

DOI: 10.5846/stxb202012203234

崔家宝, 魏晨, 王宁, 曹建军. 高寒草地不同径级根形态对围封年限的响应. 生态学报, 2023, 43(8): 3327-3338.

Cui J B, Wei C, Wang N, Cao J J. The response of the root morphology under different diameter classes to grazing enclosure duration in alpine grassland. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(8): 3327-3338.

高寒草地不同径级根形态对围封年限的响应

崔家宝¹, 魏晨², 王宁¹, 曹建军^{1,*}

¹ 西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070

² 兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730000

摘要:以根径级表征根系形态结构,可以反映植物资源利用和生物量分配状况。研究高寒草地不同径级根形态,对了解地下碳分配、水分和养分吸收及生产力具有重要意义。围封被认为是防治草地退化的最有效措施之一,但目前有关围封年限对不同径级根形态影响的研究还极度缺乏,以致无法确定有利于根生态效益,即资源吸收利用能力最大化的围封年限。以位于青海省海北台站围封 5、13、22、39 a 的高寒草地为研究对象,季节性放牧草地为对照,探讨围封年限对不同径级根形态(包括根长、根表面积和根尖数)的影响。结果表明:在 0—15 cm 土层中,径级小于 0.5 mm 时,围封 13 a 的根尖数显著高于围封 5 a 的草地,其对应的生物量也最大;径级小于 0.6 mm 时,围封 13 a 的根长和根表面积均显著高于围封 5 a 和放牧草地,且其对应的生物量也达最大;径级大于 0.5 mm 时,各草地之间的根尖数均无差异;径级大于 0.6 mm 时,围封 39 a 的根长和根表面积均显著高于放牧草地,且其对应的生物量最大。在 15—30 cm 土层中,各径级下,围封 5 a 的根长、根表面积和根尖数均显著大于围封 39 a 和放牧草地,但其对应的生物量在围封 13 a 时达最大。土壤硝态氮、地下生物量是影响各径级根形态的主要因素。研究结果表明,研究区的根生态效益与围封年限有关,13 a 时的效果较好,更长时间的围封不再明显提高这一效益。

关键词:根长;根表面积;根尖数;围封年限;径级;高寒草地

The response of the root morphology under different diameter classes to grazing enclosure duration in alpine grassland

CUI Jiabao¹, WEI Chen², WANG Ning¹, CAO Jianjun^{1,*}

¹ College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

² College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract: The diameter class characterizes the morphological structure of the root system and reflects the state of resource use and biomass allocation. The study on root morphology at different diameter classes in alpine grasslands is important for understanding subsurface carbon allocation, water and nutrient uptake and productivity. Grazing enclosure (GE) was considered one of the most effective measures to combat grassland degradation. But there are few studies on the effects of GE duration on root morphology at different diameter classes, making it impossible to determine a suitable GE duration that can maximise the ecological benefits of roots such as the capacity of resource use. The root morphology patterns, including root length, root surface area, and the number of root tip of the 5, 13, 22, and 39 a enclosure were investigated in alpine grassland at the Haibei alpine meadow ecosystem research station in Qinghai Province, with nearby seasonal grazing grassland as a control. The results showed that at the 0—15 cm soil layer, the number of root tip under the 13 a GE was significantly higher than under the 5 a GE at a diameter class of less than 0.5 mm, and its corresponding biomass was the

基金项目:甘肃省自然科学基金重大项目(18JR4RA002);中国科学院内陆河流域生态水文重点实验室开放基金项目(KLEIRB-ZS-16-01);寒区旱区陆地表面过程及气候变化重点实验室开放基金项目(LPCC2018008)

