

## 六盘山 4 种典型林分林下草本细根生物量与土壤特性的关系

拓行行<sup>1</sup>,李玉华<sup>2</sup>,李美慧<sup>1</sup>,杨 雪<sup>1</sup>,晏昕辉<sup>1</sup>,温仲明<sup>1</sup>,李 伟<sup>3\*</sup>

(1. 西北农林科技大学 草业与草原学院,陕西 杨陵 712100;2. 宁夏云雾山国家级自然保护区管理局,宁夏 固原 756000;

3. 西北农林科技大学 水土保持研究所,陕西 杨陵 712100)

**摘 要:**探究六盘山典型林分林下草本细根生物量分布及其与土壤特性的关系,为植物-土壤环境关系的理论研究和区域植被的可持续性管理提供科学依据。以六盘山国家级自然保护区 4 种典型林分(I. 辽东栎;II. 白桦;III. 华山松;IV. 华北落叶松)为研究对象,采用根钻法测定林下浅层土(0~50 cm)中草本细根生物量、土壤含水量、土壤容重和土壤养分含量,并分析细根生物量与土壤特性的关系。结果表明,4 种林分林下草本细根生物量主要集中在 0~20 cm 土层中,其中以林分 III 林下草本植物细根生物量最多;土壤容重(0~20 cm)为林分 I 最大,林分 III 最低,表明土壤容重越小越利于细根生物量的积累;Pearson 相关分析(未控制林分类型)和偏相关分析(控制林分类型)均表明,不同土层细根生物量主要与土壤容重、土壤含水量和土壤 TP 含量之间呈显著负相关( $P<0.05$ ),与土壤 C:N、N:P 之间呈现显著正相关( $P<0.05$ )。六盘山林下草本细根生物量因林分类型而异,但主要分布在土壤表层(0~20 cm),限制林下草本细根生物量积累的因素为土壤容重、土壤含水量、土壤 TP 含量、土壤 C:N、N:P。适宜的土壤容重(0.87~1.10)、土壤含水量(14.50%~19.58%) and 合适的土壤 C:N(约 12:1)、N:P(约 8:1)及较低的土壤 TP 含量有利于林下草本细根生物量的积累,其中林分 III 的林-草管理模式能够显著提高林下草本细根生物量,并且利于改善林下土壤理化特性,促进森林水养循环。

**关键词:**林下草本;细根生物量;土壤理化特性

**中图分类号:**S718.5

**文献标志码:**A

**文章编号:**1001-7461(2023)02-0053-08

### Relationship Between Fine Root Biomass of Understory Herb Layer and Soil Characteristics of Four Kinds of Stands in the Liupan Mountain

TUO Hang-hang<sup>1</sup>, LI Yu-hua<sup>2</sup>, LI Mei-hui<sup>1</sup>, YANG Xue<sup>1</sup>, YAN Xin-hui<sup>1</sup>, WEN Zhong-ming<sup>1</sup>, LI Wei<sup>3\*</sup>

(1. College of Grassland Agriculture, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China;

2. Bureau of National Natural Reservation Area of Yunwu Mountains in Ningxia, Guyuan 756000, Ningxia, China;

3. Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China)

**Abstract:** The objectives of this study were to understand the distribution of fine root biomass of herbs under forest in Liupan Mountain and its relationship with soil characteristics, so as to provide scientific basis for the theoretical study of plant-soil environment relationship and sustainable management of regional vegetation. Four typical stands in Liupan Mountain National Nature Reserve were selected as the research object (I. *Quercus wutaishanica*; II. *Betula platyphylla*; III. *Pinus armandii*; IV. *Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii*). Using the method of soil core sampling, we measured the fine root biomass of understory herb layer, soil water content, soil bulk density and soil nutrient content in shallow soil layer (0—

收稿日期:2022-07-18 修回日期:2022-09-19

基金项目:国家自然科学基金项目(42277464);陕西省自然科学基金(2020JM-162)。

第一作者:拓行行。研究方向:农业生态环境。E-mail: tuohanghang@163.com

\* 通信作者:李 伟,副研究员,博士。研究方向:生物多样性与生态系统功能、物种多样性维持与群落构建、全球变化生态学。

E-mail: liwei2013@nwsuaf.edu.cn

50 cm), and analyzed the relationship between fine root biomass and soil characteristics. The results showed that the fine root biomass of understory herb layer was mainly distributed at 0–20 cm soil layer, in which the fine root biomass of understory herbs was the highest in stand III, and the soil bulk density (0–20 cm) was the highest in stand I and the lowest in stand III, indicating that the smaller the soil bulk density, the better the accumulation of root biomass. Pearson correlation analysis (uncontrolled stand type) and partial correlation analysis (controlled stand type) showed that fine root biomass in different soil layers was significantly and negatively correlated with soil bulk density, soil water content and soil total phosphorus content ( $P < 0.05$ ), and positively correlated with soil C : N and N : P ( $P < 0.05$ ). The fine root biomass of understory herb layer varied with stand types in Liupan Mountain, but mainly distributed in the soil surface (0–20 cm). The factors that limited the accumulation of herbaceous fine root biomass were soil bulk density, soil water content, soil total phosphorus content, soil C : N and soil N : P. Suitable soil bulk density (0.87–1.10), soil water content (14.50%–19.58%), soil C : N (12 : 1) and N : P (8 : 1), and lower soil total phosphorus content were all beneficial to the accumulation of the fine root biomass. Among them, the forest-grass management model of stand III was most conducive to the accumulation of fine root biomass of herbs under the forest, and was conducive to improving the physical and chemical properties of the soil under the forest and promoting the water and nutrient cycle of the forest.

