



古田山亚热带常绿阔叶林粗根生物量分布特征

闫慧^{①②}, 董心亮^①, 张守仁^{①*}

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 内蒙古林业监测规划院, 呼和浩特 010020

* 联系人, E-mail: zsr@ibcas.ac.cn

2014-05-01 收稿, 2014-07-07 接受, 2014-07-18 网络版发表

国家自然科学基金(31170457)资助

摘要 森林粗根分布和生物量的研究是生态研究的热点与难点, 传统破坏性取样方法费时、费力, 而且只能获得有限的调查样本, 限制了对森林生态系统的整体描述与森林碳储量的准确估算. 此外, 土壤、地形、树种丰富度、树木密度、优势种多度等环境和生物因素对粗根碳存储能力影响的研究也很少, 内部机制未知. 本文应用探地雷达技术对浙江古田山 24 hm² 大样地粗根(直径>1.5 cm)分布和生物量进行了测定. 研究发现: (i) 15 个 10 m × 10 m 样方, 土壤深度 60 cm 的探地雷达扫描范围内, 粗根生物量平均为 1105.38 g m⁻², 3 个生境、5 个海拔梯度之间粗根生物量差异显著($P < 0.05$); 20~40 cm 土层粗根生物量占 0~60 cm 粗根生物量的 71.58%. (ii) 40~60 cm 深层土壤全磷、氮矿化速率与粗根生物量线性回归关系显著($P < 0.01$), 0~60 cm 土层全碳、氮矿化速率与粗根生物量线性回归关系显著($P < 0.01$); 地形因子对粗根生物量的影响不显著($P > 0.05$). (iii) 随树种丰富度、稀疏丰富度的增加, 40~60 cm 深层土壤粗根生物量显著降低, 解释量分别为 53.2% 和 29.2%, 树种丰富度、稀疏丰富度比优势树种个体数更能反映树木粗根的碳存储能力. 同时, 我们发现古田山自然保护区 24 hm² 监测样地内, 环境资源供应的差异可能导致了生境内树种丰富度的不同, 树种丰富度及树种稀疏丰富度的变化显著影响了粗根生物量的大小. 因此, 从粗根较大空间尺度及非破坏性研究的角度出发, 探地雷达对粗根生物量分布的研究具有很大潜力.

关键词

探地雷达
粗根生物量
粗根空间分布
环境和生物因素

根系生物量占生态系统净初级生产力的 40%~85%^[1,2], 占全球森林生物量的 20%~40%^[3]. 全球变化过程中, 二氧化碳及氮浓度的升高影响森林的碳存储能力^[4], 所以根系生物量的研究为进一步估算碳存量与碳通量起关键性作用^[5]. 但是根系生物量的分布在时、空尺度上变化较大, 同时土壤深度、土壤质地、盐碱度、营养可获得性、水分持有能力以及竞争等特点使得根系生物量地域特异性增强^[6,7], 因此根系生物量的研究是生态研究的热点与难点.

根系生物量的垂直分布是由物种遗传特性与环境影响共同决定的^[8]. 浅根系植物在表层土壤营养消

耗严重的情况下, 会分配较多的生物量在深层土壤^[9,10]. 同时, 物种丰富度、物种分布密度、邻根的竞争与干扰等生物因素均会影响根系生物量的分布^[11~14]. 另有研究发现, 不同径级根系生物量占总根生物量比例不同, 马尾松(*Pinus massoniana*)粗根、大根生物量占总根生物量 90% 以上^[15,16], 并且粗根生物量的 75% 集中于直径较大(>2 cm)的粗根中^[17], 细根(< 2 mm)生物量仅占树木生物量的 2% 左右^[18]. 同时粗根生物量增长比率近似于与地上生物量增长比率^[19], 因此植物粗根在碳存储中扮演重要角色, 研究意义重大. 但是传统挖掘法研究植物粗根会损

引用格式: 闫慧, 董心亮, 张守仁. 古田山亚热带常绿阔叶林粗根生物量分布特征. 科学通报, 2014, 59: 2416~2425

Yan H, Dong X L, Zhang S R. Coarse root biomass distribution characteristics in a Chinese subtropical evergreen broadleaved forest (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2014, 59: 2416~2425, doi: 10.1360/N972014-00360

伤植物根系、干扰根系周边环境,限制了粗根研究的内容与范围,因此实现粗根生物量大面积的、非破坏的、可重复的研究,其手段非常有限,这使得粗根(>2 cm)在碳存储、根系自然系统长期管理等方面很难评价^[20],是长期地下生态学研究中最难以捉摸的部分^[21],并且环境因素、生物因素对粗根生物量影响的研究较少,内部机制不清楚。

由于地下根系的隐蔽性,根系研究的深度与广度远不如地上部分,同时由于缺乏统一有效的研究方法,粗根生物量的定量研究存在更多的不确定性^[5,22-24]。探地雷达技术是近 10 年来应用于粗根研究的新技术^[25,26],利用该技术可以探测亚热带常绿阔叶林粗根密度分布特征^[27]。我们利用探地雷达技术对古田山亚热带常绿阔叶林粗根生物量进行估算,并分析根系生物量与环境因素、生物因素的关系,为古田山亚热带常绿阔叶林地下生物量的准确估算提供实验依据。

