

doi: 10.11707/j.1001-7488.20191013

毛白杨幼林细根对梯度土壤水分的响应*

邹松言¹ 李豆豆¹ 汪金松² 邱楠³ 刘金强¹ 王焯⁴ 李广德⁵
段劫¹ 贾黎明¹ 席本野¹

(1. 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室 北京 100083; 2. 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室 北京 100101; 3. 内蒙古大学生态与环境学院 呼和浩特 010021;
4. 北京市农林科学院林业果树研究所 北京 100093; 5. 国家开放大学农林医学教育部 北京 100039)

摘要: 【目的】明确毛白杨细根对土壤水分的短期响应,充分了解其根系对土壤水分的生态适应策略,并为其人工林水分管理策略的优化提供理论依据。【方法】在栽植砂壤土的 2 年生毛白杨林分中,设置 3 个灌溉处理:充分灌溉(FI)、控水灌溉(CI)和对照(CK)。灌溉 2 个月后,在各处理林分中采用根钻法进行取样,得到不同处理、深度和水平距离的细根生长、分布及形态数据。【结果】垂直方向上,各处理间细根生物量密度(FRBD)在任一土层内均无显著差异($P>0.05$);在各处理间浅土层水分差异较大的区域和整个根区内,细根分布深度表现出 $CK>CI>FI$ 的特点,该规律在水分差异较小的区域未出现;水平方向上,CK 处理下的 FRBD 呈现出明显的随距树距离增大而逐渐减小的趋势,该趋势在 FI 和 CI 处理中较弱;除水平距树 30 cm 处 CK 处理的 FRBD 显著大于 FI 和 CI 外($P<0.05$),其余距离处各处理间 FRBD 差异均不显著($P>0.05$);细根分布表现出距树越远垂直分布越浅的特点;灌溉处理下,细根在滴水两侧的浅土层中大量聚集,对照处理下细根则大量聚集在靠近树体的深土层中;0~50 cm 的任意土层内,各处理间细根形态指标(直径、比根长、组织密度)均无显著差异($P>0.05$);林木平均生长空间内整个根区的细根总量表现出 $CK>FI>CI$ 的特点。【结论】当浅土层存在短期水分差异时,随着干旱胁迫加剧,毛白杨细根生物量的垂直分布逐渐加深,同时向靠近树体的方向聚集;毛白杨通过调节细根分布而非浅土层内细根形态以适应水分胁迫;就细根总量而言,毛白杨会采取先小幅降低,后显著升高的调节策略。在旱季对毛白杨幼林进行灌溉时,建议采用较高频率的充分灌溉。

关键词: 毛白杨; 土壤水分; 细根生物量; 细根分布; 细根形态

中图分类号: S718.3 文献标识码: A 文章编号: 1001-7488(2019)10-0124-14

Response of Fine Roots to Soil Moisture of Different Gradients in Young *Populus tomentosa* Plantation

Zou Songyan¹ Li Doudou¹ Wang Jinsong² Di Nan³ Liu Jinqiang¹ Wang Ye⁴ Li Guangde⁵
Duan Jie¹ Jia Liming¹ Xi Benye¹

(1. Ministry of Education Key Laboratory of Silviculture and Conservation, Beijing Forestry University Beijing 100083;
2. Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences Beijing 100101; 3. College of Ecology and Environment Science, Inner Mongolia University Hohhot 010021;
4. Institute of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing Academy of Forestry and Pomology Beijing 100093;
5. Faculty of Agriculture, Forestry and Medicine, the Open University of China Beijing 100039)

Abstract: 【Objective】 Clarifying the short-term response of fine roots to soil water gradient in the *P. tomentosa* plantation, to have a better understanding of the ecological adaptation strategy of its roots to soil moisture and provides theoretical basis for the optimization of its artificial forest moisture management strategy. 【Method】 Three irrigation treatments were set in a two-year-old *P. tomentosa* stand planted in sandy loam, i. e. full irrigation (FI), controlled irrigation (CI), and control (CK). After 2 months of irrigation, root sampling down to 150 cm depth was conducted in each treatment using the soil core method. Through the measurement of root samples, root growth, distribution and morphology data in each treatment, soil depth and horizontal distance were obtained. 【Result】 Vertically, in each soil

收稿日期: 2019-02-20; 修回日期: 2019-09-04。

基金项目: 北京林业大学中央高校基本科研业务费用专项资金项目(2018ZY26); 国家自然科学基金(31872702、31670625 和 31400532); 国家重点研发计划课题(2016YFD0600403)和“十二五”国家科技支撑计划(2015BAD09B02)。

* 席本野为通讯作者。

layer, there is no significant difference in fine root biomass density (FRBD) among treatments ($P > 0.05$). In the whole root zone and the area with a large difference in moisture in shallow soil layer among treatments, the distribution depth of fine root showed a trend of CK > CI > FI. However, this trend was not obvious in the area with less difference in soil water content. Horizontally, FRBD in the CK decreased gradually with the increase of the distance from trees, but this trend was very weak in FI and CI treatments. There was no significant difference of FRBD among treatments at each horizontal distance ($P > 0.05$), except for the distance of 30 cm from tree, where FRBD of CK was significantly higher than that of FI and CI treatments ($P < 0.05$). On a two-dimensional scale, fine root distribution tended to be shallower with the increasing distance from tree. Under irrigations, fine roots mainly concentrated in the shallow soil layers at both sides of the dripper, while the majority of fine roots in the CK distributed in the relatively deeper soil layers close to the tree. For each soil layer within 0–50 cm, no significant difference in fine root morphology was found among treatments ($P > 0.05$). Both the variation of the total fine root biomass and length among the treatments followed an order of CK > FI > CI. **【Conclusion】** In conclusion, when a short-term moisture difference occurred in the shallow soil layers, 1) the fine roots of *P. tomentosa* distributed deeper and tended to concentrate closer to the tree with the aggravation of drought stress, 2) *P. tomentosa* preferentially adjusted the fine root distribution rather than the fine root morphology in the shallow soil layer to adapt to soil water stress, 3) as to the total amount of fine roots, *P. tomentosa* adopted a regulation strategy of slight decrease at first and subsequently distinct increase. High frequency irrigation should be applied to two-year-old *P. tomentosa* stand in dry season.

Key words: *Populus tomentosa*; soil moisture; fine root biomass; fine root distribution; fine root morphology

细根的生产 and 周转大约会消耗 22% 的生态系统净初级生产力 (NPP) (McCormack *et al.*, 2015), 是森林生态系统中物质循环与能量流动的重要环节。在树木根系总生物量中, 细根所占比例通常小于 30% (Vogt *et al.*, 1996; Sundarapandian *et al.*, 1996; Steele *et al.*, 1997), 但其具有巨大的吸收表面积且生理活性强, 是植物水分和养分吸收的主要器官 (Jackson *et al.*, 1997; Gordon *et al.*, 2000; Guo *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2017)。此外, 细根还是根系系统对环境变化最敏感的部分 (Hendrick *et al.*, 1993; McCormack *et al.*, 2014)。因此, 了解细根的特性有助于更好地理解植物的功能特性和环境适应性 (Rewald *et al.*, 2014; Ma *et al.*, 2018)。

研究细根生长对土壤水分的响应特征, 有助于阐明植物对水分环境适应的生态策略。随着土壤水分含量的升高, 细根通常会采取 3 种响应策略, 即生物量增加 (Fabião *et al.*, 1995; Meier *et al.*, 2008; Olesinski *et al.*, 2011)、降低 (Gaul *et al.*, 2008; Lima *et al.*, 2010; Jerbi *et al.*, 2015) 和无显著变化 (Joslin *et al.*, 2000; Majdi, 2001; King *et al.*, 2002)。由此可见, 随着物种、土壤、气候等条件的改变, 植物细根生长对土壤水分变化的响应方式也会不同。因此, 针对不同地区的特定树种, 仍有必要详细了解其细根生长对土壤水分的响应特征, 以充分理解其对水分环境的生态适应策略。

土壤水分变化还可能影响植物细根空间分布。

目前, 大量相关研究主要集中于了解细根一维垂直分布对土壤水分的响应特征, 土壤水分变化会影响细根垂直分布深度 (Persson *et al.*, 1995; 王迪海等, 2005; Ma *et al.*, 2013; Holloway *et al.*, 2017)。然而, 对于土壤水分梯度下细根水平和二维分布特征的变化还知之甚少 (马理辉, 2011)。有研究指出, 与靠近树干的根系相比, 更远处的根系死亡更早且死亡率更高 (Germon *et al.*, 2016), 且随着距树距离的增加, 根系分布有逐渐变浅的趋势 (Xi *et al.*, 2013)。这可能会导致在不同水平距离处, 细根垂直分布对土壤水分的变化采取不同的响应策略, 进而造成二维分布的差异。因此, 在不同土壤水分梯度下, 同时探究整个根区内细根的一维 (垂直、水平) 和二维分布特点, 以及不同径向距离处的细根垂直分布特征, 才能更全面地了解细根空间分布对土壤水分的响应规律。

直径、比根长、组织密度等细根形态指标是表征或影响根系吸水效率和能力的重要功能性状参数, 一般拥有更小直径、更大比根长的细根具有更高的吸水效率 (Fransen *et al.*, 1998; Dhiman *et al.*, 2017; Freschet *et al.*, 2017; Ma *et al.*, 2018), 速生树种的细根通常具有这些形态特征 (Reich, 2014; Jo *et al.*, 2015)。组织密度则因与直径和比根长之间存在负相关关系 (Ma *et al.*, 2018), 而可能间接影响细根吸水。但是, 关于细根形态对于土壤水分变化的响应却无明确定论, 如有研究发现, 水分胁迫会使植物细

