

DOI: 10.5846/stxb201811262559

樊博, 林丽, 曹广民, 柯浚, 李以康, 杜岩功, 郭小伟, 李茜, 钱大文, 兰玉婷, 周春丽. 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. 生态学报, 2020, 40(7): 2300-2309.

Fan B, Lin L, Cao G M, Ke X, Li Y K, Du Y G, Guo X W, Li Q, Qian D W, Lan Y T, Zhou C L. Relationship between plant roots and physical soil properties in alpine meadows at different degradation stages. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(7): 2300-2309.

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

樊 博^{1,2}, 林 丽^{1,2,*}, 曹广民^{1,2}, 柯 浚^{1,2}, 李以康^{1,2}, 杜岩功^{1,2}, 郭小伟^{1,2},
李 茜^{1,2}, 钱大文^{1,2}, 兰玉婷^{1,2}, 周春丽^{1,2}

1 中国科学院西北高原生物研究所, 海北高寒草甸生态系统定位研究站, 西宁 810001

2 中国科学院三江源国家公园研究院, 西宁 810001

摘要: 采用空间代时间的方法, 以高寒嵩草草甸不同退化演替状态土壤物理性质(土壤机械阻力、温度、湿度)为变量, 探讨高寒草甸不同退化阶段土壤物理性质同植物根系生长特质的相互关系。结果表明: 高寒嵩草草甸根系分布具有明显的“V”型垂直构型特征; 高寒嵩草草甸根系以细根为主, 直径<0.5 mm 的根系占全剖面根系总长的 90.8%—93.6%。土壤紧实度和土壤湿度与植物根系直径细化具有显著的正相关关系($P<0.05$); 土壤温度与根系细化之间具有显著的负相关关系($P<0.05$), 且其对高寒嵩草草甸根系生长特性形成的贡献率最高, 说明高寒嵩草草甸植物根系生长构型特征的主控因子为温度。高寒嵩草草甸根系细化及表聚现象与土壤物理性质之间具有一定程度的互馈效应。低温、高紧实度和较高的土壤湿度有助于形成高密度和细根构型的草毡表层, 这种土壤根系构型也是高寒草甸植物群落为适应放牧干扰及恶劣环境的应激性改变。该发现对明晰草地退化演替过程中生态系统构件对外界干扰改变的响应和适应过程及为制定合理有效的退化高寒草甸恢复措施提供了理论依据。

关键词: 土壤物理性质; 根系生长; 退化演替; 高寒草甸

Relationship between plant roots and physical soil properties in alpine meadows at different degradation stages

FAN Bo^{1,2}, LIN Li^{1,2,*}, CAO Guangmin^{1,2}, KE Xun^{1,2}, LI Yikang^{1,2}, DU Yangong^{1,2}, GUO Xiaowei^{1,2}, LI Qian^{1,2}, QIAN Dawen^{1,2}, LAN Yuting^{1,2}, ZHOU Chunli^{1,2}

1 Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China

2 Institute of Three-River-Source National Park, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China

Abstract: The aim of the studies is to investigate the relationship between properties of plant roots and physical soil in alpine *Kobresia humilis* meadows at different degradation stages, using the spatial scale instead of temporal scale. The results showed that: the principal part of construction of root system in the alpine *Kobresia* meadow was slender roots, meanwhile the roots obviously distributed with the configuration of “V” type from the ground to the bottom, and the diameter of the root system was mostly less than 0.5 mm (90.8%—93.6% of total root length). There was a significant positive correlation between soil compactness, soil moisture, and plant root diameter refinement. While, there was a negative correlation between soil temperature and root attenuation, that means soil temperature was the major contributor to establish the root

基金项目: 国家自然科学基金项目(41730752, 31500368); 中国科学院仪器功能开发技术创新项目(2020g106)

收稿日期: 2018-11-26; **网络出版日期:** 2019-12-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: linli@nwipb.cas.cn

growth pattern, in other words the alpine *Kobresia* meadow was mainly temperature-controlled grassland ecosystem. Secondly, there was a interact effect on root attenuation, root aggregation, and the physical soil properties in the alpine *Kobresia* meadow. Low temperature, high compactness, and relatively high soil moisture were the contributors to form the high density and root configuration. The change of the root configuration is a positive response of plant communities to livestock grazing disturbance and the severe weather. Those findings provide a theoretical basis for explaining the response and adaptation to grassland degradation, and it is useful to formulate reasonable and effective restoration measures for degraded alpine meadows.

Key Words: soil physical property; root growth ecosystem; degraded grassland; alpine meadow

高寒嵩草草甸是青藏高原放牧生态系统的主体^[1],占青藏高原总面积的 33%^[2],是中国主要的畜牧基地^[3]。自 20 个世纪 90 年代以来,在气候变化、人类活动、自然灾害等共同影响下,高寒嵩草草甸发生了不同程度的退化,严重威胁了高原畜牧业的生产及中国乃至亚洲周边地区的生态安全^[4-5]。

近些年来,大量研究显示小尺度范围高寒草甸退化的主控因子为过度放牧^[6-7],放牧对草场的作用主要包括:采食、践踏和粪尿回归,他们主要是通过改变植物群落的生存策略和土壤理化性质而改变生态系统界面特征。放牧强度加大一般伴随着土壤机械物理性质的改变(如土壤紧实度增大)^[8],单位土体气、液和固相比比例的改变,单位根系对土壤养分理论分配额度的改变^[9],单位土体根土比的改变^[10],植物群落生活型的改变(如从根茎型植物逐渐向密丛型植物转化)^[6]。土壤紧实度、温度和湿度是生态系统无机环境中同植物生长关系最为密切的物理性质,他们可以通过影响土壤湿度、土壤温度以及土壤结构等直接间接影响土壤微环境及生物化学性质进而影响植物种群生长及群落构型^[11-12]。造成这一现象的原因一般认为是土壤体系(水分、空气和热量等)主要物理性质的改变,使得土壤的水文特征、矿质养分特征(存在形态、转化模式及供给能力)以及单位体积根系获取地面光合产物的分配比例发生了一系列的应激反应,影响了以植物根系为主体、土壤为媒介的植物群落特征及系统稳定性的改变,甚至造成植物群落的演替。而草毡表层是高寒草甸生态系统土壤剖面的特有诊断层,是根系-土壤无机环境作用最为活跃的区域。草毡表层由于根系的高密度导致其诸多特征区别于其他生态系统,那么,以草毡表层为根系生长核心区域的土壤剖面具有怎样的土壤物理特征?植物根系生长是否受制于土壤物理性质(土壤紧实度、水分、温度)的影响?如果两者相关,哪种作用可能是主导作用?为了解决以上问题,本文以放牧型高寒嵩草草甸不同退化演替状态土壤紧实度、土壤温度和湿度为环境因子,探讨土壤对高寒草地植物群落根系生长及垂直空间构型的影响,以期高寒草地植物群落不同演替状态生态系统构件的互动与耦合关系研究提供数据支撑,为制定合理有效的退化高寒草甸恢复措施提供理论依据。