**Key words:** understory herb; fine root biomass; soil physicochemical characteristics

植物主要通过根系吸收水分、养分等,而细根(fine roots,直径小于 2 mm 的根系)是植物的功能性根,是地下部分最活跃、最敏感的成分,是植物吸收土壤水分、养分的主要营养器官<sup>[1]</sup>。虽然细根占根系总生物量的比例较小(约 3%~30%),但因其周转(生长、衰老、死亡、脱落和再生长)迅速,消耗的碳水化合物占净初级生产力的比例较大(约 40%~85%),在生态系统的物质循环和能量流动过程中发挥着重要作用<sup>[2]</sup>。林下草本植物是森林生态系统中最基础的植被层,也是衡量森林生态系统的健康状况、恢复能力、稳定性的标准,对生物多样性维持、枯落物的降解和养分循环等生态系统功能的发挥具有重要作用<sup>[3-4]</sup>。此外,国家林业和草原局印发的《全国林下经济发展指南(2021–2030 年)》中明确指出“黄土高原区、荒漠地区,可结合植树种草,适度发展林草、林药等林下种植”。因此,明确林下草本细根生物量分布及其影响因素并构建最佳的林-草结合模式可为后续林下经济高质量发展提供一定的理论和技术参考。

林下草本植物细根对土壤水分和养分的敏感性和吸收能力将直接影响林地内乔木的生长、种间竞争、生产力,同时也是影响其他生物和非生物因子的重要驱动力<sup>[5-7]</sup>,且不同植物细根对土壤水分和养分的亏缺的响应不同<sup>[8]</sup>。细根生物量是光合碳向地下分配的结果,植物要吸收足够的养分和水分就必须维持一定的细根生物量<sup>[9-10]</sup>,这种能力既受植物自身同化碳的调节,也受土壤本身资源的影响。国内外学者对植物细根生长所需的生态环境条件做了大

量的研究,发现细根生物量主要受气候因子和土壤养分决定,而细根的生产主要受土壤养分条件控制<sup>[2]</sup>,有研究表明,土壤容重、水分和土壤中的 C、N、P 含量是影响细根空间分布的主要因素<sup>[11-12]</sup>。大多数学者通过对气候、植物群落的组成结构、植物生理、土壤水分和养分、根系等方面的研究发现,细根的形态特征和养分含量不仅影响其生理特性,还能反映所在区域的养分有效性和表达生存环境的相关信息,对了解植物对环境的适应性具有重要意义<sup>[13-14]</sup>。细根不仅为植物生长发育吸收养分,而且细根凋亡后可分解养分循环到土壤中,且细根分泌物也会提高植物对养分的利用效率<sup>[15]</sup>,有研究表明细根凋亡后分解循环到土壤生态系统中的养分甚至超过凋落物<sup>[16-17]</sup>。土壤养分的化学计量比(如 C : N、N : P 等)也会对细根生长具有一定的影响,同时植物细根生物量也可反映土壤中养分含量及其计量比是否适应植物的生长和发育<sup>[18]</sup>。

本研究以宁夏六盘山 4 种典型林分为研究对象,探究不同林分下草本植物细根的垂直分布特征及其与土壤理化特性的关系,研究结果可为该区域植物-环境关系的理论研究和植被的可持续性管理提供科学依据,同时对于林下经济高质量发展具有一定的指导价值。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地区概况

六盘山国家级自然保护区横跨宁夏泾源县、隆德县、原州区,地理坐标 106°09′–106°30′E, 35°15′

—35°41'N。海拔1700 m,南北长110 km,东西宽5~12 km,总面积6.78 km<sup>2</sup>,森林覆盖率约为70.8%。本区年降水量550~820 mm,年平均气温5~6℃。土壤类型以暗灰褐土为主(表1)。主要乔木树种有华北落叶松(*Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii*)、华山松(*Pinus armandii*)、白桦(*Betula platyphylla*)、辽东栎(*Quercus wutaishanica*)等;林下主要草本植物有风毛菊(*Saussurea japonica*)、东方草莓(*Fragaria orientalis*)、悬钩子(*Rubus corchorifolius*)、大油芒(*Spodiopogon sibiricus*)、草玉梅(*Anemone rivularis*)、野棉花(*Anemone vitifolia*)和唐松草(*Thalictrum aquilegifolium*)等。

表1 不同林分基本信息

Table 1 The basic information of the different stands

林分类型	胸径/cm	平均树高/m	海拔/m	土壤类型
I	13.66±1.21b	9.35±1.34b	2107~2123	暗灰褐土
II	16.08±0.40a	14.25±0.81a	2247~2255	
III	13.20±1.98b	5.61±0.31c	2295~2335	
IV	13.43±2.18b	10.02±1.21b	2284~2316	

注: I: 辽东栎 *Quercus wutaishanica*; II: 白桦 *Betula platyphylla*; III: 华山松 *Pinus armandii*; IV: 华北落叶松 *Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii*。同一列不同的字母表示在不同林分间显著不同( $P<0.05$ )。下同。

