



论文

古田山亚热带常绿阔叶林粗根空间分布特征及
影响因子分析——探地雷达途径闫慧^{①②③}, 董心亮^{①②}, 冯刚^{①②}, 张守仁^{①*}, Mucciardi Anthony^④

① 中国科学院植物研究所, 植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093;

② 中国科学院大学, 北京 100049;

③ 内蒙古林业监测规划院, 呼和浩特 010020;

④ TreeRadar, Inc., Silver Spring, MD 20910, USA

* 联系人, E-mail: zsr@ibcas.ac.cn

收稿日期: 2013-03-20; 接受日期: 2013-07-04

国家自然科学基金(批准号: 31170457, 30710103907)资助项目

摘要 粗根在森林生态系统内扮演重要角色, 粗根空间分布不仅与环境因素有关还受到生物因素的影响, 根系密度可以在一定程度上反映森林群落地下生长及种间竞争情况. 根系研究一直是生态学领域极具挑战性的工作, 传统的挖掘法具有费时、费力、破坏样地、不能连续测定等缺点. 在自然保护区, 原则上禁止使用破坏性取样方法进行研究. 因此, 应用非破坏性方法进行森林粗根研究具有重要的实践意义. 应用探地雷达技术, 对古田山自然保护区 24 公顷监测样地内山脊、山坡、山谷 3 种生境及胸径大于 50 cm 优势树种甜槠、木荷的地下粗根密度进行研究. 结果发现: (i) 探地雷达探测 3 种生境粗根密度均值为 88.04 roots/m². 粗根主要集中在地表 0~40 cm 土层范围, 土壤深度增加, 粗根密度迅速下降. 粗根密度集中于树种周围, 较开阔样地或距树木一定距离处粗根密度较低; (ii) 山脊、山坡、山谷间总粗根密度差异显著, 山脊、山谷粗根密度大于山坡; 优势种甜槠粗根密度大于木荷. 直径>3 cm 的粗根在山谷分布数量显著大于山坡、山脊, 该部分粗根在 20~40 cm 土层密度值最大; (iii) 粗根密度随树种丰富度的增加而显著降低, 优势树种甜槠、青冈、马尾松个体数对粗根分布有影响显著; (iv) 0~40 cm 是粗根的“基础分布层”, 大部分粗根分布于此范围, 粗根密度均值为 84.18 roots/m², 与地形变化、树种丰富度、稀疏树种丰富度、地上树木密度均没有显著回归关系; 40~60 cm 土层, 环境与生物因素均会影响粗根密度的大小, 是森林根系减小空间重叠、邻根干扰、缓解竞争压力的“潜在分布层”. 研究表明, 应用探地雷达技术可以实现对粗根空间分布及影响因子较准确、有效的非破坏性研究.

关键词探地雷达
粗根密度
粗根空间分布
环境生物因素

引用格式: 闫慧, 董心亮, 冯刚, 等. 古田山亚热带常绿阔叶林粗根空间分布特征及影响因子分析——探地雷达途径. 中国科学: 生命科学, 2013, 43: 788–798
英文版见: Yan H, Dong X L, Feng G, et al. Coarse root spatial distribution determined using a ground-penetrating radar technique in a subtropical evergreen broad-leaved forest, China. Sci China Life Sci, 2013, 56, in press

粗根(直径 >0.5 cm)在森林生态系统中扮演重要角色. Stover 等人^[1]通过添加 CO_2 实验证实, 植物体内多余碳会成比例存储在粗根中. 大于 75% 的粗根生物量集中分布在直径大于 2 cm 的较大粗根中^[2]. 但是由于研究手段的局限性, 有关这部分粗根空间分布的研究常被忽视或简单化处理^[3,4].

一直以来, 由于挖掘法直观性强、结果可靠而被广泛用在粗根空间分布的研究中. Gale 等人^[5]综合全球 250 多个运用挖掘法进行根系研究的实例, 对不同树种根系垂直分布特征进行分析, 发现冻土地带、寒温带针叶林和温带草原地区植被根系分布剖面较浅, 约有 80%~90%集中于地表 30 cm 土层, 而沙漠和温带针叶林地区植被根系分布较深, 约 50%集中于地表 30 cm 土层中. 李丽红^[6]对纯杉木林的研究发现, 在表层土壤 0~10 cm 范围内粗根分布数量较少, 随着土壤深度的增加, 粗根数量也迅速增多, 并在土层 20~30 cm 处粗根密度达到最大值. 但是李燕燕和樊后保^[7]发现, 纯林中马尾松根系的粗根主要分布在 40 cm 以下的土层中. 因此, 以上运用挖掘法研究粗根分布, 根系集中在地下 0~60 cm 范围, 在此范围内粗根分布可能集中在 30 cm 以上, 也可能在 30~60 cm 处. 根系分布特征除了垂直分布还具有明显的水平分布特征. 张俊娥等人^[8]研究发现, 根系主要分布于 20~40 cm 土壤范围内, 同时根系水平分布梯度明显. 但是运用挖掘法实现对植物根系的研究并不理想, 因为挖掘法损伤植物根系、损坏植物周边环境, 在一定程度上限制了研究的内容和范围.

根系的生长和分布离不开环境因素的影响, 由于根系的形态、分布特征可以直接反映植物对环境因子的适应状况^[9], 环境因素如土壤的物化性质、地形变化等均会对根系空间分布产生影响^[10]. 任安芝和高玉葆^[11]对在 3 种不同沙地生境中黄柳灌丛的根系分布特征进行了研究, 发现粗根(≥ 5 mm)分布与土壤的水分含量、土壤容重具有显著相关性. 植物根系空间分布除受环境因素影响外, 还可能受到相邻植物个体、地上树木密度、树木胸径大小等生物因素的影响. 根密度可以较好地体现植物地下种内与种间的竞争情况^[12]. 混交林树种粗根空间分布特征与纯林状态下相比, 相邻个体粗根分布的范围会发生变化, 由此实现土壤空间的充分利用, 因此混交林内粗根总量明显增加^[13], 可达到纯林粗根总量的 1.3 倍^[6]. 对马尾松纯林、混交林根分布特征研究也发现, 纯林

中马尾松的粗根主要分布在 40 cm 以下土层, 但是混交林内马尾松粗根垂直分层现象明显, 粗根主要分布于 0~20 cm 和大于 60 cm 这两个土层范围^[7]. 另外, 根的形态、密度与植物体内的养分浓度、地上树木密度有很大关系^[14]. 根密度与树木大小同样具有相关性, 并且在不同的土层范围内是普遍存在的^[10,15]. 这些研究显示, 环境因素、生物因素均能在一定程度上影响植物根系的生长和分布. 分析这些生物和非生物因子对植物根系分布的影响对于深入理解根系的空間特征具有重要作用.

