

DOI: 10.5846/stxb202005301404

孙天雨,王雪,李丹洋,刘欣蕊,王瑞丽,张硕新.黄土高原草地根系生物量沿环境梯度变化规律.生态学报,2021,41(15):6234-6244.

Sun T Y, Wang X, Li D Y, Liu X R, Wang R L, Zhang S X. Changes in root biomass of grassland along the environmental gradient in the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(15): 6234-6244.

黄土高原草地根系生物量沿环境梯度变化规律

孙天雨¹, 王 雪¹, 李丹洋¹, 刘欣蕊¹, 王瑞丽^{1,2}, 张硕新^{1,2,*}

1 西北农林科技大学林学院, 杨凌 712100

2 陕西秦岭森林生态系统国家野外科学观测研究站, 杨凌 712100

摘要:草地是陆地生态系统的重要组成部分,根系生物量是研究草地生态系统的重要参数之一,研究草地根系生物量沿环境梯度的变化规律对当地的植被建设和恢复具有重要意义。以黄土高原 3 种不同草地类型(森林草原、典型草原和荒漠草原)为研究对象,沿环境梯度从东到西选择 10 个样地,每个样地内设置 8 个 1 m×1 m 样方进行根系生物量的调查,旨在分析不同草地类型根系生物量的垂直分布规律,并探讨了根系生物量沿环境梯度的变化规律及其影响因素。结果表明:(1)黄土高原 3 种草地类型根系生物量有显著差别($P<0.05$),其中森林草原的根系生物量最大,典型草原最小;(2)3 种不同草地类型根系生物量垂直分布均呈“T”型,土壤表层(0—10 cm)占 55% 以上的根系生物量,且荒漠草原根系有更多比例的生物量分布在土壤表层;(3)黄土高原草地根系生物量沿经度从东到西呈现先减少后缓慢增加的趋势,但浅层生物量与深层生物量比例(浅深比)没有表现出明显的经度格局;(4)总根系生物量的变化主要受年均温(MAT)影响($P<0.01$),随 MAT 增大而增大;深层生物量同时受气候和土壤养分含量的影响($P<0.01$);浅深比则与样点平均土壤全磷含量、深层土壤全磷含量有显著负相关性($P<0.05$);(5)气候和土壤因素能解释根系生物量 5.12%—39.36% 的变异,独立作用中,气候因子对根生物量的解释度最大,可达到 2.77%—9.12% 的解释度。

关键词:黄土高原;草地;根系生物量

Changes in root biomass of grassland along the environmental gradient in the Loess Plateau

SUN Tianyu¹, WANG Xue¹, LI Danyang¹, LIU Xinrui¹, WANG Ruili^{1,2}, ZHANG Shuoxin^{1,2,*}

1 College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

2 Qinling National Forest Ecosystem Research Station, Yangling 712100, China

Abstract: Grassland is an important part of terrestrial ecosystem, plant root system plays a critical role in the growth and development of the whole plant, which has the basic functions of storing nutrients, transporting water and supporting plant body. And root biomass is one of the important bases and parameters for studying grassland ecosystem. Thus, studying how root biomass of the grassland changes along environmental gradient is of great significance to local vegetation construction and restoration. Here, we selected ten sites from east to west in the Loess Plateau, which covered the main grassland types, including forest grassland, typical grassland and desert grassland. At each site, the roots of grassland plant were sampled to 0 cm to 50 cm soil depth at eight experimental plots (1 m × 1 m) by using roots cores. We aimed to reveal the vertical distribution of root biomass of three different grassland types in the Loess Plateau, and explore the pattern of root biomass along the environmental gradients and their influencing factors. Our results showed that: (1) the root biomass of three

基金项目:国家重点研发计划资助(2017YFA0604803);陕西省自然科学基金基础研究计划一般项目(2019JQ-028);陕西省高校科协青年人才托举计划项目(20200203);陕西省博士后科研资助项目(2018BSHEDZZ141)

收稿日期:2020-05-30; 网络出版日期:2021-05-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sxzhang@nwafu.edu.cn

different grassland types in the Loess Plateau was significantly different ($P<0.05$), with the root biomass of forest grassland being the largest and that of typical grassland being the smallest. (2) All of the root biomass vertical distributions of the three different grassland types in the Loess Plateau were “T” type, and the surface soil (0—10 cm) accounted for more than 55% of total root biomass. Moreover, more proportion of the root biomass of the desert grassland was distributed on the surface soil. (3) As the longitude increased, the grassland root biomass of the Loess Plateau decreased first, and then increased. However, the ratio of the root biomass of shallow soil layer to the root biomass of deep soil layer (i.e., shallow-deep ratio) did not show an obvious longitudinal pattern. (4) The change in total root biomass was affected positively by the mean annual temperature (MAT) ($P<0.01$). But the root biomass of deep soil layer was affected by both climate and soil nutrient content ($P<0.01$), and the shallow-deep ratio was influenced negatively by the total soil phosphorus of average soil layer and deep soil layer ($P<0.05$). (5) Climate and soil factors could explain 5.12—39.36% of the variation in root biomass, among the independent effects, climate factors had the largest explanatory degree to root biomass, which could reach 2.77%—9.12%.

Key Words: the Loess Plateau; grassland; root biomass

草地生态系统作为全球分布最广泛的陆地生态系统之一,具有维持生态平衡、保障国民经济收入的重要作用^[1]。中国草地资源丰富,面积广阔,有草原面积近 4 亿公顷,约占国土面积的 41.7%,主要集中分布在我国北方和西北地区,是全国面积最大的生态安全屏障^[2]。

植物根系具有贮藏养分,传输水分和支持植物躯体等基本功能,对整个植物的生长发育起着至关重要的作用^[3]。根系生物量作为植物生物量的重要组成部分,一直以来是研究草地生态系统的基础之一,探究根系生物量沿环境梯度的变化规律对于指导植被建设和恢复至关重要^[4-5]。根系生物量的变化受到环境因素,尤其是土壤养分条件和气候因素的显著影响^[6-7]。一般来讲,根系生物量与土壤养分含量变化相一致,如生长在土壤有机碳、土壤氮含量高地区的植物具有高的根生物量,反之则低^[8-9]。降水、土壤含水量作为主要限制因子也常引起根生物量的改变,与干旱地区相比,生长在湿润地区的植物往往具有高的根生物量^[10-11]。此外,高的气温会引起土壤水分蒸发加速或过大而导致根生物量减小^[8, 12]。然而,也有研究结果得出相反或不同结论。例如,一些研究表明根生物量与土壤养分相关性不显著^[13]、沿降水梯度无明显变化^[14]、对降雨和温度的响应均不显著^[15]、增温会显著增加根生物量^[16]等。这些结论表明关于根系生物量沿环境梯度的变化规律仍存在较大争议。

