

DOI: 10.5846/stxb201711222084

李雪萍, 赵成章, 任悦, 张晶, 雷蕾. 尕斯海湿地不同密度下甘肃马先蒿根系分叉数与连接数、分支角度的关系. 生态学报, 2019, 39(10): - .
Li X P, Zhao C Z, Ren Y, Zhang J, Lei L. Relationship between root forks and link number, branch angle of *Pedicularis kansuensis* under different density conditions in Gahai Wetland. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(10): - .

尕斯海湿地不同密度下甘肃马先蒿根系分叉数与连接数、分支角度的关系

李雪萍, 赵成章*, 任悦, 张晶, 雷蕾

西北师范大学地理与环境科学学院, 甘肃省湿地资源保护与产业发展工程研究中心, 兰州 730070

摘要: 根系构型决定根系分布及其对养分和水分的吸收效率, 是植物根系与胁迫生境相互适应的结果。采用标准化主轴估计 (Standardized major axis estimation, SMA) 法, 并采用全根挖掘和 Win-RHIZO 根系分析仪相结合的方法, 按照甘肃马先蒿种群密度设置 I (10—31 株/m²)、II (32—53 株/m²)、III (54—75 株/m²) 3 个样地, 研究了尕斯海湿地不同密度下甘肃马先蒿 (*Pedicularis kansuensis*) 根系分叉数与连接数及分支角度的关系。结果表明: 随着种群密度由高到低转变, 甘肃马先蒿的高度、盖度、地上生物量、根系分叉数及外部连接数逐渐减小, 地下生物量、根系内部连接数、分支角度逐渐增大; 甘肃马先蒿根系分叉数与内部连接数、外部连接数及分支角度均呈异速生长关系, 随着种群密度由高到低转变, 甘肃马先蒿根系内部连接数与分支角度增加的速度逐渐大于分叉数与外部连接数减小的速度, 根系分叉数与内部连接数的异速斜率逐渐减小, 与外部连接数、分支角度的异速斜率逐渐增大。甘肃马先蒿在低密度倾向于密集型根系构型构建模式, 在高密度选择扩散型根系生长模式, 体现了高寒湿地植物种群应对资源多重竞争的生态适应机制。

关键词: 根系分叉数; 连接数; 分支角度; 甘肃马先蒿; 尕斯海湿地; 密度

Relationship between root forks and link number, branch angle of *Pedicularis kansuensis* under different density conditions in Gahai Wetland

LI Xueping, ZHAO Chengzhang*, REN Yue, ZHANG Jing, LEI Lei

College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Research Center of Wetland Resources Protection and Industrial Development Engineering of Gansu Province, Lanzhou 730070, China

Abstract: The root architecture determines the root distribution and the search efficiency of water and nutrients, which is the result of the adaptability of plant roots and stress habitats. The object of this study was to examine the relationship between root forks and link number, branch angle of *Pedicularis kansuensis* in response to density conditions. The study site was located in Gahai Wetland, Gansu Province, China (102.08°—102.47° E, 33.97°—34.32° N). The altitude of the study site is 3430—3435 m, whereas the average annual temperature is 2.3°C. Sixty samples (1 m×1 m) were set up along the river bank to investigate the density of *P. kansuensis* in August 2016. Population density was categorized as low (I, 10—31 plant/m²), medium (II, 32—53 plant/m²), and high (III, 54—75 plant/m²). The density, height, coverage, and above-ground biomass of the plant communities were recorded from 1 m × 1 m plots in the three densities with six replications. Thirty plants of *P. kansuensis* were selected; the above-ground parts of those plants were cut while roots were collected by excavating the whole root system, and both were taken back to lab. Afterwards, the soil cores (30 cm × 30 cm × 50 cm) were dug from six grids (30 cm × 30 cm) in three densities. The sieve (mesh size = 0.25 mm) was used to