1 研究方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于海北高寒草地生态系统国家观测研究站,属典型的高原大陆性气候,平均海拔为 3200 m,年均气温-1.4℃,最冷月(1 月)平均气温为-14.8℃,最热月(7 月)平均温度为 9.8℃,绝对最低气温可降至-37℃。多年平均降水量 523 mm,主要集中于 5—9 月,占年降水量的 80%左右。植物生长季,雨热同期。研究区域草场为冬春草场,隶属于 4 户牧民。在 1995 年前,4 样地植物群落均为禾草-矮嵩草草甸,整个草场统一使用,植被分布较为均匀;1995 年后该草场分给 4 户牧民,用围栏分割后分别经营,由于各牧户经营策略不同,导致载畜量、畜群组成、放牧时间发生分异,经过近 20 年的累积效应,使得各围栏内草场地表特征、植物群落组成结构发生明显分异,形成了一个天然的放牧演替梯度,样地概况见表 1。

表 1 研究样地描述
Table 1 Description of the experiment sites

代号 Code	样地名称 Plot	地理位置 Location	实际载畜量 Real livestock intensity/ (羊单位/hm ²)	放牧家畜 Grazing livestock	样地概况 Plot general situation
A	禾草-矮嵩草草甸 Gramineae grass- <i>Kobresia humilis</i> meadow	N 37°39.023', E 101° 10.638', 海拔 3230 m	3.65	藏系绵羊	优势种为根茎型和根茎密丛型禾本科和莎草科植物,草地地表景观没有发生明显破碎化,禾本科植物出现的频率和盖度高于莎草科植物;草毡表层厚度低于 5 cm
B	矮嵩草草甸 <i>Kobresia humilis</i> meadow	N 37°40.155', E 101° 10.021', 海拔 3241 m	7.50	藏系绵羊	优势种以根茎型额根茎密丛型禾本科植物和莎草科植物,草地景观没有发生明显破碎化;草毡表层厚度 5 cm 左右
C	小嵩草草甸草毡表层加厚期 Mattic epipedon thicken in <i>Kobrecia pygmaea</i> meadow	N 37°40.054', E 101° 10.620', 海拔 3239 m	8.25	藏系绵羊	优势种为根茎密丛型莎草科植物,草地景观发生明显破碎化,以小嵩草为优势种的斑块边缘出现一定深度的裂缝,裂缝面积不超过样地总面积的 5%
D	小嵩草草甸草毡表层开裂期 Mattic epipedon cracks in <i>Kobrecia pygmaea</i> meadow	N 37°42.089', E 101° 15.928', 海拔 3278 m	11.25	藏系绵羊和牦牛	优势种为根茎密丛型莎草科植物,草地景观发生明显破碎化,小嵩草斑块中心区域无地被植物,其附着黑色或白色休眠或死亡的地衣和藻类;草地中存在一定深度的裂缝,且裂缝交接处出现大量水蚀三角区,水蚀区域内偶有裸露底土层,裂缝及水蚀三角区总面积一般在 5%—30%

1.2 土壤及植物根系样品采集与分析方法

土壤样品采集:2017 年采用直径 6 cm 土钻分层采集(0—5、5—10、10—15、15—20、20—30、30—40 cm),每 3 钻土壤混合为一个样品。水洗,比重法区分死活根,将死活根分装后 60℃ 烘干称重^[13]。

土壤紧实度测定采用土壤紧实度仪(SL-TSC),测定探头(型号为 BYCX),测定深度为 0—5、5—10、10—20、20—30、30—40 cm;土壤温度测定采用土壤紧实度仪温度传感器(型号为 HY-WEP),测定深度 0—5 cm;土壤湿度测定采用土壤紧实度仪土壤水分传感器(输出信号 0—2.5VDC),测定深度为 0—5 cm,测定时间为 2017 年 10 月中旬。

根系直径测定样品采集时间为 2017 年 10 月。高寒草地生态系统植物根系兼有吸收养分和养分储存的功能,对该区域长期物候监测发现 10 月中旬的植物群落进入休眠期,植物的根系量达到最大,此时根系量特征不但可以反应植物群落当年养分积累特征,同时对来年植物返青及生态系统自我更新和生长能力意义最大。因此选择在 2017 年 10 月中旬采集根系样品植物根系采集采用根钻法(直径=2 cm),每 5 钻合并为 1 个重复,每样地 3 个重复;样品采集后至于清水中将土、根分离,剪除地上植物部分,并将黏连在一起的植物根系用手轻轻撕开,风干 24 h 后至于植物根系阔叶图像分析系统(WinRHIZO/WinFOLIA Pro LA2400,Regent,加拿大)中测定群落不同直径级别的根系的总长度、直径等变量指标。并采用 WinRHIZO 分析软件进行数据分析^[14-15]。

1.3 数据分析处理

载畜量调查:通过调查牲畜数量、载畜时间和土地面积获得^[16]。相关性分析采用 Pearson 相关系数,显著系数为 0.05;根系在土体中生长过程中产生的阻力计算公式为 $W = \sum_j = 1P \times V$ (其中 P 为土壤紧实度,即物体进入土体过程中承受的压强, V 单位土体中的根系体积),数据采用 SPSS 19.0 软件、R 软件(Vegan 软件包)、Excel 2007 软件进行分析。