1 研究地区与方法

(i) 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 hm²,地理坐标北纬 29°10'19.4"~29°17'41.4",东经 118°03'49.7"~118°11'12.2",属我国亚热带季风气候区。年均温 15.3℃,生长期总积温 5221.5℃,无霜期约 250 d,年均降雨量 1963.7 mm,年均降水天数 142.5 d,相对湿度 92.4%。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*)、短柄枹栎(*Quercus serrata* var. *brevipetiolata*)等^[28]。

(ii) 实验手段。应用 TerraSIRch™ 探地雷达系统(Geophysical Survey Systems, Inc., Salem, New Hampshire, USA)完成,该系统由 SIR-3000 (Sub-surface Interface Radar)计算机控制系统及 900 MHz (Model 3101B)雷达信号发射系统组成,分辨率达 1.5 cm。

探地雷达是利用发射无线电波来确定地下介质分布的仪器^[29,30],它根据接收电磁波的波形、振幅强度、时间变化特征等来推断地下介质的空间位置、结构、形态以及埋藏深度。目前探地雷达已实现了对粗根的非破坏性、无损伤研究^[25,26,31]。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,根据根系边界波形的变化规律,定位单个粗根在雷达图像的存在位置并测量根系的直径(TreeWin 雷达图像分析软件)。雷达电磁波反射信号的延迟时间可用于地下粗根直径的计算^[32]。本实验的单个粗根的生物量估算是依据已经建立的雷达电磁波反射信号振幅-粗根直径经验方程,以及依据挖掘法建立的根直径-生物量经验方程来完成^[27]。依据雷达电磁波进入地下探测有效扫描面积可以估算单位面积粗根生物量。

(iii) 实验设计。本实验于古田山自然保护区 24 hm² 监测样地一较大山脊上进行。沿山脊从北至南每隔水平距离 80 m 确定 10 m×10 m 样方 1 个,共 5 个山脊样方并随海拔逐渐降低。根据等高线图,设置与这 5 个海拔梯度相同的山坡、山谷样方各 5 个(图 1)。实验中记录各个样方在监测样地内的准确位置,使用探地雷达进行长 10 m 的直线扫描,每两条扫描线间隔 2 m,即每个 10 m×10 m 样方内共有 5 个雷达扫描文件以估算直径>1.5 cm 粗根生物量。上述测定在 2011 年 7~10 月完成。

(iv) 数据分析与处理。利用 TreeWin 软件定位根系在扫描图像上的存在位置,测量根系直径,通过直径的校正、直径与生物量关系的经验方程,推算根系生物量。各样方 5 条扫描线确定的根生物量的平均值作为该样方的粗根生物量。

通过 SPSS 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 平均海拔高度为 180.987 m,海拔 3 平均海拔高度为 154.038 m,海拔 4 平均海拔高度为 124.236 m,海拔 5 平均海拔高度为 102.928 m)与生境(山脊、山坡、山谷),海拔梯度与土壤深度(0~20, 20~40 及 40~60 cm),生境与土壤深度对粗根生物量空间分布的影响。

应用统计软件 R 对古田山监测样地土壤因子(全碳、全氮、全磷、有效铁、有效锰、有效锌、有效铜、有效钾、有效磷、有效钙、有效镁、有效钠、有效硼、有效硅、有效铝、有效氮、pH、氮矿化速率、土壤容重、土壤水分共 20 项)及地形因子(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),得到能够代表所有环境因子的主要成分,应用统计软件 SPSS 一般线性模型两因素方差分析检验环境因子的主要成分在生境和海拔间的差异,分析粗根生物量

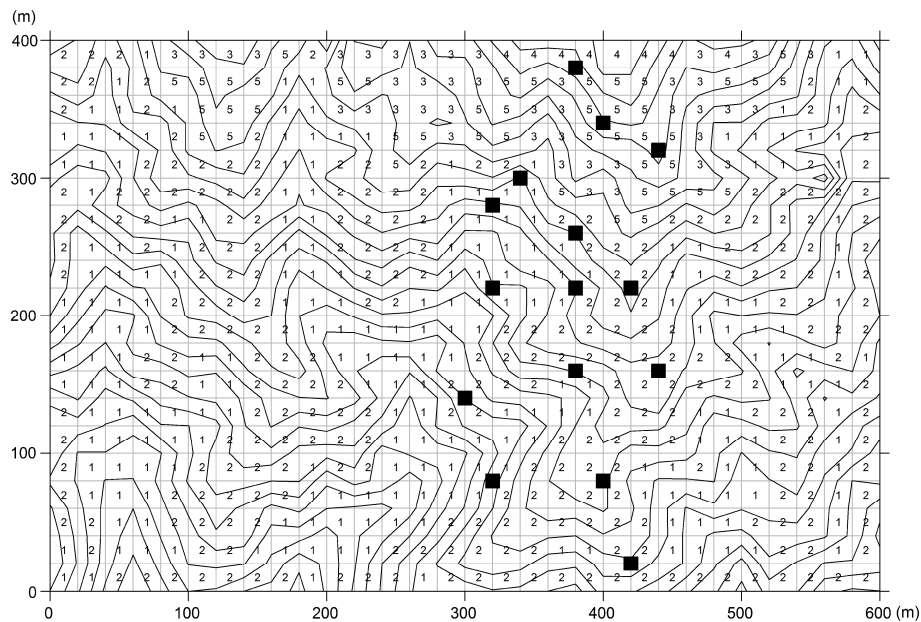


图 1 古田山大样地 3 种生境(山脊、山坡、山谷)15 个测定样方分布图
图中数字代表不同的生境类型

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 hm² 监测样地森林资源清查背景数据, 运用 R 软件, 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 雷达扫描样地内的分布数量, 并于 R 软件内编程得到每个 10 m×10 m 样方内的树种丰富度、稀疏树种丰富度及树木密度值。应用 SPSS 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, 检验粗根生物量与优势树种个体数、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。

