

DOI: 10.20103/j.stxb.202410092444

陈晨, 杨雨春, 申方圆, 周思雨, 姜雨希, 赵宪军, 郝景祥, 杨立学. 间伐对红松吸收根功能性状的影响. 生态学报, 2025, 45(8): 3969-3977.

Chen C, Yang Y C, Shen F Y, Zhou S Y, Jiang Y X, Zhao X J, Hao J X, Yang L X. Effects of thinning on absorptive root functional traits of *Pinus koraiensis*. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(8): 3969-3977.

间伐对红松吸收根功能性状的影响

陈 晨^{1,2,3}, 杨雨春⁴, 申方圆^{1,2,3}, 周思雨^{1,2,3}, 姜雨希^{1,2,3}, 赵宪军⁵, 郝景祥⁵, 杨立学^{1,2,3,*}

1 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040

2 东北林业大学国家林业草原东北乡土树种工程技术研究中心, 哈尔滨 150040

3 东北林业大学森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨 150040

4 吉林省林业科学研究院, 长春 130033

5 黑龙江伊春森工集团有限责任公司, 伊春 153000

摘要: 吸收根是植物吸收养分的重要器官, 其功能性状能够反映植物地下资源获取策略。尽管间伐作为重要的经营管理措施得到关注, 但其对根系功能性状的影响缺乏深入研究, 不利于对植物地下资源获取策略的全面了解。为探究间伐对红松吸收根功能性状的影响, 并能否改变红松资源获取策略, 以我国长白山林区经过间伐与未间伐红松 (*Pinus koraiensis*)-青杨 (*Populus cathayana*) 混交林内的红松为研究对象, 测定并分析其吸收根解剖结构、形态特征与化学性状功能性状, 通过主成分分析探究功能性状间的联系。结果表明: (1) 解剖结构方面, 间伐显著增加 1—3 级吸收根皮层厚度, 分别增加 68.1%、30.5%、241.1%, 显著增加 1—3 级根皮层厚度与中柱半径比, 分别增加 69.0%、52.0% 与 252.1%, 并减小 2、3 级根的中柱直径, 分别减小 13.2% 与 24.2%。(2) 形态特征方面, 间伐对吸收根的根直径、比根长、比根面积、根组织密度无显著影响。(3) 化学性状方面, 间伐显著增加 1—3 级根的氮含量, 分别增加 24.4%、28.3% 与 29.6%, 并减小 1—3 级根的碳氮比, 分别减少 17.0%、20.2% 与 22.2%, 但对根碳含量无显著影响。(4) 主成分分析表明, 吸收根存在机会主义觅食策略与保守主义觅食策略之间的权衡, 机会主义觅食策略根系能够对外界资源变化快速做出反应, 保守主义觅食策略根系具有较强的竞争能力, 而间伐处理下的红松吸收根偏向机会主义觅食策略, 对照处理下的红松吸收根偏向保守主义觅食策略。综上, 间伐显著影响红松吸收根解剖结构与化学性状, 提高养分吸收能力并使地下资源获取策略偏向机会主义策略, 这可能是由于间伐改善林内环境, 根系需要为红松快速生长提供养分支持导致。研究结果能够为红松阔叶混交林的经营管理与生产力提高提供科学依据, 并为进一步探究植物地下资源获取策略对外界因素的响应与调节机制提供理论依据。

关键词: 间伐; 红松; 吸收根; 功能性状

Effects of thinning on absorptive root functional traits of *Pinus koraiensis*

CHEN Chen^{1,2,3}, YANG Yuchun⁴, SHEN Fangyuan^{1,2,3}, ZHOU Siyu^{1,2,3}, JIANG Yuxi^{1,2,3}, ZHAO Xianjun⁵,
HAO Jingxiang⁵, YANG Lixue^{1,2,3,*}

1 School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management-Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

3 Engineering and Technology Research Centre for Northeast Native Tree Species-National Forestry and Grassland Administration, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

4 Jilin Provincial Academy of Forestry Sciences, Changchun 130033, China

5 Heilongjiang Yichun forest industry Refco Group Company Limited, Yichun 153000, China

Abstract: Absorptive roots are indispensable, functioning as the principal organs for plants to absorb vital nutrients and

基金项目: 中央财政林业科技推广示范项目 (黑[2024]TG02 号); 中青年科技创新创业卓越人才项目 (20230508006RC)

收稿日期: 2024-10-09; **网络出版日期:** 2025-01-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ylx_0813@163.com

