

## 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

高艳如<sup>1</sup> 王军辉<sup>2</sup> 麻文俊<sup>2</sup> 王福德<sup>3</sup> 安三平<sup>4</sup> 谷加存<sup>1\*</sup>

(1. 东北林业大学林学院, 森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨 150040; 2. 中国林业科学研究院林业研究所, 林木遗传育种全国重点实验室, 国家林业和草原局林木培育重点实验室, 北京 100091; 3. 黑龙江省林业科学研究所, 哈尔滨 150081; 4. 甘肃省小陇山林业科学研究所, 甘肃省次生林培育重点实验室, 天水 741022)

**摘要** 为揭示不同种源和家系红皮云杉(*Picea koraiensis*)细根(直径 $\leq 2$  mm)形态和生物量垂直分布特征,以黑龙江省林口县青山林场4个种源(纬度从低到高分别为穆棱、林口、金山屯、乌伊岭)30个家系的24年生红皮云杉试验林为研究对象,采用根钻法研究了不同土壤深度( $h$ ) (表层:  $0 < h \leq 10$  cm, 亚表层:  $10 < h \leq 20$  cm, 底层:  $20 < h \leq 30$  cm)细根形态和生物量垂直分布规律。结果表明:不同种源红皮云杉细根形态特征存在显著差异,而同一种源不同家系间比根长和根组织密度存在显著差异。在种源水平,所有土层根平均直径均以穆棱种源最粗,比根长和根组织密度则均是林口种源最大。在家系水平,  $0 < h \leq 10$  cm土层根直径W035最粗、CK-2最细,比根长CK-2最大、W043最小,根组织密度J082最高、M515最低。不同种源和家系红皮云杉根组织密度和比根长均随土层加深而减小,而根直径随土层的加深有增大的趋势。4个种源的细根总生物量平均值为  $33.56 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ,其中林口种源细根生物量最大( $39.04 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ),金山屯种源细根生物量最小( $32.52 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ),呈现出非连续的地理变异。细根生物量均随土层的加深而减小,土壤表层根系生物量占总生物量的比例平均为77%。相比较,低纬度的穆棱种源各家系细根生物量在土壤亚表层和底层分布比例较高,高纬度的乌伊岭和金山屯种源各家系根生物量在土壤表层分布比例较高,表明温度较低地区的红皮云杉倾向于将细根分布在资源丰富的土壤表层。

**关键词** 红皮云杉;种源;家系;细根形态;细根生物量。

中图分类号:S792.41 文献标志码:A doi:10.7525/j.issn.1673-5102.2024.03.007

Characteristics of Fine Root Morphology and Biomass Vertical Distribution from Different Provenances and Families of *Picea koraiensis*GAO Yanru<sup>1</sup> WANG Junhui<sup>2</sup> MA Wenjun<sup>2</sup> WANG Fude<sup>3</sup> AN Sanping<sup>4</sup> GU Jiacun<sup>1\*</sup>

(1. Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management of Ministry of Education, School of Forestry University, Harbin 150040; 2. Key laboratory of Tree Breeding and Cultivation of the National Forestry and Grassland Administration, State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091; 3. Institute of Forestry Science of Heilongjiang Province, Harbin 150081; 4. Provincial Key Laboratory of Secondary Forest Cultivation, Gansu Xiaolongshan Mountain Research Institute of Forestry, Tianshui 741022)

**Abstract** In order to reveal the characteristics of fine root (diameter  $\leq 2$  mm) morphology and vertical distribution of biomass from different provenances and families of 24-year-old *Picea koraiensis*, the soil core method was used to determine fine root morphology and biomass at different soil layers (surface layer:  $0 < h \leq 10$  cm, subsurface layer:  $10 < h \leq 20$  cm, bottom layer:  $20 < h \leq 30$  cm) in 30 families from four provenances (Muling, Linkou, Jinshantun, and Wuyiling from low to high latitude) in Qingshan Forest Farm, Linkou County, Heilongjiang Province, China. The results showed that there were significant differences in all fine root morphological traits among different provenances, and specific root length and root tissue density exhibited significant differences among families within provenance. At the provenance level, the average root

基金项目:国家“十四五”重点研发计划课题(2022YFD2200303)。

第一作者简介:高艳如(1999—),女,硕士研究生,主要从事森林培育研究。

\* 通信作者:E-mail: gjcnfu@163.com。

收稿日期:2024年1月31日。

diameter of Wuyiling provenance was the thickest at all soil layers, whereas specific root length and root tissue density of Linkou provenance were the largest. At the family level, in  $0 < h \leq 10$  cm soil layer, root diameter of W035 was the thickest, that of CK-2 was the thinnest, specific root length of CK-2 was the longest, that of W043 was the shortest, root tissue density of J082 was the highest, that of M515 was the lowest. Root tissue density and specific root length of different provenances and families of *P. koraiensis* decreased with the increase of soil layer, while root diameter increased. The total fine root biomass (all three soil layers) across the four provenances was  $33.56 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  on average, with the maximum occurring in Linkou provenance ( $39.04 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ) and the minimum in Jinshantun provenance ( $32.52 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ), showing inconsecutive geographical distribution. Fine root biomass decreased with soil layer increasing, and root biomass at the surface soil layer accounted for 77% of the total biomass on average. In comparison, the low-latitude provenance of Muling tended to distribute greater fine root biomass at the subsurface and bottom soil layers, while the high-latitude provenances of Wuyiling and Jinshantun had higher fine root biomass at the surface soil layer, indicating that *P. koraiensis* originated from cold site tended to allocate more fine roots at the fertile surface soil.