处理间差异用 Duncan 多重比较实现, 图形绘制应用 SigmaPlot11.0 完成。

2 结果与分析

2.1 不同生境、海拔粗根生物量

15 个 10 m×10 m 样方土壤深度 60 cm 扫描范围内粗根生物量平均为 1105.38 g m⁻², 3 个生境、5 个海拔梯度之间粗根生物量差异均达到显著水平($P < 0.05$), 山坡与中海拔(海拔 3)粗根生物量显著最低($P < 0.05$) (图 2)。

生境与海拔交互作用不显著($P > 0.05$), 各海拔

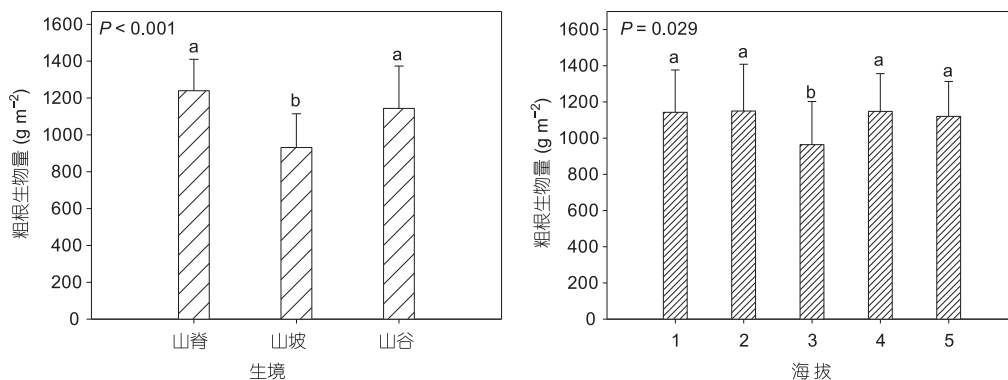


图 2 不同生境、不同海拔粗根生物量差异
a, b, c 为多重比较差异, $P < 0.05$

梯度的山坡生物量均低于或显著低于($P < 0.05$)山脊、山谷粗根生物量(图 3)。

土层间生物量差异极显著($P < 0.001$)(图 4), 20~40 cm 的粗根生物量占 0~60 cm 粗根生物量的 71.58%。山脊、山谷两生境粗根生物量差异不显著($P > 0.05$), 却显著分布于不同的土层: 山脊生境, 粗根生物量在 20~60 cm 分布较多; 山谷生境, 粗根生物量在 0~40 cm 分布较多。

中海拔(海拔 3) 20~40 cm 土层生物量显著低于其他 4 个海拔($P < 0.05$), 在 0~20 及 40~60 cm 2 个土层内, 中海拔生物量分布显著较高($P < 0.05$)(图 4)。

2.2 粗根生物量与环境因子的关系

(i) 土壤因子. 土壤数据 10 m×10 m 主成分分析结果(表 1), 第 1 轴的解释量为 81.975%, 累计第 2 轴的解释量为 94.248%。20 个土壤因子中前两轴 8 个

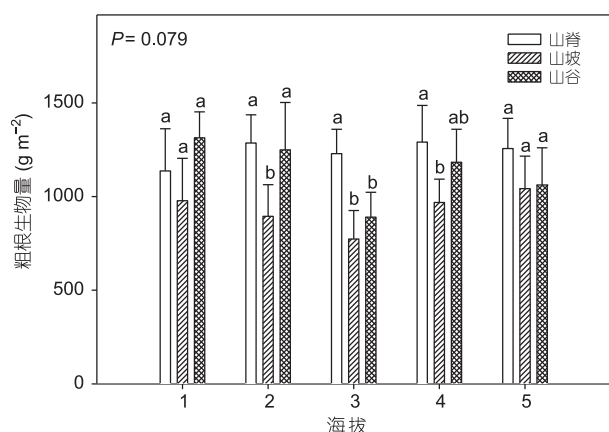
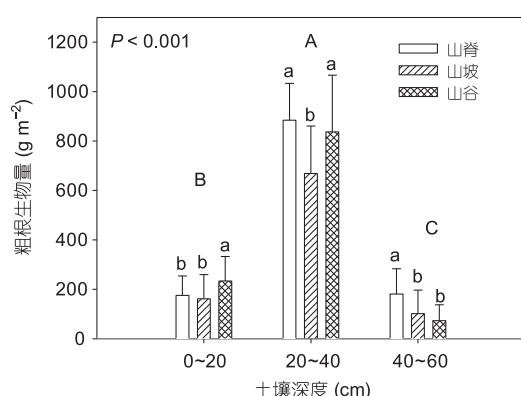


图 3 生境与海拔交互作用对粗根生物量的影响

a, b, c 为多重比较差异, $P < 0.05$



主要土壤因素, 全碳、全氮、全磷、有效磷、有效钙、氮矿化速率、有效锰、有效镁进行进一步数据分析。

山脊、山坡、山谷间土壤性质差异极显著($P < 0.001$)(表 2), 全碳、全氮、全磷、有效磷、氮矿化速率在生境间差异均达到显著水平($P < 0.05$)。

