

林木根系衰老研究评述

孙启祥, 张建锋

(中国林业科学研究院林业所, 国家林业局林木培育实验室, 北京 100091)

摘要: 根系衰老是环境因素变化引起的其生理功能的衰退。目前, 对根系衰老的研究主要集中在整株水平和生态系统水平上。在整株水平上, 树木同化 C 的能力、C 在不同器官间的分配、尤其是在地上部分和地下部分间的分配比例, 对根的萌生和衰老起着重要作用; 地上部分的生长过程和健康状况也对根系的生长和寿命有很大影响; 当树木的生长环境受到某种胁迫时, 树木的抵抗力下降, 容易招致病原菌的危害, 造成根系衰老和死亡。在生态系统水平上, 干旱洪涝、干扰等胁迫和树木—土壤间的养分循环都会引起树木生长环境的改变, 对根系的衰老过程发生作用; 季节变化使树木的地上部分和地下部分的生理活动处于不同的旺盛期, 从而使 C 的分配方式有些改变, 影响到根系的生长; 土壤中养分的存在形式, 某些离子的浓度也直接影响到根的寿命; 病原菌对根系的危害与土壤中养分含量变化有关。所以, 衰老过程受环境条件的影响, 伴随着代谢, RNA 和蛋白质合成速率的下降和(或)膜与细胞器结构的改变。

关键词: 树木; 根系; 衰老

中图分类号: S718.3

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2007)01-0072-04

Review of Study on Root Senescence of Trees

SUN Qi-xiang, ZHANG Jian-feng

(Research Institute of Forestry, CAF, Silvicultural Laboratory of
Chinese State Forestry Administration, Beijing 100091, China)

Abstract: Root senescence means physiological function degradation under environmental factors change. At present, the study in this field focuses on the whole tree level and ecosystem level. At whole tree level, root turnover and senescence is mainly concerned with the capacity of carbon fixation and carbon allocation among various organs, especially the ratio between above- and below ground systems; growth stages and healthy state of aboveground parts are closely related to root growth and longevity; when living surroundings of trees are in some stress, tree resistance gets weak and is easily attacked by pathogens resulting out root aging and mortality. While at ecosystem level, stress such as drought, flooding, disturbance and nutrient cycling between tree and soil will cause living conditions variation and root senescence; seasonal change determines different metabolism modal among above- and below ground systems, and causes carbon allocation patterns altering, which affect root development and growth; different nutrient elements and contents of some ions in soil also response to root turnover and aging; existence of Rhizobium nodules and mycorrhizae can improve microsite environment of root tips and helps it span life; pathogens damage on roots is related to soil nutrition and has vital influence on root longevity. Thus root senescence is a complex procedure, involved with environmental factors, metabolism, RNA and protein synthesis rate decrease as well as membrane and/or cell structure reconstruction.

Key words: tree; root; senescence

根是树木的重要器官之一, 具有吸收、输送水分和无机盐, 维持树体和土壤, 进行无性繁殖等作用。此外, 根部能够产生细胞分裂素及其它生长调节物质, 对地上部分的正常生长发育和整个生物体的代谢活动有重要影响^[1]。

根的萌发和衰老对植物的生长发育和繁殖在某种意义上起着决定性的作用。根的衰老(senescence)指在环境因素影响下, 根的功能衰退。与老化(aging)是两个不同的生理过程。幼根也会产生衰老, 成熟的根才出现老化。衰老是由环境因

素引起的植物主动调节的过程, 而老化是由于年龄因素控制的。许多没有达到老化阶段的细根产生衰老现象, 影响了树木对养分和水分的吸收、C 分配格局以及生态系统中生物地球化学循环。在树木细根进入衰老阶段后, 其吸收功能和呼吸作用会减弱, 向根际溢泌的有机物数量减少, 而且处于衰老阶段的细根, 不再因为构建细根本身而消耗大量的 C。这样, 细根衰老和周转就影响到根系向土壤中 C 的分配。根的衰老主要表现在生理功能上, 通过分析测定其生理功能的变