2 结果与分析

2.1 不同演替状态群落根系直径结构特征

从各演替状态根系平均直径看(如图 1),高寒嵩草草甸根系主要以细根为主,且根系分布具有明显的垂

直梯度。高寒嵩草草甸根系直径的主要分布范围为小于 0.5 mm, 占全剖面根系总长的 90.8%—93.6%; 其次为直径在 0.5—1.0 mm 的根系, 占全剖面根系总长的 4.6%—6.4%; 第三为直径为 1.0—1.5 mm 的根系, 占全剖面根系总长的 0.8%—1.7%; 第四为直径为 1.5—2.0 mm 根系的根系, 占全剖面根系总长的 0.6%—1.5%; 而大于 2 mm 的根系极少, 占全剖面根系总长的 0.4%—0.6%。因此高寒嵩草草甸根系主要以细根系为主, 直径为 2 mm 以下的根系占根系总长度的 99% 以上; 其中 0—0.5 mm 细根占总根长的 90.8%—93.6%。

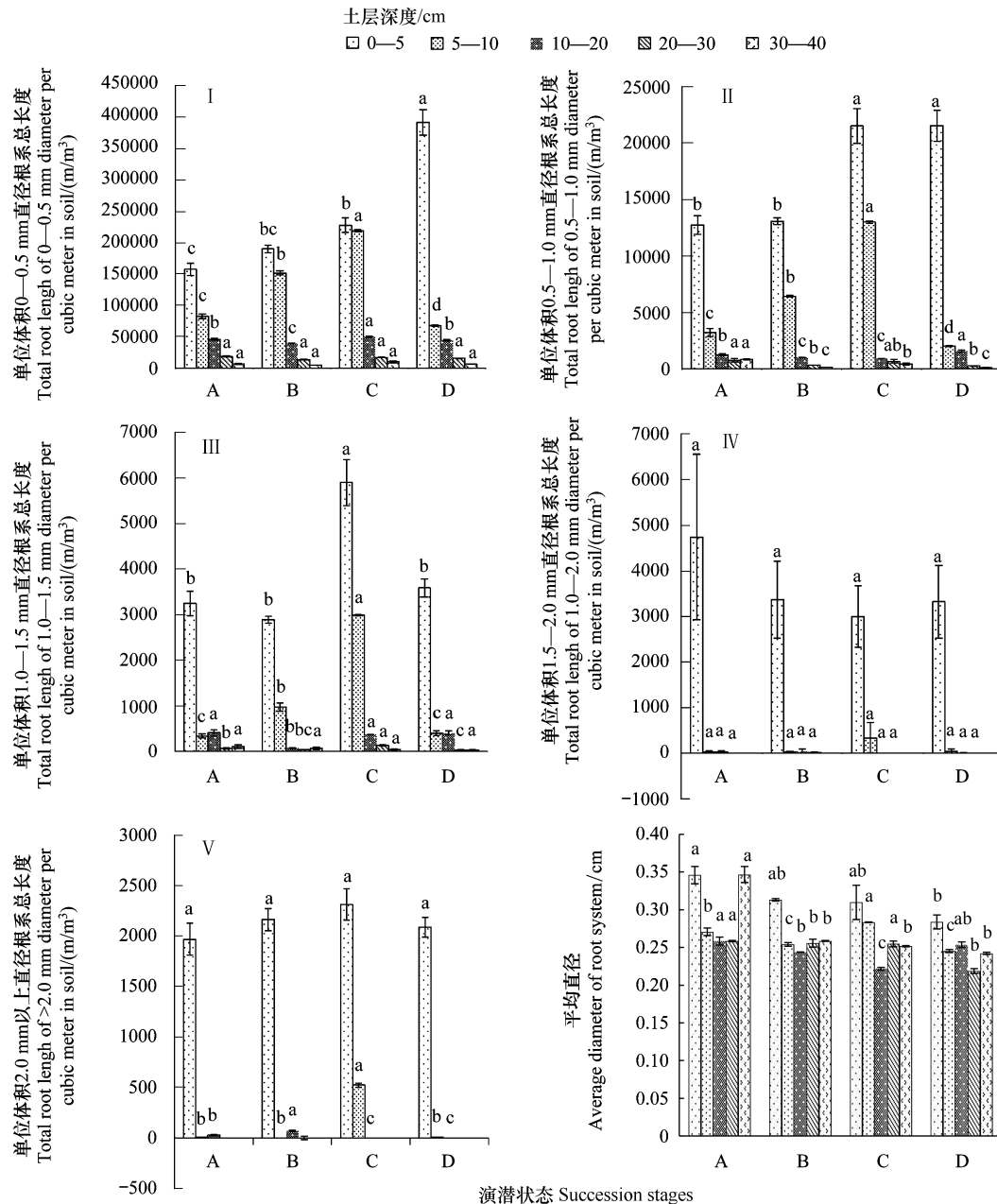


图 1 不同演替状态植物根系直径分布垂直峰度

Fig.1 Plant root diameter distribution in different plant communities succession stages

X 轴 A、B、C、D 代表不同演替状态, A 代表禾草-矮嵩草草甸 (Gramineae grass-Kobresia humilis meadow)、B 代表矮嵩草草甸 (Kobresia humilis meadow)、C 代表小嵩草草甸草毡表层加厚状态 (Matted epipedon thicken in Kobresia pygmaea meadow)、D 代表小嵩草草甸草毡表层开裂状态 (Matted epipedon cracks in Kobresia pygmaea meadow)

从不同根系直径在土壤剖面的分布层次上看, 粗根系表层分布强度远远高于其他层次, 根系越细在整个

剖面的分布越分散。大于 2 mm 的根系主要分布在 0—5 cm 范围, 占全剖面该直径范围根系总长度的 81.8%—99.9%; 而 0—0.5 mm 直径范围的根系也主要分布在 0—5 cm 范围, 占全剖面该直径范围根系总长的 45.0%—76.9%。

