

DOI: 10.5846/stxb201904080682

任杰, 赵成章, 赵夏纬, 马俊逸, 李子琴, 苟芳珍. 金塔绿洲荒漠交错带沙蓬根系分形特征. 生态学报, 2020, 40(15): 5298-5305.

Ren J, Zhao C Z, Zhao X W, Ma J Y, Li Z Q, Gou F Z. Fractal characteristics of *Agriophyllum squarrosum* roots in desert-oasis ecotone in Jinta County, Gansu Province. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(15): 5298-5305.

金塔绿洲荒漠交错带沙蓬根系分形特征

任 杰, 赵成章*, 赵夏纬, 马俊逸, 李子琴, 苟芳珍

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:根系分形结构是植物根系构型对环境异质性的表型可塑性,可反映植物对生长环境的适应结果。在黑河中游的金塔北海子国家湿地公园,按照立地条件选择丘间低地、缓平沙坡和坡顶平地 3 种生境类型,采用全根挖掘和 Win-RHIZO 根系分析仪相结合的方法,研究了绿洲荒漠交错带一年生植物沙蓬(*Agriophyllum squarrosum*)的根系分形结构。结果表明:从丘间低地到坡顶平地植被群落的高度、盖度、地上生物量、土壤含水量、紧实度和土壤容重逐渐减小,沙蓬根系分形维数呈减小趋势,而根系分形丰度呈增大趋势;不同立地条件下沙蓬根系分形维数和分形丰度间呈负相关关系,沙蓬根系分形维数与分形丰度在丘间低地和坡顶平地均存在极显著负相关关系($P<0.01$),在缓平沙坡样地呈显著负相关关系($P<0.05$)。沙蓬根系分形维数和分形丰度间“此消彼长”的权衡关系,体现了沙生植物应对生境胁迫的表型可塑性机制。

关键词:绿洲荒漠交错带;沙蓬;分形维数;分形丰度;金塔北海子国家湿地公园

Fractal characteristics of *Agriophyllum squarrosum* roots in desert-oasis ecotone in Jinta County, Gansu Province

REN Jie, ZHAO Chengzhang*, ZHAO Xiawei, MA Junyi, LI Ziqin, GOU Fangzhen

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 fractal structure of root system is the result of phenotypic plasticity of plant root architecture in response to environmental heterogeneity, which reflects the adaptation strategy of plants to the growth environment. The study site was located in Beihazi National Wetland Park, Jinta county, Gansu province, China ($40^{\circ}13'22''$ — $40^{\circ}17'2''$ N, $98^{\circ}41'24''$ — $98^{\circ}52'33''$ E), with the altitude 1215—1261 m and the average annual temperature 9.6°C . According to the site conditions, and three kinds of habitats were selected: interdunal depression, gentle sand slope, and slope crest. At the same time, the root fractal structure of *Agriophyllum squarrosum* was studied by root excavation and win-Rhizo root analyzer. The results showed that the vegetation community height, coverage, aboveground biomass, soil moisture content, compactness and soil bulk density decreased gradually from interdunal depression to slope crest with the change of habitats. As to the *Agriophyllum squarrosum* population, its density, height and fractal dimension of root system tended to be greater while its fractal abundance smaller. The fractal dimension of *Agriophyllum squarrosum* root system had a very significantly negative correlation with its fractal abundance in both interdunal depression and slope crest ($P<0.01$), as the same in both of gentle sand slope ($P<0.05$). The process of the transformation of root configuration from diffusion to density reflects the adaptive mechanism of the plants to deal with various habitat stresses under different site conditions.

基金项目:国家自然科学基金项目(41861009, 41461013)

收稿日期:2019-04-08; 网络出版日期:2020-05-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaocz@nwnu.edu.cn

Key Words: oasis-desert ecotone; *Agriophyllum squarrosum*; fractal dimension; fractal abundance; Jinta Beihaizi National Wetland Park