**Key words** *Picea koraiensis*; provenance; family; fine root morphology; fine root biomass

细根(一般指直径 $\leq 2$  mm)是树木吸收水分和养分的主要器官,对于树木的生长和发育至关重要<sup>[1]</sup>。细根的吸收功能受到形态和生物量的影响。细根形态影响树木对水分和养分的吸收效率,反映根系对矿质营养的觅食策略<sup>[2]</sup>。细根生物量是衡量地下碳分配的重要参数,也是树木生物量的重要组成部分,其分布特点反映了树木对土壤资源的利用情况和对环境的适应性。虽然细根生物量一般占森林总生物量的5%左右,但由于生长和周转迅速,其生长量可占森林净初级生产力的50%~75%<sup>[3-4]</sup>。因此,细根形态和生物量可反映植物获取水分和养分的能力,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<sup>[5]</sup>。

中国是世界上人工林面积最大的国家,其中针叶林约占72%以上<sup>[6]</sup>。红皮云杉(*Picea koraiensis*)是我国东北地区重要的针叶用材树种<sup>[7]</sup>,其适应性强,分布的范围跨度大,在气候、地貌、土壤等多因素的影响下,经过长期自然选择和种群内部的遗传分化,形成了遗传结构不同的地理种源,其生长、形态、适应性状存在显著差异<sup>[8]</sup>。目前,关于红皮云杉的研究,主要集中于生长特性<sup>[9-10]</sup>、叶片养分含量<sup>[11]</sup>等。然而,由于细根取样困难,耗时费力,关于红皮云杉根系特征的研究相对较少,不同种源和家系红皮云杉细根形态及生物量空间分布的对比研究还鲜见报道。

适地适树是选择造林树种的基本原则,适地适树中的“树”,不仅要做到适树种,还应该做到适种源、适家系。为此,本研究以黑龙江省林口县青山林场4个种源(穆棱,林口,金山屯,乌伊岭)30个家系红皮云杉子代测定林为研究对象,利用根

钻法研究细根形态的差异和生物量的垂直分布规律,主要目的是:(1)探究不同种源和家系红皮云杉细根形态的变异和垂直变化特征;(2)揭示不同种源和家系红皮云杉细根生物量的变异和垂直分布特征。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究地点位于黑龙江省林口县青山林场( $45^{\circ} 16' 32.04'' \text{N}$ ,  $130^{\circ} 16' 32.63'' \text{E}$ ),林场地处张广才岭东坡,地形以浅山区丘陵地貌为主,属寒温带大陆季风气候,冬季漫长、寒冷而干燥,夏季短促、温暖而多雨,早春少雨干旱,秋季降温迅速,年平均气温 $3.2^{\circ} \text{C}$ ,年降水量650 mm,无霜期120 d左右。海拔1357 m,土壤以暗棕壤为主,土层厚度约40 cm。

红皮云杉子代测定林于1999年春季在青山林场苗圃进行育苗,苗期4 a(留床2 a,换床2 a)<sup>[12]</sup>,共计60个家系,分别来自穆棱(M),金山屯(J),乌伊岭(W)3个种源区。2003年造林试验分为3个试验组,每个试验组20个家系和1个对照(林口种源),单行排列,每行18株,4次重复,株行距 $2 \text{ m} \times 2 \text{ m}$ ,相邻组之间栽植1行长白落叶松(*Larix olgensis*)作为隔离行。造林后至取样期间林分内未实行间伐,少量林木自然死亡,目前保存率约95%。对研究区内所有家系的红皮云杉进行每木检尺后,根据3个外来种源的树高生长范围分3组各筛选9个家系开展研究,以林口县青山林场的3个家系为对照,合计30个家系,各个种源的林分和土壤特征见表1。

表 1 不同种源地家系号、气候及当前林分与土壤特征

Table 1 Family number, climate and current stand and soil characteristics of different provenances

种源 Provenance	北纬度 Latitude/ (°)	东经度 Longitude/ (°)	年均温 Mean annual temperature/ °C	年降水量 Mean annual precipitation/ mm	树高 Height/m	胸径 Diameter at the breast height/ cm	土壤 pH Soil pH	土壤全氮 Soil total nitrogen/ (g·kg <sup>-1</sup> )	土壤全磷 Soil total phosphorus/ (g·kg <sup>-1</sup> )	家系号 Family number
穆棱 Muling(M)	44.83	130.53	3.6	557	6.7±0.1	9.3±1.3	5.5±0.3	8.5±0.2	0.9±0.1	M516、M543、M028、M95002、M523、 M505、M515、M030、M530
林口 Linkou(CK)	45.46	130.56	3.2	650	6.2±0.1	7.6±0.1	5.7±0.3	8.4±0.2	0.8±0.2	CK-1、CK-2、CK-3
金山屯 Jingshantun(J)	47.60	129.82	0.4	630	6.7±0.4	9.5±0.2	5.5±0.2	8.7±0.3	0.9±0.2	J082、J076、J079、J059、J066、J075、 J080、J083、J074
乌伊岭 Wuyiling(W)	48.59	129.44	-1.1	586	6.7±0.1	9.8±0.2	5.6±0.2	8.4±0.2	0.9±0.3	W043、W010、W030、W029、W039、 W045、W005、W015、W035

注:表中数值为平均值±标准误。

Note: values in the table were means±SE.