## 1.2 研究方法

1.2.1 样地设置及采样 选取上述4种典型林分为研究对象,采用典型抽样法<sup>[19]</sup>,每种林分随机设置3个面积为20 m×50 m的乔木样地,每个样地之间至少相距40 m,测定乔木密度、郁闭度、树种、高度、胸径等;同时每个乔木样的四角和中心设置5个1 m×1 m草本样方,记录样方内草本植物物种数目和物种个体总数,记为草本丰富度和草本密度。利用内径为9 cm的根钻,在每个草本样方中打1钻,分0~20 cm和20~50 cm 2层,标记区分并将所采细根在实验室进行处理。同时选取内径为5 cm的土钻,在每个样地随机均衡打3钻,分0~20 cm和20~50 cm 2层,并将采集的土样收集于塑封袋中,用于土壤TC、TN和TP含量的测定;同时每个样地中心设置长1 m,宽0.5 m,深0.5 m的土壤剖面,用环刀自上到下选取0~20、20~50 cm采集土样测定土壤容重,并在不同土层采取土样到铝盒中用于土壤水分测定(表1)。

1.2.2 室内分析及计算 将采取的土样用流动的水进行漂洗,用网筛选出各层中的根系,选取出<2 mm的根系,并根据其颜色、柔软性、折叠角度以及表皮与中柱分离的难易来区别活细根和死细根。将选出的细根,在65℃下将其烘干至恒重,记为细根

生物量;将塑封袋中的土样自然风干,过100目筛,用于测定土壤TC、TN、TP。土壤容重(g/cm<sup>3</sup>)和土壤含水量(%)的测定采用烘干法<sup>[20]</sup>。

I 细根生物量(g/m<sup>2</sup>)=每个土钻细根的平均质量×10<sup>4</sup>/[ $\pi(D/2)^2$ ](D:土钻直径)

II 土壤容重(g/cm<sup>3</sup>)=[(环刀+土样)干重-环刀质量]/环刀体积

III 土壤含水量(%)=[(铝盒+土样)鲜重-(铝盒+土样)干重]/土样干重×100%

土壤TC采用重铬酸钾外加热法测定,土壤TN和土壤TP采用HClO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>法测定<sup>[20]</sup>。

## 1.3 数据处理

所测数据通过SPSS 20.1软件进行处理分析,用单因素方差分析和最小显著差异法(LSD)比较不同林分类型下细根生物量、土壤环境因子的差异;分别采用Pearson相关分析和偏相关分析,研究未控制林分类型和控制林分类型2种情况下细根生物量与环境因素之间的关系,明确林分类型是否为影响因素。显著性水平为 $\alpha=0.05$ ;文中图表均由origin 2021制作。

## 2 结果与分析

### 2.1 林分结构及林下草本群落特征

4种林分林分密度和郁闭度大小均为I>II>III>IV,但其林下草本植物盖度、密度和丰富度随着林分密度的增加表现出先增后减的趋势,在林分III林下草本植物盖度、密度及丰富度均达到最大值(表2)。

### 2.2 4种林分林下草本细根生物量的组成和分布特征

细根生物量及其分布主要受土壤理化特性条件、草本群落结构的影响,4种林分0~20 cm土层的细根生物量高于20~50 cm土层,4种林分林下草本植物细根主要分布在0~20 cm土层中,土层较深时细根生物量明显减少(表3);在0~50 cm不同土层中活细根生物量、死细根生物量及总细根生物量表现为III>II>IV>I,其中林分III中的细根生物量显著高于其他3个林分林下草本细根生物量。不同林分内草本植物浅层细根生物量是深层细根生物量的2~3倍,表明草本植物细根生物量主要集中在浅层土壤中。林分I内草本细根生物量虽然是最少的,但其根活比在不同土层中却是最高。

### 2.3 4种林分林下草本土壤特性

4种林分中土壤TC、TN含量在不同土层中表现为I>III>IV>II(图1A、图1B);在不同土层中土壤TP含量大小为I>IV>II>III(图1C)。总体来看4种林分中林分I和林分III土壤肥力状况较

好,浅层土壤 TC 含量、TN 含量为林分 I 和林分 III 显著高于其他林分,而林分 III 中土壤 TP 含量显著低于其他 3 种林分。

不同林分下 0~50 cm 土层的土壤容重变化趋势是随着土层深度增加而增大,林分 III 土壤容重在

不同土层中均显著低于其他林分(图 1D)。4 种林分的土壤含水量都是随着土层深度增加逐渐降低的趋势变化,在 0~20 cm 的土层中土壤含水量大小为 IV>I>III>II,20~50 cm 土层中土壤含水量差异不显著(图 1E)。

表 2 林分结构及林下草本群落特征

Table 2 Stand structure and community characteristic of understory herbs

林分类型	林分密度/(株·km <sup>-2</sup> )	郁闭度(%)	草本盖度(%)	草本丰富度	草本密度
I	71.62±6.80c	53.33±3.06c	12.55±2.58b	6.35±1.4bc	14.67±2.88b
II	93.33±9.53b	61.66±3.33b	48.89±2.47a	9.78±0.70ab	41.44±3.89a
III	116.44±14.05ab	63.33±3.13b	57.78±3.92a	11.00±1.11a	48.98±7.96a
IV	160.67±33.28a	78.33±4.41a	21.44±2.11b	4.00±0.69c	14.44±3.41b