根系生物量可反映植物获取水分、养分的能力,其垂直分布格局能说明根系在土壤中的分布情况,具有重要的生态指示功能^[17]。通过比较草地植物群落根系的垂直分布及浅层根生物量与深层根生物量的分布格局的研究,能为人们了解草地生态系统的物质能量分布提供基本资料,是实现草地可持续利用和管理的重要理论依据^[18]。有关于草地根系生物量垂直分布格局的研究主要集中在垂直分布类型和其影响因素两方面。研究表明,天然草地根系的垂直分布大多随土壤深度加深而减少,呈“T”型分布^[19-21]。但也有研究认为草地根系分布构型具有多样化特点,除“T”型分布外,还存在“L”型、“Y”型等分布形态^[22]。而关于垂直分布格局影响因素的研究结果也不尽相同。一般认为,干旱^[23]、增温^[19]、施肥^[24]等会引起土壤深层的根生物量增加。然而,一些研究表明,干旱并不会影响根系分布随土壤加深而递减的规律^[25]、增温会引起表层根生物量的增加^[16]、施肥对根系垂直分布没有显著影响^[26]等。这说明当前关于根系生物量垂直分布格局的研究仍未有一致性结论,需要进一步研究。同时,在大尺度范围关于根系垂直分布格局沿梯度变化的研究比较缺乏,这限制了我们对草原植被的准确评估及其在生态恢复中的应用。

黄土高原位于中国中部偏北部,温度、降水量和土壤养分含量均呈现出由东南向西北递减的趋势,从而形成了明显的环境梯度,是研究草地根系生物量沿环境梯度变化的理想地点^[27]。天然草地在黄土高原各种植被类型中占有相当大的比例,在黄土高原的生态建设和植被恢复中占有十分重要的地位^[28]。因此,本研究沿

环境梯度在黄土高原从东到西选取了 10 个样点进行根系生物量取样,涵盖了黄土高原内主要的草地类型(森林草原、典型草原、荒漠草原),旨在探究草地根系生物量及其垂直分布格局沿环境梯度的变化规律,这有助于了解植物群落对环境变化的适应性,从而为黄土高原草地的合理开发与植被重建提供理论参考。

1 研究区概况

黄土高原地处东经 100°52′—114°33′,北纬 33°41′—41°16′,位于中国第二级阶梯之上,总面积 64 万 km²,地跨干旱、半干旱和半湿润三个气候带。黄土高原属于干旱大陆性季风气候区,年平均气温变化在 3.6—14.3℃之间,年均降水量变化在 184.8—750.0 mm 之间,温度和降水量呈现出由东南向西北递减的趋势,海拔高度 800—3000 m 之间^[27]。黄土高原中的植被由 5 种潜在的自然植被组成,即沙漠、荒漠草原、草原、森林草原和森林,沿着高原从西北到东南逐渐增加的降水梯度分布,其中草地面积约占总面积的 1/3^[29]。天然草地类型以白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、羊草(*Leymus chinensis*)、铁杆蒿(*Artemisia gmelinii*)、针茅(*Stipa capillata*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)等群落类型为主。

2 研究方法

2.1 野外取样

2018 年 7—9 月对黄土高原天然草地采用水平样带法进行采样,从东向西沿水分和养分梯度共选取 10 个取样点,在经度上横跨整个黄土高原,相邻取样点之间间隔 100 km 左右,包括森林草原、典型草原和荒漠草原 3 种草地类型,基本信息见表 1,取样点位置分布见图 1。

表 1 取样点相关信息

Table 1 Information about sampling points

取样点 Sampling points	经度/(°) Longitude	纬度/(°) Latitude	位置 Location	年均温 Mean annual temperature/℃	年均降雨量 Mean annual precipitation/mm	草地类型 Grassland type	优势种 Dominant species	盖度/% Cover degree
1	113.36	36.29	山西省潞城市	11.85	469.90	森林草原	羊草、白羊草、胡枝子	85.30
2	112.29	35.99	山西省安泽县	9.96	492.65	森林草原	苔草、黄背草、铁杆蒿	81.12
3	111.64	35.99	山西省卧虎山	10.66	471.77	森林草原	早熟禾、艾蒿、胡枝子	87.36
4	110.18	36.07	陕西省宜川县	10.72	444.47	典型草原	铁杆蒿、白羊草、河朔尧花	90.00
5	109.24	36.74	陕西省安塞区	9.50	415.74	典型草原	达乌里胡枝子、白羊草、铁杆蒿	83.51
6	107.92	36.93	陕西省吴起县	7.46	365.08	典型草原	隐子草、铁杆蒿、针茅	62.10
7	107.19	37.58	宁夏盐池县	5.23	329.29	典型草原	羊草、苔草、猪毛蒿	52.42
8	105.78	37.42	宁夏中宁县	5.87	266.96	荒漠草原	隐子草、红砂、看麦娘	30.45
9	104.92	37.44	宁夏中卫市	7.56	194.90	荒漠草原	阿尔泰狗娃花、隐子草、草霸王	23.09
10	104.44	37.46	宁夏中卫市	7.71	179.58	荒漠草原	红砂、碱蓬、盐爪爪	34.13

在每个取样点内,选取能够代表整个样点的草原植被,采用样线法采样。按一定方向布设 100 m 样线,设置 8 个 1 m×1 m 样方进行调查和取样,相邻样方之间间隔大于 10 m(图 2)。取样时首先将样方中心位置植物地上部齐地面刈割,除去石块等杂物后,用钻头直径为 9 cm 的根钻分层采集样品,分层方法按照 0—10 cm、10—20 cm、20—30 cm、30—50 cm 划分,每个样方各取 1 钻,将取出的根土混合样品装入自封袋中室内处理。

在根系取样的同时,在样方中随机选取 5 处,用钻头直径为 5 cm 的土钻进行土壤取样,取样方法与上述根系取样方法相同,取样深度为 50 cm,分层的方法按照 0—10 cm、10—30 cm、30—50 cm 划分,并将同一土壤深度混合为一个样品后带回室内处理。

