

森林演替过程中根系分布的动态变化*

彭少麟^{1,2}, 郝艳茹¹

(1. 中国科学院华南植物研究园, 广东 广州 510650;

2. 中山大学有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 广东 广州 510275)

摘 要: 综述了演替过程中植被根系的分布与动态变化的研究进展, 阐述了未来森林演替过程根系研究的重点和技术路线。根系作为生态系统中一个重要组成部分, 在植被演替过程中占有重要地位, 演替早期的树种的根系分布深度和根系总长度都要比后期树种的高, 这种分布特征使林木得以吸收深层的水分和养分, 并为演替后期的植被生长创造了良好的生长环境。由不同种群的根系分布范围可以描述该种群可以利用的资源范围以及它在演替过程中的作用和地位。森林根系分布受自身条件(如植被组成、林龄、所处演替阶段)和生态因子(如大气、气候带、土壤条件等)的影响。未来应加强森林根系动态研究的标准方法研究; 森林根系分布和分层结构的动态与功能研究; 全球变化对根系生态效应研究; 根系生态系统的生物多样性研究; 根系演替速度研究等。

关键词: 演替; 森林; 根系分布; 动态变化

中图分类号: Q948.15⁺4 **文献标识码:** A **文章编号:** 0529-6579 (2005) 05-0065-05

根系作为生态系统中一个重要组成部分, 其分布决定了植被的水分和养分的供给状况。在森林演替过程中, 环境因子和生物结构的变化, 造成地下根系生物量及其分布特征相应的改变, 从而成为影响演替进程与速率的关键因子之一。近年来, 国内外都大力加强林木根系的研究工作^[1-4]。自1968年至今, 已有10多次大型国际根系学术研讨会, 其中树木细根的研究较多^[5,6]; 热带温带的工作较多, 亚热带地区较少^[4]。但是, 与森林演替相联系的根系分布动态研究资料还极为缺乏, 根系分布模式与成层现象在演替进程中的作用及动态目前尚未见研究。本文综述了森林演替过程根系研究的现状, 提出未来研究的重点和技术路线。

1 森林演替过程中根系的分布动态

根系分布模式对于理解森林动态是至关重要的, 在不同演替阶段, 植被根系分布存在一定差异, 根系分布的动态变化主要指生物量在垂直和水平方向上分配变化。在演替过程中, 光能、空间及养分资源的竞争同样也会发生在地下部, 以根系结构变化的形式表现出来, 在垂直方向结构变化可以通过层次结构来表征, 水平方向上可以通过根茎级来表征。由演替初期的高光、低营养到演替后期的低光、高营养, 植物的根冠比也由大到小地发生

变化^[7]。不同演替阶段的森林根系差异明显, 森林群落根系结构变化应该可以指示演替的发展。

1.1 森林根系分布研究简述

早在1764年, 就曾有人挖掘树木根系, 随后林木根系的研究进展缓慢。到了20世纪, 《根系研究法》的出版^[8,9], 促进了根系发展, 到目前为止, 尚没有见到有关森林演替过程中根系的经典著作。有关森林根系生物量的研究较多, 由表1可见, 根系生物量在各森林类型都有一定的研究工作, 根系约占总生物量的9%~30%, 受森林生态类型、土壤状况、降水、气温等因素的影响。大多数资料没有涉及到不同演替阶段根系生物量的分层研究, 也没有考虑在演替过程中根系的动态变化, 只有很少的资料进行了粗略的根系生物量分配的研究^[10]。

1.2 森林演替过程中根系的分布动态

典型的陆生植物群落演替模式, 在经过地衣群落阶段和苔藓群落阶段后, 主要有如下阶段^[7]。

草灌丛群落阶段: 一般群落结构简单, 地上部和地下部各形成2层: ①灌木层: 地上部平均高0.43 m, 根系多分布至1.5 m以下的土层中, 根幅2 m×2 m。②草本层: 层高平均为0.09 m, 根系多分布于0~1.5 m内的土层中, 根幅变化范围大, 部分植物有地下茎^[13]。

