

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2020.40565

吴静, 盛茂银. 我国喀斯特植被根系生态学研究进展[J]. 植物科学学报, 2020, 38(4): 565-573

Wu J, Sheng MY. Research progress in root ecology of karst vegetation in China[J]. Plant Science Journal, 2020, 38(4): 565-573

# 我国喀斯特植被根系生态学研究进展

吴静<sup>1,3</sup>, 盛茂银<sup>1,2\*</sup>

(1. 贵州师范大学喀斯特研究院, 贵阳 550001; 2. 国家喀斯特石漠化治理工程技术研究中心, 贵阳 550001;  
3. 贵州省喀斯特石漠化防治与衍生产业工程实验室, 贵阳 550001)

**摘要:** 我国传统的植被根系生态学研究主要针对热带、亚热带、温带以及西部干旱半干旱的非喀斯特地区, 而对喀斯特地区植被根系生态学的研究甚少, 对其认识相对零散和片段化。该文对我国喀斯特地区植被生境特点、根系特征(根系生物量、根系构型、根系化学养分)、自然因子和人为因子对根系生态学特征的影响, 以及植被根系与植被演替、碳循环、全球变化的关系等进行综述, 并对今后喀斯特地区植被根系的研究方向及发展趋势进行展望, 旨在为我国喀斯特植被根系生态学的深入研究提供参考。

**关键词:** 喀斯特; 根系; 生境; 生态学特征; 影响因子

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2020)04-0565-09

## Research progress in root ecology of karst vegetation in China

Wu Jing<sup>1,3</sup>, Sheng Mao-Yin<sup>1,2\*</sup>

(1. Institute of Karst Research, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China; 2. National Engineering Research Center for Karst Rocky Desertification Control, Guiyang 550001, China; 3. Guizhou Engineering Laboratory for Karst Rocky Desertification Control and Derivative Industry, Guiyang 550001, China)

**Abstract:** Traditional research on root ecology of vegetation in China has mainly focused on tropical, subtropical, temperate, arid, and semi-arid non-karst areas in the west of China. To date, little research has been conducted on the root ecology of vegetation in karst areas, and current understanding is relatively fragmented. In this paper, the vegetation habitat characteristics, root system characteristics (root biomass, architecture, chemical nutrients), effects of natural and human factors on root ecological characteristics, and relationship between vegetation root and vegetation succession, carbon cycle, and global change are reviewed. We also discuss future research directions and development trends of vegetation root systems in karst areas. This study aims to provide a reference for further research on karst vegetation root ecology in China.

**Key words:** Karst; Root; Habitat; Ecological characteristics; Influencing factors

以贵州省为中心的中国西南地区是世界 3 大喀斯特集中分布区之一的东亚片区, 面积约  $54 \times 10^4 \text{ km}^2$ <sup>[1, 2]</sup>。喀斯特地区生态系统极为脆弱, 与

沙漠、寒漠、黄土构成我国 4 大生态环境脆弱区<sup>[3]</sup>。由于受特定地理环境的影响, 喀斯特地区是一个极容易形成岩溶干旱(季节性干旱)的脆弱

收稿日期: 2019-11-14, 退修日期: 2020-01-12。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31660136); 贵州省科学技术基金(黔科合基础[2019]1224 号); 贵州省优秀青年科技人才支持计划项目(黔科合平台人才[2017]5638); 贵州省普通高等学校科技拔尖人才支持计划(黔教合 KY 字[2016]064)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31660136), Project of Guizhou Science and Technology Fund (Qiankehe Jichu [2019]1224), Support Plan for Excellent Young Science and Technology Talents of Guizhou Province (Qiankehe Pingtai Rencai [2017]5638), and Support Plan for Science and Technology Top-notch Talents of Guizhou Higher Education Institutions (Qianjiaohe KY zi [2016]064)。

作者简介: 吴静(1994-), 女, 硕士研究生, 主要从事岩溶生态建设与区域经济研究(E-mail: wujing914@163.com)。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: shmoy@163.com)。

环境, 石灰土广布, 生长着非地带性植被类型——喀斯特植被<sup>[4, 5]</sup>。根系作为土壤、植株、大气间物质循环过程中的重要环节, 利用呼吸和周转消耗光合产物向土壤输入有机质, 是植株吸收水分和养分的主要器官<sup>[6, 7]</sup>。根据 Jackson 等<sup>[8]</sup>的估算, 如果仅细根(直径小于 2 mm)每年周转 1 次, 则约需消耗生态系统的 NPP 33%, 其中部分生态系统消耗的 NPP 超过 50%<sup>[9]</sup>。随着 CO<sub>2</sub> 浓度、气候、植被演替以及土壤氮素等在全球尺度上的变化<sup>[10]</sup>, 根系的反应较为敏感<sup>[11]</sup>。对根系生态学的研究有利于深入探究植物结构与功能间的关系<sup>[12]</sup>, 且可从消耗的 NPP 方面探讨在全球尺度下, 陆地生态系统碳格局与过程的重要内容<sup>[13, 14]</sup>。

由于喀斯特地区土壤的不连续性以及地表岩石裸露, 根系穿窜至岩石裂隙中, 导致对完整根系的获取难度较大, 使得长期对喀斯特植被的研究主要集中在地上部分, 而对地下根系的研究甚少。通过文献检索发现, 喀斯特植被根系的研究多集中于根系生物量、根系构型、根系养分特征(C、N、P、Ca)等方面, 前两者研究相对成熟, 但 3 者的研究深度还有较大空间。在此, 本文对喀斯特植被根系生境特点, 根系生物量、根系构型、根系养分特征, 自然因子和人为因子对根系生态学特征的影响, 以及应用方面的研究进行总结和综述, 并对今后的发展进行展望, 以期对未来我国喀斯特植被根系生态学的深入研究提供参考。