2.2 室内处理

将自封袋中的根土混合样放入 40 目(孔径为 0.45 mm)尼龙袋内,用流水冲洗至网袋内仅存石砾和根系,

再将其置换到盆内将根系挑出(不区分死根和活根)。最后将挑出的根系装入纸信封中,60℃烘箱烘干至恒重,称重后计算单位土地面积的根系生物量(g/m^2)。

2.3 土壤理化性质的测定

土壤样品在室温条件下自然风干,去除植物根系和石砾等杂物,过 2 mm 土壤筛后,用球磨仪(MM400 ball mill, Retsch, Germany)和玛瑙研钵(RM200, Retsch, Haan, Germany)研磨。研磨好的样品装入自封袋中用于测定土壤中元素含量。土壤全氮(Soil total nitrogen, TN)含量采用元素分析仪(Vario MAX CN Elemental Analyzer, Elementar, Germany)测定、土壤全磷(Total soil phosphorus, TP)含量的测定采用电感耦合等离子体发射光谱仪(ICP-OES, Optima 5300 DV, Perkin Elmer, Waltham, MA, USA)测定、土壤 pH 采用多参数电导/pH 表(MYRON L Ultrameter II TM, USA)测定。浅层土壤理化性质取 0—10 cm 土壤测定,深层土壤理化性质为 10—30 cm、30—50 cm 土壤测定后取平均值,样点平均土壤理化性质取浅层、深层土壤理化性质的平均值。

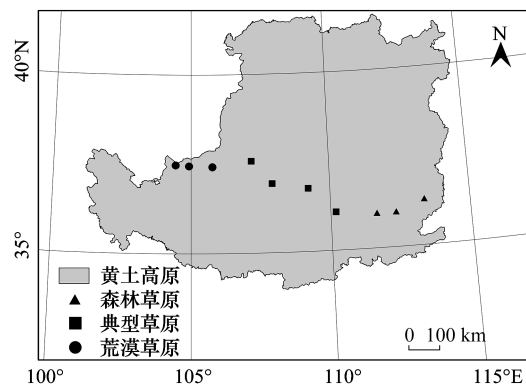


图1 黄土高原空间范围及取样点示意图

Fig.1 Schematic diagram of the Loess Plateau space and sampling points

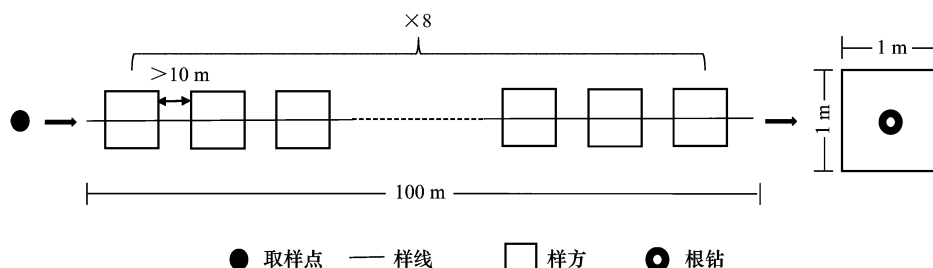


图2 取样样方示意图

Fig.2 Illustration of sampling plots

2.4 气候数据

年均温(Mean annual temperature, MAT)、年均降雨量(Mean annual precipitation, MAP)根据中国气象站数据插值结果:对国家气象局提供的研究区域及附近省份的气象台站数据,应用 Anuspline 插值软件将其插值到 $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ 经纬度网格上,根据样点经纬度从插值结果中提取样点的 1961—2010 年平均气温和年均降雨量数据(<http://www.cma.gov.cn/>)。

2.5 数据分析

首先,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)来比较总根生物量、浅层根生物量、深层根生物量及各土壤深度根生物量在 3 类草地之间的差异。随后,对所有根生物量数据进行以 10 为底的对数转换,使数据满足标准化正态分布,通过回归分析对根生物量与经度进行拟合以探究根生物量地理格局变化。拟合时选取了 R^2 最大、 P 值最小的回归方法进行拟合。用根生物量与环境因子(MAT、MAP、TN、TP、pH)进行 Pearson 相关性分析来揭示黄土高原草地根生物量随环境因子的变化情况。最后,利用偏线性回归(partial general linear models, partial GLM)量化气候和土壤因素对根生物量的影响。在气候和土壤两组变量内,为了避免共线性,用逐步回归法排除对根生物量影响不显著的变量($P > 0.05$),接着利用 partial GLM 对气候和土壤这两类因素的解釋程度区分为独立作用和交互作用。以上分析在 SPSS 20.0 与 R 3.5.2 软件 hier.part 程序包中完成^[30];文中采用 Sigmaplot 10.0 软件进行数据图的绘制;ArcGIS 10.3 进行研究区域示意图绘制。

3 结果

3.1 不同草地类型根系生物量及垂直分布比较

黄土高原 3 种草地类型之间总根生物量存在显著差别 ($P<0.05$), 呈现出森林草原>荒漠草原>典型草原的趋势。不同草地类型根生物量的垂直分布结果表明(图 3), 3 种草地类型根生物量均随土层深度的增加而明显减少, 总体上呈现“T”型分布, 同一草地类型不同土壤深度上根生物量差异极显著 ($P<0.01$)。具体表现为: 3 种草地类型其根生物量主要集中在 0—10 cm 土壤深度(占总根生物量的 55%以上), 其中森林草原 0—10 cm 根生物量为 492.36 g/m², 占森林草原总根生物量的 55.73%, 10—50 cm 根生物量为 391.1 g/m², 占总根生物量的 44.27%; 典型草原 0—10 cm 根生物量为 331.89 g/m², 占典型草原总根生物量的 57.37%, 10—50 cm 根生物量为 246.62 g/m², 占总根生物量的 42.63%; 荒漠草原 0—10 cm 根生物量为 501.22 g/m², 占总根生物量的 69.37%, 10—50 cm 根生物量为 221.27 g/m², 占总根生物量的 30.63%。不同草地类型间除 0—10 cm 土壤深度外, 其他各土壤深度根生物量存在极显著差异 ($P<0.01$)。