* 收稿日期: 2004-10-18

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30270282); 广东省特聘教授(珠江学者)基金资助项目

作者简介: 彭少麟(1956年生), 男, 特聘教授, 博士生导师; E-mail: lsspsl@zsu.edu.cn

表1 根生物量和地上部生物量的分布及其环境因子

Tab.1 Distribution of forest biomass and environmental factors

气候带	森林类型	地上部生物量 (Mg·hm ⁻²)	根系生物量 (Mg·hm ⁻²)	年均温度 ℃	年均降水 mm	林龄 a	土壤质地	资料来源
热带 (纬度≤25°)	低地雨林	431	43	25	1810	成熟林	适中	[10]
	潮湿森林	121	32	24.5	1700	18	-	[10]
	低地雨林	406	69	27.2	1771	成熟林	适中	[10]
	常绿雨林	5~88	1~9	25	1750	3~8	细	[10]
	低山地森林	223	69	19.7	3725	成熟林	-	[10]
	干旱落叶林	74	31	23.5	707	成熟林	适中	[10]
	大叶相思纯林	85.43	11.45	21.6~23	1500~1990	20~28	适中	[11]
温带 (26°≤纬度 ≤50°)	亚高山林	12	3	1.5	1000	350	粗	[10]
	亚高山针叶林	117~313	37~78	-	-	70~78	-	[10]
	地中海硬叶常绿林	160	62	9.5	870	75	适中	[10]
	落叶林树线	27~241	14~67	8.0~12.1	2170	-	适中	[10]
	常绿落叶季雨林	92~640	21~146	9.3~23	800~3500	成熟林	适中-细	[10]
北方 (纬度>50°)	落叶针叶林	62~164	17~49	7.7	762	23~55	细	[10]
	落叶混交林	201	34	7.5	644	158	细	[10]
	温带松杉林	94.31~275.71	39.77~54.2					[12]

木本群落阶段：乔木层在森林中占有重要地位，地上部可以分为几个亚层，但地下部是否也分层，目前尚没有人做过研究。乔木根系在森林群落中占有绝对优势。先锋树种的根系分布较浅，主要在地面 50 cm 以内，细根量多，有利于吸收养分，但易受风害。亚热带季风山地气候条件下的先锋树种常绿阔叶乔木 6 龄的圣诞树^[14]人工群落，其根系总量为 11.93 t/hm²，其中乔木、灌木、草本分别为 11.54, 0.04, 0.35 t/hm²，乔木根系占群落根系总量的 96.73%。圣诞树主根明显，占根系总量的 35.53%，分布深度可达 1 m 以下，主要分布在 0~40 cm 的表土中，其中 0~20 cm 土层中的根系占根系总量的 88%，侧根发达，占根系总量的 64.47%，水平分布范围达 4.70 m，根幅与冠幅的比例为 2:1。而中温带大陆性湿润季风气候条件下的赤松，属早期速生、生长持续期很长的树种，根系发达，可塑性强，主根长度在 60~80 cm，有的达 1 m 以上，侧根一般为 5~7 条，粗根呈放射状伸向四周，距地表 20~30 cm，分根角多在 60°左右^[15]。黑石顶南亚热带常绿阔叶林根系的根数随深度的增加而减少，根的横断面积在深度 1.5~2.0 m 处最大，根系生物量占森林总生物量的 20.54%，乔木层、灌木层和草本层分别为 20.46%、26.97%、22.52%^[16]。盆地亚热带湿润季风气候下的桉柏混交林中，桉木根系分布较浅，侧根发达，细根相对少；柏木根系分布较深，在不同土层分布较均匀，吸收根和细根相对含量较高。柏木纯林根系主要集中在 0~40 cm 土层中，吸收