深层土壤全磷(T.P)、氮矿化速率(Nmin)与粗根生物量呈极显著线性回归关系($P < 0.01$), 0~60 cm 土层全碳(T.C)、氮矿化速率与粗根生物量呈极显著线性回归关系($P < 0.01$)(表 3)。

(ii) 地形因子. 10 m×10 m 尺度地形因子主成分分析(表 4), 第一轴的解释量高达 96.961%, 且平均海拔与坡度权重较多, 在 3 个生境间的差异达到极显著水平($P < 0.001$)(表 5), 坡度在 5 个海拔梯度间的差异不显著($P > 0.05$)。地形因子与不同土层粗根生物量线性回归关系均不显著($P > 0.05$)。

2.3 粗根生物量与生物因子关系

(i) 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($P < 0.05$), 排除个体数多少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($P = 0.002$)(表 6)。40~60 cm 土层粗根生物量随树种丰富度、稀疏丰富度的增加而显著降低($P < 0.05$), 解释量分别为 53.2%和 29.2%(图 5)。

(ii) 粗根生物量与优势树种关系. 10 m×10 m 样方内优势树种甜槠、木荷、短柄枹栎、青冈、马尾松的分布数量如表 7。不同海拔梯度样方内优势树种个体数差异均不显著($P > 0.05$)(表 8), 不同生境样方的短柄枹栎、青冈个体数差异显著($P < 0.05$)。粗根生物量与各优势树种个体数线性回归不显著($P > 0.05$),

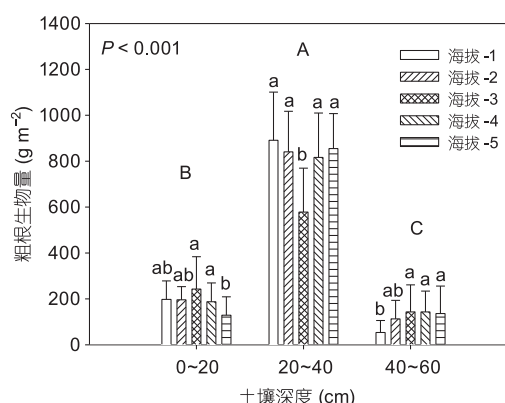


图 4 不同土壤深度粗根生物量差异

a, b, c 为多重比较差异, A, B, C 表示土层间多重比较差异, $P < 0.05$

表 1 土壤因子 10 m×10 m 尺度主成分分析结果

	PC1	PC2	PC3
全碳	-0.214	-0.154	-0.050
全氮	-0.269	-0.207	-0.012
全磷	-0.390	-0.279	0.070
有效铁	0.116	0.048	-0.132
有效锰	-0.208	-0.482	0.185
有效锌	-0.124	-0.198	-0.036
有效铜	-0.108	-0.220	0.075
有效钾	-0.177	-0.211	0.026
有效磷	-2.845	0.283	0.006
有效钙	-0.259	-0.584	0.075
有效镁	-0.197	-0.371	0.013
有效钠	-0.185	-0.214	0.018
有效硼	0.093	-0.015	-0.138
有效硅	0.135	0.057	0.010
有效铝	-0.042	0.011	-0.023
有效氮	-0.124	-0.097	0.017
pH	-0.050	-0.156	0.041
氮矿化速率	-0.281	-0.369	-0.489
土壤容重	0.044	0.054	0.018
土壤水分	-0.141	-0.142	0.036
特征值	6.692	1.002	0.256
信息百分比(%)	82.0	12.3	3.1
累计百分比(%)	82.0	94.2	97.4

优势种个体数对粗根生物量的解释量也较低(表 9).

3 讨论

3.1 粗根生物量

一般随着土壤深度增加, 土壤质地逐渐紧实, 养分含量下降, 根系生物量呈迅速下降趋势^[33], 但是

不同径级根系生物量的垂直分布差异很大. 粗根(>1 cm)生物量平均占根系总生物量的 64.18%, 并在土层 10~20 和 20~30 cm 分布最多^[34]. 本文也发现粗根(>1.5 cm)生物量垂直分布呈钟形, 中层土壤(20~40 cm)集中分布了植物 71.58%的粗根生物量, 这不仅与物种自身生物学特性有关而且与当地气候关系很大. 古田山自然保护区位于中国南方亚热带地区, 降雨频繁, 表层土壤水分含量较高, 细根在表层土壤的分布可以满足树种对水分的大量需求, 因此粗根生物量在表层土壤分布的减少可以降低树种的水分丧失, 提高细根水分的吸收效率, 降低呼吸成本, 提高树种的能量利用效率^[5,35,36].

Leuschner 等人^[37]发现海拔升高, 细根(<2 mm)、粗根(2~5 mm)生物量都显著增加. 本研究中粗根生物量在 5 个连续海拔梯度间未出现单调变化, 中海拔粗根生物量显著最低. 分析其原因, 5 个海拔间的地形因子及树种丰富度差异均达到显著水平, 但是样方的地形因子变化与 0~60 cm 粗根生物量的线性关系不显著, 同时雷达扫描实地尽量要求平坦, 因此, 5 个海拔之间粗根生物量存在显著差异的主要原因可能是海拔间树种丰富度差异导致的. 但由于不同海拔树种丰富度随海拔升高而显著增加, 中海拔树种丰富度与其他海拔相比没有显著差异性, 所以除地形因子与树种丰富度以外, 影响中海拔粗根生物量显著偏低的因素还有待进一步研究.

