

DOI: 10.5846/stxb202007081779

孙佳, 夏江宝, 董波涛, 高芳磊, 陈萍, 赵万里, 李传荣. 黄河三角洲滨海滩涂不同密度柽柳林的根系形态及生长特征. 生态学报, 2021, 41(10): 3775-3783.

Sun J, Xia J B, Dong B T, Gao F L, Chen P, Zhao W L, Li C R. Root morphology and growth characteristics of *Tamarix chinensis* with different densities on the beach of the Yellow River Delta. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(10): 3775-3783.

# 黄河三角洲滨海滩涂不同密度柽柳林的根系形态及生长特征

孙佳<sup>1,2</sup>, 夏江宝<sup>2,\*</sup>, 董波涛<sup>3</sup>, 高芳磊<sup>2</sup>, 陈萍<sup>1,2</sup>, 赵万里<sup>2</sup>, 李传荣<sup>1</sup>

1 山东农业大学林学院, 泰山森林生态系统国家定位观测研究站, 黄河下游森林培育国家林业和草原局重点实验室, 泰安 271018

2 滨州学院, 山东省黄河三角洲生态环境重点实验室, 滨州 256603

3 滨州市农业农村局, 滨州 256601

**摘要:**为探讨黄河三角洲滨海滩涂不同密度柽柳根系形态及生长特征,以山东省滨州港附近滨海滩涂的低密度(1100株/hm<sup>2</sup>)、中密度(4100株/hm<sup>2</sup>)和高密度(7100株/hm<sup>2</sup>)柽柳林为研究对象,采用全挖法对不同密度柽柳根系进行挖掘,测定分析柽柳地上生物量、根系生物量、空间分布特征、拓扑结构和连接长度等指标。结果表明:(1)中、高密度下,柽柳对根系生长的投入量更大,以保证对地下资源的吸收利用,根冠比分别为0.59、0.53;而低密度柽柳根冠比为0.44。(2)低、中密度下柽柳根冠生长关系均表现为异速生长,高密度下为等速生长。(3)不同密度柽柳根系生长都以水平分布为主,表现出水平根型特征。中、高密度柽柳根幅及侧根长均小于低密度,低密度柽柳根系水平分布范围最大,可利于增强觅养和固定能力。(4)林分密度与拓扑指数显著相关,低密度柽柳根系拓扑结构趋向于叉状结构(拓扑指数 $TI=0.62$ );中、高密度柽柳拓扑结构趋向于鱼尾形分支( $TI=0.86$ ;  $TI=0.81$ )。(5)不同密度柽柳根系外部连接长度显著大于内部连接长度,呈现滨海滩涂柽柳根系向外扩张的生长策略。滨海滩涂不同密度柽柳根冠异速生长关系、根系形态及生长特征既有差异性又有相似性,表现出不同的密度适应特征。不同密度柽柳根系均以地表分布、向外扩张为主。低密度柽柳主要通过增加分支,扩大根系生长空间;中、高密度柽柳减少分支,加强对内部资源的利用,以降低与邻株间的竞争。柽柳密度与土壤含水量、电导率、扎根深度、侧根长、拓扑指数显著相关。

**关键词:**根系;异速生长;拓扑结构;连接长度;柽柳

## Root morphology and growth characteristics of *Tamarix chinensis* with different densities on the beach of the Yellow River Delta

SUN Jia<sup>1,2</sup>, XIA Jiangbao<sup>2,\*</sup>, DONG Botao<sup>3</sup>, GAO Fanglei<sup>2</sup>, CHEN Ping<sup>1,2</sup>, ZHAO Wanli<sup>2</sup>, LI Chuanrong<sup>1</sup>

1 College of Forestry, Shandong Agricultural University, Taishan Forest Ecosystem Research Station, Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration for Silviculture of the Lower Yellow River, Tai'an 271018, China

2 Binzhou University, Shandong Key Laboratory of Eco-Environmental Science for Yellow River Delta, Binzhou 256603, China

3 Binzhou Agricultural and Rural Bureau, Binzhou 256601, China

**Abstract:** The aim of this study was to explore the root morphology and growth characteristics of *Tamarix chinensis* with different densities on the beach of the Yellow River Delta. Low-density (1100 trees/hm<sup>2</sup>), medium-density (4100 trees/hm<sup>2</sup>), and high-density (7100 trees/hm<sup>2</sup>) *T. chinensis* near Binzhou Port in Shandong Province were used as the research objects. The full excavation method was used to excavate the root systems of *T. chinensis* with different densities; then,