## 1 喀斯特植被生境的典型特征

我国喀斯特地区降水丰富且集中于春夏季, 纯碳酸盐岩大面积出露, 岩溶作用强烈, 导致土层浅薄不连续且持水能力差; 加之地形陡峭破碎, 地上地下双层岩溶地貌发育良好, 形成了复杂多样、破碎、干湿交替的水平、垂直小生境, 包括石缝、石沟、土面、石面、石洞等<sup>[4, 15, 16]</sup>石生生境和土壤生境。大量的风化残余物易留存于岩石构造裂缝中, 使其形成的土壤较肥沃; 植物对生境的利用率主要表现为石缝 > 土面 > 石面 > 石沟<sup>[17]</sup>, 其普遍具有嗜钙性和低生物量等特点。喀斯特植被生境的主要特征为<sup>[4, 18]</sup>: (1) 富钙偏碱性的岩石特征; (2) 具有地上地下垂直剖面上的“二元三维”多层空间的储水结构, 地表水漏失严重; (3) 植被具有石生、旱生、喜钙的特性且生物量低, 易受外界干扰

退化后极难恢复; (4) 水平空间上小生境具有高度异质性。

## 2 喀斯特植被根系特征研究及影响因子

喀斯特地区根系的研究方法以挖掘法、土柱法、微根管法为主, 其中挖掘法是最传统、应用最广的研究树木根系结构的唯一有效的方法。土柱法可根据需要调节取样器的大小, 一般体积在 1000 ~ 5000 cm<sup>3</sup><sup>[19]</sup>, 可用于硬实土层的取样。微根管法是研究细根生产和周转最有效的方法, 但在我国用于根系研究才刚起步, 该项新技术将进一步推动我国根系生态学的发展。

### 2.1 喀斯特植被根系特征研究

#### 2.1.1 根系生物量

根系生物量是整个群落生物量中的一部分, 是衡量植物生长能力的重要指标, 对群落的功能、构建和结构有着一定的影响<sup>[20]</sup>。目前已有学者利用土柱挖掘法对贵州茂兰喀斯特森林国家级自然保护区和贵州省安顺市普定县喀斯特森林<sup>[21]</sup>的根系生物量进行调查研究, 其中罗东辉等<sup>[20]</sup>和 Niu 等<sup>[22]</sup>对峰丛洼地型根系生物量研究发现, 石生立地上的木本植物和草本植物根系大都附生在岩石表面、岩隙中, 根系分布出现水平扩散型和穿梭型; 土壤立地木本植物和草本植物根系生物量垂直分布于地表 10 cm 以下。宋海燕等<sup>[23]</sup>研究发现, 黑麦草(*Lolium perenne* L.) 的根系生物量主要积累在 0 ~ 15 cm 的土层中。刘立斌等<sup>[5]</sup>利用生物量回归方程对黔中喀斯特常绿落叶阔叶混交林木本植物根系生物量进行研究, 乔木的根系生物量占森林总根系生物量的 99.30%, 而灌木和藤本的根系生物量仅占 0.70%, 灌木和藤本的根系生物量占植被总生物量的 10% ~ 20%。根系生物量的分布及分布不均匀性受到立地条件、土层厚度、土壤水分和养分、群落结构和物种组成、物种自身特性等的影响。刘立斌等<sup>[5]</sup>在贵州省普定县天龙山设定的石生生境样方显示, 最高和最低根系生物量均分布于样地的西北部, 中、高根系生物量分布于样地的东部, 根系生物量的空间分布与根系的发达度紧密相关。一般认为, 同一种适宜生长在沙生和喀斯特环境下的植物, 前者的细根生物量占根系总生物量的比重大于后者且根系生物量以垂直分布为主; 因在干旱的沙质土壤中, 水资源匮乏, 水分的积存深度

大于喀斯特地区，根系通过减小直径、增加长度的方式获取水分。根系生物量的垂直分布很难被衡量，但普遍认为，随着土壤深度的增加，根系生物量呈减小的趋势；粗根的生物量随树干生长而增加，但细根可以延伸到离树干更远的地方，细根生物量的分布可能与土壤养分的分布有关。

2.1.2 根系构型

根系构型特征主要着力于拓扑结构参数(鱼尾形分支模式和叉状分支模式)和根系几何形态(根长、根直径、根系生物量和分支角度、根系形态、根系分布等)的研究<sup>[7]</sup>，其中根系的拓扑结构如图 1 所示，用拓扑指数来表示。

拓扑指数采用 Fitter 等<sup>[24]</sup>的方法计算：

$$TI = \lg A / \lg M$$
 (1)

式中： $M$  为根系所有外部连接的总数； $A$  为最长根系通道内部连接的总数。 $TI = 1$  时，根系为鱼尾形分支， $TI$  越接近 0.5 时，根系为叉状分支。

Oppelt 等<sup>[25]</sup>提出了新的修正拓扑参数的计算

方法：

$$qa = \frac{a-1-lbv_0}{v_0-1-lbv_0}; qb = \frac{b-1-lbv_0}{(v_0+1)/2-v_0^{-1}-lbv_0}$$
 (2)

式中： $a$  为拓扑长度(植物基部到根终端连接数量)， $b$  为平均拓扑长度， $lbv_0 = \ln v_0 / \ln 2$ ， $b = pe / v_0$ ， $v_0$  相当于(1)中的  $M$ ， $pe$  为根系基部到根系终端通道的所有连接总数。修正后的拓扑参数  $qa$ 、 $qb$  值的范围在 0 ~ 1 之间，鱼尾形分支  $qa = qb = 1$ ，叉状分支  $qa = qb = 0$ ，两种模式的过渡形式是  $qa$ 、 $qb$  的值在 0 ~ 1 之间(表 1)。

