



• 研究报告 •

中国亚热带不同菌根树种的根叶形态学性状特征与生长差异：以江西新岗山为例

欧阳园丽^{1,2,3}, 张参参^{1,2}, 林小凡^{1,2}, 田立新², 顾菡娇^{1,2}, 陈伏生^{1,2,3}, 卜文圣^{1,2,3*}

1. 国家林业与草原局鄱阳湖流域森林生态系统保护与修复重点实验室, 南昌 330045; 2. 江西农业大学林学院, 南昌 330045; 3. 九连山森林生态系统国家定位观测研究站, 南昌 330045

摘要: 探究植物功能性状的种内和种间变异不仅有助于揭示植物对环境的适应, 也能够反映植物的生态策略, 但不同菌根类型树木生长过程中根叶形态学功能性状的适应策略仍有待探究。本研究依托中国亚热带森林生物多样性与生态系统功能实验研究平台(BEF-China)选取7种丛枝菌根(AM)树木和7种外生菌根(EM)树木的纯林, 测定各个树种的比叶面积、叶干物质含量、比根长、根系直径、树高生长速率、地径生长速率及细根生物量等根叶形态学功能性状和生长指标, 探讨了两种菌根类型树种间的根叶形态学特征的差异。结果表明: 与AM树种相比, EM树种具有较小的比叶面积、吸收根平均直径和生长速率, 但具有更大的叶干物质含量; 两种菌根树种之间的比根长和细根生物量无显著差异。比叶面积、叶干物质含量、树高生长速率、地径生长速率和细根生物量等功能性状及生长指标在不同菌根类型、树种及二者的交互作用中均存在显著差异; 且树种、根功能型、菌根类型及三者之间的交互作用均对根功能性状有显著影响。EM树种地上指标的种内变异均大于种间变异, 而AM树种地上指标的种内和种间变异程度类似; 但两种菌根树种细根生物量的种间变异均大于种内变异。尽管两种菌根树种地上部分生长速率较快通常表现为较低的叶干物质含量, 但AM树种通常拥有较高的吸收根比根长, 而EM树种拥有较粗的运输根平均直径。吸收根比根长越低, 两类菌根树种的细根生物量就越多。由此可见, 根叶功能性状对植物地上部分的生长具有一定的协同效应, 其中运输根主要在EM树种地上生长过程中发挥重要作用, 吸收根主要与AM树种的地上部分生长有关; 但两类菌根树种的地下细根生物量均与吸收根有关。

关键词: 根系和叶片功能性状; 植物生长; 细根生物量; 地上地下关联; 菌根真菌类型

欧阳园丽, 张参参, 林小凡, 田立新, 顾菡娇, 陈伏生, 卜文圣 (2021) 中国亚热带不同菌根树种的根叶形态学性状特征与生长差异: 以江西新岗山为例. 生物多样性, 29, 746–758. doi: 10.17520/biods.2020368.

Ouyang YL, Zhang CC, Lin XF, Tian LX, Gu HJ, Chen FS, Bu WS (2021) Growth differences and characteristics of root and leaf morphological traits for different mycorrhizal tree species in the subtropical China: A case study of Xingangshan, Jiangxi Province. Biodiversity Science, 29, 746–758. doi: 10.17520/biods.2020368.

Growth differences and characteristics of root and leaf morphological traits for different mycorrhizal tree species in the subtropical China: A case study of Xingangshan, Jiangxi Province

Yuanli Ouyang^{1,2,3}, Cancan Zhang^{1,2}, Xiaofan Lin^{1,2}, Lixin Tian², Hanjiao Gu^{1,2}, Fusheng Chen^{1,2,3}, Wensheng Bu^{1,2,3*}

1 Key Laboratory of State Forestry and Grassland Administration on Forest Ecosystem Protection and Restoration of Poyang Lake Watershed, Nanchang 330045

2 College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045

3 Jiulianshan National Observation and Research Station of Forest Ecosystem, Nanchang 330045

ABSTRACT

Aims: Exploring the intraspecific and interspecific variations in plant functional traits is not only beneficial for understanding plant adaptation to different environmental factors, but also helpful as a reflection on the ecological

收稿日期: 2020-09-17; 接受日期: 2020-11-17

基金项目: 国家自然科学基金(31760134)、江西省青年科学基金(20202ACBL215005)和中国国家留学基金(201908360227)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: bws2007@163.com

strategy. However, the adaptation strategies of root and leaf morphological traits in the growth process of different mycorrhizal tree species need to be explored.

Methods: We studied seven arbuscular mycorrhizal (AM) tree species and seven ectomycorrhizal (EM) tree species in the Biodiversity-Ecosystem Functioning Experiment China Platform (BEF-China). We studied the characteristics of root and leaf morphological traits of different mycorrhizal tree species by measuring the following morphological traits and growth indices: specific leaf area, leaf dry matter content, specific root length, average diameter, the growth rate of tree height, the growth rate of basal diameter, and fine root biomass.

Results: We found that when compared with AM tree species, EM tree species had lower specific leaf area, average diameter of absorbing root, and growth rate (including tree height and basal diameter). EM species had a higher leaf dry matter content. There were no significant differences in the specific root length and fine root biomass between the two types of mycorrhizal tree species. There were significant differences in specific leaf area, leaf dry matter content, the growth rate of tree height, the growth rate of basal diameter and fine root biomass between tree species, mycorrhizal types and the interaction between the two. Additionally, tree species, root functional type, mycorrhizal type and the interaction between tree species with root functional types and mycorrhizal types had significant effects on root functional traits. The intraspecific variation of the aboveground growth indices of EM tree species was greater than that of interspecific variation, whereas the intraspecific variation was similar to the interspecific variations of the above-ground indices of AM tree species. Furthermore, the intraspecific variation was greater than the interspecific variation of fine root biomass for all tree species. Although the above-ground growth for two types of mycorrhizal tree species had a faster growth rate, they usually showed low leaf dry matter content. AM tree species had a high specific root length for absorbing roots, while EM tree species had a high average diameter for transporting roots. Low specific root length of the absorbing roots greatly increased the fine root biomass for all the tree species.

Conclusions: Therefore, there was a certain synergistic effect between root and leaf morphological traits on plant growth above ground. Transporting roots mainly played an important role in the above-ground growth of EM tree species. Whereas absorptive roots mainly were related to the above-ground growth of AM tree species. However, below ground growth was mainly related to the absorptive root for all tree species.