## 1.2 研究方法

### 1.2.1 根系样品采集与处理

2023年7月于树木生长旺期,在每个家系随机选择8株长势优良的标准木,在距离树干基部0.5~1.0 m的位置使用根钻(内径=5.6 cm)分别钻取土壤表层、亚表层和底层的土芯样品(内含根系),取样深度为30 cm,每层10 cm,共记钻取土芯样品720个。每个土芯作为1个样品,装入标号的封口袋内,然后放入装有冰袋的冷藏箱尽快带回实验站处理。在实验站将土壤样品与根系样品分离后保存,用于后续土壤理化性质的测定;将根系在流水中过筛网清洗,去除杂质及土壤颗粒,洗净后手工将根系挑出,剔除死亡根和其他植物的根系,然后将根系低温冷冻保存。根系样品带回实验室后区分出细根,采用McCormack等<sup>[13]</sup>的方法,将直径≤2 mm的根系定义为细根。

### 1.2.2 细根形态及生物量测定

将分级后的细根样品用数字化扫描仪(Epson Expression 10000XL,日本)扫描获得图片,采用根系形态分析软件(WinRhizo 2004b,加拿大)进行分析,获取细根直径(Root diameter,  $D_R$ )、总根长(Total length,  $L_T$ )、总体积(Total volume,  $V_T$ )等参数,然后计算得到细根的比根长(Specific root length,  $S_{RL}$ ,根系总长度/根系干质量)、组织密度(Root tissue density,  $R_{TD}$ ,根系干质量/总体积)。细根扫描完成后放入烘箱中65 °C烘干至恒质量,然后使用电子天平(精确度=0.000 1 g)称量质量并

记录。

### 1.2.3 土壤理化性质的测定

将与根系样品分离出来的土壤样品,在室内风干后,去除植物根系、凋落物和石砾等杂质,过2 mm筛后分为两部分。一部分用1 mol·L<sup>-1</sup>的KCL溶液浸提,用酸度计(MT-500,中国)测定土壤pH;另一部分研磨过0.15 mm土壤筛,用元素分析仪(vario MACRO,德国)测定土壤全C、全N含量;经H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-HClO<sub>4</sub>消煮后,用全自动连续流动分析仪(Auto Analyzer 3,德国)测定土壤全P含量<sup>[14]</sup>。

### 1.3 数据处理与分析

根据土钻横截面积和细根干质量,计算不同土层单位面积的细根生物量,各土层相加可得土壤深度( $h$ )为0< $h$ ≤30 cm的细根总生物量。利用Excel计算种源和家系水平的细根直径、比根长、根组织密度及生物量的平均值和标准误差( $n=8$ )。因为根系主要分布在0<土壤深度( $h$ )≤10 cm土层,为此本研究仅比较了该土层细根形态特征在不同种源和家系间的变异规律。运用等重复的单因素方差分析(One-way ANOVA) LSD test( $\alpha=0.05$ )检验同一种源不同家系间细根形态(0< $h$ ≤10 cm土层)和总生物量(0< $h$ ≤30 cm土层)差异的显著性,运用不等重复的单因素方差分析(One-way ANOVA) Scheffe's test( $\alpha=0.05$ )检验不同土层和不同种源细根形态和生物量差异的显著性。所有数据统计分析均采用SPSS 19.0软件完成,并用Origin 2022软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同种源和家系红皮云杉细根形态变异及垂直分布特征

不同种源红皮云杉在 $0 < h \leq 10$  cm土层细根形态存在显著差异(见表2,图1)。对于所有种源和家系,细根直径的变化范围为0.29~0.38 mm,比根长的变化范围为17.20~29.35  $m \cdot g^{-1}$ ,根组织密度的变化范围为0.30~0.44  $g \cdot cm^{-3}$ 。不同种源红皮云杉细根形态参数的平均值随土层的增加表现出一定的变化趋势(见图1),比根长和根组织密度随土层的增加而减小,而根直径随土层深度的增加有增大的趋势。综合比较,红皮云杉细根直径在所有土层均是穆棱种源最粗,比根长和根组织密度则均是林口种源最大。

同一种源不同家系间比根长和根组织密度存在显著差异,但是根直径则没有显著差异(见表2)。在家系水平,林口种源CK-2根直径最粗,CK-3最细,金山屯种源J082最粗,J066最细,穆棱种源M543根直径最粗,M515最细,乌伊岭种源W035根直径最粗,W030最细;林口种源CK-2比根长最大,CK-3最小,金山屯种源J083比根长最大,J082最小,穆棱种源M543比根长最大,M030最小,乌伊岭种源W039比根长最大,W043最小;林口种源CK-3根组织密度最高,CK-2最低,金山屯种源J082根组织密度最高,J080最低,穆棱种源M543根组织密度最高,M515最低,乌伊岭种源W045根组织密度最高,W005最低。各种源家系间细根形态特征的变异系数均较小( $< 6\%$ ),仅穆棱种源和乌伊岭种源比根长的变异系数较大,分别为19%和10%。

### 2.2 不同种源和家系红皮云杉细根生物量变异与垂直分布特征

不同种源红皮云杉细根总生物量差异显著,而且同一种源内不同家系间差异也显著(见表3)。细根总生物量由大到小依次为:林口种源( $39.04 g \cdot m^{-2}$ )、乌伊岭种源( $38.64 g \cdot m^{-2}$ )、穆棱种源( $34.63 g \cdot m^{-2}$ )、金山屯种源( $32.52 g \cdot m^{-2}$ ) (见表3)。林口种源CK-2细根总生物量最大,CK-3最小,金山屯种源J079细根总生物量最大,J080最小,穆棱种源M515细根总生物量最大,M530最小,乌伊岭种源W035细根总生物量最大,W039最小。种源内各家系根系总生物量变异系数以乌伊岭最大(30%),而林口最低(10%)。