本实验 10 m×10 m 样方地下 60 cm 扫描范围内根生物量平均为 1105.38 g m⁻², 由于不同树种根系形态、物候学及根长度的不同, 生物量可能不同^[38], 树种之间粗根生物量的变化范围为 300~3280 g m⁻²^[39].

表 2 土壤性质在不同生境、海拔间的差异^{a)}

F 值	土壤	全碳	全氮	全磷	有效磷	有效钙	氮矿化速率	有效锰	有效镁
生境	26.256**	18.360**	29.090**	21.102**	31.756**	2.799 ns	4.910*	2.801 ns	3.777 ns
海拔	0.709 ns	0.841 ns	0.787 ns	1.309 ns	0.789 ns	0.943 ns	0.443 ns	0.732 ns	1.266 ns

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

表 3 粗根生物量与土壤性质的一般线性回归关系^{a)}

土壤深度(cm)	土壤	全碳	全氮	全磷	有效磷	有效钙	氮矿化速率	有效锰	有效镁	逐步回归
0~20	-0.004 ns	-0.045 ns	0.080 ns	0.115 ns	0.154 ns	0.143 ns	-0.059 ns	0.185 ns	0.092 ns	ns
20~40	-0.067 ns	-0.075 ns	-0.073 ns	-0.074 ns	-0.050 ns	-0.066 ns	0.123 ns	-0.049 ns	-0.053 ns	ns
40~60	-0.010 ns	0.024 ns	0.073 ns	0.175 ns	0.145 ns	0.026 ns	-0.068 ns	0.046 ns	0.001 ns	0.491 ** T.P, Nmin
0~60	-0.063 ns	-0.076 ns	-0.075 ns	-0.077 ns	-0.057 ns	-0.056 ns	0.196 ns	-0.032 ns	-0.040 ns	0.503** Nmin, T.C

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

表 4 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(%)	97.0	2.8	0.3
累计百分比(%)	97.0	99.7	99.995

表 5 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, $P > 0.05$; ** $P < 0.01$

Yanai 对北方阔叶林研究发现地下深度 50 cm 范围内, 胸径<10 cm 纸皮桦(*Betula papyrifera* Marsh.)与胸径<10 cm 欧洲酸樱桃(*Prunus pensylvanica* L.f.)粗根(>2 cm)生物量均值为 970 g m⁻²[6]。这与本实验位于发育较好的老龄原始森林相比, 本文粗根生物量大于 970 g m⁻² 是合理的。梅莉发现水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)地下根系总生物量为 1637.6 g m⁻²[40], 由于本文未研究细根生物量, 水曲柳根生物量 1637.6 g m⁻² 比本实验粗根生物量高约 500 g m⁻², 根据欧洲水青

冈(*Fagus sylvatica* L.)老龄林细根生物量的研究, 细根生物量变化范围为 320~470 g m⁻²[41], 所以本文粗根生物量的结果与现有根系生物量研究结果基本一致。总体上, 雷达探测的粗根生物量与土钻或其他挖掘法得到的粗根生物量范围一致, 得到了已有根生物量结果的支持。

此外, 粗根的众多研究方法中, Fahey 等人[42]认为土坑法(soil pit)比土芯法(soil core)更适合针对 2 cm 以下根系的研究, 但对于大于 2 cm 的粗根, 只有在更大的空间尺度上或者通过异速生长法来研究。本文即从较大空间尺度的角度出发, 运用探地雷达进行粗根(>1.5 cm)生物量的探测, 得到的粗根生物量受到以上较多文献的支持, 说明运用探地雷达对粗根生物量及粗根分布等方面的研究具有很大潜力。

3.2 粗根生物量与环境因素、生物因素的关系

不同海拔高度将会引起土壤质地、结构、湿度、温度等环境因素的差异, 进而影响植物根系的特性[43]。目前, 大多数根系生物量与环境关系的研究着重于细根与环境因素的研究[44], 因为细根对土壤养分的吸收和水分的供应比粗根敏感[45]。程瑞梅[46]认为根系直径越小, 对环境变化的响应越明显。所以, 细根(< 2 mm)在植物与土壤的碳周转过程中扮演

表 6 树种丰富度、稀疏丰富度、树木密度在生境、海拔间差异及与粗根生物量的一般线性回归关系^{a)}

土壤深度(cm)	丰富度(生境*/海拔*)	稀疏丰富度(生境**/海拔 ns)	树木密度(生境 ns/海拔 ns)
0~20	0.024 ns	-0.019 ns	-0.073 ns
20~40	-0.031 ns	-0.043 ns	-0.061 ns
40~60	0.532**	0.292*	0.102 ns
0~60	0.098 ns	0.042 ns	-0.075 ns