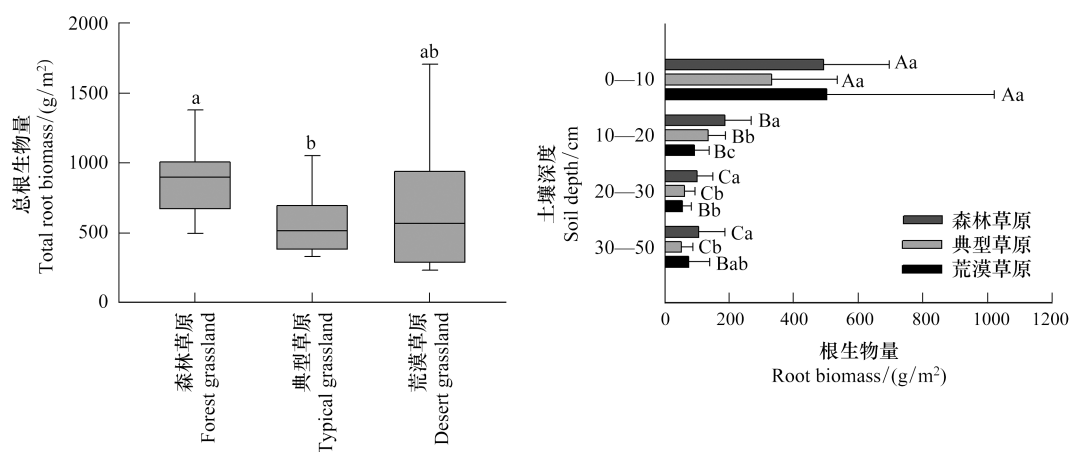


图 3 不同草地类型根生物量及垂直分布规律

Fig.3 Root biomass and vertical distribution of different grassland types

图中相同字母表示差异不显著 ($P>0.05$), 不同字母表示差异显著 ($P<0.05$)

由于黄土高原草地根生物量大部分集中在土壤表层(0—10 cm), 因此, 此处将根生物量划分为浅层根生物量(0—10 cm)与深层根生物量(10—50 cm)来考察黄土高原草地根生物量垂直分布在不同草地类型间的差异及沿环境梯度变化规律。如图 4 所示, 浅层根生物量在不同草地类型间没有明显区别 ($P>0.05$)。森林草原与典型草原、荒漠草原在深层根生物量上存在极显著差异 ($P<0.01$), 其中森林草原最大, 荒漠草原最小; 典型草原与荒漠草原之间深层根生物量则不存在显著差异 ($P>0.05$)。浅层根生物量与深层根生物量比例(即浅深比)能够反映植物根系在土壤表层和深层的分配特征。从图 4 中可以看出荒漠草原与森林草原、典型草原的浅深比存在明显差别 ($P<0.05$), 荒漠草原中最高, 说明相较于另外两种草地类型, 荒漠草原根系有更多比例的生物量分布在土壤表层。

3.2 根生物量及垂直分布地理格局

总根生物量、深层根生物量在黄土高原区域随着经度的增加分别出现先减少后缓慢增加的趋势 ($P<0.01$, 图 5), 浅层根生物量则出现逐渐增加的现象 ($P<0.05$); 但浅深比没有随经度变化而表现出明显的趋势 ($P>0.05$)。

3.3 根生物量沿环境因子的变化规律

通过将 10 个取样点地理位置所对应的气候因子和土壤因子与根生物量进行 Pearson 相关性分析(表 2), 结果表明总根生物量与 MAT 呈极显著相关 ($P<0.01$), 深层根生物量与 MAT、MAP、深层土壤 TN、TP 均有极

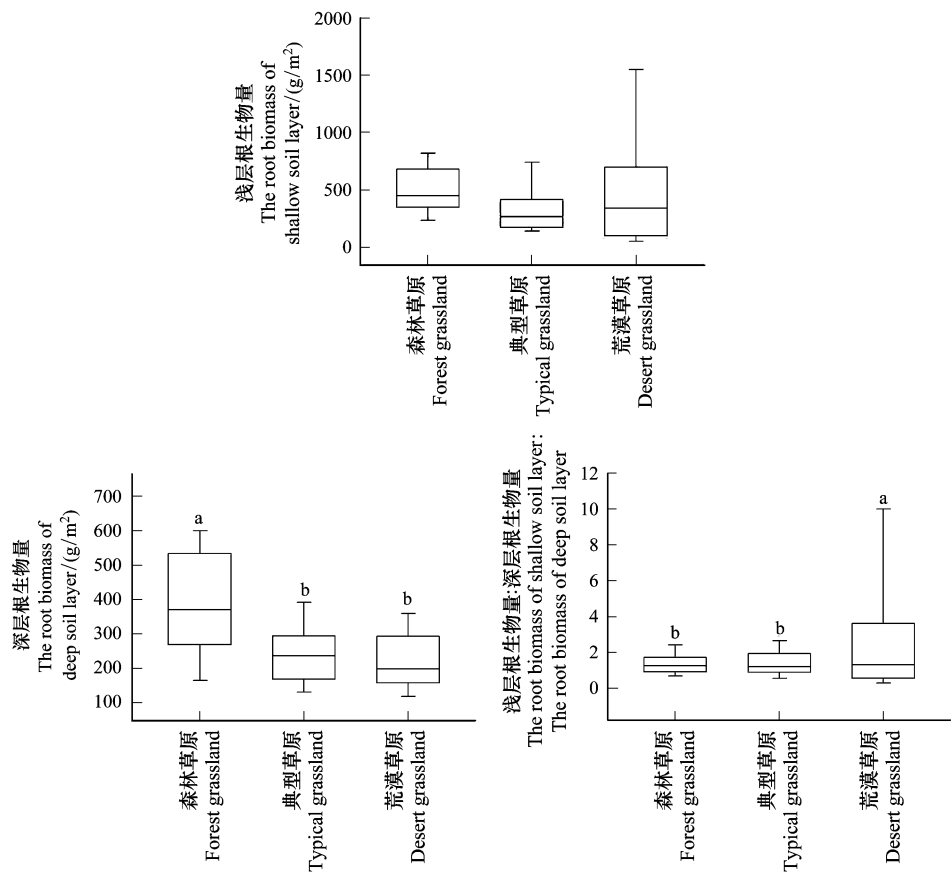


图 4 不同草地类型根系生物量垂直分布比较

Fig.4 Comparison of vertical distribution of root biomass in different grassland types

显著的相关性($P<0.01$),浅深比与取样点平均 TP、深层土壤 TP 呈显著相关($P<0.05$)。对根生物量与环境因子进行进一步相关回归分析(图 6),发现总根生物量随年均温的升高呈现增大的趋势,深层根生物量随 MAT、MAP、深层土壤 TN、TP 的增加而增大,浅深比则随着取样点平均 TP、深层土壤 TP 的增大而呈现减少的趋势。