**基金项目:**国家自然科学基金项目(31770761); NSFC-山东省联合基金项目(U2006215); 山东省农业科技资金(林业科技创新)项目(2019LY006); 泰山学者工程专项(TSQN201909152)

**收稿日期:**2020-07-08; **修订日期:**2021-04-09

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

indicators such as aboveground biomass, root biomass, spatial distribution characteristics, topological structure and connection length were measured and analysed. The results showed that (1) under the conditions of medium- and high-density forests, *T. chinensis* invested more in root growth to ensure the absorption and utilization of underground resources, with root to shoot ratios of 0.59 and 0.53, respectively. The root-to-shoot ratio of low-density *T. chinensis* was 0.44. (2) The relationship between the root and shoot growth of *T. chinensis* under the conditions of low-density and medium-density indicated allometric growth, and under the conditions of high-density, it grew uniformly. (3) The root growth of *T. chinensis* grown at different densities was mainly distributed horizontally, showing the characteristics of horizontal root type. The root width and lateral root length of medium- and high-density *T. chinensis* were smaller than those of low-density *T. chinensis*, and the roots of low-density *T. chinensis* had the largest horizontal distribution range, which is conducive to enhancing foraging and fixing ability. (4) The density of *T. chinensis* was significantly correlated with the topological index. The root topology of low-density *T. chinensis* tended to be dichotomous (topological index  $TI = 0.62$ ), whereas the topological structure of medium- and high-density *T. chinensis* tended to be herringbone-like ( $TI = 0.86$ ;  $TI = 0.81$ ). (5) The external connection length of *T. chinensis* roots with different densities was significantly larger than the internal connection length, resulting in the outward expansion of the *T. chinensis* root system. In conclusion, there were differences and similarities in the root and shoot allometric relationship, root morphology and growth characteristics of *T. chinensis* growing in different densities in coastal mudflats, showing different density adaptation characteristics. The root systems of *T. chinensis* with different densities were mainly distributed near the ground surface and expanded outward. Low-density *T. chinensis* expanded its root growth space mainly by increasing the number of branches; medium- and high-density *T. chinensis* had fewer branches and strengthen the use of internal resources to reduce competition with neighbouring plants. *T. chinensis* density was significantly correlated with soil moisture content, electrical conductivity, *T. chinensis* root depth, lateral root length and topological index.

**Key Words:** root; allometric growth; topological structure; length of link; *Tamarix chinensis*

根系是陆地植物在土壤中固定和有效吸收水分、矿质营养的关键器官,对植物适应性起重要作用<sup>[1-2]</sup>。根系结构描述了土壤中根系的形状和空间布局<sup>[3]</sup>,是决定植物有效利用资源的重要因素。根系构型主要包括根系的形态、拓扑结构、生长速度、生长角度和扭曲程度等特征<sup>[4]</sup>。从空间结构看,根系构型可分为立体与平面几何构型。立体几何构型指直根系或须根系在介质中的三维空间分布,而平面几何构型则是指同一根系中根轴二维平面上不同位置根的分布情况<sup>[5]</sup>。根系构型对基因和环境都具有很高的可塑性<sup>[1]</sup>。垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 在高密度条件下倾向于密集型根系构型,在低密度条件下转向扩散型的根系生长模式<sup>[6]</sup>。平欧杂种榛 (*Corylus heterophylla* × *C. avellan*) 幼苗随盐胁迫增加,根系生物量、长度、表面积和体积均下降<sup>[7]</sup>。河西走廊中部生长的红砂 (*Reaumuria soongorica*) 和白刺 (*Nitraria tangutorum*) 为适应荒漠干旱生境,根系拓扑指数较小,分支模式也趋于叉状分支<sup>[8]</sup>。可见,不同植物材料或同一植物材料为适应不同的环境条件表现出不同的根系构型构建模式。根系构型可在特定的环境条件下提供生长优势,并直接影响植物地上部分的生长<sup>[1]</sup>。因此,根系生长特征及其构型研究是定量描述根系生长发育特征和揭示植物适应逆境条件的重要手段,对深入了解植物根系对环境的适应性具有重要意义。

柽柳 (*Tamarix chinensis*) 属于柽柳科柽柳属,为灌木或小乔木,根系发达,具有较强的防风固沙、保持水土和改良土壤效应。柽柳具有较强的耐盐碱能力,在滨海盐碱地常被作为主要的植被恢复树种,在维持泥质海岸带生态系统稳定性和土壤盐碱地改良方面发挥着重要功能。黄河三角洲泥质海岸带滨海地区潜水埋深整体较浅,地下水矿化度高,以盐水矿化度为主;以及受降雨量减少、蒸发量增大等因素影响,导致该区域柽柳林密度分布不均<sup>[9]</sup>,柽柳呈现典型的退化特征。种群密度是植物在自然界中所面临的一种选择压力<sup>[10]</sup>,可以改变种群中个体可获得的资源数量<sup>[11]</sup>。根系作为获取资源的重要器官,对种群密度的改变会做出相应的生长

策略调整<sup>[12]</sup>。随密度增大,植物为避免邻株造成的干扰及拥挤效应,植物会构建密集型根系,实现对资源的高效利用,以提高对生境的适应能力<sup>[6]</sup>。探明滨海滩涂不同密度条件下怪柳根系的生长特征,是揭示怪柳林退化过程及其水盐适应机制的重要环节。目前,关于黄河三角洲地区怪柳林密度的研究,主要集中在不同密度怪柳林对土壤理化性质<sup>[9]</sup>及调蓄水功能<sup>[13]</sup>的影响,研究发现,怪柳林密度对土壤理化性质及调蓄水功能具有显著影响,中密度怪柳林降盐抑碱及改土效果显著优于低、高密度怪柳林,且中密度怪柳林具有巨大的水分调蓄空间,调节功能最强。怪柳生长特征对不同密度结构具有一定的响应规律,随密度的增大,怪柳单株生物量和基径减小,树高、基径的速生期都出现滞后现象,但是单位面积怪柳生物量增加<sup>[14]</sup>。目前,宋香静等对黄河三角洲湿地怪柳根系生长特征进行了初步研究<sup>[15]</sup>,发现在不同环境条件下,怪柳根冠比差异明显,怪柳根系生物量更多分布在浅层土壤。而涉及怪柳根系生长及构型对滨海滩涂不同林分密度响应特征方面的研究较少,尚不清晰滨海滩涂怪柳根系生长的适应策略。本研究通过分析黄河三角洲滨海滩涂不同密度怪柳根系空间分布特征、拓扑结构、根系连接长度等,探讨不同密度怪柳根系的生长特征,旨在阐明滨海滩涂怪柳林的生长适应策略,为泥质海岸带退化生态系统的植被恢复和生态修复提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于山东省滨州市无棣县滨州港怪柳林场(118°2′—118°4′E,38°9′—38°10′N),该区域属温带东亚季风区大陆性气候。平均气温 12.6℃,平均最高气温 31.4℃(7月),月平均最低气温-7.99℃(1月)。年平均降水量为 543.2 mm,主要集中在 6—9月,约占全年降水总量的 75%,11月至次年 3月降水较少。试验区地下水位及其矿化度高、地势平坦,滩涂土壤为冲积性黄土母质,机械组成以粉砂和淤泥质粉砂为主,沙粘相间,易于压实,通气透水性差,灌木以怪柳为主,草本分布有碱蓬(*Suaeda glauca*)、盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)、芦苇(*Phragmites australis*)、白茅(*Imperata cylindrica*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、鹅绒藤(*Cynanchum chinense*)、稗草[*Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv]等。

