·森林资源建设与保护 Construction and Protection of Forest Resources·

两种林型兴安落叶松及林下植被吸收根形态和生物量特征分析

樊希文[1]，陈廷廷[1]，路彩云[2]，李少杰[1]，王海燕[2]，薛娟[2]，谷加存[1*]
（1. 东北林业大学 林学院，哈尔滨 150040；2. 呼中林业局生态修复科，黑龙江 呼中 165033）

摘　要：为揭示2种典型兴安落叶松林型不同生活型植物吸收根形态、生物量与根长密度的变异特征，在大兴安岭呼中区宏伟林场选择塔头-兴安落叶松林和草类-兴安落叶松林，通过土柱法测定有机质层和矿质土层兴安落叶松（*Larix gmelinii*）、林下灌木及草本吸收根形态、生物量及根长密度，并分析兴安落叶松根系特征与土壤因子的关系。结果表明，土层、林型及生活型均显著影响吸收根特征（$P<0.05$）。2种林型中有机质层3种生活型植物（兴安落叶松、灌木及草本）吸收根直径均显著低于矿质土层，而比根长则呈现相反的趋势。在不同林型间，3种生活型植物吸收根形态在有机质层中存在显著差异，在塔头-兴安落叶松林中，兴安落叶松吸收根比根长显著高于草类-兴安落叶松林，根组织密度则显著低于草类-兴安落叶松林。对于林下植被而言，草类-兴安落叶松林中灌木吸收根直径显著高于塔头-兴安落叶松林。根生物量和根长密度上，在2种林型中所有生活型均表现为有机质层显著高于矿质土层，草类-兴安落叶松林显著高于塔头-兴安落叶松林；在生物量和根长密度占比上，2种林型均表现为灌木吸收根生物量最高。相关性分析显示，土壤因子对兴安落叶松吸收根的影响存在土层差异，其中，有机质层中土壤含水量和全磷是主要的影响因子，而矿质土层则是全碳、全氮、全磷质量分数和碳氮比。综上，兴安落叶松及林下草本、灌木的吸收根特征在不同林型和土层中存在差异性，土壤因子对落叶松吸收根的影响在土层间也存在差异，研究结果增进了对该地区物种间共存与多样性维持机制的理解。

关键词：林型；兴安落叶松；林下植被；吸收根；根形态；根生物量；根长密度
中图分类号：S718.52；S791.22　　**文献标识码：**AA　　**DOI：**10.7525/j.issn.1006-8023.2026.05.003

Absorptive Root Morphology and Biomass Characteristics of *Larix gmelinii* and Understory Vegetation in Two Forest Types

FAN Xiwen[1], CHEN Tingting[1], LU Caiyun[2], LI Shaojie[1], WANG Haiyan[2], XUE Juan[2], GU Jiacun[1*]
(1. College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; 2. Huzhong Forestry Bureau Ecological Restoration Management Department, Huzhong 165033, China)

Abstract: To reveal the variation characteristics of absorptive root morphology, biomass and root length density of plants with different life forms in two typical *Larix gmelinii* forest types, this study selected *Carex-L. gmelinii* forest and grass-*L. gmelinii* forest in Hongwei Forest Farm, Huzhong District of the Greater Khingan Mountains. The soil core method was adopted to determine the absorptive root morphology, biomass and root length density of *L. gmelinii*, understory shrubs and herbs in the organic layer and mineral soil layer, and the relationships between root characteristics of *L. gmelinii* and soil factors were further analyzed. The results showed that soil layer, forest type and life form all significantly affected absorptive root characteristics ($P<0.05$). In the two forest types, the absorptive root diameter of plants with three life forms in the organic layer was significantly lower than that in the mineral soil layer, while the specific root length showed an opposite trend. Between different forest types, the absorptive root morphology of three life forms differed significantly in the organic layer. In *Carex-L. gmelinii* forest, the specific root length of *L. gmelinii* was remarkably higher than that in grass-*L. gmelinii* forest, whereas the root tissue density was significantly lower than those in the grass-

收稿日期：2026-04-16
基金项目：国家自然科学基金面上项目(32371858)。
第一作者简介：樊希文，硕士研究生。研究方向为森林培育。E-mail：2713173260@qq.com
***通信作者：**谷加存，博士，教授。研究方向为森林培育理论与技术、根系性状及其对环境变化的响应。E-mail：gjcnefu@163.com
引文格式：樊希文，陈廷廷，路彩云，等. 两种林型兴安落叶松及林下植被吸收根形态和生物量特征分析[J]. 森林工程，2026，42(5)：908-917.
Fan Xiwen, Chen Tingting, Lu Caiyun, et al. Absorptive root morphology and biomass characteristics of *Larix gmelinii* and understory vegetation in two forest types[J]. Forest Engineering, 2026, 42(5): 908-917.

L. gmelinii forest. For understory vegetation, the absorptive root diameter of shrubs in grass-*L. gmelinii* forest was notably greater than that in *Carex-L. gmelinii* forest. In terms of root biomass and root length density, for all life forms in both forest types, the organic layer was significantly higher than the mineral soil layer, and the grass-*L. gmelinii* forest was significantly higher than the *Carex-L. gmelinii* forest. For biomass and root length density proportions, shrubs had the highest absorptive root biomass in both forest types. Correlation analysis indicated that the effects of soil factors on *L. gmelinii* absorptive roots differed between soil layers. Soil water content and total phosphorus were the main influencing factors in the organic layer, whereas total carbon, total nitrogen, carbon-to-nitrogen ratio, and total phosphorus were the key factors in the mineral soil layer. In conclusion, the characteristics of absorptive roots of *L. gmelinii*, understory herbs, and shrubs varies among forest types and soil layers, and soil factors exert differential effects on the absorptive root traits of *L. gmelinii*, which sheds light on the mechanistic understanding in species coexistence and diversity maintenance in this region.