近年来, 探地雷达(ground penetrating radar, GPR)逐渐被用于粗根的研究, 它根据地下物体电阻率的不同, 在具有电性差异的界面发生反射, 根据反射波的波形、振幅强度和时间的变化来推断地下物体的空间位置、结构、形态和埋藏深度^[16,17]. 运用探地雷达技术进行粗根的研究, 可以减少研究过程中对植物及环境的破坏, 实现粗根的重复性测量, 同时由于探地雷达扫描取样面积大故其数据代表性也较强. 探地雷达已可以在森林土壤中非破坏性成功定位根的存在, 因此它是非破坏性、较准确研究粗根的一种有效方法^[18,19]. 但目前地下生态学领域运用探地雷达技术研究粗根空间分布并进一步分析环境因素、生物因素对粗根空间分布影响的研究还较为少见.

地下生态学研究数据缺乏, 其中粗根的研究是地下生态学研究的热点也是难点, 因此, 运用探地雷达技术对森林生态系统粗根空间分布进行研究, 旨在非破坏性探究森林生态系统地下粗根的空间分布特征并进一步分析影响粗根空间分布的环境因素与生物因素, 为森林生态系统粗根的研究提供实验依据. 同时在探地雷达技术的应用方面, 探讨改进野外粗根的研究方法, 实现对粗根较准确、有效的非破坏性测量.

1 研究地区与方法

1.1 研究地区自然概况

古田山自然保护区位于浙江省衢州市开化县西北部地区, 总面积 8107 hm^2 , 地理坐标北纬 $29^\circ 10' 19.4'' \sim 29^\circ 17' 41.4''$, 东经 $118^\circ 03' 49.7'' \sim 118^\circ 11' 12.2''$, 属中国亚热带季风气候区. 年均温 15.3°C , 生长期总积温 5221.5°C , 无霜期约 250 天, 年均降雨量 1963.7 mm.

山体以花岗岩为主, 土壤基本由母岩风化形成, 主要分为红壤、黄红壤、红黄壤和沼泽土 4 种类型. 自然保护区内优势树种有甜槠(*Castanopsis eyrei*)、木荷(*Schima superba*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、虎皮楠(*Daphniphyllum oldham*)、石栎(*Lithocarpus glaber*)、短柄枹栎(*Quercus glandulifera*)等^[20].

1.2 研究方法

(1) 探地雷达根系探测原理. TerraSIRch™探地雷达系统(Geophysical Survey Systems, Inc., Salem, New Hampshire, USA)由 SIR-3000(Subsurface Interface Radar)计算机控制系统及 900 mHz(Model 3101B)雷达信号发射系统组成, 雷达图像分析软件为 TreeWin(TreeRadar Inc., USA). 900 mHz 雷达系统地下探测深度可达 1 m, 根系分辨率 ≥ 1.5 cm.

探地雷达是针对地下物体含水量不同而进行探测和信号记录的系统. 当根系含水量高于土壤基质时, 两物质边界会产生较大的反射信号, 含水量越高, 图像亮度越高(TreeWin 雷达图像分析软件). 因此, 根据根系波形的变化规律, 可定位单个粗根在雷达图像的存在, 同时, 通过测量雷达信号进出根系的距离, 利用已建立的根系实际直径与雷达测量直径的

拟合方程, 将雷达信号测量距离转换成实际根直径:
 $Y_{\text{实际直径}}=0.1127X_{\text{测量直径}}+0.1102, R^2=0.5697$.

按照雷达的物理学原理, 雷达辐射进入土壤介质形成椭圆形底面的锥体, 粗根系大面积的探测是通过雷达探测系统扫描移动实现的, 由于探地雷达每隔 5 mm 自动记录电磁波信号的变化, 所以根据每条已知扫描线的长度、地下有效探测宽度(椭圆形锥体的短轴长度)可计算单位面积粗根的数量, 即粗根分布密度.

(2) 不同生境粗根空间分布. 由古田山 24 公顷监测样地的地形图可以看出样地有明显两条山脊(图 1), 本研究即选择在 24 公顷监测样地内较大山脊进行. 从北向南沿山脊每隔水平距离 80 m 确定 10 m $\times$ 10 m 样方一个, 监测样地南北水平距离长 400 m, 共确定 5 个山脊实验样方, 且样方间海拔逐渐降低. 根据等高线图设置与每个山脊样方具有相同海拔的 5 个山坡及山谷样方(图 1). 实验前记录样方存在位置, 使用探地雷达进行长 10 m 的扫描, 每两条扫描线间隔 1 m, 即每个 10 m $\times$ 10 m 样方内共有 10 个雷达扫描文件.

(3) 不同胸径树木粗根空间分布. 根据古田山自然保护区 24 公顷监测样地 2005 年森林清查数据, 胸径大于 50 cm 的优势树种甜槠总数为 106 棵,