黄同丽等<sup>[26]</sup>对贵阳市花溪区 3 种灌木(双荚决明 *Senna bicapsularis* (L.) Roxb.、火棘 *Pyracantha fortuneana* (Maxim.) Li、多花木蓝 *Indigofera amblyantha* Craib) 根系构型研究发现，3 种灌木拓扑指数( $TI$ ) 趋向于 1，为典型的鱼尾形分支模式，该模式具有根系分支简单，次级分支少，根系内部竞争小等特点。而苏樑等<sup>[7]</sup>对喀斯特峰丛洼地

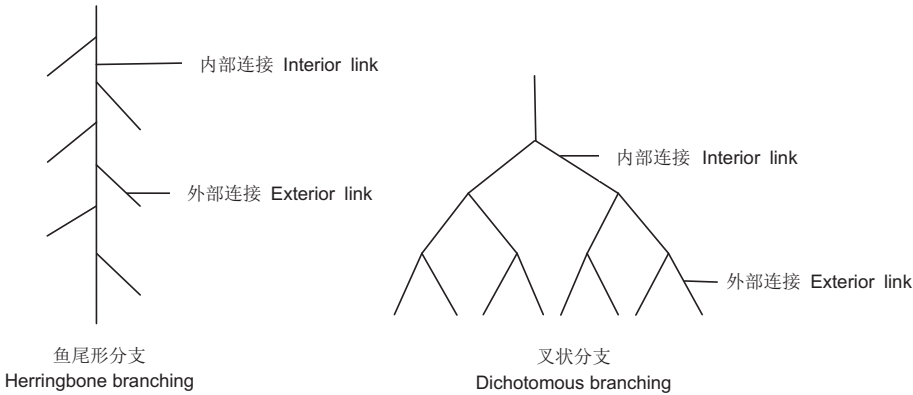


图 1 根系拓扑结构示意图  
Fig. 1 Schematic of root topological structures

表 1 两种典型分支的拓扑参数  
Table 1 Topological parameters of two typical branches

拓扑参数 Topological parameter	叉状分支 Dichotomous branching	鱼尾形分支 Herringbone branching
$a$	4	7
$b$	4	4.857
$pe$	32	34
$v_0(M)$	8	7
$qa$	0	1
$qb$	0	1
$TI$	0.667	1

注： $a$  为拓扑长度； $b$  为平均拓扑长度； $pe$  为根系基部到根系终端通道的所有连接数量； $v_0(M)$  为根系所有外部连接的总数； $qa$ 、 $qb$  为修正后拓扑指数  $a$ 、 $b$ ； $TI$  为拓扑指数。  
Notes:  $a$ , Mean topological depth;  $b$ , Mean average topological depth;  $Pe$ , Total links from all bases to terminals;  $v_0(M)$ , Number of total exterior links;  $qa$  and  $qb$ , Modified values corresponding to parameters  $a$  and  $b$ ;  $TI$ , Topological index.



(广西环江毛南族自治县的西北部)不同植被恢复阶段的 4 个优势种根系构型研究发现, 4 种代表性的建群种根系分支较为复杂, 次级分支多, 根系内部竞争大, 为典型的叉状分支模式。同位于喀斯特地区但出现不同根系分支模式的原因可能有以下 5 种: (1)前者的纬度高于后者且离海较远, 造成小气候的差异; (2)前者以酸性黄壤、石灰土为主, 后者以深色和棕色石灰土为主; (3)前者坡度大于后者; (4)岩石矿物含量有差异; (5)植被适应策略有差异。根系构型受到遗传和生境的影响, 有关研究证实, 在单位碳投入下, 鱼尾形分支的根系分布范围比叉状分支大, 使得鱼尾形根系可以吸收更多的营养<sup>[27]</sup>; 且在不利生境下, 根系更趋向于鱼尾形分支模式发展<sup>[28,29]</sup>。

黄同丽等<sup>[26]</sup>和苏樑等<sup>[7]</sup>研究的喀斯特植被均通过延长根系连接长度以获得更多的水分和养分, 同时拓展生长空间, 增强固持土壤的能力, 防止水土流失等。根系的分支状况体现根系的固土能力及根系适应环境的能力<sup>[7, 26]</sup>, 先锋树种根系分支能力强, 结构较为复杂, 对环境的适应及固土能力强; 而灌木可通过减少根系分支, 从而减少对碳的消耗及根系的穿插重叠, 使其能最大限度的利用有限资源, 但沙生环境下的灌木则通过增加分支, 充分吸收近地面的水分, 以保障其生长需要。

### 2.1.3 根系化学养分

根系养分特征(C、N、P、Ca)的变化可以反映植物对环境变化的响应和适应, 根系营养元素含量及其分配受到自身因素、环境因素以及生长规律的制约。在喀斯特地区, 杜有新等<sup>[30]</sup>研究发现, 在灌草丛中, 竹叶椒(*Zanthoxylum armatum* DC.)根系 N 含量显著高于火棘, 而火棘根系 P 含量却显著高于竹叶椒; 在灌木林中, 竹叶椒根系 N、P 的含量显著高于火棘和小果蔷薇(*Rosa cymosa* Tratt.), 火棘和小果蔷薇之间无差异。火棘根系的 Ca 含量在灌草丛和灌木林中均最高, 但在灌木林中 P 含量最低, 体现了火棘对高钙和缺磷胁迫环境的适应。灌草、灌木不同的群落结构和物种组成是影响根系 N、P 含量的主要因素, 同时树种自身对养分的吸收具有选择性、喀斯特地区高钙缺磷现象等都对根系的养分产生影响。通过实验对比发现, 喀斯特地区构树(*Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent.)细根的 C、N、P 含量分别