Keywords: Forest type; *Larix gmelinii*; understory vegetation; absorptive root; root morphology; root biomass; root length density

0　引言

细根(直径小于2 mm)是树木吸收水分和养分的重要器官[1]。根系对养分和水分的吸收功能受到形态和生物量的影响,根系的形态特征决定了植物对土壤养分的吸收能力[2]。细根生物量是衡量地下碳分配的重要参数之一,其空间分布特征可反映树木对土壤资源的利用策略及对不同生境的适应性[3]。根长密度是衡量树木根系吸收能力的重要指标[4],根长密度在不同土层的分布格局直接影响植物对水分、养分的获取效率,其变化体现了林木资源获取策略的调整[5]。然而,以往细根特征的研究多集中于乔木,而对林下植被如灌木和草本植物研究相对较少。林下灌木和草本植物是森林生态系统的重要组成部分,对森林生态系统的稳定性、生产力及养分循环具有重要影响[6]。因此,开展林下灌木、草本等吸收根的形态、生物量及分布特征研究对于揭示不同生活型植物的相互作用与共存机制具有重要意义。

细根空间分布影响林木的生长发育和生产力,其垂直分布特征有助于理解根系在不同土壤深度的养分获取策略[7]。例如,Claus 等[5]对欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)、挪威云杉(*Picea abies*)与土耳其栎(*Quercus cerris*)的研究发现,浅层土壤中根系比根长(单位干质量的根长)显著高于深层土壤。汲昌昊等[8]研究发现,水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)吸收根和运输根生物量均随土壤深度加深呈现下降的趋势,该现象在其纯林和混交林中普遍存在。这些研究显示,细根形态和生物量在不同土壤层存在显著差异,反映了其不同的资源获取策略。但这些研究大多局限于矿质土层,仅有少数研究关注了有机质层(organic layer)中的细根分布特征。例如,Gao 等[9]对兴安落叶松人工林研究发现,有机质层中的细根具有更低的直径、更高的比根长与资源获取能力。Tawa 等[10]通过研究柳杉(*Cryptomeria japonica*)人工林细根在有机质层和矿质土层中的分布发现,直径较细的根主要分布在有机质层中,随着土层深度的增加,直径也呈现增加的趋势。土壤有机质层是由植物残体(枯枝落叶、根系残体等)堆积并经不同程度分解形成,影响细根的生长和资源获取[11-12]。尽管如此,当前关于有机质层中林下植被(灌木、草本)细根性状及其分布特征的研究仍缺乏。

兴安落叶松是大兴安岭地区的主要地带性植被,在寒温带森林碳汇方面发挥着不可替代的重要作用[13]。立地条件的差异导致林下植被组成不同,进而形成不同的兴安落叶松林型,其中,塔头-兴安落叶松林与草类-兴安落叶松林作为大兴安岭寒温带森林生态系统中较为常见的2种林型,二者在土壤水分、养分条件上存在明显差异。为此,本研究以大兴安岭2种典型兴安落叶松林型(塔头-兴安落叶松林和草类-兴安落叶松林)作为研究对象,测定不同林型中吸收根(1~3级)的形态、生物量和根长密度,比较不同林型内兴安落叶松及林下植被吸收根形态、生物量及根长密度的变化;明确兴安落叶松及林下植被吸收根形态、生物量和根长密度的垂直分布规律;揭示兴安落叶松吸收根形态、生物量及根长密度与土壤因子的关系。研究结果旨在为寒温带地区兴安落叶松天然林及林下植被科学管理提供理论参考。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

研究地点位于黑龙江省大兴安岭地区呼中区宏伟林场(122°39′~124°20′ E,51°14′~52°25′ N)。该区域属寒温带大陆性季风气候,冬季严寒、夏季雨量充沛,气候湿热,年均气温为-4.3 ℃,降水量为450~550 mm,年均无霜期为86 d。土壤主要包括沼泽土和棕色针叶林土[14]。本研究区主要林下植被包括杜香(*Rhododendron tomentosum*)、笃斯越橘(*Vaccinium uliginosum*)、柴

桦(*Betula fruticosa*)、珍珠梅(*Sorbaria sorbifolia*)、稗(*Echinochloa crus-galli*)、黑水薹草(*Carex drymophila*)以及瘤囊薹草(*Carex schmidtii*)等。

1.2 样地设置与样品采集

基于典型性和代表性原则,本研究选择海拔、坡向相近的塔头-兴安落叶松林和草类-兴安落叶松林,2种林分类型均为天然林[14]。在2种林型中选择植被长势良好的区域分别随机布设3块20 m×20 m的标准样地,并对样地进行基本信息调查,见表1。2024年7月中下旬,在每块样地内按五点法,使用特制的铁质取样器(长×宽×高=20 cm×20 cm×10 cm,底部开放,边缘尖锐)对有机质层和矿质土层进行取样,共计60个样品。根据不同林型内土壤形态特征、有机质层厚度及野外剖面观察划分取样深度:塔头-兴安落叶松林有机质层为0~12.2 cm、矿质土层为12.2~18.0 cm;草类-兴安落叶松林有机质层为0~12.5 cm、矿质土层为12.5~30.0 cm。在收集根系样品的同时收集土壤样品,将取样器内的根系取出放在塑料布上,将根系挑出后,分别放入提前编号的封口袋中,且放于低温保温箱内保存带回试验室。

表1 2种林型林分和土壤特征

Tab. 1 Soil physicochemical properties of two types of forest plots

林型 forest type	海拔/m elevation	坡度/(°) slope	林龄/a forest age	平均胸径/cm mean DBH	平均树高/m mean tree height	郁闭度 canopy coverage	土层/cm soil layer	土壤含水量/% soil water content	土壤pH soil pH value	土壤全碳/(g·kg⁻¹) total soil carbon	土壤全氮/(g·kg⁻¹) total soil nitrogen	土壤全磷/(g·kg⁻¹) total soil phosphorus
塔头-兴安落叶松林 *Carex-Larix gmelinii* forest	589	0~5	60	11.23±0.66B	10.03±0.38B	0.56±0.03B	有机质层 organic layer	30.83±3.12 Aa	3.37±0.10 Aa	281.83±2.42 Aa	12.11±0.36 Aa	0.85±0.03 Aa
							矿质土层 mineral soil layer	22.92±1.17 Aa	3.61±0.03 Aa	268.28±10.47 Ab	13.56±0.31 Ab	0.89±0.05 Aa
草类-兴安落叶松林 Grass-*Larix gmelinii* forest	575	0~5	68	15.26±0.07A	14.85±0.25A	0.73±0.03A	有机质层 organic layer	15.76±1.51 Ba	3.75±0.22 Aa	250.77±19.31 Ba	10.81±1.56 Ba	0.68±0.05 Ba
							矿质土层 mineral soil layer	13.38±1.25 Ba	3.47±0.21 Aa	106.96±19.69 Bb	5.54±1.09 Bb	0.45±0.05 Ba

注:表中数据为平均值±标准误,不同小写字母表示同一林型不同土层间差异显著($P<0.05$);不同大写字母表示不同林型间或同一土层不同林型间差异显著($P<0.05$)。

Note: Data in the table are mean ± standard error, different lowercase letters indicate significant differences among soil layers within the same forest type ($P<0.05$); different uppercase letters indicate significant differences among forest types or between forest types in the same soil layer ($P<0.05$).