根比根长增加 (Metcalf *et al.*, 2008; 张龙宁等, 2013)、组织密度增大 (Trubat *et al.*, 2006; Brunner *et al.*, 2009)、直径减小 (蔡丽平等, 2012); 然而其他研究却显示比根长会随着土壤含水率的降低而减小 (Ostonen *et al.*, 2007; Lima *et al.*, 2010); 还有研究表明, 细根形态并未对土壤水分的变化产生响应 (Pronk *et al.*, 2002; Coleman, 2007; Herzog *et al.*, 2014)。由此可见, 细根形态对土壤水分梯度的响应特征与植物种类、土壤、气候等条件存在着密切关系。因此, 针对特定树种, 为明确其对土壤水分变化的响应与适应方式, 仍需全面了解不同土壤水分梯度下其细根形态的差异性。

杨树是我国北方速生丰产林建设的重要树种, 关于杨树根系的研究此前已有大量报道 (Dickmann *et al.*, 1996; 邱楠等, 2013; Xi *et al.*, 2013; Coleman *et al.*, 2018)。但是同时探讨细根生长、分布和形态对土壤水分响应规律的研究还相对较少 (张龙宁等, 2013; 闫小莉等, 2015a; 2015b), 且多为长期灌溉后观测其响应。前人研究表明, 在生长季初期, 根系对土壤水分的响应大于生长季末期 (Joslin *et al.*, 2001), 所以此前研究可能已经错过细根响应最为强烈的时期, 同时, 雨季的存在可能造成夏季和秋季不同处理间土壤水分的差异减小甚至消失, 从而更难检测到细根各项指标的响应。所以, 在生长旺盛且不受雨季干扰的春季对不同土壤水分梯度下的细根各项指标进行观测, 能够有效填补此前研究中在细根短期响应方面的空白, 同时更精确地监测细根对土壤水分的响应规律。

本研究以毛白杨 (*Populus tomentosa*) 为研究对象, 在其幼林中开展细根对土壤水分梯度的短期响应研究, 具体研究目标为: 1) 探究土壤水分对细根生长的影响; 2) 明确细根分布随土壤水分梯度的变化规律; 3) 探讨细根形态指标对土壤水分的响应特征; 4) 通过了解毛白杨根系对土壤水分的生态适应策略, 为其人工林水分管理策略的优化提供理论依据。此外, 基于前人的研究发现和毛白杨的速生特性, 本研究提出以下假设: 1) 毛白杨细根总生物量会随着土壤含水率的降低而减少; 2) 细根生物量分布会随着浅土层土壤含水率的降低逐渐加深; 3) 随着土壤水分的减少, 细根会增加比根长和组织密度、减小直径。

1 研究区概况

试验地位于山东省聊城市高唐县国有旧城林场 (116°4'57"—116°4'58"E, 36°48'11"—36°48'12"N),

海拔 30 m, 年降水量 545 mm, 主要集中在 7—8 月, 年蒸发量 1 880 mm, 年日照时数 2 651.9 h, 年均气温 12.0~14.1 °C, 全年无霜期 204 天, 地下水位 6 m 左右。试验地中, 0~140 cm 土层为砂壤土, 140~300 cm 土层为粉壤土, 平均土壤密度为 1.43 g·cm⁻³, 田间最大持水量为 0.35 cm³·cm⁻³, 饱和含水率为 0.44 cm³·cm⁻³。

试验树种为三倍体毛白杨无性系 B301 [(*P. tomentosa* × *P. bolleana*) × *P. tomentosa*] (以下简称“毛白杨”) 2015 年春在试验地用两根一干苗植苗造林。株行距为 2 m × 3 m, 造林时苗木平均树高 2.9 m, 平均胸径 3.0 cm。2015 年 10 月安装和铺设滴灌系统, 采用以色列耐特菲姆公司生产的滴灌管, 滴头间距为 50 cm, 流量 1.6 L·h⁻¹。滴灌管置于地表, 并沿树行方向, 在距离树体两侧 30 cm 处铺设。滴灌系统于 2016 年 4 月投入使用。

2 研究方法

2.1 试验设计 2016 年 4 月 4 日布设灌溉试验。为形成不同的梯度土壤水分条件, 共设 3 个灌溉处理, 分别为充分灌溉 (FI)、控水灌溉 (CI) 和空白对照 (CK), 每处理 6 个重复, 按完全随机区组设计在田间布设各处理的重复小区。每个处理的各重复小区面积均为 432 m², 且栽植 72 株树, 位于试验小区中心的 20 株为试验树, 其余作为保护行。各处理施肥和灌溉制度相同: 每株每年穴施氮肥 170 g, 采用除草剂定期去除杂草。

4 月 4—7 日对所有处理浇灌展叶水, 之后开始试验。根据毛白杨生长与土壤水分有效性间的定量关系 (Xi *et al.*, 2016), 设定 FI 和 CI 处理分别在滴头正下方 20 cm 处的土壤水势达到 -20 和 -45 kPa 时进行灌溉, 并将土壤湿润体内的水分灌溉至田间最大持水量; CK 处理在展叶水之后不进行任何灌溉。从试验开始至根系取样结束期间, FI 处理共进行 9 次灌溉 (总灌溉量为 85.0 mm), CI 处理进行 1 次 (灌溉量为 14.7 mm)。

田间实测数据显示, 水平方向上水分最多可运移到滴灌管两侧 25 cm 左右, 垂直方向上可渗透到下方 50 cm 左右 (李豆豆等, 2018), 因而设定“水平距树 0~50 cm 范围内的 0~50 cm 土层”为湿润区, 其余部分为干旱区。同时, 定义水平距树 0~50 cm 范围内的土壤区域为 I 区, 50~150 cm 范围内的土壤区域为 II 区。本研究中, CK 处理虽无灌溉, 但为方便对比, 仍采用相同方法对样树根区土壤进行区域划分 (图 1)。

2.2 土壤含水率测定 在 2016 年 4 月 10 日—6 月 2 日,对试验地土壤含水率 θ 进行测定,具体测定方式为:在各处理的第三重复小区内,选择 3 株平均标准木,分别在距样树 25、50、100 和 150 cm 处各布设 1 根 3 m 长的含水率测管;然后采用管式 TDR 系统 (TRIME-4PH, IMKO, Germany) 测定土壤含水率 ($\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$),其中 0~60 cm 土层中每 10 cm 为一层进行测量,60~140 cm 土层中每 20 cm 为一层进行测量;测定间隔期为 4~11 天。

2.3 根样采集与处理 根系采样于 2016 年 5 月 31 日—6 月 2 日 (试验开始后第 54~56 天) 进行。由于试验地地形平坦、土壤条件均一、栽植时所用苗木规格一致、林相整齐且林木生长分化减小,采样时 FI、CI 和 CK 处理林木的平均胸径分别为 (5.8 ± 0.39)、(4.9 ± 0.41) 和 (4.8 ± 0.29) cm,平均树高分别为 (4.6 ± 0.21)、(4.7 ± 0.15) 和 (4.7 ± 0.20) m,因此在每个处理中随机选择 3 株标准木进行根系取样。取样时,在距每株样树的不同水平距离处 (FI 和 CI 处理: 10、20、30、40、50、60、80、100、120 和 140 cm; CK 处理: 10、30、50、80、110 和 140 cm) 用

根钻法 (根钻长 10 cm, 内径 6 cm) 进行分层取样,每 10 cm 一层,取样深度至 150 cm。最终在 FI、CI 和 CK 处理中分别获取 450、450 和 270 个根样。根系取回后清水清洗,使其与土壤中大部分杂质分离,之后用镊子将样品装入自封袋,依次编号,带回实验室进行冷冻保存。随后用 Epson Twain Pro 根系扫描系统和 WinRhizo 根系图像分析系统 (Regent Instruments Inc., Quebec, Canada) 对部分取样点的根样进行扫描,获取根系平均直径 (mm)、长度 (cm)、表面积 (cm^2) 及体积 (cm^3) 等细根形态数据。扫描样点的选取原则为:根据根系样品的量,对于湿润区各土层,选取水平距树 10~30 cm 处的根样进行扫描;对于干燥区,随机选取 8 个土层 (位于 2~4 个不同径向距离处且分布相对均匀) 的根样进行扫描。扫描前用镊子将直径 > 2 mm 的根系挑出单独保存,仅对直径 ≤ 2 mm 的细根进行扫描。随后将所有细根装入信封,并放入 75°C 烘箱烘干至恒质量,用精度为 0.0001 g 的电子天平称其干质量,得到生物量数据,并用此数据进行细根分布的相关分析。

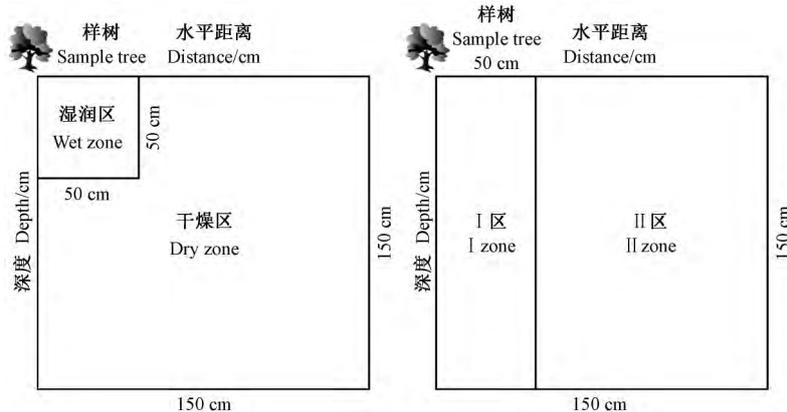


图 1 样树根区土壤不同区域划分示意图

Fig.1 Regional division of root zone of sample tree

2.4 数据处理与分析 主要选取细根生物量密度 (FRBD, $\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$)、细根根长密度 (FRLD, $\text{m} \cdot \text{m}^{-3}$)、平均根径 (MRD, mm)、比根长 (SRL, $\text{m} \cdot \text{g}^{-1}$) 和细根组织密度 (FRTD, $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$) 等根系性状指标探讨毛白杨细根生长、分布与形态特征对梯度土壤水分的响应。各指标计算方法为:细根干质量除以取样土体体积 (0.0002826 m^3) 即为 FRBD;细根长度除以细根干质量即为 SRL;细根干质量除以细根体积得到其 FRTD。对所有取样点的 FRBD 取平均值,得到整个根区内的平均 FRBD,再将其换算成林木平均生长空间内整个根区 ($2 \text{ m} \times 3 \text{ m} \times 1.5 \text{ m}$) 的细根总生物量。