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

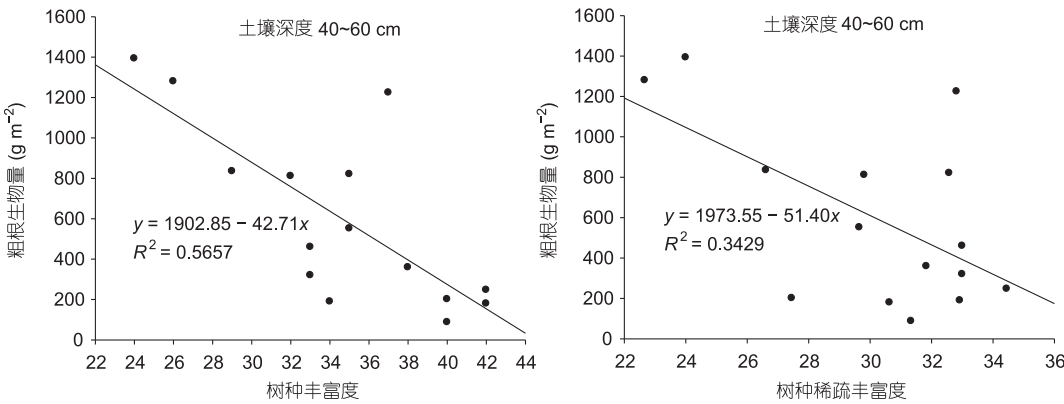


图 5 地下 40~60 cm 土层粗根密度与树种丰富度、稀疏树种丰富度的一般线性回归关系

表 7 不同优势树种 10 m×10 m 样地内个体数分布情况

生境类型	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 8 不同生境、海拔 10 m×10 m 样方间优势树种差异性分析^{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 9 不同土层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(cm)	甜槠	木荷	短柄枹栎	青冈	马尾松	多元回归	逐步回归
0~20	0.018 ns	-0.044 ns	-0.056 ns	0.173 ns	-0.077 ns	0.272 ns	ns
20~40	-0.024 ns	-0.057 ns	-0.009 ns	0.067 ns	-0.077 ns	-0.184 ns	ns
40~60	-0.072 ns	-0.006 ns	0.043 ns	0.057 ns	0.083 ns	0.227 ns	ns
0~60	0.020 ns	-0.074 ns	0.040 ns	0.024 ns	-0.051 ns	-0.065 ns	ns

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

重要角色,粗根则主要作用于森林的碳存储过程^[3].成熟森林生态系统内根系生物量与土壤因子的关系,细根比粗根更加密切^[47],本研究发现粗根生物量与土壤因子(全碳、全氮、全磷、有效磷、有效钙、氮矿化速率、有效锰、有效镁)多元回归关系均不显著.但是,粗根的周转会向土壤释放碳与营养元素,影响长期生态系统的生产力^[17],本文粗根生物量与土壤因子逐步回归结果显示,深层土壤 40~60 cm 粗根生物量与土壤全碳的变化关系显著,说明深层土壤内的粗根不仅是植物碳存储的重要器官,而且一定程度上参与了碳周转过程.草原生态系统的相关研究也发现,地下根系生物量与土壤有机质的变化呈显著线性关系^[48].

酸性土壤环境下物种丰富度、生物量均与土壤 pH 紧密相关,因为只有少数物种可以适应强酸性的

土壤条件^[49].古田山 24 hm² 监测样地位于亚热带弱酸性土壤环境,主成分分析中,土壤 pH 对土壤变异程度的预测与解释量均较低,所以土壤 pH 对粗根生物量的影响比其他土壤因子对粗根生物量的影响小,这也间接反映了古田山自然保护区的植物适应了土壤的弱酸性条件.

Tateno 等人^[44]发现不同地形环境下的粗根生物量没有太大变化,地形对粗根生物量的影响较小.本研究结果同样发现粗根生物量与地形因子(平均海拔,坡度)的线性回归不显著.

物种多样性对生物量的影响,Axmanová 等人^[50]通过森林草本层生物量的研究发现土壤 pH、光照会影响森林草本层植物的物种多样性,进而影响生物量.本文发现粗根生物量随树种丰富度、稀疏树种丰富度的增加而显著降低,表明古田山监测样地内物

种竞争激烈,植物利用更多的能量竞争资源,导致粗根的碳存量下降.由于稀疏丰富度仅考虑树种种数变化,忽略个体数的影响,所以粗根生物量与树种丰富度的负线性关系也可能是种间竞争增强引起的.但是树种丰富度与生物量成负相关的众多解释中,竞争排除仅是其中的一种.其他研究也显示,树种丰富度增加而生物量降低可能是生产力较高生境内,限制性资源异质性分布降低的结果^[51].另外,有关物种库对其的解释认为很少有物种能够适应高生产力的生境^[52,53].

除了物种丰富度,优势种多度也会对植物生物量产生影响.森林生态系统地上生物量的研究显示,最大个体的地上生物量控制了森林生态系统生物量总值,同时受到水分亏缺的限制,即森林生物量与最大个体树木生物量紧密相关^[54].本文中虽然样方间优势树种多度差异显著,但与粗根生物量关系均不显著.因此,古田山自然保护区监测样地树种丰富度的变化

对粗根生物量的影响更大,树种丰富度、稀疏丰富度比优势树种多度更能反映树木粗根的碳存储能力.

Yanai 等人^[6]研究发现直径 2~10 cm 的粗根生物量由于其自身变异较大,所以与树木密度回归关系不显著.本文也发现粗根生物量与树木密度没有显著关系,若在古田山监测样地内进行粗根(>1.5 cm)取样研究,基本可以忽略树木密度或者树木远近对采样地点粗根生物量分布的影响.

综上所述,不同生境之间环境资源供应的差异导致生境内树种丰富度的不同,因为树种丰富度在不同生境间差异也是显著的;树种丰富度及树种稀疏丰富度的变化显著影响了粗根生物量的大小,但是环境变化对粗根生物量的直接影响很小,均未达到显著水平.因此,环境资源供给引起的物种丰富度的变化是在较大尺度上、不同生态系统之间发生的,而物种的丰富度对资源利用及生物量的影响是在生态系统内部较小尺度上产生的^[55].