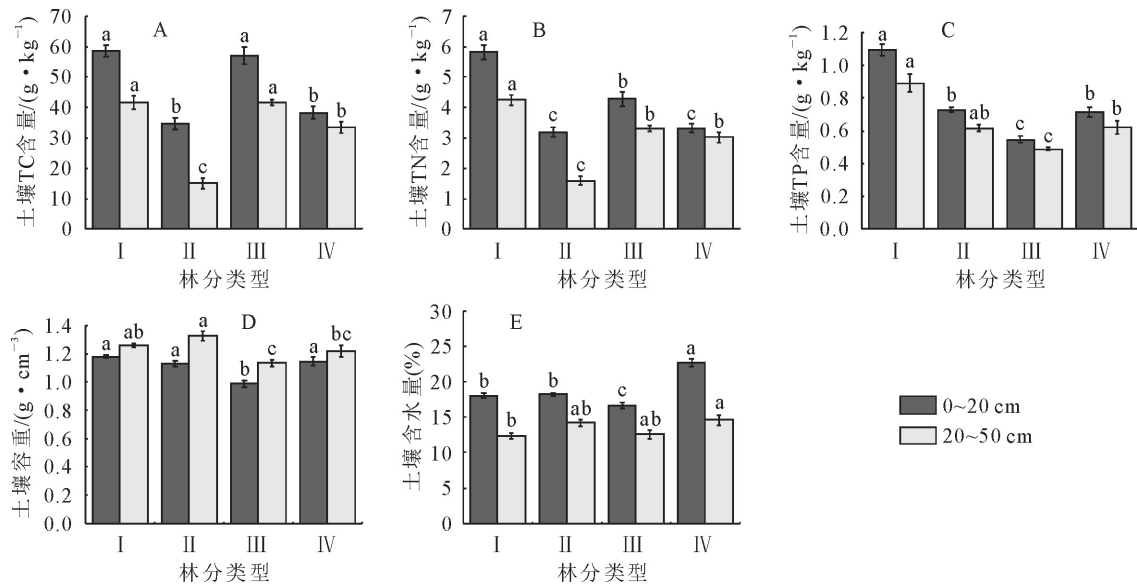
注:同一列不同小写字母表示差异显著( $P<0.05$ )。下同。

表 3 细根生物量组成

Table 3 Composition of fine root biomass

林分类型	土层/cm	细根生物量/(g·m <sup>-2</sup> )			根活比(%)
		活细根	死细根	总细根	
I	0~20	560.32±40.43c	111.77±9.14c	672.10±49.21c	83.36
	20~50	240.97±16.64b	92.82±8.07b	333.79±24.17b	72.18
II	0~20	836.16±50.51b	294.20±21.73b	1130.37±66.85b	73.97
	20~50	327.21±25.17b	137.71±11.04b	464.93±33.47b	70.37
III	0~20	1246.51±102.75a	448.57±24.76a	1695.09±121.17a	73.53
	20~50	504.31±45.19a	214.85±19.79a	719.17±63.07a	70.12
IV	0~20	758.70±51.44bc	242.24±17.37b	1000.95±66.68b	75.79
	20~50	222.56±24.89b	133.40±14.16b	355.97±38.09b	62.52

注:同一土层同列数据后不同小写字母表示差异显著( $P<0.05$ )。下同。



注:同一土层不同小写字母表示差异显著( $P<0.05$ )。

图 1 不同土层理化特性

Fig. 1 Soil physical and chemical characteristics in different soil layers

2.4 4 种林分林下草本细根生物量与环境因素之间的相关关系

Pearson 相关分析表明,细根生物量主要与浅层土壤 TP 含量、土壤容重、土壤含水量之间为显著

负相关( $P<0.05$ ),与草本密度、土壤 C:N、N:P 为显著正相关关系( $P<0.05$ )(表 4);偏相关分析结果与 Pearson 相关分析结果类似,且不同土层的细根生物量与对应土层的土壤容重、土壤含水量之间



有着显著相关性( $P<0.05$ ,表 5)。2 种分析方法表明,尽管相关系数的大小有所差异,但林下草本植物细根生物量与土壤环境因素之间的相关关系不会因林分类型的不同而出现显著性改变。

表 4 细根生物量与环境因素的 Pearson 相关分析  
Table 4 Pearson correlation between fine root biomass and environment factor

控制变量:无	LRB(0~20 cm)	DRB(0~20 cm)	TRB(0~20 cm)	LRB(20~50 cm)	DRB(20~50 cm)	TRB(20~50 cm)
C(0~20 cm)	0.091	-0.060	0.043	0.289	0.084	0.232
N(0~20 cm)	-0.335	-0.476	-0.383	-0.044	-0.253	-0.108
P(0~20 cm)	<b>-0.836**</b>	<b>-0.909**</b>	<b>-0.867**</b>	<b>-0.622*</b>	<b>-0.770**</b>	<b>-0.677*</b>
C:N	<b>0.878**</b>	<b>0.852**</b>	<b>0.878**</b>	<b>0.633*</b>	<b>0.646*</b>	<b>0.648*</b>
N:P	<b>0.677*</b>	<b>0.598*</b>	<b>0.658*</b>	<b>0.776**</b>	<b>0.699*</b>	<b>0.765**</b>
C(20~50 cm)	0.040	-0.070	0.005	0.107	0.069	0.097
N(20~50 cm)	-0.277	-0.383	-0.314	-0.110	-0.170	-0.130
P(20~50 cm)	<b>-0.724**</b>	<b>-0.774**</b>	<b>-0.747**</b>	-0.536	<b>-0.689*</b>	<b>-0.591*</b>
SBD(20~50 cm)	<b>-0.805**</b>	<b>-0.842**</b>	<b>-0.824**</b>	<b>-0.836**</b>	<b>-0.832**</b>	<b>-0.848**</b>
SBD(20~50 cm)	<b>-0.727**</b>	<b>-0.696*</b>	<b>-0.723**</b>	<b>-0.817**</b>	<b>-0.609*</b>	<b>-0.767**</b>
SWC(0~20 cm)	<b>-0.722**</b>	<b>-0.677*</b>	<b>-0.714**</b>	-0.543	-0.557	-0.556
SWC(20~50 cm)	-0.331	-0.091	-0.257	-0.278	-0.056	-0.215
SD	0.235	0.237	0.238	0.129	0.371	0.204
HR	<b>0.690*</b>	<b>0.725**</b>	<b>0.707*</b>	0.541	0.370	0.498
HD	<b>0.765**</b>	<b>0.823**</b>	<b>0.791**</b>	<b>0.688*</b>	0.570	<b>0.664*</b>

