

白龙江上游植被演替过程中表层根生物量的积累与分配

王梅¹, 王立¹, 李社勤²

(1. 甘肃农业大学林学院, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃白龙江插岗梁省级自然保护区管理局沙滩保护站, 甘肃 陇南 746010)

摘要:根是植物固着与吸收养分的器官,了解不同植被类型根生物量分配及空间特征有助于揭示高山地区物种分布特征及生活史对策。采用土块全挖法,对白龙江沙滩林场森林植被演替过程中的3种植被类型(灌丛(柳)、红桦林和冷杉林)根生物量进行了测定。结果表明:亚高山森林植被演替过程中,粗根生物量与中根生物量垂直分布有差异性,且土层深度对中根生物量分配比例有显著影响。植被演替过程中,粗根系生物量先减小后增加,细根生物量先增加后减小。异速生长分析表明:林场区域内,中根生物量与细根生物量为等速生长,细根生物量与粗根以及中根的累计生物量为异速生长。

关键词:高山植被;根系生物量;空间分布;异速关系

中图分类号:S154.4;Q948 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-5500(2021)06-0098-07

DOI: 10.13817/j.cnki.cyyep.2021.06.014



作为植物重要的功能单元,植物根系是唯一与土壤直接接触的器官,并与土壤颗粒共同形成根网,将植物牢牢地固定于土壤中,决定了植物生存的基础,有固着、支撑、吸收、输导和繁殖等功能,并且在全球植物碳固存与养分循环等方面也具有重要的作用^[1]。根系生物储量约占森林总生物量的30%以上,是陆地生态系统的重要碳库^[2]。但根系取样困难等原因制约着研究者对地下生态的认知。

根据根系结构与功能的差异,许多研究将根划分为粗根(直径>2 mm)和细根(≤2 mm),其中粗根主要起运输与固着的作用,细根起着吸收的作用^[3]。但是也有学者^[4]认为应该将粗根重新划分为粗根和中根,粗根系主要用于支撑作用,中根系主要用于运输作

用^[5]。因此,将根系划分为粗、中、细3种根系能更全面深入地了解植被地下组织的生长情况。

根系生物量在土壤空间分布差异很大,程瑞梅等^[6]研究发现在不同林龄的人工林中,细根生物量随着土层的加深而减小,并且多集中分布在土层表面,而中根与粗根大多分布在20~40 cm深的土壤中。也有研究者发现,粗根主要分布在10~40 cm深的土壤中^[7]。但是,根系生物量在土壤的空间分布没有固定的结论来解释不同径级根系在不同土层的分配比例,因此,对更多地区、更多植被类型根系生物量的调查有助于了解根系生物量在土壤空间上的分布差异。

植被演替过程中由于资源环境和植物群落的改变,土壤中根系生物量的分布差异明显,研究发现,在干旱地区,先锋阶段根系生物量大多集中于10~20 cm深的范围内^[8],也有学者^[6]发现,在湿润地区,植被演替后期,粗根系生物量主要分布在20~60 cm的土层。因此,研究不同地区根生物量积累与分布能够深入了解植被演替规律,并且对森林的恢复有一定的指导意义。

白龙江地处甘肃省的南部,是秦巴山地与青藏高原的过渡区域,在生态功能区位上具有重要的地位^[9];

收稿日期:2020-10-19; **修回日期:**2021-11-23

基金项目:国家自然科学基金(31800352);甘肃省高等学校科研项目(2017A-032);甘肃农业大学专项基金(GSAU-RCZX201708, GSAU-STS-1734, GAU-XKJS-2018-097)

作者简介:王梅(1995-),女,甘肃临洮人,硕士研究生。

E-mail:wangmeilt@163.com

王立为通信作者。E-mail:wangli@gsau.edu.cn

白龙江上游森林是我国西南森林的重要组成部分,在涵养长江上游水源、保护生物多样性等方面发挥着重要作用^[10]。上游森林破坏后一般经历着草丛、灌丛、阔叶林、针阔混交林到针叶林的演替过程,目前对白龙江流域演替过程植被根系生物量的研究较少。因此,本文对白龙江上游演替过程中的根生物量的空间分布与积累特征进行分析,以期为森林植被恢复和森林结构优化提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