致谢 野外工作和数据处理得到中国科学院植物研究所杨波、曼兴兴、刘晓娟的帮助,雷达技术方面得到 TreeRadar 公司 Anthony Mucciardi 的帮助,特此致谢.

参考文献

- 1 Fitter A. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytol*, 1987, 106: 61–77
- 2 Fogel R. Roots as primary producers in below-ground ecosystems. In: Fitter A H, Atkinson D, Read D J, et al., eds. *Ecological Interactions in Soil*. Oxford: Blackwells, 1985. 23–26
- 3 Brunner I, Godbold D L. Tree roots in a changing world. *J Forest Res*, 2007, 12: 78–82
- 4 Brown S. Measuring carbon in forests: Current status and future challenges. *Environ Pollut*, 2002, 116: 363–372
- 5 Raz-Yaseef N, Koteen L, Baldocchi D D. Coarse root distribution of a semi-arid oak savanna estimated with ground penetrating radar. *J Geophys Res*, 2013, 118: 135–147
- 6 Yanai R D, Park B B, Hamburg S P. The vertical and horizontal distribution of roots in northern hardwood stands of varying age. *Can J Forest Res*, 2006, 36: 450–459
- 7 Macinnis-Ng C M O, Fuentes S, O'Grady A P, et al. Root biomass distribution and soil properties of an open woodland on a duplex soil. *Plant Soil*, 2010, 327: 377–388
- 8 Mueller K E, Tilman D, Fornara D A, et al. Root depth distribution and the diversity-productivity relationship in a long-term grassland experiment. *Ecology*, 2013, 94: 787–793
- 9 Díaz S, Lavorel S, Bello F D, et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 20684–20689
- 10 Skinner R H, Comas L H. Root distribution of temperate forage species subjected to water and nitrogen stress. *Crop Sci*, 2010, 50: 2178–2185
- 11 Leps J. What do the biodiversity experiments tell us about consequences of plant species loss in the real world? *Basic Appl Ecol*, 2004, 5: 529–534
- 12 Schenk H J. Root competition: Beyond resource depletion. *J Ecol*, 2006, 94: 725–739
- 13 Mommer L, van Ruijven J, De Caluwe H, et al. Unveiling below-ground species abundance in a biodiversity experiment: A test of vertical niche differentiation among grassland species. *J Ecol*, 2010, 98: 1117–1127

- 14 de Kroon H, Hendriks M, Van Ruijven J, et al. Root responses to nutrients and soil biota: Drivers of species coexistence and ecosystem productivity. *J Ecol*, 2012, 100: 6–15
- 15 张治军, 王彦辉, 于澎涛, 等. 不同优势度马尾松的生物量及根系分布特征. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2008, 32: 71–75
- 16 王成, 金永焕. 延边地区天然赤松林单木根系生物量的研究. 北京林业大学学报, 1999, 21: 44–49
- 17 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
- 18 Leuschner C, Hertel D. Fine root biomass of temperate forests in relation to soil acidity and fertility, climate, age and species. *Botany*, 2003, 405–438
- 19 Makela A, Valentine H T, Helmisaari H S. Optimal co-allocation of carbon and nitrogen in a forest stand at steady state. *New Phytol*, 2008, 180: 114–123
- 20 Norby R J, Jackson R B. Root dynamics and global change: Seeking an ecosystem perspective. *New Phytol*, 2000, 147: 3–12
- 21 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
- 22 Cairns M A, Brown S, Helmer E H, et al. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*, 1997, 111: 1–11
- 23 黄建辉, 韩兴国, 陈灵芝. 森林生态系统根系生物量研究进展. 生态学报, 1999, 19: 270–277
- 24 Oleksyn J, Reich P, Chalupka W, et al. Differential above-and below-ground biomass accumulation of European *Pinus sylvestris* populations in a 12-year-old provenance experiment. *Scand J Forest Res*, 1999, 14: 7–17
- 25 Hruska J, Čermák J, Šustek S. Mapping tree root systems with ground-penetrating radar. *Tree Physiol*, 1999, 19: 125–130
- 26 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
- 27 闫慧, 董心亮, 张守仁, 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
- 28 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. 应用环境生物学报, 2003, 9: 341–345
- 29 Daniels D J. Ground Penetrating Radar. London: The Institution of Electrical Engineers, 2005
- 30 Wielopolski L, Hendrey G, Daniels J, et al. Imaging tree root systems *in situ*. 8th International Conference on Ground Penetrating Radar. *Int Soc Opt Photon*, 2000, 4084: 642–646
- 31 Stokes A, Fourcaud T, Hruska J, et al. An evaluation of different methods to investigate root system architecture of urban trees *in situ*: I. ground-penetrating radar. *J Arboriculture*, 2002, 28: 2–10
- 32 Barton C V M, Montagu K D. Detection of tree roots and determination of root diameters by ground penetrating radar under optimal conditions. *Tree Physiol*, 2004, 24: 1323–1331
- 33 Schenk H J, Jackson R B. The global biogeography of roots. *Ecol Monogr*, 2002, 72: 311–328
- 34 邓坤枚, 罗天祥, 张林, 等. 云南松林的根系生物量及其分布规律的研究. 应用生态学报, 2005, 16: 21–24
- 35 Millikin C S, Bledsoe C S. Biomass and distribution of fine and coarse roots from blue oak (*Quercus douglasii*) trees in the northern Sierra Nevada foothills of California. *Plant Soil*, 1999, 214: 27–38
- 36 Vaz M, Pereira J S, Gazarini L C, et al. Drought-induced photosynthetic inhibition and autumn recovery in two Mediterranean oak species (*Quercus ilex* and *Quercus suber*). *Tree Physiol*, 2010, 30: 946–956
- 37 Leuschner C, Moser G, Bertsch C, et al. Large altitudinal increase in tree root/shoot ratio in tropical mountain forests of Ecuador. *Basic Appl Ecol*, 2007, 8: 219–230
- 38 Jackson R B, Mooney H, Schulze E D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 7362–7366
- 39 Santantonio D, Hermann R K, Overton W S. Root biomass studies in forest ecosystems. *Pedobiologia*, 1977, 17: 1–31
- 40 梅莉, 王政权, 韩有志, 等. 水曲柳根系生物量比根长和根长密度的分布格局. 应用生态学报, 2006, 17: 1–4
- 41 Leuschner C, Hertel D, Schmid I, et al. Stand fine root biomass and fine root morphology in old-growth beech forests as a function of precipitation and soil fertility. *Plant Soil*, 2004, 258: 43–56
- 42 Fahey T J, Hughes J W, Mou P, et al. Root decomposition and nutrient flux following whole-tree harvest of northern hardwood forest. *For Sci*, 1988, 34: 744–768
- 43 权伟, 徐侠, 王丰, 等. 武夷山不同海拔高度植被细根生物量及形态特征. 生态学报, 2008, 27: 1095–1103
- 44 Tateno R, Hishi T, Takeda H. Above-and belowground biomass and net primary production in a cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen. *Forest Ecol Manag*, 2004, 193: 297–306
- 45 Graefe S, Hertel D, Leuschner C. Fine root dynamics along a 2000-m elevation transect in South Ecuadorian mountain rainforests. *Plant Soil*, 2008, 313: 155–166