为 429.95、6.99、0.47 mg/g, 与中国的植物细根 C(473.9 mg/g)、N(9.16 mg/g)、P(0.954 mg/g)含量<sup>[31]</sup>和全球的植物细根 N(10.84 mg/g)、P(0.94 mg/g)含量存在差异<sup>[32]</sup>。根系 C、N、P 的含量随经纬度有不同的变化, 如 C、N 含量随纬度的增加而降低, P 含量则相反; C 含量随经度的增加而降低, N、P 含量则相反<sup>[31]</sup>。根系养分空间分布差异可能与物种和生境差异有关, 在细根的不同根序中, 低级根因在水分和养分的吸收、同化、传输中消耗大量的 C, 使其具有高 N 低 C 的特点, 高级根则反之<sup>[33]</sup>。

在非喀斯特地区, 李金波等<sup>[34]</sup>研究发现, 砷(As)可促进黑麦草根对养分(N、P)的吸收, 且对一年生黑麦草(*Lolium multiflorum* L.)根系吸收 N、P 的影响大于多年生黑麦草(*L. perenne* L.)。方瑛等<sup>[35]</sup>研究发现, 根系(C、N、P)与凋落物养分特征(C、N、P)的相关性不显著, 且在灌草地中由于柠条(*Caragana korshinskii* Kom.)自身的固氮作用, 使得根系 N、P 含量偏高。通过人为控制因素(加 As、植被恢复阶段引种柠条等)可改变植物的生境, 进而对根系的养分特征产生影响。张海东等<sup>[36]</sup>研究发现, 群落演替阶段等级越高, 根系中 P 的含量就越高; 随着退耕年限的延长, 植物根系与叶片的 C 含量均波动下降, 而 N、P 变化则相反。随着群落演替等级的增加及退耕年限的延长, 群落的总能量和有机物总量都将增加, 生物种类越来越多, 群落结构越来越复杂, 根系和土壤的养分特征(C、N、P、Ca)存在相互影响的关系; 根系 C、N、P、Ca 的变化体现了植物对周围环境的响应, 同时也是植物自身养分特征的体现, 在一定程度上反映了生境中养分含量的丰富度及种类。

## 2.2 生态因子对根系生态学特征的影响

### 2.2.1 自然因子对根系生态学特征的影响

(1)气候 气候是影响根系生态学特征的主要因子, 包括降水、光照、热量。大气降水及土壤中的含水量影响根系的生长发育。喀斯特地区降水丰富但地表漏失严重, 土壤保水性差, 根系需呈水平或垂直生长以获取水分; 根系生物量、构型等呈水平或垂直分布。位于云贵高原的喀斯特地区, 由于纬度低, 热量相对丰富, 但植物在不同的温度条件下有不同的生长机制。气温较低时, 植物地上部分生长发育受到限制, 而地下部分储存的能量较多,

地下部分生长发育较地上部分好；气温较高时则反之。根系生物量与光照呈正相关。据2019年7~9月对贵阳市相宝山和贵州省安顺市关岭县花江示范区根系生物量的研究调查发现，花江示范区的根系生物量明显高于相宝山根系生物量，这是因为相宝山位于昆明准静止锋冷气团一侧，有“天无三日晴”的说法，阴雨天气多，光照少，而花江离冷气团较远，又位于峡谷地带，热量和光照条件占据优势。

**(2) 下垫面** 喀斯特地区多属于典型的高原喀斯特，独特的下垫面环境使得喀斯特地区地表漏失严重，地表岩石多裸露；立地条件以岩石、土壤为主。罗东辉等<sup>[20]</sup>研究发现，在石生立地条件下，土层浅薄制约了根系的垂直发展，出现“根包石”现象，且粗根比重远大于细根；在土壤立地条件下，土层较为深厚，根系以垂直发展为主，通过增加粗根的比重以获得充足的水分和养分，但随着土层加深，粗根的比重逐渐下降。黄同丽等<sup>[26]</sup>研究发现，在喀斯特地区的土-石界面常出现根系弯曲缠绕，缠绕度数最大可达720°，部分根系在土壤中螺旋式生长。岩石和土壤的比热容、热量传导率等物理性质都将对根系的生长发育产生影响。

**(3) 林龄** 林木在不同的年龄阶段，喀斯特植被根系生态学特征也有差异。林龄初期阶段，植被较为稀疏，物种成分单一，且受到喀斯特独特生境的影响使得土壤表层养分不足，根系多呈垂直分布，根系总生物量较小，根系养分(C、N、P、Ca)含量低。到林龄中后期阶段，土壤表层养分不断聚集且丰富，结构较疏松，通透性好，渗透速率较快，对根系穿透的机械阻力减小，根系集中分布于土壤表层，根系生物量以水平分布为主；根系构型常呈叉状分支、根总长越长、根表面积越大等。随着林龄的增加，群落结构和物种组成发生变化，从而影响细根、粗根在总生物量中的比重，且根系的化学养分特征也将发生变化。位于贵州省荔波县小七孔景区的喀斯特水上森林，随着林龄的增加，草本植物减少，木本植物增多，群落演替越趋近于顶级群落阶段<sup>[37]</sup>；为获得更多的养分，根系缠绕、“根包石”现象突出，根系不断生长死亡，根系直径增大，根系总生物量增加以粗根为主，根系构型特征可能与前期构型特征存在差异。