根和细根比例增大，增强了对环境的适应^[17]。在我国广西与贵州的部分地区有较大面积的杉木和马尾松两者天然混交的次生林，马尾松的根呈棕色，垂直根系比杉木发达，有明显的主根，深达 1.5 m，最粗垂直根的基部直径达 9 cm。马尾松根幅比杉木小，只有 6.9 m，大部分细根分布在表土 30 cm 以内。杉木的水平根系发达，10 a 达 9 m，20~40 a 时约 10 m，54 a 达 12.7 m，主要侧根少则 4~5 条，多时可达 21~22 条^[18]。

在自然状态下，成熟混交林通常反映了演替较高阶段。由于不同树种根系的相互作用，使根系在土壤中镶嵌分布，分布范围更深，根系密度增加，从而改善林中植物对土壤水分和养分的吸收，改善土壤水分、养分的供应状况，物质循环加速。

Jackson 综合分析大量研究数据发现，北方森林根系分布最浅，而温带针叶林最深，它们在表层 30 cm 内的根系分别占 80%~90% 和 50%^[4]。一般来说，根系的垂直分布是较浅的，树木或林分大部分根系位于 50 cm 土层以上，多集中在枯落物层和 10 cm 以上矿质土壤表层，60% 的根系分布在表层 20 cm 处，且最大根密度出现在 10~20 cm 深度，根径大于 10 cm 的根系只出现在距树干 6 m 以内。在中性土壤上，最大根系量在 90 cm 土层，吸收根主要分布在 0~15 cm 土层，侧根水平伸展范围是地上冠层的 2~3 倍。在森林演替过程中，随林龄的增加，树木根系在垂直和水平方向的分布范围增加，早期树种的根系分布较深，根系这种分布特性使林木可以吸收深层的水分和养分，为顶极植物种

的生长创造良好的生长环境。

森林演替过程中森林根系分布的变化影响根生物量的变化。在群落演替过程中,根系生物量的动态包括量变和质变。量变是指缓慢的、幅度较小的波动;质变是指一个群落取代另一个群落,一个种取代另一个种,地下部生物量会发生较大变化。树木根系生物量不仅发生季节性波动和年际变化,在不同群落中的也存在差别,由不同的物种组成的群落或生态系统,其根系生物量也相应变化,但随演替的进展,生物量增加,波动性应趋于缓和。南亚热带森林生态系统根生物量和生产力具有从初始阶段低—中间阶段较高—成熟阶段高的演替特征^[7]。

1.3 不同演替阶段树木细根的分布动态

不同地带和不同类型森林的细根分布量是不同的。从北方森林到温带、亚热带至热带森林,细根生产量呈增加趋势,针叶林细根生产在总净初级生产中的比例小于阔叶林(常绿和落叶)。北方常绿针叶林平均细根生物量最低($216 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$),北方温带阔叶林生产力每年为 $303 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,热带常绿阔叶林最高($1\,087 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)^[19]。同一地带不同演替阶段细根的分布是变化的。南亚热带从早期先锋针叶林群落向季风常绿阔叶林群落演替的过程中,演替后期的季风常绿阔叶林细根现存量高于演替中期的针阔叶混交林细根存量^[20]。

在演替过程中,随林分年龄增加,细根垂直分布表层化。细根生物量分布随深度增加呈指数递减^[21]。廖兰玉^[22]的结果也证实该观点,0~20 cm、20~45 cm、45~70 cm 土层中细根生物量分别占总根量的67.9%、24.1%和8%。

2 影响森林根系分布的生态因子

在生态系统中,根系与生态因子的作用是相互的,根系的形态结构受自身条件 and 环境因子的影响,同时可以发生相应变化以适应环境。种群的遗传特性决定了其根系形态和根的构型,但水平分布范围、主根、侧根分布深度等则因环境、植被类型、林龄、气候带等因素影响而差别很大。根系的发展过程中对环境也有很强的改造作用。根系与环境的相互作用结果或促进或抑制植物的生长速度,从而影响演替的进程。

