405	0.459*
根全氮 Root total nitrogen	0.385	0.102	0.517*	0.604**	0.532*	0.459*	0.272
根全磷 Root total phosphorus	0.360	0.543*	0.544*	0.353	0.161	0.062	0.250
可溶性糖 Soluble sugar	-0.211	-0.155	-0.453*	-0.558*	-0.258	-0.531*	-0.337
淀粉 Starch	-0.150	-0.060	-0.174	-0.089	-0.372	-0.215	0.036

越大,代表养分利用率越高。组织密度是预测植 物对资源利用性的有效指标,根系组织密度与植 物生理活动密切相关,根系组织密度越小则意味 着根系所处的环境条件资源越丰富,越支持高产, 根系生长速率越快[24]。Miotto等[22]研究不同光环 境下蔗糖对水稻(Oryza sativa)根系发育的影响发 现,水稻根系性状随光照强度的变化而变化,蔗糖 和光照条件对根系生长具有协同促进作用,但无 光照条件下,蔗糖无法发挥其对根系生长的促进 作用。Vincent等[25]发现增加光照强度可以增加小 麦(Triticum aestivum)的根长和根干物质。Page 等[26]研究小麦根系发育对光强的响应发现,在强 光环境下,侧根数量多,根系更密集。本研究中, 光照强度随着植被控制强度增强而增强,紫椴幼 树的根系直径随植被控制强度减弱而减小,比表 面积和比根长均随植被控制强度减弱而增加,这 与以往的研究结果类似。徐立清等[23]研究林缘、 林隙和林冠下胡桃楸(Juglans mandshurica)根系 的性状变化发现,随光强的增加,比根长减小,光 照增强,为根系提供的碳水化合物增加,根系的构 建效率降低,进而导致比根长下降。植物细根形 态特征的变化可以从一定程度上缓解植物因环境 变化而造成的失衡状态[27-28]。

光环境会影响根系的生长发育,碳、氮、磷含 量对植物的生长发育具有重要意义,植物会通过 适当调节各器官养分的含量,从而使植物对资源 的吸收和利用效率最优[29]。光环境对植物营养元 素的吸收能力具有重要作用[30]。本研究中,紫椴 根系的全碳、全氮和全磷均随植被控制强度的减 弱而增加,这与以往的研究结果类似。例如,智西 民等[30]研究遮荫处理对青桐(Firmiana platanifolia)幼苗各器官碳、氮、磷含量的影响发现,幼苗根 系的碳、氮、磷含量均随着遮荫强度的增加呈现显 著上升的趋势,这可能是因为低光环境下,植物的 光合作用受到抑制,通过提高根系对营养元素的 吸收和利用,从而促进植物的生长发育。植物的 化学计量可以反映植物对营养元素的分配,以及 养分利用效率[31]。本研究中,紫椴根系的碳氮比 和碳磷比均随植被控制强度的减弱而减小,这与 以往的研究结果类似。熊静等[32]研究木荷(Schima superba)幼苗各器官化学计量特征的影响发 现,根系的碳氮比和氮磷比均在全光照环境下显 著高于遮荫环境的。紫椴根系不同根序间养分含 量随植被控制强度的变化可能是因为其对资源吸收和利用优先性的保障。

光合产物分为结构性碳和非结构性碳,非结 构性碳含量是维持渗透调节功能的重要因素[33]。 研究表明,植物倾向于就近分配光合产物,根系距 离较远,这可能会造成根部的非结构性碳水化合 物含量较低,植物各器官相互协调才能使植物对 资源的吸收和利用效率最高[34]。本研究中,紫椴 根系的可溶性糖和淀粉含量随植被控制强度的减 弱而减小,这与以往的研究结果类似。李晓庆 等[35]研究5个藤本月季品种各器官非结构性碳水 化合物含量的差异发现,其根系的非结构性碳水 化合物含量随遮荫强度的增加呈现显著下降的趋 势。这可能是因为低光环境下,光合作用较弱,形 成的光合产物较少;也可能是低光环境下,植物的 蒸腾作用较弱,使植物体内的水分状况优越,从而 不需要较高的非结构性碳水化合物含量来维持渗 透调节功能。