### 1.2 样品采集与处理

2019年8月份,在山东省滨州市无棣县滨州港附近,根据怪柳生长密度情况,选择 1100株/hm<sup>2</sup>(低密度)、4100株/hm<sup>2</sup>(中密度)、7100株/hm<sup>2</sup>(高密度)3种林分密度,不同林分密度生长概况见表 1。不同林分密度下随机选择 3个样地,每林分密度样地内随机设置 3个 10 m × 10 m 的样方,测定样方内每株怪柳株高及冠幅,并根据株高及冠幅在每样方内选择 3株怪柳标准木,即每个密度下选择 9株标准木。标准木剪去地上部分,装入档案袋中;采用全挖法对标准木根系进行调查研究。利用铁锹、镊子、毛刷、细木棍等工具,仔细剥离根系周围的土壤,直至根系完全暴露,挖掘所有直径>3 mm 的根系,因为直径<3 mm 根系构型的重建在研究中很难实现<sup>[16-17]</sup>。挖掘过程中尽量保持根系的完整性,如有断根,贴标签,记录其生长位置,画出根系整体示意图,并拍照。将根系全部带回实验室,根系用清水冲洗干净,利用卷尺、游标卡尺等测算所挖掘样株的根幅、地径,扎根深度,主根、侧根长度,各级根系分支前后的直径,根系内部连接(两个分支点之间为内部连接)数量、外部连接(分支与分生组织之间为外部连接)数量、连接长度等指标。地上部及根系放入烘箱 105℃杀青 1 h,75℃烘干至恒重,测定地上、地下生物量,计算根冠比。

表 1 不同密度怪柳林基本概况

Table 1 Basic characteristics of *Tamarix chinensis* stand under different density shrubs

密度 Density	株高 Plant height/cm	东西冠幅 East-west crown/cm	南北冠幅 North-south crown/cm	盖度 Coverage/%	植物组成 Plant composition
低密度 Low density	156±11	180±25	175±12	60	怪柳,碱蓬,芦苇,鹅绒藤
中密度 Medium density	157±10	150±17	155±29	90	怪柳,碱蓬,盐地碱蓬,芦苇,鹅绒藤
高密度 High density	159±9	110±13	125±16	98	怪柳,碱蓬,盐地碱蓬,芦苇,鹅绒藤

### 1.3 土壤样品分析与测定

在柽柳样株附近采集土壤样品,每样方内采集根系集中分布层 0—40 cm 深度的土壤样品 3 份,风干后用于测定土壤盐碱参数。

采用烘干法,测定土壤含水量;采用环刀浸水法,测定土壤容重、孔隙度;利用电导率仪(水土比 5:1 浸提),测定土壤电导率;利用酸度计(水土比 5:1 浸提),测定土壤 pH。

### 1.4 理论分析方法

#### 1.4.1 拓扑指数

Bouma<sup>[18]</sup> 和 Fitter 等<sup>[19]</sup> 提出了鱼尾形分支和叉状分支两种根系拓扑结构极端类型,并且通过拓扑指数来反映不同植物根系的分支模式,拓扑指数

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

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, $TI=0.5$  时,根系为叉状分支。

#### 1.4.2 根冠异速生长关系

对不同密度柽柳地上生物量和根系生物量数据进行对数(以 10 为底)转换后使之符合正态分布,采用  $y = bx^a$ , 线性转换成  $\lg y = \lg b + a \lg x$ , 式中, $x$  和  $y$  表示 2 个特征参数, $b$  为性状关系的截距, $a$  为相关性的斜率,即异速生长参数或相对生长的指数,当  $a=1$  时,表示两者是等速关系;当  $a>1$  时,表示  $y$  的增加程度大于  $x$  的增加程度;当  $a<1$  时,表示  $y$  的增加程度小于  $x$  的增加程度。

### 1.5 数据处理与分析

使用 Excel 和 Origin 8.0 进行数据处理和绘图,采用 SPSS 16.0 统计分析软件对不同样地土壤水盐参数、根系指标进行单因素方差分析(one-way ANOVA),并对其进行 T 检验( $\alpha=0.05$ )。图表中数据为平均值±标准误。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同密度柽柳林的土壤水盐特征

由表 2 可知,中密度柽柳林土壤容重显著低于低、高密度柽柳林( $P<0.05$ )。中密度柽柳林土壤毛管孔隙度比低密度柽柳林提高 9.27%。不同密度柽柳林土壤含水量处于 21.20%—23.37% 之间,差异不显著( $P>0.05$ );电导率处于 624.33—1516.00  $\mu\text{S}/\text{cm}$  之间,低密度柽柳土壤电导率显著高于中、高密度( $P<0.05$ ),分别比低密度柽柳土壤电导率降低 40.04%、58.82%。这可能与不同密度柽柳林分布位置有关,低密度柽柳林距离海岸最近、地势较低,受到海水入侵等因素的影响较大;中密度林分虽距离海岸最远,但由于其靠近养殖池,盐水入渗等使其土壤含水量及电导率值较大。不同密度柽柳林土壤 pH 处于 8.67—8.92,中密度与低密度、高密度柽柳林 pH 值显著差异( $P<0.05$ )。