基金项目: 国家自然科学基金项目 (41461013, 91125014); 甘肃省生态学重点学科基金项目资助

收稿日期: 2017-11-22; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaocz601@163.com

clean the soil core in the nearby river, and the roots were taken to the lab. Afterwards, we adopted a method to stratify sampling(0—50 cm). In the laboratory, the roots were scanned with Win-RHIZO to measure the root forks and link number. The biomasses of different plots were put in an oven(at 105°C for 30 min) for green removal, and dring(at 80°C for 12 h), and then measured. Similarly, the soil moisture content was also measured by oven-drying (at 105°C for 24 h). The results showed that as the population density changed from high-medium to low-medium, the coverage, height and above-ground biomass, root forks and external link number of the *P. kansuensis* decreased, whereas the below-ground biomass, root internal link number, and branch angle of *P. kansuensis* increased. The was an allometric relation between the root forks and link number, and branch angle of *P. kansuensis*. Additionally, the growth speed of the root internal link number and branch angle was greater than the decrease speed of root forks and external link number. The allometric slope of the root forks and external link number decreased, but that of the root forks and internal link number and branch angle increased. With a change in density, the root forks and external link number of *P. kansuensis* decreased, and the root internal link number and branch angle increased. These results revise the ecological adaptation mechanism of plant populations to multiple resource competitions in alpine wetlands under the restriction of density.

Key Words: root forks; link number; branch angle; *Pedicularis kansuensis*; Gahai Wetland; density

根系是植物和土壤传递物质、能量的重要媒介^[1],其分支状况与构型在植物水分和养分摄取、运移过程中起关键作用^[2-3]。根系构型指根系各构件在空间上的复杂组合与排列^[4],体现根系对生境的适应能力^[5],具体包括根长、根直径、根长密度、根系分叉数、根系连接数及根系分支角度等指标,根系分叉数决定根系营养吸收效率与空间分布密度,分叉数越多,根系吸收和代谢营养物质的能力越大^[6];根系连接数关系着根系在土壤中的位置和利用土壤资源的有效性^[7],其中内部连接数是根系空间拓展能力的有效保证,而外部连接数反映根系在土体中的吸水面积;根系分支角度影响根系对土壤、营养空间的探索^[8],较大分支角度更有利于侧根趋于水平分布以扩大根系的有效觅养空间,根系分叉数与连接数、分支角度的紧密联系很大程度上反映了根系的空间分布格局和资源获取方式以及植物适应异质性生境的策略^[9]。密度是植物种群的重要选择压力之一,影响植物对可获得性资源的摄入方式^[10],决定根系的拓殖能力,密度制约下,植物通过调控各构件生物量分配、改变分枝构型可塑性^[11],尤其调整根系形态以优化资源获取对策,提升种群对资源的利用效率,进而提高异质性环境下植物的生存适合度和竞争能力,体现了植物适应胁迫生境、规避风险的最经济的对策选择^[12]。因此,从根系分叉数与连接数、分支角度关系的密度响应角度研究植物根系构型构件的资源配置模式,对揭示植物在不同生境中的密度制约机制有重要意义。

甘肃马先蒿(*Pedicularis kansuensis*)是玄参科、马先蒿属一、二年生草本植物,具有强大种子繁殖能力和集群分布形式。目前,许多学者围绕植物功能性状可塑性^[13]、根系构型生态适应性^[14]、根系分支模式^[15]、根系分叉数与分支角度权衡关系^[8]以及根系连接数分布格局^[16]等方面进行了系统研究,同时马先蒿的群落结构^[17]、生物量分配^[18]及根系形态可塑性^[19]等得到广泛关注,但甘肃马先蒿根系构型构建的资源配置模式研究不深入。鉴于此,本文研究了尕斯库勒湖湿地甘肃马先蒿根系分叉数、连接数和分支角度间关系,试图回答以下问题:(1)高寒湿地不同密度条件下甘肃马先蒿根系分叉数与连接数及分支角度的关系?(2)这种关系形成的原因?为进一步了解高寒湿地植物种群的生态适应性提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域和样地概况

研究区位于甘肃省甘南藏族自治州碌曲县尕斯库勒湖湿地(102.08°—102.47°E, 33.97°—34.32°N),地处青藏高原东北边缘,属于典型的高寒湿地。海拔 3430—3435 m,属青藏高原气候带高寒湿润气候区,年平均气温 2.3°C,年平均降水量 781.8 mm,年蒸发量 1150.5 mm,年太阳总辐射量 1983.9 J/cm²,土壤主要以亚高山草甸

土、暗色草甸土、沼泽土、灰褐土、泥炭土等为主。主要植物有: 甘肃马先蒿、黄帚橐吾 (*Ligularia virgaurea*)、垂穗披碱草 (*Elymus nutans*)、珠芽蓼 (*Polygonum viviparum*)、紫菀 (*Aster tataricus*)、华扁穗草 (*Blysmus sinocompressus*) 和藏嵩草 (*Kobresia tibetica*) 等。

