文章编号:1674-7054(2021)02-0176-09

海南甘什岭热带低地雨林不同 演替阶段根系的生物量特征

 毛 瀚¹,刘文杰³,杨 秋³,姚海荣⁵,刘广路²,杨 怀^{2,4}
 (1.海南大学热带作物学院海口 570228; 2.国际竹藤中心北京 100102; 3.海南大学 生态与环境学院 海口 570228; 4.海南三亚竹藤伴生林生态系统国家定位研究站海南 三亚 572000;
 5.三亚市林业科学研究院海南 三亚 572000)

摘 要: 热带地区植物根系生物量的研究对预测气候变化条件下土壤碳库的变化和热带雨林次生演替地下 生态学过程的认识具有重要意义。在海南三亚市甘什岭自然保护区内,选取4个植被恢复阶段(草本群落、 灌木群落、40年次生林和60年次生林),利用平均标准木机械布点法采集0~100 cm根系样品,研究根系生 物量、不同根系径级组成结构以及地下垂直分布规律。研究结果表明:(1)甘什岭热带低地雨林不同演替阶 段根系生物总量在5.23~28.98 t·hm⁻²,植被恢复演替(正向)显著地增加了根系生物量,其中草本至灌木阶段 不显著;(2)木本植物群落根系生物量以粗根(>2 mm)为主,最高占其总生物量的 89.76%,草本则以细根(≤ 2 mm)为主,占其总生物量的 53.53% 以上;随着甘什岭植被的恢复,粗根占根系生物量的比例逐渐增加,细根 占根系生物量的比例逐渐减小。(3)甘什岭热带低地雨林近 80% 的根系生物量集中分布在 0~20 cm 土层 中,随着土壤剖面深度的增加,根系生物量大幅度减少,草本群落生物量在土壤剖面中的垂直变化规律呈指数 回归,其余各恢复演替阶段呈幂函数回归。(4)根系生物量模型中,树高、D²H(胸径的平方与树高的乘积)与 根系生物量拟合最好,在实践应用中,可根据林木的树高和 D²H 估测甘什岭地区植被根系生物量。本研究结 果为进一步研究甘什岭热带低地雨林植物群落地下碳素分配及土壤碳库变化奠定基础,还可为估算我国热带 低地雨林地区植被根系生物量和生产力提供参考。

关键词: 热带低地雨林; 根系生物量; 演替阶段; 甘什岭自然保护区

中图分类号: S 796.02 文献标志码: A

引用格式: 毛瀚, 刘文杰, 杨秋, 等. 海南甘什岭热带低地雨林不同演替阶段根系的生物量特征 [J]. 热带生物学报, 2021, 12(2): 176-184. DOI: 10.15886/j.cnki.rdswxb.2021.02.006

根系作为植物提供养分的"源"和消耗碳的"汇",是地下生物量的主要组成部分^[1-2],在土壤碳循环过 程中发挥着关键作用^[3]。在森林生态系统中,植物主要是通过根系实现地上部分和地下部分的关联,每年 通过细根向土壤输送的碳和养分甚至超过了叶片^[4];根系通过调节植物生长,对陆地生态系统能量和物质 循环以及未来气候变化有着重要影响^[5]。有研究表明,根系生物量累积贡献了全球净初级生产力的 22~ 33%^[4,6]。与木质生物量相比,植物细根直径较小,寿命相对较短,导致其在地下能够快速周转和分解,使 其成为森林净初级生产力,养分循环和地下碳分配的重要贡献者^[4]。因此,研究植物根系生物量不仅有助 于深入了解植物群落组成与功能之间的关系,也是研究全球变化条件下陆地生态系统碳循环的重要内容^[7]。

热带森林作为地球上生产力最高的生态系统之一,在全球森林土壤碳库及气候变化中具有举足轻重的作用^[8-9]。随着气候变化和人类干扰的增加,热带原始雨林和老龄林面积正在呈现出不断减少的趋势^[10]。人为干扰后自然更新的次生林逐渐成为当前热带地区的主要森林植被,因而次生林在缓解气候变

收稿日期: 2020-11-27 修回日期: 2021-01-26

基金项目:中国博士后科学基金资助项目(2019T120073; 2018M631414)