表 2 根生物量与各环境因素间的 Pearson 相关系数

	总根生物量 Total root biomass	浅层根生物量 The root biomass of shallow layer	深层根生物量 The root biomass of deep layer	浅深比(总) Shallow-deep ratio(total)	浅深比(浅) Shallow-deep ratio(shallow)	浅深比(深) Shallow-deep ratio(deep)
年均温 MAT	0.33 **	0.13	0.60 **	-0.16	-0.16	-0.16
年均降水量 MAP	0.12	-0.04	0.41 **	-0.21	-0.21	-0.21
土壤全氮 TN	0.18	0.03	0.39 **	-0.19	-0.2	-0.13
土壤全磷 TP	0.17	0.03	0.46 **	-0.23 *	-0.21	-0.25 *
土壤 pH Soil pH	0.14	0.10	0.02	0.14	0.03	0.18

*, $P<0.05$; **, $P<0.01$; MAT:年均温 Mean annual temperature; MAP:年均降水量 Mean annual precipitation; TN:土壤全氮 Soil total nitrogen; TP:土壤全磷 Total soil phosphorus

利用偏回归分析进一步分析根生物量与环境因子之间的关系,结果显示(图 7):气候因子和土壤因子的总效应对总根生物量、浅层根生物量、深层根生物量和浅深比的解释度分别为 15.01%、5.12%、39.36%和 8.15%。独立作用中,气候因子对根生物量的解释度最大,可达到 2.77%—9.12%的解释度,其中对深层根生

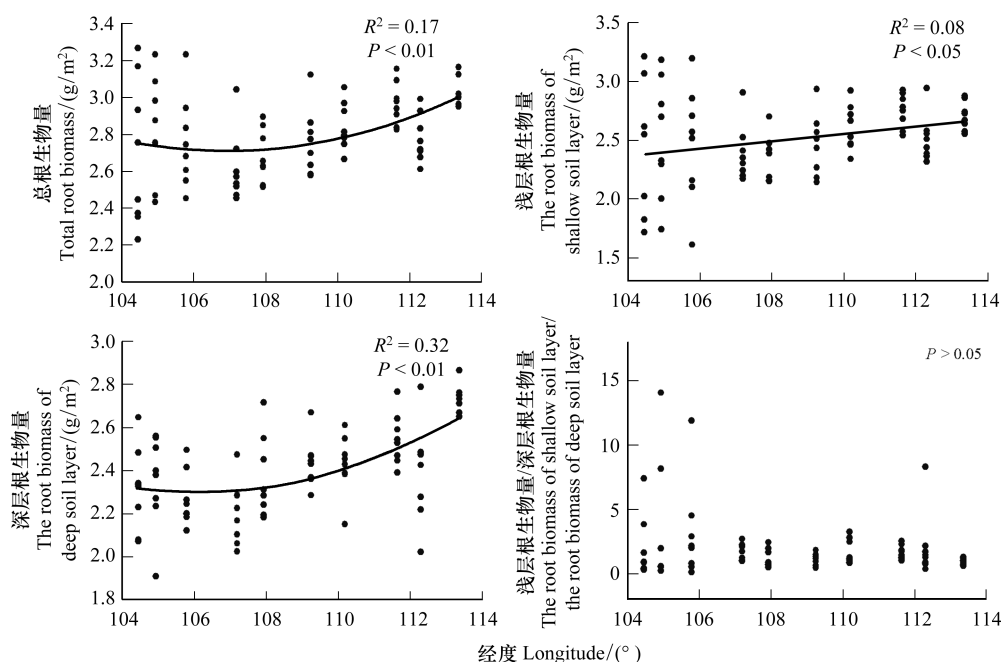


图5 黄土高原草地根系生物量的地理格局

Fig.5 Geographic pattern of root biomass in the grasslands of the Loess Plateau

物量的解释度最大,对浅深比的解释度最少;土壤因子的独立作用较小,只解释了根生物量 0%—3.61% 的变异性;气候、土壤的交互作用则解释了根生物量的 0.99%—26.9% 的变异性,其中对深层根生物量的解释度最多,对浅层根生物量的解释度最少。

4 讨论

4.1 不同草地类型根生物量及垂直分布比较

不同草地类型根生物量差异显著,森林草原显著高于典型草原和荒漠草原,这与已有的研究结果类似。例如,程积民等^[31]分析了黄土高原 4 种草地类型地下根系的分布规律,结果表明森林草原>梁源典型草原>丘陵典型草原>荒漠草原。在本研究中,与典型草原和荒漠草原地区相比,森林草原所在地区雨水充沛(表 1)、土壤养分含量高,有更适宜植物生长的环境条件。因此,植被种类较为丰富,植被盖度高,根系发达。而典型草原与荒漠草原由于所处环境条件相对恶劣,植物所获资源有限,这在一定程度上限制了植物生长发育,从而造成森林草原根生物量高于另外两种草地类型的结果。

此外,根生物量垂直分布整体上呈现“T”型,即集中分布于 0—10 cm 土层中(占总根生物量的 55% 以上),且不同草地类型垂直分布类型一致,这也与已有的大部分研究结果相同^[17-18]。这是因为浅层土壤集中分布了大部分的细根^[32],而细根作为植物的重要器官,主要承担吸收养分和水分的功能^[33-35],为了维持生长所需,植物必须维持一定的细根生物量^[36]。另外,黄土高原水土流失严重,土壤水分、养分补充能力差,其补给主要来自于降雨和凋落物^[37],导致浅层土壤水分、养分高于深层土壤,这也可能是造成根系生物量主要分布在浅层土壤的原因。

值得注意的是,研究结果发现,与森林草原和典型草原相比,荒漠草原植物根系有更多比例的生物量分布在土壤表层,这与已有研究结果有所不同。例如,马文红等^[38]通过对内蒙古 3 类草地(荒漠草原、典型草原和草甸草原)地下生物量的调查发现,土壤表层根生物量所占比例在 3 类草地之间没有显著差别。本研究中,荒漠草原植被以旱生植物为主,其根系多为深根系类型,主根粗壮且深入地下,如红砂(*Reaumuria songarica*)等。一些旱生植物的根中普遍具有周皮,且木栓层细胞层数增多。周皮的木栓层具隔热隔水作用,