1.2 实验设置

2016 年 8 月在实地考察的基础上选择一块海拔相对一致, 从河岸边向外围平缓坡地甘肃马先蒿密度逐步减小的高寒湿地。从河流沿岸以垂直于河岸线的方向布置 1 条长 200 m、宽 20 m 的水平样带, 在水平样带上“Z”字形等距离设置 60 个 1 m×1 m 的样方, 以“株”为单位开展甘肃马先蒿密度调查, 因甘肃马先蒿密度介于 11—75 株/m² 之间, 为便于研究, 将该样带划分为: 低密度 (I, 10—31 株/m²)、中密度 (II, 32—53 株/m²) 和高密度 (III, 54—75 株/m²) 3 个梯度, 每个梯度样方数分别为 18、22 个和 20 个, 用于群落学调查和甘肃马先蒿根系取样。

1.3 群落调查和植物取样

第一, 进行群落学调查, 用 1 m×1 m 的样方测定并记录每个梯度中每种植物的高度、密度与盖度, 重复 6 次。第二, 每个梯度随机选取 30 株生长良好的甘肃马先蒿, 测量株高, 齐地剪取地上部分装袋编号, 采用壕沟法与全根挖掘法测量甘肃马先蒿根系深度并完整挖取每个甘肃马先蒿根系, 用网孔筛 (孔径=0.25 mm) 找临近的水源洗净附着的泥土和杂物, 分别装入自封袋编号, 与地上部分一起带回实验室测定生物量。第三, 每个梯度随机设置 3 个 30 cm×30 cm 的小样方, 齐地刈割每个样方中所有地上植株, 放入编号的自封袋带回实验室, 测定地上生物量, 然后挖取土柱 (30 cm×30 cm×50 cm), 用网孔筛 (孔径=0.25 mm) 找临近的水源经漂洗使植物根系与土壤分离并将砾石等杂物挑拣干净, 装入自封袋编号带回实验室, 测定地下生物量; 最后在每个小样方中用环刀 (直径=4 cm) 按土层分取 0—50 cm 土样, 并将其混合, 重复 3 次, 剔除样品中明显的植物根段和枯落物等杂质, 装入编号的铝盒, 称鲜质量后带回实验室。在 105℃ 烘箱内, 经 12 h 后取出称重, 计算土壤含水量。

1.4 根系性状测量

在实验室内, 用量角器测量根系分支角度, 之后将甘肃马先蒿根系放在有少量水的根系扫描仪根盘内舒展, 经扫描后以图形文件 (TIF 格式) 存储到计算机, 用 Win-RHIZO (Pro 5.0) 软件 (Regent Instruments, Canada) 提取根系分叉数与根系连接数数据。最后, 将甘肃马先蒿根系与茎叶部分放入信封编号, 在烘箱内 105℃ 杀青 30 min 后, 80℃ 放置 24 h 后取出, 用电子天平 (0.0001 g) 称重, 计算生物量。

1.5 数据分析

采用 Microsoft Excel 2013 整理实验所有数据。甘肃马先蒿的根冠比 = 地下生物量/地上生物量, 比根长 (cm/g) = 根长 (cm)/生物量 (g), 用 SPSS 21.0 进行单因素方差分析 (One-way ANOVA), 显著性水平设为 0.05。用 Microsoft Excel 2013 和 Sigma Plot 10.0 绘图, 数据分析主要采用标准化主轴估计 (SMA) 的方法, 由软件 (S) MATR Version 2.0 计算完成。

2 结果分析

2.1 不同密度下湿地群落特征及土壤含水量

不同密度下湿地群落特征及土壤含水量存在显著差异 ($P < 0.05$, 表 1)。随着种群密度由高到低转变, 湿地群落的高度、盖度、地上生物量均呈现出减小趋势, 从高密度 (III) 到低密度 (I) 分别减小了 26.52%、33.54% 和 36.50%; 土壤含水量存在显著性差异 ($P < 0.05$), 从高密度 (III) 到低密度 (I) 减小了 27.74%。

2.2 不同密度下甘肃马先蒿的生长特征

不同密度下甘肃马先蒿生物学特征差异均显著 ($P < 0.05$, 表 2)。随着种群密度由高到低转变, 甘肃马先蒿种群高度、盖度、根深及比根长均逐渐减小, 从高密度 (III) 到低密度 (I) 分别减小了 19.39%、73.68%、53.23% 和 43.01%; 根冠比呈相反的变化趋势, 逐渐增加, 从高密度 (III) 到低密度 (I) 增大了 60.71%。