第一作者:毛瀚(1995-),男,海南大学 热带作物学院 2018 级硕士研究生。E-mail: 313561693@qq.com

通信作者:杨怀(1984-),男,副研究员.研究方向:森林生态与土壤碳、氮循环等研究。E-mail: yanghuai@icbr.ac.cn

化和保护生物多样性方面的作用更加突出^[11]。当前热带雨林次生林演替过程研究主要集中在地上生物 类群,如植物功能性状^[12]、种群动态^[13]、物种多样性及乔木生物量等^[14],而地下部分的研究则相对较少。 热带低地雨林是不同于山地雨林的重要森林类型,对研究全球气候变化^[15]及甘什岭地区独有的龙脑香科 植物无翼坡垒(*Hopea reticulate*)等珍贵树种的恢复和保护具有重要意义。海南甘什岭地区热带低地雨林 在 20 世纪 80 年代曾遭大面积采伐,有大面积由于人为干扰而处于不同恢复阶段的植物群落,这些退化 的群落在干扰停止后又通过自然恢复向着进展演替方向发展。郝艳茹等^[16]在对国内外不同演替阶段根 系生物量数据的研究结果表明,在演替过程中,森林生态系统根系生物量随演替的进行而增加,这在西南 山地不同恢复演替阶段的喀斯特常绿阔叶落叶林^[17]、中亚热带不同演替阶段的马尾松林^[18]以及美国卡罗 莱纳州的河滩阔叶林^[19]等研究中都有验证,但对于我国热带低地雨林不同演替阶段根系生物量变化还有 待进一步研究。演替过程中植物根系生物量的动态变化对于群落恢复演替具有重要意义。随着演替的 进行,甘什岭地区植物根系生物量变化及不同演替阶段的热带低地雨林次生演替过程,分析不同演替阶段 根系生物量特征,探讨不同垂直分层状况,以期在未来全球气候变化条件下,为甘什岭热带低地雨林植物 群落地下碳素分配及土壤碳库变化奠定基础,增加对热带雨林次生演替地下生态学过程的认识。

1 研究方法

1.1 研究区概况 研究区域位于海南甘什岭自然保护区(109°37′50″~109°41′36″E, 18°19′16″~ 18°24′12″N),属热带海洋季风气候,年平均气温 25.4 ℃,冬季平均气温为 20.7 ℃,夏季平均气温为 28.3 ℃; 旱季、雨季明显,5~10月为雨季,11月至翌年4月为旱季,年降水量约1800 mm;土壤母质为花岗岩,以 酸性红壤为主^[15,20]。地表植被在 20 世纪 80 年代遭大面积砍伐,经过连续人为干扰后逐渐恢复形成以无 翼坡垒为优势种的热带低地雨林^[15]。根据 2010—2012 年的野外调查结果^[21],该区域有野生维管植物 177 科,718属,1334种。保护区主要乔木树种有铁凌(Hopea reticulate)、海南琼楠(Beilschmiedia wangii)、 黄杞(Engelhardia roxburghiana)、青梅(Vatica mangachapoi)、岭南山竹子(Garcinia oblongifolia)、长柄琼 楠(Beilschmiedia longepetiolata)等,灌木树种有刺轴榈(Licuala spinosa)、海南龙船花(Ixora hainanensis)、海南狗牙花(Ervatamia hainanensis)、桃金娘(Rhodomyrtus tomentosa)和白茶树(Koilodepas hainanense)等,草本植物有高秆珍珠茅(Scleria elata)、乌毛蕨(Blechnum orientale)、掌叶海金沙 (Lygodium longifolium)、割鸡芒(Hypolytrum nemorum)、芒萁(Dicranopteris pedate)等,藤本植物有白藤 (Calamus tetradactylus)、山鸡血藤(Millettia dielsiana)、锡叶藤(Tetracera sarmentosa)、清香藤(Jasminum lanceolarium)等^[15]。

1.2 典型样地的选择和调查 笔者在 2019 年全面调查的基础上,在甘什岭保护区选择 4 个不同恢复阶段 [草本群落 (HC)、灌木群落 (SC)、40 年次生林 (SF40a)和 60 年次生林 (SF60a)]设置样地。每个恢复阶段设置 3 个重复样地(灌木群落、40 年次生林和 60 年次生林样地为 20 m×20 m,草本样地为 20 m× 10 m),总面积 4 200 m²。每块类型相同样地间直线距离不小于 1.5 km。参照文献 [22]的调查技术规范记录小样方内每株胸径(DBH)≥1 cm 的乔木、藤本的种类、萌生或分枝状况、胸径和树高(表 1)、生长状态。参照文献 [23] 测量每个植株的坐标。

1.3 根系生物量获取与估算 本实验采用平均标准木机械布点法^[17,24],根据植被调查数据计算出地上植被的平均树高、胸径和密度等指标,参照文献 [17]选择树高、胸径及其密度与植被平均水平接近的群落 优势种作为平均标准木。根据上下坡方向,在距离标准木 50 cm 处确定 1、2 号土柱位置,沿相同方向在 标准木树冠的垂直落水线处确定 3、4 号土柱,每个土柱的面积为 0.25 m^{2[17,24]},分 5 个垂直层次(0~20 cm、 20~40 cm、40~60 cm、60~80 cm 和 80~100 cm)采集根系样品,对于草本群落则选择 4 个面积为 0.5 m× 0.5 m 能反映群落特征的草本作为标准草,去除地上部分后分层收集草本根系,不同恢复阶段共收集 48 个根系样品。将不同径级的根系(活根)分为细根(根径≤2 mm)和粗根(根径>2 mm)^[25],在样地进行初