甘肃省白龙江林区沙滩林场(N 33°34′~33°46′, E 102°02′~104°22′, 海拔 2 100 m),地处青藏高原东北边缘与秦岭西段交汇处,具有典型的高山地形。地势起伏大,高差悬殊,平均坡度为 30°~35°。土壤以棕灰色灰化土、棕色森林土、褐色森林土为主。属典型的高山内陆气候,年均降水量 1 023.1 mm,年均蒸发量 918.8 mm,年均气温 4.38 ℃,极端高温 29.1 ℃,年均

无霜期 100 d。植被分布的垂直带谱明显,从低到高依次为干旱河谷灌丛、亚高山次生林、亚高山暗针叶林和高山杜鹃灌丛。从干旱河谷向亚高山的过渡段主要为亚高山灌丛,亚高山次生林建群种主要为桦木,亚高山暗针叶林则以冷杉主(表 1)。

1.2 试验方法

1.2.1 样地设置与样品采集 于 2019 年 8 月在沙滩林场进行全面踏查,选灌丛(柳)、红桦林(*Betula albosinensis*)和冷杉林(*Abies faxoniana*),分别设置 20 m × 20 m 的重复样地并调查样方内的全部灌木和乔木。然后在样地内分别设置 3 个 1 m × 1 m 的小样方,清除地表枯落物后,先用铁锹在小样方中心挖出一个 10 cm × 20 cm 的土块,然后将土块按 0~10、10~20、20~40 cm 分别装袋,置于便携保温箱中带回。

将已分层的土柱小心洗去土壤与石砾,去除枯死根,保留活根,然后按不同级径(细根 ≤ 2 mm, 2 mm < 中根 < 5 mm, 粗根 ≥ 5 mm)^[11]进行分类并称取鲜重,然后将根置于 80 ℃ 下烘干至恒重再称取干重。

表 1 样地特征

Table 1 Characteristics of sampling sites

样地类型	经度	纬度	海拔/m	坡度/°	郁闭度/%
灌丛(柳)	104°10′11.07″	33°41′47.91″	2 354	12°	65
红桦林	104°10′25′48″	33°41′25′48″	2 434	35°	100
冷杉林	104°41′25′15″	33°41′25′40″	2 298	54°	70

1.2.2 数据处理与分析 用 SPSS 17.0 软件对数据进行统计分析,采用 LSD 法进行差异显著性分析($\alpha = 0.05$)。双因素方差分析演替过程中不同植被类型和不同土层对根生物量的影响。

采用标准主轴回归(Standardized major axis, SMA)计算不同径级根生物量间的异速生长关系指数 α 和常数 $\log\beta$,若异速生长指数 α 与 1 差异显著,则表明两变量间为异速生长关系;若差异不显著,则为等速生长关系,SMA 回归采用软件 Standardized Major Axis Tests and Routines(SMATR)进行计算^[12]。

2 结果与分析

2.1 根生物量的积累特征

土层深度对粗根系生物量,中根系生物量,细根系生物量以及总根系生物量均无显著性影响($P > 0.05$) (表 2)。植被类型对粗根系生物量有极显著影响($P = 0.000 0$)。土层深度与植被类型的交互作用对粗根系

生物量有极显著影响($P = 0.005 2$)。

多重比较发现,灌丛,桦木以及冷杉林地根系生物量在垂直分布中,粗根生物量分布差异显著($P > 0.05$)。冷杉样地中的中根生物量具有差异性($P < 0.05$),其他均差异性不显著($P > 0.05$)。中根生物量在 10~20 cm 土层灌丛(柳)与红桦林差异性显著($P > 0.05$),其他均为不显著($P > 0.05$)。细根生物量分布中,红桦林根生物量在 0~10 cm 与 10~20 cm 土层差异性显著,其他均为不显著($P > 0.05$)。在植被演替过程中,土层深度为 0~10 cm 时总根系生物量先增加,后减小。10~20 cm 时总根系生物量先减小,后增加。20~40 cm 时根系生物量逐渐增加,且根系生物量之间差异性不显著($P > 0.05$)。