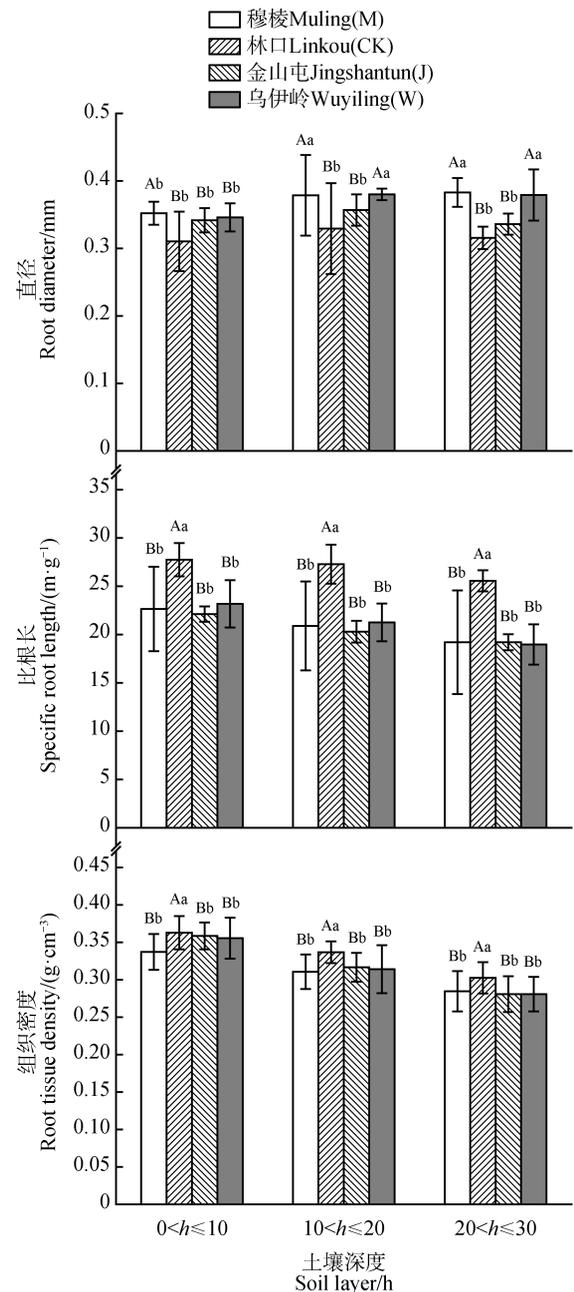


图1 红皮云杉不同种源不同土层细根形态特征

不同小写字母表示土层间差异显著( $P < 0.05$ );不同大写字母表示种源间差异显著( $P < 0.05$ )。

Fig.1 Morphological traits of fine root *P. koraiensis* from different provenances at different soil layers

Different lowercase letters indicated significant difference among soil layers ( $P < 0.05$ ); Different uppercase letters indicated significant difference among provenances ( $P < 0.05$ ).

不同种源和家系红皮云杉细根生物量均随土层深度的增加而减小(见图2)。不同土层细根生物量占总细根生物量的比例存在显著差异,所有种源土壤表层、亚表层和底层细根生物量占总细根生物量的比例均值分别为77%、17%和6%。但

是,不同家系间细根生物量的垂直分布存在明显不同。乌伊岭种源根系分布具有浅层化趋势,9个家系中有5个家系在土壤表层细根生物量分布比例超过80%。乌伊岭种源W005、W015、W043家系和金山屯种源J074、J066家系在土壤表层分布比例较高,分别为89%、84%、83%、87%和83%。

穆棱种源根系分布相对较深,9个家系有8个家系在土壤亚表层和底层细根生物量分布比例超过20%。穆棱种源M028、M505家系,金山屯种源J059、J082家系和乌伊岭W045家系在土壤亚表层和底层分布比例较高,分别为51%、30%、30%、29%和28%。

表2 不同种源和家系(0<h≤10 cm土层)红皮云杉细根形态特征

Table 2 Morphological traits of fine roots *P. koraiensis* at 0–10 cm soil layer from different provenances and families

项目 Item	穆棱(M) Muling			林口(CK) Linkou			金山屯(J) Jinshantun			乌伊岭(W) Wuyiling		
	直径 $D_R/mm$	比根长 $S_{RL}/(m \cdot g^{-1})$	根组织密度 $R_{TD}/(g \cdot cm^{-3})$	直径 $D_R/mm$	比根长 $S_{RL}/(m \cdot g^{-1})$	根组织密度 $R_{TD}/(g \cdot cm^{-3})$	直径 $D_R/mm$	比根长 $S_{RL}/(m \cdot g^{-1})$	根组织密度 $R_{TD}/(g \cdot cm^{-3})$	直径 $D_R/mm$	比根长 $S_{RL}/(m \cdot g^{-1})$	根组织密度 $R_{TD}/(g \cdot cm^{-3})$
平均值 Mean	0.35a	22.67c	0.33b	0.31b	25.57a	0.31c	0.34a	22.14c	0.35a	0.34a	23.22b	0.36a
标准误 Standard error	0.00	4.36	0.02	0.11	1.69	0.02	0.01	0.75	0.01	0.01	2.42	0.02
最大值 Maximum	0.37	28.46	0.35	0.32	29.35	0.38	0.37	25.18	0.44	0.38	28.87	0.39
最大值对应家系 The family of the maximum	M543	M543	M543	CK-2	CK-2	CK-3	J082	J083	J082	W035	W039	W045
最小值 Minimum	0.33	18.37	0.30	0.29	25.43	0.33	0.32	20.28	0.34	0.31	17.20	0.31
最小值对应家系 The family of the minimum	M515	M030	M515	CK-3	CK-3	CK-2	J066	J082	J080	W030	W043	W005
同一种源不同家系间的 差异显著性 P values of ANOVA for the effect of family within provenance	0.159	0.036	0.042	0.162	0.025	0.019	0.187	0.037	0.021	0.179	0.029	0.041
变异系数 $C_v/\%$	10.0	19.0	6.0	4.0	6.0	6.0	5.0	3.0	4.0	5.0	10.0	7.0