表1 甘什岭不同恢复阶段热带低地雨林样地位置和植被基本特征

Tab. 1 Location and basic vegetation characteristics of tropical lowland rain forest

quadrat plots at different restoration stages in Ganshiling Natural Reserve

样地 Quadrat plot	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude(N)	海拔 Altitude/m	优势种群 Dominant species	平均胸径 Mean diameter at breast height (DBH)/cm	平均高度 Mean height/m	密度 Density / (株.·hm ⁻²)
HC1	109°40′28.00″	18°23′20.86″	196	芒萁 Dicranopteris pedate、 红毛草 Melinis repens		0.6±0.16	
HC2	109°39′23.69″	18°22′31.13″	229	蟛蜞菊 Sphagneticola calendulacea、飞机草 Chromolaena odorata		0.3±0.1	
HC3	109°40′48.00″	18°22′54.84″	214	芒萁 Dicranopteris pedata		0.9±0.24	
SC1	109°41′1.18″	18°23′2.49″	232	细叶谷木 Memecylon scutellatum、海南木犀榄 Olea hainanensis	2.5±1.7	2.9±0.8	6275
SC2	109°40′20.14″	18°22'52.42″	228	海南木犀榄 Olea hainanensis、 银柴 Aporosa dioica	2.8±2.1	2.9±0.8	5800
SC3	109°39′52.77″	18°23′25.51″	276	银柴 Aporosa dioica、 桃金娘 Rhodomyrtus tomentosa	2.2±2.0	2.9±0.9	8425
SF40a1	109°40′32.34″	18°23′15.05″	206	青梅 Vatica mangachapoi、 岭南山竹子 Garcinia oblongifolia	4.2±3.7	5.4±3.0	11875
SF40a2	109°39′49.41″	18°21′58.72″	229	乌柿 Diospyros cathayensis、 青梅 Vatica mangachapoi	4.4±4.2	5.3±2.8	14250
SF40a3	109°40′48.75″	18°22′53.52″	215	岭南山竹子 Garcinia oblongifolia、海南木犀榄 Olea hainanensis	3.9±3.6	5.2±2.4	13625
SF60a1	109°40′22.60″	18°23′6.69″	225	海南木犀榄 Olea hainanensis	s 4.4±4.6	5.8±3.7	11925
SF60a2	109°39′46.02″	18°21′52.95″	250	铁凌 Hopea reticulata、 青梅 Vatica mangachapoi	5.3±6.4	6.1±3.5	9075
SF60a3	109°39′57.16″	18°22'42.24″	221	琼南柿 Diospyros howii、 青梅 Vatica mangachapoi	4.2±4.3	5.6±2.7	16275

注: HC: 草本群落; SC: 灌木群落; SF40a: 40年次生林; SF60a: 60年次生林。

Note: HC, Herb community; SC, Shrub community; SF40a, Secondary forest with 40 years; SF60a, Secondary forest with 60 years.

步分级,去除死根,带回实验室后进一步详细分级装袋,清洗后置于烘箱中烘干至恒重,测定其干质量。

1.4 数据分析用 SPSS 20.0 进行实验数据的统计分析,通过对土壤各层根系生物量进行拟合,得到根系生物量随深度变化的近似函数,建立根系生物量与树高(H)、胸径(D)、胸径平方与树高的乘积(D²H)及林分密度(De)之间的多种回归方程,择优选择拟合方程。采用单因素方差分析法 (One-way ANOVA)分别判断不同演替阶段及不同深度对根系生物量的影响,根系数据用 Origin 2017 进行作图。

2 结果与分析

2.1 甘什岭不同恢复阶段热带低地雨林的根系生物量特征 不同植被恢复阶段各径级根系生物量(图1)的方差分析结果表明,甘什岭不同演替阶段的根系总生物量随恢复进程呈显著递增趋势(P < 0.05)(草本 与灌木阶段差异不显著, P > 0.05)。根系总生物量从草本群落的 6.83 t·hm⁻² 显著增加到 60 年次生林群落的 28.98 t·hm⁻²,其中 60 年次生林比 40 年次生林群落、灌木群落、草本群落分别高 47.49%、454.13% 和 324.45%。

粗根生物量占总根系生物量的比例随着演替阶段的进程逐渐增加(灌木到 40 年次生林阶段稍有下降外);细根占总根系生物量的比例总体逐渐减少(灌木到 40 年次生林阶段稍有上升)。其中草本群落根系粗细组成结构在各演替阶段中相对特殊,细根生物量大于粗根生物量,细根生物量为 3.66 t⁻hm⁻²,占该阶段根系总生物量的 53.53%,粗根生物量为 3.17 t⁻hm⁻²,占该阶段根系总生物量的 46.47%。40 a次生林以及灌木根系粗细组成结构与 60 年次生林相同,特点都是粗根生物量大于细根生物量,粗根生物量分别占该阶段根系总生物量的 71.41% 和77.12%;在 60 年次生林中,粗根生物量为 26.02 t⁻hm⁻²,占 60 年次生林根系总生物量的 89.76%,是粗根生物量最大的演替阶段。