water. The functional traits of absorptive roots are critically important, reflecting the strategies employed in belowground resource acquisition. While thinning has received considerable attention for its role in forestry management and its capacity to enhance forest microenvironments, a significant gap in research exists concerning the impact of thinning on root functional traits. This dearth of research is exceedingly detrimental, hindering a thorough comprehension of plant underground resource acquisition strategies. To comprehensively explore the effect of thinning on root functional traits and belowground resource acquisition strategies, this study focused on Korean pine (*Pinus koraiensis*) in mixed plantation (mixed with *Populus cathayana*) under thinning and control treatments in the Changbai Mountain forest area of Jilin Province, China. Absorptive root anatomical, morphological, and chemical traits were meticulously measured and subjected to detailed analysis. The intricate relationship among these functional traits was explored using principal component analysis (PCA). The findings revealed that: (1) concerning absorptive root anatomical traits, thinning exerted a significant influence. Thinning significantly increased cortical thickness of first to third order roots by 68.1%, 30.5% and 241.1%, respectively. Thinning significantly increased cortical thickness to stele radius ratio of first to third order roots by 69.0%, 52.0% and 252.1%, respectively, and significantly decreased stele diameter of second and third order roots by 13.2%, 24.2%, respectively. (2) regarding absorptive root morphological traits, no significant effect of thinning was found in root diameter, specific root length, specific root area and tissue density of first to third order roots. (3) regarding absorptive root morphological traits, thinning significantly increased nitrogen concentration of first to third order roots by 24.4%, 28.3% and 29.6%, respectively, and significantly decreased carbon to nitrogen ratio of first to third order roots by 17.0%, 20.2% and 22.2%, but no significant effect was found in carbon concentration. (4) PCA revealed a trade-off in absorptive root strategies ranging from an opportunistic to a conservative approach, with the opportunistic approach fostering a swift root response to variable resource availability and the conservative approach bolstering the root's competitive ability. Under thinning treatment, absorptive roots aligned with the opportunistic strategy, whereas under control treatment, they aligned with the conservative strategy. To encapsulate, these findings suggest that thinning markedly influences absorptive root anatomical and chemical traits, bolsters their nutrient acquisition capabilities, and shifts the belowground resource acquisition strategies from a conservative to an opportunistic approach. This shift may due to thinning improves forest microenvironment and soil quality, root increase nutrient acquisition ability to provide nutrient for rapid growth of Korean pine. These findings provide a scientific basis for the management of Korean pine broadleaf forests and offer theoretical support for further research on the response and adjustment mechanism of belowground resource acquisition strategies to external factors.

Key Words: thinning; *Pinus koraiensis*; absorptive root; functional trait

细根(直径 <2 mm)为植物各种生命活动提供水与养分^[1-2],是植物重要的地下器官。由于细根与外界环境亲密接触,且具有高度可塑性^[3],其性状中那些反映植物对生长环境的响应和适应,联系环境、植物个体和生态系统结构、过程与功能的性状,即细根功能性状^[4]。根据由细根功能性状构成的根经济学谱可以判断植物不同地下觅食策略之间的权衡^[5],而吸收根作为吸收水与养分的细根(一般为细根中按根序分类的前三级根,具有较高的菌根侵染率与吸收能力,寿命较短)^[1],其功能性状对外界环境变化的响应能够更加强烈地反映植物地下资源获取策略的变化。

间伐作为重要的森林经营管理措施之一,能够改善光照强度、温度等林内环境与土壤养分含量、pH 等性质,促进保留木生长,提高生态系统稳定性,改善生态功能^[6-8]。有关间伐对林木影响的研究主要集中在地上部分,探究间伐对林木生长与生物多样性的影响等^[9-11],然而有关间伐对根系影响的研究相对较少,且研究结果并不一致^[12-13],这阻碍了对外界环境变化时林木根系地下资源获取策略转变及其生理生态学机制的全面了解。

红松(*Pinus koraiensis*)作为我国东北林区顶级群落建群种与珍贵用材树种,生态价值与经济价值较

高^[14]。但由于经过近百年的过度采伐,红松优质大径材资源十分缺乏^[15-16]。因此,为培育红松资源,除了经营好现存的天然林,营造针阔混交林是很好的策略。但在人工混交林内,由于红松光需求随年龄增加,且受到上层林冠覆盖时间过长,导致生长缓慢甚至死亡,需要及时通过间伐改善林分结构,改善林内光照条件,促进红松生长^[16-18]。因此间伐作为阔叶红松林的经营管理措施日益受到重视,但有关间伐对红松根系影响的研究十分有限,不利于红松阔叶混交林的经营管理。为此,本研究以中国长白山林区红松-青杨(*Populus cathayana*)混交林内的红松为研究对象,测定间伐与未间伐林分内红松吸收根功能性状并分析功能性状间的联系。目的为:(1)探究间伐对红松吸收根功能性状的影响;(2)探究间伐是否引起红松地下资源获取策略的变化。研究结果能够为红松阔叶混交林的经营管理与生产力提高提供科学依据,为进一步探究植物地下资源获取策略对外界因素的响应与调节机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究地区概况

研究区位于吉林长白山森工集团湾沟林业有限公司二道花园林场(42°19′39.85″N, 127°0′36.5″E),地处龙岗山与老岭中山低山区,长白山主峰西麓,该地区平均海拔为 700 m,最高海拔达到 1313 m,最低海拔达到 380 m。该地区气候类型为温带季风气候,夏季炎热多雨且时间较短,冬季寒冷且时间较长。年最高气温 20 ℃,最低气温 -22 ℃,平均气温常在 5 ℃左右,年平均降水量达到 767 mm 左右,全年≥10 ℃积温低于 2000 ℃,年均日照时数约为 2200 h,无霜期在 100—120 d 左右。该地区土壤主要为暗棕壤与棕壤。研究地内的主要树种为红松、黄檗(*Phellodendron amurense*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)等,主要灌木有金银忍冬(*Lonicera maackii*)、卫矛(*Euonymus alatus*)等。

1.2 样地设置

研究样地设置在该林场 4 林班 2-1 小班 1975 年营造的青杨与红松 1:1 行状混交的混交林内,郁闭度为 0.75,造林密度为 2500 株/hm²,地势平坦。2014 年划分出对照与间伐区域,共 8.8 hm²,采用上层疏伐法对间伐区域进行间伐。2022 年 6 月进行调查,分别在对照区域内与间伐区域内设置 3 块 20 m×30 m 的样地,为了减缓边际效应,每个样地间相隔 5 m,每木检尺(表 1)。