表 2 不同密度柽柳林土壤基本性质

Table 2 Basic soil properties of *Tamarix chinensis* stand under different density shrubs

密度 Density	土壤容重 Soil bulk density/ ( $\text{g}/\text{cm}^3$ )	土壤孔隙度 Soil porosity/%	土壤含水量 Soil moisture content/%	土壤电导率 Soil electrical conductivity/ ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ )	pH
低密度 Low density	1.32±0.06a	39.80±2.18b	23.37±0.70a	1516.00±167.14a	8.67±0.17b
中密度 Medium density	1.17±0.03b	43.49±1.64a	22.18±1.33a	909.00±309.37b	8.92±0.07a
高密度 High density	1.27±0.02a	41.23±2.78ab	21.20±0.37a	624.33±214.14b	8.70±0.03b

同列不同字母表示差异显著( $P<0.05$ )

### 2.2 不同密度柽柳根冠生物量

由表 3 可知,中密度、高密度柽柳单株地上生物量显著低于低密度,分别比低密度柽柳单株生物量降低

27.33%、34.00%,这可能与中、高密度柽柳林形成较大的种内竞争有关。不同密度柽柳林单株根系生物量处于 0.53—0.67 kg 之间,且差异不显著( $P>0.05$ )。不同密度柽柳根冠比均值表现为中密度>高密度>低密度,但高密度柽柳根冠比与中、低密度差异不显著( $P>0.05$ )。由图 1 可知,低密度下柽柳地上生物量与根系生物量回归方程的异速斜率与中、高密度下存在显著差异( $P<0.05$ ),低密度下柽柳根冠异速斜率  $a>1$ ,表明低密度下柽柳地上部的生长速度小于根系的增长速度,柽柳根系可获得更多的资源投入;中密度下柽柳根冠异速斜率  $a<1$ ,表明中密度下柽柳地上部生长速度大于根系的增长速率;高密度下柽柳根冠异速斜率  $a$  接近于 1,表明高密度下柽柳地上生物量与根系生物量存在等速生长关系,柽柳兼顾地上部与根系的生物量分配。

表 3 不同密度单株柽柳生物量及根冠比

Table 3 Biomass and root-shoot ratios of *Tamarix chinensis* under different density shrubs

密度 Density	地上生物量 Aboveground biomass/kg	根系生物量 Root biomass/kg	根冠比 Root-shoot ratio
低密度 Low density	1.50±0.35a	0.67±0.23a	0.44±0.05b
中密度 Medium density	1.09±0.14b	0.64±0.06a	0.59±0.05a
高密度 High density	0.99±0.11b	0.53±0.08a	0.53±0.02ab

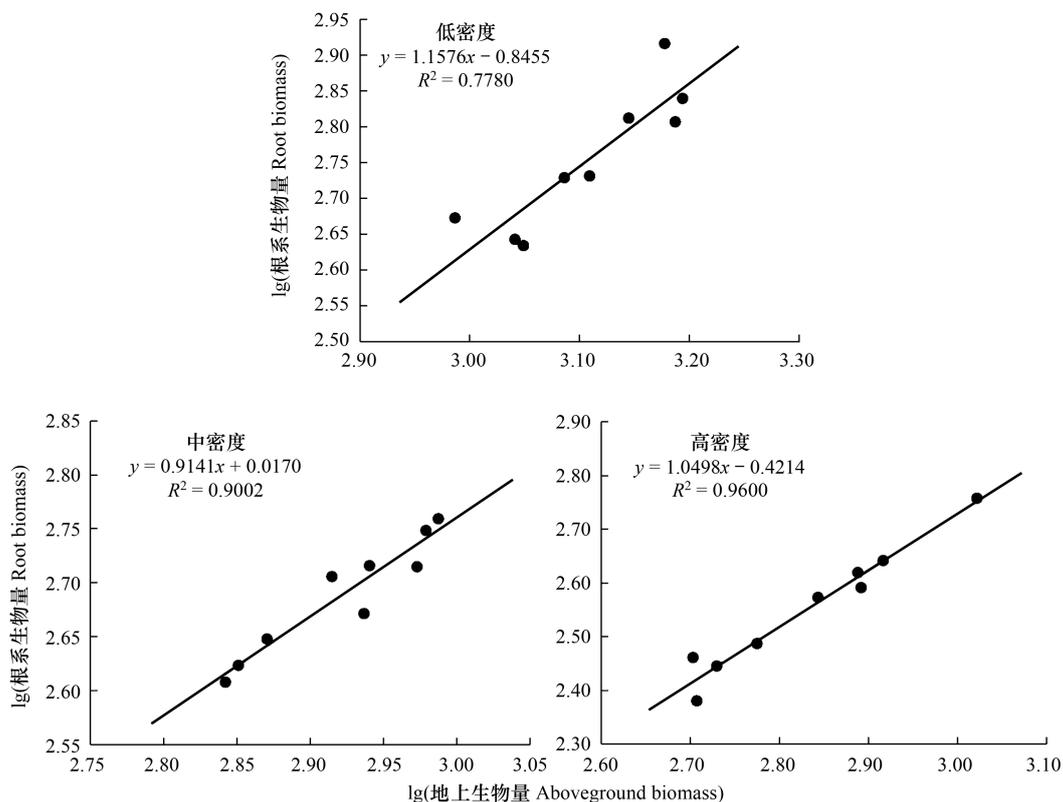


图 1 不同密度柽柳根系生物量、地上生物量异速生长关系

Fig.1 Allometric relationship between root and aboveground biomass of *Tamarix chinensis* under different density shrubs