此外,土壤条件的改变是幼树根系性状变异 的另一个重要原因[36],植被控制处理对土壤条件 的改变主要通过两种途径实现,首先植被控制处 理可以改变到达土壤表面的光照和降水[37],进而 影响土壤理化性质,其次植被控制处理可以改变 草本灌木与土壤间反馈作用[38],从而影响土壤中 全量养分和有效养分的含量。本研究还发现,土 壤因子对吸收根性状变化的解释程度(43.2%)要 大于对运输根性状变化的解释程度(37.9%),这可 能是由于相较于运输根,吸收根由生长在根系末 端的1~3级根序的细根组成,其木质化程度较低, 具有初生构造和完整的皮层组织,对环境变化敏 感,生理功能集中于吸收养分和水分,而运输根为 4~5级根序的细根,木质化程度高,皮层组织消失, 具有连续的木栓层和次生木质部,生理功能集中 于支持、存储和运输作用[39]。细根的形态、生理等 指标与根系养分和水分吸收密切相关,低序级根 依靠着其对环境变化的高度敏感性,能够对土壤 养分和水分的变化做出快速响应,因此细根对土 壤条件变化的可塑性响应随根序升高而减弱[40]。 吸收根和运输根性状随土壤因子变化的不同响应 程度,反映了吸收根和运输根的结构和功能之间 的差异,进一步说明细根在土壤养分、水分获取和 资源维持方面,吸收根和运输根间存在着特殊的 权衡关系,这会影响紫椴幼树不同细根种类在资 源获取和分配方面的策略。

4 结论

随植被控制强度的减弱(T₇₅、T₅₀、T₃₀和CK),紫 椴根系形态、化学计量和生理特征均发生适应性 变化。紫椴在低光环境下,增加根系比表面积、比 根长和营养元素的吸收来提高对弱光环境的适应 能力。植被控制处理可以改变幼苗生长环境中的 光照强度和土壤理化性质,促进幼苗根系生长,提高幼苗根系养分利用效率,进而促进树木幼苗 生长。

参考文献

- [1] 盛炜彤.关于我国人工林长期生产力的保持[J]. 林业科学研究,2018,31(1):1-14.
 - SHENG W T.On the maintenance of long-term productivity of plantation in China [J]. Forest Research, 2018, 31 (1):1-14.
- [2] 任骏,李建安,胡孔飞,等.油茶新造林杂草发生规律与 防除技术[J].经济林研究,2017,35(4):177-184.
 - REN J, LI J A, HU K F, et al. Occurrence law and control technology of weeds in new afforestation of *Camellia oleif-era*[J]. Nonwood Forest Research, 2017, 35(4):177-184.
- [3] DE LOMBAERDE E, BLONDEEL H, BAETEN L, et al. Light, temperature and understorey cover predominantly affect early life stages of tree seedlings in a multifactorial mesocosm experiment [J]. Forest Ecology and Management, 2020, 461:117907.
- [4] MCCORMACK M L, DICKIE I A, EISSENSTAT D M, et al. Redefining fine roots improves understanding of belowground contributions to terrestrial biosphere processes [J]. New Phytologist, 2015, 207(3):505-518.
- [5] VALVERDE-BARRANTES O J.Dissecting how fine roots function[J].New Phytologist, 2022, 233(4):1539-1541.
- [6] 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.
- [7] GUO D L, XIA M X, WEI X, et al. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species [J]. New Phytologist, 2008, 180 (3): 673-683.
- [8] JACKSON R B, CALDWELL M M. The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics[J]. Ecology, 1993, 74(2):612-614.
- [9] 李婧,洪宗文,熊仕臣,等.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[J].四川农业

大学学报,2023,41(2):257-265.

- LI J, HONG Z W, XIONG S C, et al. The root morphology and C: N: P stoichiometric characteristics of *Cryptomeria japonica* var. sinensis plantations at different ages in rainy area of western China[J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 2023, 41(2):257-265.
- [10] 李晓清,代仕高,龙汉利,等. 桢楠种源幼苗细根形态 和生物量研究[J]. 热带亚热带植物学报,2016,24 (2):208-214.
 - LIX Q, DAIS G, LONG H L, et al. Fine root morphology and biomass of *Phoebe zhennan* provenance seedlings [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2016, 24 (2):208-214.
- [11] 陈菊艳,龙海燕,邓伦秀.遮光对野鸦椿幼苗生长和光 合生理特性的影响[J].西部林业科学,2021,50(2): 19-27.
 - CHEN J Y, LONG H Y, DENG L X. Effects of shading on growth and photosynthetic characteristics of *Euscaphis japonica* seedlings[J]. Journal of West China Forestry Science, 2021, 50(2):19-27.
- [12] 闫兴富,刘建利,贝盏临,等.不同光强条件下柠条锦鸡儿的种子萌发和幼苗生长特征[J].生态学杂志,2015,34(4):912-918.
 - YAN X F, LIU J L, BEI Z L, et al. Characteristics of seed germination and seedling growth of *Caragana korshinskii* under different light intensities [J]. Chinese Journal of Ecology, 2015, 34(4):912-918.
- [13] 吴小健,李秉钧,颜耀,等.不同地理种源杉木细根形态及生态化学计量特征[J].森林与环境学报,2023,43(2):113-122.
 - WU X J, LI B J, YAN Y, et al. Fine root morphology and ecological stoichiometric characteristics of *Cunning-hamia lanceolata* from different provenances [J]. Journal of Forest and Environment, 2023, 43(2):113-122.
- [14] 张玲,张东来.遮荫条件下黄檗生长和生理响应的性别差异研究[J].植物研究,2020,40(5):735-742.