2.2 根系生物量在土壤剖面中的垂直分布规律

在不同演替阶段,甘什岭热带低地雨林大量根系 生物量集中在土壤表层,土层深度 0~20 cm 的根 系生物量平均达到 12.03 t·hm⁻²,占土层深度 0~ 100 cm 平均生物量的 79.30%,是根系生物量最多





图中生物量为平均值±标准误差, n=3;不同字母表示不同植被恢复阶段差异显著 (P < 0.05)。HC: 草本群落; SC: 灌木群落; SF40a: 40 年次生林; SF60a: 60 年次生林。

Fig. 1 Root biomass (RB) of different diameter classes at different vegetation restoration stages (RTS)

Biomass value is mean \pm SE, *n*=3. Different letters represent significant differences at different vegetation restoration stages (*P* < 0.05). HC: Herb community; SC: Shrub community; SF40a: Secondary forest with 40 years; SF60a: Secondary forest with 60 years.

的层次(表 2)。随着土壤深度的增加,根系生物量大幅度减少(图 2),土层深度 20~40 cm,根系平均生物量为 2.11 t·hm⁻²,占土层深度 0~100 cm 生物量的 13.91%,土层深度 40~60 cm 的根系平均生物量为 0.56 t·hm⁻²,仅占土层深度 0~100 cm根系生物量的 3.69%。在土层深度 60 cm 以下的植被根系生物量大 幅减少,根系生物量为 0.24 t·hm⁻²,仅占土层深度 0~100 cm 土层根系生物量的 1.56%。在土层深度 60 cm 以下的草地和灌木根系生物量之和还不到土层深度 40~60 cm 草地灌木根系生物量的二分之一,特别是草本群落,根系生物量已经几乎为零。利用根系生物量在土壤中的垂直分布数据拟合其随土壤深 度变化的情况,发现灌木群落、40 年次生林、60 年次生林根系生物量变化符合幂函数曲线,草本群落根系生物量变化符合指数函数曲线(图 2)。不同演替阶段根系生物量在 0~60 cm 土层随着深度的增加下降迅速,而在 60 cm 土层以下下降速度逐渐放缓且无限趋近于零。

表 2	甘什岭热带低地雨林根系生物量在土壤剖面中的分布

上	根系生物量/(t·hm ⁻²)				
工壤休度 Soll depun/cm	草本群落 HC	灌木群落 SC	40年次生林 SF40a	60年次生林 SF60a	
0 ~ 20	5.81±3.97 ^{Aa}	3.97±1.09 ^{Aa}	15.63±2.14 ^{Ba}	22.69±5.29 ^{Ca}	
20 ~ 40	0.86±0.66 ^{Ab}	$0.86{\pm}0.14^{\rm Ab}$	2.79±1.23 ^{Bb}	3.94±1.01 ^{Bb}	
40 ~ 60	$0.11{\pm}0.06^{\rm Ab}$	$0.25{\pm}0.09^{\rm Ab}$	$0.60{\pm}0.03^{\rm Ac}$	$1.28{\pm}0.58^{\rm Bb}$	
60 ~ 80	$0.04{\pm}0.04^{\rm Ab}$	$0.10{\pm}0.06^{\rm Ab}$	0.38 ± 0.05^{NSc}	0.73±0.41 ^{Bb}	
80 ~ 100	$0.01{\pm}0.02^{\rm Ab}$	$0.05{\pm}0.03^{\mathrm{Ab}}$	$0.24{\pm}0.01^{Bc}$	0.34±0.15 ^{Bb}	

Tab. 2 Distribution of root biomass in the soil profiles under the tropical lowland rain forest in Ganshiling

注:不同大写字母表明不同植被类型根系生物量在同一土层中差异显著;不同小写字母表明同一植被类型根系生物量 在不同土层中差异显(P<0.05); NS,该植被类型根系生物量在同一土层中与其他植被类型无显著差异。

Note: Different capital letters indicate that the root biomass of different vegetation types is significantly different in the same soil layer; different lowercase letters indicate that root biomass of the same vegetation type was significantly different in different soil layers (P<0.05); NS indicates the root biomass of the vegetation type is not significantly different from that of other vegetation types in the same soil layer.



A: Herb community; B: Shrub community; C: Secondary forest with 40 years; D: Secondary forest with 60 years.