### 2.3 不同密度柽柳根系的空间分布特征

由表 4 可知,不同密度柽柳根系分布水平幅远远大于垂直幅,根系分布趋于浅层化,表现出水平根型的特点。柽柳根系最大水平分布直径为 330.33—475.67 cm,是扎根深度的 6.04—8.71 倍。不同密度柽柳根系的根幅直径差异显著( $P<0.05$ ),低密度柽柳具有最为广阔的地表根系,根幅(东西×南北)达到 475.67 cm×423.00 cm。垂直方向上,林分密度对柽柳扎根深度及主根长影响显著( $P<0.05$ )。中密度、高密度柽柳根系

扎根深度显著高于低密度,分别是低密度柽柳扎根深度的 1.14、1.21 倍。低密度与高密度柽柳最大侧根长差异显著( $P<0.05$ ),但与中密度柽柳最大侧根长差异不显著( $P>0.05$ )。

表 4 不同密度柽柳林生长指标

Table 4 Growth indexes of *Tamarix chinensis* stand under different density shrubs

密度 Density	地径 Ground diameter/cm	东西根幅 East-west root width/cm	南北根幅 North-south root width/cm	扎根深度 Rooting depth/cm	主根长 Main root length/cm	最长侧根长 Longest lateral root length/cm
低密度 Low density	7.20±1.23a	475.67±61.50a	423.00±89.10a	54.67±4.16b	38.50±3.04b	342.67±61.33a
中密度 Medium density	6.00±0.66a	416.33±47.60b	397.00±32.75a	62.33±2.08a	47.60±2.00a	278.67±33.55ab
高密度 High density	6.58±0.89a	387.33±43.96b	330.33±37.50b	66.00±4.00a	46.83±5.83a	241.67±32.53b

## 2.4 不同密度柽柳根系拓扑指数与拓扑结构

根系拓扑指数反映了在不同环境下植物根系的分支模式<sup>[8]</sup>。由图 2 可知,柽柳根系拓扑指数(TI)均值表现为低密度<高密度<中密度,其中低密度柽柳根系拓扑指数最小,  $TI=0.62$ , 接近 0.5, 表明根系分支结构复杂, 根系分支接近叉状分支模式。中密度和高密度柽柳根系拓扑指数差异不显著( $P>0.05$ ), 拓扑指数分别为 0.86、0.81, 两者拓扑指数较大都接近 1, 根系分支结构较为简单, 趋向于鱼尾形分支模式。

## 2.5 不同密度柽柳根系连接长度

由图 3 可看出,不同密度柽柳根系的总长度和连接长度存在显著差异( $P<0.05$ ),并且随林分密度不同表现出不同的变化规律。中密度柽柳根系总长度最大,达 13.60 m,其次是高密度柽柳,根系总长度为 11.37 m,低密度最小。根系连接长度均值表现为低密度>高密度>中密度,与低密度柽柳根系连接长度相比,中密度、高密度柽柳分别下降 23.27%、12.36%。

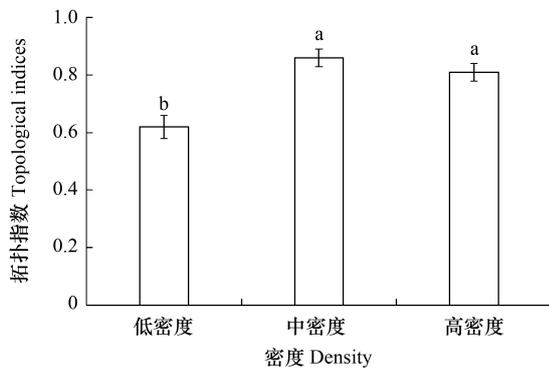


图 2 不同密度柽柳根系拓扑指数

Fig. 2 Topological index of root system of *Tamarix chinensis* under different density shrubs

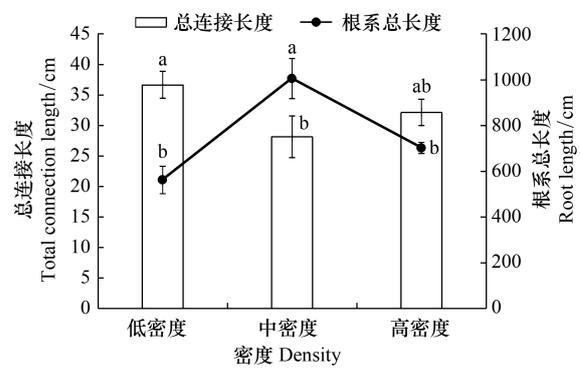


图 3 不同密度柽柳根系总长度和连接长度

Fig. 3 Total length and link length of root system of *Tamarix chinensis* under different density shrubs

## 2.6 柽柳根系指标与密度、土壤因子的相关性分析

柽柳地径与土壤 pH 呈显著负相关( $P<0.05$ ;表 5);南北根幅与林分密度呈极显著负相关( $P<0.01$ )、与土壤电导率呈显著正相关( $P<0.05$ );扎根深度与林分密度呈极显著正相关( $P<0.01$ ),与土壤含水量呈显著负相关( $P<0.05$ );最长侧根长与林分密度呈显著负相关,与土壤含水量呈显著正相关( $P<0.05$ );拓扑指数与林分密度呈显著正相关( $P<0.05$ ),与土壤容重、土壤电导率呈显著负相关( $P<0.05$ );根系连接长度与土壤容重呈极显著正相关( $P<0.01$ ),与土壤孔隙度呈显著负相关( $P<0.05$ )。各土壤因子间也具有一定的相关性,但林分密度与土壤容重、孔隙度无显著相关性,与土壤水分和电导率均呈显著负相关( $P<0.05$ )。