表 1 样地基本概况

Table 1 Stand characteristics of experimental plots

处理 Treatments	林分密度 Stand density/ (株/hm ²)	平均胸径 Diameter at breast height/cm	平均树高 Height/m	单株立木材积 Individual volume/m ³	林分蓄积 Stand volume/ (m ³ /hm ²)
间伐 Thinning	1261±62	17.87±0.45	10.62±0.15	0.17±0.01	211.71±5.78
对照 Control	2128±82	13.66±0.31	11.96±0.22	0.13±0.01	267.13±20.33
间伐内红松 <i>Pinus koraiensis</i> in thinning	1106±31	18.84±0.45	10.71±0.16	0.18±0.01	201.58±8.39
间伐内其他树木(水曲柳、胡桃楸、黄檗、云杉) Other trees in thinning (<i>Fraxinus mandshurica</i> , <i>Juglans mandshurica</i> , <i>Phellodendron amurense</i> , <i>Picea koraiensis</i>)	156±75	10.95±0.92	10.00±0.54	0.07±0.01	10.13±3.80
对照内红松 <i>Pinus koraiensis</i> in control	1100±155	11.50±0.31	9.40±0.20	0.07±0.00	73.04±16.50
对照内其他树木(青杨、白桦、水曲柳、胡桃楸) Other trees in control (<i>Populus cathayana</i> , <i>Betula platyphylla</i> , <i>Fraxinus mandshurica</i> , <i>Juglans mandshurica</i>)	1028±159	15.98±0.51	14.70±0.29	0.19±0.01	194.09±13.36

1.3 样品采集

在每个样地内选择四棵平均木作为标准木,沿标准木基部根系伸展方向,距离树干 50 cm 位置,采集 0—20 cm 土层中多个包含完整 1—3 级根序的根段^[19]。将采集的根系用去离子水冲洗掉附着的土壤颗粒,每块

样地的根系分为两部分,一部分放入装满 AA3 固定液(5%乙酸+5%丙三醇+90%体积分数为 70%的乙醇)的塑料瓶中,放入 4 °C 冰箱内储藏,共 6 份样品,用于根系解剖结构测定,另一部分根系放入冷藏箱内带回实验室,存放于-20 °C 冰箱内,共 6 份样品,用于根系形态、化学性状的测定。

1.4 根系解剖结构测定

在实验室将用于解剖的根系从 FAA 固定液取出,按根序将各个样地根系的 1—3 级根分离并分别储存^[20]。每个样地随机选取 1—3 级根各 30 个,通过乙醇脱水与二甲苯透明后,石蜡包埋并使用番红固绿染色制成 8 μm 厚度的切片^[19]。使用装有 Motic 3000 CCD 相机(Motic Corporation, Xiamen, China)的光学显微镜(Olympus Electronics Inc, Tsukuba, Japan)拍摄根系的解剖结构图片。使用 Motic Images Advanced 3.2 软件测量 1—3 级根的皮肤厚度(CT)与中柱直径(SD),并计算皮肤厚度与中柱半径比(CSR)。

1.5 根系形态特征与化学性状测定

将存放于-20 °C 冰箱内的根系解冻后,各个样地随机选取 10 个具有完整 1—3 级根的根段,将其分离后使用 Epson 数字化扫描仪(Expression 10000XL 1.0)进行扫描,使用 WinRHIZO(2014b)软件(Regent Instruments Company, Canada)测定各样地 1—3 级根的总根长、总表面积、总体积、平均直径。将用于扫描的各样地 1—3 级根系样品放入 65 °C 烘箱,烘干 48 h 至恒重并称量,计算 1—3 级根的比根长、比根面积、组织密度。将烘干的根系样品分别研磨,使用元素分析仪(vario MACRO, Elementar Analysensysteme, Germany)测定各样地 1—3 级根系全氮含量、全碳含量。

1.6 数据分析

对所有数据的正态性与方差齐性进行检验,使用 SPSS 26.0(SPSS Inc., Cary, NC, USA)进行统计分析。对间伐与对照处理下红松 1—3 级根功能性状进行独立样本 T 检验($P<0.05$)。通过双因素方差分析检验间伐与根序对红松吸收根功能性状的影响。使用 Canoco 5.0(Microcomputer Power, USA)进行吸收根功能性状之间的主成分分析(PCA)。使用 Origin 2021(v9.8.0, OriginLab Co., Northampton, MA, USA)制图。

2 结果与分析

2.1 间伐对吸收根解剖结构的影响

皮层厚度方面,间伐处理相对于对照处理,1—3 级根均显著增加,分别增加 68.1%、30.5%、241.1%,且与对照相似,呈随根序增大而减小的趋势($P<0.05$,图 1)。中柱直径方面,间伐处理与对照处理的 1 级根无显著差异($P>0.05$),而间伐处理的 2、3 级根均显著减小,分别减小 13.2%与 24.2%,且随根序增加呈增加趋势,与对照一致($P<0.05$,图 1)。皮层厚度与中柱半径比方面,间伐处理的 1—3 级根均显著高于对照的,分别增加 69.0%、52.0%与 252.1%,与对照一致,随根序增加呈减小趋势($P<0.05$,图 1)。

2.2 间伐对吸收根形态特征的影响

间伐处理的各级根直径、比根长、比根面积与根组织密度均与对照的无显著差异($P>0.05$,图 2)。随根序增加的变化趋势方面,比根长、比根面积与根组织密度在间伐处理与对照下保持一致,均无明显趋势($P>0.05$,图 2),而在对照下根直径随根序增加而增加($P<0.05$),在间伐处理下无明显趋势($P>0.05$,图 2)。