收稿日期:2020-12-20; **网络出版日期:**2022-12-22

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

greatest. Root length and root surface area under the 13 a GE were significantly higher than under the 5 a GE and grazing grassland at a diameter class of less than 0.6 mm, and its corresponding biomass was also the greatest. However, at a diameter class of greater than 0.5 mm, there was no difference in the number of root tips among different grasslands. At a diameter class of greater than 0.6 mm, values of root length and root surface area under the 39 a GE were significantly higher than under seasonal grazing grassland, and its corresponding biomass also reached the greatest value. At the 15—30 cm soil layer, root length, root surface area and the number of root tip under the 5 a GE were significantly greater than under the 39 a GE and seasonal grazing grassland, but their corresponding diameter biomass reached maximum in the 13 a GE. The soil nitrate nitrogen and the below-ground biomass were the main factors affecting root morphology at each diameter level. The results from the study suggest that the root ecological benefit is related to the duration of GE and its value is relatively higher under the 13 a GE, with longer duration of GE no longer significantly increasing this benefit.

Key Words: root length; root surface area; root tips; grazing enclosure duration; diameter classes; alpine grassland

青藏高原作为世界第三极,其独一无二的地域条件使其成为地球上最敏感的生态系统,对气候变化和人类活动干扰的响应尤为突出^[1]。高寒草地是青藏高原特有的植被类型,在牧草供给、生物多样性保护、水源涵养和土壤碳、氮固持等方面具有重要作用^[2],也是发展区域经济、改善牧民生活和维护民族团结等的基础性资源^[3]。近年来,由于不合理的人类活动、气候变化和啮齿动物增加使草地出现了不同程度的退化^[4],其中过度放牧是影响草地群落结构和功能最严重的干扰类型之一^[5-6]。随家畜践踏和采食强度增加,地上生物量减少、物种丰富度和多样性降低、群落结构变化等,严重阻碍了草地畜牧业的健康发展^[7-11]。2003年,为了防止高寒草地进一步退化并恢复已受损生态系统的功能,围栏封育成为该区域生态恢复的主要措施之一^[11-13]。

根系是关联生态系统地上与地下过程的中介^[14],是土壤资源的直接利用者和植物生产量的重要贡献者,其形态格局决定植被与土壤环境之间作用面积的大小,直接影响根系对土壤养分和水分的吸收,进而影响植物地上部分的生长和生态功能的发挥^[14-16]。根形态可塑性是植物应对环境变化的一种响应机制^[17],其中根长、根表面积和根尖是决定根系养分吸收范围、吸收强度的重要指标^[18-19],而根系径级(按直径大小划分)通过影响土壤机械组成和土壤理化性质^[20-21],进而对根形态产生影响。研究表明,放牧系统中,植物主要通过改变根系分布和功能群组成,如增加径级根长比、表面积比和体积比,或单一化功能群类型等来适应放牧压力^[22-25]。

与放牧相比,围封消除了生物量移除、粪便散布和践踏等效应^[26-28],因此其对根形态的影响与放牧不同。然而,由于地下根系的难获得性和高成本等特点^[14,28-29],有关围封对根形态影响的研究还鲜见报道,限制了对草地恢复过程、状态和健康的评估。基于此,以青海省海北台站围封5 a、13 a、22 a和39 a的草地为例,并以季节性放牧作为对照,探讨围封对不同径级根系参数(如根长、根表面积、根尖数)的影响,旨在阐明根形态对围封年限的响应特征,以揭示高寒草地恢复的最佳围封年限,进而为高寒草地的生态恢复和管理提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于青海省海北高寒草甸生态系统国家野外科学观测站(海北台站)(37°37'N, 101°19'E)。该台站地处青藏高原东北隅的祁连山谷地,平均海拔为3280 m,属典型的高原大陆性气候,无明显的四季之分。年平均气温-1.7℃,年降水量426—860 mm,其中80%分布于5—9月^[30-31]。优势种为垂穗披碱草、紫羊茅、异针茅、鹅绒和早熟禾等^[10]。土壤类型为发育年轻的寒冻雏形土。