对各处理下各水平范围内 (距树 0~50、50~150 和 0~150 cm) 0~150 cm 土层的 FRBD 累积比例 (FRBD 从表土层累加到某一土层时占整个剖面 FRBD 总量的比例) 数据,用 MLDR 模型 (Silva *et al.*, 2003) 进行拟合,得到 FRBD 累积比例 (Y_r) 随深度 (D) 变化的函数,并计算得到 D_{50} (FRBD 累积比例达到 50% 时的深度) 和 D_{90} (累积比例达到 90% 时的深度),公式如下:

$$Y_r = \frac{1}{1 + \left(\frac{D_{\text{Max}} - D}{d \cdot D} \right)^c}; \quad (1)$$

$$D_{50} = \frac{D_{\text{Max}}}{d + 1}; \quad (2)$$

$$D_{90} = \frac{D_{\text{Max}}}{1 + d \cdot 0.11^{\frac{1}{c}}} \quad (3)$$

式中: c 和 d 为拟合参数, D_{Max} 为最大取样深度 (150 cm)。

利用 Excel 2016 对数据进行整理计算。运用 SPSS 20.0 软件 (SPSS Inc., Chicago IL, USA) 进行细根根长密度 FRLD 与细根生物量的线性回归分析, 以及对不同处理间 FRBD、SRL、FRTD 和 MRD 进行单因素方差分析 (one-way ANOVA), 主要影响因子设为水分梯度, 用邓肯多重极差检验法 (Duncan) 在 0.05 水平上进行不同水分梯度间根系指标的差异性检验。分析前, 数据用 Kolmogorov-Smirnov test 和 Levene test 分别进行检验, 因部分 FRBD 数据不满足正态分布和方差齐性的前提条件, 所以对其进行对数转换使其满足条件后再进行后续分析。其中还有部分数据转换后仍不满足, 所以对其进行非参数检验 (Kruskal-Wallis test)。在 R Studio 软件中运用混合效应模型分析不同土层和水平距离间 FRBD 和形态指标的差异时, 土层深度或水平距离作为固定效应因子, 取样树作为随机因子,

采用一阶自相关解释土层深度和水平距离间的相关关系, 并在 0.05 水平上对 FRBD 和形态指标进行差异性检验。本研究中的非线性回归分析及图表绘制分别在 Origin 9.0 和 Surfer 8.0 软件中完成。

3 结果与分析

3.1 土壤含水率动态 如图 2 所示, 在试验开始到根系取样结束期间, 共有 9 次降雨, 其中 3 次大于 5 mm (图 2A)。充分灌溉处理 FI 湿润区 (距树 0~50 cm 范围内的 0~50 cm 土层) 的 θ 在相对稳定的范围内波动, 一直明显高于其他 2 个处理; 控制灌溉 CI 和 CK 处理下湿润区的土壤含水率 θ 动态相对一致, 整体呈下降趋势, 但 CI 处理在 5 月 18 日后其 θ 开始明显高于 CK ($P > 0.05$) (图 2B)。3 个处理下, 在距树 50~150 cm 范围内的 0~50 cm 土层中 θ 均在较低水平内平稳波动, 且处理间差异较小 ($P > 0.05$), 在该区域, FI 处理下 θ 始终略低于其他 2 个处理 (图 2C)。试验期间, FI、CI 和 CK 处理在湿润区的平均 θ 分别为 0.20、0.16 和 0.15 $\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$, 在距树 50~150 cm 范围内的 0~50 cm 土层平均 θ 分别为 0.13、0.15 和 0.15 $\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ (图 2)。

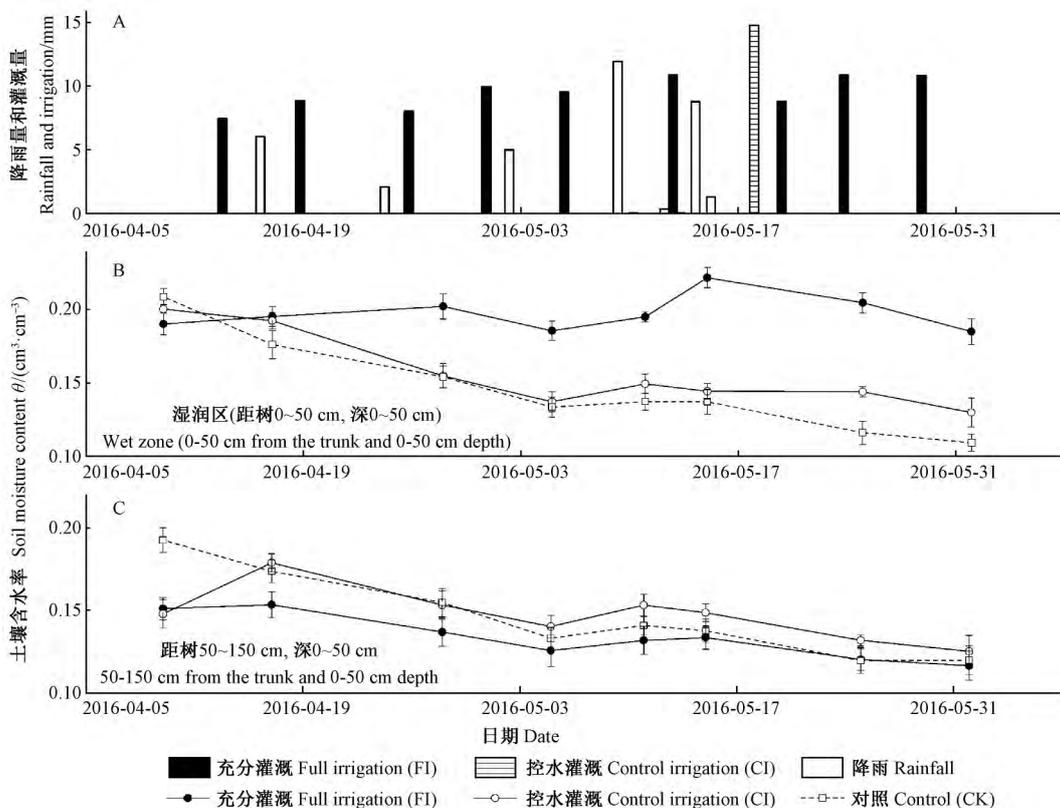


图 2 试验期间林地降雨、灌溉情况和不同处理下不同土壤区域中的土壤含水率动态

Fig.2 Irrigation, precipitation and dynamic of soil moisture content in different soil zones under different treatments during the experimental period

3.2 细根空间分布特征 1) 一维垂直分布 由图 3 可知,在距树不同水平区域内,土层深度对不同处理的 FRBD 均有显著影响 ($P < 0.05$)。I 区内,FI 和 CI 处理的 FRBD 最大值均出现在 10~20 cm 土层,而 CK 处理的最大值则出现在 40~50 cm 土层。FI 和 CI 中,FRBD 均呈现出从上到下逐渐降低的整体变化趋势;而 CK 中,FRBD 在 0~30 cm 土层逐渐降低,但在 30~50 cm 土层内又大量升高,之后随着土层深度的增加又逐渐降低。单因素方差分析结果

显示,在不同土层中,各处理间的 FRBD 均无显著差异。

II 区内,FI 和 CI 处理的最大 FRBD 均出现在 10~20 cm 土层,但 CK 的最大 FRBD 分布土层则变为 0~10 cm 的表土层。3 个处理的 FRBD 垂直剖面特征相似,均呈现从上到下逐渐降低的总体变化趋势。II 区内各处理间 FRBD 在每个土层也无显著差异 ($P > 0.05$)。

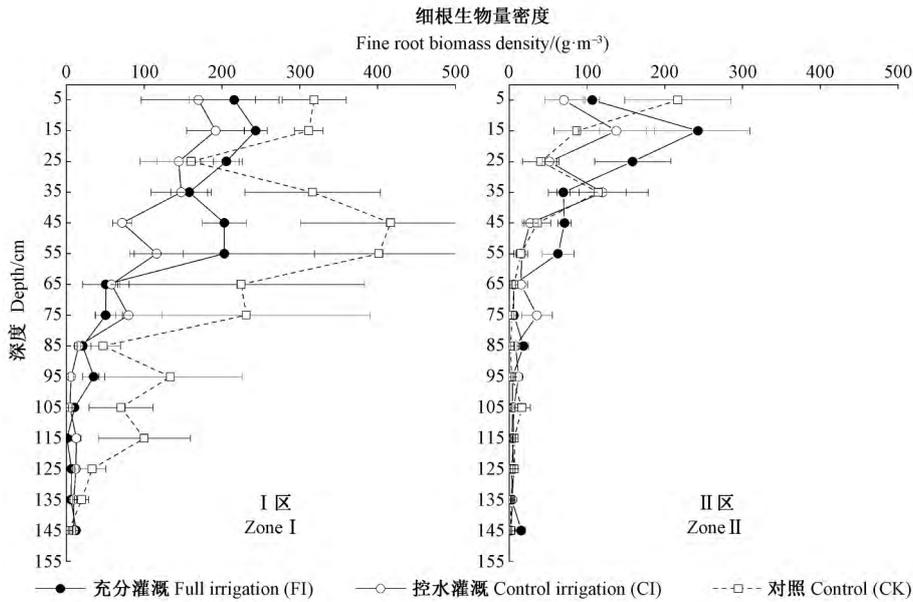


图 3 不同处理下 I 和 II 区内细根生物量密度垂直分布

Fig.3 Vertical distribution of fine root biomass density in zone I and II under different treatments