* 收稿日期: 2006-02-25

基金项目: 国家“十五”攻关项目(2004BA516A13); 国家自然科学基金项目(50239080-1-3)资助

作者简介: 孙启祥(1968-), 安徽人, 男, 副研究员, 博士, 主要从事森林生态学的研究, 已发表文章 30 余篇。

化可以判定是否衰老, 从形态上不好分辨。

对树木来说, 根是无性繁殖的重要材料, 生根又是插条育苗、扦插造林、组培快繁育苗得以成功的必要前提; 同时, 树木茂盛发达的根系对于发挥防风固沙、保持水土的作用也是十分有利的; 再则, 根生长在地下, 与土壤直接接触, 根生长变化或许是地下环境变化的敏感标志。所以, 研究根系衰老的机理和过程, 不但可以监测树木和根际生态系统的健康状况, 而且对于育种、造林、生态、水土保持等林业工作具有重要意义^[2]。

在自然条件下, 根生长在土壤中, 这为根衰老机理研究增加了困难, 不仅仅是因为到目前为止, 尚不能对土壤中的影响因素和变化过程进行直接观测, 而且在研究过程中, 作为研究对象的一部分必须被破坏。所以, 在植物衰老研究中, 其他器官的研究比根衰老的研究进行的更深入^[3]。尽管如此, 对根衰老的研究在影响因子、代谢变化、调控机制等方面仍取得很大进展^[4]。

目前, 根的衰老研究主要集中在整株水平和生态系统水平上, 对单根衰老的研究很少^[5-9]。所以, 本文重点阐述这两方面的研究进展。

1 整株水平上根的衰老

在整株水平上, 影响根衰老的因素主要有 C 分配、地上部分生长状态和病原菌的发生状况。

1.1 C 分配对根衰老的影响

尽管单根水平上毛根的衰老在很大程度上受到环境、生物和非生物因素的影响, 但就整株树木而言, 根系萌发和生长状况决定于树木对地下部分的支持能力。树木维持根系正常发育和生长的能力既受到光合过程中积累的总 C 量的影响, 又受到分配到地下部分 C 量的影响。植物同化 CO₂ 的能力由环境因素和生物因素调控, 如光照强度、有效光照时间、土壤温度、湿度、营养状况、叶面积、呼吸速率等^[10]。对这些重要影响因子的研究已取得很大进展。

然而, 对植物体内 C 分配调控机理的研究尚未取得实质性进展。代谢源——代谢库假说受到比较广泛的重视^[11]。按照这一模型, 代谢源(光合器官)决定 C 转移、积累的时间和数量; 代谢库(根和其它非光合组织)决定 C 分配的途径和方式。库的能力定义为: 库的大小 × 库的强度。库的强度可以根据几个因素来确定, 包括组织生长速度、分生组织的活性、组织内的呼吸速度和同化速率。通常认为, 在源与库之间有蔗糖产生时, 意味着 C 在转移, 因为蔗糖在库的组织内代谢, 有利于组织的继续生长和(或)分生能力的提高, 从而引起库强度的增强, 结果, 使更多的光合产物向该组织转移。当根受到环境因素的胁迫, 如干旱或营养不足, 其分生能力下降, 库的强度也随之降低, 这导致光合产物向根的分配减少, 最终造成根系衰老和死亡^[12-13]。

1.2 地上部分生长状况在根衰老过程中的作用

支持单位叶片所需的适宜根数很难确定。这一最适值应该决定着整株水平上根的衰老速率和萌发速率, 因为碳水化合物总量是有限的, 并且它总是优先向光合组织转移^[14]。当一株植物每年同化的碳总量的 60% 多转移到根系中时, 介于支持足够的光合叶面积和维持营养吸收的根系吸收面积之间的损耗——收益比变得格外重要^[15]。许多树种光合产物向根中转移的比率较高, 相应地, 每年的生根率也高。