 ZHANG L, ZHANG D L. Gender differences in growth and physiological respond of *Phellodendron amurense*Rupr.in condition of overshadow[J].Bulletin of Botani-
- [15] 徐程扬.不同光环境下紫椴幼树树冠结构的可塑性响应[J].应用生态学报,2001,12(3):339-343.

 XU C Y.Response of structural plasticity of *Tilia amu-*

cal Research, 2020, 40(5):735-742.

- rensis sapling crowns to different light conditions [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2001, 12(3):339-343.
- [16] 陈婕,毛子军,马立祥,等.蒙古栎和紫椴幼苗对光环境转变的光合作用响应[J].植物研究,2008,28(4):471-476.

- CHEN J, MAO Z J, MA L X, et al. Response of photosynthetic capacity and chlorophyll fluorescence in *Quercus mongolica* and *Tilia amurensis* seedlings after light intensity transfer[J]. Bulletin of Botanical Research, 2008, 28(4):471-476.
- [17] 徐程扬,张晶,刘强,等.紫椴幼树叶片的光合作用特征[J].东北林业大学学报,2001,29(2):38-43.

 XU C Y, ZHANG J, LIU Q, et al. Leaf photosynthetic characteristics of *Tilia amurensis* seedling[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2001,29(2):38-43.
- [18] 刘兴,杨晓,赵丹,等.遮光对紫椴幼苗光合特性的影响研究[J].新疆农业大学学报,2019,42(1):35-42.

 LIU X,YANG X,ZHAO D, et al. Study on the effect of light-shading on photosynthetic characteristics of Tilia amurensis Rupr. seedlings [J]. Journal of Xinjiang Agricultural University,2019,42(1):35-42.
- [19] 许旸,谷加存,董雪云,等.海南岛 4个热带阔叶树种前5级细根的形态、解剖结构和组织碳氮含量[J].植物生态学报,2011,35(9):955-964.

 XU Y,GU J C,DONG X Y, et al. Fine root morphology, anatomy and tissue nitrogen and carbon contents of the first five orders in four tropical hardwood species in Hainan Island, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(9):955-964.
- 计量及养分重吸收特征的地理变异[J].应用生态学报,2023,34(4):977-984.
 YAN Y Y,GUO Q,GUAN J Z,et al.Geographical variation of ecological stoichiometry and nutrient resorption in leaves of *Pinus koraiensis* and *Fraxinus mandshurica* [J].Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(4): 977-984.

[20] 闫媛媛,郭琪,管俊泽,等.红松和水曲柳叶生态化学

- [21] 祁琳,郭龙梅,刘尤德,等.刺槐幼苗非结构性碳水化 合物对NaCl胁迫的动态响应[J].林业科学,2022,58 (1):32-42. QI L, GUO L M, LIU Y D, et al. Dynamic responses of
 - QI L, GUO L M, LIU Y D, et al. Dynamic responses of non-structural carbohydrates in *Robinia pseudoacacia* seedlings to NaCl stress [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2022,58(1):32-42.
- [22] MIOTTO Y E, COSTA C TDA, OFFRINGA R, et al. Effects of light intensity on root development in a D-root growth system [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 778382.
- [23]徐立清,崔东海,王庆成,等.张广才岭西坡次生林不同生境胡桃楸幼树根系构型及细根特征[J].应用生态学报,2020,31(2):373-380.
 - XU L Q, CUI D H, WANG Q C, et al. Root architecture and fine root characteristics of Juglans mandshurica sap-