注:表中不同小写字母表示种源间差异显著( $P<0.05$ )。

Note: Different lowercase letters indicated significant difference among provenances ( $P<0.05$ ).

表3 不同种源和家系红皮云杉细根总生物量

Table 3 Total fine root biomass of *P. koraiensis* from different provenances and families ( $g \cdot m^{-2}$ )

种源 Provenance	平均值 Mean	标准误 Standard error	最大值 Maximum	最大值 对应家系 The family of the maximum	最小值 Minimum	最小值 对应家系 The family of the minimum	同一种源不同家系间的 差异显著性 P values of ANOVA for the effect of family within provenance	变异系数 $C_v/\%$
穆棱 Muling (M)	34.63b	8.32	48.46	M515	28.48	M530	0.026	24.0
林口 Linkou(CK)	39.04a	3.95	41.47	CK-2	27.45	CK-3	0.044	10.0
金山屯 Jinshantun(J)	32.52b	6.26	46.65	J079	22.67	J080	0.030	19.0
乌伊岭 Wuyiling(W)	38.64a	9.17	52.22	W035	23.03	W039	0.035	30.0

注:表中不同小写字母表示种源间差异显著( $P<0.05$ )。

Note: Different lowercase letters indicated significant difference among provenances ( $P<0.05$ ).

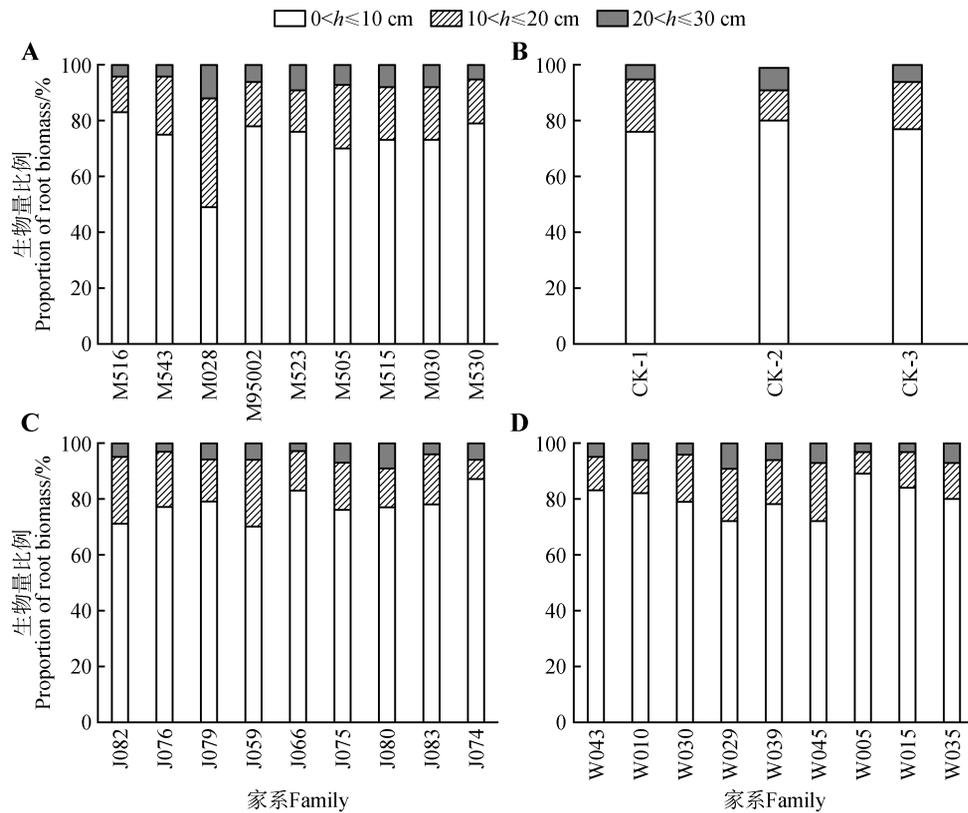


图2 不同种源和家系红皮云杉细根生物量垂直分布特征

A. 穆棱(M); B. 林口(CK); C. 金山屯(J); D. 乌伊岭(W)。

Fig.2 Characteristics of vertical distribution of fine root biomass of *P. koraiensis* from different provenances and families

A.Muling(M); B.Linkou(CK); C.Jingshantun(J); D.Wuyiling(W)。

### 3 讨论

#### 3.1 细根形态特征的变异

树木细根有两种利用土壤资源的策略,一种策略是通过扩大土壤空间来获取土壤养分和水分<sup>[15-17]</sup>,这一策略体现在细根生物量的分布特征上<sup>[18]</sup>;另一种策略是提高对土壤水分、养分的利用效率<sup>[19]</sup>,主要体现在细根形态上<sup>[20]</sup>。本研究红皮云杉不同种源和家系细根比根长和组织密度均随土层的增加而减小,而细根直径随土层的增加而增大,这与程云环等<sup>[21]</sup>的研究结果相一致,主要是因为土壤表层水分、养分含量较高,底层土壤养分含量低。比根长越大,细根吸收能力一般越强<sup>[22]</sup>。红皮云杉在资源最丰富的土壤表层分布了比根长最大的根系,有助于提升对资源的吸收潜力。根直径随土层的增加有增大的趋势,这是因为深层土壤更加致密,机械阻力较大,而较粗的根更容易穿透土壤<sup>[23]</sup>,从而增强对深层土壤水分和养分的获取能力。