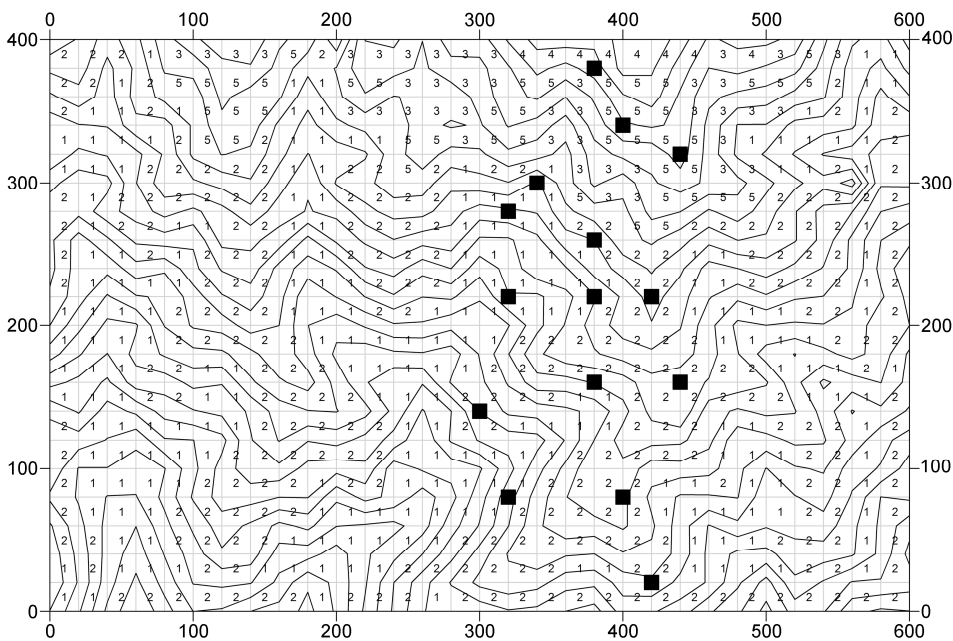


图 1 古田山大样地 3 种生境(山脊、山坡、山谷)15 个测定样方分布图
图内数字代表不同生境类型

木荷总数为 32 棵. 考虑雷达扫描过程对平坦地面状况的需求及林下灌木、草本对实验的影响, 共选取 23 棵植物进行探地雷达扫描实验, 其中甜槠 14 棵, 木荷 9 棵.

单棵树木雷达扫描线的确定是由紧靠基径的两条扫描线开始, 分别逐渐向外扩增, 每条扫描线长 3 m, 每两条扫描线间隔 0.5 m, 即每棵树根系扫描面积为 3 m×3 m, 共 6 根雷达扫描线. 上述测定在 2011 年 7~10 月完成.

1.3 数据分析与处理

利用 TreeWin 软件分析每条扫描文件, 得出根系密度值. 每个实验样方内(10 m×10 m, 3 m×3 m)所有扫描线根密度的平均值作为该样方的粗根密度值; 10 m×10 m 实验样方随机挑选 5 个扫描线进行根系直径的测量.

应用一般线性模型两因素方差分析, 比较海拔梯度(海拔 1 平均海拔高度为 204.076 m、海拔 2 为 180.987 m, 海拔 3 为 154.038 m, 海拔 4 为 124.236 m, 海拔 5 为 102.928 m)与生境(山脊、山坡、山谷)两因素及交互作用对粗根密度的影响. 另外, 应用一般线性模型两因素方差分析, 比较不同海拔地下粗根密度在 3 个土层(0~20, 20~40 及 40~60 cm)的空间分布情况, 不同生境地下粗根密度在 3 个土层(0~20, 20~40 及 40~60 cm)的空间分布情况.

对古田山监测样地地形因子(平均海拔、凹凸度、坡度、坡向)数据在 10 m×10 m 尺度进行主成分分析(principal component analysis, PCA), 得到能够代表地形因子的主要成分, 应用一般线性模型两因素方差分析检验环境因素的主要成分在生境和海拔间的差异, 分析粗根密度与环境因子主要成分的线性回归关系.

根据古田山自然保护区 24 公顷监测样地森林资源清查数据, 提取优势树种甜槠、木荷、短柄枹栎、青冈、马尾松在各 10 m×10 m 探地雷达扫描实验样地内的分布数量, 得到每个 10 m×10 m 样方内的树种丰富度、稀疏树种丰富度(rarefied tree richness)^[21]及树木密度值. 应用一般线性模型无重复的两因素方差分析, 比较优势树种个体数、树种丰富度、稀疏树种丰富度、树木密度在生境、海拔两因素间的差异情况, 检验粗根密度与优势树种个体数、树种

丰富度、稀疏树种丰富度、树木密度的一般线性回归关系的显著性. 对 23 棵树地下粗根密度及其胸径大小进行一般线性回归分析.

方差分析, 线性回归分析在 SPSS 软件中完成, 样地环境因子和生物因子的计算在 R^[22]中完成, 处理间差异用 Duncan 多重比较实现, 图形绘制应用 SigmaPlot 10.0 完成.

2 结果与分析

2.1 粗根密度

(1) 不同生境粗根密度. 探地雷达探测不同生境地下粗根密度平均为 88.04 roots/m², 其中, 山脊、山坡和山谷的地下平均粗根密度分别为 94.98, 79.58 和 89.56 roots/m², 3 个生境粗根密度间的差异达到极显著水平($P<0.001$), 山坡地下粗根密度极显著低于山脊和山谷(图 2A).

0~20, 20~40 和 40~60 cm 3 个土壤范围内粗根密度差异极显著($P<0.001$), 约有 95.61%的粗根分布在 0~40 cm 土层内(图 2B). 生境间粗根密度在 0~20 cm 土层差异不显著, 随着土壤深度的逐渐加深, 3 个生境的粗根密度差异达到极显著水平, 且山脊的粗根密度均极显著大于山坡和山谷.

图 2C 所示, 海拔高度由 1~5 逐渐降低(海拔 1 平均海拔高度为 204.076 m、海拔 2 为 180.987 m, 海拔 3 为 154.038 m, 海拔 4 为 124.236 m, 海拔 5 为 102.928 m)的情况下, 粗根密度值在 93.4226~79.3547 roots/m² 范围内变化, 低海拔(海拔 5)粗根密度值显著低于其他较高海拔的密度值($P<0.05$).

5 个海拔 0~40 cm 土层的粗根密度极显著($P<0.001$)大于 40~60 cm 土层粗根密度. 每个土层内, 海拔间粗根密度差异均达到显著水平($P<0.05$)(图 2D).

生境与海拔之间存在极显著($P<0.001$)的交互作用, 方差分析效应量输出结果显示, 生境对粗根密度变异的解释量(eta-Square)比海拔对其的解释量高(图 2E). 较高海拔(海拔 2 和 3), 山脊粗根密度均大于山坡、山谷粗根密度; 较低海拔(海拔 5), 山谷粗根密度显著大于山脊和山坡.