除外界的自然因素对根系生态学特征有影响

外，根系自身因素对其也有影响，但现阶段其相关研究还有待深入。

## 2.2.2 人为因子对根系生态学特征的影响

**(1) 放牧、砍伐** 喀斯特地区植被多以灌草为主，该地区大量养殖牛、羊等，不同的放牧程度对根系生态学特征产生了不同的影响。王元素等<sup>[38]</sup>经过20年研究发现，引种红三叶(*Trifolium pratense* L.)于喀斯特地区与当地的适生草本植物(黑麦草、鸭茅 *Dactylis glomerata* L.、无芒雀麦 *Bromus inermis* Leyss.、黑穗画眉草 *Eragrostis nigra* Nees ex Steud.)混播，在适度的放牧条件下，牧草的生产力具有持久性，5种牧草都在群落中长期存在，根系生长状况好，根系总生物量处于稳定状态。但有研究表明，随放牧强度的增加，地下生物量将下降，根系倾向于将更多的养分用于地上部分，根系生态学特征将受到限制。当地大量饲养的牛羊对植物的啃食影响了植物的生理发育功能以及养分大量流失未及时补充，从而影响了植物的生长。当地居民的环境保护意识薄弱，着眼于短期的经济效益而缺乏长期生态效益意识，乱砍乱伐现象严重。随着砍伐强度和次数的增加，根系构型受到影响，如：根系分支模式的转变、根系连接长度减小等；因根系养分是长期积累的结果，且合成的有机质随砍伐部分被带走，仅有小部分残留于地下部分，而地下部分的有机质多保留在土壤中，因此根系养分将呈下降的趋势<sup>[38]</sup>。

**(2) 灌溉、施肥** 喀斯特地区地表漏失严重，土层浅薄，土壤保水量小，水分条件制约着植物的生长。弄清灌溉水量及灌溉方式与植物生长之间的关系，有利于根系生态学特征的发展。丁磊<sup>[39]</sup>通过对喀斯特地区节水灌溉技术的研究发现，通过根灌技术，让水肥直接到达作物根系，减少了渗漏和蒸发，使得黑麦草、紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)根系直径和根系生物量增大、根系构型和根系生物量以水平分布为主、根系养分随施加的氮肥和磷肥而增加。适量的水肥能促进根系的生长，在利用根灌技术对作物进行灌溉时，要注意水肥的使用“度”。不同的人为干扰会对根系产生影响，如自然保护区中人为因素干扰越少越有利于根系的发展，而在非自然保护区内，人为干扰因素较大，则出现相反的结果。

### 3 喀斯特植被根系应用研究

#### 3.1 喀斯特植被根系与植被演替的关系

喀斯特生境具有高异质性, 植被在不同的演替阶段, 根系生物量、根系构型、根系化学养分等发生了不同的变化。植被的正向演替显著增加了根系的总生物量, 同一演替阶段石生生境的粗根生物量高于土壤生境, 但细根生物量却相反, 根系生物量垂直分布于地上到地下 10 cm 空间内<sup>[40]</sup>。植被在不同的演替阶段优势种拓扑指数呈叉状分支, 表现为次生林 (0.57) > 原生林 (0.49) > 灌丛 (0.46)<sup>[7]</sup>。植被的正向演替增加了根系的 C 贮量, 垂直分布特征与根系生物量分布特征一致。植物 C、N、P 含量随植被正向演替呈递增趋势, 表现出原生林 > 灌丛 > 次生林 > 草丛的 N、P 再吸收率<sup>[41]</sup>。植被的正向演替优化了物种组成, 也进一步优化了根系生态学特征, 这对喀斯特植被的管理及石漠化治理有较大的启示。针对不同的演替阶段进行喀斯特植被的可视化管理, 如: 定期查看群落中植被的生长状况, 统计物种的组成成分, 及时清除群落内的枯木, 为种内种间的竞争创造条件。石漠化治理在选择树种时, 要充分利用植被正向演替的优势, 选育适应性强的优势树种, 如: 构树、火棘、梨棘 (*Ribes burejense* Fr. Schmidt) 等。

#### 3.2 喀斯特植被根系与碳循环的关系

大气中 CO<sub>2</sub> 的浓度影响着全球碳循环, CO<sub>2</sub> 浓度的升高促进碳的循环, 同时促进根系生长和生理代谢。随着大气 CO<sub>2</sub> 浓度的升高, 根系生物量一般呈增加的趋势, 但高浓度的 CO<sub>2</sub> 对非喀斯特地区的苏格兰松 (*Pinus sylvestris* L.) 的根系生物量并没有显著的影响<sup>[42]</sup>。在喀斯特地区, 随着 CO<sub>2</sub> 浓度的升高, 促进了喀斯特植被杨树 (*Populus* L.)、桦木 (*Betula alnoides* Buch. -Ham. ex D. Don)、鹅掌楸 (*Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg.) 等根系的周转<sup>[43]</sup>, 细根周转率得到显著提高<sup>[44]</sup>, 但对针叶树种根系的周转率有增也有减, 根系生物量、根系分支、细根数量、根系长度均呈增加的趋势。非喀斯特地区与喀斯特地区根系出现不同的结果, 说明 CO<sub>2</sub> 浓度的升高对根系生物量的影响因树种和生境而异。随着碳循环的加快, 根系的 C 含量将产生变化, 一般认为, 大气中 CO<sub>2</sub> 浓度升高, 根系 C 含量将增加。目前对于喀斯特

植被根系的研究甚少, 碳循环与植被根系的研究相对缺乏, 如何将碳循环应用到喀斯特植被根系的研究中, 将是未来研究的重要方向之一。

#### 3.3 喀斯特植被根系与全球变化的关系

全球变化最明显的是气温和降水要素的变化<sup>[14]</sup>, Canadell 等<sup>[45]</sup>综述了 253 种木本、草本植物的最大根深的分布发现, 植物最大根深从冻原的 0.3 m 增加到荒漠的 68 m, 说明随着气温的升高, 根系长度不断增加, 根系构型也因气温的升高而发生变化。气温升高将导致地下细根生物量增大、平均寿命减小、周转率加快<sup>[46]</sup>。Schulze 等<sup>[47]</sup>沿降水 770 ~ 125 mm 的梯度分析植物的根深与降水量的关系发现, 植物的平均生物量降低但水分利用效率无明显差异, 说明降水量的减少导致根系生物量减少。随着全球变化, 喀斯特地区的植被根系也将发生上述相似的现象, 在某种程度上, 随着气候恶劣加剧及不合理的人类活动将进一步导致石漠化程度的加深。根系与全球变化存在相互关系, 通过对喀斯特地区植物根系生态学特征的研究, 根据根系的不同组分变化, 可以反映全球变化特征; 相反地全球变化又可影响根系变化, 如: 根系长度、根系生物量、根系构型和根系养分的变化等。喀斯特区是我国 4 大生态环境脆弱区, 密切关注喀斯特植被根系的变化, 对于全球变化的研究具有重要意义, 同时也可促进石漠化的综合治理。