- lings in different habitats in the secondary forest on the west slope of Zhangguangcailing, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(2):373-380.
- [24] WAHL S, RYSER P. Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses [J]. New phytologist, 2000,148(3):459-471.
- [25] VINCENT C D, GREGORY P J. Effects of temperature on the development and growth of winter wheat roots[J]. Plant and Soil, 1989, 119(1):99-110.
- [26] PAGE V, BLÖSCH R M, FELLER U. Regulation of shoot growth, root development and manganese allocation in wheat (*Triticum aestivum*) genotypes by light intensity [J]. Plant Growth Regulation, 2012, 67(3):209-215.
- [27] SARAN P L, SINGH S, SOLANKI V H, et al. Impact of shade-net intensities on root yield and quality of Asparagus racemosus: a viable option as an intercrop[J]. Industrial Crops and Products, 2019, 141:111740.
- [28] 任浩,高国强,马耀远,等.不同年龄红松根系氮素吸收及其与根形态和化学性状的关系[J].北京林业大学学报,2021,43(10):65-72.
 REN H, GAO G Q, MA Y Y, et al. Root nitrogen uptake and its relationship with root morphological and chemical traits in *Pinus koraiensis* at different ages[J]. Journal of Beijing Forestry University,2021,43(10):65-72.
- [29] 王凯,齐悦彤,那恩航,等.基于器官-凋落叶-土壤生态化学计量特征的樟子松和赤松人工林养分利用策略[J].生态学杂志,2023,42(2):274-281.
 WANG K,QI Y T,NA E H, et al. Nutrient use strategies of Pinus sylvestris var. mongolica and Pinus densiflora
 - of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* and *Pinus densiflora* plantations based on ecological stoichiometry in organlitter-soil systems[J]. Chinese Journal of Ecology, 2023, 42(2):274-281.
- [30] 智西民,王梦颖,牛畔青,等.遮荫对青桐幼苗生长性 状与化学计量特征的影响[J].生态学杂志,2021,40 (3):664-671.
 - ZHI X M, WANG M Y, NIU P Q, et al. Effects of shading on the growth indices and stoichiometric characteristics of *Firmiana platanifolia* seedlings[J]. Chinese Journal of Ecology, 2021, 40(3):664-671.
- [31] 高然,董希斌,曲杭峰,等.抚育强度对天然针阔混交 林细根化学计量及根系呼吸的影响[J].东北林业大 学学报,2022,50(11):43-46.
 - GAO R, DONG X B, QU H F, et al. Effects of tending intensity on stoichiometry and root respiration of fine roots in natural coniferous and broad-leaved mixed forest [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2022, 50(11):
- [32] 熊静,虞木奎,成向荣,等.光照和氮磷供应比对木荷

- 生长及化学计量特征的影响[J]. 生态学报,2021,41 (6):2140-2150.
- XIONG J, YU M K, CHENG X R, et al. Effects of light and N-P supply ratios on growth and stoichiometric of Schima superba[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(6): 2140-2150.
- [33] 陈超,罗光宇,金则新,等.光照强度对景宁木兰幼苗叶片形态结构、化学计量特征和非结构性碳水化合物的影响[J].生态学杂志,2023,42(6):1307-1315.
 CHEN C,LUO G Y,JIN Z X, et al. Effects of light intensities on leaf morphological structure, stoichiometry and non-structural carbohydrates of Magnolia sinostellata seedlings[J]. Chinese Journal of Ecology, 2023, 42(6): 1307-1315.
- [34] 李金霞,朱亚男,孙小妹,等. 氮磷添加对黑果枸杞(Lycium ruthenicum)营养器官非结构性碳水化合物特征的影响[J].中国沙漠,2021,41(2):200-211.

 LI J X,ZHU Y N,SUN X M, et al. Effects of nitrogen and phosphorus addition on non-structural carbohydrate properties of vegetative organs in Lycium ruthenicum[J]. Journal of Desert Research,2021,41(2):200-211.
- 非结构性碳分配对遮阴的响应[J]. 山西农业科学, 2021,49(9):1055-1060.

 LI X Q, YAN D J, REN J P, et al. Response of growth and nonstructural carbon distribution to shading in five vine rose varieties[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2021,49(9):1055-1060.

[35] 李晓庆, 闫冬佳, 任金培, 等.5个藤本月季品种生长和

- [36] BENGOUGH A G, BRANSBY M F, HANS J, et al. Root responses to soil physical conditions; growth dynamics from field to cell [J]. Journal of Experimental Botany, 2006,57(2):437-447.
- [37] TANAKA K, HASHIMOTO S. Plant canopy effects on soil thermal and hydrological properties and soil respiration[J]. Ecological Modelling, 2006, 196(1/2): 32-44.
- [38] HUANGFU C H, HUI D F, QI X X, et al. Plant interactions modulate root litter decomposition and negative plant-soil feedback with an invasive plant [J]. Plant and Soil, 2019, 437:179-194.
- [39] 谷加存,王东男,夏秀雪,等.功能划分方法在树木细根生物量研究中的应用:进展与评述[J].植物生态学报,2016,40(12):1344-1351.
 - GU J C, WANG D N, XIA X X, et al. Applications of functional classification methods for tree fine root biomass estimation: Advancements and synthesis [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2016, 40 (12): 1344-1351.
- [40] 贾林巧,陈光水,张礼宏,等.常绿阔叶林外生和丛枝 菌根树种细根形态和构型性状对氮添加的可塑性响应[J].应用生态学报,2021,32(2):529-537.

 JIA L Q,CHEN G S,ZHANG L H, et al. Plastic respons-

es of fine root morphology and architecture traits to nitrogen addition in ecto-mycorrhizal and arbuscular mycorrhizal tree species in an evergreen broadleaved forest[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32 (2): 529-537.