- 46 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
- 47 Vanninen P, Mäkelä A. Fine root biomass of Scots pine stands differing in age and soil fertility in southern Finland. *Tree Physiol*, 1999, 19: 823–830
- 48 Gill R, Burke I C, Milchunas D G, et al. Relationship between root biomass and soil organic matter pools in the shortgrass steppe of eastern Colorado. *Ecosystems*, 1999, 2: 226–236
- 49 Ewald J. The calcareous riddle: Why are there so many calciphilous species in the Central European flora? *Folia Geobot*, 2003, 38: 357–366
- 50 Axmanová I, Zelený D, Li C F, et al. Environmental factors influencing herb layer productivity in Central European oak forests: Insights from soil and biomass analyses and a phytometer experiment. *Plant Soil*, 2011, 342: 183–194
- 51 Tilman D, Pacala S. The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs R E, Schluter D, eds. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. Chicago: University of Chicago Press, 1993. 13–25
- 52 Zobel M. The relative of species pools in determining plant species richness: An alternative explanation of species coexistence? *Trends Ecol Evol*, 1997, 12: 266–269
- 53 Paertel M, Zobel M. Dispersal limitation may result in the unimodal productivity-diversity relationship: A new explanation for a general pattern. *J Ecol*, 2007, 95: 90–94
- 54 Stegen J C, Swenson N G, Enquist B J, et al. Variation in above-ground forest biomass across broad climatic gradients. *Glob Ecol Biogeogr*, 2011, 20: 744–754
- 55 Loreau M, Naeem S, Inchausti P, et al. Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 2001, 294: 804–808

Coarse root biomass distribution characteristics in a Chinese subtropical evergreen broadleaved forest

YAN Hui^{1,2}, DONG XinLiang¹ & ZHANG ShouRen¹

¹ State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;

² Inner Mongolia Forestry Monitoring and Planning Academy, Hohhot 010020, China

Coarse root distribution and biomass are important characteristics in ecological studies on forest ecosystems. Traditional methods for sampling coarse roots are destructive, time-consuming and laborious, which limits the collection of data for estimating carbon storage/sequestration at the whole ecosystem level. Furthermore, there have been few studies on the relationships between coarse root biomass and abiotic and biotic factors. In this study, the coarse root biomass and distribution were investigated using a ground-penetrating radar technique in a 24-hm² old-growth subtropical broadleaved forest plot in Gutianshan, Zhejiang Province, China. The mean of the coarse root biomass across 15 quadrats was 1105.38 g m⁻² for soil depth of 0–60 cm. The habitat and altitude had significant ($P < 0.05$) effects on coarse root biomass. 71.58% of the total coarse root biomass was distributed at 20–40 cm. There were significant ($P < 0.01$) linear regressions between coarse root biomass and soil total phosphorus content and nitrogen mineralization rate at soil depth of 40–60 cm, while across soil depth of 0–60 cm, a significant ($P < 0.01$) linear regression between the coarse root biomass and soil total carbon content and nitrogen mineralization rate occurred. Topographic traits had no significant effects on coarse root biomass distribution. The coarse root biomass decreased with an increase in tree species richness and rarefied tree species richness at 40–60 cm and this accounted for 53.2% and 29.2% of the variation, respectively. Tree species richness and rarefied tree species richness had a closer relationship with coarse root biomass than the dominant tree species abundance did. The resource variations across the 24-hm² Gutianshan plot might contribute to the difference in tree species abundance, and the tree species richness and rarefied tree species richness had significant effects on the coarse root biomass. This study shows that the ground-penetrating radar technique has great potential for coarse root studies in forest ecosystems.

ground penetrating radar, coarse root biomass, spatial distribution, abiotic and biotic factors

doi: 10.1360/N972014-00360