上述探测粗根按直径划分为 1~2, 2~3 和 >3 cm 3 个直径级, 直径 3 cm 以上粗根在山谷分布数量显著

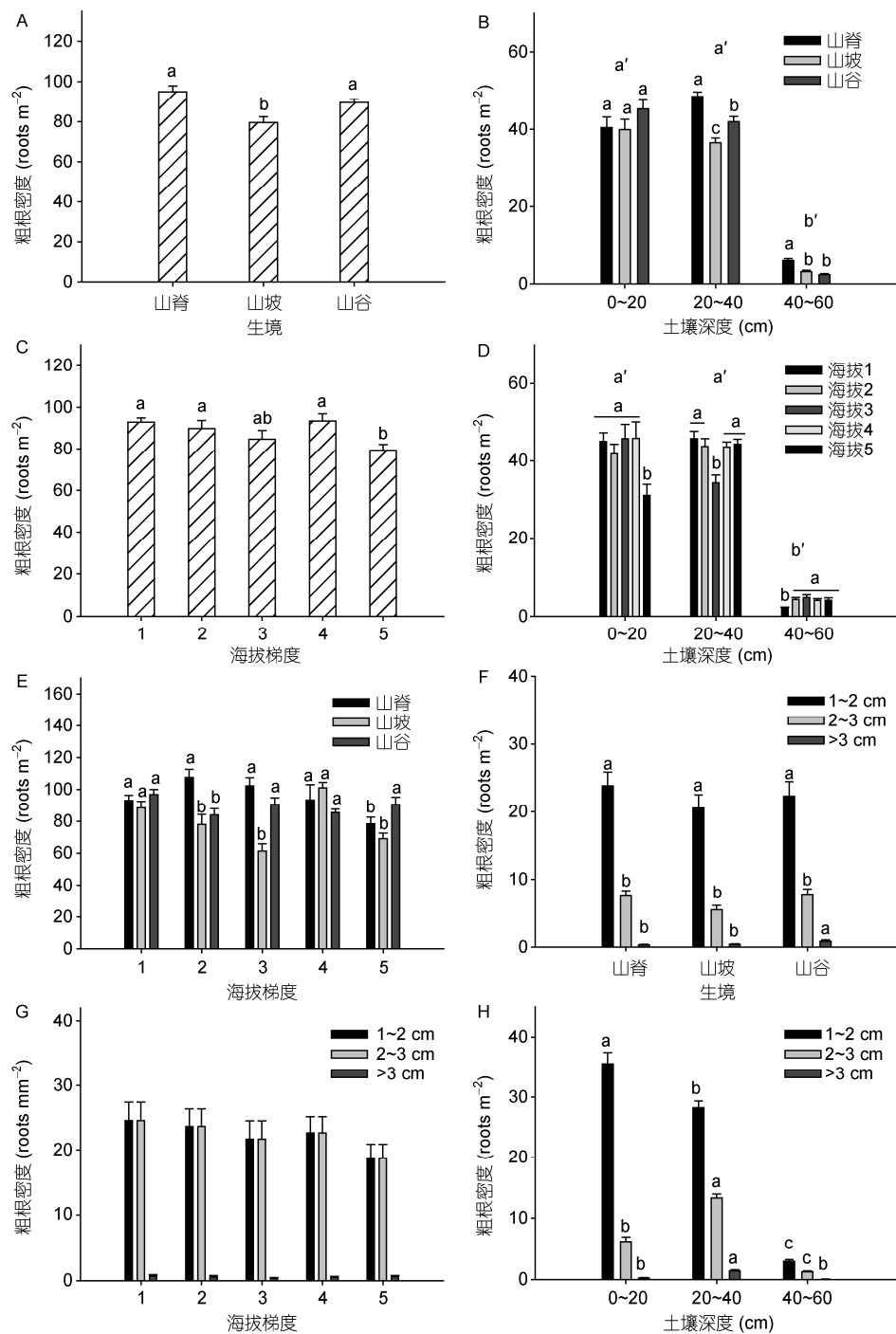


图2 生境、海拔和土壤深度对粗根密度的影响

A~D: 不同生境、不同海拔地下粗根密度差异及空间分布特征(a~c 示每个土层内多重比较差异, a'和 b'示土层间多重比较差异, $P<0.05$); E: 生境与海拔交互作用对粗根密度的影响(小写字母示多重比较差异, $P<0.05$); F~H: 生境、海拔、土壤深度对不同直径粗根密度的影响(小写字母示同直径级根密度多重比较差异, $P<0.05$)

大于山坡、山脊($P<0.05$), 不同直径级的粗根密度在5个海拔梯度间的差异均不显著($P>0.05$). 生境与海拔

交互作用对不同直径级根系的分布影响不显著($P>0.05$)(图 2F 和 G).

土壤深度对不同直径级根系空间分布影响显著 ($P<0.05$), 直径 1~2 cm 根系在 0~20 cm 土层分布数量显著大于下层土壤分布数量 ($P<0.05$), 直径 3 cm 以上粗根的分布密度在地下 20~40 cm 土层达到最大值 ($P<0.05$)(图 2H).

(2) 不同胸径树木的粗根密度. 甜槠、木荷 0~60 cm 土层平均粗根密度为 105.94 roots/m², 甜槠粗根密度为 108.56 roots/m², 木荷粗根密度为 102.00 roots/m², 二者差异不显著 ($P>0.05$).

两树种地下粗根的 52.35% 分布于 0~20 cm 土层, 39.38% 分布于 20~40 cm 土层, 8.28% 分布于 40~60 cm 土层, 各土层间粗根密度差异极显著 ($P<0.001$). 较深层土壤中, 甜槠粗根密度显著大于木荷(图 3).

2.2 粗根密度与环境因子关系

地形因子 10 m×10 m 尺度主成分分析结果见表 1, 第一轴解释量高达 96.96%, 从地形变量的 4 个因子中挑选平均海拔(mean elevation)及坡度(slope)进行数据分析.