根系作为植物重要的功能性状,发挥着吸收、传导水分和营养物质以及锚定植株的作用^[1],并直接影响着植株地上部分的生长和发育^[2]。为提高竞争力,植物往往形成了多样化的根系构型模式,根系构型是植物适应异质生境^[3]和种间相互作用^[4]的结果,影响根系获取营养的代价与效率^[5]以及与植物根系的排列、营养吸收方式紧密相关^[6]。植物根系具有典型的分形结构^[7],将分形理论用于根系研究,可以加深对根系几何形态的认识,根系分形结构反映了植物根系的分支状况^[8]和复杂程度以及根系在土层中的扩展能力^[9],其中根系分形维数表示根系的分支能力和发育程度,分形维数较大的植物根部通常分枝较复杂,侧根发育较好且具有较高的生物量积累,并趋于水平生长^[10];根系分形丰度与根系在土壤中的分布密度、空间拓展方式以及水分和养分吸收效率密切相关^[11],分形丰度值越大,在单位土体中植物根系的体积范围越大,主根越发达,根系结构越简单,运输和吸收资源能力越强大;分形维数和分形丰度之间的紧密联系能够表现出植物根系的发育水平,同时体现出根系构型的调整方式及其碳消耗特点。绿洲荒漠交错带是一种生境过渡带,也是生物多样性富集区域,由于立地条件等微环境的多样性^[12],该区域土壤含水量、土壤容重、紧实度和孔隙度等理化性质具有明显差异,并深刻地影响着植被群落的结构和种内种间关系,迫使植物调整地上地下资源配置方式^[13-14],形成与群落环境和资源竞争格局相适应的根系分形维数和分形丰度等性状的构建模式^[15-17],以提高自身的生境适合度^[18]。因此,研究绿洲荒漠交错带不同立地条件下植物根系功能性状的环境可塑性,对于探究异质性生境中植物根系构型构建策略具有重要意义。

沙蓬(*Agriophyllum squarrosum*)又名沙米,属于一年生浅根型草本植物,主要分布于干旱、半干旱地域各种类型的沙地表层,是一种重要的防风阻沙植物。目前,许多学者在根系功能性状的可塑性与空间异质性^[19]、根系构型的适应性调整^[6]以及根系的拓扑结构和分形特征^[20]等方面解释了植物在异质性环境中的生态适应性策略,并且沙蓬表型可塑性^[21]和空间分布格局与异速生长^[22]等方面也得到了大量关注,但从植物根系分形结构入手,关于沙蓬根系在不同地貌形态的资源配置研究还不够深入,特别是其分形维数和分形丰度对生境的响应尚不明晰。因此,本文以金塔北海子国家湿地公园丘间低地、缓平沙坡、坡顶平地 3 种生境类型的沙蓬为研究对象,探究了金塔绿洲荒漠交错带沙蓬根系分形维数与分形丰度间的关系,试图解释沙蓬根系分形结构的响应机制。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

研究区地处黑河支流北大河中游的甘肃省酒泉市金塔县西坝乡北海子国家湿地公园,地理位置 40°13'22"—40°17'2"N, 98°41'24"—98°52'33"E,海拔在 1215—1261 m,属典型的温带大陆性气候,年平均气温为 9.6 °C,年均降水量 59.5 mm,年均蒸发量 2538 mm。湿地公园内土壤主要包括草甸土、沼泽土和盐碱土以及风沙土、栗钙土和灰棕漠土,植被以湿地植被和荒漠植被为主,主要植物有沙蓬、罗布麻(*Apocynum venetum*)、芦苇(*Phragmites australis*)、胡杨(*Populus euphratica*)、怪柳(*Tamarix chinensis*)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)等。

1.2 实验设置

2017 年 8 月初,在实地考察的基础上,在湿地公园东侧绿洲荒漠交错带,选取一处人为干预少,同时包含 3 种不同生境类型的区域,自东向西布置 1 条长 750 m、宽 100 m 的研究样带,根据土壤性质、植被盖度和地势形态等因素,将该样带划分为 3 个实验区:(1)丘间低地(Interdunal depression, ID),海拔为 1230 m,该实验样地以砂质栗钙土为主,植被覆盖度较高,主要植被包括罗布麻、芦苇和沙蓬;(2)缓平沙坡(Gentle sand slope, GS),海拔为 1233—1243m,土壤主要是灰棕漠土,植被盖度适中,主要以芦苇、沙蓬、黑果枸杞为主;(3)坡顶

平地(Slope crest, SC),海拔为 1245 m,以风沙土为主,植被较为稀疏,主要包括沙蓬和罗布麻。在每个实验区沿对角线设置 8 个 20 m×20 m 的样地,共计 24 个样地。