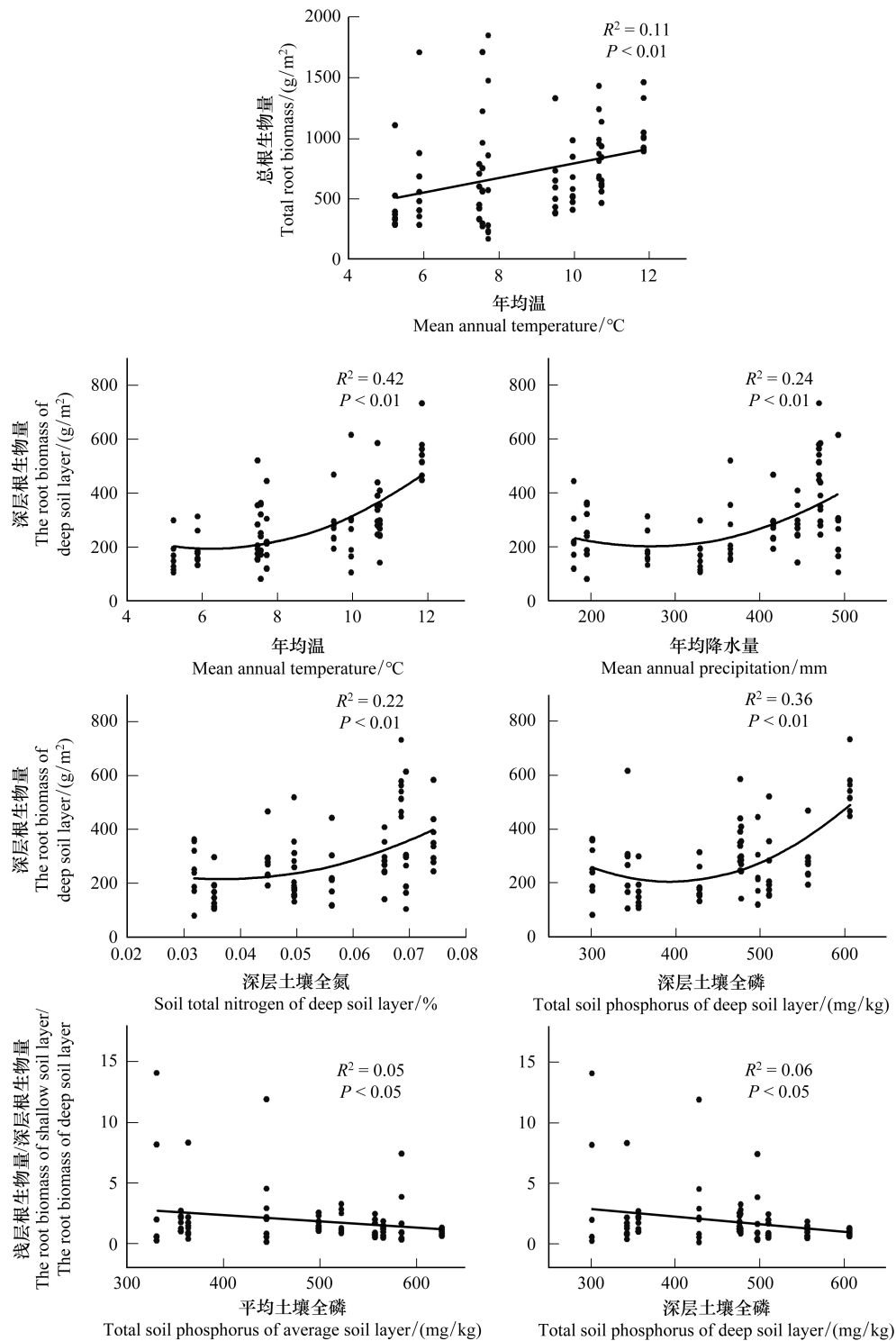


图6 根生物量与环境因子间的关系

Fig.6 Relationship between root biomass and environmental factors

可防止高温对根部灼伤和水分丧失,具有重要的保护作用;同时其根系中柱周围会产生2—3轮异常维管束,在长期干旱时这些异常维管束会承担运输作用,这是一种适应干旱环境的结构变异^[39-41]。荒漠草原地区水热条件较差,植物为了能够适应干旱环境,根器官形成了深根系类型的转变。因此,由于周皮和木栓层的存在,使得与森林草原和典型草原土壤表层多细根分布相比,荒漠草原土壤表层多分布的是粗根(黄土高原3种

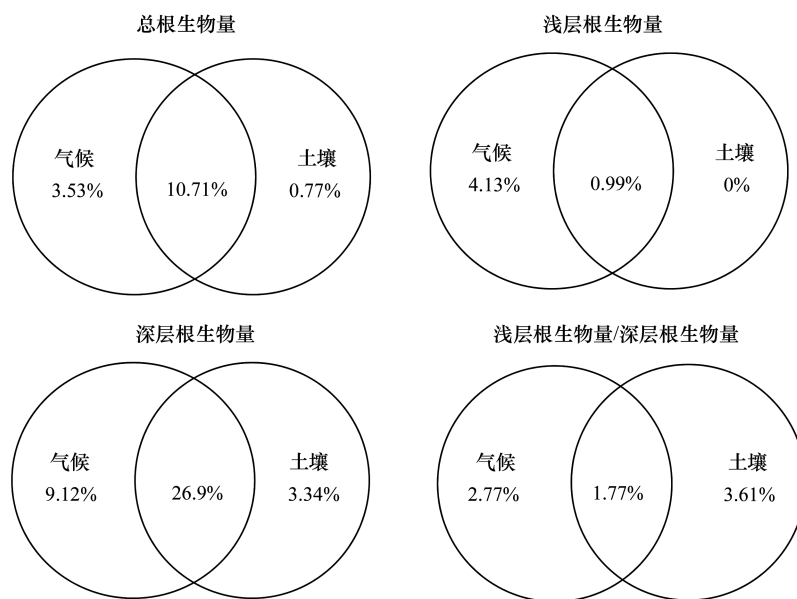


图7 气候和土壤对根生物量变异的解释度

Fig.7 Variance of root biomass explained by climate and soil

将气候因子和土壤因子对根系生物量变异的解释度区分为独立作用和交互作用,即气候的独立作用、土壤的独立作用、气候和土壤的交互作用;圆圈相交部分表示交互作用

草地类型土壤表层根系平均直径分别为 6.18 mm、7.64 mm、10.24 mm)。此外,荒漠草原的土壤表层具有较低的土壤水分含量及高的降水变异性,这意味着在生长季期间,荒漠草原地区的植物会遇到较多的极端干旱事件^[23]。因此,投入更多的生物量在土壤表层对于吸收脉冲式降水是有利的^[42-44]。这些原因可能最终导致了与其他 2 种草地类型相比,荒漠草原具有相对高的比例的根生物量分布在土壤表层。

4.2 根系生物量地理格局及沿环境因子变化规律

沿从东到西的地理格局,黄土高原草地植物根生物量呈现先减少后增加的趋势。这是因为黄土高原地区从东到西地理格局的变化可以认为是气候、土壤从优越到贫瘠的变化,且两者都出现了明显的梯度格局($P < 0.01$)。越往东边,水分、养分越为丰富,越适宜植物生长,植物根生物量则越高。而荒漠草原地区植物的根系较为粗壮,这可能是造成根生物量地理格局出现先减少后增加的一个原因。