本研究中种源对红皮云杉细根形态的影响显

著(见表3)。不同种源地在经、纬度上通常存在一定差异,导致温度、降水和土壤养分等环境因子呈现出地理变异(见表1),从而影响树木根系的生长。Ostonen等<sup>[24]</sup>研究了北方森林挪威云杉(*Picea abies*)、樟子松(*Pinus sylvestris*)和欧洲白桦(*Betula pendula*)吸收细根(根尖)形态的变化,发现纬度从48°N至69°N,三树种吸收细根直径随纬度的增加而减小,而比根长和根组织密度随纬度的增加而增大。Zadworny等<sup>[25]</sup>研究了不同纬度欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)细根(直径<2 mm)形态变化趋势,证实根系直径随纬度的增加而减小,比根长和根组织密度随纬度的增加而增大。然而本研究中4个不同种源红皮云杉的细根形态并没有随纬度的增加而变化,这可能与4个种源地彼此纬度相差较小(约1°)、年平均气温和降水相差不大有关。此外,同一种源不同家系间比根长和组织密度存在显著差异,而根直径则没有显著差异(见表2),这表明红皮云杉细根形态特征受遗传因素影响的程度不同。综合来看,比根长和根组织密度的变异

受遗传因素(表现为家系间的差异)和环境因素(表现为种源间的差异)的共同影响,而根直径的变异主要受环境因素的影响(表现为家系间差异性不显著)。

### 3.2 细根生物量的变异

细根生物量的垂直分布受树龄、土壤养分等众多因素的影响<sup>[26-28]</sup>,本研究结果证实不同种源和家系红皮云杉细根生物量均随土层的增加而减小,土壤表层(0<h≤10 cm)的细根生物量分布平均超过了70%,而在土壤亚表层(10 cm<h≤20 cm)和土壤底层(20 cm<h≤30 cm)的分布不足30%。该结果与以往大部分研究<sup>[29-30]</sup>相一致。Helmisaari等<sup>[31]</sup>对挪威云杉的研究证实,有机质层和0~10 cm土层细根(直径<2 mm)生物量占总生物量的比例为86%。苏纪帅等<sup>[32]</sup>对宁夏大罗山青海云杉(*Picea crassifolia*)0~40 cm土层细根(直径<2 mm)生物量的研究证实,细根生物量主要集中在0~20 cm土层,占总生物量的比例为73.8%。根系生物量在表层聚集的现象,与枯枝落叶、动物残体等大量输入并积累在土壤表层有关<sup>[33]</sup>,而且表层土壤的容重更小,孔隙度更大,有利于根系对资源的吸收。

根系生物量垂直分布特征对于了解物种根系分布的深度和资源获取策略有重要意义,然而针对野外条件下不同种源和家系根系生物量及其垂直分布的研究仍然较少。Helmisaari等<sup>[31]</sup>研究发现,芬兰北部生长的挪威云杉林细根(直径<2 mm)生物量高于芬兰南部,这反映了北部地区树木为了适应较短的生长季和较低的土壤肥力,从而将更多的生物量分配至细根。但是,不同地点云杉根系生物量在有机质层和矿质土层分布的比例并没有明显差异。Major等<sup>[34]</sup>对32年生黑云杉(*Picea mariana*)4个全同胞家系的研究证实,黑云杉在干燥立地比在湿润立地具有更高的细根(直径<2 mm)总生物量。与上述研究不同,本研究中种源对红皮云杉细根生物量的影响显著,但是地理位置居中的林口种源细根总生物量最高。同时,低纬度的穆棱种源在土壤亚表层和底层分布比例较高,高纬度的乌伊岭和金山屯种源细根生物量在土壤表层分布比例较高。因此,细根生物量及其分配随地理来源的变化存在复杂性,受气候环境和树种特性的多重影响。

红皮云杉不同家系细根生物量及垂直分布也存在明显差异,穆棱种源M028、M505和金山屯种

源J059家系≥30%的根系分布在土壤亚表层和底层,而乌伊岭种源W005、W015和金山屯种源J074家系≥84%的根系分布在土壤表层。以往不同家系根系生物量的研究主要集中于盆栽苗木,而野外条件下的相关研究很少。Mwitwa等<sup>[35]</sup>对安哥拉紫檀(*Pterocarpus angolensis*)16个半同胞家系2年生苗的盆栽试验证实,家系对根系生物量的影响显著。张锁等<sup>[36]</sup>对陕西省6个种源地油松(*Pinus tabulaeformis*)2年生播种苗的研究发现,地下根系生物量表现出非连续的地理变异,反映了油松种群自然分布的非连续性。Oleksyn等<sup>[37]</sup>对12年生不同地理来源欧洲赤松群体的研究证实,来自北方和南方的自然群体分别有85%和81%的细根(直径≤2 mm)生物量分布在0~15 cm土层,本研究中北部高纬度红皮云杉种源根系分布于土壤表层比例更高的规律与之一致。总之,种源和家系对根系生物量影响的长期试验研究是缺乏的,因此今后有必要针对更多的树种开展相关研究,从而为基于根系分布特征选择优良种质和造林资源提供理论参考。