表 1 不同密度下湿地群落特征和土壤含水量(平均值±标准误差)

Table 1 Community characteristics and soil moisture property under different densities (mean±SE)

密度 Density	株高 Plant height/cm	盖度 Coverage/%	地上生物量 Aboveground biomass/(g/m ²)	土壤含水量 Soil moisture content/%
I	17.84±0.53c	64.60±3.55b	58.62±1.51c	18.94±0.54c
II	22.64±0.97b	88.26±5.84a	68.69±3.92b	22.90±0.70b
III	24.28±0.15a	97.20±7.91a	92.31±8.41a	26.21±0.61a

同列不同字母表示密度间差异显著($P < 0.05$) I: 低密度(10—31 株/m²), low density(10—31 plant/m²); II, 中密度(32—53 株/m²), medium density(32—53 plant/m²); III, 高密度(54—75 株/m²), high density(54—75 plant/m²)

表 2 不同密度下甘肃马先蒿的生长特征(平均值±标准误差)

Table 2 Biological characteristics of *P. kansuensis* under different densities (mean±SE)

密度 Density	株高 Plant height/cm	盖度 Coverage/%	根冠比 Root-shoot ratio	根深 Root depth/cm	比根长 Specific root length/(cm/g)
I	18.25±0.65b	15±0.18c	0.45±0.07a	5.86±0.27c	11.09±0.29c
II	20.83±0.93a	29±0.80b	0.32±0.02b	8.94±0.24b	12.30±0.38b
III	22.64±0.98a	57±2.04a	0.28±0.04c	12.53±0.32a	19.46±0.59a

同列不同字母表示密度间差异显著($P < 0.05$)

2.3 不同密度下甘肃马先蒿根系分叉数、连接数与分支角度的变化

单因素方差分析表明,不同密度下甘肃马先蒿根系分叉数、连接数与分支角度均存在显著差异($P < 0.05$, 表 3)。随着种群密度由高到低转变,甘肃马先蒿根系分叉数与外部连接数逐渐减小,从高密度(III)到低密度(I)分别减小了 33.37%和 50.35%;而根系内部连接数与分支角度呈相反的变化趋势,从高密度(III)到低密度(I)分别增加了 70.94%和 65.93%。表明随着密度的降低,甘肃马先蒿的根系构型逐渐由“聚集型”转向“扩散型”。

表 3 不同密度下甘肃马先蒿的根系分叉数、连接数与分支角度(平均值±标准误差)

Table 3 Root forks, root link number and root branch angle of *P. kansuensis* under different densities (mean±SE)

密度 Density	根系分叉数 Root forks	根系内部连接数 Root internal link number	根系外部连接数 Root external link number	根系分支角度 Root branch angle(°)
I	6.83±0.04c	14.41±0.19a	6.46±0.27c	69.36±3.73a
II	8.30±0.05b	11.96±0.17b	10.64±0.31b	55.14±1.57b
III	10.25±0.07a	8.43±0.11c	13.01±0.29a	41.80±1.35c

同列不同字母表示密度间差异显著($P < 0.05$)

2.4 不同密度下甘肃马先蒿根系分叉数与连接数的关系

甘肃马先蒿根系分叉数与内部连接数在高密度(III)和低密度(I)均呈极显著负相关关系($P < 0.01$),在中密度(II)中呈显著负相关关系($P < 0.05$),图 1);甘肃马先蒿根系分叉数与外部连接数在高密度(III)和低密度(I)均存在极显著正相关关系($P < 0.01$),在中密度(II)中呈显著正相关关系($P < 0.05$),图 1),3 个样地甘肃马先蒿根系分叉数与外部连接数回归方程的标准化主轴斜率存在显著差异($P < 0.05$),高密度(III)斜率大于 1,中密度(II)和低密度(I)的斜率均小于 1,表明高密度(III)甘肃马先蒿根系分叉数增加的速度大于外部连接数增加的速度,而中密度(II)和低密度(I)甘肃马先蒿根系分叉数增加的速度小于外部连接数增加的速度;高密度(III)与低密度(I)甘肃马先蒿根系分叉数和外部连接数回归方程的标准化主轴斜率逐渐增大($P < 0.05$),说明在相同根系分叉数的情况下,高密度(III)甘肃马先蒿外部连接数的增加速度大于低密度(I),甘肃马先蒿更倾向于增大根系与土壤的接触面积。