1.3 群落学调查和样品采集

取样过程如下:(1)每个样地内用 1 m×1 m 的小样方框测定并记录所有植物的盖度、高度和地上生物量,重复 6 次,并用 SC-900 土壤紧实度仪(Spectrum, America)测量每个样方框内的土壤紧实度,重复 6 次;(2)根系样品采集,沙蓬根系主要分布在地下 30 cm 左右的土层范围,因此每个样地内选取 3 株长势良好的沙蓬,将其地上部分刈割,装入自封袋编号带回实验室测量其地上生物量,然后用壕沟法挖取 30 cm×30 cm×50 cm 的土柱,把刈割后的沙蓬根系整株挖掘,共计 72 株,最后用网孔筛(孔径=0.25 mm)就近在河边洗净附着的泥土和杂根,装入自封袋编号带回实验室测量根系性状。(3)土壤样品采集,在每个样地内的根系取样点处挖土壤剖面,使用环刀(直径=5 cm,容积=100 cm³)从土壤表层开始,在 0—80 cm 土层范围内每隔 20 cm 取一次土样,重复 3 次,现场随即称重,分层记录数据并带回实验室。

1.4 根系分形特征计算

在实验室内,用镊子将洗净后的沙蓬根系在放有少量蒸馏水的根系扫描仪根盘内充分散开,经根系扫描仪(Epson Perfection V700, Japan)灰度模式扫描后以图形文件(TIF 格式)存储到计算机,再用 Win-RHIZO(Pro5.0)软件(Regent Instruments, Canada)对之进行分析,获得不同地貌形态下沙蓬根系分布图上边长为 r 的正方形和根系所截的正方形数目 N_r 。随着正方形边长 r 逐渐减小,根系所截 N_r 逐渐增大,得到不同边长水平 r 上相应 N_r 值后,分别以 $\lg r$ 、 $\lg N_r$ 为横坐标和纵坐标作图,得到回归直线方程: $\lg N_r = -FD \lg r + \lg K$,回归直线斜率的负数就是分形维数 FD(Fractal Dimension),回归直线的截距 $\lg K$ 为分形丰度^[23]。

1.5 根系室内分析与土壤物理性质测定

将沙蓬根系的主侧根分开,分别装入编号的信封,先和地上部分一起在 105 °C 烘箱中杀青 15 min,再一并放入 80 °C 烘箱内烘 24 h 取出称重(精度 0.0001 g),计算地上和地下生物量;根冠比是地下生物量与地上生物量之比,主侧根比是主根生物量与侧根生物量之比;土样在 105 °C 的烘箱内烘 12 h 取出称重(精度 0.0001 g),计算得到土壤含水量;土壤容重 ρ_b 根据公式 $\rho_b = M_s / V_s$ 得出, M_s 为烘干后的土壤重量, V_s 为烘干前土壤体积;土颗粒密度 ρ_s 为单位容积内烘干后的土壤重量;再根据公式 $P_t = (1 - \rho_b / \rho_s) \times 100\%$ 计算出总孔隙度,式中 P_t 为总孔隙度, ρ_b 为土壤容重, ρ_s 为土颗粒密度。

1.6 数据分析

实验数据均采用 Microsoft Excel 2016 统计分析。为使沙蓬根系分形维数和分形丰度的数据均呈正态分布,方便线性回归分析,数据均经 \log_{10} 转换,然后采用 SPSS 20.0 进行单因素方差分析(One-way ANOVA),显著性水平设为 0.05。实验所有图表均用 Microsoft Excel 2016 和 Sigma Plot 10.0 进行绘制。

2 结果分析

2.1 不同生境条件下植被群落特征

不同生境条件下群落特征的方差分析结果表明,丘间低地、缓平沙坡以及坡顶平地植被群落的高度、盖度和地上生物量均存在显著差异($P < 0.05$, 表 1),随着立地条件由丘间低地向坡顶平地转变,植被群落的高度、盖度和地上生物量呈逐渐减小趋势。丘间低地植被群落的高度、盖度和地上生物量均达到了最大值,分别比坡顶平地增加了 35.36%、190.94%、194.82%;缓平沙坡处于生境上的过渡带,生境条件介于丘间低地和坡顶平地之间,植被群落的高度、盖度以及地上生物量呈适中状态;随着生境的改变,群落内优势种由罗布麻、芦苇逐渐向沙蓬发生转变。由此表明在 3 种生境条件下,丘间低地更加适宜群落的生长发育。

2.2 不同立地条件土壤物理性质

不同立地条件土壤物理性质的方差分析如表 2 所示,土壤含水量、土壤紧实度和总孔隙度之间存在显著差异($P < 0.05$),土壤容重的差异不显著($P > 0.05$)。随着立地条件由丘间低地向坡顶平地转变,土壤含水量、

土壤紧实度以及土壤容重均呈现出减小的变化趋势,降幅分别为 54.00%、54.17% 和 8.07%;总孔隙度则呈现出增加的变化趋势,增幅为 18.79%。

表 1 不同生境植被群落特征(平均值±标准误差)