2.2 根生物量分布格局

土层深度对不同径级根系生物量分配无显著影响(表 3)。植被类型对粗根系生物量分配与细根生物量分配有极显著影响($P = 0.000 3, P = 0.000 9$)。

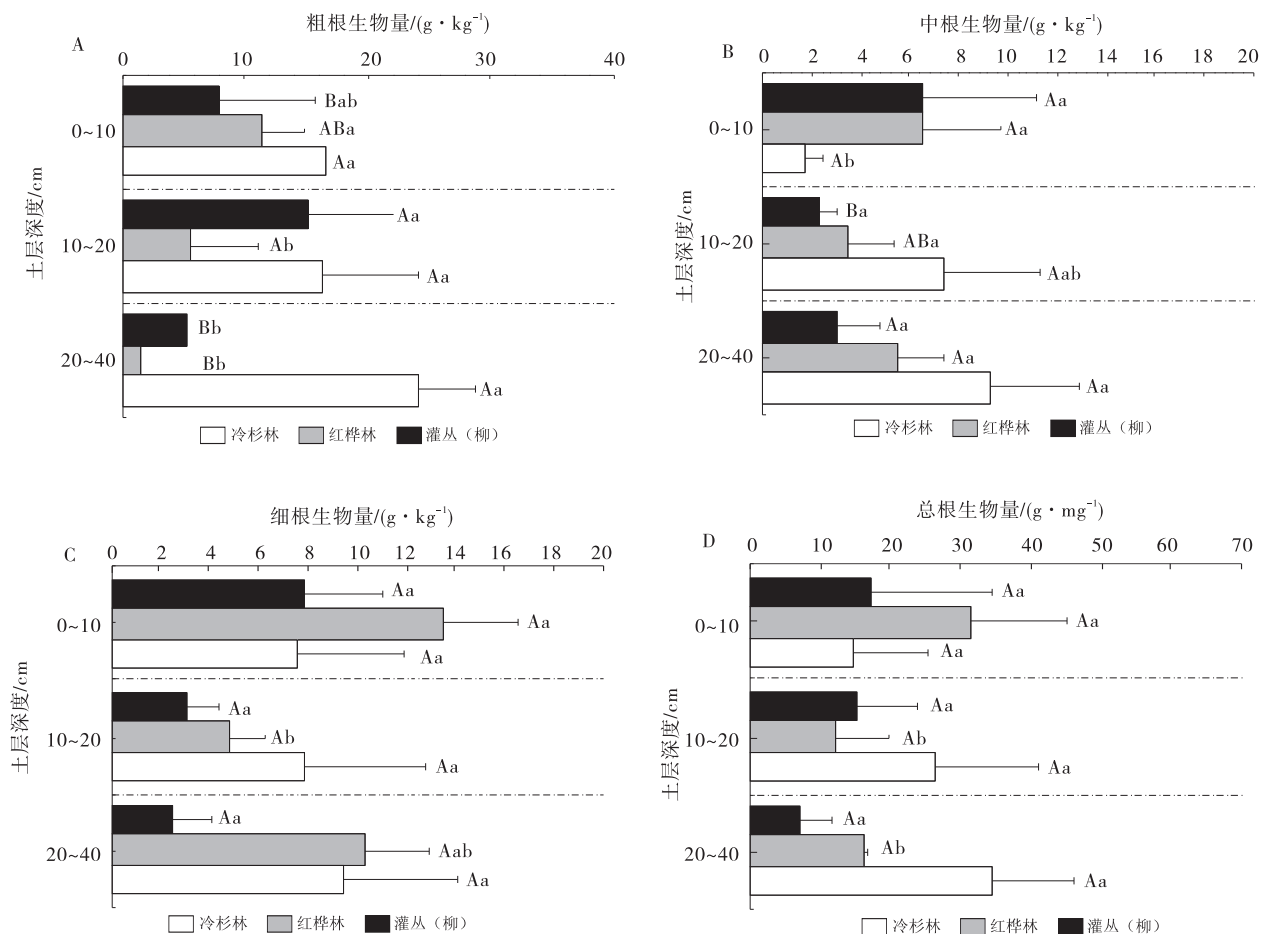


图 1 植被不同径级根生物量

Fig. 1 Biomass of roots in different thickness at three different sampling sites

注:大写字母表示不同植被类型同一土层的差异性,小写字母表示同一植被类型不同土层的差异性

表 2 土层深度与植被类型对根系生物量影响

Table 2 Influence of soil depth and vegetation type on biomass of roots in different thickness