2.5 不同密度下甘肃马先蒿根系分叉数与分支角度的关系

甘肃马先蒿根系分叉数与分支角度在高密度(III)和低密度(I)均呈极显著负相关关系($P < 0.01$);在中密度(II)中呈显著负相关关系($P < 0.05$),图 2)。3 个样地甘肃马先蒿根系分叉数与分支角度回归方程的标准

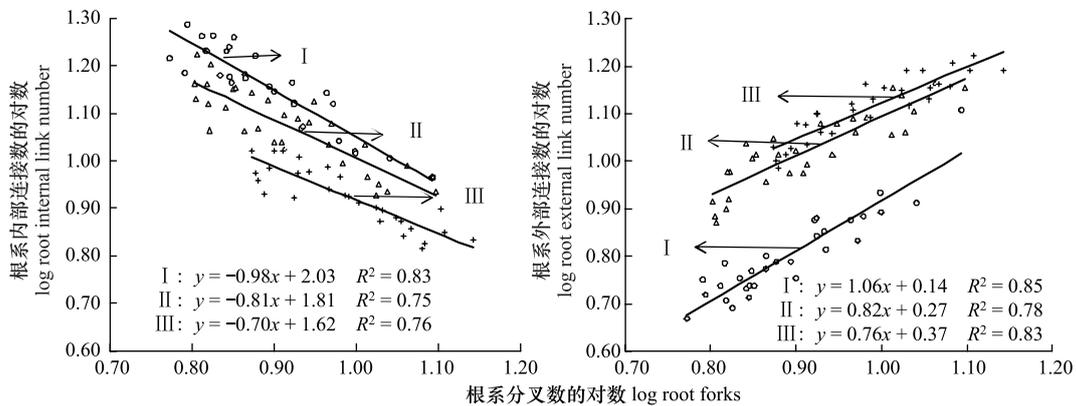


图1 不同密度下甘肃马先蒿根系分叉数与连接数的关系

Fig.1 Relationship between root forks and link number of *P. kansuensis* under different densities

I: 低密度 (10—31 株/m²), low density (10—31 plant/m²); II, 中密度 (32—53 株/m²), medium density (32—53 plant/m²); III, 高密度 (54—75 株/m²), high density (54—75 plant/m²)

化主轴斜率存在显著差异 ($P < 0.05$), 高密度 (III) 斜率小于 -1, 中密度 (II) 和低密度 (I) 的斜率均大于 -1, 表明高密度 (III) 甘肃马先蒿根系分叉数增加的速度大于分支角度减小的速度, 而中密度 (II) 和低密度 (I) 甘肃马先蒿根系分叉数增加的速度小于分支角度减小的速度; 高密度 (III) 与低密度 (I) 甘肃马先蒿根系分叉数和分支角度回归方程的标准化主轴斜率逐渐增大 ($P < 0.05$), 说明在相同根系分叉数的情况下, 低密度 (I) 甘肃马先蒿分支角度的增加速度大于高密度 (III), 甘肃马先蒿更倾向于扩大集水面积。

3 讨论

形态特征与生长特性的改变是植物生长发育过程中适应资源约束的关键生活史对策^[20]。根系分叉数与连接数、分支角度的关系, 反映根系构建的碳投入与碳

消耗, 影响根系扩展的土壤空间、捕获营养的代价与收益, 体现根系性状与构型塑造对生境变化的响应^[21]。本研究发现: 甘肃马先蒿根系分叉数与内部连接数、外部连接数及分支角度均存在异速生长关系, 且随着种群密度由高到低转变, 这种异速生长关系存在显著差异。不同密度下甘肃马先蒿根系分叉数与连接数、分支角度关系的空间异质性, 是高寒湿地植物地上、地下生物量配置以及根系构建模式对生境胁迫的响应。