Table 1 Community characteristics of different site conditions (mean±SE)

立地条件 Site conditions	株高/cm Plant high	盖度/% Coverage	地上生物量(g/m ²) Aboveground biomass	优势种 Dominant species
丘间低地 Interdunal depression	65.81±14.15a	45.62±0.33a	1398.93±28.54a	罗布麻、芦苇 <i>Apocynum venetum</i> , <i>Phragmites australis</i>
缓平沙坡 Gentle sand slope	53.94±18.79b	28.87±0.25b	798.98±17.42b	罗布麻 <i>Apocynum venetum</i>
坡顶平地 Slope crest	48.62±15.28c	15.68±0.23c	474.85±14.56c	沙蓬 <i>Agriophyllum squarrosum</i>

同列不同小写字母表示不同生境间差异显著($P<0.05$)

表 2 不同立地条件土壤物理性质(平均值±标准误差)

Table 2 Physical properties of soil under different site conditions (mean±SE)

立地条件 Site conditions	土壤含水率% Soil moisture content	土壤紧实度/Mpa Soil compaction	土壤容重/(g/cm ³) Soil bulk density	总孔隙度/% Total porosity
丘间低地 Interdunal depression	6.63±1.04 a	0.24±0.05 a	1.61±0.15 a	37.14±0.76 b
缓平沙坡 Gentle sand slope	4.38±1.19 ab	0.17±0.02 ab	1.57±0.17 a	41.33±0.85 ab
坡顶平地 Slope crest	3.05±1.01 b	0.11±0.03 b	1.48±0.12 a	44.12±0.63 a

同列不同小写字母表示不同立地条件差异显著($P<0.05$)

2.3 不同立地条件下沙蓬生物学特征

通过对不同立地条件下沙蓬生物学特征的方差分析可知,随着生境的改变,丘间低地沙蓬种群的高度和盖度要显著大于坡顶平地($P<0.05$, 表 3),丘间低地沙蓬种群的根系生物量、根冠比和主侧根比要明显小于坡顶平地($P<0.05$, 表 3)。丘间低地沙蓬种群的高度和盖度处于最大值,分别较坡顶平地增长了 56.47% 和 180.41%;坡顶平地沙蓬种群的根系生物量、根冠比和主侧根比明显大于丘间低地,分别增加了 82.67%、350% 和 78.45%;缓平沙坡处于生境上的过渡带,因而沙蓬种群的高度、盖度、根系生物量、根冠比以及主侧根比都处于相对适中的状态。由此表明在 3 个样地中,丘间低地的沙蓬生长情况要优于其余两个样地。

表 3 不同立地条件下沙蓬的生物学特征(平均值±标准误差)

Table 3 Biological characteristics of *Agriophyllum squarrosum* under different site conditions (mean±SE)

立地条件 Site conditions	株高 Plant high/cm	盖度/% Coverage/%	根系生物量 Root biomass/ (g/m ²)	根冠比 Root-shoot ratio	主侧根比 Main root to lateral root ratio
丘间低地 Interdunal depression	56.33±15.37 a	28.49±0.25 a	23.66±1.58 c	0.12±0.04 c	1.16±0.03 c
缓平沙坡 Gentle sand slope	45.67±12.86 b	16.38±0.33 b	35.10±2.01 b	0.20±0.07 b	1.71±0.08 b
坡顶平地 Slope crest	36.00±10.61 c	10.16±0.29r c	43.22±2.38r a	0.54±0.05r a	2.07±0.11 a

同列不同小写字母表示不同立地条件差异显著($P<0.05$)

2.4 不同立地条件下沙蓬根系分形特征

不同立地条件下沙蓬的根系分形特征如图 1 所示。沙蓬根系分形维数按照坡顶平地、缓平沙坡和丘间低地的顺序呈现递增趋势,其中分形维数最高为 1.58,最低为 1.31;根系分形丰度的变化趋势相反,其中分形丰度最高为 2.51,最低为 1.96。由单因素方差分析表明,丘间低地和缓平沙坡之间分形维数差异显著($P<0.05$, 图 1),但缓平沙坡和坡顶平地之间差异不显著($P>0.05$, 图 1),丘间低地和坡顶平地之间分形丰度差异显著($P<0.05$, 图 1),但缓平沙坡和坡顶平地之间差异不显著($P>0.05$, 图 1)。