Key words: root and leaf functional traits; plant growth; fine root biomass; aboveground-belowground relationship; mycorrhizal types

植物功能性状是影响植物个体存活、生长和繁殖能力的属性，这些属性不仅能间接改变植物生长的形态和生理特征，还会在一定程度上反映植物对环境变化的适应性，在研究物种生活史策略及生态系统功能等方面有重要意义(刘晓娟和马克平, 2015)。有研究表明，植物功能性状不仅会受到环境因素和生长发育的影响而产生变异，不同物种或同一物种不同个体之间的功能性状也存在差异。从不同角度探究植物功能性状的变异，有利于阐明植物长期进化对环境的适应机制(Geng et al, 2017)。

叶和根是植物地上和地下进行物质分配和交换的重要场所。其中叶片是植物地上部分进行光合作用的关键部位，而比叶面积、叶干物质含量作为重要的叶功能性状，在一定程度上反映了叶片对环境的适应性和获取资源的能力(Wright et al, 2004)。对热带森林木本植物功能性状的研究发现，比叶面积与树高呈正相关，而与叶干物含量呈负相关(Wright et al, 2007)。细根是植物地下

根系与土壤产生交互作用的重要器官，其功能性状如比根长和根平均直径能体现根系对营养资源的吸收和运输能力(Holdaway et al, 2011)。地中海地区的木本植物细根功能性状的研究表明，比根长与比叶面积呈正相关，而与根平均直径呈负相关(De la Riva et al, 2018)。因此，在一些特定环境和地区植物的根叶功能性状会通过权衡关系或协同效应来适应环境变化，使植物采取相应的生态策略来维持生长。虽然目前有关不同植物根叶功能性状差异的研究有很多，但对不同菌根类型的根叶功能性状的特征仍少有研究。

菌根是植物根系与土壤中的真菌相结合形成的一种共生体，一方面菌根真菌通过根外菌丝从土壤中获取营养物质供给植物生长；另一方面植物根系可以提供菌根真菌生长所需的碳水化合物或根系分泌物等有机物质(Ekblad et al, 2013)。菌根类型主要以外生菌根(ectomycorrhiza, EM)和丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)为主，其中EM真菌会在植物根系的表面形成外延菌丝和菌套以

及在根系皮层细胞间形成哈蒂氏网等,其中哈蒂氏网和菌套具有固定土壤水分和养分的作用(Ekblad et al, 2013);外延菌丝能在土壤中形成菌丝网,使植物根系的吸收面积显著增加,以此提高植物根系获取资源的能力。有研究表明未被EM菌丝侵染的根呈细长状态,主要依靠根系生长获取养分。但随着EM菌丝侵染程度和包裹的加强,吸收根的根长生长会受到限制(Taylor & Alexander, 2005; Segnitz et al, 2020)。AM真菌则主要通过侵染根的皮层细胞而在胞内形成丛枝或泡囊结构,使其根系直径大、皮层较厚,因此对根系伸长生长的影响较小,且植物的根系直径会受到AM真菌侵染的影响而改变,从而影响养分运输(Kiers et al, 2011; Comas et al, 2014)。由于不同菌根真菌侵染会导致根系形态产生差异,使吸收根的功能性状发生变异,最终影响菌根的吸收效率和植物获取资源的策略。

植物功能性状也存在种内变异,通常由环境异质性和遗传变异共同作用所致(Albert et al, 2010)。以往大多数关于植物功能性状的研究主要以种间的性状变异为主,而忽略由环境因素等导致的种内变异,然而也有研究发现在某些环境下植物功能性状的种内变异程度与种间相等(Jung et al, 2010; Messier et al, 2010)。所以对不同菌根类型的树种而言,其功能性状的种内与种间变异如何对研究菌根真菌与植物功能性状之间的关系有所帮助。本文以江西德兴新岗山亚热带森林生物多样性与生态系统功能实验研究平台中相同林龄相同密度(林龄5年,密度均为400株/亩)的14个亚热带常见树种纯林为研究对象,利用微根管及相应的图像分析等方法获取14个树种的根叶功能性状及地上地下生长指标数据,拟探讨如下问题:(1)不同菌根类型树种间根叶功能性状及生长指标的差异?(2)不同菌根类型树种根叶功能性状及生长指标的种间与种内变异有何异同?(3)驱动不同菌根类型树种生长的关键根叶功能性状有何异同?

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究区位于江西省德兴市新岗山镇(29°08′–29°11′ N, 117°90′–117°93′ E)的中国亚热带森林

生物多样性与生态系统功能实验研究平台(简称BEF-China)。BEF-China样地A的年平均气温和年降水量分别为16.7°C和1,821 mm,海拔范围为105–275 m,坡度为0–45°,属丘陵地带。自然植被以亚热带常绿落叶阔叶混交林为主。样地所在区域是典型的亚热带季风气候,红黄壤是该地区主要的土壤类型(马克平, 2013)。

1.2 实验设计

样地A于2009年栽植一年生实生苗,以1亩(25.82 m × 25.82 m)为基本单元样方,共计271个样方,占地约18 ha。1亩的基本样方中包括16个亚热带常见树种单一种植样方(即纯林),其中EM树种和AM树种各8种。其中盐肤木(*Rhus chinensis*)的根系属于串根类型,根系取样后容易死亡,而甜槠(*Castanopsis eyrei*)的根系容易遭受蚂蚁、老鼠等动物啃食而导致植株大量死亡,因而本研究上述两个物种均未取样。本研究共选取了7个EM树种和7个AM树种为研究对象(表1)。

1.3 根叶功能性状及生长指标的测定方法

2014年5月,在14个单种样方的中心以梅花五点法将微根管均匀设置在两棵树之间,即每个样方中设置5根微根管,共70根。微根管内径为7 cm,长度为90 cm,安装的角度与地面成30°,插入长度约为70–75 cm(垂直深度35–45 cm左右)。

表1 本研究选取的14个树种的基本特征

Table 1 Basic characteristics of 14 tree species in this study

树种 Tree species	菌根类型 Mycorrhiza type
白栎 <i>Quercus fabri</i>	外生菌根 EM
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	外生菌根 EM
短柄枹栎 <i>Quercus serrata</i>	外生菌根 EM
苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	外生菌根 EM
细叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinifolia</i>	外生菌根 EM
石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	外生菌根 EM
锥栗 <i>Castanea henryi</i>	外生菌根 EM
无患子 <i>Sapindus saponaria</i>	丛枝菌根 AM
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	丛枝菌根 AM
复羽叶栎 <i>Koelreuteria bipinnata</i>	丛枝菌根 AM
乌桕 <i>Triadica sebifera</i>	丛枝菌根 AM
蓝果树 <i>Nyssa sinensis</i>	丛枝菌根 AM
木荷 <i>Schima superba</i>	丛枝菌根 AM
南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	丛枝菌根 AM

EM: Ectomycorrhiza; AM: Arbuscular mycorrhiza

半年后用BTC-100微根管根系生态监测系统对每根微根管四个面的根系生长过程进行影像收集,每根微根管每个侧面收集约40–45张图片,总共收集了11,760张图片。2014年9月,在每一个单种样方中随机选取除微根管监测植株之外的8棵植株进行根叶样品采样,共计112株植株。每棵植株选取当年生向阳面的健康成熟叶片约10–50片,用CanoScan图像扫描仪对采集叶片进行扫描,再用ImageJ图像处理软件测量扫描图像的叶面积,用千分位电子天平称叶片鲜重,随后烘干至恒重称重,计算叶片的比叶面积和叶干物质含量。比叶面积(SLA , cm^2/g)是叶面积与叶干重的比值,叶干物质含量($LDMC$, g/g)是叶干重与叶鲜重的比值。此外,每棵植株的地径统一采用胸径尺在距地面5 cm以上的位置测定其周长后换算而成(精确到0.01 cm);而树高则使用5 m长的测量杆和钢卷尺对每一株植株进行准确测量(精确到0.1 m)。其中树高生长速率为各树种的平均树高与林龄(5年,即2009–2014)的比值,地径生长速率为各树种平均地径与林龄(同上)的比值。