1.3 吸收根形态、生物量和根长密度的测定

用去离子水清洗掉根系表面附着的土壤颗粒和其余杂质,按照颜色、硬度等区分成兴安落叶松、灌木及草本根系。由于林下灌木、草本细根形态特征种间辨识度低,因此仅区分至生活型。对于兴安落叶松和灌木,根据根序分级的方法[15],根尖定义为1级根,并进一步按照根系功能群进行划分[16],其中,1~3级根为吸收根。由于草本植物细根直径较低,且根序分化不明显,因此所有直径小于2 mm的草本细根均归为吸收根。将分级后的吸收根样品用Expression 12000 XL 1.0扫描仪(Epson Telford Ltd, Telford, UK)进行扫描获得图片(600 dpi),通过WinRhizo Pro2016根系形态分析软件(Regent Instruments, Inc, Québec, Canada)对根系图片进行分析,获取吸收根的根直径、根总长度、根总体积等参数。吸收根形态指标测定完成后,将兴安落叶松和林下植被的吸收根放入65 ℃的烘箱烘干至恒质量并使用电子天平(精确度=0.000 1 g)称量,然后计算得到吸收根比根长(S_{RL})、根组织密度(R_{TD}),最后根据取样器面积计算不同土层单位面积根生物量(R_B)和单位面积的根长密度(R_{LD})。公式为

$$S_{RL}=\frac{L}{G}。\tag{1}$$

$$R_{TD}=\frac{G}{V}。\tag{2}$$

$$R_B=\frac{G}{S}。\tag{3}$$

$$R_{LD}=\frac{L}{S}。\tag{4}$$

式中:S_{RL}为比根长,m/g;R_{TD}为根组织密度,g/cm³;R_B为根生物量,g/m²;R_{LD}为根长密度,m/m²;L为根总长度,m;G为根干质量,g;V为根总体积,cm³;S为土芯横截面积,m²。

1.4　数据分析

本研究采用 Excel 2019 进行数据整理与基础统计，计算各指标的平均值和标准误差，计算各生活型物种（兴安落叶松、灌木及草本）吸收根生物量在各土层中的占比。通过三因素方差分析（three-way factorial ANOVA）检验土层、林型和生活型及其交互作用对兴安落叶松及林下植被吸收根形态特征和生物量的影响。采用 Pearson 相关分析方法，检验不同土层中落叶松吸收根形态及生物量指标与土壤理化性质之间的相关性。以上数据分析均采用 SPSS 22.0 软件完成，并用 Origin 2022 软件作图。

2　结果与分析

2.1　兴安落叶松及林下植被细根形态特征

三因素方差分析结果表明，土层、林型、生活型及三者的交互作用对吸收根直径、比根长均存在显著影响，吸收根组织密度仅受林型、生活型及其交互作用的显著影响（$P<0.05$），见表 2。2 种林型内兴安落叶松、灌木、草本的吸收根直径均随土层深度增加显著增大，见图 1（a）；比根长则随土层深度增加显著下降，见图 1（b）；但是 3 种生活型植物吸收根组织密度在土层间没有显著差异，见图 1（c）。同一土层不同林型间吸收根形态存在显著差异，具体表现为：有机质层中，草类-兴安落叶松林中林下灌木、草本的吸收根直径显著大于塔头-兴安落叶松林；塔头-兴安落叶松林中有机质层的兴安落叶松吸收根比根长显著大于草类-兴安落叶松林；草类-兴安落叶松林中兴安落叶松吸收根组织密度显著高于塔头-兴安落叶松林；草本植物吸收根组织密度则相反。而在矿质土层中，3 种生活型植物吸收根形态变异较小，仅林下灌木吸收根直径以及草本植物吸收根组织密度存在显著差异。不同生活型吸收根形态也存在差异，兴安落叶松吸收根直径变化范围为 0.40~0.60 mm，显著大于相同林型和土层的林下灌木和草本，林下灌木、草本的吸收根比根长则显著高于兴安落叶松吸收根比根长，然而，有机质层中塔头-兴安落叶松林中草本吸收根组织密度最高。

表 2　土层、林型和生活型对兴安落叶松及林下植被吸收根形态、生物量及根长密度的三因素方差分析

Tab. 2　Three-way factorial ANOVA of soil layer, forest type, and life form on the morphological traits, biomass and root length density of absorptive roots of *L. gmelinii* and understory vegetation