从演替过程看, 0—10 cm 范围内小于 1.0 mm 的根系呈增加趋势, 大于 1.5 mm 的根系在不同退化状态之间差异小, 甚至不显著 ($P>0.05$)。小于 1 mm 根系在 20 cm 以下土层变异程度较小, 甚至无显著变异。而大于 2 mm 根系在 5 cm 以下变异程度极大, 首先, 以小嵩草草甸草毡表层加厚状态大于 2 mm 根系含量最高; 其次为矮嵩草草甸状态, 而其他各状态差异小甚至无。从不同演替状态下草根的平均直径来说, 在不同土壤层次分布状态和强度都存在差异, 随着退化程度的加深, 土壤根系直径的平均水平呈现一定程度的下降趋势, 并且这种趋势在第一级根系 (<0.5 mm) 和最高级根系 (>2 mm) 中表现更为突出, 而中间层次土壤中直径变化具有一定互补作用。高寒嵩草草甸根系直径平均水平在同一演替状态之间也存在较为明显的 V 字形规律, 且在未退化草地如禾草-矮嵩草草甸这种根系平均直径随土层的加深, 呈先减少后增大的规律更为明显, 而其他退化演替状态, 则表层 (0—5 cm) 土层中根系的平均直径则远远高于其他层次, 而底层 (30—40 cm) 土层根系的平均直径则略高于 5—30 cm 层次或差异不显著。

2.2 不同演替状态群落根系总长度特征

由放牧引起的高寒嵩草草甸的模式退化演替系列可以划分成 7 个演替状态, 而我们研究的四个演替状态是该演替模式系列中的 4 个演替状态, 该演替状态下的土壤中总根系的长度变化趋势在不同退化演替状态的相同土壤层次表现为逐渐增高的趋势。从不同退化演替状态看, 随着退化程度的加深, 草甸土层中的总根长呈现逐渐增加的趋势, 且表层表现最为明显。小嵩草草甸草毡表层开裂期较为特殊, 其根系主要分布在表层 0—5 cm 范围内, 较其他演替状态其根系总长度在该层次中更为集中, 导致其 5—40 cm 范围内根系总根长较其他演替状态略小或没有变化 (退化演替层度增高导致根系表层化分布), 最低值出现在未退化的禾草-矮嵩草草甸状态, 最大值出现在小嵩草草甸草毡表层开裂状态。

从土壤根系分布的垂直结构看 (图 2), 单位土体中根系总长度随土层的加深呈现降低趋势, 0—5 cm 范围内分布了全土层 48%—80% 的根长, 而全土层 90% 以上的根长全部分布在 0—10 cm 范围内。

2.3 不同演替状态群落根系总表面积特征

从不同演替状态植物根系的总表面积和总体积上看 (图 3、图 4), 随着退化程度加深, 根系总表面积呈现逐渐上升趋势, 且这种趋势在表层 0—5 cm 范围土层更为明显。禾草-矮嵩草草甸、矮嵩草草甸和小嵩草草甸草毡表层加厚状态, 0—5 cm 土层和 5—10 cm 土层根系表面积和体积之比都是呈现降低趋势, 说明随着退化程度加深, 表层 (0—5 cm) 根系单位体积的根吸收土壤养分的能力呈下降趋势, 而体积增加趋于平衡, 但是根系表面积增加速率高于根系体积增加速率, 说明根系在单位土体的容量逐渐趋于饱和, 而植物根系以降低根系的直径, 增加根系的表面积来客观增加根系对养分、水分等的吸收能力。

小嵩草草甸草毡表层开裂期较为特殊, 其 0—5 cm 范围内的根系总表面积和体积最高的, 但是 5 cm 以下根系体积和表面积表现为较低状态, 说明此状态根系生长的主要界面为表层 0—5 cm, 也客观的暗示植物根系总的生产能力很可能有限。