表 5 根系指标与林分密度、土壤因子的相关系数

Table 5 Correlation coefficient of root system index and shrubs density, soil factor

指标 Index	密度 Density	土壤容重 Soil bulk density	土壤孔隙度 Soil porosity	土壤含水量 Soil moisture content	土壤电导率 Soil electrical conductivity	pH
密度 Density	1					
土壤容重 Soil bulk density	-0.302	1				
土壤孔隙度 Soil porosity	0.214	-0.769 *	1			
土壤含水量 Soil moisture content	-0.751 *	0.360	-0.263	1		
电导率 Soil electrical conductivity	-0.882 **	0.488	-0.319	0.817 **	1	
pH	0.103	-0.530	0.422	0.165	-0.138	1
根冠比 Root-shoot ratio	0.544	0.059	-0.197	-0.226	-0.188	-0.302
地径 Ground diameter	-0.296	0.246	-0.414	0.171	0.315	-0.759 *
东西根幅 East-west root width	-0.657	0.488	-0.384	0.400	0.702 *	0.066
南北根幅 North-south root width	-0.827 **	0.014	0.194	0.371	0.702 *	-0.122
扎根深度 Rooting depth	0.829 **	-0.277	0.301	-0.696 *	-0.664	0.353
主根长 Main root length	0.654	-0.506	0.459	-0.493	-0.635	0.564
最长侧根长 Longest lateral root length	-0.718 *	0.482	-0.509	0.783 *	0.710 *	0.166
拓扑指数 Topological indices	0.715 *	-0.740 *	0.608	-0.606	-0.699 *	0.631
根系总长度 Total root length	0.247	-0.608	0.526	-0.451	-0.288	0.609
根系连接长度 Total link length	-0.458	0.859 **	-0.682 *	0.195	0.567	-0.541

\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ;  $n = 27$ 

### 3 讨论

#### 3.1 林分密度对柽柳根系生长及分布特征的影响

生物量根冠比是研究植物生物量<sup>[20]</sup>和碳储量<sup>[21]</sup>空间分布的重要参数,为适应外界环境表现出高度的可塑性,以达到资源的优化配置。树种、种群密度、林龄、微生境等都是影响根冠比的因子<sup>[22-23]</sup>。中密度、高密度下,柽柳根冠比较大,对根系生长的投入量更大,以保证对地下资源的吸收利用。低密度柽柳地上生物量及根系生物量显著高于中密度和高密度,高密度柽柳生物量最小。低密度柽柳生长空间较大,群落间遮阴现象弱,光照充足,且根系对地下水、矿质营养竞争少、获取量多,植株个体生长旺盛。高密度对植物生长的负面影响较大<sup>[24-25]</sup>。本研究中密度、高密度柽柳地上部分及根系生物量积累较低,这主要是由于种内个体间竞争激烈,林冠遮阴作用较强,且柽柳的耐荫性较弱<sup>[26]</sup>,柽柳获取光照、营养等资源较少,生长空间有限,导致柽柳生长受到一定限制,尤其是根系为获取资源可能竞争更大。而红葱(*Allium cepa* var. *proliferum*)单株地上部分生物量分配比例随密度的增大而增加<sup>[27]</sup>,与本研究结果相反,这可能与植物种类、生物特性和环境条件等因素有关。在低密度、中密度下,柽柳根系与地上部生物量表现为异速生长关系,但是根系与地上部的生物量积累速率表现出相反的关系,高密度下柽柳根冠异速生长斜率接近于1,可能是由于高密度下相邻植株间地上部存在遮阴现象,对光照竞争激烈,地下部根系间重叠较多,受到地上、地下资源的双重限制。因此,高密度下柽柳要兼顾地下根系空间拓展和地上植株获取光能资源的双重需求,以促进地上和地下同时生长。可见,同一种植物由于长期生活在不同的环境条件下,在资源分配等方面表现出趋异性,以此来扩展和适应不同的生长空间,达到充分利用资源和增强竞争力的目的。

植物对高密度的可塑性响应不仅涉及地上部与根系之间资源的重新分配,还包括有性生殖向营养生殖的转变和根系的调节<sup>[25]</sup>。本研究不同密度柽柳根系均以水平分布为主,根系分布水平幅远大于垂直幅,根系分布趋于浅层化,表现出典型的水平根型特点。土壤表层庞大的水平根系比垂直根系对于柽柳地上部分的支撑和固定作用更加有效,利于抵抗海风和海浪侵蚀等,同时水平根系可以提高植物的空间占有能力,增加植物的

营养空间<sup>[28]</sup>。研究表明,短尖藎草(*Carex brevicuspis*)最长根长随密度的增大而增加<sup>[25]</sup>。而中密度、高密度柽柳根幅以及最长侧根长显著小于低密度,且低密度柽柳林竞争区相邻植株的根系间没有重叠,中密度柽柳林根系间存在细微重叠,高密度柽柳林根系间重叠较大。这与杉木(*Cunninghamia lanceolata*)根系对不同密度的响应结果一致<sup>[29]</sup>。中密度、高密度下种内竞争激烈,为减少与邻株植物对资源的竞争,柽柳缩小了根系的分布范围,以减少根系支撑和传输系统的资源投入;而在低密度下种内竞争少,柽柳根系水平生长空间大,扩大根系水平分布可加强固持能力。这与高密度下垂穗披碱草根系呈“密集型”模式,低密度下呈“扩散型”模式的结果相一致<sup>[6]</sup>。中密度、高密度柽柳林,虽然缩小了水平根系的占有空间,但其采取增加扎根深度及主根长等方式扩大垂直分布的生长策略,弥补水平空间所受资源限制,以获取足够的水分及营养供给柽柳生长。