邻体干扰会引起植物个体在生长、繁殖及防御能力等方面的差异^[22], 植物必须形成最佳的根冠形态, 以及最优化的生长习性适应所处环境, 在提高地上植株光合速率及根系生长活力的同时, 降低冗余的消耗^[23]。高密度 (III) 样地湿地群落高度、盖度及生物量最高 (表 1), 群落内部遮蔽较强; 土壤水分较为充足 (表 1), 有利于植物根系的发育; 甘肃马先蒿种群占有的地上环境空间相对窄, 为保证有限空间下光拦截能力和光合碳获取能力最大化, 甘肃马先蒿将更多生物量用于株高的增加与地上枝叶体系的构建, 形成了较小的根冠比 (表 2), 在地下投资及空间同时受限的情况下, 甘肃马先蒿选择增大根系分叉数与外部连接数、减小根系内部连接数与根系分支角度, 构建“聚集型”根系。原因如下: 1) 甘肃马先蒿以根系分叉数增加速度大于根系内部连接数减小速度的资源配置模式 (图 2), 在缩小根系延展范围的同时, 通过增大根系分叉数 (表 3), 构建密集

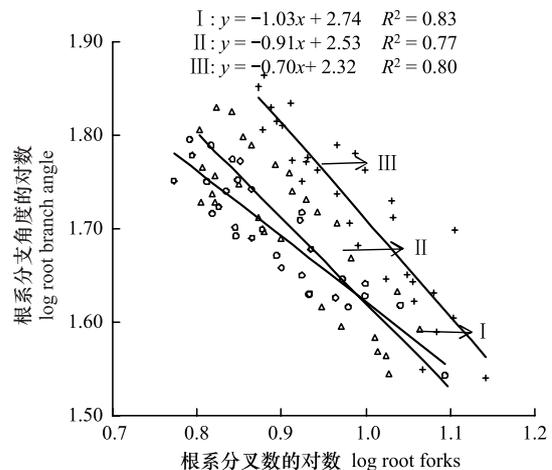


图2 不同密度下甘肃马先蒿根系分叉数与分支角度的关系

Fig.2 Relationship between root forks and branch angle of *P. kansuensis* under different densities

的根系网络系统,降低根系传输系统的碳需求量并促进根系周转^[24],此外,甘肃马先蒿通过增加外部连接数加快 1 级侧根的生长,在较小单位根系土壤拓展体积下获得了较大的植株水分供给,这符合生物量异速分配假说^[25],即:自身特性受限时,植物体将最大化光截获、资源传输的能力,最小化流体阻力与输送时间。2) 分布于深层土壤的植物根系受到大气干热变化的影响较小,生态环境较稳定,衰亡速度较缓慢,且便于吸收利用深层土壤水分,促进植株的生长发育^[26]。高密度(III)地下根系交叠重复,生态位竞争加剧,在狭小的空间内难以构建“大根系”,甘肃马先蒿通过减小根系分支角度,限制根系水平范围,扩大根系在深层土壤中的垂直分布(表 2),减小与其它植株根系的剧烈竞争;同时甘肃马先蒿为增强自身的竞争力,选择了较大的比根长,在根系集水面积较小状态下,提高对营养物质的利用效率。这与郑慧玲等^[27]对琵琶柴(*Reaumuria songarica*)的研究结果相一致。

资源异质性改变根系在土壤中的分布格局和分支结构,根系通过调节碳水化合物的分配^[28],增大土壤接触面积及光合产物吸收速率^[29]。低密度(I)样地湿地群落高度、盖度和生物量均最小(表 1),种群内部生存空间扩大,光环境得到改善,植物的光合生理需求只需较低的茎叶投入就可满足;低温的限制使得该地区植物光合能力有限,地上生物量增长受到制约,过量的地面生长如不能增加光合产物对植株无疑是一种巨大的浪费,将更多的产物转入地下贮藏起来不失为一种更好的生存策略;与此同时,低密度(I)的土壤含水量相比于高密度(III)样地下降了 27.74%(表 1),为完善根系的水分、养分等物质吸收和贮存系统,甘肃马先蒿将更多的光合产物投资于地下根系的构建,形成了较大的根冠比(表 2),因此,形成了根系内部连接数与分支角度增加的速度大于根系分叉数和外部连接数减小的速度的资源配置模式(图 2):一方面,较大的根系内部连接数有利于根系获取足够多的土壤水分和养分获取空间,提升自身捕获水分和养分的能力^[30],较小的根系分叉数和外部连接数,避免了根系内部的叠加,降低了因经营众多细根而带来的高消耗,更减弱了细根间对资源和空间的竞争,从而实现根系对养分、水分与土壤资源的高效、快速吸收和利用,以最经济的收益/代价权衡机制应对所处的胁迫生境,这与杜建会等^[31]和罗维成等^[32]得出的“植物根系会主动降低分支强度,避开激烈竞争,且总是趋于富养斑块下生存”结论相一致。另一方面,甘肃马先蒿属于浅根系植物,较大的根系分支角度使侧根以平行于地面的形态伸展,拓宽了根系的有效觅养范围,在觅食效应的驱动下,构建“扩散型”根系分支模式,使同样单位(长度)的根系拥有更大的土壤汲水体积,获得更强的水资源竞争及生存优势^[33],这符合 Casper 和 Jackson^[34]得出的“若植物根系占领营养物质集中分布的土壤表层,将获得更大的竞争优势”的研究结论相一致,且高寒湿地深层土壤温度低,土壤温度越低根系的生长就越缓慢,无种间竞争的低密度(I)的甘肃马先蒿将根系集中分布在土壤表层会避免不必要的胁迫和浪费。