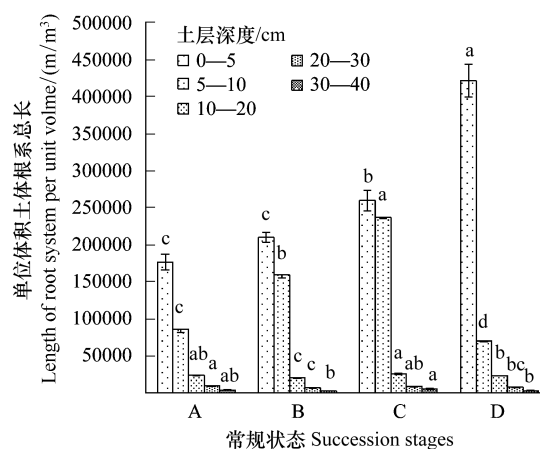


图 2 单位土体根系总长

Fig. 2 Total length of unit roots in 0—40 cm soil lays

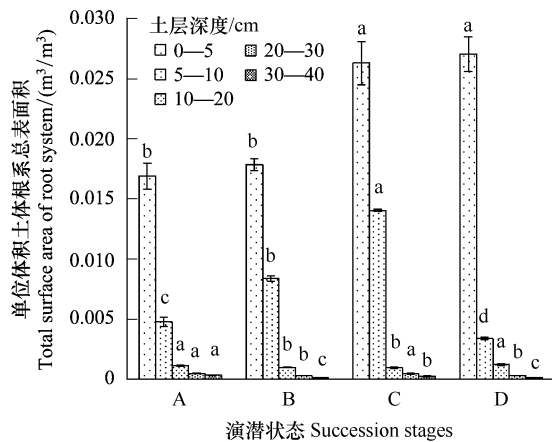


图3 单位体积根系总表面积

Fig.3 Total root surface area per m³

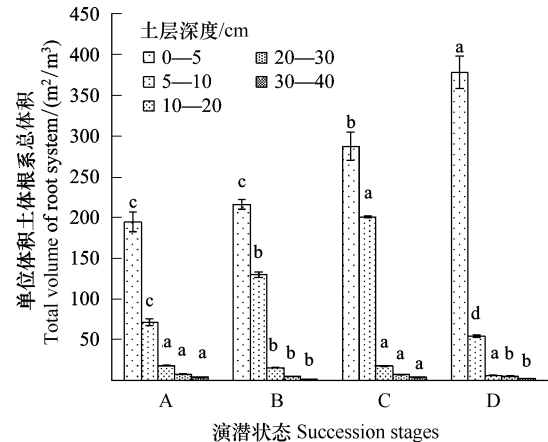


图4 单位体积根系总体积

Fig.4 Total root volume per m³

2.4 不同演替状态土壤紧实度分层特征

从土壤根系主要分布层累计机械阻力来看(图5),自表层向下40 cm 土体范围内,总机械阻力呈现逐渐增高的趋势,其中禾草-矮嵩草草甸土壤全剖面土壤紧实度最低,显著低于矮嵩草草甸和小嵩草草甸的两种演替状态。而从矮嵩草草甸开始,其总体的土壤紧实度之间差异不明显。

从植物根系生长过程中需要抵抗土壤机械阻力而消耗能量来看(图6),植物在禾草-矮嵩草草甸状态和矮嵩草草甸状态用于抵御土壤根系阻力而消耗能量较小,累计平均量在1000 J 以下;而在小嵩草草甸的两种演替状态中,其消耗的能量较大,一般在900 J 以上。此外,小嵩草草甸草毡表层较厚和开裂状态,植物根系生长的机械阻力空间变异性很大,其变异系数在48.0%—55.0%;而禾草-矮嵩草草甸其根系生长的机械阻力在整个空间的变异一般在7.0%—9.0%之间,远小于小嵩草草甸的各个演替状态。

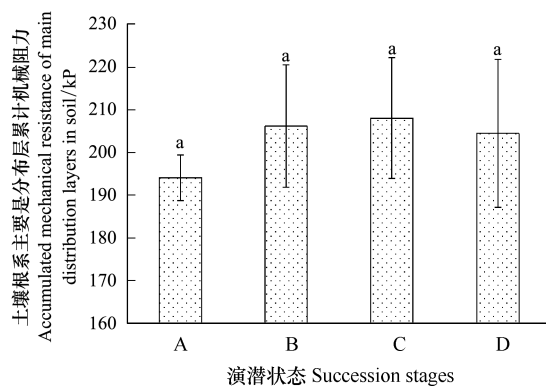


图5 土壤紧实度分层特征

Fig.5 Soil compaction stratification

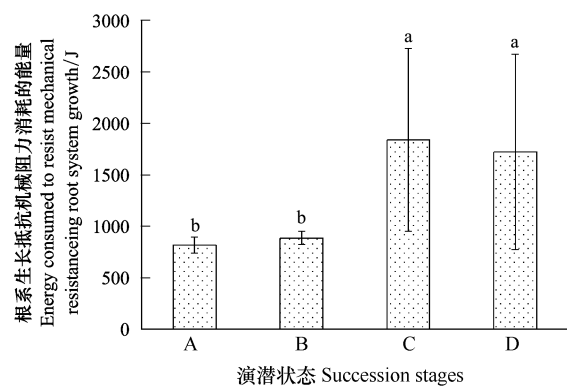


图6 根系生长抵抗机械阻力消耗的能量

Fig.6 Energy consumed to resist mechanical resistance root system growth

2.5 不同演替状态土壤紧实度、湿度和温度同植物根系生长耦合分析

从表2中可以看出,土壤紧实度对根系生长的影响具有双重作用。表层土壤紧实度增高可以明显增高中层土壤(10—20 cm)中0.5 mm 以下根量。而中层土壤(10—20 cm)的土壤紧实度与0.5 mm、1.5 mm 直径根系的含量呈显著正相关关系,与大于2 mm 根系含量呈显著负相关关系。20 cm 以下底层土壤紧实度与0—

5 cm 表层的 1 mm 直径根系量呈现正相关关系,与 20 cm 以下的底层土壤中大于 1 mm 直径根系量呈负相关关系。也就是,土壤紧实度增高与植物根系直径细化、分布层次具有较为明显的相关性。草毡表层(0—5 cm)土壤中紧实度增高没有明显抑制粗根系植物生长,10—20 cm 土壤对> 2mm 根系具有明显的抑制作用,20 cm 以下土壤紧实度增高对> 0.5 mm 根系的生长均具有显著的抑制作用。

表 2 土壤紧实度与根系生长之间的 Pearson 相关分析

Table 2 Person correlation coefficients between soil density and root growth

土层深度/cm Soil depth	根系总长/mm Total length of root	土壤紧实度 Soil density				
		0—5 cm	5—10 cm	10—20 cm	20—30 cm	30—40 cm
0—5	<0.5	0.16	0.22	0.35	0.70 *	0.84 *
	0.5—1.0	0.39	0.60 *	0.47	0.85 **	0.83 *
	1.0—1.5	0.44	0.69 *	0.37	0.58 *	0.40
	1.5—2.0	0.16	0.05	0.21	-0.12	-0.14
	>2.0	0.43	0.59 *	0.22	0.53 *	0.44
5—10	<0.5	0.01	0.37	-0.29	0.12	-0.09
	0.5—1.0	0.06	0.42	-0.18	0.17	-0.05
	1.0—1.5	0.13	0.48	-0.07	0.30	0.09
	1.5—2.0	-0.30	-0.17	-0.32	-0.18	-0.21
	>2.0	0.15	0.47	0.06	0.32	0.12
10—20	<0.5	0.59 *	0.64 *	0.67 *	0.50	0.37
	0.5—1.0	0.03	-0.17	0.37	0.18	0.37
	1.0—1.5	0.29	0.19	0.63 *	0.26	0.26
	1.5—2.0	0.05	-0.11	-0.13	-0.18	-0.17
	>2.0	-0.35	-0.41	-0.60 *	-0.58 *	-0.56 *
20—30	<0.5	0.14	-0.05	0.39	-0.21	-0.24
	0.5—1.0	-0.24	-0.29	-0.12	-0.52 *	-0.61 *
	1.0—1.5	0.01	0.23	-0.04	-0.01	-0.21
	1.5—2.0	0.02	-0.01	-0.26	-0.05	-0.06
	>2.0	—	—	—	—	—
30—40	<0.5	-0.16	0.03	-0.05	-0.01	-0.13
	0.5—1.0	-0.03	-0.27	0.13	-0.57 *	-0.63 *
	1.0—1.5	-0.21	-0.40	-0.18	-0.61 *	-0.58
	1.5—2.0	—	—	—	—	—
	>2.0	—	—	—	—	—