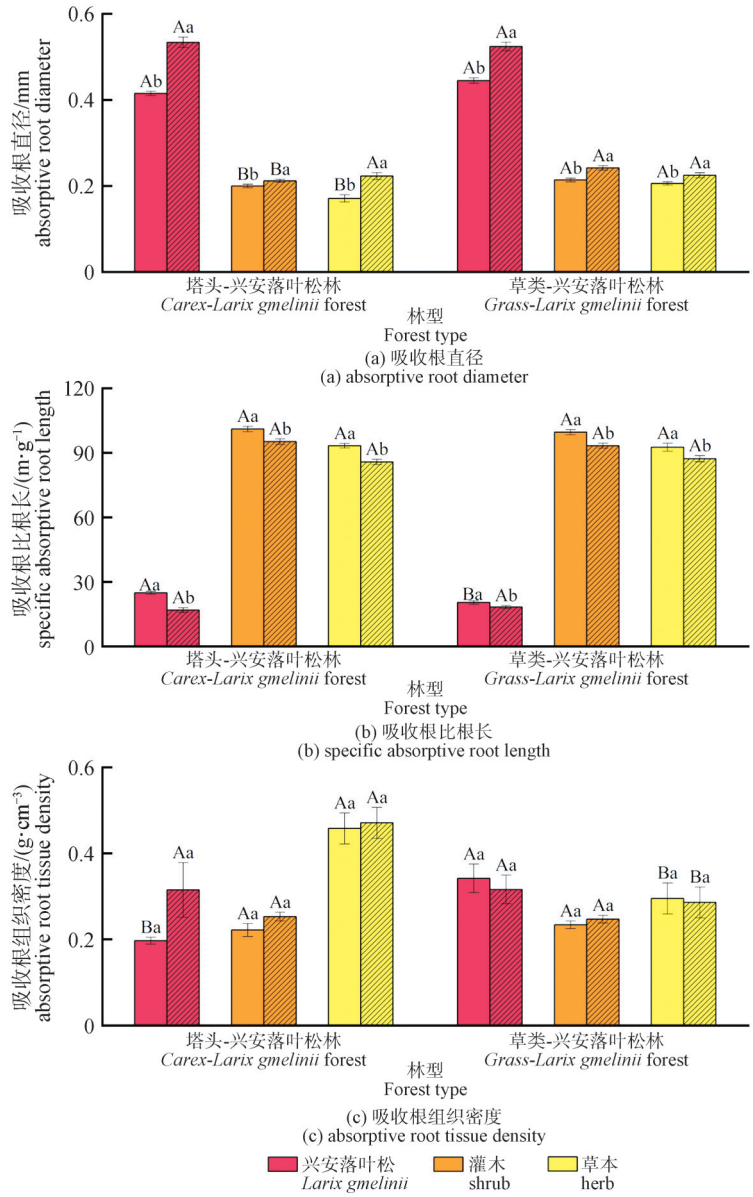
变异来源 source of variation	自由度 df	根直径 RD	比根长 SRL	根组织密度 RTD	根长密度 RLD	根生物量 RB
土层 soil layer (S)	1	**<0.001**	**<0.001**	0.343	**<0.001**	**<0.001**
林型 forest type (F)	1	**<0.001**	**0.003**	**0.042**	**<0.001**	**<0.001**
生活型 life form (L)	2	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**
土层 × 林型 (S) × (F)	1	**<0.001**	**0.003**	0.355	**0.013**	**0.021**
土层 × 生活型 (S) × (L)	2	**<0.001**	**0.011**	0.836	**<0.001**	0.447
林型 × 生活型 (F) × (L)	2	0.217	**0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**
土层 × 林型 × 生活型 (S) × (F) × (L)	2	**<0.001**	**<0.001**	0.857	**<0.001**	0.174

注：加粗的数值表示存在显著影响（$P<0.05$），下同。

Note: Values in bold type indicate significant effects ($P<0.05$), the same below.

2.2　兴安落叶松及林下植被细根生物量特征

同一林型内不同土层间吸收根生物量存在显著差异，2 种林型内兴安落叶松、灌木、草本的吸收根生物量均随土层深度增加显著降低，见图 2（a），其中，有机质层中塔头-兴安落叶松林内的兴安落叶松、灌木、草本吸收根生物量分别为 37.95、71.01、26.75 g/m^2，矿质土层中分别为 29.68、50.48、21.77 g/m^2。草类-兴安落叶松林内的兴安落叶松、灌木、草本吸收根生物量分别为 95.83、108.68、42.66 g/m^2，矿质土层中分别为 67.53、97.97、16.94 g/m^2。从吸收根生物量比例来看，兴安落叶松和草本植物的吸收根生物量比例随土层增加而降低，两者在有机质层中的占比均显著高于矿质



无斜线部分表示有机质层，斜线部分表示矿质土层。不同小写字母表示同一林型不同土层间差异显著（$P<0.05$）；不同大写字母表示同一土层不同林型间差异显著（$P<0.05$）。

The non-diagonal shaded areas represent the organic layer, while the diagonal shaded areas represent the mineral soil layer. Different lowercase letters indicate significant differences among soil layers within the same forest type ($P<0.05$); different uppercase letters indicate significant differences among forest types or between forest types in the same soil layer ($P<0.05$).

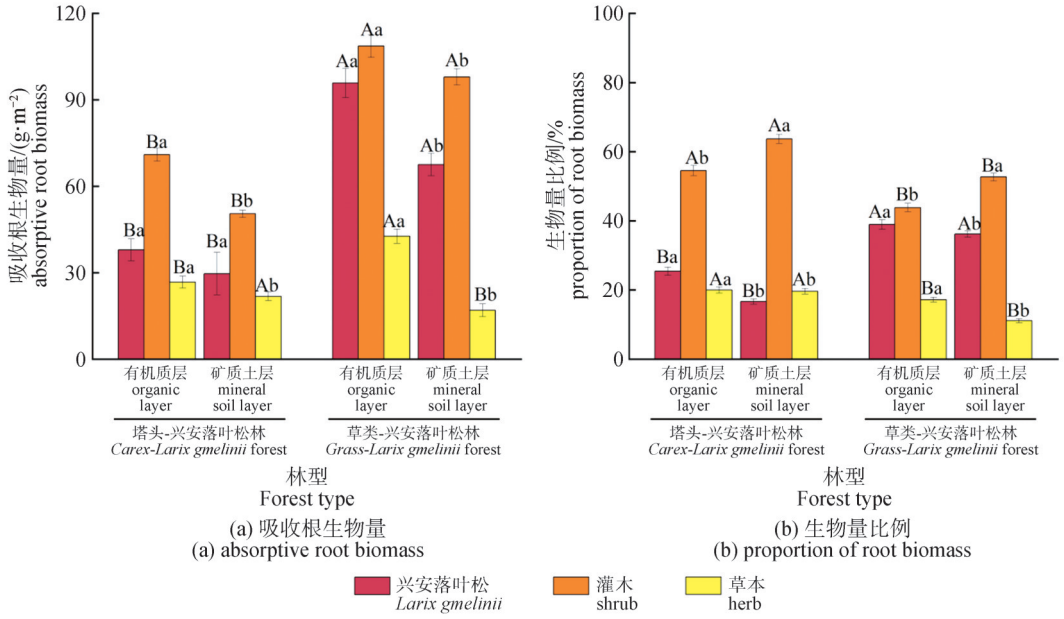
图 1　2 种林型兴安落叶松及林下植被不同土层的吸收根形态特征

Fig. 1　Root morphological traits of absorptive fine roots of *L. gmelinii* and understory vegetation in different soil layers under two forest types

土层，灌木吸收根比例随土层增加而增加，且在 2 种林型中占比均最高，见图 2(b)。同一土层不同林型间吸收根生物量也存在显著差异，草类–兴安落叶松林中兴安落叶松及林下灌木、草本的吸收根生物量均显著高于塔头–兴安落叶松林。不同生活型吸收根生物量在土层、林型间的分布也存在显著差异，由大到小排列为灌木、兴安落叶松、草本。