因子	粗根生物量			中根生物量			细根生物量			总根生物量		
	均方	F	P	均方	F	P	均方	F	P	均方	F	P
土层深度	11.271 6	0.594 0	0.562 6	5.526 5	0.312 8	0.735 3	42.643 1	1.276 1	0.303 2	30.441 3	0.114 3	0.892 6
植被类型	397.9551	20.973 1	0.000 0	11.047 1	0.625 2	0.546 4	62.953 0	1.883 8	0.180 8	333.871 8	1.253 6	0.309 2
土层深度× 植被类型	101.151 4	5.330 9	0.005 2	31.861 7	1.803 1	0.172 3	21.157 3	0.633 1	0.645 3	319.139 1	1.1983	0.345 6

表 3 土层深度与植被类型对根系生物量分配的影响

Table 3 Influence of soil depth and vegetation type on the biomass allocation of roots in different thickness

因子	粗根生物量			中根生物量			细根生物量		
	均方	F	P	均方	F	P	均方	F	P
土层深度	416.279 1	1.846 0	0.186 5	112.999 0	1.675 3	0.215 2	249.138 6	1.483 0	0.253 4
植被类型	3 031.771 1	13.444 2	0.000 3	225.217 6	3.339 0	0.058 4	1 773.745 4	10.558 1	0.000 9
土层深度× 植被类型	883.730 7	3.918 9	0.018 5	286.943 8	4.254 1	0.013 5	247.512 1	1.473 3	0.251 7