注:LFB:活细根生物量;DFB:死细根生物量;TFB:活细根生物量;C:全碳含量;N:全氮含量;P:全磷含量;SBD:土壤容重;SWC:土壤含水量;SD:林分密度;HR:草本丰富度;HD:草本密度。\* $P<0.05$ ,\*\* $P<0.01$ 。下同。

表 5 细根生物量与环境因素的偏相关分析  
Table 5 Partial correlation analysis between fine root biomass and environment factor

控制变量:林分类型	LRB(0~20 cm)	DRB(0~20 cm)	TRB(0~20 cm)	LRB(20~50 cm)	DRB(20~50 cm)	TRB(20~50 cm)
C(0~20 cm)	0.534	0.471	0.52	0.713*	0.415	0.636*
N(0~20 cm)	0.094	0.009	0.07	0.464	0.101	0.362
P(0~20 cm)	<b>-0.748**</b>	<b>-0.828**</b>	<b>-0.778**</b>	<b>-0.457</b>	<b>-0.706*</b>	-0.543
C:N	<b>0.873**</b>	<b>0.889**</b>	<b>0.886**</b>	<b>0.56</b>	0.578	0.577
N:P	<b>0.8**</b>	<b>0.8**</b>	<b>0.808**</b>	<b>0.871*</b>	<b>0.771**</b>	<b>0.858**</b>
C(20~50 cm)	<b>0.692*</b>	<b>0.745**</b>	<b>0.714*</b>	<b>0.673*</b>	0.577	<b>0.657*</b>
N(20~50 cm)	0.421	0.482	0.443	0.607*	0.427	0.564
P(20~50 cm)	-0.595	<b>-0.642*</b>	<b>-0.615*</b>	-0.364	-0.587	-0.44
SBD(20~50 cm)	<b>-0.72*</b>	<b>-0.77*</b>	<b>-0.741**</b>	<b>-0.78**</b>	<b>-0.783**</b>	<b>-0.797**</b>
SBD(20~50 cm)	-0.579	-0.462	-0.55	<b>-0.754**</b>	-0.465	<b>-0.681*</b>
SWC(0~20 cm)	<b>-0.755*</b>	<b>-0.765*</b>	<b>-0.765**</b>	-0.522	-0.536	-0.538
SWC(20~50 cm)	-0.581	-0.364	-0.523	-0.463	-0.191	-0.389
SD	0.243	0.269	0.253	0.114	0.387	0.200
HR	0.504	0.474	0.5	0.328	0.085	0.260
HD	<b>0.631*</b>	<b>0.629*</b>	<b>0.636*</b>	0.568	0.385	0.524

3 结论与讨论

3.1 结论

六盘山 4 种典型林分林下草本细根生物量因林分类型而异,但主要分布在土壤表层(0~20 cm),其中林分Ⅲ的林-草管理模式最有利于林下草本细根生物量的积累。林下草本细根生物量与土壤容重、土壤含水量和土壤 TP 含量呈显著负相关,与土壤 N:P 和 C:N 呈显著正相关。进一步来看,适宜的土壤容重(0.87~1.10)、土壤含水量(14.50%~19.58%)、较低的土壤 TP 含量以及较

高的土壤 N:P(约 12:1)和 C:N(约 8:1)能够促进林下草本细根生物量的积累。研究结果对于区域植被的可持续管理和后续林下经济的高质量发展具有一定的理论指导价值。

3.2 讨论

植物及其与环境变化的关系一直是群落生态学研究的热点和难点。李海英等<sup>[21]</sup>对不同退化演替阶段的高寒草甸研究发现,植物地上生物量的变化主要受地下根系(特别是细根)的影响,而植物自生的生理生态性状、气候和土壤理化特性等也会影响植物细根的生长。林下草本植物细根生物量也与林