根系样品的采样方法是:采用主根溯源法在目标植株的根部挖取3–5条完整的根系,装入自封袋内,放入便携式冷藏箱内带回实验室。使用去离子水浸泡后,小心去除根系上的泥土和沙石等。洗净后的根系按根序级别进行分级:最细的根划分为1级根,2个1级根交叉后的根系划分为2级根,以此类推一直延伸到5级根,其中1–3级根为吸收根,4–5级根为运输根(Pregitzer et al, 2002)。用WinRHIZO根系扫描仪对分级后的根系进行扫描,然后利用自带软件进行图片分析,获取吸收根和运输根的根长和平均直径,同时将扫描后的根系样品烘干至恒重称重,获得分级的根系干重。比根长(SRL , m/g)是根长与根系干重的比值(刘娜娜等, 2014)。同时,利用WinRHIZO TRON MF图像处理软件对微根管图片进行分析处理后获取根长和平均直径,通过比对采样的根系平均直径与微根管图片软件获取的根系平均直径数据,发现微根管监测的根系平均直径与实际采样的吸收根根系平均直径相关性很高($r = 0.88$),因此采用实际采样的吸收根比根长来计算细根生物量。根系生物量(RBD_v , g/m^3)通过单位土壤体积的根长密度(RLD_v , m/m^3)与比根长(SRL , m/g)来计

算(字洪标等, 2018):

$$RLD_v = L/(A \times DOF) \quad (1)$$

$$RBD_v = RLD_v / SRL \quad (2)$$

式中, L 表示通过微根管图片分析得到的细根根长(m); A 为所分析的微根管图片面积(m^2); DOF 为微根管到周围土壤的距离,一般范围为0.2–0.3 cm,由于研究中的目标树种细根直径较小,因此本研究的计算中 DOF 取0.25 cm。

1.4 数据处理与分析

1.4.1 不同菌根类型树种根叶功能性状及生长指标的差异

利用二级因子方差分析和多重比较对不同树种与菌根真菌类型间的叶片功能性状、地上地下生长指标进行差异显著性检验;同时利用三因素方差分析对不同菌根树种之间的不同根序级别的根系功能性状进行差异显著性分析。

1.4.2 不同菌根类型树种根叶功能性状及生长指标的种内和种间变异

运用混合线性模型对不同树种根叶功能性状及生长指标的方差进行分解。对每个指标构建只有截距的随机效应模型(树种作为随机效应),将各指标的变异分解为种内变异和种间变异,按照以下公式计算(Auger & Shipley, 2013):

$$y_{ij} = \mu_i + \varepsilon_{ij} \quad (3)$$

其中, y_{ij} 是第*i*个树种的第*j*个个体的根叶功能性状或地上地下生长指标值, μ_i 是解释树种水平根叶功能性状及地上地下生长指标变异的随机方差项, ε_{ij} 是残差。

1.4.3 根叶功能性状与不同菌根类型树种生长的关系

为使混合线性模型中的变量接近正态分布,对每个树种的根叶功能性状及地上地下生长数据进行对数转换,以不同树种的根叶功能性状指标为固定效应,树种为随机效应,用生长指标作为因变量来构建不同菌根树种的混合线性模型,对所有模型的边际决定系数(marginal R^2)和条件决定系数(conditional R^2)进行估计,前者表示仅由固定效应解释的方差,后者为固定效应和随机效应共同解释的方差(Nakagawa & Schielzeth, 2013)。

本研究利用Excel 2016和R 3.5.3完成数据的统计分析与绘图,其中数据分析主要使用R软件

中的lme4、lmerTest和ggplot2包等完成(Nakagawa & Schielzeth, 2013), 显著性水平 $P = 0.05$ 。

2 结果

2.1 不同菌根树种的叶片功能性状变异

从表2可知, 树种和菌根类型及其交互作用

对比叶面积和叶干物质含量均有显著影响。多重比较结果表明, 南酸枣的比叶面积(185.67 cm²/g)显著高于其他13个树种; 苦槠的比叶面积最低(65.04 cm²/g), 与白栎、青冈、短柄枹栎、细叶青冈和石栎间无显著差异, 但显著低于其余8个树种(图1A)。白栎和青冈的叶干物质含量最高(均为

表2 树种和菌根类型对叶功能性状及生长指标影响的双因素方差分析(F值)

Table 2 Two-way ANOVA of the effects of tree species and mycorrhizal type on leaf functional traits and growth indices (F value)

叶功能性状及生长指标 Leaf functional traits and growth indices	树种 Tree species	菌根类型 Mycorrhizal type	树种 × 菌根类型 Tree species × mycorrhizal type
比叶面积 Specific leaf area	12.03***	113.47***	30.23***
叶干物质含量 Leaf dry matter content	32.04***	155.43***	81.65***
树高生长速率 The growth rate of height	21.21***	29.37***	26.77***
地径生长速率 The growth rate of basal diameter	6.27***	32.78***	9.74***
细根生物量 Fine root biomass	29.85***	3.78*	28.75***

* $P < 0.05$; *** $P < 0.001$ 。

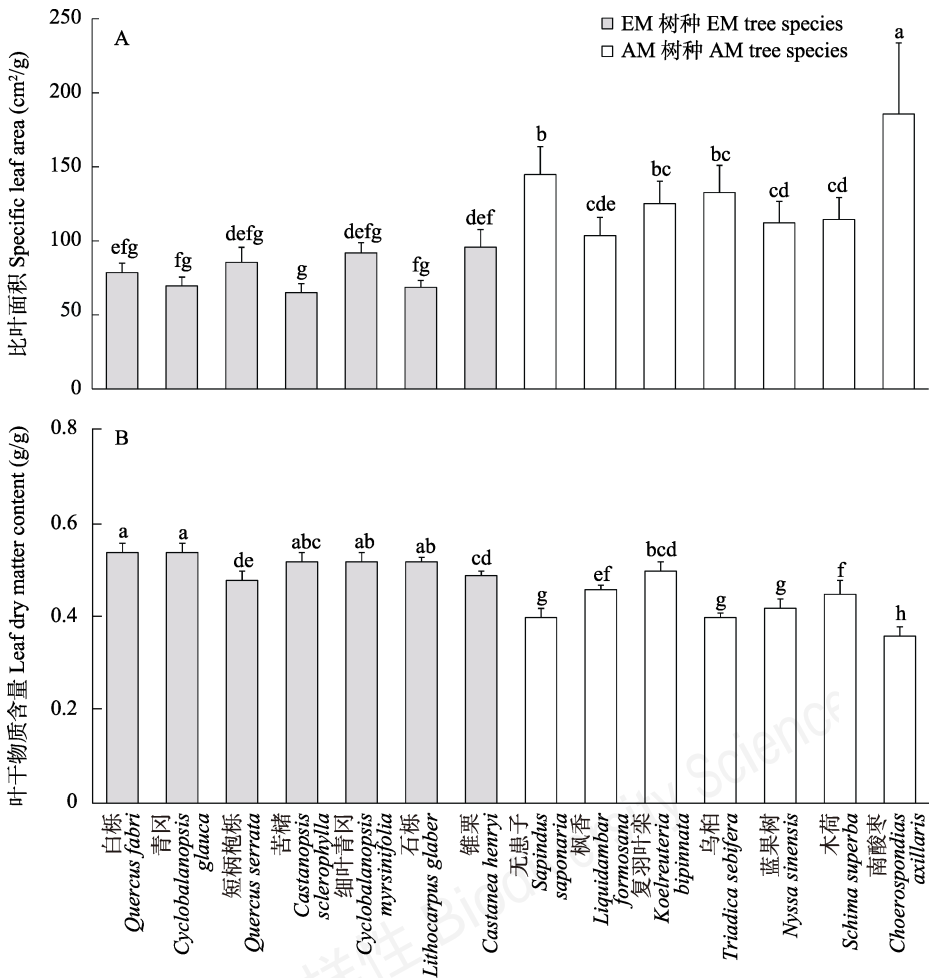


图1 14个树种的叶片功能性状变异。不同小写字母表示不同树种间的叶功能性状差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 1 Variations in leaf functional traits with 14 tree species. Different lowercase letters represent significant differences between different tree species for leaf functional traits at $P < 0.05$.