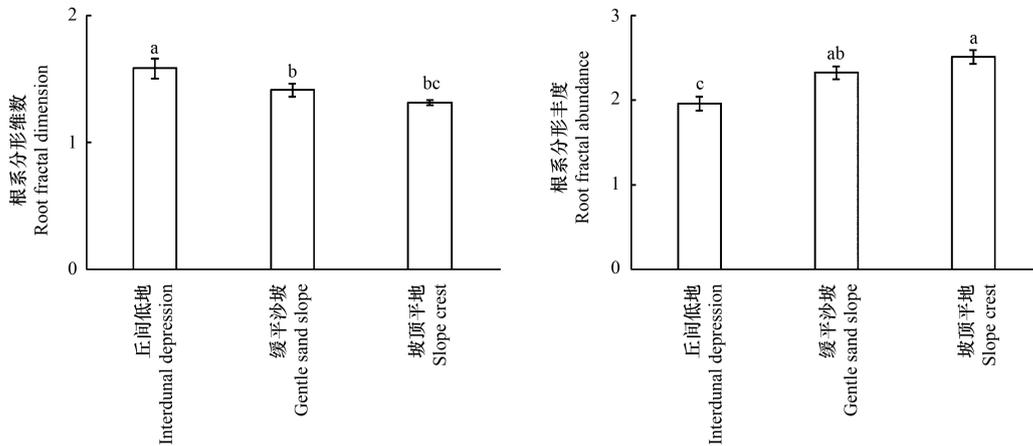


图1 不同立地条件下沙蓬根系分形维数和分形丰度的变化(平均值±标准误差)

Fig.1 Changes in fractal dimension and fractal abundance of *Agriophyllum squarrosum* under different site conditions (mean±SE)

不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)

2.5 不同立地条件下沙蓬根系分形维数和分形丰度的关系

不同立地条件下沙蓬根系分形维数和分形丰度的关系如图2所示,由 Pearson 相关性分析表明,不同立地条件下沙蓬根系分形维数和分形丰度之间均呈现出负相关关系。在丘间低地和坡顶平地的生境条件下,沙蓬根系的分形维数和分形丰度之间都呈现出极显著负相关关系($P < 0.01$),相关系数分别为-0.79 和-0.81,缓平

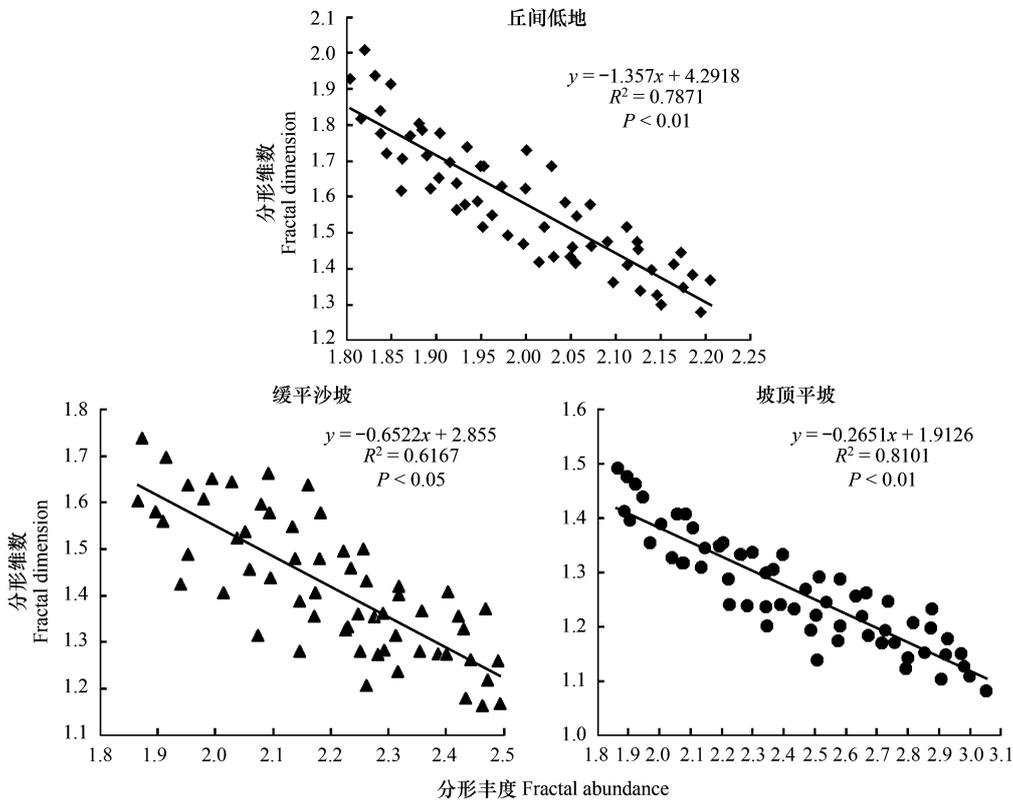


图2 不同立地条件下沙蓬根系分形维数和分形丰度的相关关系

Fig.2 The correlation between fractal dimension and fractal abundance of *Agriophyllum squarrosum* under different site conditions