2.1 CO_2 浓度

CO_2 浓度增加可以促进根系的生长,从而可能加速森林演替的进程。无任何环境胁迫时, C_3 植物的根生物量对高 CO_2 浓度响应强烈。由于大气 CO_2 浓度上升而产生的额外多的生物量的大部分是

出现在植物的地下部分^[23],根的形态和结构也发生相应改变。根系生长与光照条件呈正相关关系,光照主要影响新根的生长发育^[24]。

2.2 土壤环境

根系的分布受土层厚度、土壤容重、土壤温度、土壤空隙度、土壤动物和微生物、腐殖质颗粒大小等影响。土壤环境优越的生态系统,一般促进根系的发展。根系穿透土壤的难易与土壤容重呈负相关,粗质地土壤中桉树细根生物量明显高于细质地土壤。根系对土壤呼吸的温度敏感性有强烈影响^[25]。Vogt 等^[6]发现气候因子和养分状况是决定细根生物量的重要因素,而细根生产和分布则主要受养分条件的控制,在养分充分区根系的生长主要是细根的伸长和侧根级数的增加。土壤水分决定活性根系的分布,一般认为干旱胁迫首先对植物根系产生影响,以天然降水为主要水源的林木根系呈水平分布为主,利用地下水的林木根系呈垂直根系,水平根系在树冠投影以内。

2.3 立地条件

立地条件对植被根系特性影响明显。根系分布的深度一般随树干距离的增加而明显减小,坡向对根系分布特征有明显影响,阴坡的根系分布广,垂直分布深度均较阳坡大,水平分布范围远大于阳坡,吸收根所占比重较大,根系的生长发育状况明显优于阳坡,林地立地环境起着决定影响作用。

2.4 其它

根系的伸长生长随温度的升高而增加,根系生长的季节变化与土壤温度密切相关。根系生长在季节变化上呈双峰型,在春季和秋季出现最高值。栽培措施如杉木连栽和造林密度增加都会减少根系的分布,开沟深栽和适宜的树种混交都能增加根系的生长和分布。在重金属污染地区,金属离子对根系生长有直接的毒效应,能造成附近工厂的树木根系的损伤或死亡。

3 存在的问题和发展方向

3.1 存在问题

虽然演替过程森林根系的研究已有一些进展,但由于根系研究的难度极大,迄今尚存在许多问题:①在研究的尺度上,主要是对单个树种或群落的根系研究,从生态系统角度进行的研究还甚少。②在空间研究上,国外的研究主要集中在北方森林、寒温带和热带森林,而对暖温带和亚热带森林生态系统研究缺乏,演替过程根系的发展具有区域的分异规律,不同的地带其规律是不同的。③在时间研究上,缺乏长期的定位研究。④在方法学

上,新方法的引入不够,已有的方法也不够标准化。

3.2 研究重点

今后森林演替根系动态研究的重点:①提升研究方法。目前还没有森林根系动态的标准研究方法,未来应该加强新技术的应用,如计算机和各种传感器(摄相机、扫描仪、各种探头)构成的数据影相分析系统,与遥感技术、GIS 等相结合,逐步实现对森林根系动态的实时监测。②加强森林根系分布和分层结构的动态与功能研究。森林根系结构在演替过程动态过程是与功能过程耦合的,森林根系功能值得深入研究。③全球变化对根系生态效应研究。包括根系在森林生态系统碳平衡中的作用,大气 CO₂ 浓度增加和全球变暖对根系分布的影响及不同的植物种群的根系动态变化,这种动态变化如何对森林群落内的竞争产生影响,④根系生态系统研究。根系生态系统中,其动态是土壤理化和生物多个因子综合作用的结果。在森林根系分布上,