0.54 g/g)，与苦槠、细叶青冈和石栎之间无明显差异，却显著高于其余9个树种；南酸枣的叶干物质含量最低(0.36 g/g)，与其余13个树种均存在显著差异(图1B)。总体上，EM树种的比叶面积显著地低于AM树种，但其叶干物质含量显著地高于AM树种(图2A, D)。

2.2 不同菌根树种的根系功能性状变异

树种、根功能类型、菌根类型及其交互作用

对比根长和平均直径均有显著影响(表3)。短柄枹栎的吸收根比根长最大(79.49 m/g)，与除白栎、石栎、锥栗、无患子、复羽叶栎外的8个树种有显著差异；复羽叶栎的运输根比根长最大(7.2 m/g)，显著地高于苦槠、乌桕和南酸枣；乌桕的吸收根和运输根比根长均最小(分别为20.68 m/g和2.43 m/g) (图3A)。蓝果树的吸收根平均直径最大(1.61 mm)，与除无患子、乌桕、南酸枣外的10个树种

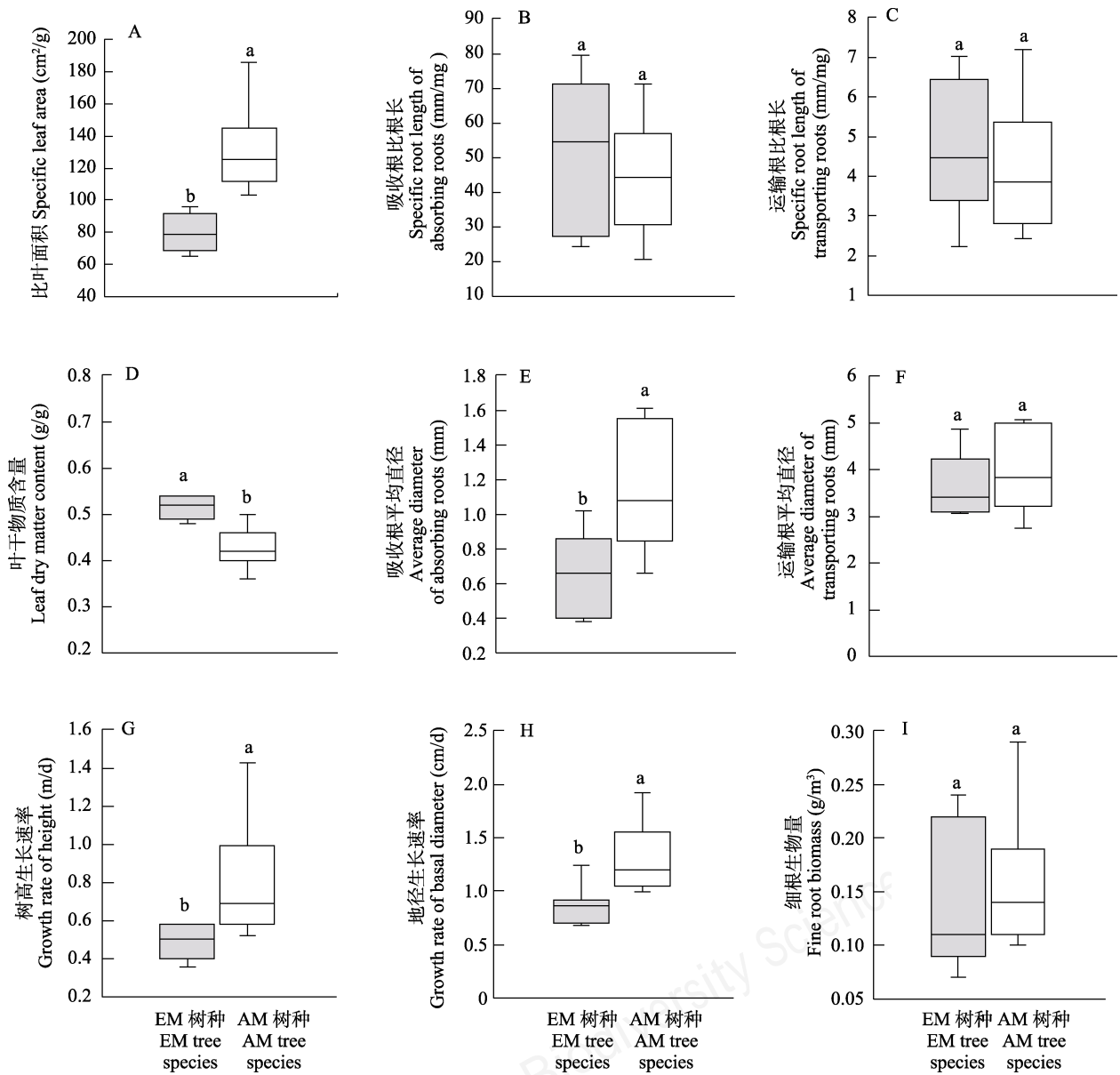


图2 不同菌根树种之间叶片和根功能性状及生长指标的差异。不同小写字母表示不同树种间的叶和根功能性状及生长指标差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 2 Variations in leaf and root functional traits, above- and belowground growth indices with different mycorrhizal tree species, different lowercase letters represent significant differences of leaf and root functional traits, above- and belowground growth indices between different tree species at $P < 0.05$.

表3 树种、根功能类型和菌根类型对根功能性状影响的多因素方差分析(*F*值)

Table 3 Multifactor analysis of variance of the effects of tree species, root functional type, mycorrhizal type on root functional traits (*F* value)

因素类型 Factor type	比根长 Specific root length	平均直径 Average diameter
树种 Tree species	10.80***	14.05***
根功能类型 Root functional type	683.40***	1,462.96***
菌根类型 Mycorrhizal type	2.06*	3.37*
树种 × 根功能类型 Tree species × root functional type	15.12**	79.10***
树种 × 菌根类型 Tree species × mycorrhizal type	2.54**	1.91*
根功能类型 × 菌根类型 Root functional type × mycorrhizal type	156.42***	293.21***
树种 × 根功能类型 × 菌根类型 Tree species × root functional type × mycorrhizal type	64.47***	79.11***