沙坡的沙蓬根系分形维数和分形丰度之间仅呈现出显著的负相关关系 ($P < 0.05$), 相关系数为 -0.62 , 这说明在不同立地条件下, 沙蓬根系的分形维数和分形丰度之间存在着“此消彼长”的权衡关系。

3 讨论

植物在其生长发育过程中形态特征和生长特性的改变是合理配置有限资源的关键生活史对策^[24], 根系通过分形结构在异质性生境中的适应性调整, 改变土壤中根系的生长特性^[25]、空间分布^[26]、营养吸收的方式和效率^[27], 建立一种适应不同生境胁迫的权衡和补偿的响应机制。本研究发现, 不同立地条件下沙蓬根系分形维数和分形丰度之间均存在显著的负相关关系 ($P < 0.05$, 图 2), 二者之间“此消彼长”的权衡关系, 体现了沙蓬根系构型的构建策略以及生物量的权衡分配。

植物根系能够优先感知土壤环境变化, 通过权衡地上与地下资源分配方式^[28-29], 调节根系在土壤中的分布, 构建与之相匹配的生长模式^[30]。丘间低地的土壤水分最为充足(表 2), 植被群落的高度、盖度和地上生物量均较高(表 1), 植物间的临体干扰增强, 沙蓬根系选择增大分形维数, 减小分形丰度的根系构型构建策略, 二者间呈现极显著负相关关系 ($P < 0.01$, 图 2)。主要原因有: (1) 丘间低地内沙蓬种群密度较小, 缺乏一定的高度优势(表 3), 在受到罗布麻等较大沙生植物冠层遮阴的情况下, 为提高竞争能力, 获取更多的光资源, 沙蓬将有限的光合产物优先分配给地上部分, 提升植株高度, 增加叶片的光捕获效率, 以利于积累更多的光合同化产物, 相对地减少了对地下根系生长发育所需资源的分配比例(表 3), 缩小根系在单位土体中的分布范围, 把根系分形丰度控制在最小化; (2) 沙蓬作为一年生草本植物, 对于土壤水分、土壤容重、紧实度等土壤物理性质有很大的依赖性, 由实地调查的结果发现, 丘间低地主要为砂质栗钙土, 植被相对丰富, 土壤容重相对较大(表 2), 土壤水分多存在于土壤表层, 土壤紧实度较高(表 2), 土壤机械阻力加大, 植物主根伸长受阻, 形成短而粗的主根, 并把有限的地下资源分配给侧根用以生长繁殖, 细根数量增加, 通过增大分形维数, 小范围地扩大了细根的分布范围, 根系重叠加剧, 从而构建了复杂的根系系统, 保证了根系对营养物质的正常需求。因此, 分布于丘间低地的沙蓬根系分形维数和分形丰度间呈现极显著负相关关系 ($P < 0.01$, 图 2), 这与单立山^[31]关于干旱条件下红砂 (*Reaumuria songarica*) 根系分形特征的研究结果基本一致。

资源异质性是引起根系在土壤中分布格局变化的关键因素, 根系通过改变生物量的分配和根系形态^[32]以响应土壤中水分等理化特征分布不均的状况。相比于丘间低地, 坡顶平地植被群落的高度、密度和地上生物量处于较低水平, 水分供给成为植物面临胁迫的主要胁迫因素, 因此沙蓬根系选择了减小分形维数, 增大分形丰度的根系构型模式, 并向“扩散型”根系系统转变, 主要原因有: (1) 坡顶平地主要为风沙土, 总孔隙度较高(表 2), 土质较为松散, 持水能力差^[33], 受风沙作用影响, 土壤表层水分蒸发较快, 而深层土壤水分蒸发较慢, 并且分布于坡顶平地的沙生植物种间和种内的遮阴情况较弱, 植物只需较少的地上投入就能获取基本的光合同化产物, 根据“趋贫特化”^[34]的影响, 提高对地下生物量的投资(表 3), 增加主根长度, 根系分形丰度得以增加, 扩大了单位土体中植物根系的体积范围, 增强了根系支撑与传输功能, 便于从更深的土层中吸收水分; (2) 坡顶平地的植被较为稀疏, 邻体间干扰程度大大减弱, 沙蓬通过降低根系的分支强度, 减少侧根以及细根的数量, 缩减一定土体范围内根系的覆盖度, 使分形维数减小, 形成“扩散型”根系网络系统。因此, 坡顶平地中沙蓬根系减小分形维数, 增大分形丰度的根系构型构建策略, 提高了自身对生境条件的适应程度, 此时根系分形维数和分形丰度之间呈极显著负相关关系 ($P < 0.01$, 图 2), 这与闫励等^[35]关于沙棘 (*Hippophae rhamnoides* L.) 根系分形结构特征的研究结果基本一致。