2.3　兴安落叶松及林下植被根长密度的差异

三因素方差分析结果表明，土层、林型、生活型及任意二者和三者的交互作用均对吸收根根长密度存在显著影响。同一林型内不同土层间吸收根根长密度存在显著差异，2 种林型内兴安落叶松、灌木、草本的吸收根根长密度均随土层深度增加显著降低，见图 3(a)。同时 2 种林型的兴安落叶松吸收根根长密度比例也随



不同小写字母表示同一林型不同土层间差异显著(P<0. 05);不同大写字母表示不同林型同一土层间差异显著(P<0. 05)。下同。

Different lowercase letters indicate significant differences among soil layers within the same forest type (P<0. 05); different uppercase letters indicate significant differences among forest types or between forest types in the same soil layer (P<0. 05). The same below.

图 2　2 种林型落叶松及林下植被吸收根生物量及其比例

Fig. 2　Biomass and proportion of absorptive roots of *L. gmelinii* and understory vegetation in two forest types

土层增加而降低,塔头-兴安落叶松林中草本吸收根根长密度比例随土层增加而增加,草类-兴安落叶松林中灌木吸收根根长密度比例则随土层增加而增加,见图 3(b)。同一土层不同林型间吸收根根长密度存在显著差异。草类-兴安落叶松林内的兴安落叶松及林下植被吸收根根长密度均显著高于塔头-兴安落叶松林。在根长密度占比上,2 种林型间不同土层兴安落叶松吸收根根长密度占比的变化范围在 7%~12%,2 种林型均以灌木占比最高,其中,矿质土层中草类-兴安落叶松林的灌木吸收根占比最高。不同生活型吸收根根长密度在土层、林型间的分布存在显著差异,由大到小排列为灌木、草本、兴安落叶松。

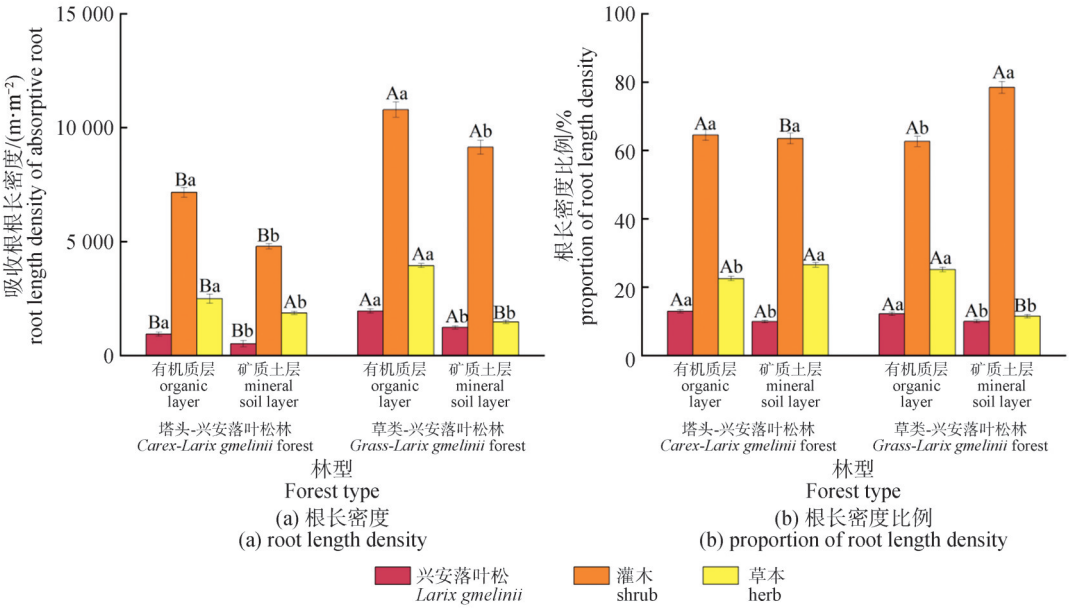


图 3　2 种林型落叶松及林下植被吸收根根长密度及其比例

Fig. 3　Length density and proportion of absorptive roots of *L. gmelinii* and understory vegetation in two forest types

2.4 土壤因子与兴安落叶松吸收根形态、生物量和根长密度的关系

2种林型落叶松吸收根形态、生物量与土壤条件的相关性分析见表3。2个土层的土壤含水量与生物量均呈显著负相关，土壤全磷与生物量、根长密度均呈显著负相关。2个土层中土壤含水量均与吸收根生物量呈显著负相关，土壤全磷均与生物量、根长密度呈显著负相关。有机质层中，土壤含水量与根直径、根长密度、生物量呈显著负相关，与比根长呈极显著正相关；土壤全氮与根组织密度呈显著负相关，土壤全碳与根组织密度呈极显著负相关。然而，矿质土层中，土壤pH与根直径呈显著正相关，土壤碳氮比与比根长、根组织密度分别呈显著正相关和极显著负相关。土壤全氮、全碳均与根长密度、生物量呈显著负相关。

表3 2种林型落叶松吸收根形态、生物量及根长密度与土壤因子的相关性

Tab. 3 Correlation between the morphology, biomass and root length density of absorptive fine roots for two types of *L. gmelinii* forests and soil conditions

土层 soil layer	根系特征 root traits	土壤含水量 soil water content	全氮 total nitrogen	全碳 total carbon	碳氮比 C/N	土壤pH soil pH	全磷 total phosphorus
有机质层 organic layer	根直径RD	**−0.864***	0.018	−0.182	−0.205	0.731	−0.272
	比根长SRL	**0.974****	0.200	0.409	0.023	−0.735	0.530
	根组织密度RTD	−0.632	**−0.875***	**−0.981****	0.701	0.045	−0.810
	根长密度RLD	**−0.873***	−0.436	−0.646	0.182	0.556	**−0.866***
	根生物量RB	**−0.904***	−0.362	−0.593	0.098	0.607	**−0.832***
矿质土层 mineral soil layer	根直径RD	0.401	0.410	0.378	−0.574	**0.832***	0.365
	比根长SRL	−0.024	−0.178	−0.107	**0.859***	−0.465	−-0.202
	根组织密度RTD	−0.202	−0.070	−0.137	**−0.923****	0.357	−0.054
	根长密度RLD	−0.803	**−0.880***	**−0.856***	0.039	−0.376	**−0.864***
	根生物量RB	**−0.829***	**−0.901***	**−0.879***	0.017	−0.418	**−0.886***

注：*和**分别表示在0.05和0.01水平（双侧）上显著相关。

Note: *. Signifinant correlation at 0.05 level (bilateral). **. Signifinant correlation at 0.01 level (bilateral).