应揭示影响分布的主导生态因子;在结构上,应揭示根系形态与多样性对土壤生物多样性的影响;在功能上,应揭示土壤动物和微生物的耦合作用和作用机理。⑤根系演替速度研究。包括地上地下动态相关性研究。⑥加强亚热带区域的研究。表 2 总结了世界各地对森林根系生物量研究的数量分布状况,可见,森林根系生物量研究在全球有一定的分布格局,研究区域主要在北半球的暖温带和热带,南北回归线以内的根系研究较少。Michael A^[4]指出温带森林和北方森林的根系生物量研究在分量上分别占 44% 和 32%,而热带地区的研究只占 24%。我国的南亚热带地区由于特殊的地理位置,发育出世界上独一无二的大面积常绿阔叶林,研究南亚热带常绿阔叶林根系的分层,可以弥补国外研究的空缺,在世界范围内有着重要的特殊意义。

3.3 根系演替研究的技术路线

本文提出根系演替研究技术路线(图 1),这有助于全面理解森林生态系统演替的过程和机理。

表 2 世界森林根系生物量研究资料的主要分布区

Tab.2 The area coverage of forest roots biomass in the world

纬度	经度 W			经度 E			合计
	0-45°	45°-90°	90°-180°	0-45°	45°-90°	90°-180°	
N	0-23°27'	2	5	1	3	3	7
	23°27'-66°34'	7	19	18	42	7	39
	66°34'-90°				2		2
S	0-23°27'		1		1		2
	23°27'-66°34'					2	2
	66°34'-90°						0

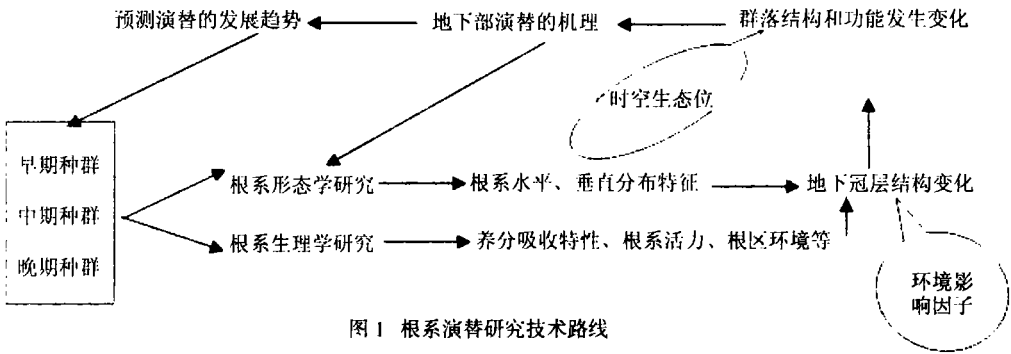


图 1 根系演替研究技术路线

Fig.1 The frame of research on forest roots in succession

参考文献:

[1] 刘建军. 林木根系生态研究综述[J]. 西北林学院学报, 1998, 13(3): 74-78.
[2] 李鹏, 赵忠, 李占斌, 等. 植被根系与生态环境相互作用机制研究进展[J]. 西北林学院学报, 2002, 17(2): 26-32.
[3] GALE M R, GRIGAL D E. Vertical root distribution of

northern tree species in relation to successional status[J]. Can J For Res, 1987, 17: 829-834.
[4] JACKSON R B, CANADELL J, MOONEY H A. A global analysis of root distribution for terrestrial biomass [J]. Oecologia, 1996, 180: 389-411.
[5] BERISH C W. Root Biomass and surface area in three successional tropical forests. [J]. Can J Forest Res, 1982, 12: 699-704.