### 4 展望

植物根系是森林生态系统地下生态过程的重要组成部分<sup>[48]</sup>, 研究喀斯特地区植被根系生态学特征对于选育适生植物用于生态恢复治理具有重要意义。当前学者们主要是对根系生态学特征、应用进行研究, 探讨不同因子对根系生态学特征的影响, 但还存在许多问题, 仍需继续深入的探索。

#### 4.1 加强喀斯特地区根系生态学研究

近 20 年来根系生态学的研究主要集中在热带、亚热带、温带以及西部干旱半干旱的非喀斯特地区, 而对喀斯特地区植被根系生态学的研究较少。在今后的研究中, 应关注生态环境较脆弱的喀斯特地区。根据喀斯特植被生境的特殊性, 可进行植被生境室内模拟实验, 或通过爆破法与土柱法进行取样, 获取喀斯特地区的根系数据并对根系生态学进行研究, 这对深入认识植物功能与结构之间的



关系,对喀斯特地区的生态恢复与治理将具有重要的指导作用,可进一步丰富和完善森林生态系统物质与能量循环的相关研究。

#### 4.2 构建和完善根系原位收集方法

目前对植物根系的收集主要有挖掘法、爆破法、土柱法、微根管法等,但在喀斯特地区由于岩石裸露,植被多生长在土石交界处,出现“根包石”<sup>[20]</sup>现象,导致根系收集困难。近年来,相关学者逐渐构建了根系收集技术体系,一定程度上解决了野外收集的困难,但仍存在诸多不足<sup>[49]</sup>,如无法在高度石漠化地区收集到完整的根系或利用收集到的部分根系进行根系生态学的研究与实际情况存在一定误差。为此,根据特定的研究目的和实际情况,研发操作性强且尽可能准确真实反映植被根系的原位、分布范围、实时收集方法和技术,将是该研究领域未来的一项重要工作。

#### 4.3 加强根系生态学在多重条件下的探究

无论是在喀斯特地区或非喀斯特地区对于根系生态学的研究多数是基于水分状况、土层厚度对植被根系影响的研究,多重条件和其他因素共同作用下的研究甚少,如时空尺度、植被演替、N 沉降、碳循环等。在今后的研究中应延长研究的时间尺度,扩大研究的空间尺度或在长时间尺度下,用空间尺度作对比,探讨多重自然条件下根系生态学的特点,探究根系生态学随时空、多重胁迫条件下(如:砷(As)含量、N 沉降、植被演替等)的变化规律及内在机制,加强对高异质性生境的了解,促进根系生态学的精准、高效研究。

#### 参考文献:

- [1] 盛茂银,熊康宁,崔高仰,刘洋. 贵州喀斯特石漠化地区植物多样性与土壤理化性质[J]. 生态学报, 2015, 35(2): 434-448.
- Sheng MY, Xiong KN, Cui GY, Liu Y. Plant diversity and soil physical-chemical properties in karst rocky desertification ecosystem of Guizhou, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(2): 434-448.
- [2] Wang LJ, Wang P, Sheng MY, Tian J. Ecological stoichiometry and environmental influencing factors of soil nutrients in the karst rocky desertification ecosystem, southwest China[J]. *Glob Ecol Conserv*, 2018, 30(2): 400-408.
- [3] 罗光杰,李阳兵,王世杰,程安云,丹文丽. 岩溶山区景观多样性变化的生态学意义对比:以贵州四个典型地区为例

[J]. 生态学报, 2011, 31(14): 3882-3889.

Luo GJ, Li YB, Wang SJ, Cheng AY, Dan WL. Comparison of ecological significance of landscape diversity changes in karst mountains: a case study of 4 typical karst area in Guizhou province [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(14): 3882-3889.

- [4] 张军以,戴明宏,王腊春,苏维词,曹立国. 西南喀斯特石漠化治理植物选择与生态适应性[J]. 地球与环境, 2015, 43(3): 269-278.
- Zhang JY, Dai MH, Wang LC, Sui WC, Cao LG. Plant selection and their ecological adaptation for rocky desertification control in karst region in the southwest China[J]. *Earth and Environment*, 2015, 43(3): 269-278.
- [5] 刘立斌,钟巧连,倪健. 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.
- Liu LB, Zhong QL, Ni J. Allometric function-based root biomass estimate of woody plants in a karst evergreen and deciduous broadleaf and mixed forest in central Guizhou province, southwestern China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(24): 8726-8732.
- [6] 潘晓迪,张颖,邵萌,马黎明,郭新宇. 作物根系结构对干旱胁迫的适应性研究进展[J]. 中国农业科技导报, 2017, 19(2): 51-58.
- Pan XD, Zhang Y, Shao M, Ma NM, Guo XY. Research progress on adaptive responses of crop root structure to drought stress [J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2017, 19(2): 51-58.
- [7] 苏樾,宋同清,杜虎,曾馥平,王华,等. 喀斯特峰丛洼地不同植被恢复阶段优势种根系构型特征[J]. 西北植物学报, 2018, 38(1): 150-157.
- Su L, Song TQ, Du H, Zeng FP, Wang H, et al. Root architecture of the dominant species in various vegetation restoration processes in karst peak-cluster depression[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, 38(1): 150-157.
- [8] Jackson RB, Mooney HA, Schulze ED. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents [J]. *P Natl Acad Sci USA*, 1997, 94(14): 7362-7366.
- [9] Vogt KA, Grier CC, Vogt DJ. Production, turnover, and nutrient dynamics of above and belowground detritus of world forests[J]. *Adv Ecol Res*, 1986, 15(15): 303-377.
- [10] Wang WJ, Mo QF, Han XG, Hui DF, Shen WJ. Fine root dynamics responses to nitrogen addition depend on root order, soil layer, and experimental duration in a subtropical forest[J]. *Biol Fert Soils*, 2019, 55(7): 723-736.
- [11] Parts K, Tedersoo L, Schindlbacher A. Acclimation of fine root systems to soil warming: comparison of an experimental setup and a natural soil temperature gradient[J]. *Acta Physiol*, 2019, 22(3): 457-472.