植物局部特化的生物量分配格局和形态可塑性是种群克服环境异质性的重要途径之一^[35]。中密度湿地群落(样地 II)高度、盖度、地上生物量均介于高密度(III)和低密度(I)之间,土壤含水量发生变化(表 1),种群内部对光和空间的竞争相比高密度(III)有所减弱,但邻体干扰较低密度(I)相对增强。为适应现有生存环境,提升自身的生存适合度,甘肃马先蒿对地上、地下生物量选择了折中分配,兼顾地上植株光合投资效益及地下根系的营养物质需求。在地下生物量相对受限的情况下,甘肃马先蒿既要权衡吸水效率与集水范围,又要兼顾根系支撑、传输和吸收功能的维持。因此中密度样地是甘肃马先蒿根系分叉数、外部连接数逐渐减小、内部连接数与分支角度逐渐增大的区域。

4 结论

由于资源环境的有限性,植物根系在适应环境时形成了一定的构型建成机制。本研究中,密度显著影响了甘肃马先蒿根系分叉数与外部连接数、内部连接数及分支角度的生长及其异速关系,不同密度下起主导作用的根系性状有所不同,随着种群密度由高到低转变,在根系分叉数一定的条件下,甘肃马先蒿选择提高根系内部连接数与分支角度的增长速度,减缓外部连接数的增长速度,根系构型由密集型转向扩散型,较清晰的展现了植物根系通过构建、稳固自身可塑性特征,调控其强弱变化与替补转换,从而响应环境变异的机制。本文

只展示了密度制约下的根系构建模式,今后尚需从地形因素、土壤特性等方面进一步探索。

参考文献 (References):