2.3 根系生物量回归方程 通过分析,发现根系生物量与树高(H)、胸径(D)、胸径平方与树高的乘积 (D²H)以及林分密度(De)相关系数 F 值均达到极显著水平 (P<0.01),根系生物量分别与 D、H、D²H 呈幂 函数关系,与 D、H 和 D²H 等三因素呈一次函数关系,其中根系生物量与 H 和 D²H 拟合效果最好,决定系 数(R²)分别达到 0.920 和 0.845(表 3)。利用该模型,根据植被的胸径、树高可以来估测甘什岭热带低地 雨林根系生物量。

	Tab. 3 Regression model of root bioma	SS		
植被因子 Vegetation factor	模型 Models	\mathbb{R}^2	F	Р
胸径 D	$y=0.656D^{2.386}$	0.780	29.389	<0.001
树高 H	$y=0.426H^{2.341}$	0.920	93.271	<0.001
胸径平方与树高的乘积 D ² H	$y=0.536(D^2H)^{0.804}$	0.845	44.456	<0.001
胸径、树高、密度 D、H、De	<i>y</i> =19.314+3.889D+1.566H+0.001De	0.811	12.471	<0.01

表3	根系生物量回归模型
AV	

3 讨 论

3.1 不同恢复阶段热带低地雨林根系生物量特征 本研究表明,甘什岭热带低地雨林不同演替阶段的 根系生物量范围是 5.23~28.98 t·hm⁻²,这与波多黎各热带低地次生林的根系生物量(6.00~22.00 t·hm⁻²) 接近^[26],但低于美洲热带低地雨林的根系生物量(36.00~68.00 t·hm⁻²)^[27]。其中 40 年次生林和 60 年次生 林根系生物量均大于斯里兰卡热带常绿干旱落叶混交林的根系生物量(17 t·hm⁻²)^[28]和澳大利亚昆士兰 北部次生雨林的根系生物量(11.65 t·hm⁻²)^[29],60 年次生林根系生物量与墨西哥热带干旱落叶林的根系 生物量(31 t·hm⁻²)^[30]、刚果热带雨林的根系生物量(32 t·hm⁻²)接近^[28],但都小于巴西(69 t·hm⁻²)、法属圭 亚那(42 t·hm⁻²)、非洲象牙海岸(51 t·hm⁻²)、苏里南(66 t·hm⁻²)等热带低地雨林的根系生物量^[28],也低于 澳大利亚昆士兰北部原始雨林的根系生物量(34.42 t·hm⁻²)^[29]和 JACKSON R B 等人^[31]研究的根系生物 量最高的热带常绿林的根系生物量(50 t·hm⁻²)。甘什岭不同于其他的热带地区环境,虽降水充沛,但由于 土壤粗砂高达 20%,土壤储水能力低,旱季经常受到干旱胁迫,养分也容易流失,土壤肥力较差,从而导致 树种生长速度缓慢,生物量相对较低,生态寿命较短。另外与林分类型、林龄、群落组成和混交度等也有 关系^[32-33]。

不同植被类型的根系生物量总体表现为随恢复演替的进程而增加的趋势,这与中国西南山地喀斯特常绿阔叶落叶林^[17] 以及美国卡罗莱纳州河滩阔叶林^[19] 等国内外所研究的根系生物量随演替的趋势一致。这主要是由于随着植被的恢复进程,木本植物胸径逐渐增大,高度也逐渐增高,与之相对应的植物根系生物量也随之增加。有研究表明,乔木树种根系生物量与胸径(D)或胸径的平方与高度的乘积(D²H)相关系数均达到极显著水平(P<0.01)^[34]。本研究发现根系生物量与树高(H)、胸径(D)、胸径平方与树高的乘积(D²H)以及林分密度(De)相关系数均达到极显著水平(P<0.01),其中根系生物量与植被H、D、D²H等单变量存在幂函数关系,所以在演替过程中随着树木胸径及高度的增加,根系生物量也明显增加。甘什岭地区除草本到灌木阶段根系生物量有所下降且差异不显著外,其余各阶段都随恢复进程呈显著递增趋势。这主要是由于在恢复的早期阶段,草本群落不会受到其它木本植物的影响,受到的光照、水分和热量等气象条件相对充足,草本植物在早期生长迅速,植被密度相对较大,为获取更多的营养支撑自身发展,根系也迅速生长。另外,木本植物的生长会与草本群落形成竞争,影响草本群落的发展,故导致在演替早期两种植被根系生物量不显著。

3.2 根系生物量组成结构及土壤剖面中的垂直变化 研究发现在甘什岭热带低地雨林不同恢复阶段 植被粗根生物量为 3.17~26.02 t·hm⁻², 而细根生物量为 1.20~5.62 t·hm⁻², 稍低于哥斯达黎加热带常绿 阔叶林细根生物量(3.69~6.62 t·hm⁻²)^[35], 且变化差异也低于哥斯达黎加热带山地森林(3~13 t·hm⁻²)^[26]。 其中 40 年次生林细根生物量与 Jackson R B 等人研究的热带落叶林以及热带常绿林平均细根生物量 (5.7 t·hm⁻²)^[31] 基本一致。灌木群落细根总生物量(1.20 t·hm⁻²)与马来西亚沙巴州 Danum Valley 地区热 带低地雨林细根生物量(1.70 t·hm⁻²)^[36] 较接近。通过分析发现不同演替阶段草本群落植物根系与木本植 物群落根系组成结构差异相对较大, 60 a 次生林粗根生物量占整个生物量的 89.76%, 草本群落则以细根 为主, 占其总生物量的 53.53%。