## 4 结论

通过研究不同种源和家系红皮云杉细根形态及生物量分布规律,证实细根形态、生物量垂直分布特征受种源和家系的显著影响。在所有土层,细根平均直径均是穆棱种源最粗,比根长和根组织密度则均是林口种源最大。同一种源不同家系间比根长和组织密度存在显著差异,但是根直径则没有显著差异,表明不同细根形态特征受遗传因素与环境因素的影响程度不同。所有种源的细根比根长和组织密度均随土层的增加而减小,细根直径随土层的增加而增大,这些形态变化有助于增强细根对表层土壤的资源吸收,并向深层土壤拓展吸收空间。细根总生物量由大到小依次为:林口种源、乌伊岭种源、穆棱种源、金山屯种源,表现为非连续的地理变异。所有种源和家系均表现出随土层增加而减小的趋势,这与土壤资源有效性的垂直变化一致。高纬度的乌伊岭种源各家系细根生物量在土壤表层分布较多,低纬度的穆棱种源家系则在土壤亚表层和底层分布较多,因此,温度较低地区的红皮云杉倾向于将细根分布在土壤表层以利于资源吸收。这些研究结果不仅有助于理解红皮云杉根系资源获取策略的地

理变异,也可为选择不同根系分布特征的优良种质提供理论依据。

### 参 考 文 献

- [1] 苏丽,董波涛,孙佳,等.地下水位对黄河三角洲怪柳根系生长的影响[J].生态学报,2021,41(10):3794-3804.  
SU L, DONG B T, SUN J, *et al.* Effect of groundwater depth on root growth of *Tamarix chinensis* in the Yellow River Delta [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41 (10) : 3794-3804.
- [2] CHEN W, 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] 郑高超,苏香萍,王思荣,等.不同林龄杉木人工林细根生物量的变化特征分析[J].福建农业科技,2023,54(7):41-47.  
ZHENG G C, SU X P, WANG S R, *et al.* Analysis of the variation characteristics of fine root biomass in *Cunninghamia lanceolata* plantation forest of different stand ages [J]. *Fujian Agricultural Science and Technology*, 2023, 54 (7):41-47.
- [4] ERKTAN A, MCCORMACK M L, ROUMET C. Frontiers in root ecology: recent advances and future challenges [J]. *Plant and Soil*, 2018, 424: 1-9.
- [5] 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.
- [6] YIN K, ZHANG L, CHEN D M, *et al.* Understory herb layer exerts strong controls on soil microbial communities in subtropical plantations [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 27066.
- [7] 孙彦华,于辉.红皮云杉林研究进展综述[J].林业勘察设计,2010(4):93-94.  
SUN Y H, YU H. Review on research progress of *Picea koraiensis* forest [J]. *Forest Investigation Design*, 2010(4) : 93-94.
- [8] 李秉钧,颜耀,张辉,等.不同种源杉木细根根序及碳氮计量的比较分析[J].森林与环境学报,2019,39(6):561-567.  
LI B J, YAN Y, ZHANG H, *et al.* Comparison of fine root order and carbon and nitrogen content in Chinese fir from different provenances [J]. *Journal of Forest and Environment*, 2019, 39(6):561-567.
- [9] 初兴国,康迎昆.红皮云杉优良家系选择及不同栽培模式的研究[J].林业勘察设计,2017(1):61-63.  
CHU X G, KANG Y K. Superior family selection and study on different cultivation model of *Picea koraiensis* [J]. *Forest Investigation Design*, 2017(1):61-63.
- [10] 苏妮尔,沈海龙,丁佩军,等.不同坡位红皮云杉林木生长与土壤理化性质比较[J].森林工程,2020,36(2):6-11.  
SU N E, SHEN H L, DING P J, *et al.* Comparison of tree growth and soil physical and chemical properties of *Picea koraiensis* plantation at different slope positions [J]. *Forest Engineering*, 2020, 36(2):6-11.
- [11] 周磊,吴慧,王树力.不同林分红皮云杉针叶养分含量及生态化学计量特征研究[J].植物资源与环境学报,2020,29(3):19-25.  
ZHOU L, WU H, WANG S L. Study on nutrient contents and ecological stoichiometric characteristics in needles of *Picea koraiensis* in different stands [J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2020, 29(3):19-25.
- [12] 王福德,翁海龙,周显昌.红皮云杉优良家系选择方法的研究[J].林业科技,2017,42(1):30-31.  
WANG F D, WENG H L, ZHOU X C. Study on the selection method of superior family of *Picea koraiensis* [J]. *Forestry Science and Technology*, 2017, 42(1):30-31.
- [13] 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.
- [14] CHEN L X, ZHANG C, DUAN W B. Temporal variations in phosphorus fractions and phosphatase activities in rhizosphere and bulk soil during the development of *Larix olgensis* plantations [J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2016, 179(1):67-77.
- [15] SCHMID I. The influence of soil type and interspecific competition on the fine root system of Norway spruce and European beech [J]. *Basic and Applied Ecology*, 2017, 3(4):339-346.
- [16] BAUHUS J, MESSIER C. Soil exploitation strategies of fine roots in different tree species of the southern boreal forest of eastern Canada [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2019, 29(2):260-273.
- [17] COMAS L H, EISSENSTAT D M. Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species [J]. *New Phytologist*, 2009, 182(4):919-928.
- [18] 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.
- [19] LI L, SUN J H, ZHANG F S, *et al.* Root distribution and interactions between intercropped species [J]. *Oecologia*, 2006, 147:280-290.