- [1] 黄晶晶, 井家林, 曹德昌, 张楠, 李景文, 夏延国, 吕爽. 不同林龄胡杨克隆繁殖根系分布特征及其构型. *生态学报*, 2013, 33(14): 4331-4342.
- [2] Kong X P, Zhang M L, de Smet I, Ding Z J. Designer crops: optimal root system architecture for nutrient acquisition. *Trends in Biotechnology*, 2014, 32(12): 597-598.
- [3] Dannowski M, Block A. Fractal geometry and root system structures of heterogeneous plant communities. *Plant and Soil*, 2005, 272(1/2): 61-76.
- [4] Malamy J E. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant, Cell & Environment*, 2005, 28(1): 67-77.
- [5] Forde B, Lorenzo H. The nutritional control of root development. *Plant and Soil*, 2001, 232(1/2): 51-68.
- [6] 宋清华, 赵成章, 史元春, 杜晶, 王继伟, 陈静. 不同坡向甘肃臭草根系分叉数和连接长度的权衡关系. *植物生态学报*, 2015, 39(6): 577-585.
- [7] 夏菲. 黄土高原子午岭辽东栎幼苗根系形态结构特征的研究[D]. 西安: 陕西师范大学, 2012.
- [8] 郑慧玲, 赵成章, 徐婷, 段贝贝, 韩玲, 冯威. 红砂根系分叉数和分支角度权衡关系的坡向差异. *植物生态学报*, 2015, 39(11): 1062-1070.
- [9] Villordon A Q, Ginzberg I, Firon N. Root architecture and root and tuber crop productivity. *Trends in Plant Science*, 2014, 19(7): 419-425.
- [10] 朴顺姬, 杨持, 黄绍峰, 宋明华. 羊草种群密度与生长动态研究. *植物生态学报*, 1997, 21(1): 60-66.
- [11] 韩玲, 赵成章, 徐婷, 冯威, 段贝贝, 郑慧玲. 张掖湿地芨芨草叶大小和叶脉密度的权衡关系. *植物生态学报*, 2016, 40(8): 788-797.
- [12] Silvertown J, Charlesworth D. *Introduction to plant population biology* 4th ed. Oxford: Blackwell Science, 2001.
- [13] Minden V, Michael M. Ecosystem multifunctionality of coastal marshes is determined by key Plant traits. *Journal of Vegetation Science Advances in Plant Community Ecology*, 2015, 26(4): 651-662.
- [14] Glimskär A. Estimates of root system topology of five plant species grown at steady-state nutrition. *Plant and Soil*, 2000, 227(1/2): 249-256.
- [15] Druille M, Cabello M N, Parisi P A G, Golluscio R A, Omacini M. Glyphosate vulnerability explains changes in root-symbionts propagules viability in pampean grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2015, 202: 48-55.
- [16] 刘丽娜. 水曲柳根系径级和序级结构特性分析. *山西林业科技*, 2015, 44(1): 18-23.
- [17] 罗久富, 周金星, 赵文霞, 董林水, 郑景明. 围栏措施对青藏高原高寒草甸群落结构和稳定性的影响. *草业科学*, 2017, 34(3): 565-574.
- [18] 高景, 王金牛, 徐波, 谢雨, 贺俊东, 吴彦. 不同雪被厚度下典型高山草地早春植物叶片性状、株高及生物量分配的研究. *植物生态学报*, 2016, 40(8): 775-787.
- [19] 陈燕. 大黑马先蒿和三色马先蒿根形态可塑性及其生态学意义[D]. 北京: 中国科学院大学, 2013.
- [20] 侯兆疆, 赵成章, 李钰, 张茜, 马小丽. 不同坡向高寒退化草地狼毒株高和枝条数的权衡关系. *植物生态学报*, 2014, 38(3): 281-288.
- [21] Westoby M, Wright I J. Land-Plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(5): 261-268.
- [22] Kleiman D, Aarssen L W. The leaf size/number trade-off in trees. *Journal of Ecology*, 2007, 95(2): 376-382.
- [23] 蔡昆争, 骆世明, 段舜山. 水稻根系在根袋处理条件下对氮养分的反应. *生态学报*, 2003, 23(6): 1109-1116.
- [24] 梅莉, 王政权, 张秀娟, 于立忠, 杜英. 施氮肥对水曲柳人工林细根生产和周转的影响. *生态学杂志*, 2008, 27(10): 1663-1668.
- [25] McCarthy M C, Enquist B J. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, 2007, 21(4): 713-720.
- [26] 薛丽华, 段俊杰, 王志敏, 郭志伟, 鲁来清. 不同水分条件对冬小麦根系时空分布、土壤水利用和产量的影响. *生态学报*, 2010, 30(19): 5296-5305.
- [27] 郑慧玲, 赵成章, 冯威, 韩玲, 徐婷, 段贝贝. 琵琶柴不同分支序级根系生物量分配格局的坡向差异. *生态学杂志*, 2015, 34(11): 3065-3071.
- [28] 梅莉, 王政权, 韩有志, 谷加存, 王向荣, 程云环, 张秀娟. 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): 1-4.
- [29] 严小龙, 廖红, 戈振扬, 罗锡文. 植物根构型特性与磷吸收效率. *植物学通报*, 2002, 17(6): 511-519.
- [30] 单立山, 李毅, 董秋莲, 耿东梅. 红砂根系构型对干旱的生态适应. *中国沙漠*, 2012, 32(5): 1283-1290.
- [31] 杜建会, 刘安隆, 董玉祥, 胡绵友, 梁杰, 李薇. 华南海岸典型沙生植物根系构型特征. *植物生态学报*, 2014, 38(8): 888-895.
- [32] 罗维成, 曾凡江, 刘波, 张利刚, 宋聪, 彭守兰, Arndt S K. 疏叶骆驼刺根系对土壤异质性和种间竞争的响应. *植物生态学报*, 2012, 36(10): 1015-1023.
- [33] 蒋礼学, 李彦. 三种荒漠灌木根系的构形特征与叶性因子对干旱生境的适应性比较. *中国沙漠*, 2008, 28(6): 1118-1124.
- [34] Casper B B, Jackson R B. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1997, 28: 545-570.
- [35] Bazzaz F A. Allocation of resources in plants: state of the science and critical questions//Bazzaz F A, Grace J, eds. *Plant Resource Allocation*. San Diego, CA: Academic Press, 1997: 1-37.