由图 4 可知,I 区的 0~110 cm 土层中,CK 处理的 FRBD 累积比例均小于 FI 和 CI 处理,且这种差异在 0~50 cm 土层中最为明显,该范围内,FI、CI 和 CK 处理的累积比例分别为 72%、69% 和 57%。II 区内,在 0~80 cm 土层中(除了 20~30 cm 土层),FRBD 的累积比例均表现为 CK > FI > CI。在整个根区范围内(水平距树 0~150 cm),FI 在 0~110 cm 土层中的 FRBD 累积比例均明显高于 CI 和 CK 处

理,但未达到显著水平 ($P > 0.05$);此外,在 0~40 cm 土层中,CI 的累积比例高于 CK ($P > 0.05$),但在 40 cm 以下土层中,这种差异逐渐消失。

I 区内 D_{50} 和 D_{90} 均表现出 CK > CI > FI 的特征,但 3 个处理间差异不显著。II 区内 D_{50} 和 D_{90} 均表现为 CI > FI > CK,各处理间亦无显著差异。在整个根区径向范围内,各处理间 D_{50} 和 D_{90} 的大小排序与 I 区相同,各处理间的差异也尚未达到显著水平(表 1)。

表 1 不同处理下 I、II 区和整个根区 FRBD 累积量达到总量的 50% (D_{50}) 和 90% (D_{90}) 的深度^①

Tab. 1 D_{50} and D_{90} in zone I, II and the whole root zone under different treatments

项目 Item	I 区 Zone I			II 区 Zone II			根区 Root zone		
	FI	CI	CK	FI	CI	CK	FI	CI	CK
D_{50}	25±2.8a	26±4.2a	38±4.4a	18±0.8a	25±6.6a	10±4.9a	22±2.2a	24±3.8a	31±4.9a
D_{90}	72±3.4a	79±4.3a	91±14.5a	63±5.2a	72±5.6a	61±5.4a	69±4.1a	76±1.6a	91±14.2a

① 同行同区不同处理间相同小写字母表示差异不显著 ($P > 0.05$)。The same lowercase letter of different treatment in the same row and same zone indicate no significant difference ($P > 0.05$) .

2) 一维水平分布 由图 5 可知,3 个处理均表现为距树水平距离对 FRBD 有显著影响 ($P < 0.05$),FRBD 的最大值均出现在水平距树 0~20 cm

范围内。FI 和 CI 处理中,FRBD 分别在 0~30 和 0~40 cm 范围内小幅度降低,但分别在 30~60 和 40~60 cm 范围内又有轻微增加趋势。而 CK 处理下的

FRBD 则呈现出较为明显的随距离增大逐渐降低的趋势。

在 FI 和 CI 处理下, I 区内的细根生物量占其整个根区内细根总生物量的比例均为 40%, 而 CK 处理则达到 56%。此外, FI 和 CI 处理下, 10 与

140 cm 处的 FRBD 差异不大 ($P > 0.05$), 但 CK 下 2 个距离处的 FRBD 则差异显著 ($P < 0.05$)。除水平距离 30 cm 处 CK 处理下的 FRBD 显著大于 FI 和 CI 外 ($P < 0.05$), 其余距离处各处理间 FRBD 差异均未达到显著水平 ($P > 0.05$)。

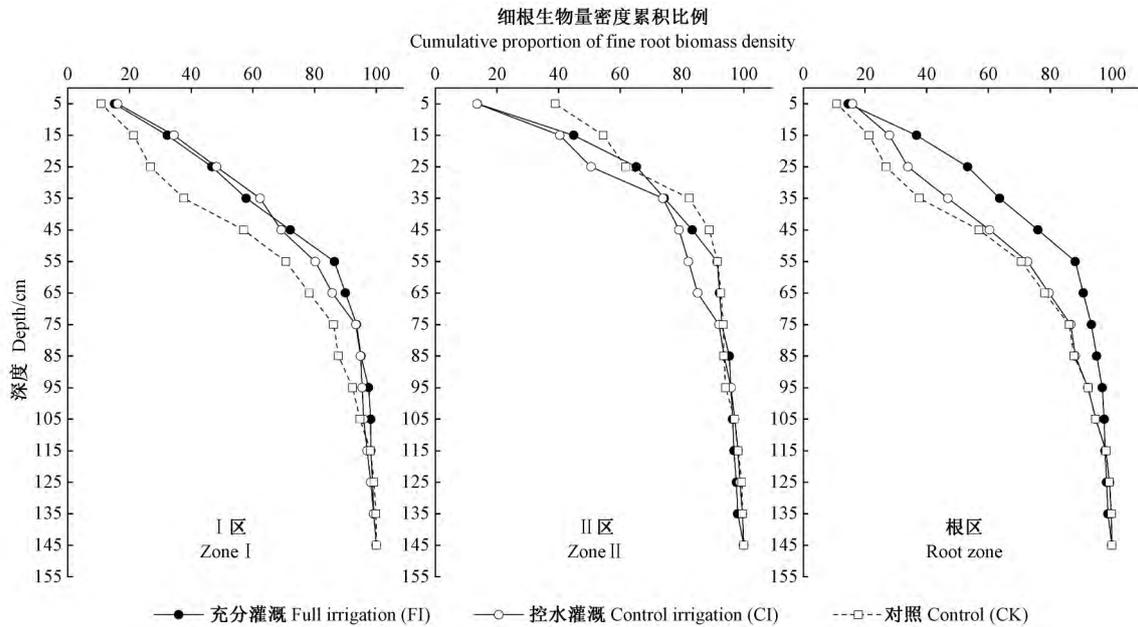


图 4 不同处理下 I、II 区和整个根区内细根生物量密度 (FRBD) 的累积分布比例

Fig.4 Cumulative proportion of FRBD in zone I, II and the whole root zone under different treatments

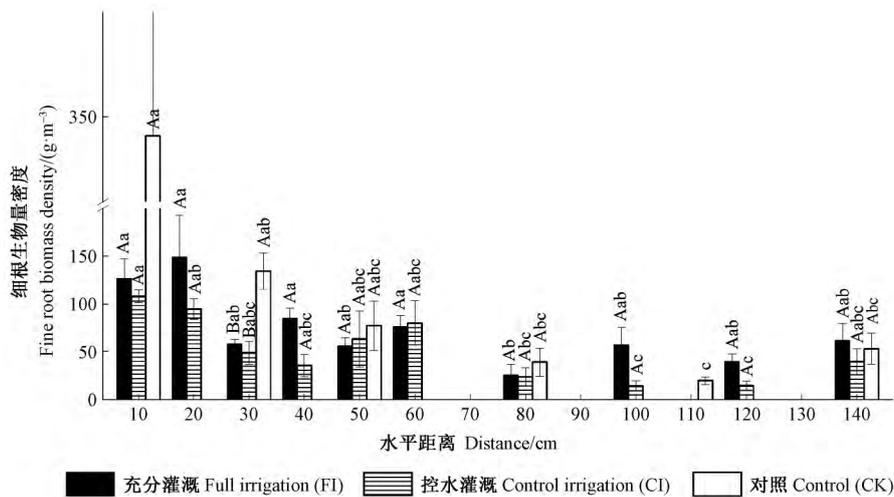


图 5 不同处理下细根生物量密度 (FRBD) 的水平分布

Fig.5 Horizontal distribution of FRBD under different treatments

图中不同大写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$) 不同小写字母表示不同距离处差异显著 ($P < 0.05$) 检验方法为 Duncan 检验。Different capital letters indicate significant difference ($P < 0.05$) between different treatments, different small letters indicate significant different ($P < 0.05$) between distances, according to the Duncan test.

3) 二维分布 3 个处理的 FRBD 二维分布特征存在明显差异。FI 处理中, 细根主要聚集在水平 0~20 cm、垂直 50~60 cm 范围内, 在靠近滴头区域 (水平 30~40 cm、垂直 0~20 cm 范围) 也有大量分

布。CI 处理下, 细根主要分布于水平 0~20 cm、垂直 0~40 cm 范围内, 同时在水平 30~40 cm、垂直 10~20 cm 范围内也有明显聚集。此外, 灌溉处理下, 滴头正下方表层土壤中的 FRBD 与其两侧相比

都相对较少。CK 处理中, 细根主要聚集在距树 0~30 cm 范围内的 0~80 cm 土层, 此外, 在距树体 120~150 cm 的表土层中也有较大聚集量。

3 个处理细根的二维分布均存在距树越远、土层越深, 则根系分布越少的趋势, 且随距树距离增

加, 细根分布都逐渐向表土层聚集。与 CI 和 CK 相比, FI 处理下细根的水平分布相对均匀。而 CK 处理的细根更多地聚集在距树更近的土壤剖面中, 同时, 相较于 FI 和 CI 处理, 该处理的细根密集分布区域也更深。

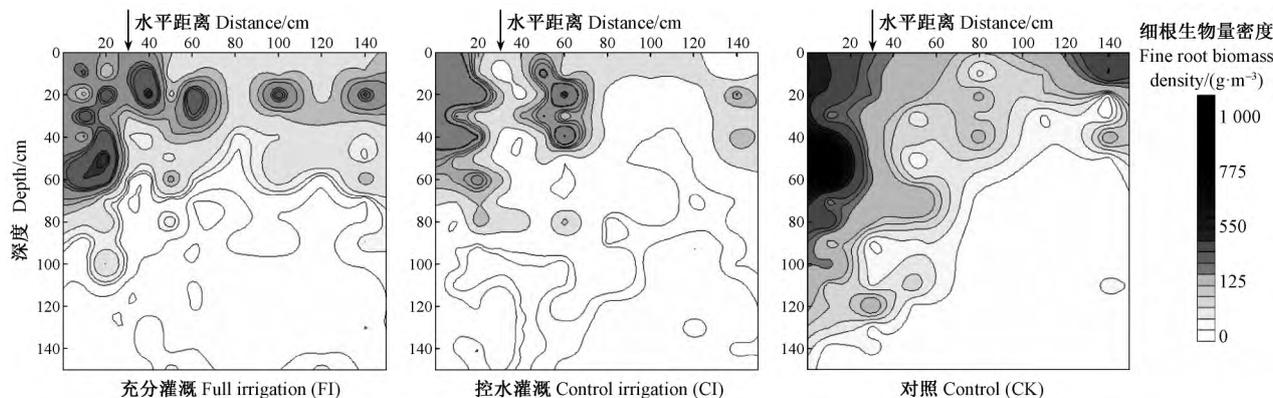


图 6 不同处理下细根生物量密度 (FRBD) 二维分布 (箭头表示滴头位置)