在常绿树为优势树种的林分中这种状况通常发生。这可看作是对叶面积较少变化的一种适应^[9]。在常绿树中, 类似的高的生根率也观测到。在此情况下, 更多的 C 似乎是用来生产和维持营养吸收结构(即根系), 而不是地上部分^[16]。

对粗根和较小的根来说, 不包括很细的根, 根的总长度明显地是与植物地上部分生物量有关。当根生长所需的光合产物一定时, 根长度与茎直径间存在相关关系^[17]。但是, 这种关系因树种而异, 没有通用的固定比率。其它的数据表明地上部分与根分布之间的关系还有: (1) 根长度与地上茎直径间呈现正相关关系; (2) 粗根的生长范围可以用地上茎直径变化建立模型, 进行预测; (3) 草本植物根长度、营养吸收面积和地上生物量之间呈正相关^[18]; (4) 根据树木地上生长观测可以估计根的分布^[19]。

树木地上部分和地下部分之间的相关性除受基因控制外, 还受到碳水化合物在树体内合成、转移、分配、代谢等过程的影响, 当地上部分生理活动旺盛时, 对碳的需求增加, 碳水化合物向地下部分的输送减少, 就可能诱发根衰老; 当地上部分受到胁迫, 如机械损伤、污染等, 生理活动减弱或停止时, 光合作用相应地衰退, 同化的总 C 量下降, 向地下部分的分配也会减少, 自然地导致根系衰老。所以, 就整株树木的根系衰老来说, 地上部分的作用非常重要。

1.3 病原菌对根衰老的影响

有些真菌的攻击力很强, 能够危害健康树木, 使其根大量死亡。但是, 通常情况下是在其它因素降低了树木的抵抗力之后, 病菌才能侵染, 致使根死亡。降低树木抵抗力的诱因包括: (1) 由于落叶或树冠退化, 碳水化合物的储存能力下降或消失; (2) 根系遭受物理伤害而变得脆弱; (3) 树种和年龄。

一些根腐真菌不能侵染健康的树木, 只有当树木受到某种胁迫, 碳水化合物含量下降时, 侵害才能进行, 引起根的衰老或死亡^[19]。另外, 细小木质根受到物理干扰如土壤中的石块阻隔, 风吹造成的断根等, 根系产生损伤。经常地, 这些伤口成为病菌侵染的突破口。

其它因素, 如专一真菌的攻击力、树种的内在抗性、树龄等, 也都对木质根衰老的发生和衰老程度有重要影响。就树龄而言, 当树木近成熟时, 根腐菌引起的衰老更易发生, 其原因可能是可利用的碳水化合物含量下降, 不能保证相应化合物的正常生产以修补最初受侵染的组织, 导致木质根抵抗力下降。

2 生态系统水平上根的衰老

从前面的讨论中知道, 根的衰老过程很大程度上受环境条件的影响, 根的寿命决定于分配到地下的碳水化合物含量。但是, 在生态系统水平上, 根系衰老取决于气候、季节、生态系统类型、立地质量、抚育管理和干扰等。在这一尺度上, 定量研究毛根衰老过程和速率需要对生根、根生长、C 和其它营养对根生长的影响等生理活动进行评估。从另一方面看, 这些生态生理过程提供的信息有利于评价经营活动的效果, 如施肥、灌溉、采伐等, 以及干扰如污染、病虫害、林火对生态系统健康的影响进行数量化分析。

2.1 非生物胁迫对根系衰老的影响

2.1.1 干旱、洪涝和积水土壤

在进行水分可利用性田间试验中发现毛根对土壤水分

含量变化有明显的反应。据观测,在降雨极少时期,树木的毛根大量死亡。一般情况是在干旱季节毛根停止生长,当水分条件改善时,又开始恢复生长^[19]。例如, Santantonio & Hermann 观测到在较湿润的立地上活根数量比较干燥的立地上要高^[20]。因此,从已有资料可以推断出土壤中可利用水分含量增加,根的寿命延长。