随着植被的演替,根系生物量在不同土层分配比例变化较为明显(图 2)。在灌丛(柳)中,根系生物量

粗根最高,为 74%,中根生物量最低,为 11%。在红桦林样地中,细根生物量最高,为 60%,粗根生物量最

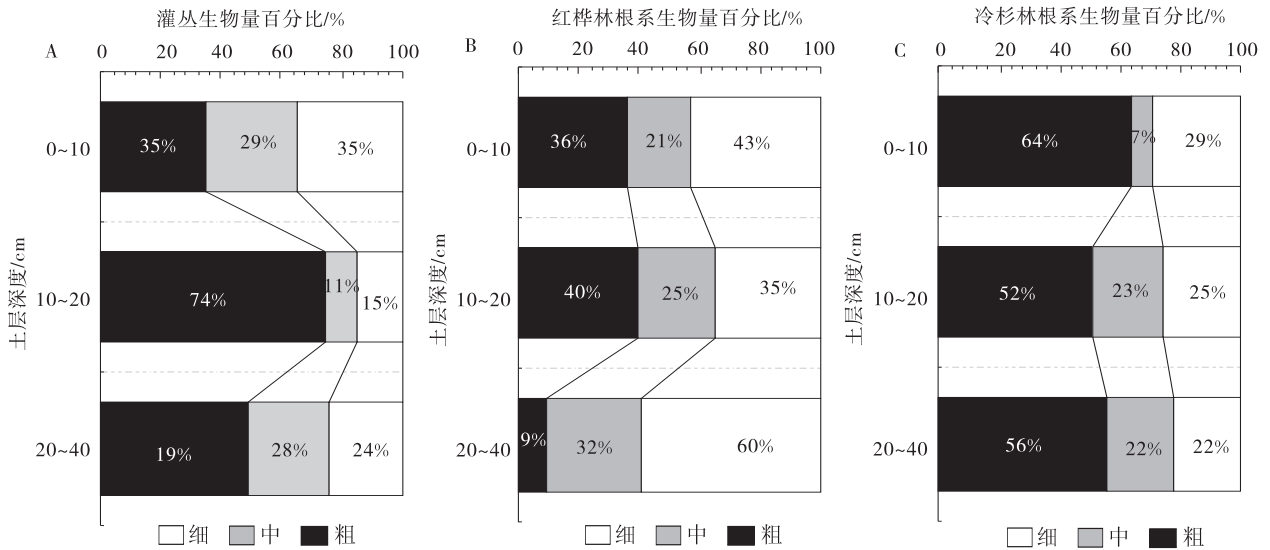


图 2 不同植被不同根生物量垂直方向百分比

Fig. 2 Percentage of biomass of roots in different thickness along the soil profile from three niches with different vegetation

低,为 9%。冷杉林样地中根系生物量粗根最高,为 64%,中根生物量最低,为 7%。随着植被的演替,根系生物量的分配逐渐从细根转移到粗根。

2.3 根生物量间的异速生长关系

异速生长分析表明,仅中根生物量与细根生物量、粗根和中根生物量与细根生物量间存在极显著的正相关关系(图 3),其斜率分别为 0.852 7(95% CI = 0.593 0, 1.2263)、0.5752(95% CI = 0.0353, 0.8259),

并且粗根和中根生物量与细根生物量显著大于理论值 1.0($P=0.003$),表明中根生物量与细根生物量为等速生长关系,细根生长速率显著小于粗根和中根生长速率的异速生长关系。