3 讨论

3.1 吸收根形态特征的变异

植物在生长过程中，为最大程度上获取土壤中的水分和养分资源，根系形态特征对养分的空间异质性会产生响应[17-19]。本研究中，塔头-兴安落叶松林和草类-兴安落叶松林中3种生活型植物吸收根均呈现出直径随土层加深而增大、比根长随土层加深而降低的规律（图1）。这与Børja等[20]、Tawa等[10]、Gao等[9]的研究结果一致，从有机质层到矿质土层，根系直径增粗、比根长降低。这可能是因为，在有机质层中，养分较为丰富（表1），植物在有限成本下优先提高比根长、减小根直径，以实现对土壤资源的高效获取；而在矿质土层中，根系面临的机械压力更强，细根需要增粗直径以克服穿透阻力[3]，从而确保对深层土壤养分和水分的有效利用。

吸收根形态除了受到土层垂直分布的影响外，还与不同立地条件下土壤资源的可利用性有关[21-24]。本研究发现兴安落叶松吸收根的比根长在塔头-兴安落叶松林显著高于草类-兴安落叶松林（图1）。相比较草类-兴安落叶松林，塔头-兴安落叶松林土壤含水量较高、通气性较差。Lazdiņš等[25]在拉脱维亚半寒温带森林中的研究发现，不同林型间土壤水分和养分分布特征存在差异性，进一步显著影响乔木与林下植被细根形态特征，有机质层含水量高，吸收根表现为直径较细，比根长较高；矿质土层养分低，根系直径增粗、比根长下降。此外，在本研究中，有机质层土壤含水量与兴安落叶松比根长呈显著正相关，与根直径呈显著负相关（表3）。刘宁等[26]以黄土高原东缘的近熟油松（*Pinus tabulaeformis*）人工纯林为研究对象，发现在干旱胁迫下，树木细根会通过降低直径、提高比根长来增强水分与资源获取能力，且吸收根直径越细，对土壤水分的响应越敏感。这与本研究的结果相反，这可能是不同林分环境中土壤水分存在显著差异（如水分过多或干旱缺水），导致细根形态与土壤水分之间呈现出相反的相关关系趋势，从而证实了林型通过调控土壤水分条件驱动细根形态分化。

在不同生活型间，吸收根直径由大到小依次为兴安落叶松、灌木、草本，而灌木和草本植物的吸收根比根长则大于兴安落叶松。吕理兴[27]对杉木（*Cunninghamia lanceolata*）及林下植被细根形态的研究，以及张鑫鑫等[28]对镜泊湖熔岩台地16种木本植物吸收根形

态的研究,均表明相较于林下植被,乔木具有更粗的根直径和更低的比根长,这与本研究结论一致。这可能表征在寒温带森林中不同生活型植物形成了根系形态上的生态位分化与差异化的资源获取策略。相较于林下植被,兴安落叶松具有更粗的直径,可能通过菌根真菌协作的方式以适应长期、稳定的资源获取需求。这一结果与 Bergmann 等[29]提出的根经济空间(root economics space)理论一致,兴安落叶松依赖菌根真菌的"外包(outsourcing)"资源获取策略与灌木、草本植物依赖自身高比根长的"自己动手(do-it-yourself)"策略形成显著差异,反映了不同生活型植物吸收根养分获取策略的不同,更加有助于物种间的共存。

3.2　吸收根生物量和根长密度的变异

本研究发现,有机质层中 3 种生活型植物吸收根生物量和根长密度均显著高于矿质土层。孙楠等[30]对长白落叶松(*L. olgensis*)人工林细根分布研究显示,根系总生物量随土层加深呈递减趋势。Hölscher 等[31]对墨西哥坚黄杞(*Oreomunnea mexicana*)和隐瓣瓶棕(*Colpothrinax aphanopetala*)2 种乔木细根生物量垂直分布的研究发现,细根并非均匀分布,而是高度聚集在养分和水分丰富的有机质层中。夏娟等[32]研究了岷江上游油松(*P. tabulaeformis*)和岷江柏(*Cupressus chengiana*)人工林细根生物量和根长密度垂直分布发现,细根生物量和根长密度均呈表层土壤集聚的特征。以上研究均与本研究结果相符,这可能是因为有机质层中聚集了大量枯枝落叶分解产生的养分,为细根生长提供充足物质基础,且表层土壤孔隙度大,有利于细根伸展和代谢活动[3]。此外,本研究发现矿质土层的兴安落叶松吸收根生物量及根长密度与土壤因子的相关性更为紧密,这表明矿质土层资源有效性相对较低,根系生长活动对土壤资源的依赖性更高。

本研究中,草类-兴安落叶松林中 3 种生活型的吸收根生物量和根长密度显著高于塔头-兴安落叶松林,这种差异可能与不同林型间的土壤条件有关。塔头-兴安落叶松林中有机质层和矿质土层的土壤全氮显著高于草类-兴安落叶松林,其中,塔头-兴安落叶松林矿质土层的全氮与草类-兴安落叶松林矿质土层的全氮相差较大(表 1)。这种林型间土壤因子的差异,影响了根系的分布策略。塔头-兴安落叶松林中氮素养分充足,植物无需通过投入大量的生物量来获取养分资源,因此吸收根生物量和根长密度显著较低,而草类-兴安落叶松林则相反。本研究结果表明,不同的林分环境影响根系资源获取策略。荐圣淇等[33]对陇中黄土高原 6 个主要造林树种的研究发现,细根生物量与土壤水分呈显著负相关,这与本研究结果一致。在本研究中,有机质层与矿质土层的吸收根生物量与土壤含水量均呈显著负相关,进一步说明土壤水分状况是影响兴安落叶松吸收根生物量的重要因子。此外,本研究中兴安落叶松吸收根生物量和根长密度与全氮、全磷呈显著负相关,表明在养分更为充足的塔头-兴安落叶松林中,兴安落叶松无需在生物量和根长密度上投入过多的碳而获取养分资源。