然而,把水分与氧和营养在根萌生和生长方面的作用区分开是困难的,在大多数田间研究中发现随可利用水分含量变化,养分的可利用性也在变化,所以,水分的效果不是十分清楚。通常情况是当立地生产力较高时,不仅可利用水分含量高,而且 N 和其它营养成分含量也可能比较高^[9]。

当树木生长在水位较高的立地上,如洪积平原,洪涝对根萌生和生长的影响是很明显的^[21]。一定时间的积水,会在土壤中产生一些有毒化合物,加之氧气含量降低,这种厌氧条件导致根系死亡。

2.1.2 铝毒害

由于大气中无机酸的积累不断增加,随降雨渗透到土壤中,使欧洲和北美大部分土壤 pH 值下降,土壤中的 Ca、Al 置换相伴发生^[22]。有研究表明高浓度的 Al 造成毛根老化和生物量下降。过量的 Al 导致根死亡,还能抑止根对 Ca、Mn 及其它矿质元素的吸收,导致植物地上部分营养失衡和光合面积减小,从而降低整株的碳水化合物含量,加剧根的老化^[23]。

在冷杉(*Abies amabilis*) 林的研究中发现,可溶性 Al 离子含量随土层深度变化而变化,生根率与 Al 在根中的累积量直接相关^[9]。可以假定根吸收的 Al 与细胞中含 P 的化合物如 DNA 或 ATP 结合,降低了细胞的功能^[24]。如果这一假设成立,代谢源一代谢库假说可以解释根的衰老。当根的库能力下降时,碳水化合物向根中的分配相应减少,最终引起根死亡。

2.2 干扰和病原菌在根萌生和死亡中的作用

在生态系统水平上,病原菌作为干扰因子,通过影响根的萌生和死亡,对生态系统过程和森林动态变化施加影响。据报道,在美国新罕布什尔州的云杉-冷杉林中,由根腐菌引起的林木死亡是造成林窗形成的重要原因^[25, 26]。林窗在林分生长的斑块变化过程中起主要作用。当遭受病害的林木死亡后,相邻林窗树木的根系进入这一空间,或该地块上新生苗木继续生长,形成新的林分。

2.3 根系衰老的季节效应

在森林生态系统中应用顺序钻穴技术进行的绝大部分田间研究表明,活根生物量的峰值一般紧随在死根生物量峰值之后出现,通常在春季和秋季。死根生物量在夏季的增加是由于温度升高而水分降低或树冠对碳的需要提高而相应减少了向根中的分配^[9]。另有研究观测到枝生长长期根生长下降^[27]。

通过根窗观测到的新根发生及死亡方式与顺序钻穴法研究的结果不同^[20]。例如,由根窗观察到常绿树一年四季

的新根萌生和死亡方式一致,而钻穴法则发现活根生物量在一年中有明显不同的峰值。尽管如此,两种方法在调查根死亡率时得出一致的结论:在冬季土壤不冻的生态系统中根死亡率显著低于发生冻害的土壤^[9]。

3 结论与讨论

当探讨根系老化机理的时候,必须把环境条件、土壤条件、地上部分需求、生物因子(如病原菌、共生生物等)以及树木固有的对这些因素的反应能力结合起来考虑。这些因素在单根、整株根系和生态系统水平上都很重要,可以笼统地分为三类:(1)地上部分对碳水化合物的需要;(2)树木总的碳水化合物含量;(3)微域土壤质量。这些因素在不同水平上产生的作用有所不同,例如,在比较差的立地上(如瘠薄或干旱),树木可能分配更多的碳用于维持地下结构,这在生态系统水平上减缓根的衰老;而在单根水平上,处于异质性土壤条件下的毛根衰老只受根际可利用性营养的影响^[23, 24]。