3 讨论

最优分配理论^[13]认为,当某一资源成为限制资源时,植物总是将获得的资源优先分配到能获得限制性

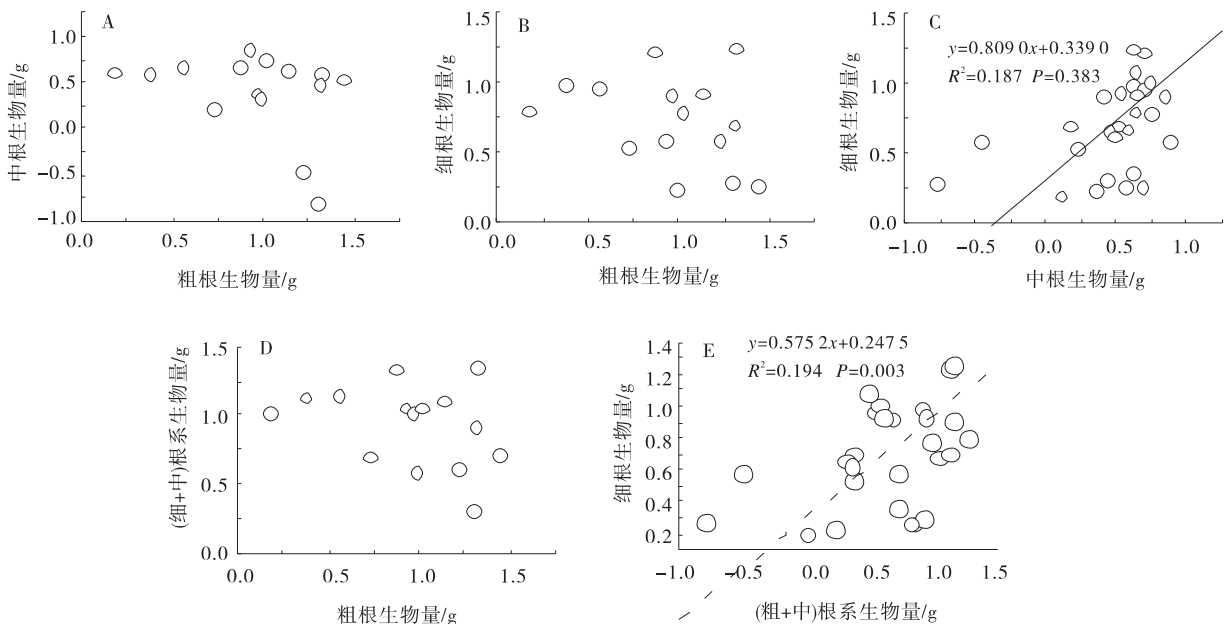


图 3 不同径级根生物量异速关系

Fig. 3 Isokinetic relationship among biomass of roots in different thickness

注:1. 图中实线代表与 1.0 差异性不显著,虚线代表与 1.0 差异性显著;2. 数据经对数转换

资源的器官^[14],从而使植被获得更多的限制性资源。但是最优分配理论受限于植被个体大小,异速生长理论很好地解决了这个问题。最优分配理论与异速生长理论结合解释植被生长过程中不同器官的生物量差异性已被很多学者在研究中应用^[15]。本研究发现白龙江上游森林植被演替初级阶段细根生物量随土层深度呈现先减小后增大,中根生物量随土层深度先增大后减小,中期阶段中根生物量与细根生物量随土层深度先减小后增大的变化趋势,与李洪波^[16]研究发现根在养分富集的斑块内增生情况一致,说明土壤在空间含量上的养分异质性。根系对土壤养分富集区的响应一般包括根系的伸长^[17],总根长的增加^[18-19],侧根分支的增多^[20]等。植物通过根系形态和生理的一系列可塑性的变化来探寻、获取并利用资源,这种行为被定义为根的觅食行为^[16]。自然界中,土壤养分在空间分布上总是呈现异质性或者养分斑块模式。为了最大限度地获取养分,植物通过不同土层深度对不同径级根系生物量的分配来最大限度地利用土壤中的养分。本研究发现在养分富集区大量增生会减少在其他土层的生长量,即灌丛(柳)粗根生物量减少,在0~10 cm土层深度的根系生长;红桦林中根生物量在10~20 cm土层深度的根系生长。郝艳茹^[21]研究中所描述的根系生物量在垂直方向上分布较浅,根系生物量在土壤表层含量较高,与本研究得出的冷杉林细根生物量,中根生物量以及总根生物量均随着土层深度呈现先增加后减小的变化趋势不符,其原因可能为根系生物量的发展具有区域异质性,演替过程根系的发展具有区域的分异规律,不同地带的植被根系结构迥异^[22]。但较为遗憾的是现今有关根系生物量和根系分布的研究缺少对高山地区的研究,从而无法深度了解区域异质性的根系生物量分布^[23]。本研究中,灌丛(柳)样地中,3个土层中粗根生物量百分比均超过30%,最高达74%,而在红桦样地中细根生物量在3个土层中均超过了35%,最高达60%,而冷杉样地中,粗根生物量在3个土层中更是超过50%。郝艳茹^[21]在研究中发现,森林植被演替到木本植被阶段由于土地资源匮乏,为获取更多地土壤资源从而细根生物量含量较大。本研究中红桦林根系生物量分配侧重于细根生物量表明白龙江上游植被演替到木本植被阶段,根系主要用于吸收土壤中的有限资源用于植被的生长。植被演替到后期时,植被个体较大,根系主用于对地上部分的支撑作

用。孙宝刚等^[24]也得出结论,林木径级较小时地上部分生物量较低,根系对地上部分支撑的压力较小并且林木处于营养生长阶段,根系在空间分布上表现为纵向生长,即细根生物量增加以促进对土壤中营养物质的吸收;而随着径级的增加,地上部分生物量的增加,根系对地上部分的支撑压力增大,根系横向增长,粗根生物量加大以支持林木的高生长。本研究在植被演替过程中到冷杉林时根系生物量分配侧重于粗根系生物量,验证了异速生长理论。该研究区域中细根生物量与中根生物量为等速关系,与粗根以及中根的累积量为异速关系,与王杨^[25]的研究中根系生物量趋近或符合等速生长有一定的差异性^[26]。范高华等^[27]的研究中发现当出现物种竞争时,植被为获取更多光资源而促进细根生物量的生长来吸收更多养分和水分。肖兴翠^[28]的研究也得出,当林分密度增加时,林分总体根生物量增加,但对粗根以及中根没有显著性影响,细根生物量随林分密度减小而降低。郝丙青等^[29]的研究发现,林龄也是细根生物量增加的一个显著因素。在干旱、半干旱地区,土壤水分状况是植物生长的主要限制因子^[30],李鸿儒等^[31]研究发现粗根生物量除与0~10 cm土层的土壤含水量有相关性以外,与10~60 cm土层的土壤含水量不相关,说明表层土壤中的含水量能够影响粗根生物量的积累,中根生物量与粗根生物量恰好相反,而细根生物量与土壤水分呈显著性相关。