“*”表示显著相关($P<0.05$),“**”表示极显著相关($P<0.01$)

从表 3 可以看出,土壤湿度同 1.0—1.5 mm 范围直径根系长度之间具有显著的强正相关关系($\alpha=0.05$),相关系数为 0.98,同其他直径范围根系长度之间没有显著的相关关系。土壤温度同<0.5mm 范围内根系长度具有显著的强负相关关系($\alpha=0.05$),相关系数为-0.97,而同其他直径范围内根系长度之间没有显著的相关关系($\alpha>0.05$)。

表 3 土壤 0—5 cm 范围湿度和温度与表层根系生长之间的 Pearson 相关分析

Table 3 Person correlation coefficients between soil humidity, soil temperature and root growth in 0—5 cm soil layer

指标 Index	湿度 Soil humidity	样地平均温度 Soil temperature	<0.5 mm	0.5—1.0 mm	1.0—1.5 mm	1.5—2.0 mm	>2.0 mm
湿度 Soil humidity	1.00						
样地平均温度 Soil temperature	-0.46	1.00					
<0.5 mm	0.25	-0.97 *	1.00				
0.5—1.0 mm	0.81	-0.89	0.76	1.00			
1.0—1.5 mm	0.98 *	-0.30	0.08	0.71	1.00		
1.5—2.0 mm	-0.67	0.56	-0.49	-0.69	-0.51	1.00	
>2.0 mm	0.84	-0.22	0.07	0.56	0.77	-0.87	1.0

如图 7,表层土壤紧实度、土壤温度和土壤含水量可以解释总样方变异度的 75.1%。其中,第一轴同土壤温度负相关性最高,可以解释总变异的 75.0%;第二轴同土壤湿度负相关性最高,可以解释总变异的 0.1%;第三轴同土壤紧实度负相关性最高,可以解释总变异的变异不足 0.004%。土壤温度同第一轴的相关系数达到 -0.9648 ,土壤湿度同第二轴的相关系数达到 -0.9492 ,土壤紧实度同第三轴的相关系数达到 -0.7955 。从植物根系总长度的角度来看,第一轴同土壤中小于 0.5 mm 直径根长度关系最为密切,且小于 0.5 mm 直径长度几乎可以解释整个剖面直径的变异;第二轴同 $0.5\text{—}1.0\text{ mm}$ 根系具有较大负相关性,可以解释总变异的 1.5%,第三轴同 $1.5\text{—}2.0\text{ mm}$ 根系长度具有较大负相关性,相关系数为 -0.1276 ,可以解释总变异的可以解释总变量的 0.24%。表明高寒嵩草草甸植物群落地下生物量的形成与小于 0.5 mm 植物根系具有较为明显的相关关系,且低温是形成植物根系直径较小,根量较多的主要原因。

3 讨论

高寒嵩草草甸植物群落根系细小且数量繁多,具有明显的表聚现象,草地表层紧实度高。植物的根系是植物体的六大器官之一,是生态系统地上与地下界面关联的枢纽,是土壤资源的直接利用者和植物生产量的重要贡献者。根系的空间分布特征决定了植被与土壤环境之间作用面积的大小,同时根系分布特征及其与土壤环境之间的复杂关系对植被地上部分的生长有着重要的影响^[17]。高寒嵩草草甸庞大数量细根表聚现象很可能是植物群落对高寒低温环境的适应性调节^[18]。首先高寒嵩草草甸地处环境恶劣,生长季节短暂,寒冷季漫长,其根系生长和功能的发挥主要集中在一个热量多变的活动中,以环境因子对根系分布影响能力的贡献率发现,土壤温度与植物细根长度具有显著负相关性,理论认为,大于零度的积温有助于启动草地植物根系生长,并未为根系所处环境中微生物的活动、速效养分的供给等提供环境支撑。大量研究表明,高寒嵩草草甸生态系统普遍具有全量养分丰富而速效养分匮乏的特征^[19],因此,能够在较短的植物生长周期内迅速的获取养分,完成一个生命周期是高寒草甸植物种群在群落中生存和发展的基础^[20]。

高寒嵩草草甸土壤以 $<2\text{ mm}$ 根系为主,其中 $<0.5\text{ mm}$ 的细根占 90% 左右。细根的增多,一方面可以增加植物对养分的吸收面积;另一方面一定数量的细根根系生长可以形成通道,加大土体的通气透水能力,改善土壤结构,有利于植物生长。典型高寒草甸根系主要分布于表层(如草毡表层或 $0\text{—}10\text{ cm}$ 的浅层土壤),根量密度随深度增加而急剧减少^[21],说明植物根系生长更多是利用土壤表层的水分和养分,而高寒草甸根系的侧向生长,增加了根系的分枝,也为植株利用水分、养分提供了基础。由于活动层的土层深度越深土壤环境条件越极端,而极端的土壤环境变化会导致根系的死亡^[22-23]。植物根系的短暂生长期更限制了根系的伸长生长和径向生长,进一步增大了土壤中细根的比例。

从退化演替过程来看,过度放牧的一个重要作用是通过改变土壤紧实度而对不同直径的根系产生不同程度的影响。首先放牧强度增大会客观增加植物群落中细根数量,尤其是增加草毡表层范围内直径小于 0.5 mm 根系的长度,而降低直径较大的根系($1.5\text{—}2.0\text{ mm}$)长度。从植物群落根系的生长特征来看,以往研究发现高寒嵩草草甸植物群落的地上生物量是随着退化程度加深而呈现一定程度降低,这一方面是由于植物被过