### 3.2 林分密度对柽柳根系构型的影响

拓扑结构不仅决定了根系的分布特征,而且对根系的营养吸收能力以及固定作用产生重要影响,可反映根系在不同生境条件下的觅养策略,尤其是侧根对养分的竞争能力<sup>[30]</sup>。Fitter 等<sup>[19]</sup>提出利用拓扑指数大小来反映根系构型,并将根系构型划分为鱼尾形分支和叉状分支两种极端模式。但由于植物生长特性、土壤养分、土壤机械阻力等因素的影响,实际根系构型介于鱼尾形分支和叉状分支两个模式之间。本研究发现不同密度柽柳根系的拓扑指数存在差异,拓扑指数与林分密度呈显著正相关,与土壤电导率呈显著负相关(表 5)。低密度柽柳林的根系拓扑指数小,接近 0.5,根系分支结构复杂,次级分支较多,根系分支接近叉状分支模式。低密度柽柳林相邻植株距离远,彼此间的竞争、抑制作用弱,柽柳生长空间大。同时柽柳根系生长也受其他微生境条件的影响,低密度柽柳林土壤容重大、孔隙度小(表 2),土壤相对密实,且距离海岸较近,土壤盐分高,受其影响土壤酶活力降低抑制微生物活性,土壤盐分抑制土壤营养物质的转化与积累,易导致土壤贫瘠<sup>[31]</sup>。低密度柽柳通过扩大根系分布范围、增加次级分支形成一种“扩散型”的网状结构,以加强根系在土层中的扩展能力,增加有效营养吸收空间以及固结能力,提高其在滨海滩涂逆境中的竞争力,黄河三角洲贝壳堤生境的柽柳也以叉状分支模式扩大根系觅养空间<sup>[30]</sup>。中密度柽柳拓扑指数较高,拓扑结构更趋向鱼尾形分支模式,次级分支少,结构简单,可有效改善土壤物理结构,进而提升土壤贮存、供应养分能力,达到降盐抑碱的效果<sup>[8]</sup>。

根系长度对根系在土层中的空间扩张和营养吸收能力具有重要影响,连接长度的增加是根系扩大空间分布、提高营养获取能力的重要策略之一<sup>[30]</sup>。不同密度柽柳根系总长度远远大于根系内部连接长度,柽柳外部连接长度大于内部连接长度,表明在黄河三角洲区域柽柳根系均呈现向外扩张的生长策略。这与喀斯特峰丛洼地<sup>[32]</sup>、塔克拉玛干沙漠地区<sup>[33]</sup>植物根系构型的研究结果一致,表明逆境条件下植物根系外部连接长度大于内部连接长度是根系生长的普遍策略。距海较近的低密度柽柳有足够的生长空间,但土壤紧实度和含盐量高,对于根系外部拓展存在一定阻碍,但此处生长的柽柳通过增加根系连接长度,使得根系在土层中扩展以增大柽柳的有效营养空间。

## 4 结论

林分密度可显著影响黄河三角洲泥质海岸带滨海滩涂柽柳的根系构型、生长及分布特征,随林分密度不同柽柳根系可采取不同的生长策略。中密度、高密度条件下,柽柳对根系的投入量更大,以保证对地下资源的吸收利用。低密度、中密度条件下柽柳根冠生长关系均表现为异速生长,高密度条件下为等速生长。不同密度柽柳根系生长都以水平分布为主,表现出典型的水平根型特点。低密度柽柳根系拓扑结构趋向于叉状分支,中密度、高密度柽柳拓扑结构趋向于鱼尾形分支。不同密度柽柳根系外部连接长度大于内部连接长度,在黄河三角洲区域柽柳根系均以向外扩张的生长策略为主。

### 参考文献 (References):

- [1] Shahzad Z, Amtmann A. Food for thought: how nutrients regulate root system architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 2017, 39: 80-87.