Fig.6 Two-dimensional distribution of FRBD under different treatments (the arrow indicates the location of the dripper)

3.3 细根形态特征 各湿润区各土层的平均根径 MRD、细根组织密度 FRTD 和比根长 SRL 分别为 0.17~0.30 mm、0.24~0.40 g·cm⁻³ 和 67.87~121.35 m·g⁻¹。然而, 每个土层中, 任一细根形态指

标在 3 个处理之间均未出现显著差异 ($P > 0.05$), 此外, 各处理下, 各项形态指标并未表现出明显的随土层变化的趋势, 各土层间形态指标差异也未达到显著水平 ($P > 0.05$) (图 7)。

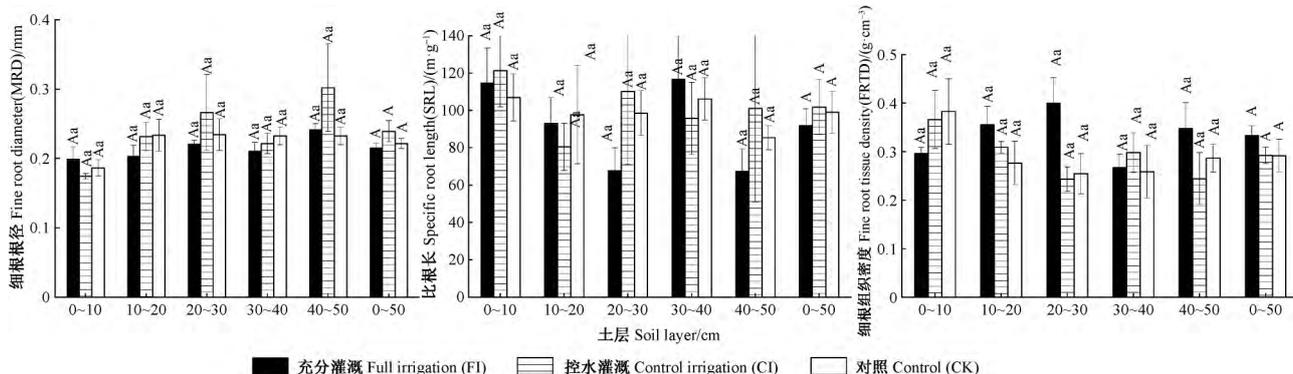


图 7 各处理湿润区内不同土层细根形态特征

Fig.7 Fine root morphological characteristics in the wet zone under different treatments

不同大写字母表示同一土层处理间差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示同一处理不同深度处差异显著 ($P < 0.05$)。检验方法为 Duncan 检验。Different capital letters indicate significant difference ($P < 0.05$) between different treatments, different small letters indicate significant different ($P < 0.05$) between layers, according to the Duncan test.

3.4 根区细根总生物量 在毛白杨平均生长空间内的整个根区中, CK 处理的细根总生物量最高, 达到 1 002 g, 较 FI (695 g) 和 CI (469 g) 分别高出 44.2% ($P > 0.05$) 和 113.6% ($P < 0.05$)。

4 讨论

本研究中, 考虑到需为后续根系吸水模型的建立提供数据支撑, 故而以单株林木为取样单元进行根系采集。由于试验林中土壤条件均一、地形平坦、

林相整齐、林木分化较小, 且是在样树周围进行密集根系采样 (在从树干至树行中央的多个水平距离处采样), 所以针对每个处理在 3 株标准木周围所获取的根系数据, 可以近似表征该处理中单株林木根区内的平均根系分布状态。

4.1 土壤水分梯度对细根垂直分布的影响 在浅土层水分差异较小的 II 区中, 任一土层内各处理间 FRBD 无显著差异, 这种现象也出现在土壤水分差异明显的 I 区中 (图 3)。由此可见, 浅层土壤中短

期的水分差异并不能对任一土层内毛白杨细根生物量产生显著影响。然而,当土壤水分长期存在差异时,各土层细根生物量是否会对其产生显著响应,还需进一步研究。

与大多数前人研究发现的细根垂直分布特征一致(Jackson *et al.*, 1997; 白永飞, 1999; Schenk *et al.*, 2002a; Pinheiro *et al.*, 2016; Adriano *et al.*, 2017),除CK处理的I区外,毛白杨细根均主要聚集在浅土层,且总体表现出随土层加深而逐渐减少的趋势。首先,这可能由于浅土层中养分条件更为优越(Côté *et al.*, 1998; Bakker *et al.*, 2006; 李盼盼, 2012; 曹裕松等, 2016),且透气性更好、温度更高(Steele *et al.*, 1997; Barber *et al.*, 2004),所以细根会聚集在浅土层;其次,为了降低构建根系和维持根系吸收水养资源时的能量消耗,毛白杨会优先选择在浅土层生长更多的根系(Schenk, 2008; 席本野等, 2018)。此外,样地中随土层加深而逐渐增大的机械阻力(土壤密度增大造成)也会限制根系的向下生长(李豆豆等, 2018)。

在各处理间浅土层含水率相差较大的I区中,CK处理下的细根密集分布区域明显深于FI和CI处理(图4和表1)。然而,这种规律在只接受自然降雨补给的II区中却未出现。因此,由灌溉造成的浅土层水分差异可能是I区中各处理间细根垂直分布特征存在较大差异的主要原因,即随着土壤水分胁迫程度增加,细根垂直分布变深,符合本研究的假设2。根系分布对土壤水分梯度的类似响应在不同气候、土壤和植物种类条件下均有发现,如Persson等(1995)针对挪威云杉(*Picea abies*)根系分布的研究发现干旱胁迫会促进根系垂直分布的加深;Ma等(2013)也发现未进行灌溉的枣树(*Ziziphus jujuba*)根系最大分布深度达到10 m,而长期灌溉的枣树根系仅到5 m;此外,Holloway等(2017)还在意大利以欧洲黑杨(*P. nigra*)为优势种的河岸林中发现,干旱区域较湿润区域的根系分布更深。毛白杨细根垂直分布特征随浅层土壤水分差异发生变化的主要原因可能有以下几点:第一,毛白杨是强耗水树种,必须不断从土壤中吸取水分(席本野等, 2010),而对深层水源的利用是植物克服浅土层水分胁迫的重要途径(Canadell *et al.*, 1996),所以浅层土壤水分不足会刺激毛白杨细根向深土层生长,以获取更多的水分;第二,林木间的竞争会促进根系的垂直生长(Atkinson, 1978),本研究中有限的浅层土壤水资源加剧了林木间的竞争,从而促进毛白杨细根垂直分布的加深;第三,毛白杨会选择在水分

条件更为优越且未出现水分胁迫的土层增加细根分布以补偿出现水分胁迫土层中有限的根系吸水量(席本野等, 2010),灌溉有效补给了浅层土壤水,然而下层土壤水分相对表层仍然较低,因此灌溉条件下毛白杨将更多细根分布在浅土层。

本研究中,各处理细根分布深度在I区和II区内排序明显不同,其在整个根区内则表现出与I区相同的规律。由此可见,细根垂直分布特征在不同水平距离范围间会发生变化。所以,在类似的研究中,分区域探究细根的垂直分布特征,有助于更精确地认识细根垂直分布对土壤水分梯度的响应规律。

4.2 土壤水分梯度对细根水平分布的影响 FI和CI处理下,FRBD在0~60 cm范围内均表现出随距离增加而先减后增的变化趋势,其最小值分别出现在距树30和40 cm处。同时,大部分水平距离处FRBD并未对不同水分梯度产生显著响应,仅在水平距树30 cm处表现出CK处理显著高于FI和CI处理的特征(图5)。距树30或40 cm的位置位于滴头正下方或与其相邻,所以,上述2个现象产生的原因可能是因为灌溉导致滴头下方含水率长期较高,从而使土壤中的氧气含量相对较低,进而抑制了毛白杨细根的生长(Di *et al.*, 2017)。

CK处理下细根主要聚集在距离树体更近的剖面内,且呈现出明显的随距离增大而减少的趋势(图5)。这与董玉峰等(2014)在I-107杨(*Populus euramericana* 'Neva')人工林中发现的结果类似;王文全等(1997)对栽植于沙地上的毛白杨根系分布的研究中也发现相同现象。FI和CI处理下的细根水平分布则相对均匀,且随距离增大而减少的趋势较弱。以上现象产生的主要原因首先可能是:浅土层的干旱胁迫使CK处理下的细根主要在I区(距离树体较近区域)内进行垂直扩张,从而造成距离树体更近的土壤剖面中细根分布更多。其次,植物根系系统(分布深度、水平延伸距离)的大小与地上部分大小存在显著正相关关系(Schenk *et al.*, 2002b),而植物个体大小往往随林龄增大而增大(Munné-Bosch, 2018),所以根系系统大小通常会随时间增加而增加(Laclau *et al.*, 2013; Christina *et al.*, 2017),浅土层水分充足的情况下,根系不需主动向下生长便可获取足够水分,所以灌溉条件下,毛白杨可能主要采取在水平方向上延伸根系以扩大其根系系统的策略。而未经灌溉的毛白杨则可能主要采取向下生长根系的方式来扩大其根系系统。