根系形态的适应性响应是植物应对生境条件的基本机制之一^[36], 而植物又通过根系的形态结构的变化来应对地下资源的竞争^[37], 这有助于了解植物在其生命史不同阶段的生长繁殖对策。缓平沙坡的生境条件介于坡顶平地 and 丘间低地之间(表 1, 表 2), 土壤类型以灰棕漠土为主, 其群落密度、盖度、地上生物量和土壤含水量等均适中, 为了在缓平沙坡中生存发展, 同时克服区域内种间竞争的劣势地位, 沙蓬根系需要增加根系分布密度, 提升根系营养吸收和传输效率, 还需要扩大根系分布区域, 寻觅适于生长的生境, 逐步扩大种群生

存空间。因此,分布于缓平沙坡的沙蓬根系分形维数和分形丰度间呈现显著负相关关系($P < 0.05$, 图 2)。

4 结论

根系分形维数和分形丰度在构建方式上的差异性,体现了植物在各种胁迫下根系结构的变化和适应策略。为了满足自身生存发展的需求,生长于丘间低地中的沙蓬通过增大分形维数、减小分形丰度来提升种间竞争能力和资源吸收效率;分布于坡顶平地的沙蓬选择了减小分形维数、增大分形丰度的根系构型构建策略,实现了资源高效利用以及种内竞争的降低,这说明沙蓬根系在不同生境条件下的可塑性变化是其对环境适应能力的重要体现。影响植物根系的空间分布和营养吸收效率除了根系分形结构外,还有连接长度、分支角度等因素,有待深入研究。

参考文献 (References):

- [1] Ahrazem O, Rubio-Moraga A, Trapero-Mozos A, Climent M F L, Gómez-Cadenas A, Gómez-Gómez L. Ectopic expression of a stress-inducible glycosyltransferase from saffron enhances salt and oxidative stress tolerance in *Arabidopsis* while alters anchor root formation. *Plant Science*, 2015, 234: 60-73.
- [2] Fang S Q, Clark R, Liao H. 3D quantification of plant root architecture in situ//Mancuso S, ed. *Measuring Roots*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2012: 135-148.
- [3] Malamy J E. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28(1): 67-77.
- [4] Chaila S, Diaz L, Sobrero M T, Piscitelli F R. Competencia de *Sicyos polyacanthus* en caña de azúcar. *Planta Daninha*, 2004, 22(4): 545-551.
- [5] Costa C, Dwyer L M, Hamilton R I, Hamel C, Nantais L, Smith D L. A sampling method for measurement of large root systems with scanner-based image analysis. *Agronomy Journal*, 2000, 92(4): 621-627.
- [6] Rogers E D, Benfey P N. Regulation of plant root system architecture; implications for crop advancement. *Current Opinion in Biotechnology*, 2015, 32: 93-98.
- [7] 杨培岭, 罗远培. 冬小麦根系形态的分形特征. *科学通报*, 1994, 39(20): 1911-1913.
- [8] Walk T C, Van Erp E, Lynch J P. Modelling Applicability of fractal analysis to efficiency of soil exploration by roots. *Annals of Botany*, 2004, 94(1): 119-128.
- [9] 杨小林, 张希明, 李义玲, 张永领. 基于分形理论的塔克拉玛干沙漠腹地自然植物根系构型特征分析. *干旱区资源与环境*, 2015, 29(8): 145-150.
- [10] 曹云生. 冀北山地油松根系固土机制的影响因素研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2014.
- [11] 杨小林, 张希明, 李义玲, 李绍才, 孙海龙. 塔克拉玛干沙漠腹地 3 种植物根系构型及其生境适应策略. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1268-1276.
- [12] 山仑, 徐炳成, 杜峰, 朱桂林, 张岁岐, 黄占斌. 陕北地区不同类型植物生产力及生态适应性研究. *水土保持通报*, 2004, 24(1): 1-7.
- [13] Ma W H, Liu Z L, Wang Z H, Wang W, Liang C Z, Tang Y H, He J S, Fang J Y. Climate change alters interannual variation of grassland aboveground productivity: evidence from a 22-year measurement series in the Inner Mongolian grassland. *Journal of Plant Research*, 2010, 123(4): 509-517.
- [14] Hovenden M J, Newton P C D, Wills K E. Seasonal not annual rainfall determines grassland biomass response to carbon dioxide. *Nature*, 2014, 511(7511): 583-586.
- [15] Sardans J, Penuelas J, Estiarte M. Changes in soil enzymes related to C and N cycle and in soil C and N content under prolonged warming and drought in a Mediterranean shrubland. *Applied Soil Ecology*, 2008, 39(2): 223-235.
- [16] Huang Y M, Liu D, An S S. Effects of slope aspect on soil nitrogen and microbial properties in the Chinese Loess region. *CATENA*, 2015, 125: 135-145.
- [17] 徐贵青, 李彦. 共生条件下三种荒漠灌木的根系分布特征及其对降水的响应. *生态学报*, 2009, 29(1): 130-137.
- [18] 黎磊, 周道玮, 盛连喜. 密度制约决定的植物生物量分配格局. *生态学杂志*, 2011, 30(8): 1579-1589.
- [19] 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.
- [20] 周元满, 黄剑坚, 刘志美, 王平, 聂页, 韩维栋. 天然红海榄支柱根的空间连接与分形表征. *林业科学研究*, 2013, 26(3): 359-365.
- [21] 尹成亮, 钱朝菊, 陈国雄, 燕霞, 马小飞. 生态分化选择对沙米 (*Agriophyllum squarrosum*) 表型多样性的影响. *中国沙漠*, 2016, 36(2):