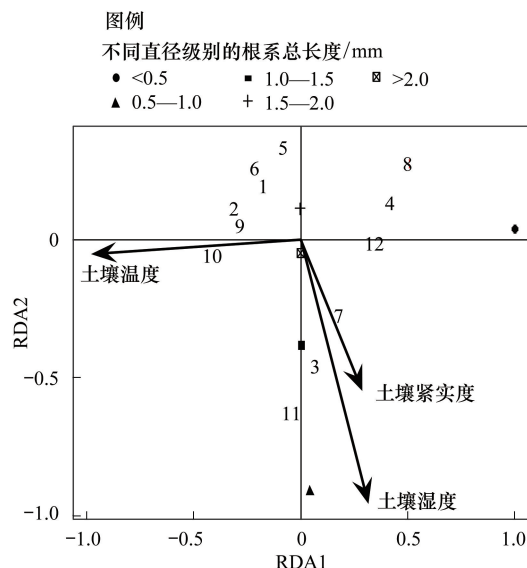


图 7 土壤环境因子同根系长度 RDA 分析

Fig. 7 RDA analysis of soil environmental factors and underground root length

度的采食而导致地上生物量减少,同时也反映了植物群落通过生活型改变而增加了根冠比,植物根系不仅仅是养分吸收的器官,更是养分储存的器官,高寒嵩草草甸生态系统是一个温度限制型生态系统。土体环境变化是高寒嵩草草甸生态系统变化的源动力,其首要作用点为高寒植物地下根系^[24-26],高寒草地生态系统根系兼有营养和存储两种功能,根系储存的养分来源于冷季来临前,而这些养分也将成为翌年返青植物生长最重要的养分源泉,且高寒嵩草草甸的优势种(矮嵩草和小嵩草)养分的再利用能力可以超过 60%,但是在植物系统受到放牧采食和践踏作用下,改变了植物群落在地表的群聚程度,以及土体中的水、土和气三相格局,客观上影响了植物-土壤复合体的环境条件,水分和养分的亏缺已经成为限制植物生长最重要的因子之一^[27]。植物生活型的改变,一方面是应对家畜的采食和践踏,同时也是放牧采食干扰过后的劫余种,具有良好的根系生长能力,以最大限度的为植物生长提供相对多的养分,也是为保证能在高放牧强度条件下生存。另一方面,由于光合产物主要分配到地下的,导致地上植物量少,有效光合作用器官少,加之根系大量增生加速了土壤中有有效养分、水分及空气的利用的限制,最终导致了高寒嵩草草甸单株根系径向拓展受限,形成较粗根系(如1.5—2.0 mm 根系)总根长随着放牧强度增大而减少的格局。此外,植被群落演替(植物群落组成结构、植物生活型结构的变化)等因素亦可造成根系直径的组成结构的变化,但植物群落在受胁迫条件下对根系的寿命的影响是否会直接或间接导致土壤根系的细化,还有待于进一步研究。

高寒草地生态系统植物根系垂直结构分布构型是根系对环境条件适应的综合体现。从根系分布格局上看,根系分布确实同土壤环境因子关系密切,尤其是土壤温度关系最为密切,而同土壤温度关系最为密切的是直径小于 0.5 mm 的根系,低温环境容易造成土壤根系的细化,从土壤紧实度分布层次与根系直径分布长度的相关关系分析中发现,深层次土壤紧实度增加是阻碍 0—20 cm 土壤中细根往深层土壤扩展的主要因素。土壤紧实度的增加与根系直径的减小呈正相关性,说明放牧很可能是通过增加土壤紧实度进而改变植物群落根系构型,甚至植物群落成员型。高寒草甸生态系统是青藏高原畜牧业主体,是当地农牧民的生产生活的物质基础,是维系亚洲乃至周边地区的生态安全的基石。近年来,高寒嵩草草甸大范围的退化的原因,许多专家学者归因为气候变化和人类活动共同作用,而海北高寒嵩草草甸的长期定位监测发现,相对于气候变化,人类活动对小尺度范围的草地退化的影响更为剧烈^[28-29]。草地退化是一个生态系统构件协同演化的过程,短期的气候波动有可能引起植物群落的应激性反应,而如果将气候变化叠加到一个相对较长的时间尺度上,这种演变将可能导致植物群落的生态驯化,这可以认为是草地生态系统对环境变化的生态适应和缓冲,而这种改变会体现在生态系统的诸多方面。

从造成根系紧实度增高的原因上看,在相关环境条件下,人类活动是造成高寒草甸退化演替的主控因子,而放牧行为是人类作用于高寒草甸最为持久、最为深远的人类活动。放牧对草地影响主要有 3 种,分别是采食、践踏和粪尿回归,前两者对草地的影响主要集中在家畜通过对群落中植物选择性采食改变了植物群落的成员型和生活型,导致植物群落从疏丛型植物向密丛型植被转化,客观上改变了植物群落的根土比、根系构型以及植物群落所处环境的物理化学结构,最终导致植物群落的退化演替;而家畜过度践踏将增加土壤紧实度,进而改变植物群落的垂直空间分布格局,因此,土壤物理化学性质的改变同植物根系构型的改变是一个互反馈过程,其外部驱动因子就是放牧强度的改变。

4 结论

高寒嵩草草甸植物群落演变是一个系统演化的过程,高寒嵩草草甸放牧强度加大可能造成植物根系的表聚现象的重要原因,且这种根系的表聚程度可以通过增大放牧强度而增大。

土壤温度与高寒草甸根系直径构型具有较强且显著的负相关关系,因此,高寒草甸植物根系生长构型的形成的一个主控因子有可能为温度;同时,高寒嵩草草甸根系主要以细根为主,且根系分布具有明显垂直梯度。土壤紧实度增高加大了植物群落中细根的比例及根系空间分布格局。

参考文献(References):