在 2 种林型中,不同生活型植物吸收根生物量也存在一定差异。本研究发现,林下植被吸收根生物量显著高于兴安落叶松。Sun 等[34]对不同林龄的白桦(*Betula platyphylla*)林的研究表明,林冠层较为开放的 82 a 白桦林中林下植被细根生物量高于 36 a 白桦林,表明林下植被细根生物量似乎受到林分郁闭度的影响。该结果进一步验证了本研究的发现,兴安落叶松林作为明亮针叶林,郁闭度较低,因此林下植被吸收根生物量高于落叶松吸收根生物量。此外,本研究发现,在 2 种林型中林下灌木吸收根生物量显著高于兴安落叶松和草本植物,这可能是林型生境及生活型适应策略的差异而共同导致的。林型间的土壤环境异质性限制了兴安落叶松根系的扩展,使其依赖粗根获取资源,吸收根生物量占比低,灌木处于林下中层,将更多生物量分配给地下吸收根以扩大资源获取范围,草本则以"快速周转、浅层分布"为策略,与郭超[35]等对胡桃楸(*Juglans mandshurica*)人工林中不同生活型植物的根系适应策略基本一致:植物通过改变地下生物量的分配从而采取不同的觅食策略。这种分布模式体现了不同生活型植物根据立地条件的不同调整及适应策略。综合来看,寒温带兴安落叶松林内不同生活型植物通过调整根系空间分配策略,实现了地下资源的获取,有利于降低资源竞争,进一步促进物种间的共存。

4　结论

通过对塔头-兴安落叶松林、草类-兴安落叶松林中兴安落叶松及林下植被吸收根形态、生物量及根长密度的研究证实,2 种林型均表现为有机质层的比根长显著高于矿质土层,根直径则显著低于矿质土层,这体现了植物吸收根性状对不同土层资源策略的调整;吸收根生物量与根长密度在土层、林型及生活型间存在显著差异,整体表现为草类-兴安落叶松林高于塔头-兴安落叶松林,而有机质层高于矿质土层,且灌木吸收根生物量及根长密度占比最大。与根形态特征相比,落叶松吸收根生物量及根长密度受土壤因子的影响更敏感,土壤水分和全磷在有机质层发挥重要影响,而在矿质土层则主要受土壤全氮、全碳和全磷的影响,

显示了不同土层影响根系活动的环境因子存在差异。综合来看，细根形态、生物量及根长密度的分布受土层、林型及生活型的共同调控，研究结果为深入理解寒温带森林生态系统根系资源获取策略提供了理论参考。

参 考 文 献

[1] 张小全，吴可红，Dieter M. 树木细根生产与周转研究方法评述[J]. 生态学报，2000(5)：875-883.
Zhang Xiaoquan，Wu Kehong，Dieter M. A review of methods for fine-root production and turnover of trees[J]. Acta Ecologica Sinica，2000(5)：875-883.

[2] Chen W L，Koide R T，Adams T S，et al. Root morphology and mycorrhizal symbioses together shape nutrient foraging strategies of temperate trees [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America，2016，113(31)：8741-8746.

[3] 高艳如，王军辉，麻文俊，等. 不同种源和家系红皮云杉细根形态与生物量垂直分布特征[J]. 植物研究，2024，44(3)：380-388.
Gao Yanru，Wang Junhui，Ma Wenjun，et al. Characteristics of fine root morphology and biomass vertical distribution from different provenances and families of *Picea koraiensis*[J]. Bulletin of Botanical Research，2024，44(3)：380-388.

[4] Mccormack M L，Guo D L，Iversen C M，et al. Building a better foundation：Improving root-trait measurements to understand and model plant and ecosystem processes [J]. New Phytologist，2017，215(1)：27-37.

[5] Claus A，George E. Effect of stand age on fine-root biomass and biomass distribution in three European forest chronosequences[J]. Canadian Journal of Forest Research，2005，35(7)：1617-1625.

[6] Qiu L J，Zhang Y，Mao R，et al. Understory removal accelerates nucleic phosphorus release but retards residual phosphorus release in decomposing litter of *Phyllostachys edulis* in subtropical China [J]. Land Degradation and Development，2021，32(9)：2695-2703.

[7] Fu B J，Wang S，Liu Y，et al. Hydrogeomorphic ecosystem responses to natural and anthropogenic changes in the Loess Plateau of China [J]. Annual Review of Earth and Planetary Sciences，2017，45(1)：223-243.

[8] 汲昌昊，杨妮，郭超，等. 不同针叶树混交对水曲柳吸收根和运输根形态与生物量垂直分布的影响[J]. 东北林业大学学报，2024，52(7)：25-30.
Ji Changhao，Yang Ni，Guo Chao，et al. Effects of mixed coniferous tree plantation on the morphology of absorption and transportation roots and vertical distribution of biomass in *Fraxinus mandshurica*[J]. Journal of Northeast Forestry University，2024，52(7)：25-30.

[9] Gao G Q，Goebel M，Wang Y，et al. Spatial-temporal variations of absorptive fine roots in the organic and soil layers of a *Larix gmelinii* forest[J]. Trees，2021，35(3)：1013-1023.

[10] Tawa Y，Takeda H. Fine root dynamics in organic and mineral soil layers of *Cryptomeria japonica* D. Don plantation[J]. Journal of Forest Research，2016，21(2)：67-72.

[11] Fujimak R，Mcgonigle T P，Takeda H. Soil micro-habitat effects on fine roots of *Chamaecyparis obtusa* Endl.：A field experiment using root ingrowth cores [J]. Plant and Soil，2005，266(1-2)：325-332.

[12] Liu R Q，Huang Z Q，Mccormack M L，et al. Plasticity of fine-root functional traits in the litter layer in response to nitrogen addition in a subtropical forest plantation [J]. Plant and Soil，2017，415(1-2)：317-330.

[13] 王冰，张鹏杰，张秋良. 不同林型兴安落叶松林土壤团聚体及其有机碳特征[J]. 南京林业大学学报(自然科学版)，2021，45(3)：15-24.
Wang Bing，Zhang Pengjie，Zhang Qiuliang. Characteristics of the soil aggregate and its organic carbon in different *Larix gmelinii* forest types[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)，2021，45(3)：15-24.