- [12] 单立山. 西北典型荒漠植物根系形态结构和功能及抗旱生理研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2013.
- [13] Trumbore SE, Gaudinski JB. The secret lives of roots[J]. *Science*, 2003, 302(5649): 1344–1345.
- [14] 王浩, 黄晨璐, 杨方社, 李怀恩. 砒砂岩区沙棘根系的生境适应性[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(1): 157–164.  
Wang H, Huang CL, Yang FS, Li HE. Root habitat flexibility of seabuckthorn in the pisha sandstone area[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(1): 157–164.
- [15] 刘雯雯. 喀斯特植被恢复不同阶段土壤微生物组成及氮磷土壤酶对生境响应[D]. 贵阳: 贵州大学, 2019.
- [16] Nie YP, Chen HS, Wang KL, Ding YL, Ding YL. Rooting characteristics of two widely distributed woody plant species growing in different karst habitats of southwest China[J]. *Plant Ecol*, 2014, 215(10): 1099–1109.
- [17] 盛茂银, 刘洋, 熊康宁. 中国南方喀斯特石漠化演替过程中土壤理化性质的响应[J]. *生态学报*, 2013, 33(19): 6303–6313.  
Sheng MY, Liu Y, Xiong KN. Response of soil physical-chemical properties to rocky desertification succession in south China karst[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(19): 6303–6313.
- [18] 李阳兵, 王世杰, 王济. 岩溶生态系统的土壤特性及其今后研究方向[J]. *中国岩溶*, 2006(4): 285–289.  
Li YB, Wang SJ, Wang J. Soil properties in karst ecosystem and further study[J]. *Carsologica Sinica*, 2006(4): 285–289.
- [19] Pernot C, Thiffault N, Desrochers A. Contribution of adventitious vs initial roots to growth and physiology of black spruce seedlings[J]. *Physiol Plantarum*, 2019, 165(1): 29–38.
- [20] 罗东辉, 夏婧, 袁婧薇, 张忠华, 祝介东, 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.  
Luo DH, Xia J, Yuan JW, Zhang ZH, Zhu JD, et al. Root biomass of karst vegetation in a mountainous area of southwestern China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(5): 611–618.
- [21] Liu LB, Wu YY, Hu G, Zhang ZH, Cheng AY, et al. Biomass of karst evergreen and deciduous broadleaved mixed forest in central Guizhou province, southwestern China: a comprehensive inventory of a 2 ha plot[J]. *Silva Fenn*, 2016, 50(3): 1492.
- [22] Ni J, Luo DH, Xia J, Zhang ZH, Hu G. Vegetation in karst terrain of southwestern China allocates more biomass to roots[J]. *Solid Earth*, 2015, 6(3): 799–810.
- [23] 宋海燕, 张静, 李素慧, 梁千慧, 李若溪, 等. 基于容器分区处理探究黑麦草生长对喀斯特不同土壤生境和水分的响应[J]. *生态学报*, 2019, 39(10): 3557–3565.  
Song HY, Zhang J, Li SH, Liang QH, Li RX, et al. Growth response of *Lolium perenne* under different soil habitats and water conditions based on container partition in a karst area[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(10): 3557–3565.
- [24] Fitter AH, Stickland TR. Architectural analysis of plant root systems: III. Studies on plants under field conditions[J]. *New Phytol*, 1992, 121(2): 243–248.
- [25] Oppelt AL, Kurth W, Jentschke G, Godbold DL. Contrasting rooting patterns of some arid-zone fruit tree species from Botswana I. Fine root distribution[J]. *Agroforest Syst*, 2005, 64: 1–11.
- [26] 黄同丽, 唐丽霞, 陈龙, 张乔艳. 喀斯特区3种灌木根系构型及其生态适应策略[J]. *中国水土保持科学*, 2019, 17(1): 89–94.  
Huang TL, Tang LX, Cheng L, Zhang QY. Root architecture and ecological adaptation strategy of three shrubs in karst area[J]. *Science of Soil and Water Conservation*, 2019, 17(1): 89–94.
- [27] Ge YC, Fang X, Liu W, Sheng LH, Xu L. Adventitious lateral rooting: the plasticity of root system architecture[J]. *Physiol Plantarum*, 2018, 165(1): 434–448.
- [28] 王浩. 砒砂岩区不同生境条件下沙棘根系构型特征研究[D]. 西安: 西北大学, 2018.
- [29] 何广志, 陈亚宁, 陈亚鹏, 王日照. 怪柳根系构型对干旱的适应策略[J]. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 2016, 52(3): 277–282.  
He GZ, Chen YN, Chen YP, Wang RZ. Adaptive strategy of *Tamarix* spp. root architecture in arid environment[J]. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)*, 2016, 52(3): 277–282.
- [30] 杜有新, 李恋卿, 潘根兴, 胡忠良, 王新洲. 贵州中部喀斯特山地三种优势灌木养分分布[J]. *生态环境学报*, 2010, 19(3): 626–630.  
Du YX, Li LQ, Pan GX, Hu ZL, Wang XZ. Distribution patterns of main nutrients in three dominant shrubs in Karst mountainous areas in central Guizhou, China[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2010, 19(3): 626–630.
- [31] 马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 卢宏典, 郭炳桥, 等. 中国植物细根碳、氮、磷化学计量学的空间变化及其影响因素[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(2): 159–166.  
Ma YZ, Zhong QL, Jin BJ, Lu HD, Guo BJ, et al. Spatial changes and influencing factors of fine root carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of plants in China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(2): 159–166.
- [32] Wang ZQ, Yu KL, Lv SQ, Niklas KJ, Mipam TD, et al. The scaling of fine root nitrogen versus phosphorus in terrestrial plants: a global synthesis[J]. *Funct Ecol*, 2019, 33(11): 159–166.