- [ 2 ] Dannowski M, Block A. Fractal geometry and root system structures of heterogeneous plant communities. *Plant and Soil*, 2005, 272(1/2):61-76.
- [ 3 ] Rogers E D, Benfey P N. Regulation of plant root system architecture: implications for crop advancement. *Current Opinion in Biotechnology*, 2015, 32:93-98.
- [ 4 ] Colchado-López J, Cervantes R C, Rosas U. A linear model to describe branching and allometry in root architecture. *Plants*, 2019, 8(7):218.
- [ 5 ] 李秉钧, 颜耀, 吴文景, 吴鹏飞, 邹显花, 马祥庆. 环境因子对植物根系及其构型的影响研究进展. *亚热带水土保持*, 2019, 31(3):41-45.
- [ 6 ] 李雪萍, 赵成章, 任悦, 张晶, 雷蕾. 尕斯库勒湖不同密度条件下垂穗披碱草根系分形结构. *生态学报*, 2018, 38(4):1176-1182.
- [ 7 ] 罗达, 史彦江, 宋锋惠, 李嘉诚. 盐胁迫对平欧杂种榛幼苗生长、光合荧光特性及根系构型的影响. *应用生态学报*, 2019, 30(10):3376-3384.
- [ 8 ] 单立山, 李毅, 任伟, 苏世平, 董秋莲, 耿东梅. 河西走廊中部两种荒漠植物根系构型特征. *应用生态学报*, 2013, 24(1):25-31.
- [ 9 ] 董聿森, 夏江宝, 陆兆华, 刘京涛, 宋爱云, 房颖. 莱州湾南岸高、中和低密度柽柳林地土壤理化特征. *湿地科学*, 2019, 17(4):470-477.
- [ 10 ] 张明娟, 刘茂松, 徐驰, 池婷, 洪超. 不同密度条件下芨芨草空间格局对环境胁迫的响应. *生态学报*, 2012, 32(2):595-604.
- [ 11 ] Japhet W, Zhou D W, Zhang H X, Zhang H X, Yu T. Evidence of phenotypic plasticity in the response of *Fagopyrum esculentum* to population density and sowing date. *Journal of Plant Biology*, 2009, 52(4):303-311.
- [ 12 ] 盛亚萍. 高寒山区燕麦和毛茛子根系分布特征及其对竞争响应研究[D]. 兰州:西北师范大学, 2012.
- [ 13 ] 夏江宝, 孔雪花, 陆兆华, 刘京涛, 韩瑞东, 朱金方. 滨海湿地不同密度柽柳林土壤调蓄水功能. *水科学进展*, 2012, 23(5):628-634.
- [ 14 ] 夏江宝, 陆兆华, 孔雪花, 刘京涛, 韩瑞东, 朱金方. 黄河三角洲湿地柽柳林生长动态对密度结构的响应特征. *湿地科学*, 2012, 10(3):332-338.
- [ 15 ] 宋香静, 李胜男, 韦玮, 郭嘉, 于一雷, 刘志伟. 黄河三角洲柽柳根系分布特征及其影响因素. *湿地科学*, 2017, 15(5):716-723.
- [ 16 ] Oppelt A L, Kurth W, Dzierzon H, Jentschke G, Godbold D L. Structure and fractal dimensions of root systems of four co-occurring fruit tree species from Botswana. *Annals of Forest Science*, 2000, 57(5/6):463-475.
- [ 17 ] Oppelt A L, Kurth W, Godbold D L. Contrasting rooting patterns of some arid-zone fruit tree species from Botswana-II. Coarse root distribution. *Agroforestry Systems*, 2005, 64(1):13-24.
- [ 18 ] Bouma T J, Nielsen K L, Van Hal J, Koutstaal B. Root system topology and diameter distribution of species from habitats differing in inundation frequency. *Functional Ecology*, 2001, 15(3):360-369.
- [ 19 ] Fitter A H, Stickland T R, Harvey M L, Wilson G W. Architectural analysis of plant root systems I. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytologist*, 1991, 11(3):375-382.
- [ 20 ] Fan J L, McConkey B, Wang H, Janzen H. Root distribution by depth for temperate agricultural crops. *Field Crops Research*, 2016, 189:68-74.
- [ 21 ] Franklin O, Cambui C A, Gruffman L, Palmroth S, Oren R, Näsholm T. The carbon bonus of organic nitrogen enhances nitrogen use efficiency of plants. *Plant, Cell & Environment*, 2017, 40(1):25-35.
- [ 22 ] Zhang H, Song T Q, Wang K L, Yang H, Yue Y M, Zeng Z X, Peng W X, Zeng F P. Influences of stand characteristics and environmental factors on forest biomass and root-shoot allocation in southwest China. *Ecological Engineering*, 2016, 91:7-15.
- [ 23 ] 邱明红, 杜尚嘉, 史丹妮, 岑选才, 吴海霞, 陈国德. 种植密度对鳄嘴花(*Clinacanthus nutans*)生长动态及生物量分配的影响研究. *中国野生植物资源*, 2018, 37(3):36-41.
- [ 24 ] Li F, Xie Y H, Liu Y Y, Tang Y, Chen X S, Deng Z M, Hu J Y, Liu N. Negative influence of burial stress on plant growth was ameliorated by increased plant density in *Polygonum hydropiper*. *Limnologia*, 2014, 45:33-37.
- [ 25 ] Li F, Xie Y H, Yang G S, Zhu L L, Hu C, Chen X S, Deng Z M. Interactive influence of water level, sediment heterogeneity, and plant density on the growth performance and root characteristics of *Carex brevicuspis*. *Limnologia*, 2017, 62:111-117.
- [ 26 ] 刘茂秀, 史军辉, 王新英, 史彦江. 微咸水灌溉下3种耐盐植物光合特性及水分利用效率比较研究. *西北林学院学报*, 2012, 27(2):6-12, 55-55.
- [ 27 ] 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.
- [ 28 ] 张宇清, 朱清科, 齐实, 张岩, 王冬梅. 梯田埂坎立地植物根系分布特征及其对土壤水分的影响. *生态学报*, 2005, 25(3):500-506.
- [ 29 ] Farooq T H, Wu W J, Tigabu M, Ma X Q, He Z M, Rashid M H U, Gilani M M, Wu P F. Growth, biomass production and root development of Chinese fir in relation to initial planting density. *Forests*, 2019, 10(3):236.
- [ 30 ] 赵艳云, 陆兆华, 夏江宝, 刘京涛. 黄河三角洲贝壳堤岛3种优势灌木的根系构型. *生态学报*, 2015, 35(6):1688-1695.
- [ 31 ] 谢文军, 张衍鹏, 张森, 李蕊, 武兰芳, 欧阳竹. 滨海盐渍化土壤理化性质与小麦生产间的关系. *土壤学报*, 2015, 52(2):461-466.
- [ 32 ] 苏樑, 杜虎, 王华, 曾履平, 宋同清, 彭晚霞, 陈莉, 张芳. 喀斯特峰丛洼地不同植被恢复阶段优势种根系构型特征. *西北植物学报*, 2018, 38(1):150-157.
- [ 33 ] 郭京衡, 曾凡江, 李尝君, 张波. 塔克拉玛干沙漠南缘三种防护林植物根系构型及其生态适应策略. *植物生态学报*, 2014, 38(1):36-44.