地形 PCA 提取结果及平均海拔在生境及海拔梯度间的差异均达到极显著水平 ($P<0.001$)(表 2), 3 个生

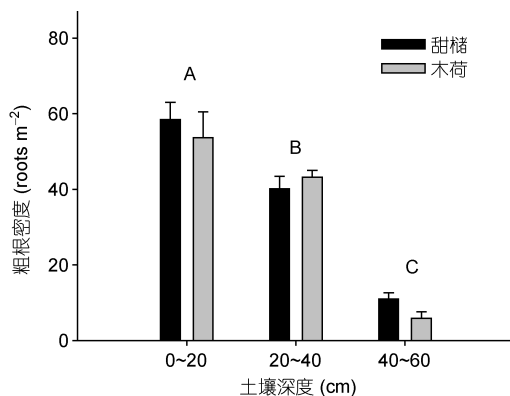


图 3 甜槠、木荷地下粗根密度空间分布特征
A~C 表示土层间多重比较差异, $P<0.05$

表 1 地形因子 10 m×10 m 尺度主成分分析结果

	PC1	PC2	PC3
平均海拔	-12.820	-0.057	-0.008
凹凸度	0.031	0.736	-0.630
坡度	0.368	-2.037	-0.228
坡向	-0.016	-0.044	0.015
特征值	1992.966	56.907	5.449
信息百分比	0.970	0.028	0.003
累计百分比	0.970	0.997	0.99995

境间坡度差异极显著 ($P<0.01$).

调查样地内各土层、各根径级的粗根密度与地形 PCA 总提取结果的线性回归关系均不显著(表 3). 0~40 cm 土层, 平均海拔、坡度与粗根密度的线性回归不显著 ($P>0.05$). 40~60 cm 土层坡度对粗根密度变化的解释量为 23.2%, 粗根密度随坡度增加而显著增加 ($P<0.05$).

2.3 粗根密度与生物因子关系

(1) 树种丰富度与树木密度. 树种丰富度在生境及海拔间差异达到显著水平 ($P<0.05$), 排除个体数量对树种丰富度结果的影响, 生境间稀疏树种丰富度差异极显著 ($P=0.002$). 此外, 稀疏树种丰富度在海拔间差异不显著 ($P>0.05$), 地上树木密度在生境及海拔间的差异均不显著 ($P>0.05$)(表 4).

0~40 cm 土层粗根密度与树种丰富度、稀疏树种丰富度及地上树木密度线性回归关系均未达到显著水平 ($P>0.05$)(表 5). 40~60 cm 土层粗根密度与树种丰富度、稀疏树种丰富度均呈显著负线性回归关系

表 2 地形特征在不同生境、海拔间的差异^{a)}

	F 值	地形	平均海拔	坡度
生境	54.180 **		53.257 **	8.961 **
海拔	75.895 **		75.068 **	0.341 ns

a) ns: $P>0.05$; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$

表 3 不同土层、不同直径粗根密度与地形特征的一般线性回归关系^{a)}

土壤深度与根直径/ 调整后决定系数	地形	平均海拔	坡度
0~20 cm	-0.054 ns	-0.054 ns	-0.075 ns
20~40 cm	-0.063 ns	-0.063 ns	-0.030 ns
40~60 cm	-0.044 ns	-0.043 ns	0.232 *
1~2 cm	-0.013 ns	-0.014 ns	0.006 ns
2~3 cm	-0.062 ns	-0.062 ns	-0.069 ns
>3 cm	-0.024 ns	-0.025 ns	0.191 ns
总粗根密度	-0.076 ns	-0.076 ns	0.014 ns

a) ns: $P>0.05$; *: $P<0.05$

表 4 树种丰富度与树木密度在不同生境、海拔 10 m×10 m 样方内差异性分析^{a)}

F 值	丰富度	稀疏丰富度	树木密度
生境	7.514 *	14.422 **	0.338 ns
海拔	4.609 *	0.852 ns	2.518 ns

a) ns: $P>0.05$; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$

表 5 不同土层、直径粗根密度与树种丰富度、树木密度的一般线性回归分析^{a)}

土壤深度与根直径/ 调整后决定系数	丰富度	稀疏丰富度	树木密度
0~20 cm	-0.004 ns	-0.052 ns	-0.072 ns
20~40 cm	0.023 ns	0.013 ns	-0.055 ns
40~60 cm	0.523 ***	0.298 *	0.078 ns
1~2 cm	-0.072 ns	-0.076 ns	-0.062 ns
2~3 cm	-0.077 ns	0.026 ns	0.005 ns
>3 cm	-0.023 ns	0.092 ns	-0.072 ns
总粗根密度	-0.065 ns	-0.047 ns	-0.070 ns

a) ns: $P>0.05$; *: $P<0.05$; ***: $P<0.001$

($P<0.05$)(图 4). 树种丰富度在 40~60 cm 土层对粗根密度变化的解释量高达 52.3%, 稀疏树种丰富度对粗根变化的解释量为 29.8%. 不同直径级粗根密度与物种丰富度、稀疏丰富度以及树木密度线性回归不显著

($P>0.05$). 0~60 cm 范围总粗根密度与树种丰富度、稀疏树种丰富度及树木密度的线性回归均不显著($P>0.05$).

(2) 粗根密度与优势树种关系. 雷达探测 10 m×10 m 样方内优势树种甜槠、木荷、短柄枹栎、青冈、马尾松的分布数量见表 6. 5 个优势树种个体数在海拔梯度间的差异均未达到显著水平($P>0.05$)(表 7), 山脊、山坡、山谷之间短柄枹栎及青冈的总个体数差异达到显著水平($P<0.05$).

0~20 cm 土层粗根密度与 5 个优势树种个体数的线性回归关系均不显著($P>0.05$)(表 8). 20~40 cm 土层粗根密度随青冈个体数的增加而显著降低($P=0.021$)(图 5), 青冈个体数对粗根密度变化的解释量为 29.5%. 40~60 cm 土层粗根密度随马尾松个体数的增加而显著增加($P=0.039$)(图 5), 马尾松个体数对