- [1] 赵亮, 古松, 徐世晓, 赵新全, 李英年. 青藏高原高寒草甸生态系统碳通量特征及其控制因子. 西北植物学报, 2007, 27(5): 1054-1060.
- [2] 金可默. 作物根系对土壤异质性养分和机械阻力的响应及其调控机制研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2015.
- [3] 徐世晓, 赵亮, 李英年, 古松, 赵新全. 降水对青藏高原高寒灌丛冷季 CO₂ 通量的影响. 水土保持学报, 2007, 21(3): 193-195, 200-200.
- [4] 赵云, 陈伟, 李春鸣, 陈建纲, 张德罡. 东祁连山不同退化程度高寒草甸土壤有机质含量及其与主要养分的关系. 草业科学, 2009, 26(5): 20-25.
- [5] 彭岳林, 蔡晓布, 于宝政. 不同状态高寒草甸土壤微生物分布及其变化. 西南农业学报, 2018, 31(6): 1241-1245.
- [6] 林丽. 高寒草甸不同演替状态下植物、土壤对放牧强度的响应与适应[D]. 甘肃农业大学, 2017.
- [7] Liu H Y, Mi Z R, Lin L, Wang Y H, Zhang Z H, Zhang F W, Wang H, Liu L L, Zhu B, Cao G M, Zhao X Q, Sanders Nathan J., Aimée T. Classen, Peter B. Reich, He J S. Shifting plant species composition in response to climate change stabilizes grassland primary production. PNAS, 2018, 115(16), 4051-4056.
- [8] 林慧龙, 王苗苗, 常生华. 陇东黄土高原典型草原滩羊践踏强度与放牧强度关系的研究. 中国草地学报, 2010, 32(2): 71-74, 102-102.
- [9] 曹广民, 杜岩功, 梁东营, 王启兰, 王长庭. 高寒嵩草草甸的被动与主动退化分异特征及其发生机理. 山地学报, 2007, 25(6): 641-648.
- [10] 曹广民, 龙瑞军, 张法伟, 李以康, 林丽, 郭小伟, 韩道瑞, 李婧. 青藏高原高寒矮嵩草草甸碳增汇潜力估测方法. 生态学报, 2010, 30(23): 6591-6597.
- [11] 张金霞, 曹广民, 周党卫, 胡启武, 赵新全. 高寒矮嵩草草甸大气-土壤-植被-动物系统碳素储量及碳素循环. 生态学报, 2003, 23(4): 627-634.
- [12] 杨世琦, 吴会军, 韩瑞芸, 杨正礼. 农田土壤紧实度研究进展. 土壤通报, 2016, 47(1): 226-232.
- [13] 路远. 天祝高寒草甸主要类型的植物量动态及其在 24 年前的变化[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2006.
- [14] Ahmed H M A, Versiani M A, De-Deus G, Dummer P M H. A new system for classifying root and root canal morphology. International Endodontic Journal, 2017, 50(8): 761-770.
- [15] Ahmed H M A, Versiani M A, De-Deus G, Dummer P M H. New proposal for classifying root and root canal morphology//Versiani M A, Basrani B, Sousa-Neto M D, eds. The Root Canal Anatomy in Permanent Dentition. Cham: Springer, 2019: 47-56.
- [16] 许鹏. 草地调查规划学. 北京: 中国农业出版社, 1999.
- [17] Hansson K, Helmisaari H S, Sah S P, Lange H. Fine root production and turnover of tree and understorey vegetation in Scots pine, silver birch and Norway spruce stands in SW Sweden. Forest Ecology and Management, 2013, 309: 58-65.
- [18] Wang C T, Long R J, Wang Q J, Ding L M, Wang M P. Effects of altitude on plant-species diversity and productivity in an alpine meadow, Qinghai-Tibetan plateau. Australian Journal of Botany, 2007, 55(2): 110-117.
- [19] 林丽, 张德罡, 曹广民, 欧阳经政, 柯浔, 刘淑丽, 张法伟, 李以康, 郭小伟. 放牧强度对高寒嵩草草甸土壤养分特性的影响. 生态学报, 2016, 36(15): 4664-4671.
- [20] 林丽, 张德罡, 曹广民, 欧阳经政, 刘淑丽, 张法伟, 李以康, 郭小伟. 高寒嵩草草甸植物群落数量特征对不同利用强度的短期响应. 生态学报, 2016, 36(24): 8034-8043.
- [21] 岳广阳, 赵林, 王志伟, 邹德富, 张乐乐, 乔永平, 赵拥华, 牛丽. 多年冻土区高寒草甸根系分布与活动层温度变化特征的关系. 冰川冻土, 2015, 37(5): 1381-1387.
- [22] Tierney G L, Fahey T J, Groffman P M, Hardy J P, Fitzhugh R D, Driscoll C T. Soil freezing alters fine root dynamics in a northern hardwood forest. Biogeochemistry, 2001, 56(2): 175-190.
- [23] Cleavitt N L, Fahey T J, Groffman P M, Hardy J P, Henry K S, Driscoll C T. Effects of soil freezing on fine roots in a northern hardwood forest. Canadian Journal of Forest Research, 2008, 38(1): 82-91.
- [24] 吴青柏, 沈永平, 施斌. 青藏高原冻土及水热过程与寒区生态环境的关系. 冰川冻土, 2003, 25(3): 250-255.
- [25] 张森琦, 王永贵, 赵永真, 黄勇, 李永国, 石维栋, 尚小刚. 黄河源区多年冻土退化及其环境反映. 冰川冻土, 2004, 26(1): 1-6.
- [26] Oliveira R S, Bezerra L, Davidson E A, Pinto F, Klink C A, Nepstad D C, Moreira A. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. Functional Ecology, 2005, 19(4): 574-581.
- [27] 侯媛, 刘雯霞, 孙辉荣. 青藏高原东缘亚高寒草甸植物叶性状对微生境变化的响应. 应用生态学报, 2017, 28(1): 71-79.
- [28] 陈宁, 张扬建, 朱军涛, 李军祥, 刘瑶杰, 俎佳星, 丛楠, 黄珂, 王荔. 高寒草甸退化过程中群落生产力和物种多样性的非线性响应机制研究. 植物生态学报, 2018, 42(1): 50-65.
- [29] 李明森. 青藏高原环境保护对策. 资源科学, 2000, 22(4): 78-82.