2.3 间伐对吸收根化学性状的影响

根氮含量方面,间伐处理的 1—3 级根均显著高于对照的($P<0.05$),分别增加 24.4%、28.3%与 29.6%,对照随根序增加而减小,而间伐无明显变化趋势(图 3)。根碳含量方面,1—3 级根在间伐处理与对照之间均无显著差异($P>0.05$),且间伐处理与对照下随根序增加的变化趋势保持一致,均为无明显变化($P>0.05$,图 3)。根碳氮比方面,间伐处理相对于对照,1—3 级根均显著减小($P<0.05$),分别减少 17.0%、20.2%与 22.2%,对照下随根序增加而增加,而间伐处理下无明显变化趋势(图 3)。

2.4 吸收根功能性状间的联系

红松吸收根功能性状的主成分分析的前两个轴解释了 65.9%的变异,其中第一轴(Axis1)解释了 40.3%

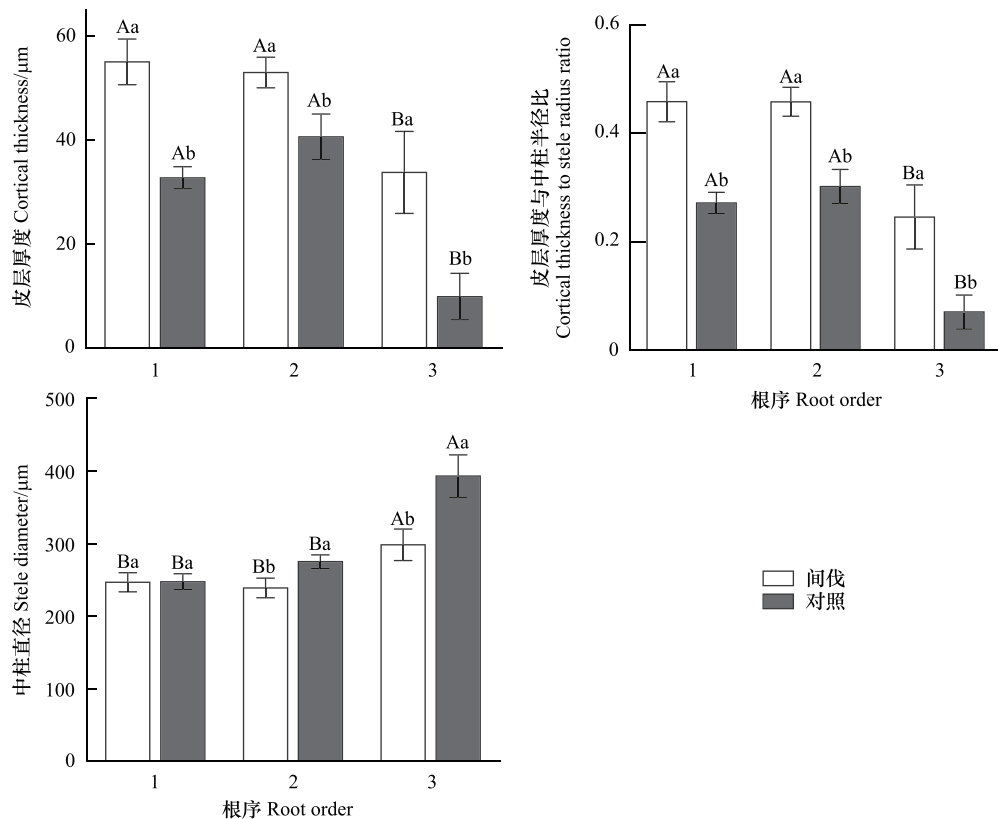


图1 间伐与对照处理下红松1—3级根的皮肤厚度、中柱直径、皮肤厚度与中柱半径比

Fig.1 Cortical thickness, stele diameter and cortical thickness to stele radius ratio of the first three order roots of *Pinus koraiensis* under thinning and control treatments

不同大写字母代表相同处理下不同根序间存在显著差异,不同小写字母代表相同根序下不同处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)

的变异,第二轴 (Axis2) 解释了 25.6% 的变异 (图 4)。Axis1 主要与中柱直径和根碳氮比呈正相关,与皮层厚度、根氮含量和皮层厚度与中柱半径比呈负相关 (图 4)。Axis2 主要与根组织密度呈正相关,与比根长和比根面积呈负相关 (图 4)。在 Axis1 方向上,对照处理下红松吸收根主要位于正方向上,而间伐处理下红松吸收根主要位于负方向上 (图 4)。在 Axis2 方向上,对照处理下与间伐处理下的红松吸收根在正负方向上均有分布 (图 4)。

3 讨论

3.1 间伐对吸收根解剖结构的影响

根系皮层在根系养分与水分吸收中起重要作用,其厚度与根系养分吸收能力关系紧密^[21],较大的皮层厚度具有更大的液压阻力,不利于水分吸收^[21–22],但较厚的皮层有利于更多菌根真菌寄生,形成菌根,通过菌根真菌菌丝增加养分吸收能力^[21, 23–24]。而中柱在根系内负责养分与水分的运输,其直径代表根系养分运输能力^[19]。并且皮层与中柱具有可塑性,能够响应外界环境因素变化^[23, 25–26],例如 Li 等^[25]的研究表明土壤氮含量与柏木 (*Cupressus funebris*) 吸收根皮层厚度呈负相关。因此皮层厚度与中柱半径比的改变能够反映根系养分吸收能力与养分运输能力平衡改变^[19, 21]。本研究中,间伐处理下红松 1—3 级根皮层厚度和皮层厚度与中柱半径比均显著增加,2、3 级根中柱直径显著减小,这一结果表明间伐提高红松吸收根养分吸收能力并降低养分运输能力,这可能是由于间伐清除大部分占据林冠上层的树木,增加林下光照强度并改善林内环境^[27–28],促进红松生长,导致红松所需养分增加,促使根系养分吸收能力提高,为红松生长提供养分基础。