1.2 研究方法

2018 年 9 月,选取了台站内围封年限分别为 5、13、22、39 a 的高寒草地(围封试验地)为研究对象,并以距离台站 50 m 左右的季节性放牧草地作为对照。不同草地内,随机选取 3 个样地(10 m×10 m)(为减少边缘效应,每一样地距离围栏至少 3 m),每个样地内沿对角线布设 3 个样方(0.5 m×0.5 m),用直径为 70 mm 的根钻分层(0—15 cm、15—30 cm)钻取根系,带回实验室处理。不同土层土壤样品分别来自与其对应的根钻土样,使用标准实验方法,分别对两个土层样品的理化性质进行了分析(表 1)。围封 5、13、22、39 a 和放牧草地的地上生物量分别为 404.91、382.74、280.50、278.54、226.61 g/m²[10],各草地优势种及物种数如表 2 所示。

表 1 围封 5、13、22、39 a 和季节性放牧的土壤理化性质 [32]

Table 1 The soil physiological properties of the grazing enclosure 5, 13, 22, 39 a and seasonal grazing

0—15 cm 土层 0—15 cm soil layer							
围封 5 a 5 a GE	44.93±1.91a	60.67±4.19a	6.16±0.32a	0.36±0.07a	7.71±0.05ab	0.32±0.02a	16.97±2.48ac
围封 13 a 13 a GE	51.35±1.43b	64.10±2.22ab	6.26±0.21a	0.57±0.07b	7.73±0.04ab	0.32±0.02b	11.50±1.09ab
围封 22 a 22 a GE	58.66±4.61c	62.51±3.37a	5.61±0.55a	0.50±0.07ab	7.70±0.12ab	0.33±0.02a	15.27±1.53ac
围封 39 a 39 a GE	49.19±5.04ab	58.16±9.54a	5.92±0.89a	0.41±0.07ab	7.81±0.03a	0.33±0.02a	7.15±0.77b
放牧草地 Grazing grassland	60.90±12.20c	74.54±6.84b	7.74±2.01b	0.49±0.07ab	7.66±0.07b	0.50±0.04c	23.10±4.46c
15—30 cm 土层 15—30 cm soil layer							
围封 5 a 5 a GE	42.73±0.71a	53.03±1.86a	5.48±0.14a	0.22±0.08a	7.76±0.06a	0.26±0.01a	9.24±1.56ac
围封 13 a 13 a GE	37.85±0.54a	36.43±1.99b	3.73±0.09b	0.48±0.07b	7.84±0.05ab	0.17±0.01b	3.96±0.60b
围封 22 a 22 a GE	41.22±1.74a	41.00±1.65b	4.12±0.11b	0.53±0.05b	7.85±0.08b	0.23±0.01c	6.14±0.96ab
围封 39 a 39 a GE	37.83±0.67a	36.11±1.22b	4.08±0.12b	0.47±0.05b	7.97±0.06c	0.22±0.01c	4.03±0.67b
放牧草地 Grazing grassland	49.08±4.14b	36.11±1.22a	5.34±0.51a	0.49±0.08b	7.84±0.12ab	0.31±0.02a	10.21±1.18c
0—30 cm 土层 0—30 cm soil layer							
围封 5 a 5 a GE	43.83±0.48a	56.85±1.13ac	5.82±0.09a	0.29±0.06a	7.74±0.02a	0.29±0.02a	13.11±1.89a
围封 13 a 13 a GE	44.60±0.85ab	50.27±1.25ab	4.99±0.08b	0.52±0.06b	7.78±0.04a	0.22±0.02b	7.73±0.63bc
围封 22 a 22 a GE	49.94±1.34bc	51.76±2.33ab	4.87±0.10b	0.52±0.05b	7.78±0.03a	0.28±0.03a	10.70±1.06ab
围封 39 a 39 a GE	43.51±0.87a	47.13±1.69b	5.00±0.15b	0.44±0.05b	7.90±0.02b	0.28±0.05a	5.59±0.55c
放牧草地 Grazing grassland	54.99±4.05c	63.70±5.42c	6.54±0.57a	0.49±0.05b	7.75±0.05a	0.40±0.08c	16.66±2.66a