4.3 土壤水分梯度对细根二维分布的影响 Xi等(2013)在栽植于粉土条件下无灌溉的毛白杨人工

林中发现,距树越近,细根分布越深。与此相似的规律在本研究中栽植于砂壤土下不同水分处理的毛白杨林分中也有发现(图 6)。但是,与未灌溉处理相比,在灌溉林分中,距树不同水平区域内毛白杨细根分布深度的差异明显减小(表 1)。

本研究中,土壤水分状况的变化对毛白杨细根的二维空间分布格局有一定影响,干旱胁迫的加剧使靠近树体区域(I区)的细根分布进一步加深,对更远距离处(II区)细根分布深度的影响较小,这主要是因为土壤水分的差异仅存在于距树更近的区域。此外,细根在滴头两侧的区域大量聚集,这与马理辉(2011)对不同灌溉方式下枣树细根空间分布的研究结果类似,该现象主要是由植物根系的向水性(Takahashi, 1997; Guevara *et al.*, 2010)导致,即土壤水分分布不均匀时,根系会趋于在较湿润的地方生长。但如上所述,由于滴头正下方土壤透气性较差,所以该区域内细根分布明显少于其两侧。

不同水分处理下,在树行中央(距树 150 cm)附近区域的浅土层中均有较大数量细根聚集。首先,这可能是因为在该区域内浅土层水分较充足,该位置处于树行中央,接近树冠边缘,因此树冠对降雨截留较少(Hendrick *et al.*, 1997; 邱楠等, 2013),土壤水分受到更多的降雨补给。同时,该区域光照条件相对更好,土温更高(耿玉清等, 2002; 杨秀云等, 2008),也进一步促进了细根生长。此外,该位置已接近邻行树木的根系分布区域,可能与其发生细根的相互缠绕,所以 FRBD 观测值较大。此现象也意味着在该栽植密度下,毛白杨在 2 年生时其细根可能已经完全占据整个林地的水平空间,以充分吸收土壤水养资源。

4.4 土壤水分梯度对细根形态的影响 细根形态指标是能够表征根系吸收功能的重要参数。一般而言,比根长或比表面积越大,直径越小,则细根吸水效率越高(Fransen *et al.*, 1998; Dhiman *et al.*, 2017; Freschet *et al.*, 2017; Ma *et al.*, 2018)。现有研究中,关于不同土层间细根形态差异性的结论尚不统一: Kirfel 等(2017)发现欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)细根直径在各土层间差异不明显; Adriano 等(2017)对橘树(*Citrus sinensis*)根系的研究结果则表明土层间细根直径和比根长均存在显著差异;还有研究发现桉树(*Eucalyptus*)细根直径和比根长在各土层间差异显著,但其比表面积却无明显不同(Pinheiro *et al.*, 2016)。本研究中,虽然不同土层水分含量存在一定差异,但各土层间毛白杨细

根形态特征无显著差别,且这种规律在不同水分梯度处理中均一致(图 7)。由此表明,在浅土层中,毛白杨可能不会通过改变细根形态来调节根系吸水效率。毛白杨细根形态之所以未对土壤水养异质性表现出可塑性响应,可能是因为细根形态特征主要受树种本身的遗传效应控制(Kramer-Walter *et al.*, 2017)。然而,上述研究结果仅基于 0~50 cm 土层数据得出,而 50 cm 以下土层中细根因其生长环境的不同可能表现出形态上的改变。例如,栽植于粉土上的毛白杨细根直径在 0~120 cm 土层内无显著差异,但由于土壤质地的改变和地下水位的升高造成了部分细根的死亡,120 cm 以下土层中细根直径显著增大(Xi *et al.*, 2013)。因此,在后续研究中,有必要对深土层中毛白杨细根形态的变化特征进一步了解。

此前有研究发现干旱胁迫会增加细根的比根长(Metcalf *et al.*, 2008; 张龙宁等, 2013),增大细根的组织密度(Trubat *et al.*, 2006; Brunner *et al.*, 2009; 张龙宁等, 2013),或减小细根直径(蔡丽平等, 2012)。然而,与以上研究不同,本研究数据显示,任一土层内,不同水分梯度间毛白杨的细根形态特征均未出现显著差异(图 7),这与本研究假设 3 也不相符。该现象的出现首先可能是因为面对干旱胁迫时,毛白杨优先选择了“改变其细根分布特征而非形态特征以增强根系系统吸水能力”的生态策略,而分布特征的改变也许能够抵消水分胁迫对其生长的抑制作用,所以不需要再对细根形态进行调整。其次,对于处在生长旺盛期的 2 年生毛白杨而言,调整细根形态以增强根系吸水效率可能并不足以抵抗水分胁迫带来的负面影响,因为试验地砂壤土中的水分含量相对较低(图 2),即使提高单位根系的吸水效率,土壤中也并没有足够的水分供其吸收,所以在此情况下,增大细根产量和分布深度以占据更大的吸水区域可能是更好的生存策略。

4.5 土壤水分梯度对根区细根总生物量的影响 本研究中,轻度水分胁迫(CI 处理)造成细根总生物量的轻微减少。这与此前部分研究结果类似,例如, Fabião 等(1995)和 Samuelson 等(2009)分别发现土壤含水率的降低会减少蓝桉(*Eucalyptus globulus*)和火炬松(*P. taeda*)的细根生物量, Coleman 等(2018)的研究结果也表明灌溉可以促进黑杨(*P. deltoides*)和火炬松的细根生物量增长。本研究中,CI 处理林分内存在轻度土壤水分胁迫,土壤中的水分含量可能勉强维持树木的生存和正常生理活动,但土壤的湿润程度不能为细根快速生长和根系系统

迅速增大提供保障,同时,其干旱程度又不足以刺激细根快速向下扩张以获取深层水分的主动性,所以细根总量会相对较低。此外,由于根系的生产、周转和生理活动会消耗大量的净初级生产力(NPP)(Gill *et al.*, 2000; Trumbore *et al.*, 2003; Guo *et al.*, 2008; McCormack *et al.*, 2015),因此在土壤出现轻度水分胁迫时,为维持地上部分的生长,毛白杨可能采取减少细根产量的方式以降低物质和能量消耗。

随着土壤干旱胁迫程度的进一步加剧(CK处理;主要出现在毛白杨快速生长的5月),细根总量却显著增多。与本研究结果相似,Lima等(2010)在东部亚马逊森林发现土壤水分减少会增加细根生物量,Jerbi等(2015)也发现灌溉反而会降低柳树(*Salix miyabeana*)细根生物量。出现这种现象的原因首先可能是因为CK处理下的土壤干旱已加剧至能明显影响林木正常生长和生理活动的程度,所以为维持生存,毛白杨可能将更多资源分配于根系系统以促进细根生长(Coomes *et al.*, 2000; Kozłowski *et al.*, 2002),扩大吸收范围,以提高其对地上部分的水养资源供给能力。此外,已有研究表明,细根生物量和/或根长先随植物年龄增加而增加,达到最大值后逐渐降低,最终趋于稳定(Coleman *et al.*, 2018),即更年轻的树木通常有更大的细根生长速度。同时,更年轻的树木整体生长通常更快(Munné-Bosch, 2018),细根的快速生长是满足植物整体快速生长的一种保障。因此,当土壤水分胁迫成为林木生长限制因子时,调控细根总量(生物量或根长)可能是维持和促进幼龄林木快速生长的更有效手段。

由上可知,面对不同程度的短期土壤水分胁迫时,幼龄毛白杨会采取不同的细根总量调节策略,这与假设1不完全相符。轻度土壤干旱胁迫下,毛白杨可能会通过降低细根总量以减少物质和能量消耗的方式,来维持地上部分的生长;重度土壤干旱胁迫下,毛白杨则可能采取增加细根总量、占据更多吸水区域的方式,来提高其对土壤水养资源的吸收能力。

本研究提出的建议仅是基于2年生毛白杨林地细根对土壤水分梯度的短期响应所做的推断。事实上,林木根系系统的生长、分布模式和构型等会随林龄变化而改变(王文全等, 1997; McIvor *et al.*, 2008; Laclau *et al.*, 2013; Christina *et al.*, 2017; Coleman *et al.*, 2018),所以不同林龄的毛白杨林分在经历不同程度的长期土壤水分胁迫后,会采取什么样的细根总量、分布和形态调控策略,以及如何基

于这些策略提出更为完善的灌溉管理建议,还需进一步研究。

5 结论

在栽植于砂壤土上的2年生毛白杨幼林中,随着土壤水分胁迫程度的逐渐加剧,毛白杨细根会采取以下生态调节策略:1)细根总生物量先轻微降低,后显著升高;2)在整个根区范围和各处理间土壤水分差异较大的区域内(水平距树0~50 cm范围),细根垂直分布逐渐加深,而这种规律在土壤水分差异较小的区域内(水平距树50~150 cm范围)则未出现;3)水平方向上,细根生物量密度随距树距离增大而递减的趋势更加明显,即细根会趋于在靠近树体的深土层中聚集。然而,浅土层中毛白杨细根的各项形态指标(直径、比根长、组织密度)不会对短期的土壤水分梯度变化产生明显响应。

基于以上结论,本文提出以下林分水分管理建议:在旱季(4—5月)对毛白杨幼林进行灌溉时,应采用较高的灌溉频率使浅层土壤水分保持在较高水平。相较于其他处理,高频灌溉处理下,细根在距离树体更远的土壤中有更多分布,能够更高效、更均匀地吸收利用整个林地中的水养资源。此外,较高的浅层土壤含水率会在一定程度上减缓根系向下延伸的速度,避免消耗更多珍贵的深层土壤水。