P* < 0.05; *P* < 0.01; ****P* < 0.001。

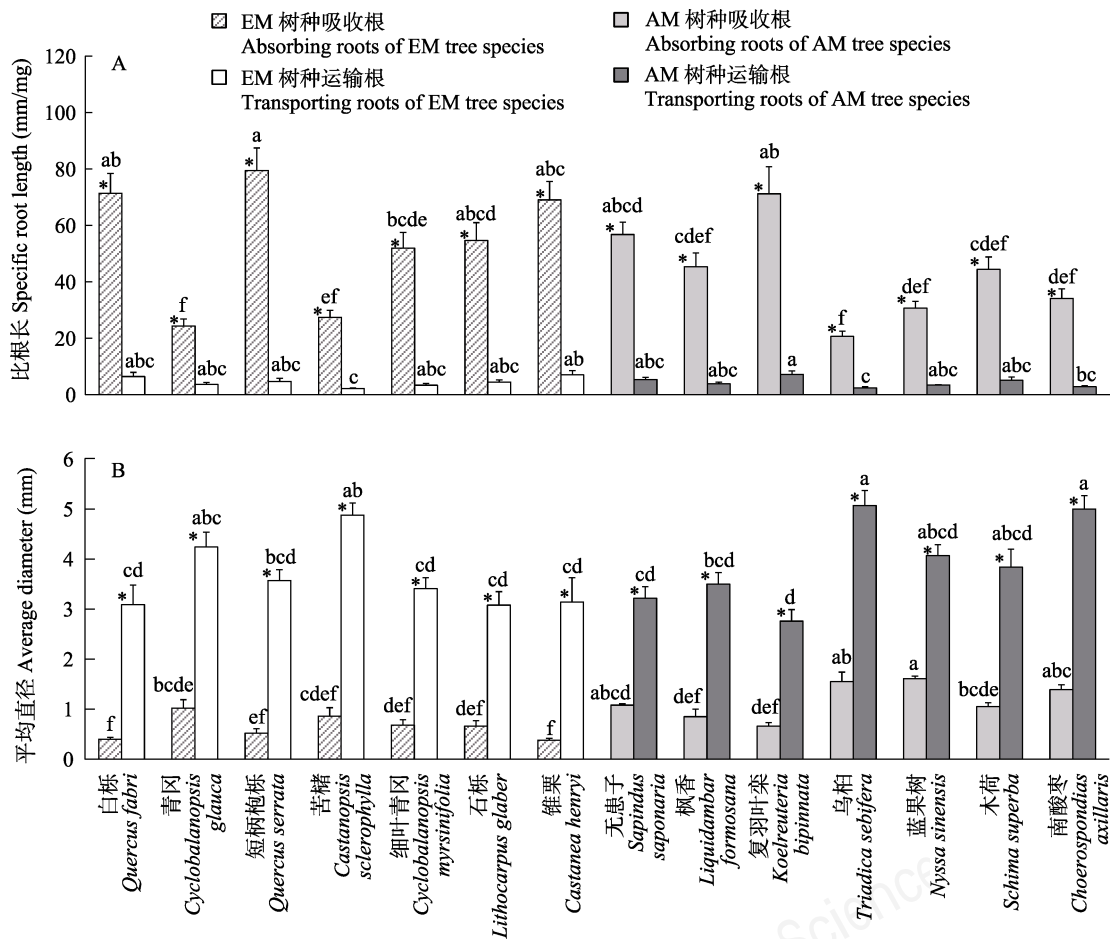


图3 14个树种的根功能性状变异。不同小写字母表示不同树种间的根功能性状差异显著(*P* < 0.05), *表示同一树种不同功能类型的根功能性状差异显著(*P* < 0.05)。

Fig. 3 Variations in root traits with 14 tree species. Different lowercase letters represent significant differences of root traits between different tree species at *P* < 0.05. * Significant differences between different root function types of the same tree species at *P* < 0.05.

之间存在显著差异, 锥栗的吸收根平均直径最小 (0.38 mm); 乌桕的运输根平均直径最大 (5.07 mm), 显著地大于除南酸枣、青冈、苦槠、蓝果

树、木荷外的其余8个树种, 而复羽叶栎的运输根平均直径最小 (2.76 mm) (图3B)。此外, 相同树种吸收根的比根长均显著高于运输根, 而平均直径

则正好相反。总体上,EM树种吸收根和运输根的比根长平均值大于AM树种,但两类树种间并无显著差异(图2B, C),仅AM树种吸收根的平均直径显著地大于EM树种(图2E, F)。

2.3 不同菌根树种的地上地下生长指标的差异
树高生长速率、地径生长速率、细根生物量

在树种和菌根类型及其交互作用中有明显差异(表2)。南酸枣的树高生长速率最大(1.43),显著大于其余13个树种,而白栎的树高生长速率最小(0.36)(图4A);地径生长速率最大为南酸枣(1.92),显著大于除木荷外的其他12个树种,短柄枹栎的地径生长速率最小(0.68),显著小于锥栗、

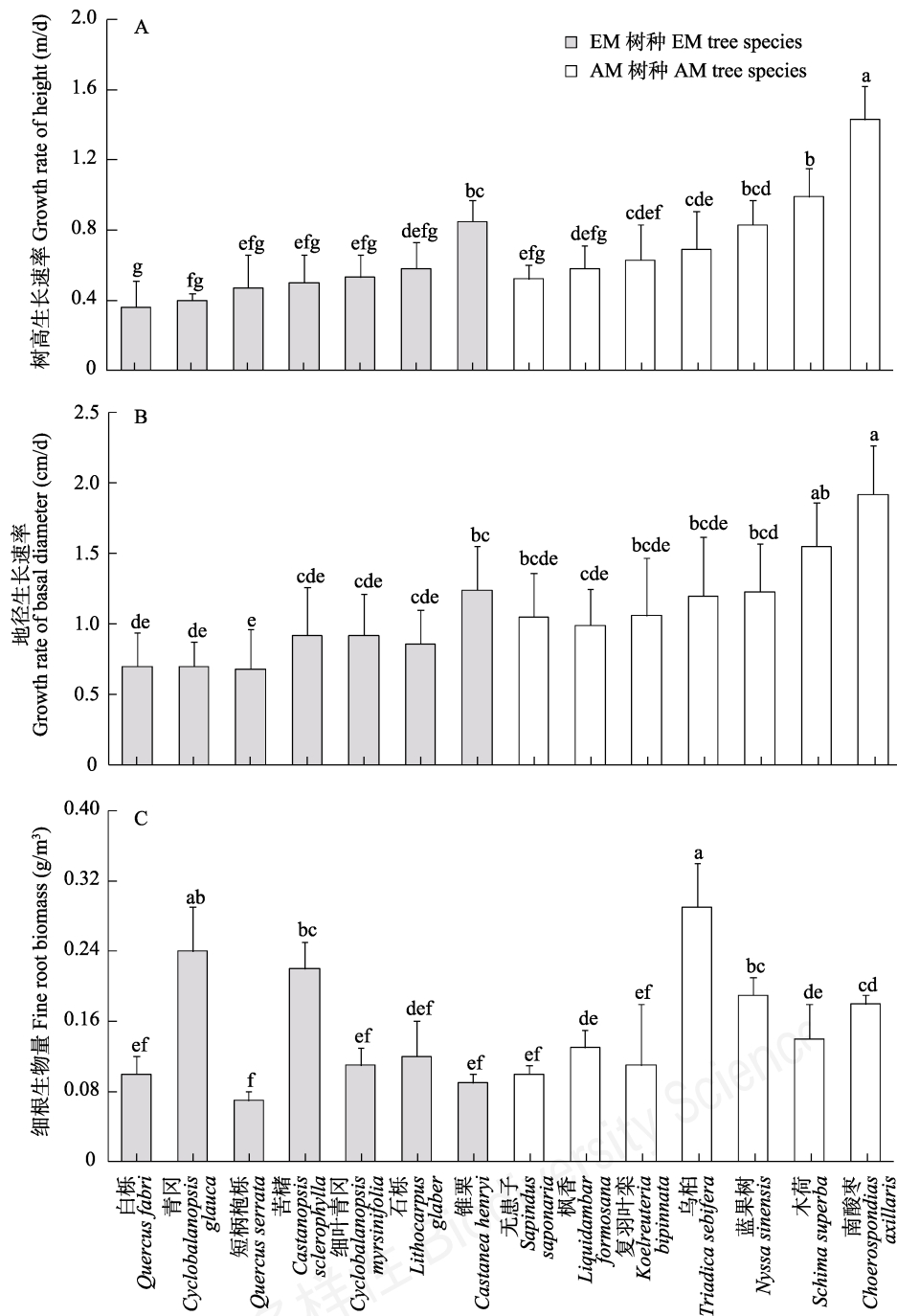


图4 14个树种地上地下生长指标的差异。不同小写字母表示不同树种间差异显著(P < 0.05)。

Fig. 4 Variations in above- and belowground growth indices of 14 tree species. Different lowercase letters represent significant differences of above- and belowground growth indices between different tree species at P < 0.05.