分结构及草本植物群落结构有密切关系,当林分密度较低时,林分郁闭度较低使其林内光照过于充足导致浅层土壤水分大量蒸发引起林下草本生物量和物种多样性的降低<sup>[22]</sup>,当林分密度较大时,乔木与林下草本植物对土壤水分、养分等资源竞争较大,不利于草本植物的生长发育<sup>[23]</sup>,理想的“林-草”结合模式能够在高效获取光能的同时,有效降低地表水分的蒸发,并对土壤水分和养分进行合理调控,进而利于植物根系充分发展<sup>[24]</sup>,本研究中林分Ⅲ中林分密度适中,而林分Ⅰ、林分Ⅱ林分密度较低,林分Ⅳ的林分密度较大,林分Ⅲ林下草本丰富度、草本密度均显著高于其他3种林分(表2),这也是其草本细根生物量显著高于其他3种林分的重要原因。Pearson 相关分析(未控制林分类型)和偏相关分析(控制林分类型)均表明,草本细根生物量与浅层土壤容重、土壤含水量之间为显著负相关,说明林分Ⅲ为4种林分中较为理想的“林-草”结合模式,其林分密度适中,林下草本植物丰富度较高,对土壤水分有较充分地利用。林分Ⅰ林分密度较低,林下草本植物丰富度、密度、草本植物细根生物量较低,土壤水分得不到有效的利用,从而影响其林下草本植物的发展,导致其林下草本植物密度、丰富度较低,使其细根生物量较少;林分Ⅳ内林分密度过大,乔木与草本之间对于养分、水分竞争较大,也不利于草本植物的发展;而林分Ⅲ林分密度适中,其林下草本丰富度和密度较大,因此这也是林分Ⅲ林下草本细根生物量显著多于其他林分的重要原因。土壤含水量和土壤容重对草本植物细根生物量的积累起着重要作用<sup>[11,25]</sup>,且由于草本植物根系较小,其细根生物量随着土层深度的增加而减少,这主要受土壤结构及水分和养分在垂直剖面上的变化所致<sup>[26]</sup>,草本植物在演替过程中由于其根系相对细小,其主要利用浅土层水分,而浅层土壤含水量较大、土壤容重较大时则不利于草本植物细根的生长<sup>[12,27]</sup>,也有学者认为草本细根生物量的积累随着土壤含水量的增大而增多<sup>[28]</sup>。本研究结果与前人研究结果类似,不同林分林下草本细根生物量与浅层土壤容重、土壤含水量之间存在显著负相关关系,与林分密度无显著相关关系(表4、表5)。由于当地降雨量较大,土壤含水量也较大,林分Ⅰ密度较低、林下草本植物丰富度和密度较低时,可能造成土壤大面积裸露,导致水分大量蒸发,且其林下草本细根生物量较少,对土壤水分利用不充分;而林分Ⅳ的林分密度较大,其郁闭度也较大,从而减少林下土壤水分的蒸发量,但其林下草本丰富度、密度较低,草本细根生物量较低,对土壤水分的利用也较低,这也是其林下土壤水分较大的

一个可能原因;而林分Ⅲ中细根生物量显著多于其他林分细根生物量,其对水分需求也相对高于其他林分类型,从而提高了植物对土壤水分利用效率,有利于林下草本植物的发展。本研究中浅层土壤容重与细根生物量之间为极显著负相关关系,表明土壤结构相对紧实,对细根生物量的积累有抑制作用。已有研究表明,通常植物吸收生长发育所需足够的水分是通过增加细根生物量来实现的<sup>[27]</sup>,并且草本类植物细根主要分布在浅层土壤中<sup>[29-30]</sup>。本研究不同林分中的细根生物量主要集中在0~20 cm的浅层土壤中,这与前人研究结果类似,且本研究表明不同林分林下草本细根生物量的积累均受土壤含水量和土壤容重的影响。

植物根系生长发育所需的养分主要是通过细根从土壤中吸收,因此土壤养分含量也是制约植物细根生物量积累的重要因素,细根不仅为植物生长吸收所需养分,而且其凋亡后可分解养分循环到土壤中<sup>[31]</sup>,细根(尤其是死细根)与环境持续进行着物质能量的交换,这是生态系统地下物质能量交换的重要环节,细根的生产占植物群落初级生产的10%~60%,细根的生产、周转占土壤有机物和养分周转最高达80%<sup>[2]</sup>,因此草本细根生物量对土壤养分循环中占据着重要的地位。细根分解是植物群落重要的碳汇和矿质养分库,更是土壤养分的重要来源<sup>[32]</sup>,结合本研究中各林分林下草本细根生物量和土壤全C数据,推测出林分Ⅲ中植物固碳能力高于其他3种林分类型;氮作为植物生长需求量最多的养分之一,植物对其吸收需要消耗大量的碳,当土壤中N浓度较高时,有利于细根呼吸作用,增强细根寿命,但是当碳供应不足时会使细根寿命缩短<sup>[33]</sup>,本研究中林分Ⅰ内土壤N含量及C含量较高,这也是该林分林下草本细根根活比是4种林分的最大的原因(83.36%);也有研究发现,在土壤含N量较低的土壤中,也有利于增强细根探寻N养分的能力,促进细根增产<sup>[34-35]</sup>;P是影响植物细根分解的重要因素之一,当土壤P含量较高时会促进细根的分解<sup>[36-37]</sup>,此外土壤P含量增加也会使土壤pH下降,对于大多数植物来说土壤P含量较低时会促进细根的延长<sup>[38]</sup>。另外,土壤P含量较高有利于土壤微生物的对其快速吸收<sup>[39]</sup>。本研究对细根生物量与土壤全P含量进行相关性分析得出二者之间有显著的负相关关系,该研究区内林分Ⅲ土壤TP含量最低,这是可能是该林分林下草本细根生物量显著高于其他林分的重要因素。有学者研究发现,在长期施氮肥的人工林中发现会造成表层土壤N含量过量,显著降低浅层土壤中细根生物量,并且当只施

N肥时会导致落叶松林下细根生物量显著减小,而施加比例合适的N、P复合肥时会促进林下浅层土壤中细根生长及生物量的积累<sup>[40]</sup>,这表明土壤中N、P含量对植物细根生长具有“协同效应”,即土壤N、P配比适当的情况下对细根生物量的积累高于仅土壤N含量较高或仅土壤P含量较高时<sup>[41]</sup>,且土壤C:N较低时土壤有机质分解速率加快,促进土壤C的释放,土壤C:N下降可反映出土壤质量下降<sup>[42]</sup>,即合适的土壤N:P、C:N有利于细根生物量的积累。本研究林分I中土壤TC、TN和TP含量都最高,但该林分草本细根生物量却显著低于其他3种林分,这可能与土壤养分含量过剩或土壤C:N、N:P失衡从而抑制林下草本细根生物量的积累有关;林分III中草本细根生物量显著高于其他林分草本细根生物量,虽其土壤TC、TN和TP含量在4种林分中并非最高或最低,但从整个研究区来看,其土壤C:N、N:P均高于其他3种林分类型。因此,过高或过低的土壤养分含量均不利于草本细根生物量的积累,而相对平衡的土壤化学计量比有利于细根的生长。本研究表明,较高的土壤N:P和C:N对植物细根生物量的积累具有较大的促进作用。