参 考 文 献

- 白永飞. 1999. 降水量季节分配对克氏针茅草原群落初级生产力的影响. 植物生态学报, 23(2): 155-160.
- (Bai Y F. 1999. Influence of seasonal distribution of precipitation on primary productivity of *Stipa krylovii* community. Chinese Journal of Plant Ecology, 23(2): 155-160. [in Chinese])
- 蔡丽平, 吴鹏飞, 侯晓龙, 等. 2012. 类芦根系对不同强度干旱胁迫的形态学响应. 中国农学通报, 28(28): 44-48.
- (Cai L P, Wu P F, Hou X L, *et al.* 2012. Morphological response to different drought stress in the roots of *Neyraudia reynaudiana*. Chinese Agricultural Science Bulletin, 28(28): 44-48. [in Chinese])
- 曹裕松, 吴风云, 肖宜安, 等. 2016. 落退耕还林对土壤养分含量及其垂直分布的影响. 生态环境学报, 25(2): 196-201.
- (Cao Y S, Wu F Y, Xiao Y A, *et al.* 2016. Effect of returning farmland to forests on soil nutrients contents and its vertical distribution. Ecology and Environmental Sciences, 25(2): 196-201. [in Chinese])
- 邱楠, 席本野, Jeremiah R. Pinto, 等. 2013. 宽窄行栽植下三倍体毛白杨根系生物量分布及其对土壤养分因子的响应. 植物生态学报, 37(10): 961-971.
- (Di N, Xi B Y, Pinto J R, *et al.* 2013. Root biomass distribution of triploid *Populus tomentosa* under wide- and narrow-row spacing planting schemes and its responses to soil nutrients. Chinese Journal

- of Plant Ecology, 37 (10): 961-971. [in Chinese]
- 董玉峰,姜岳忠,王卫东,等. 2014. 大汶河流域杨树根系的生物量组成和空间分布. 中国水土保持学报, 12 (5): 30-35.
- (Dong Y F, Jiang Y Z, Wang W D, *et al.* 2014. Composition and spatial distribution of *Populus* root biomass in the Dawenhe Watershed. Science of Soil Water Conservation, 12 (5): 30 - 35. [in Chinese])
- 耿玉清,单宏臣,谭笑,等. 2002. 人工针叶林林冠空隙土壤的研究. 北京林业大学学报, 24 (4): 16-19.
- (Geng Y Q, Shan H C, Tan X, *et al.* 2002. Soils in forest gaps in artificial coniferous forests. Journal of Beijing Forestry University, 24 (4): 16-19. [in Chinese])
- 李豆豆,席本野,唐连峰,等. 2018. 砂壤土下滴灌毛白杨幼林土壤水分运移规律与模拟. 林业科学, 54 (12): 157-168.
- (Li D D, Xi B Y, Tang L F *et al.* 2018. Patterns of soil water movement in drip-irrigated young *Populus tomentosa* plantations on sandy loam soil and their simulation. Scientia Silvae Sinicae, 54 (12): 157-168. [in Chinese])
- 李盼盼. 2012. 杨树人工林细根的空间分布特征及其季节动态. 泰安: 山东农业大学硕士学位论文.
- (Li P P. 2012. Fine root distribution patterns and seasonal dynamics of poplar plantation. Tai'an: MS thesis of Shandong Agricultural University. [in Chinese])
- 马理辉. 2011. 坡地枣树根系分布及根域水分调控作用研究. 北京: 中国科学院研究生院博士学位论文.
- (Ma L H. 2011. Root distribution of jujube influence of root zone water control in the hilly densely plantation. Beijing: PhD thesis of University of Chinese Academy of Sciences. [in Chinese])
- 王迪海,赵忠,薛文鹏,等. 2005. 水分生态环境对刺槐细根垂直分布的影响. 水土保持研究, 12 (5): 200-202.
- (Wang D H, Zhao Z, Xue W P, *et al.* 2005. Effect of soil water environment on vertical fine root distribution of *Robinia pseudoacacia*. Research of Soil and Water Conservation, 12 (5): 200-202. [in Chinese])
- 王文全,贾渝彬,胥丽敏,等. 1997. 毛白杨根系分布的研究. 河北农业大学学报, 20 (1): 24-29.
- (Wang W Q, Jia Y B, Xu L M, *et al.* 1997. Study on the root distribution of *Populus tomentosa*. Journal of Agricultural University of Hebei, 20 (1): 24-29. [in Chinese])
- 席本野,邱楠,刘金强,等. 2018. 树木吸收利用深层土壤水的特征与机制: 对人工林培育的启示. 植物生态学报, 42 (9): 885-905.
- (Xi B Y, Di N, Liu J Q *et al.* 2018. Characteristics and mechanisms of deep soil water uptake and utilization by trees: implications for plantation cultivation. Chinese Journal of Plant Ecology, 42 (9): 885-905. [in Chinese])
- 席本野,贾黎明,刘寅,等. 2010. 宽窄行栽植模式下三倍体毛白杨吸水根系的分布与模拟. 浙江林学院学报, 27 (2): 259-265.
- (Xi B Y, Jia L M, Liu Y, *et al.* 2010. Spatial distribution and simulation for fine roots of triploid *Populus tomentosa* with wide and narrow row spacing. Journal of Zhejiang Forestry College, 27 (2): 259-265. [in Chinese])
- 闫小莉,戴腾飞,贾黎明,等. 2015a. 欧美 108 杨细根形态及垂直分布对水氮耦合措施的响应. 植物生态学报, 39 (8): 825-837.
- (Yan X L, Dai T F, Jia L M, *et al.* 2015. Responses of the fine root morphology and vertical distribution of *Populus × euramericana* 'Guariento' to the coupled effect of water and nitrogen. Chinese Journal of Plant Ecology, 39 (8): 825-837. [in Chinese])
- 闫小莉,戴腾飞,邢长山,等. 2015b. 水肥耦合对欧美 108 杨幼林表土层细根形态及分布的影响. 生态学报, 35 (11): 3692-3701.
- (Yan X L, Dai T F, Xing C S, *et al.* 2015. Coupling effect of water and nitrogen on the morphology and distribution of fine root in surface soil layer of young *Populus × euramericana* plantation. Acta Ecologica Sinica, 35 (11): 3692-3701. [in Chinese])
- 杨秀云,韩有志,张芸香. 2008. 距树干不同距离处华北落叶松人工林细根生物量分布特征及季节变化. 植物生态学报, 32 (6): 1277-1284.
- (Yang X Y, Han Y Z, Zhang Y X. 2008. Effect of horizontal distance on fine root biomass and seasonal dynamics in *Larix principis-rupprechtii* plantation. Journal of Plant Ecology, 32 (6): 1277 - 1284. [in Chinese])
- 张龙宁,向地奎,席本野,等. 2013. 三倍体毛白杨人工林浅层土壤细根对地下滴灌不同水分处理的响应. 东北林业大学学报, 41 (7): 40-44.
- (Zhang L N, Xiang D K, Xi B Y *et al.* 2013. Response of the fine roots of triploid *Populus tomentosa* to different subsurface drip irrigation treatments in shallow soil layers. Journal of Northeast Forestry University, 41 (7): 40-44. [in Chinese])
- Adriano E, Laclau J P, Rodrigues J D. 2017. Deep rooting of rainfed and irrigated orange trees in Brazil. Trees, 31 (1): 285-297.
- Atkinson D. 1978. The use of soil resources in high density planting systems. Acta Horticulturae, 65 (65): 79-90.
- Bakker M R, Augusto L, Achat D L. 2006. Fine root distribution of trees and understorey in mature stands of maritime pine (*Pinus pinaster*) on dry and humid sites. Plant and Soil, 286 (1/2): 37-51.
- Barber K R, Leeds-Harrison P B, Lawson C S, *et al.* 2004. Soil aeration status in a lowland wet grassland. Hydrological Processes, 18 (2): 329-341.
- Brunner I, Pannatier E G, Frey B, *et al.* 2009. Morphological and physiological responses of scots pine fine roots to water supply in a dry climatic region in Switzerland. Tree Physiology, 29 (4): 541-550.
- Canadell J, Jackson R B, Ehleringer J R *et al.* 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. Oecologia, 108 (4): 583-595.
- Christina M, Nouvellon Y, Laclau J P *et al.* 2017. Importance of deep water uptake in tropical eucalypt forest. Functional Ecology, 31 (2): 509-519.
- Coleman M D. 2007. Spatial and temporal patterns of root distribution in developing stands of four woody crop species grown with drip irrigation and fertilization. Plant and Soil, 299 (1): 195-213.
- Coleman M D, Aubrey D P. 2018. Stand development and other intrinsic factors largely control fine - root dynamics with only subtle modifications from resource availability. Tree Physiology, 38 (12): 1805-1819.
- Coomes D A, Grubb P J. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. Ecological Monographs, 70 (2): 171-207.
- Côté B, Hendershot W H, Fyles J W, *et al.* 1998. The phenology of fine