本研究结果表明:(1)植被在不同恢复演替阶段的需求不同,各阶段根系生物量组成结构也不同。在 演替早期,群落结构相对单一,光照充足,光合作用强烈,植被生长迅速,对养分和水分的需求较高,植被 更倾向于分配更多的生物量给根系,尤其是对植物营养起重要作用的细根[25]。所以在演替初期,细根占 主要地位,但粗根生物量一般随着树干生长而增加^[37]。随着恢复演替的进行,木本植物高度和胸径都迅 速增加,受外部环境的影响也随之增加,尤其面对强风的侵扰,此时树木需要大量的水分和养分供应的同 时还需要相对粗大的根系来固定和支撑其地上部分生长,因此,随着恢复演替的进行,细根所占的比例也 逐渐减小,粗根比例逐渐增加。本研究除灌木至40年次生林阶段细根所占比例稍有上升外,其余阶段均 成下降趋势。主要是由于40年次生林阶段植被处于快速生长扩张阶段,其对养分水分的需求大于固定 支撑需求,故细根生长迅速,且占比也相对较高。(2)甘什岭热带低地雨林根系生物量主要集中在土壤表 层(0~20 cm), 随着土壤层次的加深, 根系生物量大幅度减少。本研究结果与西南山地不同恢复演替阶 段的喀斯特常绿阔叶落叶林117、中亚热带不同演替阶段的马尾松林118、美洲热带低地雨林127]等根系分布 规律一致。(3)根系生物量在土层中的垂直分布存在一定的规律性,草本群落呈指数函数曲线回归方程, 其余各恢复演替阶段呈幂函数曲线回归方程。随着演替的进行,根系在土层中的垂直分布逐渐加深。 (4)超过 80% 以上的根系生物量分布于 0~40 cm 之间,本结果与 JACKSON 等同 研究的全球各生态系 统 75% 根系生物量发生 0~30 cm 之间的结果一致,且甘什岭热带低地雨林与冻土带、北方针叶林和温 带草原等根系剖面最浅的植被类型相同,根系分布都主要集中于土壤表层,0~20 cm 根系生物量占到了 75% 以上。有研究表明,根系在土层中的分布会受到土壤容重、水分、温度、碳氮比、林分密度等因素的 影响^[38-39]。甘什岭地区土层较薄,基岩分布深度相对较浅,随着深度的增加,石砾逐渐增多,土壤质地趋 于紧实,土壤容重相应增加,植被根系难以进入土壤深部,且深层土壤养分含量低,细根更倾向于分布在 养分和水分条件更好的土壤表层,以增加竞争优势。热带地区会经常受台风等极端天气的干扰,容易受 到台风等强风暴的影响^[40],根系集中分布于土壤表层,不利于大型植被的固定,影响其稳定性,对植物的 高度产生一定的限制,导致植被平均高度和胸径明显低于其他热带地区,且根系生物量与其他热带、亚热 带森林相比也相对较低。因此,本研究对处于该特殊生境下热带雨林的恢复和保护具有指导意义。

4 结 论

甘什岭热带低地雨林根系生物量随着演替的进行逐渐增加,且粗根占总根系生物量的比例逐渐增加,细根占总根系生物量的比例逐渐减小;随着土壤剖面深度的增加,根系生物量大幅度减少,草本群落根系生物量在土壤剖面中的垂直变化规律呈指数回归,其余各恢复演替阶段呈幂函数回归;根系生物量模型中树高和 D²H 与根系生物量拟合程度较高,在实践应用中可依据林木树高和 D²H 估测甘什岭地区植被根系生物量,为观测不同演替阶段群落的生态恢复和区内珍稀保护物种的发展变化提供数据支持,同时为后续甘什岭热带低地雨林根系生物量及地下碳素分配研究提供参考。

参考文献:

- MOKANY K, RAISON R J, PROKUSHKIN A S. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes [J]. Global Change Biology, 2006, 12(1): 84 – 96.
- [2] POORTER H, NIKLAS K J, REICH P B, et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta analyses of interspecific variation and environmental control [J]. New Phytologist, 2012, 193(1): 30 – 50.
- [3] KEILUWEIT M, BOUGOURE J J, NICO P S, et al. Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates [J]. Nature Climate Change, 2015, 5(6): 588 – 595.
- [4] JACKSON R B, MOONEY H A, SCHULZE E D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents
 [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1997, 94(14): 7362 7366.
- [5] WANG P, HUANG K, HU S. Distinct fine-root responses to precipitation changes in herbaceous and woody plants: a metaanalysis [J]. New Phytologist, 2020, 225(4): 1491 – 1499.
- [6] MCCORMACK M L, DICKIE I A, EISSENSTAT D M, et al. Redefining fine roots improves understanding of belowground contributions to terrestrial biosphere processes [J]. New Phytologist, 2015, 207(3): 505 – 518.
- [7] MALHI Y, DOUGHTY C, GALBRAITH D. The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests [J].
 Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2011, 366(1582): 3225 3245.
- [8] SCHARLEMANN J P W, TANNER E V J, HIEDERER R, et al. Global soil carbon: understanding and managing the largest terrestrial carbon pool [J]. Carbon Management, 2014, 5(1): 81 – 91.
- [9] KÖCHY M, HIEDERER R, FREIBAUER A. Global distribution of soil organic carbon–Part 1: Masses and frequency distributions of SOC stocks for the tropics, permafrost regions, wetlands, and the world [J]. Soil, 2015, 1(1): 351 365.
- [10] BAWA K S, SEIDLER R. Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forests [J]. Conservation biology, 1998, 12(1): 46 - 55.
- [11] CHAZDON R L, PERES C A, DENT D, et al. The potential for species conservation in tropical secondary forests [J]. Conservation Biology, 2009, 23(6): 1406 – 1417.
- [12] 卜文圣, 臧润国, 丁易, 等. 海南岛热带低地雨林群落水平植物功能性状与环境因子相关性随演替阶段的变化[J]. 生物 多样性, 2013, 21(3): 278-287.
- [13] 康冰, 刘世荣, 温远光, 等. 广西大青山南亚热带次生林演替过程的种群动态[J]. 植物生态学报, 2006(6): 931-940.
- [14] 农友, 卢立华, 游建华, 等. 南亚热带不同演替阶段次生林植物多样性及乔木生物量[J]. 中南林业科技大学学报, 2018, 38(12): 83-88.
- [15] 漆良华, 梁昌强, 毛超, 等. 海南岛甘什岭热带低地次生雨林物种组成与地理成分[J]. 生态学杂志, 2014, 33(4): 922-929.
- [16] 郝艳茹, 彭少麟. 根系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(5): 762 767.
- [17] 罗东辉, 夏 婧, 袁婧薇, 等. 我国西南山地喀斯特植被的根系生物量初探[J]. 植物生态学报, 2010, 34(5): 611-618.

- [18] 陈云玉, 熊德成, 黄锦学, 等. 中亚热带不同演替阶段的马尾松和米槠人工林的细根生产量研究[J]. 植物生态学报, 2015, 39(11): 1071-1081.
- [19] GIESE L A B, AUST W M, KOLKA R K, et al. Biomass and carbon pools of disturbed riparian forests [J]. Forest Ecology and Management, 2003, 180(1/2/3): 493 508.
- [20] 毛 超, 漆良华, 刘琦蕊, 等. 海南岛甘什岭无翼坡垒林群落结构与物种多样性[J]. 生态学杂志, 2014, 33(11): 2959-2965.
- [21] 张荣京, 赵哲, 苏文拔, 等. 海南甘什岭保护区珍稀濒危植物的分布与评估[J]. 生物多样性, 2015, 23(1): 11-17.
- [22] CONDIT R. Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots [M]. Berlin: Springer Science & Business Media. 1998.
- [23] 许涵,李意德,林明献,等.海南尖峰岭热带山地雨林 60 ha 动态监测样地群落结构特征[J]. 生物多样性, 2015, 23(2): 192-201.
- [24] 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[J]. 应用生态学报, 2005, 16(1): 21-24.
- [25] FORTIER J, TRUAX B, GAGNON D, et al. Abiotic and biotic factors controlling fine root biomass, carbon and nutrients in closed-canopy hybrid poplar stands on post-agricultural land [J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 1 – 15.
- [26] VANCE E D, NADKARNI N M. Root biomass distribution in a moist tropical montane forest [J]. Plant and Soil, 1992, 142(1): 31 – 39.
- [27] SELVAS V D E L A B E N, ALTITUD T A D E B. Biomass variability in tropical American lowland rainforests [J]. Ecotropicos, 2005, 18(1): 1 – 20.
- [28] CAIRNS M A, BROWN S, HELMER E H, et al. Root biomass allocation in the world's upland forests [J]. Oecologia, 1997, 111(1): 1 11.
- [29] HOPKINS M S, REDDELL P, HEWETT R K, et al. Comparison of root and mycorrhizal characteristics in primary and secondary rainforest on a metamorphic soil in North Queensland, Australia [J]. Journal of Tropical Ecology, 1996, 12(6): 871-885.
- [30] CASTELLANOS J, MAASS M, KUMMEROW J. Root biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico [J]. Plant and Soil, 1991, 131(2): 225 – 228.
- [31] JACKSON R B, CANADELL J, EHLERINGER J R, et al. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes [J]. Oecologia, 1996, 108(3): 389 – 411.
- [32] 韩 畅, 宋 敏, 杜 虎, 等. 广西不同林龄杉木、马尾松人工林根系生物量及碳储量特征[J]. 生态学报, 2017, 37(7): 2282-2289.
- [33] 邓 磊, 朱春云, 于世川, 等. 祁连山青海云杉中龄林混交度对细根形态特征的影响[J]. 林业科学, 2020, 56(1): 191-200.
- [34] 刘立斌, 钟巧连, 倪 健, 等. 基于生物量回归方程估算黔中喀斯特常绿落叶阔叶混交林木本植物的根系生物量[J]. 生态学报, 2018, 38(24): 8726-8732.
- [35] GOWER S T. Relations between mineral nutrient availability and fine root biomass in two Costa Rican tropical wet forests: a hypothesis [J]. Biotropica, 1987, 19(2): 171 – 175.
- [36] GREEN J J, DAWSON L A, PROCTOR J, et al. Fine root dynamics in a tropical rain forest is influenced by rainfall [J]. Plant and Soil, 2005, 276(1/2): 23 – 32.
- [37] 朱 江, 韩海荣, 康峰峰, 等. 山西太岳山华北落叶松生物量分配格局与异速生长模型[J]. 生态学杂志, 2016, 35(11): 2918-2925.
- [38] 祝 乐, 许晨阳, 耿增超, 等. 秦岭 3 种天然林细根分布特征及其与土壤理化性质的关系 [J]. 林业科学, 2020, 56(2): 24-31.
- [39] 肖兴翠, 李志辉, 梁明武, 等. 林分密度对湿地松根系生物量及其分布的影响[J]. 森林与环境学报, 2015, 35(1): 45-52.
- [40] HALL J, MUSCARELLA R, QUEBBEMAN A, et al. Hurricane-induced rainfall is a stronger predictor of tropical forest damage in Puerto Rico than maximum wind speeds [J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 1 – 10.