4 结论

对亚高山森林植被演替过程中不同土层深度的根生物量进行双因素方差分析。结果表明:亚高山森林植被演替过程中,粗根生物量与中根生物量垂直分布有差异性,且土层深度对中根生物量分配比例有显著影响。植被演替过程中,粗根系生物量先减小后增加,细根生物量先增加后减小。异速生长分析结果表明:林场区域内,中根生物量与细根生物量为等速生长,细根生物量与粗根以及中根的累计生物量为异速生长。

参考文献:

- [1] 陶俊,何丙辉,李天阳,等. 三峡库区4种不同草本植物根际土壤的颗粒分形特征[J]. 水土保持学报,2013,27(6): 35-40.
- [2] 徐伟义,金晓斌,杨绪红,等. 中国森林植被生物量空间网格化估计[J]. 自然资源学报,2018,33(10):1725-1741.
- [3] 燕辉,刘广全,李红生. 青杨人工林根系生物量、表面积和

- 根长密度变化[J]. 应用生态学报, 2010, 21(11): 2763—2768.
- [4] 李义强, 伍红燕, 宋桂龙, 等. 岩石边坡对胡枝子和紫穗槐根系特征的影响[J]. 草原与草坪, 2020, 40(2): 23—29.
- [5] 樊博, 林丽, 曹广民, 等. 不同演替状态下高寒草甸土壤物理性质与植物根系的相互关系[J]. 生态学报, 2020, 40(7): 2300—2309.
- [6] 程瑞梅, 王瑞丽, 肖文发, 等. 三峡库区马尾松根生物量的空间分布[J]. 生态学报, 2012, 32(3): 823—832.
- [7] 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[J]. 科学通报, 2014, 59(24): 2416—2425.
- [8] 陈芳, 马全林, 王继和, 等. 干旱区沙漠化逆转过程中优势种群及其根系特征研究[J]. 干旱区资源与环境, 2009, 23(7): 148—153.
- [9] 柳冬青, 张金茜, 巩杰, 等. 基于“三生功能簇”的甘肃白龙江流域生态功能分区[J]. 生态学杂志, 2019, 38(4): 1258—1266.
- [10] 齐瑞, 杨永红, 陈宁, 等. 白龙江上游 5 种典型灌木林枯落物蓄积量及持水特性[J]. 水土保持学报, 2016, 30(6): 123—127.
- [11] 马元喜, 王化岑, 王晨阳, 等. 冬小麦根系各级分枝形成及其解剖结构研究[J]. 作物学报, 2002(3): 327—332.
- [12] 陈国鹏, 赵文智, 何世雄, 等. 沙柳(*Salix psammophila*) 丛生枝生物量最优分配与异速生长[J]. 中国沙漠, 2016, 36(2): 357—363.
- [13] 钟泽兵, 周国英, 杨路存, 等. 柴达木盆地几种荒漠灌丛植被的生物量分配格局[J]. 中国沙漠, 2014, 34(4): 1042—1048.
- [14] Bloom A J, Chapin F S, Mooney H A. Resource limitation in plants—an economic analogy[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1985, 16: 363—392.
- [15] 杨昊天, 李新荣, 刘立超, 等. 荒漠草地 4 种灌木生物量分配特征[J]. 中国沙漠, 2013, 33(5): 1340—1348.
- [16] 李洪波, 薛慕瑶, 林雅茹, 等. 土壤养分空间异质性与根觅食作用: 从个体到群落[J]. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(4): 995—1004.
- [17] Zhang H, Forde B G. An Arabidopsis MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture[J]. Science, 1998, 279(5349): 407—409.
- [18] Junyi Liu, Cressa Ria P. Fulong, Leiqing Hu, et al. Interpenetrating networks of mixed matrix materials comprising metal-organic polyhedra for membrane CO₂ capture[J/OL]. Journal of Membrane Science, 2020, 606: 118122 [2020-07-01]. <http://doi.org/10.1016/j.memsci.2020.118122>.
- [19] Hui Ding, Heran Zheng, Xi Liang, et al. Getting ready for carbon capture and storage in the iron and steel sector in China: Assessing the value of capture readiness[J/OL]. Journal of Cleaner Production, 2019, 244: 118953. DOI: 10.1016/j.jclepro.2019.118953.
- [20] 陈国鹏. 沙柳丛生枝异速生长关系与数量动态研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016.
- [21] 郝艳茹, 彭少麟. 根及其主要影响因子在森林演替过程中的变化[J]. 生态环境, 2005, 14(5): 762—767.
- [22] 胡广录, 赵文智. 干旱半干旱区植被生态需水量计算方法评述[J]. 生态学报, 2008, 28(12): 6282—6291.
- [23] 瞿礼嘉, 钱前, 袁明, 等. 2011 年中国植物科学若干领域重要研究进展[J]. 植物学报, 2012, 47(4): 309—356.
- [24] 孙宝刚, 陈飞, 王健敏, 等. 不同径级云南松各部位生物量及其分布规律[J]. 林业科学研究, 2012, 25(1): 71—76.
- [25] 王杨, 徐文婷, 熊高明, 等. 灌木生物量分配特征[J]. 植物生态学报, 2017, 41(1): 105—114.
- [26] 何茂松, 罗艳, 彭庆文, 等. 新疆 45 种荒漠植物粗根碳、氮、磷计量特征及其与环境的关系[J]. 生态学杂志, 2019, 38(9): 2603—2614.
- [27] 范高华, 崔楨, 张金伟, 等. 密度对尖头叶藜生物量分配格局及异速生长的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(15): 5080—5090.
- [28] 肖兴翠, 李志辉, 梁明武, 等. 林分密度对湿地松根生物量及其分布的影响[J]. 森林与环境学报, 2015, 35(1): 45—52.
- [29] 郝丙青, 夏莹莹, 张乃燕, 等. 不同林龄岑溪软枝油茶细根生物量的分布特征及年内动态[J]. 广西林业科学, 2018, 47(4): 415—420.
- [30] 李鹏, 赵忠, 李占斌, 等. 渭北黄土区刺槐根分布特征研究[J]. 生态环境, 2005(3): 405—409.
- [31] 李鸿儒, 王继和, 蒋志荣, 等. 白刺沙包发育过程的土壤水分与根生物量的关系[J]. 甘肃农业大学学报, 2010, 45(6): 133—138.