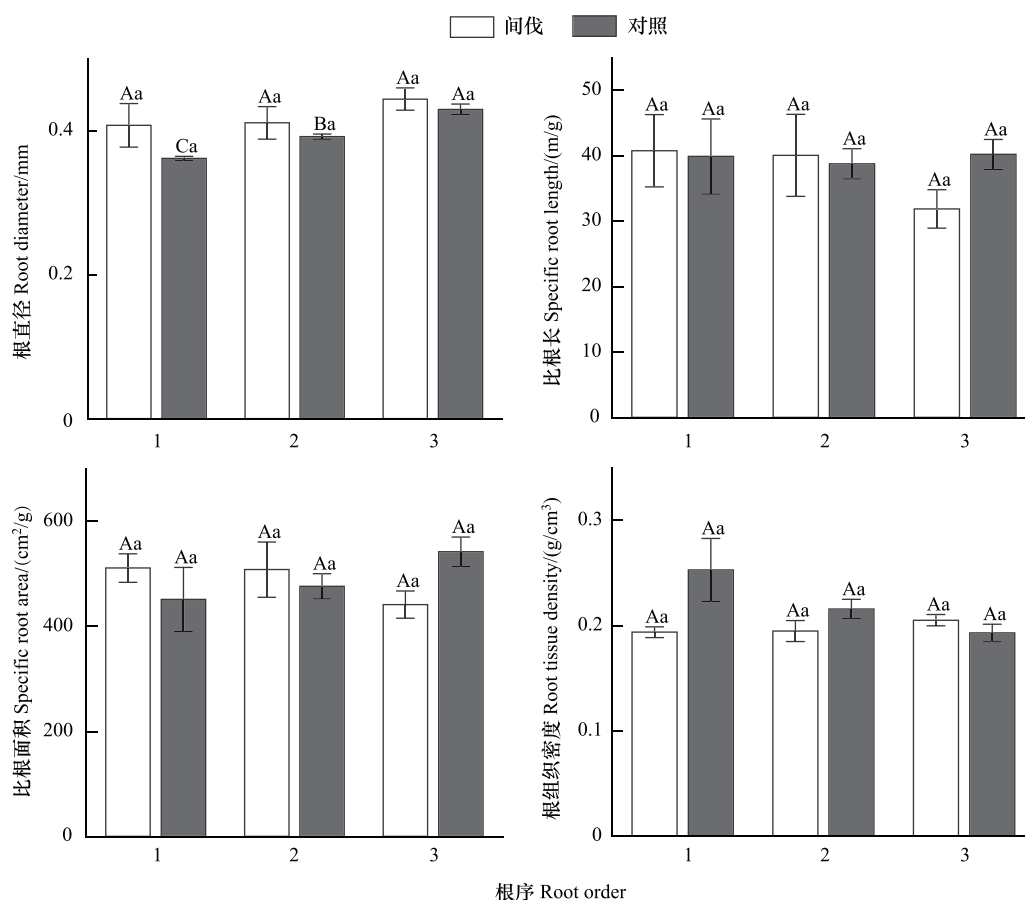


图2 间伐与对照处理下红松1—3级根的直径、比根长、比根面积与根组织密度

Fig.2 Diameter, specific root length, specific root area and root tissue density of the first three order roots of *Pinus koraiensis* under thinning and control treatments

不同大写字母代表相同处理下不同根序间存在显著差异,不同小写字母代表相同根序下不同处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)

3.2 间伐对吸收根形态特征的影响

间伐对红松1—3级根直径、比根长、比根面积与组织密度均无显著影响。这结果与部分前人的研究类似^[12, 29],但也有研究表明间伐能够影响树木根系形态^[30],例如Wang等^[13]的研究表明间伐能够明显减小杉木(*Cunninghamia lanceolata*)吸收根的比根长与比根面积。这可能是由于物种不同、间伐强度不同等原因导致。尽管1—3级根的皮肤厚度显著增加,但红松直径无显著变化。这可能是由于细根的皮肤占比较小,仅占10%左右,皮肤厚度变化对细根直径变化的贡献相对有限,同时中柱直径减小,一定程度上抵消了皮肤厚度的变化,导致细根直径无显著变化。此外,红松为粗根的裸子植物,相对于细根树种,其根系形态对外部环境因素变化的响应较弱^[31],例如有研究表明欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)的根系形态可塑性相较于欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)的根系低^[32],这可能是间伐对红松吸收根形态无显著影响的原因。粗根物种相对于更进化的细根物种,其通常具有较大直径、较小比根长与较大组织密度的根系,自身土壤探索能力根系较弱,更依赖于菌根真菌探索土壤^[33—34],可能粗根物种的菌根形态相较于根系形态对外部环境因素更敏感。未来可对其进行进一步探究。

3.3 间伐对吸收根化学性状的影响

间伐显著增加红松1—3级根氮含量,减小碳氮比。这一结果与前人的研究类似^[12, 35],但有部分研究表明间伐对根氮含量无明显影响^[36],甚至减少根氮含量^[13]。这同样可能是由于物种不同、间伐强度不同等原因导致。根氮含量能够代表根系的代谢速率,并一定程度上反映根系养分吸收能力^[21, 37]。这意味着间