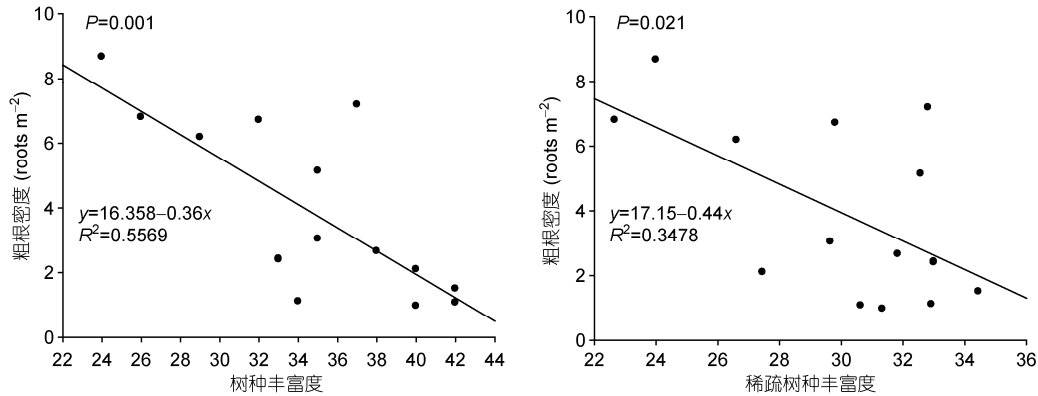


图 4 地下 40~60 cm 土层粗根密度与树种丰富度、稀疏树种丰富度的一般线性回归关系

表 6 不同优势树种 10 m×10 m 样地内个体数分布情况

生境类型/个体数	甜槠	木荷	短柄枹栎	青冈	马尾松	总个体数
山脊 1	42	126	16	1	1	502
山脊 2	25	2	6	0	8	200
山脊 3	31	11	15	0	7	209
山脊 4	16	26	19	0	0	225
山脊 5	30	3	8	0	4	110
山坡 1	10	1	3	0	0	239
山坡 2	55	45	5	2	2	319
山坡 3	39	4	0	4	3	227
山坡 4	9	9	3	2	2	109
山坡 5	23	3	0	3	0	149
山谷 1	14	2	3	4	0	310
山谷 2	12	1	0	4	0	212
山谷 3	22	4	0	9	0	273
山谷 4	35	4	1	2	5	255
山谷 5	8	6	0	1	0	164

表 7 不同生境、海拔 10 m×10 m 样方内优势树种分布数量差异性分析^{a)}

F 值	甜槠	木荷	短柄枹栎	青冈	马尾松
生境	0.649 ns	1.013 ns	19.107 **	5.065 *	1.869 ns
海拔	0.357 ns	0.616 ns	1.293 ns	1.336 ns	0.718 ns

a) ns: $P>0.05$; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$

表 8 不同土层、直径粗根密度与优势树种个体数的一般线性回归关系^{a)}

土壤深度与根直径/ 调整后决定系数	甜槠	木荷	短柄枹栎	青冈	马尾松	多元回归	逐步回归
0~20 cm	0.060 ns	-0.074 ns	-0.075 ns	-0.026 ns	-0.073 ns	-0.001 ns	ns
20~40 cm	-0.072 ns	0.000 ns	0.115 ns	0.295 *	0.055 ns	0.296 ns	0.295 * 青冈
40~60 cm	-0.068 ns	-0.024 ns	0.072 ns	0.097 ns	0.234 *	0.284 ns	0.234 * 马尾松
1~2 cm	-0.028 ns	-0.077 ns	-0.030 ns	0.032 ns	0.190 ns	0.468 ns	ns
2~3 cm	-0.056 ns	-0.030 ns	0.033 ns	0.017 ns	-0.056 ns	0.284 ns	ns
>3 cm	0.259 *	0.021 ns	0.074 ns	0.015 ns	0.215 *	0.170 ns	0.259 * 甜槠
总粗根密度	0.071 ns	-0.070 ns	0.096 ns	-0.003 ns	0.012 ns	0.570 *	ns

a) ns: $P>0.05$; *: $P<0.05$

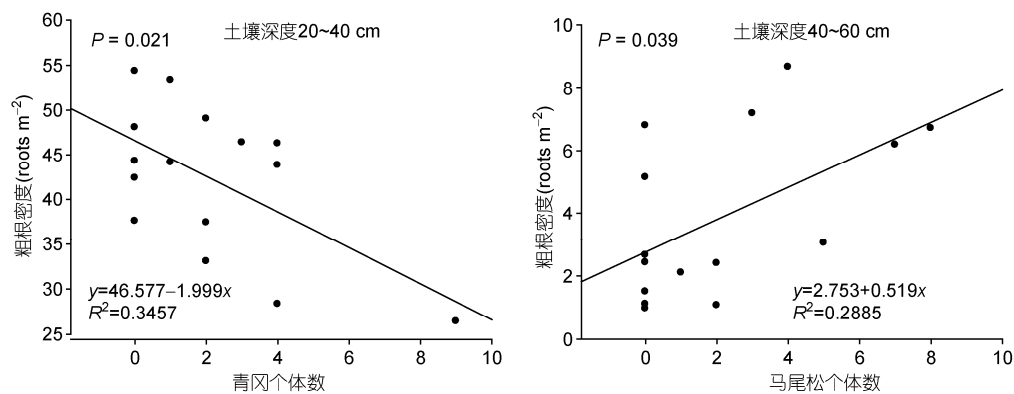


图 5 青冈、马尾松个体数与不同土壤深度粗根密度的一般线性回归关系

粗根密度变化的解释量为 23.4%。直径 3 cm 以上粗根密度随甜槠、马尾松个体数的增加而显著降低 ($P<0.05$)。

0~60 cm 总粗根密度与各优势树种个体数的线性回归均不显著 ($P>0.05$)，与 5 个优势树种的多元线性回归关系达到显著水平 ($P<0.05$)，样方内 5 个优势树种个体数对粗根密度变化的解释量高达 57%，0~60 cm 土层粗根密度与甜槠、木荷、短柄枹栎、青冈、马尾松分布个体数的线性回归关系为：

$$\text{粗根密度} = 93.54 - 0.97X_{\text{甜槠}} + 0.25X_{\text{木荷}} + 0.53X_{\text{短柄枹栎}} + 1.58X_{\text{青冈}} + 3.94X_{\text{马尾松}}$$

(3) 粗根密度与胸径。胸径对 0~20, 20~40 及 40~60 cm 土层粗根密度变化的解释量均较低，回归

关系均不显著 ($P>0.05$)。

3 讨论

3.1 粗根密度的估算

根系在土壤中的空间分布决定了植物获取土壤资源的多少以及植物个体间或种群间对土壤资源的竞争能力。应用探地雷达技术对亚热带古田山常绿阔叶林 0~60 cm 土层粗根空间分布的研究发现，粗根主要分布在 0~40 cm 土层范围，这与冻土地带、寒温带针叶林、温带草原地区、沙漠、温带针叶林地区植被的根系分布范围基本一致^[5]。总体上，地下粗根密度随土壤深度的加深而减小，40~60 cm 土层粗根密度