[14] 朱正青，满秀玲. 林下植被对寒温带兴安落叶松林土壤磷形态及有效性的影响[J]. 水土保持学报，2024，38(2)：339-350.
Zhu Zhengqing，Man Xiuling. Effects of understory vegetation on soil phosphorus morphological and availability in *Larix gmelinii* forest in the cold temperate zone[J]. Journal of Soil and Water Conservation，2024，38(2)：339-350.

[15] 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.

[16] Mccormack M L，Dickie I A，Eissenstat D M，et al. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes [J]. New Phytologist，2015，207(3)：505-518.

[17] Xu H S，Bi H X，Gao L，et al. Distribution and morphological variation of fine root in a walnut-soybean intercropping system in the Loess Plateau of China [J]. International Journal of Agriculture and Biology，2013，15(5)：998-1002.

[18] Wang P，Shu M，Mou P，et al. Fine root responses to temporal nutrient heterogeneity and competition in seedlings of two tree species with different rooting strategies [J]. Ecology and Evolution，2018，8(6)：3367-3375.

[19] 李洪波,薛慕瑶,林雅茹,等. 土壤养分空间异质性与根系觅食作用:从个体到群落[J]. 植物营养与肥料学报,2013,19(4):995-1004.
Li Hongbo, Xue Muyao, Lin Yaru, et al. Spatial heterogeneity of soil nutrients and root foraging: From individual to community[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2013, 19(4): 995-1004.

[20] Børja I, De Wit H A, Steffenrem A, et al. Stand age and fine root biomass, distribution and morphology in a Norway spruce chronosequence in southeast Norway[J]. Tree Physiology, 2008, 28(5): 773-784.

[21] Brassard B W, Chen H Y H, Bergeron Y, et al. Differences in fine root productivity between mixed and single species stands[J]. Functional Ecology, 2011, 25(1): 238-246.

[22] 李欣阳,张娟娟,周建云,等. 宁南山区人工混交林叶片-凋落物-细根生态化学计量特征[J]. 应用生态 学报,2023,34(11):2889-2897.
Li Xinyang, Zhang Juanjuan, Zhou Jianyun, et al. Ecological stoichiometry of leaf-litter-fine roots in mixed plantations in mountainous area of Southern Ningxia, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(11): 2889-2897.

[23] 钱文丽,卢元,王韶仲,等. 混交对红松人工林细根生物量和空间分布的影响[J]. 东北林业大学学报,2016,44(2):1-5.
Qian Wenli, Lu Yuan, Wang Shaozhong, et al. Influence of species mixing on fine root biomass and spatial distribution in *Pinus koraiensis* plantation[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2016, 44(2): 1-5.

[24] Lwila A S, Mund M, Ammer C, et al. Site condition more than species identity drive fine root biomass, morphology and spatial distribution in temperate pure and mixed forests[J]. Forest Ecology and Management, 2021, 499: 119581.

[25] Lazdiņš A, Petaja G, Bārdule A, et al. Fine roots in hemiboreal forest stands and clearcut areas with nutrient-rich organic soils in Latvia: morphological traits, production and carbon input[J]. Forests, 2024, 15(9): 1500.

[26] 刘宁,谢子涵,高志明,等. 2个径级油松细根对土壤水分条件和草本根系竞争的季节性响应[J]. 中南林业科技大学学报,2026,46(3):89-96.
Liu Ning, Xie Zihan, Gao Zhiming, et al. Seasonal responses of *Pinus tabulaeformis* fine roots of two diameter classes to soil water content and herb root competition[J]. Journal of Central South University of Forestry and Technology, 2026, 46(3): 89-96.

[27] 吕理兴. 杉木人工林及林下植被细根生物量和形态分布特征[J]. 亚热带资源与环境学报,2012,7(2):70-75.
Lyu Lixing. Distribution of fine root biomass and its morphologic features in Chinese fir plantation[J]. Journal of Subtropical Resources and Environment, 2012, 7(2): 70-75.

[28] 张鑫鑫,徐丽颖,彭薇,等. 镜泊湖熔岩台地16种木本植物吸收根形态性状研究[J]. 牡丹江师范学院学报(自然科学版),2025(3):37-42.
Zhang Xinxin, Xu Liying, Peng Wei, et al. The reseach of root morphological traits of 16 woody in the Jingpo Lake lava platform[J]. Journal of Mudanjiang Normal University, 2025(3): 37-42.

[29] Bergmann J, Weigelt A, Van Der Plas F, et al. The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants[J]. Science Advances, 2020, 6(27): eaba3756.

[30] 孙楠,张怡春,赵眉芳. 长白落叶松人工林根系生物量及其垂直分布特征[J]. 森林工程,2021,37(6):17-24,67.
Sun Nan, Zhang Yichun, Zhao Meifang. Root biomass and vertical distribution characteristics of larch plantation[J]. Forest Engineering, 2021, 37(6): 17-24, 67.

[31] Hölscher D, Dunker B, Harbusch M, et al. Fine root distribution in a lower montane rain forest of Panama[J]. Biotropica, 2009, 41(3): 312-318.

[32] 夏娟,孙旭东,王娜,等. 岷江上游干旱河谷地区油松和岷江柏细根生物量和根长密度[J]. 植物研究,2024,44(2):259-266.
Xia Juan, Sun Xudong, Wang Na, et al. Fine root biomass and root length density of *Pinus tabulaeformis* and *Cupressus chengiana* plantations in the arid valleys of the upper Minjiang River[J]. Bulletin of Botanical Research, 2024, 44(2): 259-266.

[33] 荐圣淇,赵传燕,方书敏,等. 陇中黄土高原主要造林树种细根生物量分布[J]. 应用生态学报,2014,25(7):1905-1911.
Jian Shengqi, Zhao Chuanyan, Fang Shumin, et al. Distribution of fine root biomass of main planting tree species in Loess Plateau, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(7): 1905-1911.

[34] Sun T, Dong L L, Mao Z J, et al. Fine root dynamics of trees and understorey vegetation in a chronosequence of *Betula platyphylla* stands[J]. Forest Ecology and Management, 2015, 346(1): 1-9.

[35] 郭超,王东男,张硕,等. 林下植被对胡桃楸人工林细根生物量和形态特征的影响[J]. 中南林业科技大学学报,2025,45(1):82-89,101.
Guo Chao, Wang Dongnan, Zhang Shuo, et al. Effects of understory vegetation on the fine root biomass and morphological characteristics in *Juglans mandshurica* plantation[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2025, 45(1): 82-89, 101.