- [33] 徐立清, 崔东海, 王庆成, 张勇, 马双娇, 等. 张广才岭西坡次生林不同生境胡桃楸幼树根系构型及细根特征[J]. 应用生态学报, 2020, 31(2): 373–380.  
Xu LQ, Cui DH, Wang QC, Zhang Y, Ma SJ, *et al.* Root architecture and fine root characteristics of *Juglans mandshurica* in different habitats in the secondary forest on the west slope of Zhangguangcailing, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(2): 373–380.
- [34] 李金波, 李诗刚, 宋桂龙, 濮阳雪华, 薛博晗, 等. 砷胁迫对黑麦草根系形态及养分吸收的影响[J]. 草业科学, 2018, 35(6): 1385–1392.  
Li JB, Li SG, Song GL, Pu YXH, Xue BH, *et al.* Effect of arsenic stress on root morphological parameters and absorption nutrient elements in ryegrass [J]. *Pratacutural Science*, 2018, 35(6): 1385–1392.
- [35] 方瑛, 安韶山, 马任甜. 云雾山不同恢复方式下草地植物与土壤的化学计量学特征[J]. 应用生态学报, 2017, 28(1): 80–88.  
Fang Y, An SS, Ma RT. Ecological stoichiometric characteristics of plants and soil in grassland under different restoration types in Yunwu Mountain, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28(1): 80–88.
- [36] 张海东, 汝海丽, 焦峰, 薛超玉, 郭美丽. 黄土丘陵区退耕时间序列梯度上草本植被群落与土壤 C、N、P、K 化学计量学特征[J]. 环境科学, 2016, 37(3): 1128–1138.  
Zhang HD, Ru HL, Jiao F, Xue CY, Guo ML. C, N, P, K stoichiometric characteristic of leaves, root and soil in different abandoned years in loess plateau [J]. *Environmental Science*, 2016, 37(3): 1128–1138.
- [37] 胥晏. 贵州喀斯特生态脆弱区圆果化香种群更新特性研究[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2019.
- [38] 王元素, 洪绂曾, 蒋文兰, 王堃. 喀斯特地区红三叶混播草地群落对长期适度放牧的响应[J]. 生态环境, 2007(1): 117–124.  
Wang YS, Hong FZ, Jiang WL, Wang K. Responses of trifolium pratense mixed communities to long-term moderate grazing in karst region [J]. *Ecology and Environment*, 2007(1): 117–124.
- [39] 丁磊. 基于喀斯特地区水资源高效利用的节水灌溉技术初探[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2018.
- [40] 苏樑, 宋同清, 杜虎, 曾骥平, 王华, 等. 喀斯特峰丛洼地不同植被恢复阶段细根生物量、形态特征及其影响因素[J]. 应用生态学报, 2018, 29(3): 783–789.  
Su L, Song TQ, Du H, Zeng FP, Wang H, *et al.* Biomass and morphological characteristics of fine roots and their affecting factors in different vegetation restoration stages in depressions between karst hills [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(3): 783–789.
- [41] Yu YF, He TG, Song TQ, Du H, Wei CY, *et al.* Stoichiometric characteristics of vegetation successional stages in karst area of northwest Guangxi [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2018, 49(3): 440–447.
- [42] Crookshanks M, Broadmeadow M, Taylor G. Elevated CO<sub>2</sub> and root growth: contrasting responses in *Fraxinus excelsior*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* [J]. *New Phytol*, 2010, 138(2): 241–250.
- [43] Ellsworth PZ, Sternberg LSL. Linking soil nutrient availability, fine root production and turnover, and species composition in a seasonally dry plant community [J]. *Plant Soil*, 2019, 442: 49–63.
- [44] Prior SA, Runion GB, Torbert HA. Sour orange fine root distribution after seventeen years of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment [J]. *Agr Forest Meteorol*, 2012, 162–163: 85–90.
- [45] Canadell J, Jackson RB, Ehleringer JR, Schulze SD. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale [J]. *Oecologia*, 1996, 108(4): 583–595.
- [46] Kou L, Jiang L, Fu X, Dai X, Wang H, *et al.* Nitrogen deposition increases root production and turnover but slows root decomposition in *Pinus elliottii* plantations [J]. *New Phytol*, 2018, 218(4): 115–123.
- [47] Schulze ED, Mooney HA, Sala OE, Jobbagy E, Buchmann N, *et al.* Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in patagonia [J]. *Oecologia*, 1996, 108(3): 503–511.
- [48] 胡琪娟, 王霖娇, 盛茂银. 植物细根生产和周转研究进展[J]. 世界林业研究, 2019, 32(2): 29–34.  
Hu QJ, Wang LJ, Sheng MY. Research progress of plant fine root production and turnover [J]. *World Forestry Research*, 2019, 32(2): 29–34.
- [49] 尹华军, 张子良, 刘庆. 森林根系分泌物生态学研究: 问题与展望[J]. 植物生态学报, 2018, 42(11): 1055–1070.  
Yi HJ, Zhang ZL, Liu Q. Root exudates and their ecological consequences in forest ecosystems: problems and perspective [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2018, 42(11): 1055–1070.

(责任编辑: 张 平)