显著小于上层土壤粗根密度。程瑞梅等人^[23]以三峡库区主要植被马尾松人工林为研究对象, 用内径为 10 cm 的土钻对土壤按 0~10, 10~20, 20~30, 30~40 和 40~60 cm 5 个垂直层次进行取样来调查马尾松根系空间分布格局, 得到了相似结论: 粗根主要分布于 20~60 cm 土层范围内。此外, 本文还发现山谷较大直径(>3 cm)粗根密度显著大于山坡和山脊。

Hruska 等人^[18]利用探地雷达对橡树(*Quercus petraea*)根系密度的研究发现, 粗根在土层 20 cm 处垂直分布数量开始显著增加并在地下 1.6 m 处达到最大根密度。本研究中, 0~40 cm 土层范围内粗根密度随土壤深度的增加而显著增加, 这与 Hruska 等人的研究结果部分一致; 但古田山地表 40 cm 以下, 根系分布密度显著降低。这可能是研究地点土壤性质及水分供应不同所致, 橡树根系的研究地点是在布尔诺的北部平原, 不存在地下水供应, 树木对水分的吸收仅靠自然降水, 为适应环境, 橡树的根系不断在土壤中扎深。但在古田山亚热带常绿阔叶林地带, 雨水充沛, 地表径流较多, 根系垂直分布剖面较浅。由此可见, 根系的分布特征与土壤的性质紧密相关。其中, 土壤深度对不同直径根系分布的影响极显著, 较细粗根(直径 1~2 cm)在表层土壤分布显著较多, 较粗粗根(直径>2 cm)在 20~40 cm 土层分布数量显著多于其他土层; 深层土壤中大径级的粗根所占比例最低。

由于根系的生长是土壤水分、温度和养分综合作用的结果, 所以根系的分布既表现在不同土层间的垂直分布, 又表现在离树木不同远近的水平分布。单个树种的粗根密度研究表明, 树木周围地下粗根密度比在样地内相对开阔地扫描的粗根密度要高。这说明亚热带森林内植物的粗根分布在树周围的较多, 距离树越远粗根分布越少。对山毛榉(*Fagus sylvatica*)与橡树粗根水平分布的相似研究也发现, 粗根分布以树主干为中心, 距离树主干越远粗根密度越低^[12]。

古田山不同生境探地雷达探测粗根密度的平均值为 88.04 roots/m², Tufekcioglu 等人^[24]对河岸缓冲带白杨及农作物地下总根系密度(细根+粗根, 土钻法与土块挖掘法)研究发现, 根系密度分布的范围为 20~4420 roots/m², 得出的密度值在该范围内, 因为探地雷达技术仅是对粗根(≥1.5 cm)密度的估测, 下一步结合微根管技术即可以得到古田山亚热带森林样地内总根系密度值。

刘鑫和满秀玲^[25]采用根钻取样法对毛乌素沙地东北部梁地不同坡位小叶杨根系分布特征的研究发现, 小叶杨粗根(>3 mm)垂直分布特征差异明显, 坡顶部位粗根密度大于坡底部位, 且粗根在坡顶部位的深层土壤中所占比例大于坡底部位。这与本文的研究结果一致。本文利用探地雷达对地下粗根根系的探测也发现, 山脊的粗根密度大于山坡, 山脊粗根密度在中层及深层土壤中所占比例显著高于山坡及山谷, 但生境对不同径级根系的分布影响不显著。

3.2 粗根密度与环境及生物因素的关系

粗根密度与树种丰富度、稀疏树种丰富度之间均呈显著负线性回归关系, 可见, 古田山亚热带常绿阔叶林监测样地中, 个体数及物种数对地下粗根分布的影响均较大。有关细根空间分布特征与树种丰富度关系的研究也发现, 细根密度和数量与树种丰富度呈负线性回归关系, 这是由于细根在森林生态系统内分布密度越高, 种间、种内越有可能发生强烈的竞争^[26,27]。此外, 地下根系的竞争可能更多地表现在相邻个体之间的竞争, Brisson 和 Reynolds^[28]就此提出根系竞争的空间分布模型, 并认为地下相邻个体间的竞争倾向于土壤空间上的竞争。

林地内树木密度过高会导致树木间竞争加剧, 以致地上部分植物规模减小而根系竞争增加^[29], 但对于粗根基本丧失了养分摄取和吸收的能力, 所以粗根密度对树木密度变化的响应不如细根敏感。因此, 这也部分解释了本文粗根密度(≥1.5 cm)与树木密度回归关系不显著的原因。

森林生态系统树木地上性状与生物量研究指出, 最大个体的地上过程控制了森林生态系统的状态^[30]。古田山自然保护区 24 公顷监测样地 5 个优势树种甜槠、木荷、短柄枹栎、青冈和马尾松的个体数对地下粗根密度产生较大影响, 但表层 0~20 cm 粗根密度与优势树种个体数之间没有显著的线性回归关系, 说明 0~20 cm 表层土壤的粗根密度可能是森林样地内不同树种根系随机分布的结果, 这与优势种的存在与数量关系较小。从优势种在不同生境样方内的分布数量可知, 山脊生境不同海拔样方内马尾松个体数均比山坡、山谷生境内的个体数多, 同时青冈在山脊样方内的分布数较少, 所以山脊粗根密度大于山坡和山谷很可能是由于优势种个体数在生境间数量分布差异所致。

多数研究认为, 成熟树种地下粗根分布密集, 因为粗根在一定意义上起到支撑整株树木的作用, 根系密度与树木的大小紧密相关, 同时这种紧密的相关性在地下所有土层范围内均存在^[10,15]. 但本文发现, 不同土壤深度的粗根密度与树木胸径的回归关系均不显著. 这可能与取样数量较少有一定关系(甜槠 14 株, 木荷 9 株), 但是每株植物都扫描了主干周围 3 m² 内共 6 个扫描文件的地下信息, 数据处理量较大. 所以提高雷达软件根系的识别能力以及开发根系自动识别系统对于大量野外探地雷达数据的分析和处理是非常必要的.