此外,本研究结果表明总根生物量与 MAT 有极显著的正相关性($P < 0.01$),但与 MAP、土壤养分没有显著相关($P > 0.05$,表 2)。这与其他研究结果有所不同。例如,黄静等^[8]在内蒙古 3 种草地类型设置 17 个样点,分析了根系生物量与环境因子的关系,结果表明总根生物量与 MAP、TN 呈正相关,与 MAT 为负相关。戴诚等^[9]探讨了内蒙古中部草原地下生物量对环境因子的响应规律,结果表明地下生物量对 MAP、TN 为正响应,对 MAT 和土壤 pH 为负响应。出现这种结果的原因可能是由于本研究中气候、土壤因子之间存在较强的相关性(相关系数-0.63—0.88, $P < 0.05$),因此,环境因子交互作用的影响(交互作用解释根系生物量 0.99%—26.93%的变异)可能掩盖了水分或土壤养分单个因子对根生物量变化的作用。而深层生物量与水分、温度、养分有极显著的正相关性($P < 0.01$,表 2)则可能是因为深层土壤的水分、养分匮乏,不利于根系生物量的积累,致使深层土壤根系对水分、养分更为敏感的原因^[45]。

本研究结果还表明根生物量的浅深比与样点平均 TP、深层土壤 TP 有显著的负相关性,即当土壤磷含量增加时,浅层生物量减少或深层生物量增加。与之类似,康利允等^[46]通过研究不同水分条件下分层施磷对冬小麦根系的影响,发现磷肥深施可促进深层根系生长发育。有研究表明,干旱胁迫下,磷素在一定程度上能有效增加根系生长以达到提高水分利用效率和干旱适应性^[47]。同时,由于磷在土壤中的难移动性和植物根系

富集所致,使土壤表层 TP 含量往往高于深层^[48-49]。因此,在水分含量、磷素相对较少的深层土壤,磷含量的增加会引起深层根生物量增加,从而导致根系生物量的浅深比降低。

5 结论

黄土高原 3 种草地类型总根生物量存在显著差别,森林草原显著高于典型草原和荒漠草原。3 种草地类型根系垂直分布均呈“T”型,土壤表层(0—10 cm)占 55%以上,且与另外 2 种草地类型相比,荒漠草原植物根系有更多比例的生物量分布在土壤表层。

整个黄土高原区域草地根系生物量从东到西呈现先减少后增加的趋势,但没有出现明显的深根系分布或浅根系分布变化。总根生物量随年均温增加而增大,深层生物量主要受气候、土壤综合影响,浅深比则与 P 有显著负相关性。环境因子可以解释生物量 5.12%—39.36%的变异,其中气候因子、土壤因子的交互作用可以解释生物量 0.99%—26.9%的变异性。

参考文献(References):

- [1] Schönbach P, Wan H, Schiborra A, Gierus M, Bai Y, Müller K, Glindemann T, Wang C, Susenbeth A, Taube F. Short-term management and stocking rate effects of grazing sheep on herbage quality and productivity of Inner Mongolia steppe. *Crop & Pasture Science*, 2009, 60(10): 963-974.
- [2] 中华人民共和国生态环境部. 2017 年《中国生态环境状况公报》(摘录三). 环境保护, 2018, 46(13): 70-74.
- [3] Laliberté E. Below-ground frontiers in trait-based plant ecology. *New Phytologist*, 2017, 213(4): 1597-1603.
- [4] Mokany K, Raison R J, Prokushkin A S. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, 2006, 12(1): 84-96.
- [5] Búrquez A, Martínez-Yrizar A, Núñez S, Quintero T, Aparicio A. Aboveground biomass in three Sonoran Desert communities: Variability within and among sites using replicated plot harvesting. *Journal of Arid Environments*, 2010, 74(10): 1240-1247.
- [6] Yu H L, Fan J W, Harris W, Li Y Z. Relationships between below-ground biomass and foliar N: P stoichiometry along climatic and altitudinal gradients of the Chinese grassland transect. *Plant Ecology*, 2017, 218(6): 661-671.
- [7] Wang Z, Luo T X, Li R C, Tang Y H, Du M Y. Causes for the unimodal pattern of biomass and productivity in alpine grasslands along a large altitudinal gradient in semi-arid regions. *Journal of Vegetation Science*, 2013, 24(1): 189-201.
- [8] 黄静, 曾辉, 熊燕梅, 郭大立. 内蒙古温带草地低级根生物量格局及其与环境因子的关系. 北京大学学报: 自然科学版, 2015, 51(5): 931-938.
- [9] 戴诚, 康慕谊, 纪文瑶, 江源. 内蒙古中部草原地下生物量与生物量分配对环境因子的响应关系. 草地学报, 2012, 20(2): 268-274.
- [10] Fang J Y, Yang Y H, Ma W H, Mohammad A, Shen H H. Ecosystem carbon stocks and their changes in China's grasslands. *Science China Life Sciences*, 2010, 53(7): 757-765.
- [11] Walter, Grant K, Beierkuhnlein C, Kreyling J, Weber M, Jentsch A. Increased rainfall variability reduces biomass and forage quality of temperate grassland largely independent of mowing frequency. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2012, 148: 1-10.
- [12] 马文红, 方精云, 杨元合, 安尼瓦尔·买买提. 中国北方草地生物量动态及其与气候因子的关系. 中国科学: 生命科学, 2010, 40(7): 632-641.
- [13] 郭京衡, 李尝君, 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.
- [14] Zhou X H, Talley M, Luo Y Q. Biomass, litter, and soil respiration along a precipitation gradient in southern great plains, USA. *Ecosystems*, 2009, 12(8): 1369-1380.
- [15] 邓蕾, 上官周平. 陕西省天然草地生物量空间分布格局及其影响因素. 草地学报, 2012, 20(5): 825-835.
- [16] 杨凯, 王根绪, 张涛, 唐川川, 黄克威, 赵小祥, 杨晓明, 杨燕. 青藏高原多年冻土区不同水分条件的高寒草甸根系功能性状对增温的响应. 生态学报, 2020, 40(18): 6362-6373.
- [17] 肖红, 张德罡, 徐长林, 潘涛涛, 柴锦隆, 李亚娟, 鱼小军. 模拟践踏和降水对高寒草甸阴山扁蓿豆根系特征的影响. 草地学报, 2018, 26(2): 348-355.
- [18] 韩彬, 樊江文, 钟华平. 内蒙古草地样带植物群落生物量的梯度研究. 植物生态学报, 2006, 30(4): 553-562.
- [19] 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 薛嫻, 彭飞, 尤全刚. 模拟增温对青藏高原高寒草甸根系生物量的影响. 生态学报, 2016, 36(21): 6812-6822.
- [20] Plante P M, Rivest D, Vézina A, Vanasse A. Root distribution of different mature tree species growing on contrasting textured soils in temperate