- [20] SOHN R F. *Pisolithus tinctorius* forms long ectomycorrhizae and alters root development in seedlings of *Pinus resinosa* [J]. Canadian Journal of Botany, 1981, 59(11): 129-134.
- [21] 程云环, 韩有志, 王庆成, 等. 落叶松人工林细根动态与土壤资源有效性关系研究 [J]. 植物生态学报, 2005, 29(3): 403-410.  
CHENG Y H, HAN Y Z, WANG Q C, *et al.* Seasonal dynamics of fine root biomass, root length density, specific root length and soil resource availability in a *Larix gmelini* plantation [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2005, 29(3): 403-410.
- [22] MAKITA N, HIRANO Y, MIZOGUCHI T, *et al.* Very fine roots respond to soil depth: biomass allocation, morphology, and physiology in a broad-leaved temperate forest [J]. Ecological Research, 2011, 26: 95-104.
- [23] WANG Y, LI Z Y, WANG Z Q, *et al.* Functional trait plasticity but not coordination differs in absorptive and transport fine roots in response to soil depth [J]. Forests, 2020, 11(1): 42.
- [24] OSTONEN I, TRUU M, HELMISAARI H S, *et al.* Adaptive root foraging strategies along a boreal-temperate forest gradient [J]. New Phytologist, 2017, 215(3): 977-991.
- [25] ZADWORNÝ M, MCCORMACK M L, ŽYTKOWIAK R, *et al.* Patterns of structural and defense investments in fine roots of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) across a strong temperature and latitudinal gradient in Europe [J]. Global Change Biology, 2017, 23(3): 1218-1231.
- [26] 杨丽韞, 罗天祥, 吴松涛. 长白山原始阔叶红松 (*Pinus koraiensis*) 林及其次生林细根生物量与垂直分布特征 [J]. 生态学报, 2007, 27(9): 3609-3617.  
YANG L W, LUO T X, WU S T. Fine root biomass and its depth distribution across the primitive *Pinus koraiensis* and broad-leaved forest and its secondary forests in Changbai Mountain, northeast China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(9): 3609-3617.
- [27] 朱胜英, 周彪, 毛子军, 等. 帽儿山林区 6 种林分细根生物量的时空动态 [J]. 林业科学, 2006, 42(6): 13-19.  
ZHU S Y, ZHOU B, MAO Z J, *et al.* Space-time dynamics of fine root biomass of six forests in Maoershan forest region [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2006, 42(6): 13-19.
- [28] 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.  
SUN N, ZHANG Y C, ZHAO M F. Root biomass and vertical distribution characteristics of Larch plantation [J]. Forest Engineering, 2021, 37(6): 17-24.
- [29] 程瑞梅, 王瑞丽, 肖文发, 等. 三峡库区马尾松根系生物量的空间分布 [J]. 生态学报, 2012, 32(3): 823-832.  
CHENG R M, WANG R L, XIAO W F, *et al.* Spatial distribution of root biomass of *Pinus massoniana* plantation in three Gorges Reservoir area, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(3): 823-832.
- [30] 白红梅, 李钢铁, 岳永杰, 等. 兴安落叶松细根生物量与垂直分布特征 [J]. 内蒙古林业科技, 2015, 41(2): 4-7.  
BAI H M, LI G T, YUE Y J, *et al.* The fine root biomass and vertical distribution feature of *Larix gmelinii* [J]. Journal of Inner Mongolia Forestry Science and Technology, 2015, 41(2): 4-7.
- [31] HELMISAARI H S, DEROME J, NÖJD P, *et al.* Fine root biomass in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands [J]. Tree Physiology, 2007, 27(10): 1493-1504.
- [32] 苏纪帅, 程积民, 高阳, 等. 宁夏大罗山 4 种主要植被类型的细根生物量 [J]. 应用生态学报, 2013, 24(3): 626-632.  
SU J S, CHENG J M, GAO Y *et al.* Fine root biomass of four main vegetation types in Daluo Mountain of Ningxia, northwest China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(3): 626-632.
- [33] LEHMANN J. Subsoil root activity in tree-based cropping systems [J]. Plant and Soil, 2003, 255: 319-331.
- [34] MAJOR J E, JOHNSEN K H, BARSİ D C, *et al.* Fine and coarse root parameters from mature black spruce displaying genetic  $\times$  soil moisture interaction in growth [J]. Canadian Journal of Forest Research, 2012, 42(11): 1926-1938.
- [35] MWITWA J P, MUNTHALI C R Y, VAN WYK G. Heritability of shoot die-back and root biomass in sixteen *Pterocarpus angolensis* (Fabaceae) half-sib families from Malawi, Namibia and Zambia [J]. Southern Forests: A Journal of Forest Science, 2008, 70(3): 221-226.
- [36] 张锁, 樊军锋, 刘永红, 等. 陕西省油松不同种源和家系苗期性状的遗传变异分析 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2010, 38(4): 64-70.  
ZHANG S, FAN J F, LIU Y H, *et al.* Genetic variation analysis of seedling characteristics among different provenances and families of *Pinus tabulaeformis* in Shanxi Province [J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2010, 38(4): 64-70.
- [37] OLEKSYN J, REICH P B, CHALUPKA W, *et al.* Differential above-and below-ground biomass accumulation of European *Pinus sylvestris* populations in a 12-year-old provenance experiment [J]. Scandinavian Journal of Forest Research, 1999, 14(1): 7-17.