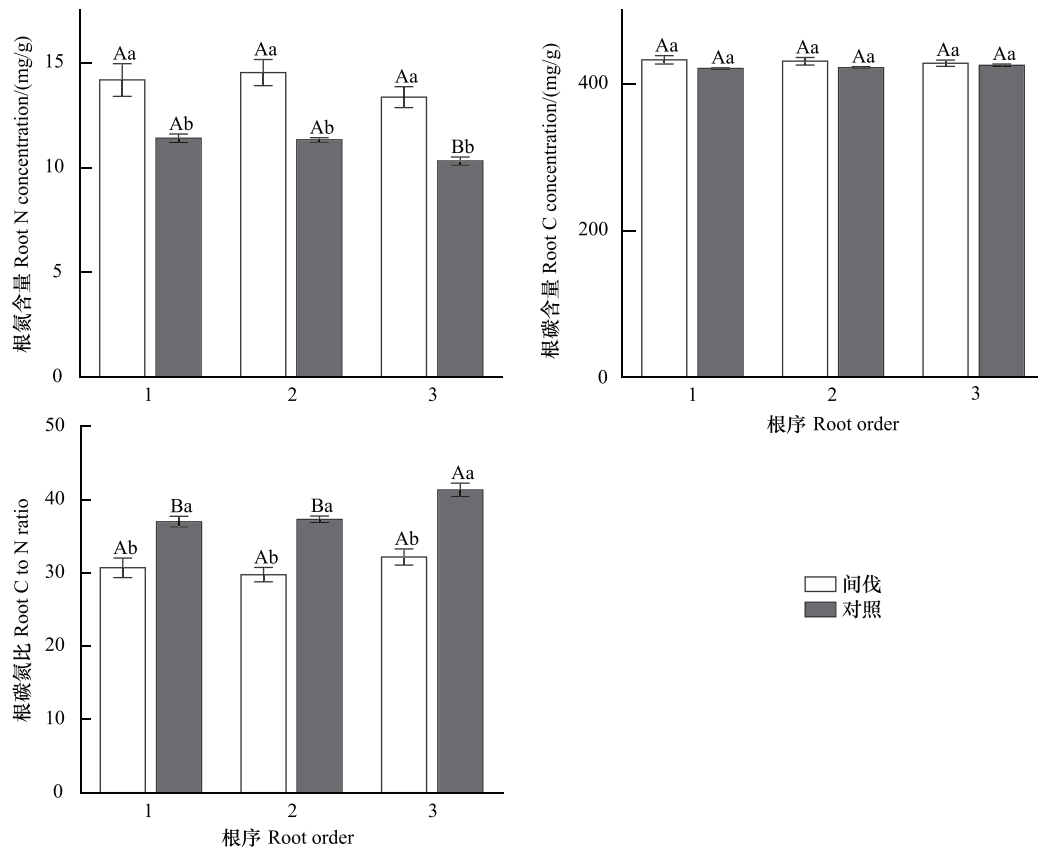


图3 间伐与对照处理下红松1—3级根的氮含量、碳含量与碳氮比

Fig.3 N concentration, C concentration and C to N ratio of the first three order roots of *Pinus koraiensis* under thinning and control treatments

不同大写字母代表相同处理下不同根序间存在显著差异,不同小写字母代表相同根序下不同处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)

伐能够增强红松吸收根的营养吸收能力与代谢速率。同时根据根经济学谱,较高的根氮含量意味着植物在养分获取策略上更偏向于机会主义觅食策略^[5],说明间伐使红松根系能更快对环境资源的变化做出响应,更适宜在资源丰富的环境下生存^[34, 37]。这可能同样是由于间伐通过降低林分郁闭度,改善林内环境,导致红松提高根系养分吸收能力并改变资源获取策略,为快速生长提供养分支持。

3.4 吸收根功能性状之间的联系

本研究内,红松吸收根功能性状间存在紧密的联系,且明显存在两个相互独立的吸收根功能性状维度。Axis1 主要为皮层厚度与中柱半径比、根氮含量与中柱直径的负相关关系。这是由于皮层细胞具有较高的代谢速率,需要较高的氮含量以维持生理活性,而中柱氮含量较低^[19],因此细根内皮层厚度与皮层占比增加会导致根氮含量增加。而根直径与皮层厚度和中柱直径均无明显关系,可能是由于根直径同时受到皮层与中柱的影响,皮层厚度与中柱直径相反方向的变化导致根直径与二者的分析结果并不明显。此外,较高的皮层厚度与中柱半径比、根氮含量与皮层厚度能反映根系养分吸收能力强,代谢速率快,寿命短^[19, 21, 37],这代表植物的机会主义觅食策略,根系能够对资源变化做出快速生长响应,适合在资源丰富的环境下生存^[34, 37]。而较高的中柱直径代表根系养分运输能力强,代谢速率低,寿命长^[19, 21],这代表植物的保守主义觅食策略,其根系具有较强的竞争能力,适合资源匮乏且竞争激烈的环境^[34, 37]。这说明 Axis1 代表机会主义觅食策略与保守主义觅食策略之间的权衡。Axis2 主要为比根长、比根面积与根组织密度的负相关关系。比根长与比根面积代表根系土壤探索能力,根组织密度代表根系寿命,且三者均反映植物根系碳资源投入的回报率^[5, 21, 37]。这一维度可能是由于无论间伐与对照处理下吸收根随着根序增加,次生发育增加,根系养分吸收能力减弱,运输能力

增强,碳资源投入的回报率下降导致^[1,19]。这与 Wang 等^[13]对杉木的研究结果类似。间伐处理的吸收根主要分布在机会主义觅食策略一侧,而对照处理的吸收根主要分布在保守主义觅食策略一侧,说明间伐能够改变红松吸收根地下资源获取策略,适应资源丰富环境,提高养分吸收能力,为红松生长提供养分基础。