- windbreaks. *Plant and Soil*, 2014, 380(1/2): 429-439.
- [21] 武春华, 陈云明, 王国梁, 卢建利. 黄土丘陵区典型植物群落根系垂直分布与环境因子的关系. *中国水土保持科学*, 2008, 6(3): 65-70, 87-87.
- [22] 李剑杨, 刘丽, 李政海, 鲍雅静, 孙振, 杨颀, 张靖, 宝音陶格涛. 呼伦贝尔草原根系分布特征及其与植物功能类群及草原退化的关系. *中国草地学报*, 2016, 38(4): 55-62.
- [23] Zhang B W, Cadotte M W, Chen S P, Tan X R, You C H, Ren T T, Chen M L, Wang S S, Li W J, Chu C J, Jiang L, Bai Y F, Huang J H, Han X G. Plants alter their vertical root distribution rather than biomass allocation in response to changing precipitation. *Ecology*, 2019, 100(11): e2828.
- [24] 李扬, 孙洪仁, 沈月, 邵光武, 曹影, 刘琳, 吴雅娜. 紫花苜蓿根系生物量垂直分布规律. *草地学报*, 2012, 20(5): 793-799.
- [25] 刘健, 贺晓, 包海龙, 周成军. 毛乌素沙地沙柳细根分布规律及与土壤水分分布的关系. *中国沙漠*, 2010, 30(6): 1362-1366.
- [26] 贺星, 马文红, 梁存柱, 红梅, 柴曦, 赵巴音那木拉, 张宇平, 杨绍欢, 张佳鑫, 辛晓平. 养分添加对内蒙古不同草地生态系统生物量的影响. *北京大学学报: 自然科学版*, 2015, 51(4): 657-666.
- [27] Fu B J, Wang S, Liu Y, Liu J B, Liang W, Miao C Y. Hydrogeomorphic ecosystem responses to natural and anthropogenic changes in the Loess Plateau of China. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2017, 45(1): 223-243.
- [28] Wang G H. Plant traits and soil chemical variables during a secondary vegetation succession in abandoned fields on the Loess Plateau. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44(8): 990-998.
- [29] Lü H Y, Liu D S, Guo Z T. Natural vegetation of geological and historical periods in Loess Plateau. *Chinese Science Bulletin*, 2003, 48(5): 411-416.
- [30] Heikkinen R K, Luoto M, Kuussaari M, Pöyry J. New insights into butterfly-environment relationships using partitioning methods. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2005, 272(1577): 2203-2210.
- [31] 程积民, 程杰, 杨晓梅. 黄土高原草地植被与土壤固碳量研究. *自然资源学报*, 2011, 26(3): 401-411.
- [32] 权伟, 徐侠, 王丰, 汪家社, 方燕鸿, 阮宏华, 余水强. 武夷山不同海拔高度植被细根生物量及形态特征. *生态学杂志*, 2008, 27(7): 1095-1103.
- [33] Bardgett R D, Mommer L, De Vries F T. Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2014, 29(12): 692-699.
- [34] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [35] McCormack M L, Dickie I A, Eissenstat D M, Fahey T J, Fernandez C W, Guo D L, Helmisaari H S, Hobbie E A, Iversen C M, Jackson R B, Leppälammil-Kujansuu J, Norby R J, Phillips R P, Pregitzer K S, Pritchard S G, Rewald B, Zadworny M. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 2015, 207(3): 505-518.
- [36] 安慧, 韦兰英, 刘勇, 上官周平. 黄土丘陵区油松人工林和白桦天然林细根垂直分布及其与土壤养分的关系. *植物营养与肥料学报*, 2007, 13(4): 611-619.
- [37] 周梦华, 程积民, 万惠娥, 王丽学, 赵凌平. 云雾山本氏针茅群落根系分布特征. *草地学报*, 2008, 16(3): 267-271.
- [38] 马文红, 杨元合, 贺金生, 曾辉, 方精云. 内蒙古温带草地生物量及其与环境因子的关系. *中国科学 C 辑: 生命科学*, 2008, 38(1): 84-92.
- [39] 陈小红, 徐扬, 刘韩, 李倩, 康喜坤. 川西高原 4 种高山海棠的根茎解剖结构特征及其抗旱响应策略分析. *西北植物学报*, 2017, 37(7): 1296-1302.
- [40] 赵高卷, 平盼, 马焕成. 干热河谷木棉科三种植物根茎叶水分传输的解剖结构比较研究. *干旱区资源与环境*, 2016, 30(1): 162-168.
- [41] 赵祥, 董宽虎, 张焱, 朱慧森, 杨武德, 杨美红. 达乌里胡枝子根解剖结构与其抗旱性的关系. *草地学报*, 2011, 19(1): 13-19.
- [42] Jackson R B, Canadell J, Ehleringer J R, Mooney H A, Sala O E, Schulze E D. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 1996, 108(3): 389-411.
- [43] van Wijk M T. Understanding plant rooting patterns in semi-arid systems: an integrated model analysis of climate, soil type and plant biomass. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20(2): 331-342.
- [44] 尚晴, 程露, 王忠伟, 刘彦春. 森林土壤呼吸对降雨脉冲的响应研究进展. *世界林业研究*, 2019, 32(4): 18-22.
- [45] 杨秀静, 黄玫, 王军邦, 刘洪升. 青藏高原草地地下生物量与环境因子的关系. *生态学报*, 2013, 33(7): 2032-2042.
- [46] 康利允, 沈玉芳, 岳善超, 李世清. 不同水分条件下分层施磷对冬小麦根系分布及产量的影响. *农业工程学报*, 2014, 30(15): 140-147.
- [47] 乔振江, 蔡昆争, 骆世明. 低磷和干旱胁迫对大豆植株干物质积累及磷效率的影响. *生态学报*, 2011, 31(19): 5578-5587.
- [48] 陈刚才, 甘露, 王仕禄, 万国江. 土壤中元素磷的地球化学. *地质地球化学*, 2001, 29(2): 78-81.
- [49] Shahzad Z, Amtmann A. Food for thought: How nutrients regulate root system architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 2017, 39: 80-87.