#### 参考文献:

- [1] EISENSTAT D M, KUCHARSKI J M, ZADWORYN M, *et al.* Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest[J]. *New Phytologist*, 2015, 208(1): 114-124.
- [2] VOGT K A, VOGT D J, PALMIOTTO P A, *et al.* Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species[J]. *Plant and Soil*, 1996, 187(2): 159-219.
- [3] CHUDOMELOVA M, ZELENY D, LI C F. Contrasting patterns of fine-scale herb layer species composition in temperate forests[J]. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 2017, 80(2017): 24-31.
- [4] 刘晶, 杨雪, 张博, 等. 长期施肥对黄土高原典型草原群落稳定性的影响及机制研究[J]. *西北植物学报*, 2021, 41(2): 310-316.  
LIU J, YANG X, ZHANG B, *et al.* Effect of long-term fertilization on community stability of typical steppe and the underlying mechanisms on the Loess Plateau[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, 41(2): 310-316. (in Chinese)
- [5] CAHILL J F, MCNICKLE G G, HAAG J J, *et al.* Plants integrate information about nutrients and neighbors[J]. *Science*, 2010, 328(5986): 1657-1657.
- [6] FAN P P, GUO D L. Slow decomposition of lower order roots: a key mechanism of root carbon and nutrient retention in the soil[J]. *Oecologia*, 2010, 163(2): 509-515.
- [7] YAN H, KOU L, WANG H M, *et al.* Contrasting root foraging strategies of two subtropical coniferous forests under an increased diversity of understory species[J]. *Plant and Soil*, 2019, 436(1-2): 427-438.
- [8] 英慧, 殷有, 于立忠, 等. 土壤水分、养分对树木细根生长动态及周转影响研究进展[J]. *西北林学院学报*, 2010, 25(3): 36-42.  
YING H, YIN Y, YU L Z, *et al.* Effects of soil moisture and soil nutrient on the dynamic and turnover of the tree fine roots: a review[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2010, 25(3): 36-42. (in Chinese)
- [9] 程云环. 落叶松人工林细根生产和周转及其与土壤资源有效性关系[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2004.
- [10] 张萌, 刘宁, 王雪剑, 等. 减少降水和草本竞争对白桦幼苗细根形态和生理特征的影响[J]. *西北林学院学报*, 2021, 36(4): 73-79.  
ZHANG M, LIU N, WANG X J, *et al.* Effects of reduced precipitation and herb competition on the morphological and physiological characteristics of the fine roots of *Betula platyphylla* seedlings[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2021, 36(4): 73-79. (in Chinese)
- [11] 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 Y, LUO T X, WU S T. Fine root biomass and its depth distribution across the primitive Korean pine and broad-leaved forest and its secondary forests in Changbai Mountain, Northeast China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(9): 3609-3617. (in Chinese)
- [12] 王国梁, 周东. 黄土丘陵区退耕地先锋群落演替过程中细根特征的变化[J]. *西北植物学报*, 2009, 29(2): 356-364.  
WANG G L, ZHOU D. Fine root characteristic changes of pioneer community with plant succession in abandoned croplands in the Loess Gully Region, China [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, 29(2): 356-364. (in Chinese)
- [13] REWALD B, GODBOLD D L, FALIK O, *et al.* Root and rhizosphere processes-high time to dig deeper[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5.
- [14] VITOUSEK P M, PORDER S, HOULTON B Z, *et al.* Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions[J]. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 5-15.
- [15] 刘海, 韦莉, 任永胜, 等. 柏木根系分泌物对栎树细根形态及N、P含量的影响[J]. *西北植物学报*, 2019, 39(9): 1661-1669.  
LIU H, WEI L, REN Y S, *et al.* Effect of root exudates of *Cupressus funebris* on fine root morphology and N and P contents of *Koeleria paniculata* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, 39(9): 1661-1669. (in Chinese)
- [16] YUAN Z Y, CHEN H Y H. Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, climate, fertility, and stand age: literature review and meta-analyses [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2010, 29(4): 204-221.
- [17] JACKSON R B, MOONEY H A, SCHULZE E D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(14): 7362-7366.
- [18] YUAN Z Y, CHEN H Y H. A global analysis of fine root production as affected by soil nitrogen and phosphorus[J]. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2012,