蓝果树、木荷、南酸枣(图4B)。乌桕具有最高的细根生物量(0.29 g/m^3), 与除青冈外的12个树种有显著差异; 短柄枹栎最低(0.07 g/m^3), 显著低于除白栎、细叶青冈、石栎、锥栗、无患子、复羽叶栎外的其余7个树种(图4C)。总体上, AM树种的树高和地径生长速率显著地高于EM树种, 但细根生物量在不同菌根类型的树种间无显著差异(图2G, H, I)。

2.4 不同菌根树种根叶功能性状及生长指标的种内和种间变异

对于EM树种来说, 叶片功能性状及地上生长指标的种间变异均小于种内变异(图5), 其中地径生长速率(种间变异和种内变异分别为0.03和0.97)的种内变异在叶片功能性状及地上生长指标中最大, 其次是叶干物质含量(分别为0.27和0.73); 吸收根和运输根的功能性状种间变异均小于种内变异, 最后细根生物量的种间变异(0.89)大于种内变异(0.11)。对于AM树种来说, 比叶面积和地径增长速率的种间变异均小于种内变异, 而叶干物质含量和树高生长速率则相反; 除吸收

根的平均直径(种间和种内变异分别为0.53和0.47)和细根生物量(种间和种内分别为0.97和0.03)外, 其余根功能性状的种间变异均小于种内变异。总之, 除细根生物量外, EM树种的其他根叶功能性状及生长指标的种间变异均小于种内变异; 而AM树种的叶片干物质含量、吸收根平均直径、树高生长速率及细根生物量的种间变异大于种内变异。

2.5 根叶功能性状与不同菌根树种生长的关系

对于EM树种来说, 树高生长速率与叶干物质含量呈显著负相关, 与运输根平均直径呈显著正相关, 二者的固定效应解释了67%的变异(表4); 而地径生长速率则只与运输根平均直径呈显著正相关, 固定效应解释了96%的变异; 二者随机效应(树种)只解释了很小的变异。细根生物量仅与吸收根比根长呈显著负相关, 固定效应解释了总变异的35%, 而树种解释了58%的变异。

AM树种的树高生长速率和地径生长速率均与叶干物质含量呈显著负相关, 与吸收根比根长呈显著正相关, 二者的固定效应分别解释了25%

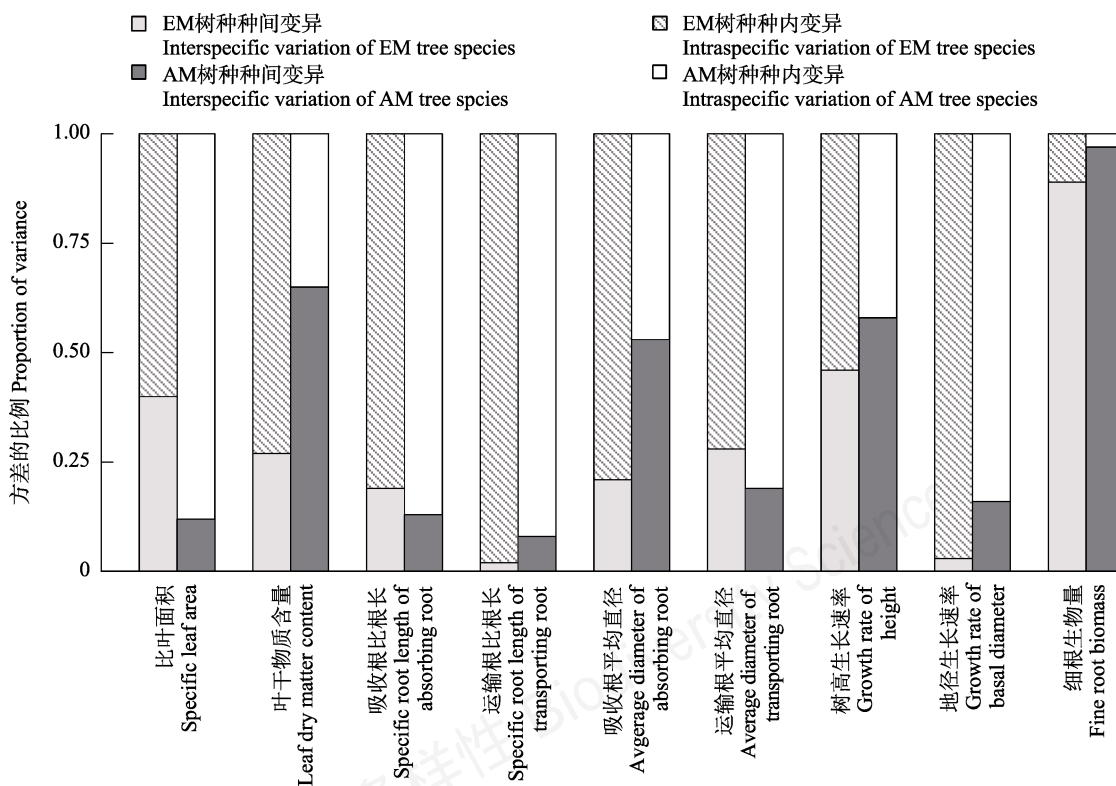


图5 不同菌根树种根叶功能性状及生长指标的变异来源

Fig. 5 Sources of variations in leaf and root functional traits, above- and belowground growth indices of different mycorrhizal type tree species

表4 根叶功能性状与不同菌根树种生长关系的混合线性模型

Table 4 Mixed linear models of the relationship between leaf, root functional traits and growth indices of different mycorrhizal trees

随机效应 Random effects	因变量 Dependent variables	截距 Intercept	固定效应 Fixed effects			条件决定 系数 Conditional R^2	边际决定 系数 Marginal R^2
			叶干物质含量 LDMC	吸收根比根长 SRL of absorbing root	运输根平均直径 Average diameter of transporting root		
EM树种 Ectomycorrhizal tree	树高生长速率 Growth rate of height	-0.23	-0.11	-	0.40	0.69	0.67
	地径生长速率 Growth rate of basal diameter	0.29	-	-	0.30	0.97	0.96
AM树种 Arbuscular mycorrhizal tree	细根生物量 Fine root biomass	-0.12	-	-0.21	-	0.93	0.35
	树高生长速率 Growth rate of height	0.22	-0.21	0.09	-	0.65	0.25
	地径生长速率 Growth rate of basal diameter	0.56	-0.13	0.07	-	0.44	0.24
	细根生物量 Fine root biomass	-0.21	-0.18			0.94	0.34

每个因变量的样本量均为56 ($n = 56$)，条件决定系数减去边际决定系数即为菌根树种(随机效应)单独解释的变量量。Dependent variables $n = 56$, variations (conditional R^2 -marginal R^2) are explained individually by tree species with different mycorrhizal fungi types. LDMC: Leaf dry matter content, SRL: Specific root length.