在整株和生态系统水平上,几种因素的结合通常影响到根系衰老的总体速率。例如,地上部分不同的代谢活跃期象展叶、结果,影响到碳向植物其它部分的分配,从而对这些部分的生理活动产生促进或抑制作用;再则,树木产生或保持新组织的能力应根据树种及所处生长发育阶段来分析。象正常生长的成熟树木比幼苗有更大的碳水化合物储存能力,更有利于维持和促进根生长。然而,对树体庞大的树木而言,维持正常活动的碳消耗量较高,在不利的环境条件下,如病菌胁迫,树木维持生长所需的碳相应增加,可能导致根系衰老。

在生态系统水平上,通过根系的输入,如矿质元素的返还,土壤中有机的提高,对大气-植物-土壤系统的生态过程有重要作用,其中对毛根的研究比较深入。毛根生长在土壤中,直接参与营养吸收^[25];对于干扰时,土壤微域环境的变化和养分循环反应特别敏感;因此,有望成为环境变化对生态系统影响的监测指标之一。

病原菌在调控生态系统中根萌生速率方面的作用值得进一步深入研究。一直到目前,病菌仍被看作是健康树木的杀手。有些科学家已经开始意识到真菌、病菌、MLOs 是维持生态系统结构完整、功能齐全的重要组分^[26, 27]。在生态系统水平上,发生病菌危害可以视为是系统健康状况退化的指示剂。所以对病害的监测在评价外部干扰,如酸雨和气候变化,对森林的影响时有重要作用。

遗传物质在调控生根和衰老方面的作用是决定性的,它们在合成过程中物质和方式的任何改变都将引发激素调节系统和酶系统的系列反应,从而对植物体的生理活动产生影响^[28, 29]。干扰和胁迫都可能对不同水平上的调节系统产生作用,或直接对树木进行危害,导致根的衰老。

所以,根系衰老是一个复杂的过程,多种因素相互作用,不同树木,在不同生长发育阶段根衰老的方式表现不同,对其调控机理的研究有待深入进行。

[1] Juan J G, Eran P, Larry D N. Mass exodus from senescing soybean chloroplasts[J]. Plant Cell Physiol., 1999, 40: 986 - 992.

[2] Corpas F J, Barroso J B, Sandalio L M. Peroxisomal NADP-dependent isocitrate dehydrogenase, characterization and activity regulation during natural senescence[J]. Plant Physiol., 1999, 121: 921- 928.

[3] Masanobu N, Nobuyoshi M, Akira N. Isolation and characterization of an Arabidopsis Mutant, firew oks(fiw), which ex-