- 364-373.
- [22] 贾美玉, 李雪花, 吴忠铉, 朴弘哲, 苗纯萍, 韩旭. 科尔沁沙地流动沙丘 3 种常见植物的空间分布格局与异速生长. 应用生态学报, 2015, 26(10): 2953-2960.
- [23] 王义琴, 张慧娟, 白克智, 孙勇如. 分形几何在植物根系研究中的应用. 自然杂志, 1999, 21(3): 143-146.
- [24] 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.
- [25] 弋良朋, 马健, 李彦. 盐胁迫对 3 种荒漠盐生植物苗期根系特征及活力的影响. 中国科学 D 辑 地球科学, 2006, 36(S2): 86-94.
- [26] 王珺, 刘茂松, 盛晟, 徐驰, 刘小恺, 王汉杰. 干旱区植物群落土壤水盐及根系生物量的空间分布格局. 生态学报, 2008, 28(9): 4120-4127.
- [27] 郭京衡, 李芸君, 曾凡江, 张波, 刘波, 郭自春. 2 种荒漠植物根系生物量分布与土壤水分、养分的关系. 干旱区研究, 2016, 33(1): 166-171.
- [28] Yang Y H, Fang J Y, Ma W H, Guo D L, Mohammad A. Large-scale pattern of biomass partitioning across China's grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(2): 268-277.
- [29] Wang L M, Li L H, Chen X, Tian X, Wang X K, Luo G P. Biomass allocation patterns across China's terrestrial biomes. *PLoS One*, 2014, 9(4): e93566.
- [30] 王继伟, 赵成章, 赵连春, 王小鹏, 李群. 内陆盐沼芦苇根系形态及生物量分配对土壤盐分因子的响应. 生态学报, 2018, 38(13): 4843-4851.
- [31] 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.
- [32] 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.
- [33] 李森, 颜长珍, 谢家丽. 腾格里沙漠东南缘不同固定程度沙地土壤表层水分时空变化遥感分析. 中国沙漠, 2016, 36(3): 734-740.
- [34] 董鸣. 克隆植物生态学. 北京: 科学出版社, 2011.
- [35] 闫励, 杨方社, 李怀恩, 王浩, 汪定武. 砒砂岩区不同立地下沙棘根系分形特征. 干旱区研究, 2019, 36(2): 467-473.
- [36] 朱维琴, 吴良欢, 陶勤南. 作物根系对干旱胁迫逆境的适应性研究进展. 土壤与环境, 2002, 11(4): 430-433.
- [37] 班芷桦, 王琼. 喜旱莲子草和接骨草竞争对模拟增温的响应. 植物生态学报, 2015, 39(1): 43-51.