- 279(1743):3796-3802.
- [19] 方精云,王襄平,沈泽昊,等.植物群落清查的主要内容、方法和技术规范[J].生物多样性,2009,17(6):533-548.  
FANG J Y, WANG X P, SHEN Z H, *et al.* Methods and protocols for plant community inventory[J]. Biodiversity Science, 2009, 17(6):533-548. (in Chinese)
- [20] 鲍士旦.土壤农化分析[M].3版.北京:中国农业出版社, 2000:14-97.
- [21] 李海英,彭红春,王启基.高寒矮蒿草甸不同退化演替阶段植物群落地上生物量分析[J].草业学报,2004,13(5):26-32.  
LI H Y, PENG H C, WANG Q J. Study on the aboveground biomass of plant communities among the stages of regressive succession in alpine *Kobresia humilis* meadow[J]. Acta Pratacultural Science, 2004, 13(5):26-32. (in Chinese)
- [22] 杨玉婷,石玉林,李战刚,等.陕北“三北”防护林下草本群落特征及其与林分结构和土壤养分的关系[J].生态学报,2020,40(18):6542-6551.  
YANG Y T, SHI Y L, LI Z G, *et al.* Community characteristics of understory herb layer and its relationships with stand structure and soil nutrient availability in the Three-North shelterbelt of Shaanxi, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(18):6542-6551. (in Chinese)
- [23] MARIALIGETI S, TINYA F, BIDLO A, *et al.* Environmental drivers of the composition and diversity of the herb layer in mixed temperate forests in Hungary[J]. Plant Ecology, 2016, 217(5):549-563.
- [24] 苏纪帅,金晶炜,白于,等.宁夏油松林细根生物量和土壤特性研究[J].西北林学院学报,2014,29(4):1-7.  
SU J S, JIN J W, BAI Y, *et al.* Studies on fine root biomass and soil properties of *Pinus tabulaeformis* forests in Ningxia[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2014, 29(4):1-7. (in Chinese)
- [25] 包海龙,贺晓,赵宏宇,等.毛乌素沙地油蒿群落毛细根分布特点及与土壤水分的关系[J].干旱区资源与环境,2009,23(4):175-178.  
BAO H L, HE X, ZHAO H Y, *et al.* Fine roots distribution characteristics and the relationship with the soil moisture of *Artemisia ordosica* Krasch community in Mu Us sandy land[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2009, 23(4):175-178. (in Chinese)
- [26] 韦兰英,上官周平.黄土高原不同演替阶段草地植被细根垂直分布特征与土壤环境的关系[J].生态学报,2006,26(11):3740-3748.  
WEI L Y, SHANGUAN Z P. Relationship between vertical distribution of fine root in different successional stages of herbaceous vegetation and soil environment in Loess Plateau[J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(11):3740-3748. (in Chinese)
- [27] HERTEL D, STRECKER T J, MILLER H H, *et al.* Fine root biomass and dynamics in beech forests across a precipitation gradient-is optimal resource partitioning theory applicable to water-limited mature trees? [J]. Journal of Ecology, 2013, 101(5):1183-1200.
- [28] PREGITZER K S, HENDRICK R L, FOGEL R. The demography of fine roots in response to patches of water and nitrogen[J]. New Phytologist, 1993, 125(3):575-580.
- [29] 史建伟,王孟本,陈建文,等.柠条细根的空间分布特征及其季节动态[J].生态学报,2011,31(3):726-733.  
SHI J W, WANG M B, CHEN J W, *et al.* The spatial distribution and seasonal dynamics of fine roots in a mature *Caragana korshinskii* plantation[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(3):726-733. (in Chinese)
- [30] 储怡鑫,薛凯喜,冯国建,等.昆明市3种草本植物根系及茎秆的力学特性试验研究[J].森林工程,2022,38(1):15-26.
- [31] YUAN Z Y, CHEN H Y H, REICH P B. Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus[J]. Nature Communications, 2011, 2(1).
- [32] 王光焱,上官周平,方燕.氮沉降对细根分解影响的研究进展[J].水土保持研究,2020,27(2):383-391.  
WANG G Y, SHANGGUAN Z P, FANG Y. Advances in the effect of nitrogen deposition on fine root decomposition[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2020, 27(2):383-391. (in Chinese)
- [33] NADELHOFER K J. The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems[J]. New Phytologist, 2000, 147(1):131-139.
- [34] 闫国永,邢亚娟,王晓春,等.氮沉降对细根动态和形态特征的影响研究进展[J].中国农学通报,2016,32(15):79-85.
- [35] 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.
- [36] POORTER H, NAGEL O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review [J]. Australian Journal of Plant Physiology, 2000, 27(6):595-607.
- [37] 洪慧滨.磷添加与底物 N:P 对中亚热带森林细根分解及其酶活性的影响[D].福州:福建师范大学,2017.
- [38] BATES T R, LYNCH J P. Stimulation of root hair elongation in *Arabidopsis thaliana* by low phosphorus availability[J]. Plant Cell and Environment, 1996, 19(5):529-538.
- [39] ESBERG C, DU TOIT B, OLSSON R, *et al.* Microbial responses to P addition in six South African forest soils[J]. Plant and Soil, 2010, 329(1-2):209-225.
- [40] 于立忠,丁国泉,朱教君,等.施肥对日本落叶松人工林细根生物量的影响[J].应用生态学报,2007,18(4):713-720.  
YU L Z, DING G Q, ZHU J J, *et al.* Effects of fertilization on fine root biomass of *Larix kaempferi* plantation[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(4):713-720. (in Chinese)
- [41] SCHLEUSS P M, WIDDIG M, HEINTZ-BUSCHART A, *et al.* Interactions of nitrogen and phosphorus cycling promote P acquisition and explain synergistic plant-growth responses [J]. Ecology, 2020, 101(5).
- [42] 李顺姬,邱莉萍,张兴昌.黄土高原土壤有机碳矿化及其与土壤理化性质的关系[J].生态学报,2010,30(5):1217-1226.  
LI S J, QIU L P, ZHANG X C. Mineralization of soil organic carbon and its relations with soil physical and chemical properties on the Loess Plateau[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(5):1217-1226. (in Chinese)