GE:围封 Grazing enclosure;SWC:土壤含水量 Soil water content;SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon;STN:土壤全氮 Soil total nitrogen;STP:土壤全磷 Soil total phosphorus;SAN:土壤碱解氮 Soil available nitrogen;SNN:土壤硝态氮 Soil nitrate nitrogen;同列不同小写字母代表围封年限间的差异显著($P<0.05$)

1.3 根系指标测定

根系在自来水下缓慢冲洗,去除粘附在其表面的土壤颗粒和植物残体后,置于透明塑料根盘内,在 300 dpi 分辨率下扫描(Epson 扫描仪,型号 10000XLP Pro,加拿大)获取根系图像。在 0.1 mm 径级间隔水平下,

利用 WinRhizoPro 软件对根系图像进行分析,以获得根长、根表面积、根尖数和根体积等指标^[33]。将扫描后的根系样品置入 80℃ 烘箱中烘干至恒重,称量并记录干重(详见文献^[32])。在前期根系生物量处理中,由于没有考虑径级分类问题,现采用如下公式计算不同径级分别对应的根系生物量:

$$\text{平均根密度}(\text{g}/\text{cm}^3) = \frac{\text{各样方各土层根干重}(\text{g})}{\text{相应样方和土层总根体积}(\text{cm}^3)} \quad (1)$$

$$\text{各径级根系生物量}(\text{g}/\text{m}^2) = \frac{\text{平均根密度}(\text{g}/\text{cm}^3) \times \text{各径级根体积}(\text{cm}^3)}{\text{根钻底面积}(\text{m}^2)} \quad (2)$$

表 2 围封草地和放牧草地的优势种及物种数^[10]

Table 2 Dominant species and the number of species at the sampling sites with grazing and grazing enclosure duration^[10]

	优势种 Dominant species	物种数 Number of species
围封 5 a 5 a GE	垂穗披碱草 (<i>Elymus nutans</i> Griseb)、紫羊茅 (<i>Festuca rubra</i> L.)、异针茅 (<i>Stipa aliena</i> Keng)、香薷 (<i>Elsholtzia ciliata</i> (Thunb.) Hyl.)	11
围封 13 a 13 a GE	垂穗披碱草 (<i>Elymus nutans</i> Griseb)、紫羊茅 (<i>Festuca rubra</i> L.)、异针茅 (<i>Stipa aliena</i> Keng)、早熟禾 (<i>Poa annua</i> L.)、发草 (<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) P. Beauv)、鹅绒 (<i>Potentilla ansrina</i>)	17
围封 22 a 22 a GE	垂穗披碱草 (<i>Elymus nutans</i> Griseb)、紫羊茅 (<i>Festuca rubra</i> L.)、异针茅 (<i>Stipa aliena</i> Keng)、棘参 (<i>Oplopanax elatus</i> (Nakai) Nakai)	11
围封 39 a 39 a GE	垂穗披碱草 (<i>Elymus nutans</i> Griseb)、紫羊茅 (<i>Festuca rubra</i> L.)、异针茅 (<i>Stipa aliena</i> Keng)、棘参 (<i>Oplopanax elatus</i> (Nakai) Nakai)、早熟禾 (<i>Poa annua</i> L.)	9
放牧草地 Grazing grassland	垂穗披碱草 (<i>Elymus nutans</i> Griseb)、恰草 (<i>Koeleria pyramidata</i> (Lam.) P. Beauv)、秦艽 (<i>Gentiana macrophylla</i> Pall.)、鹅绒 (<i>Potentilla ansrina</i>)	18