4 结论

本研究结果表明,间伐显著改变了红松吸收根解剖结构与化学性状,增大皮层厚度、皮层厚度与中柱半径比、根氮含量,减小中柱直径与根碳氮比,而对吸收根形态特征无显著影响。根据主成分分析,吸收根功能性状间存在两个独立的维度,一个维度代表植物机会主义觅食策略与保守主义觅食策略的权衡(皮层厚度与中柱半径比和根氮含量-中柱直径),另一个维度可能是由于吸收根随根序增加次生发育增加引起的(比根长与比根面积-根组织密度)。并且间伐处理下吸收根偏向机会主义觅食策略一侧,说明间伐改变了红松地下资源获取策略,并提高吸收根养分吸收能力,这可能是由于间伐改善林内环境,促进红松生长,养分需求增加,促使吸收根养分吸收能力增加并适应资源丰富环境。本研究结果揭示了间伐对红松吸收根功能性状的影响,能够为红松阔叶混交林的经营管理与生产力提高提供科学依据,同时进一步探究吸收根功能性状间的联系,对揭示植物地下资源获取策略对外界因素的响应与调节机制具有重要意义。

参考文献 (References):

- [1] McCormack M L, Dickie I A, Eissenstat D M, Fahey T J, Fernandez C W, Guo D L, Helmisaari H S, Hobbie E A, Iversen C M, Jackson R B, Leppälampi-Kujansuu J, Norby R J, Phillips R P, Pregitzer K S, Pritchard S G, Rewald B, Zadworny M. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 2015, 207(3): 505-518.
- [2] 王政权, 郭大立. 根系生态学. *植物生态学报*, 2008(6): 1213-1216.
- [3] Hodge A. The plastic plant; root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 2004, 162(1): 9-24.
- [4] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. *植物生态学报*, 2007(1): 150-165.
- [5] Bergmann J, Weigelt A, van der Plas F, Laughlin D C, Kuyper T W, Guerrero-Ramirez N, Valverde-Barrantes O J, Bruehlheide H, Freschet G T, Iversen C M, Kattge J, McCormack M L, Meier I C, Rillig M C, Roumet C, Semchenko M, Sweeney C J, van Ruijven J, York L M, Mommer L. The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. *Science Advances*, 2020, 6(27): eaba3756.
- [6] Trentini C P, Campanello P I, Villagra M, Ritter L, Ares A, Goldstein G. Thinning of loblolly pine plantations in subtropical Argentina: impact on microclimate and understory vegetation. *Forest Ecology and Management*, 2017, 384: 236-247.
- [7] Lei L, Xiao W F, Zeng L X, Frey B, Huang Z L, Zhu J H, Cheng R M, Li M H. Effects of thinning intensity and understory removal on soil microbial community in *Pinus massoniana* plantations of subtropical China. *Applied Soil Ecology*, 2021, 167: 104055.
- [8] Xu M P, Liu H Y, Zhang Q, Zhang Z J, Ren C J, Feng Y Z, Yang G H, Han X H, Zhang W. Effect of forest thinning on soil organic carbon stocks from the perspective of carbon-degrading enzymes. *CATENA*, 2022, 218: 106560.
- [9] Yu J T, Zhang X N, Xu C Y, Hao M H, Choe C, He H J. Thinning can increase shrub diversity and decrease herb diversity by regulating light and soil environments. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 948648.
- [10] Houtmeyers S, Brunner A. Individual tree growth responses to coinciding thinning and drought events in mixed stands of Norway spruce and Scots pine. *Forest Ecology and Management*, 2022, 522: 120447.
- [11] Qu Y C, Wang H C, Dean T J, Zhang J G, Zhang X Q. Growth dominance and growth efficiency in response to thinning treatments in Chinese fir

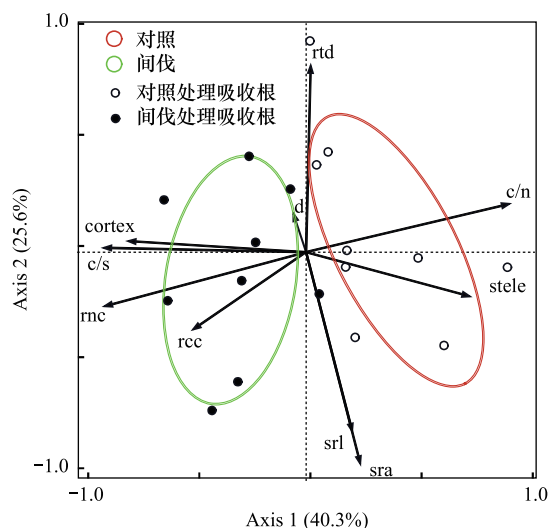


图4 红松吸收根功能性状的主成分分析

Fig.4 Principal component analysis of absorptive fine root functional traits of *Pinus koraiensis*

rtd:根组织密度 Root tissue density; d:根直径 Root diameter; srl:比根长 Specific root length; sra:比根面积 Specific root area; c/n:根碳氮比 Root C to N ratio; stele:中柱直径 Stele diameter; cortex:皮层厚度 Cortical thickness; c/s:皮层厚度与中柱半径比 Cortical thickness to stele radius ratio; mnc:根氮含量 Root N concentration; rcc:根碳含量 Root C concentration