Characteristics of Root Biomass in the Tropical Lowland Rain Forest at Different Succession Stages in Ganshiling Natural Reserve, Hainan Island

MAO Han¹, LIU Wenjie³, YANG Qiu³, YAO Hairong⁵, LIU Guanglu², YANG Huai^{2,4}

(1. College of Tropical Crops, Hainan University, Haikou, Hainan 570228, China; 2. International Bamboo and Rattan Centre, Beijing 100102, China;

3. College of Ecology and Environment, Hainan University, Haikou, Hainan 570228, China; 4. Hainan Sanya National Positioning and Monitoring Station for Ecosystem of Bamboo and Rattan Associated Forest in Sanya, Hainan, Sanya 572000, China;

Sanya Institute of Forestry Sciences, Sanya, Hainan 572000, China)

Abstract: Plant root biomass in tropical regions plays an important role in predicting the change of soil carbon pool under climate change and understanding the ecological process of secondary succession of tropical rain forest. Four vegetation communities at different restoration stages (herb community, shrub community, secondary forest with 40 years, secondary forest with 60 years) were selected in Ganshiling Natural Reserve, and their root samples in the soil $0 \sim 100$ cm deep were collected by the average-tree-specific sampling method. The root biomass and the structure and vertical distribution of underground roots with different diameters were analyzed. The results show that the total root biomass of plants at different succession stages ranged from 5.23 t/ha to 28.98 t/ha in the tropical lowland rain forest in Ganshiling Natural Reserve, and that vegetation restoration succession (forward) significantly increased root biomass at various vegetation stages except the root biomass at the succession stage from the herb to shrub, which decreased and was not significantly different. The root biomass of the woody plant community consisted mainly of thick roots (> 2 mm), which accounted for 89.76% of the total root biomass, whereas that of herbaceous plant community consisted mainly of fine root (≤ 2 mm), which accounted for 53.53% of the total root biomass. With the restoration of vegetation in Ganshiling Natural Reserve the proportion of the thick roots in root biomass gradually increased, while the proportion of the fine root in root biomass gradually decreased. About 80% of the root biomass in the tropical lowland rain forest was mainly produced in the soil layer between $0 \sim 20$ cm. With the increase of the soil depth in the soil profile the root biomass decreased significantly. The root biomass in the herb community showed a vertical change with exponential regression in the soil profile, while the root biomass in the woody and shrub communities at the restoration succession stages had a vertical change with power function regression. The tree height and D^2h were best fitted to the root biomass in the root biomass model, and the root biomass could be estimated according to the tree height and D²h in Ganshiling Natural Reserve. This study can provide a reference for estimating the root biomass and productivity of the tropical lowland rain forest in China, and it also lays a foundation for further study of carbon distribution and soil carbon pool change of the plant communities in the tropical lowland rain forest in Ganshiling. Keywords: tropical lowland rainforest; root biomass; succession stage; Ganshiling Nature Reserve

(责任编委:罗启香 责任编辑:叶 静)