本研究中, 地表下 0~40 cm 对于粗根的生长和分布是一个较开放的土层范围, 因为该范围内粗根密度值较大且粗根分布与地形变化、树种丰富度、稀疏树种丰富度、地上树木密度均没有显著的回归关系. 所以, 对于不同树种、不同个体来说, 0~40 cm 土壤深度是地下粗根生长分布的“基础分布层”, 大部分粗根分布在此范围. 土壤深度 40 cm 以下, 环境因素与生物因素均会影响粗根密度的大小. Xie 等人^[14]也指出, 深层土壤中根系分布比例的增加可以减小植物根系的空间重叠、相邻根系的干扰, 同时缓解根系间的竞争压力, 因此该范围是植物根系的“潜在分布层”.

致谢 感谢中国科学院植物研究所杨波、曼兴兴、刘晓娟, 浙江省古田山自然保护区何土法等在数据处理及野外工作中的帮助.

参考文献

- 1 Stover D B, Day F P, Butnor J R, et al. Effect of elevated CO₂ on coarse-root biomass in Florida scrub detected by ground-penetrating radar. *Ecology*, 2007, 88: 1328–1334
- 2 Resh S C, Battaglia M, Worledge D, et al. Coarse root biomass for eucalypt plantations in Tasmania, Australia: sources of variation and methods for assessment. *Trees-Struct Funct*, 2003, 17: 389–399
- 3 Day F P, Weber E P, Hinkle C, et al. Effects of elevated atmospheric CO₂ on fine root length and distribution in an oak-palmetto scrub ecosystem in central Florida. *Global Change Biol*, 1996, 2: 143–148
- 4 Misra R, Turnbull C, Cromer R, et al. Below- and above-ground growth of *Eucalyptus nitens* in a young plantation: I Biomass. *Forest Ecol Manag*, 1998, 106: 283–293
- 5 Gale M R, Grigal D F, Harding R B. Soil productivity index: predictions of site quality for white spruce plantations. *Soil Sci Soc Am J*, 1991, 55: 1701–1708
- 6 李丽红. 杉木观光木混交林生物产量结构特征. *福建林学院学报*, 2003, 23: 297–300
- 7 李燕燕, 樊后保. 马尾松—火力楠混交林生物量及养分结构特征. *江西农业大学学报*, 2005, 27: 700–704
- 8 张俊娥, 李玉灵, 黄大庄, 等. 桑粮间作田条桑根系分布格局及其对土壤水分、养分的影响. *水土保持学报*, 2007, 21: 38–42
- 9 Schroth G. Tree root characteristics as criteria for species selection and systems design in agroforestry. *Agroforest Syst*, 1995, 30: 125–143
- 10 Archer E, Strauss H. Effect of plant density on root distribution of three-year-old grafted 99 Richter grapevines. *S Afr J Enol Vitic*, 1985, 6: 25–30
- 11 任安芝, 高玉葆. 不同沙地生境下黄柳(*Salix gordejewii*)的根系分布和冠层结构特征. *生态学报*, 2001, 21: 399–404
- 12 Leuschner C, Hertel D, Coners H, et al. Root competition between beech and oak: a hypothesis. *Oecologia*, 2001, 126: 276–284
- 13 刘春江, 郭旭临, 徐振泉. 北京西山地区人工油松栓皮栎混交林根系研究初报. *北京林业学院学报*, 1985, 1: 77–84
- 14 Xie Y, An S, Wu B, et al. Density-dependent root morphology and root distribution in the submerged plant *Vallisneria spiralis*. *Environ Exp Bot*, 2006, 57: 195–200
- 15 Bi H, Turvey N D, Heinrich P. Rooting density and tree size of *Pinus radiata* (D. Don) in response to competition from *Eucalyptus obliqua* (L'Herit). *Forest Ecol Manag*, 1992, 49: 31–42
- 16 Wielopolski L, Hendrey G, Daniels J, et al. Imaging Tree Root Systems *In Situ*. In: Proc Eighth Int Conf on Ground Penetrating Radar. Noon D A, Stickley G F, Longstaff D, eds. Washington, DC, 2000, 4084: 642–646
- 17 Daniels D J. Ground Penetrating Radar. *Encyclopedia of RF and Microwave Engineering*, 2005, doi: 10.1002/0471654507.eme152
- 18 Hruska J, Čermák J, Štutek S. Mapping tree root systems with ground-penetrating radar. *Tree Physiol*, 1999, 19: 125–130
- 19 Butnor J R, Doolittle J, Kress L, et al. Use of ground-penetrating radar to study tree roots in the southeastern United States. *Tree Physiol*,

- 2001, 21: 1269–1278
- 20 胡正华, 于明坚, 丁炳扬, 等. 古田山国家级自然保护区常绿阔叶林类型及其群落物种多样性研究. 应用与环境生物学报, 2003, 9: 341–345
- 21 Molino J F, Sabatier D. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. Science, 2001, 294: 1702–1704
- 22 R Development Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2009, <http://www.R-project.org>, accessed 2010-09
- 23 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. 生态学报, 2012, 32: 823–832
- 24 Tufekcioglu A, Raich J, Isenhardt T, et al. Fine root dynamics, coarse root biomass, root distribution and soil respiration in a multispecies riparian buffer in Central Iowa, USA. Agroforest Syst, 1998, 44: 163–174
- 25 刘鑫, 满秀玲. 毛乌素沙地梁地上小叶杨根系分布特征. 中国水土保持科学, 2008, 4: 8–53
- 26 Majdi H, Persson H. Spatial distribution of fine roots, rhizosphere and bulk soil chemistry in an acidified *Picea abies* stand. Scand J Forest Res, 1993, 8: 147–155
- 27 Büttner V, Leuschner C. Spatial and temporal patterns of fine root abundance in a mixed oak-beech forest. Forest Ecol Manag, 1994, 70: 11–21
- 28 Brisson J, Reynolds J F. The effect of neighbors on root distribution in a creosotebush (*Larrea tridentata*) population. Ecology, 1994, 75: 1693–1702
- 29 Casper B B, Jackson R B. Plant competition underground. Annu Rev Eco Syst, 1997, 28: 545–570
- 30 Stegen J C, Hurlbert A H. Inferring ecological processes from taxonomic, phylogenetic and functional trait β -diversity. PLoS ONE, 2011, 6: e20906