Accumulation and distribution of root biomass changed with vegetation succession in the upper reaches of Bailong River

WANG Mei¹, WANG Li¹, LI She-qin²

(1. *College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China*; 2. *Shatab Protection Station, Chagaling Provincial Nature Reserve Administration in Bailong River Basin of Gansu Province, Longnan 746010, China*)

Abstract: Roots are the most important organ for plant fixation and nutrient absorption. Understanding the distribution of root biomass and spatial characteristics would be helpful to reveal the distribution of species and their life history strategies in alpine areas. In August 2019, the root biomass of different stands including shrub (willow), red birch and fir at Bailongjiang Beach Forest Farm was determined by using the whole earth excavation method. The results showed that the vertical biomass distribution of thick roots was different from that of medium roots. Soil depth had a significant influence on the proportion of biomass of roots in medium thickness in the subalpine forest. In the process of vegetation succession, the biomass of thick roots first decreased and then increased, and the biomass of fine roots first increased and then decreased. The results of allosteric growth analysis showed that the biomass of medium roots and fine roots showed the same growth rate, while the biomass of fine roots, thick roots and medium roots showed different growth rates. The root distribution characteristics of forest vegetation reflected the difference in carbon assimilation, which would be helpful to reveal the dynamic mechanisms of forest growth and development, therefore providing scientific basis for forest structure optimization.

Key words: alpine vegetation; root biomass; spatial distribution; the velocity relationship