和24%的变异，随机效应(树种)分别解释了40%和20%的变异。细根生物量与吸收根比根长呈显著负相关，并解释了34%的变异，树种解释了60%的变异。总之，EM树种的地上生长主要受运输根平均直径的影响；而AM树种的地上生长则主要受叶片干物质含量和吸收根比根长的影响。吸收根比根长会影响两种菌根树种的地下生长，但树种类型对两种菌根地下生长的影响更大。

3 讨论

3.1 不同菌根树种的根叶功能性状差异

本研究结果显示，与EM树种对比，AM树种的比叶面积高、叶干物质含量低，这与全球不同纬度区域下(包括北方、温带和寒带) 2,940个不同菌根树种的根叶功能性状研究结果相似(Averill et al, 2019)。由叶经济型谱性状可知比叶面积高且叶干物质含量低的树种拥有高的净光合速率，使叶片能够快速获取养分，有利于提高植物地上部分的生产力，使树高、地径生长速率显著增加，让植物在适应环境的同时也能保持较强的资源获取能力(Shipley, 2002; 唐青青等, 2016)。此外，由于本研究中AM树种绝大部分是落叶树种，叶片生长倾向于获取性策略(Kloeke et al, 2012)。其次，AM树种的根系平均直径显著大于EM树种，这与帽儿山天然次生林20个不同阔叶树种细根形态和

美国东北部33个木本树种根系特征的研究结果一致(师伟等, 2008; Comas et al, 2014)，原因可能与菌根类型有关。菌根真菌是植物根系获取资源的主要来源，而AM树种获取资源主要通过AM真菌侵染根的皮层细胞，在细胞内形成丛枝或泡囊，使根平均直径增加、皮层增厚，以此提高菌根的吸收效率。此外，AM树种在未受到菌根真菌侵染前，主要依靠根毛来获取资源，但由于根毛较粗且伸长距离有限，导致其根系养分利用效率较低、生长速率缓慢，根长较短(Wells & Eissenstat, 2002)。

对EM树种而言，其比叶面积低于AM树种，但叶干物质含量较高。EM树种光合作用所获取的资源多用于叶片的构建，以提高叶片对外界环境的耐受性，但用于植物生长的养分却较少，导致EM树种的树高、地径生长速率显著低于AM树种(Wright et al, 2005; Reich, 2014)。而EM树种的根平均直径小于AM树种，是由于EM真菌侵染后会在根尖形成菌套，使吸收根生长受到限制，依靠外延菌丝来增加根系的吸收面积和范围，从而提高植物根系的吸收效率(Taylor & Alexander, 2005)。此外，EM真菌仅包裹植物根尖，不影响皮层厚度，因此不需要投入更多成本用于构建较粗的直径(Druebert et al, 2009)，即以较少的细根生物量投入换取更大的根系吸收面积。综上所述，

AM树种叶片通常采取获取性策略,根系偏向保守型策略;但EM树种却截然相反。

3.2 不同菌根树种的根叶功能性状及生长指标的种内和种间变异

本研究发现,EM树种的根叶功能性状及地上生长指标的种内变异大于种间变异,这可能与趋同效应有关。它是系统演化过程中的一种机制,能通过植物个体间相互影响来进行相同或相近的活动(Twieg et al, 2010)。种间变异小说明物种本身的作用比较小,可能会弱化树种特性所带来的影响(Prinzing et al, 2001);而种内变异大说明植物主要通过形成同种个体特征的差异,利用趋异性的生态策略来降低竞争强度、加强对环境的适应能力,使具有相似功能性状的植物个体能在局域群落中相互共存(Fordyce, 2006)。其次,AM树种地上指标的种内和种间变异程度类似。一方面,由于本研究中AM树种为不同科属的植物,它们与AM真菌所建立的共生关系具有特异性,使AM真菌的功能、种类和数量发生变化(Fitter et al, 2005),导致AM真菌促进不同植物获取资源的程度有所差距,最终对植物的生理形态特征造成影响,发生种间变异(Laforest-Lapointe et al, 2014)。另一方面,环境异质性是发生种内变异的主要原因。由于不同植物个体在同一环境下所受到光照强度和ación时间不同会影响植物的碳素代谢,从而影响其AM真菌群落的形成与发育,导致AM真菌对不同植物养分吸收的促进作用有所差异(Heijden et al, 2003)。

AM和EM树种细根生物量的种间变异大于种内变异,主要是根系的吸收效率不同所致。而菌根真菌类型和侵染程度是影响吸收效率的主要原因(Cornelissen et al, 2001),其中EM树种主要依靠根系表面形成的根外菌丝来拓展获取资源的范围,而AM真菌会侵入根的皮层细胞,使根直径增加,同时还需要根毛与土壤接触来获取养分。另一方面,细根具有很强的可塑性,不同菌根树种的细根数量和形态特征在相同环境下会发生相应变化,而细根的数量和形态等方面的性状特征又决定了植物对资源的吸收和利用能力(Bu et al, 2017)。因此,不同菌根树种细根数量的差异能够影响其根系对土壤资源的利用及植物与土壤交互过程中的养分循环,使其在资源利用效率和

养分循环效率上产生差异。

3.3 根叶功能性状与不同菌根类型树种生长关系

本研究中叶干物质含量越低、运输根平均直径越大,EM树种地上部分的生长速率越快。EM树种会通过外延菌丝扩张来增加根系的吸收面积以获取土壤中的水分和养分,这种特殊的资源获取方式能保证植物高效地获取资源,导致吸收根在获取水分和养分上的重要性下降(Twieg et al, 2010),使EM树种更依赖菌根真菌来获取资源。为了能将更多资源运输到地上部分,增加运输根直径能显著提高根系的运输能力,而降低叶干物质含量能保证EM菌丝和光合作用产生的养分多用于植物生长,减少对叶片建成的投入,促使植物树高和地径生长速率显著增加(Segnitz et al, 2020)。而对于AM树种来说,叶干物质含量越低、吸收根比根长越大,越能促进其地上生长。一方面是因为叶干物质含量低能保证获取的资源都投入植物生长(Díaz et al, 2004)。另一方面,虽然AM真菌侵染能使根系运输能力增强,但因为AM树种获取资源还需与根毛接触,而根毛较粗且伸长有限,会使植物生长受到限制,因此需要延长吸收根的根长以获取更多资源,再将养分更好地运输到地上部分,以保证树高和地径生长(Turrini et al, 2018)。此外,对于两种菌根树种来说吸收根比根长越小,细根生物量越大,这可能反映了植物在生长策略上的权衡过程。吸收根比根长越小说明根系吸收水分和养分的能力较弱,因此需要通过分配更多碳资源用于产生更多细根,增加细根生物量,满足植物生长与繁殖的需要(Westoby et al, 2002)。

参考文献

- Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, Douzet R, Lavorel S (2010) A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- versus interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24, 1192–1201.
- Auger S, Shipley B (2013) Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, 24, 419–428.
- Averill C, Bhatnagar JM, Dietze MC, Pearse WD, Kivlin SN (2019) Global imprint of mycorrhizal fungi on