- hibits premature cessation of inflorescence growth and early leaf senescence[J]. *Plant Cell Physiol.*, 2000, 41: 94– 103.
- [4] Navarre D A, Wolpert T J. Victorin induction of an apoptotic/senescence-like response in oats[J]. *Plant Cell*, 1999, 11: 237– 249.
- [5] Smucker A J M. Soil environmental modifications of root dynamics and measurement[J]. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 1993, 31: 191– 216.
- [6] Head G C. Shedding of roots[A]. T. Kozłowski. Ed. In *Shedding of Plant Parts*[J]. New York: Academic Press, 2003. 237– 293.
- [7] Caldewell M M. Root structure: the considerable cost of below ground function[A]. In O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson, et al. *Tropics in Plant Population Biology*[J]. New York: Columbia University Press, 1979. 408– 427.
- [8] Pregitzer K S, Hendrick R L, Fogel R. The demography of fine roots in response to patches of water and nitrogen[J]. *New Phytol.*, 2003, 125: 575– 580.
- [9] Vogt K A, Grier C C, Vogt D J. Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and below ground detritus of world forests[J]. *Adv. Ecol. Res.*, 1986, 15: 303– 307.
- [10] Smith W K, Hinkley T M. *Resources Physiology of Conifers. Acquisition, Allocation and Utilization*[M]. New York: Academic Press, 1995. 431– 457.
- [11] Wyse R E. Sinks as determinants of assimilate partitioning: Possible sites for regulation[A]. In J. Cronshaw, W. Lucas, et al. *Phloem Transport*[C]. New York: Alan R. Liss, 1986. 197– 209.
- [12] Bloomfield J. Nutrient dynamics and the influence of substrate quality on the decomposition of leaves and fine roots of selected tree species in a lower montane tropical rain forest in Puerto Rico[D]. New Haven CT: Yale School of Forestry and Environmental Studies, Yale University, 1993.
- [13] Moldau H, Karolin A. Effects of reserve pool on the relationship between respiration and photosynthesis[J]. *Photosynthetica*, 1977, 11: 38– 47.
- [14] Waring R H, Schlesinger W H. Susceptibility and response of forests to natural agents of disturbance[A]. In *Forest Ecosystems, Concepts and Management*[M]. San Diego: Academic Press, 1985. 211– 238.
- [15] Deans J D, Ford E D. Seasonal patterns of radial root growth and starch dynamics in plantation-grown Sitka spruce trees of different ages[J]. *Tree Physiol.*, 1986, 1: 241.
- [16] Rosberg I, Ovstedal D C, Seljelid R. Estimation of carbon flow in a Calluna heath system[J]. *Oikos*, 1981, 37: 295– 305.
- [17] Landersberg J J. *Physiologic Ecology of Forest Production*[M]. London: Academic Press, 1986.
- [18] Barber S A, Silberbush M. Plant root morphology and nutrient uptake[A]. In *Roots, Nutrient and Water Influx, and Plant Growth*[M]. Publication No. 49. Madison, WI: American Society of Agronomy, 1984. 65– 88.
- [19] Wargo P M, Bergdahl D R, Tobi D R, Olson C W. Root Vitality and Decline of Red Spruce[M]. *Contributions Biologiae Arborum*. Vol. 4 (E. Fuhrer and P. Schutt, Eds.), Ecomed, Landsberg/Lech, Germany. 1983.
- [20] Santantonio D, Hermann R K. Standing crop, production, and turnover of fine roots on dry, moderate, and wet sites of mature Douglas-fir in western Oregon[J]. *Ann. Sci. For.*, 1985, 42: 113– 142.
- [21] Krasny M. Establishment of four Salicaceae species on river bars along the Tanana River, Alaska[D]. Seattle, WA: University of Washington, 1986.
- [22] Cronan C S, Shofield C L. Relationships between aqueous aluminum and acidic deposition in forested watersheds of North America and Northern Europe[J]. *Environ. Sci. Technol.*, 1990, 24: 1100– 1105.
- [23] Shigo A L. Compartmentalization: A conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves[J]. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 1984, 22: 189– 214.
- [24] Kabata-Pendias A, Pendias K. *Trace Elements in Soil and Plants*[M]. Boca Raton, FL: CRC Press, 1984.
- [25] Worrall J J, Harrington T C. Etiology of canopy gaps in spruce-fir forests at Crawford Notch, New Hampshire[J]. *Can. J. For. Res.*, 1988, 18: 1463– 1469.
- [26] Matson P A, Boone R D. Natural disturbance and nitrogen mineralization: Wave-form dieback of mountain hemlock in the Oregon Cascades[J]. *Ecology*, 1984, 65: 1511– 1516.
- [27] Mooney H A, Chu C. Seasonal carbon allocation in *Heteromeles arbutifolia*, a California evergreen shrub[J]. *Oecologia*, 1974, 14: 295– 306.
- [28] Alexander I J, Farley R I. Effects of N fertilization on populations of fine roots and mycorrhizas in spruce humus[J]. *Plant Soil*, 1983, 71: 49– 53.
- [29] Aber I D, Melillo J M, Nadelhoffer K J. Fine root turnover in forest ecosystem in relation to quantity and form of nitrogen availability: A comparison of two methods[J]. *Oecologia*, 1985, 66: 317– 321