- plantations with long-term spacing trials. *Forest Ecology and Management*, 2022, 521: 120438.
- [12] Zhao J H, Sun X D, Wang D, Wang M Q, Li J J, Wang J, Guan Q W. Responses of fine root morphological and chemical traits among branch orders to forest thinning in *Pinus massoniana* plantations. *Forests*, 2024, 15(3): 495.
- [13] Wang Z H, Liu M, Chen F, Li H B. Variation in fine root traits with thinning intensity in a Chinese fir plantation insights from branching order and functional groups. *Scientific Reports*, 2021, 11(1): 22710.
- [14] Zhao F Q, He H S, Dai L M, Yang J. Effects of human disturbances on Korean pine coverage and age structure at a landscape scale in Northeast China. *Ecological Engineering*, 2014, 71: 375-379.
- [15] Yu D P, Zhou L, Zhou W M, Ding H, Wang Q W, Wang Y, Wu X Q, Dai L M. Forest management in Northeast China: history, problems, and challenges. *Environmental Management*, 2011, 48(6): 1122-1135.
- [16] Sun Y R, Zhu J J, Sun O J, Yan Q L. Photosynthetic and growth responses of *Pinus koraiensis* seedlings to canopy openness: implications for the restoration of mixed-broadleaved Korean pine forests. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, 129: 118-126.
- [17] Li X N, Wang Y H, Yang Z H, Liu T, Mu C C. Photosynthesis adaption in Korean pine to gap size and position within *Populus davidiana* forests in Xiaoxing'anling, China. *Journal of Forestry Research*, 2022, 33(5): 1517-1527.
- [18] 韩丽冬, 牟长城, 张军辉. 透光抚育对长白山阔叶红松林冠下红松光合作用的影响. *东北林业大学学报*, 2016(4): 38-40.
- [19] Guo D L, Xia M X, Wei X, Chang W J, Liu Y, Wang Z Q. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytologist*, 2008, 180(3): 673-683.
- [20] Pregitzer K S, DeForest J L, Burton A J, Allen M F, Ruess R W, Hendrick R L. Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 2002, 72(2): 293-309.
- [21] Freschet G T, Pagès L, Iversen C M, Comas L H, Rewald B, Roumet C, Klimešová J, Zadworny M, Poorter H, Postma J A, Adams T S, Bagniewska-Zadworna A, Bengough A G, Blancaflor E B, Brunner I, Cornelissen J H C, Garnier E, Gessler A, Hobbie S E, Meier I C, Mommer L, Picon-Cochard C, Rose L, Ryser P, Scherer-Lorenzen M, Soudzilovskaia N A, Stokes A, Sun T, Valverde-Barrantes O J, Weemstra M, Weigelt A, Wurzbürger N, York L M, Batterman S A, de Moraes M G, Janeček Š, Lambers H, Salmon V, Tharayil N, McCormack M L. A starting guide to root ecology: strengthening ecological concepts and standardising root classification, sampling, processing and trait measurements. *New Phytologist*, 2021, 232(3): 973-1122.
- [22] Rieger M, Litvin P. Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50(331): 201-209.
- [23] Zadworny M, McCormack M L, Mucha J, Reich P B, Oleksyn J. Scots pine fine roots adjust along a 2000-km latitudinal climatic gradient. *New Phytologist*, 2016, 212(2): 389-399.
- [24] Brundrett M C. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *The New Phytologist*, 2002, 154(2): 275-304.
- [25] Li T Y, Ren J J, He W C, Wang Y, Wen X C, Wang X, Ye M T, Chen G, Zhao K J, Hou G R, Li X W, Fan C. Anatomical structure interpretation of the effect of soil environment on fine root function. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 993127.
- [26] Zhang X, Xing Y J, Wang Q G, Yan G Y, Wang M, Liu G C, Wang H L, Huang B B, Zhang J H. Effects of long-term nitrogen addition and decreased precipitation on the fine root morphology and anatomy of the main tree species in a temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 2020, 455: 117664.
- [27] Zhao C H, Su N E, Wang H, Xing H L, Shen H L, Yang L. Effects of thinning on soil nutrient availability and fungal community composition in a plantation medium-aged pure forest of *Picea koraiensis*. *Scientific Reports*, 2023, 13(1): 2492.
- [28] Wang Z B, Yang H J, Wang D H, Zhao Z. Response of height growth of regenerating trees in a *Pinus tabulaeformis* Carr. plantation to different thinning intensities. *Forest Ecology and Management*, 2019, 444: 280-289.
- [29] Noguchi K, Han Q M, Araki M G, Kawasaki T, Kaneko S, Takahashi M, Chiba Y. Fine-root dynamics in a young hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) stand for 3 years following thinning. *Journal of Forest Research*, 2011, 16(4): 284-291.
- [30] Wang P, Diao F W, Yin L M, Huo C F. Absorptive roots trait plasticity explains the variation of root foraging strategies in *Cunninghamia lanceolata*. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, 129: 127-135.
- [31] Wambsganss J, Freschet G T, Beyer F, Goldmann K, Prada-Salcedo L D, Scherer-Lorenzen M, Bauhus J. Tree species mixing causes a shift in fine - root soil exploitation strategies across European forests. *Functional Ecology*, 2021, 35(9): 1886-1902.
- [32] Förster A, Hertel D, Werner R, Leuschner C. Belowground consequences of converting broadleaf to conifer forest: comparing the fine root systems of European beech and Scots pine. *Forest Ecology and Management*, 2021, 496: 119457.
- [33] Cheng L, Chen W L, Adams T S, Wei X, Li L, McCormack M L, DeForest J L, Koide R T, Eissenstat D M. Mycorrhizal fungi and roots are complementary in foraging within nutrient patches. *Ecology*, 2016, 97(10): 2815-2823.
- [34] Ma Z Q, Guo D L, Xu X L, Lu M Z, Bardgett R D, Eissenstat D M, McCormack M L, Hedin L O. Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 2018, 555(7694): 94-97.
- [35] 韩梦豪, 李俊杰, 王磊, 刘晴虞, 关庆伟. 间伐对马尾松不同根序细根化学组分的影响. *森林与环境学报*, 2023(4): 337-345.
- [36] 王祖华, 李瑞霞, 关庆伟. 间伐对杉木不同根序细根形态、生物量和氮含量的影响. *应用生态学报*, 2013, 24(6): 1487-1493.
- [37] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.