- whole-plant nutrient economics. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 23163–23168.
- Bu WS, Schmid B, Liu XJ, Li Y, Hrdtle W, Von Oheimb G, Liang Y, Sun ZK, Huang YY, Bruehlheide H, Ma KP (2017) Interspecific and intraspecific variation in specific root length drives aboveground biodiversity effects in young experimental forest stands. *Journal of Plant Ecology*, 10, 158–169.
- Comas LH, Callahan HS, Midford PE (2014) Patterns in root traits of woody species hosting arbuscular and ectomycorrhizas: Implications for the evolution of belowground strategies. *Ecology and Evolution*, 4, 2979–2990.
- Cornelissen J, Aerts R, Cerabolini B, Werger M, Heijden M (2001) Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy. *Oecologia*, 129, 611–619.
- De la Riva EG, Maranon T, Pérez-Ramos IM, Navarro-Fernández CM, Olmo M, Villar R (2018) Root traits across environmental gradients in Mediterranean woody communities: Are they aligned along the root economics spectrum? *Plant and Soil*, 424, 35–48.
- Diaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Marti G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y, Band SR, Basconcelo S, Castro-Diez P, Funes G, Hamzehee B, Khoshnevi M, Perez-Harguindeguy N, Perez-Rontome MC, Shirvany FA, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, Torres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martinez M, Romo-Diez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak MR (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295–304.
- Druebert C, Lang C, Valtanen K, Polle A (2009) Beech carbon productivity as driver of ectomycorrhizal abundance and diversity. *Plant, Cell & Environment*, 32, 992–1003.
- Ekblad A, Wallander H, Godbold DL, Cruz C, Johnson D, Baldrian P, Björk RG, Epron D, Kieliszewska-Rokicka B, Kjoller R, Kraigher H, Matzner E, Neumann J, Plassard C (2013) The production and turnover of extramatrical mycelium of ectomycorrhizal fungi in forest soils: Role in carbon cycling. *Plant and Soil*, 366, 1–27.
- Fitter AH, Gilligan CA, Hollingworth K, Kleczkowski A, Twyman RM, Pitchford JW (2005) Biodiversity and ecosystem function in soil. *Functional Ecology*, 19, 369–377.
- Fordyce JA (2006) The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *The Journal of Experimental Biology*, 209, 2377–2383.
- Geng Y, Ma WH, Wang L, Baumann F, Kuhn P, Scholten T, He JS (2017) Linking above- and belowground traits to soil and climate variables: An integrated database on China's grassland species. *Ecology*, 98, 1471.
- Heijden M, Wiemken A, Sanders IR (2003) Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant. *New Phytologist*, 157, 569–578.
- Holdaway RJ, Richardson SJ, Dickie IA, Peltzer DA, Coomes DA (2011) Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology*, 99, 954–963.
- Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98, 1134–1140.
- Kiers ET, Duhamel M, Beesetty Y, Mensah JA, Franken O, Verbruggen E, Fellbaum CR, Kowalchuk GA, Hart MM, Bago A, Palmer TM, West SA, Vandenkoornhuyse P, Jansa J, Bucking H (2011) Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science*, 333, 880–882.
- Kloeke AEE, Douma JC, Ordoñez JC, Reich PB, Bodegom PM (2012) Global quantification of contrasting leaf life span strategies for deciduous and evergreen species in response to environmental conditions. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 224–235.
- Laforest-Lapointe I, Martínez-Vilalta J, Retana J (2014) Intraspecific variability in functional traits matters: Case study of Scots pine. *Oecologia*, 175, 1337–1348.
- Liu NN, Tian QY, Zhang WH (2014) Comparison of adaptive strategies to phosphorus-deficient soil between dominant species *Artemisia frigida* and *Stipa krylovii* in typical steppe of Nei Mongol. *Chinese Journal of Plant Ecology* (Chinese version), 38, 905–915. (in Chinese with English abstract) [刘娜娜, 田秋英, 张文浩 (2014) 内蒙古典型草原优势种冷蒿和克氏针茅对土壤低磷环境适应策略的比较. *植物生态学报*, 38, 905–915.]
- Liu XJ, Ma KP (2015) Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica Vitae*, 45, 325–339. (in Chinese with English abstract) [刘晓娟, 马克平 (2015) 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 45, 325–339.]
- Ma KP (2013) Studies on biodiversity and ecosystem function via manipulation experiments. *Biodiversity Science*, 21, 390–391. (in Chinese) [马克平 (2013) 生物多样性与生态系统功能的实验研究. *生物多样性*, 21, 390–391.]
- Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ (2010) How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 13, 838–848.
- Nakagawa S, Schielzeth H (2013) A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear

- mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 133–142.
- Pregitzer KS, DeForest JL, Burton AJ, Allen MF, Ruess RW, Hendrick RL (2002) Fine root architecture of nine north American trees. *Ecological Monographs*, 72, 293–309.
- Prinzing A, Durka W, Klotz S, Brand R (2001) The niche of higher plants: Evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 268, 2383–2389.
- Reich PB (2014) The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275–301.
- Segnitz RM, Russo SE, Davies SJ, Peay KG (2020) Ectomycorrhizal fungi drive positive phylogenetic plant–soil feedbacks in a regionally dominant tropical plant family. *Ecology*, 101, e03083.
- Shi W, Wang ZQ, Liu JL, Gu JC, Guo DL (2008) Fine root morphology of twenty hardwood species in Maoershan natural secondary forest in northeastern China. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)*, 32, 1217–1226. (in Chinese with English abstract) [师伟, 王政权, 刘金梁, 谷加存, 郭大立 (2008) 帽儿山天然次生林20个阔叶树种细根形态. *植物生态学报*, 32, 1217–1226.]
- Shipley B (2002) Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: Relationship with daily irradiance. *Functional Ecology*, 16, 682–689.
- Tang QQ, Huang YT, Ding Y, Zang RG (2016) Interspecific and intraspecific variation in functional traits of subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests. *Biodiversity Science*, 24, 262–270. (in Chinese with English abstract) [唐青青, 黄永涛, 丁易, 臧润国 (2016) 亚热带常绿落叶阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异. *生物多样性*, 24, 262–270.]
- Taylor AFS, Alexander I (2005) The ectomycorrhizal symbiosis: Life in the real world. *Mycologist*, 19, 102–112.
- Turrini A, Bedini A, Loores MB, Santini G, Sbrana C, Giovannetti M, Avio L (2018) Local diversity of native arbuscular mycorrhizal symbionts differentially affects growth and nutrition of three crop plant species. *Biology and Fertility of Soils*, 54, 203–217.
- Twieg BD, Durall DM, Simard SW (2010) Ectomycorrhizal fungal succession in mixed temperate forests. *New Phytologist*, 176, 437–447.
- Wells CE, Eissenstat DM (2002) Beyond the roots of young seedlings: The influence of age and order on fine root physiology. *Journal of Plant Growth Regulation*, 21, 324–334.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002) Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- Wright IJ, Ackerly DD, Bongers F, Harms KE, Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M, Mazer SJ, Muller-Landau HC, Paz H, Pitman NCA, Poorter L, Silman MR, Vriesendorp CF, Webb CO, Westoby M, Wright SJ (2007) Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany*, 99, 1003–1015.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, Falster DS, Garnier E, Hikosaka K, Lamont BB, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton DI, Westoby M (2005) Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 166, 485–496.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Zi HB, Chen Y, Hu L, Wang CT (2018) Effects of nitrogen addition on root dynamics in an alpine meadow, Northwestern Sichuan. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 38–49. (in Chinese with English abstract) [字洪标, 陈焱, 胡雷, 王长庭 (2018) 氮肥添加对川西北高寒草甸植物群落根系动态的影响. *植物生态学报*, 42, 38–49.]

(责任编辑: 高程 责任编辑: 时意专)