- root growth in a maple-dominated ecosystem: relationships with some soil properties. *Plant and Soil*, 201 (1): 59-69.
- Dhiman I , Bilheux H , De Carlo K , *et al.* 2017. Quantifying root water extraction after drought recovery using sub-mm in situ empirical data. *Plant and Soil*, 424 (1/2): 73-89.
- Dickmann D I , Nguyen P V , Pregitzer K S. 1996. Effects of irrigation and coppicing on above-ground growth , physiology , and fine-root dynamics of two field-grown hybrid poplar clones. *Forest Ecology and Management* , 80 (1): 163-174.
- Di N , Liu Y , Mead D J , *et al.* 2017. Root-system characteristics of plantation-grown *Populus omentosa* adapted to seasonal fluctuation in the groundwater table. *Trees* , 32 (1): 137-149.
- Fabião A , Madeira M , Steen E *et al.* 1995. Development of root biomass in an *Eucalyptus globulus* plantation under different water and nutrient regimes. *Plant and Soil* , 168-169 (1): 215-223.
- Fransen B , Kroon H D , Berendse F. 1998. Root morphological plasticity and nutrient acquisition of perennial grass species from habitats of different nutrient availability. *Oecologia* , 115 (3): 351-358.
- Freschet G T , Roumet C. 2017. Sampling roots to capture plant and soil functions. *Functional Ecology* , 31 (8): 1506-1518.
- Gaul D , Hertel D , Borken W *et al.* 2008. Effects of experimental drought on the fine root system of mature Norway spruce. *Forest Ecology and Management* , 256 (5): 1151-1159.
- Germon A , Cardinael R , Prieto I *et al.* 2016. Unexpected phenology and lifespan of shallow and deep fine roots of walnut trees grown in a silvoarable Mediterranean agroforestry system. *Plant and Soil* , 401 (1/2): 409-426.
- Gill R A , Jackson R B. 2000. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist* , 147 (1): 13-31.
- Gordon W S , Jackson R B. 2000. Nutrient concentrations in fine roots. *Ecology* , 81 (1): 275-280.
- Guevara A , Giordano C V , Aranibar J *et al.* 2010. Phenotypic plasticity of the coarse root system of *Prosopis flexuosa* , a phreatophyte tree , in the Monte Desert (Argentina) . *Plant and Soil* , 330 (1/2): 447-464.
- Guo D L , Li H , Mitchell R J , *et al.* 2008. Fine root heterogeneity by branch order: exploring the discrepancy in root turnover estimates between minirhizotron and carbon isotopic methods. *New Phytologist* , 177 (2): 443-456.
- 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 tree species. *New Phytologist* , 180 (3): 673-683.
- Hendrick R L , Pregitzer K S. 1993. The dynamics of fine root length , biomass , and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research* , 23 (12): 2507-2520.
- Hendrick R L , Pregitzer K S. 1997. The relationship between fine root demography and the soil environment in northern hardwood forests. *Ecoscience* , 4 (1): 99-105.
- Herzog C , Steffen J , Pannatier E G *et al.* 2014. Nine years of irrigation cause vegetation and fine root shifts in a water-limited pine forest. *PLoS One* , 9 (5): 1-11.
- Holloway J V , Rillig M C , Gurnell A M. 2017. Physical environmental controls on riparian root profiles associated with black poplar (*Populus nigra* L.) along the Tagliamento River , Italy. *Earth Surface Processes and Landforms* , 42 (48): 1262-1273.
- Jackson R B , Mooney H A , Schulze E D. 1997. A global budget for fine root biomass , surface area , and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* , 94(14): 7362-7366.
- Jerbi A , Nissim W G , Fluet R *et al.* 2015. Willow root development and morphology changes under different irrigation and fertilization regimes in a vegetation filter. *BioEnergy Research*. 8 (2): 775-787.
- Jo I , Fridley J D , Frank D A. 2015. Linking above-and belowground resource use strategies for native and invasive species of temperate deciduous forests. *Biological Invasions* , 17 (5): 1545-1554.
- Joslin J D , Wolfe M H , Hanson P J. 2000. Effects of altered water regimes on forest root systems. *New Phytologist* , 147 (1): 117-129.
- Joslin J D , Wolfe M H , Hanson P J. 2001. Factors controlling the timing of root elongation intensity in a mature upland oak stand. *Plant and Soil* , 228 (2): 201-212.
- King J S , Albaugh T J , Allen H L , *et al.* 2002. Below-ground carbon input to soil is controlled by nutrient availability and fine root dynamics in loblolly pine. *New Phytologist* , 154 (2): 389-398.
- Kirfel K , Leuschner C , Hertel D *et al.* 2017. Influence of root diameter and soil depth on the xylem anatomy of fine- to medium sized roots of mature beech trees in the top- and subsoil. *Frontiers in Plant Science* , 8: 1194.
- Kozłowski T T , Pallardy S G. 2002. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *The Botanical Review* , 68(2): 270-334.
- Kramer-Walter K R , Laughlin D C. 2017. Root nutrient concentration and biomass allocation are more plastic than morphological traits in response to nutrient limitation. *Plant and Soil* , 416 (1/2): 539-550.
- Laclau J P , da Silva E A , Lambais G R *et al.* 2013. Dynamics of soil exploration by fine roots down to a depth of 10 m throughout the entire rotation in *Eucalyptus grandis* plantations. *Frontiers in Plant Science* , 4: 243.
- Lima T T S , Miranda I S , Vasconcelos S S. 2010. Effects of water and nutrient availability on fine root growth in eastern Amazonian forest regrowth , Brazil. *New Phytologist* , 187(3): 622-630.
- Ma L H , Liu X L , Wang Y K *et al.* 2013. Effects of drip irrigation on deep root distribution , rooting depth , and soil water profile of jujube in a semiarid region. *Plant and Soil* , 373 (1/2): 995-1006.
- Ma Z Q , Guo D L , Xu X L *et al.* 2018. Evolutionary history resolves global organization of root functional roots. *Nature* , 555: 94-97.
- Majdi H. 2001. Changes in fine root production and longevity in relation to water and nutrient availability in a Norway spruce stand in northern Sweden. *Tree Physiology* , 21(15): 1057-1061.
- McCormack M L , Dickie I 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.
- McCormack M L , Guo D L. 2014. Impacts of environmental factors on fine root lifespan. *Frontiers in Plant Science* , 5: 205.
- McIvor I R , Douglas G B , Hurst S E *et al.* 2008. Structural root growth of young Veronese poplars on erodible slopes in the southern North

- Island, New Zealand. *Agroforestry Systems*, 72 (1): 75–86.
- Meier I C, Leuschner C. 2008. Genotypic variation and phenotypic plasticity in the drought response of fine roots of European beech. *Tree Physiology*, 28 (2): 297–309.
- Metcalfe D B, Meir P, Aragão L E O C *et al.* 2008. The effects of water availability on root growth and morphology in an Amazon rainforest. *Plant and Soil*, 311(1): 189–199.
- Munné-Bosch S. 2018. Limits to tree growth and longevity. *Trends in Plant Science*, 23 (11): 985–993.
- Olesinski J, Lavigne M B, Krasowski M J. 2011. Effects of soil moisture manipulations on fine root dynamics in a mature balsam fir (*Abies balsamea* L. Mill.) forest. *Tree Physiology*, 31 (3): 339–348.
- Ostonen I, Puttsepp U, Biel C *et al.* 2007. Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosystems*, 141 (3): 426–442.
- Persson H, Fireks Y V, Majdi H *et al.* 1995. Root distribution in a Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stand subjected to drought and ammonium-sulphate application. *Plant and Soil*, 168/169(1): 161–165.
- Pinheiro R C, de Deus Jr J C, Nouvellon Y *et al.* 2016. A fast exploration of very deep soil layers by eucalyptus seedlings and clones in Brazil. *Forest Ecology and Management*, 366: 143–152.
- Pronk A A, Willigen P D, Heuvelink E *et al.* 2002. Development of fine and coarse roots of *Thuja occidentalis* 'Brabant' in non-irrigated and drip-irrigated field plots. *Plant and Soil*, 243 (2): 161–171.
- Reich P B. 2014. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102 (2): 275–301.
- Rewald B, Godbold D L, Falik O *et al.* 2014. Root and rhizosphere processes—high time to dig deeper. *Frontiers in Plant Science*, 278(5): 1–3.
- Samuelson L, Mathew R, Stokes T *et al.* 2009. Soil and microbial respiration in a loblolly pine plantation in response to seven years of irrigation and fertilization. *Forest Ecology and Management*, 258(11): 2431–2438.
- Schenk H J. 2008. The shallowest possible water extraction profile: a null model for global root distribution. *Vadose Zone Journal*, 7 (3): 1119–1124.
- Schenk H J, Jackson R B. 2002a. The global biogeography of roots. *Ecological Monographs*, 72 (3): 311–328.
- Schenk H J, Jackson R B. 2002b. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water limited ecosystems. *Journal of Ecology*, 90 (38): 480–494.
- Silva J S, Rego F C. 2003. Root distribution of a Mediterranean shrub land in Portugal. *Plant and Soil*, 255 (2): 529–540.
- Steele S J, Gower S T, Vogel J G *et al.* 1997. Root mass, net primary production and turnover in aspen, jack pine and black spruce forests in Saskatchewan and Manitoba, Canada. *Tree Physiology*, 17 (8/9): 577–587.
- Sundarapandian S M, Swamy P S. 1996. Fine root biomass distribution and productivity patterns under open and closed canopies of tropical forest ecosystems at Kodayar in Western Ghats, South India. *Forest Ecology and Management*, 86 (1): 181–192.
- Takahashi H. 1997. Hydrotropism: the current state of our knowledge. *Journal of Plant Research*, 110 (2): 163–169.
- Trubat R, Cortina J, Vilagrosa A. 2006. Plant morphology and root hydraulics are altered by nutrient deficiency in *Pistacia lentiscus* (L.). *Trees*, 20 (3): 334–339.
- Trumbore S E, Gaudinski J B. 2003. The secret lives of roots. *Science*, 302 (5649): 1344–1345.
- Vogt K A, Vogt D J, Palmiotto P A *et al.* 1996. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil*, 187 (2): 159–219.
- Wang G L, Liu F, Xue S. 2017. Nitrogen addition enhanced water uptake by affecting fine root morphology and coarse root anatomy of Chinese pine seedlings. *Plant and Soil*, 418 (1/2): 177–189.
- Xi B Y, Bloomberg M, Watt M S *et al.* 2016. Modeling growth response to soil water availability simulated by HYDRUS for a mature triploid *Populus tomentosa* plantation located on the North China Plain. *Agricultural Water Management*, 176: 243–254.
- Xi B Y, Wang Y, Jia L M *et al.* 2013. Characteristics of fine root system and water uptake in a triploid *Populus tomentosa* plantation in the North China Plain: implications for irrigation water management. *Agricultural Water Management*, 117: 83–92.

(责任编辑 于静娴)