- [6] VOGT K A, VOGT D J, VOGT 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: 159 – 219.
- [7] 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学[M]. 北京: 科学出版社, 1996.
- [8] M T 达拉诺夫斯基. 根系研究法[M]. 北京: 科学出版社, 1957.
- [9] BOHM W. 根系研究法[M]. 北京: 科学出版社, 1987.
- [10] MICHAEL A C, SANDRA B, EILEEN H H. Root biomass allocation in the world's upland forest[J]. *Oecologia*, 1997, 111: 1 – 11.
- [11] 任海, 彭少麟. 大叶相思的生态生物学特征[J]. *广西植物*, 1998, 18(2): 146 – 152.
- [12] 杜晓军, 刘常富, 石小宁, 等. 长白山主要森林生态系统根系生物量研究[J]. *沈阳农业大学学报*, 1998, 29(3): 229 – 232.
- [13] 刘建泉. 甘肃民勤西沙窝唐古特白刺群落的生态特性[J]. *植物资源与环境学报*, 2002, 11(3): 36 – 40.
- [14] 孟广涛, 方向京, 郎南军, 等. 云南金沙江流域山地圣诞树人工林水土保持效益[J]. *水土保持学报*, 2000, 14(4): 60 – 63.
- [15] 王成, 金永焕, 刘继生, 等. 延边地区天然赤松林单木根系生物量的研究[J]. *北京林业大学学报*, 1999, 21(1): 44 – 49.
- [16] 陈章和, 王伯茨, 张宏达. 南亚热带常绿阔叶林的生产力[M]. 广州: 广东高等教育出版社, 1996.
- [17] 石培礼, 钟章成, 李旭光. 桉柏混交林根系的研究[J]. *生态学报*, 1996, 16(6): 623 – 631.
- [18] 阳含熙文选编委会编. 阳含熙文选[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- [19] GERALDINE L T, TIMOTHY J F. Evaluating minirhizotron estimates of fine root longevity and production in the forest floor of a temperate broadleaf forest[J]. *Plant and Soil*, 2001, 229: 167 – 176.
- [20] 温达志, 魏平, 孔国辉, 等. 鼎湖山南亚热带森林细根生产力与周转植物[J]. *生态学报*, 1999, 23(4): 361 – 369.
- [21] LAWSON G J. Roots in tropical agro-forestry system (appendix 1) // Cannell M G R, et al (eds). *Annual Report June 1993-June 1994 of Agro-forestry Modelling and Research Coordination*, ODA Forestry Research Program RS651, 1995, 1 – 25.
- [22] 廖兰玉, 张祝平, 蚁伟民, 等. 鼎湖山根系生物量和氮动态[J]. *植物生态学与地植物学学报*, 1993, 17(7): 56 – 60.
- [23] ROGERS H H, RUNION G B, KRUPA S V. Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis roots and the rhizosphere[J]. *Environ Polut*, 1994, 83: 155 – 159.
- [24] THOMAS L N, GINA H M, MAUREEN S. The dependence of root growth potential on light level, photosynthetic rate, and root starch content in jack pine seedlings [J]. *New Forests*, 1996, 13: 105 – 119.
- [25] RICHARD D B, KNUTE J N, JANA C. Root exerts a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration [J]. *Letter to Nature*, 1998, 396: 570 – 572.

The Dynamics of Forest Root and its Distribution during Succession

PENG Shao-lin^{1,2}, HAO Yan-ru¹

(1. South China of Botany Gardon, Chinese Academy of Science, Guangdong Guangzhou, 510650, China;

2. State Key Laboratory of Biocontrol, Sun Yatsen University, Guangdong Guangzhou 510275, China)

Abstract: The studies on the distribution and dynamics of forest root were reviewed in this article. As substantial components in the ecosystem, roots play an important role in succession process, the depth of root distributed and root length of trees are more in early succession than in late succession. This characteristic of roots makes them absorb nutrients and water in deeper soil layer and then creates a good habitat for escatophyte. The root distribution of forest is affected by both the intrinsic factors (such as components, age of stand, succession stage) and ecological factors such as soil conditions, atmosphere such as doubled CO₂ and climate zone. The research emphasis and technique way for studying root dynamics in forest succession process were put forward. These areas should be strengthened, such as studying on standard method of root research, relationship between layer structure of root distribution and function, the effect of global change on root, the diversity of root ecosystem and their relationships, and rapidity of root succession.

Key words: succession; forest; root distribution; dynamics change