本研究中,分别根据根长、根表面积和根尖数对根系径级进行聚类分析。在此基础上,根据 Reinhardt 和 Miller^[34] 的分类标准,将不同径级分为两类:细根(径级<0.6 mm)和粗根(>0.6 mm)。

1.4 数据处理

采用 SPSS 22.0 软件对数据进行统计分析。单因素方差分析法和最小显著差异法(LSD)用于比较不同围封年限间的土壤养分差异。运用 Pearson 相关分析方法研究土壤养分与不同径级根形态的关系。双因素方差分析方法用于分析土层和围封年限对根形态的交互作用。在 0.1 mm 径级间隔水平下,采用系统聚类分析对根长、根表面积、根尖数进行分类。图表中数据均经正态化处理,以平均数±标准差形式呈现,显著性水平为 $P < 0.05$ 。采用 Origin 9.0 软件作图。

2 结果与分析

2.1 不同径级对应的根长、根表面积和根尖数

聚类分析结果显示:径级 0.1—0.3 mm, 0.3—0.5 mm, 0—0.1 mm 和 0.5—0.6 mm, >0.6 mm 对应的根长分别为 587.1555—2965.0086 cm, 631.8411—3601.4681 cm, 127.8769—1043.0785 cm 和 9.7707—62.1817 cm; 径级 0.2—0.5 mm, 0.1—0.2 mm 和 0.5—0.6 mm, 0—0.1 mm 和 >0.6 mm 对应的根表面积分别为 70.0602—397.8392 cm², 23.6722—173.1528 cm² 和 2.5234—16.6900 cm²; 径级 0.1—0.4 mm, 0—0.1 mm, 0.4—0.5 mm 和 >0.5 mm 对应的根尖数分为 4901—25585 个/m³, 1642—12671 个/m³ 和 74—516 个/m³。

2.2 不同径级根长和相应生物量随围封年限的变化

在 0—15 cm 土层中,径级小于 0.6 mm 时,围封 13 a 的根长显著大于围封 5 a 和放牧草地的根长;径级大于 0.6 mm 时,各围封年限的根长均大于放牧草地的根长(图 1)。该土层中,根系生物量主要由径级小于 0.6 mm 的细根构成,且围封 13 a 根系生物量显著高于放牧草地同一径级的生物量;径级大于 0.6 mm 时,围封 39 a 根系生物量显著高于放牧草地同一径级的生物量,但与其它围封年限无差异(表 3)。

表 3 不同径级根系生物量随围封年限的变化
Table 3 Variation in root biomass of different diameter class with the duration of grazing enclosure

0—15 cm 土层 0—15 cm soil layer	L0.1—0.3/mm	L0.3—0.5/mm	L0—0.1 和 0.5—0.6/mm	L>0.6/mm	SA0.2—0.5/mm	SA0.1—0.2 和 0.5—0.6/mm	SA0—0.1 和 >0.6/mm	T0.1—0.4/mm	T0—0.1 和 0.4—0.5/mm	T>0.5/mm
围封 5 a 5 a GE	41.43±18.83b	127.57±65.60ab	38.63±22.49ab	92.00±49.09ab	157.04±78.08ab	49.38±27.44 bc	93.20±49.70ab	110.39±51.01ab	59.80±33.64 bc	129.43±70.49b
围封 13 a 13 a GE	61.82±24.99a	198.27±88.85a	62.84±32.61a	135.05±83.98a	241.59±105.08a	79.37±39.92ab	137.02±84.79ab	161.95±65.88a	100.10±48.65a	195.92±114.19ab
围封 22 a 22 a GE	54.19±20.56ab	173.08±88.24a	57.94±28.84a	124.08±63.68a	210.56±102.75a	72.84±34.05ab	125.88±64.31ab	139.45±62.52a	89.63±46.17ab	180.20±90.50ab
围封 39 a 39 a GE	58.65±13.60a	193.64±92.28a	69.03±34.70a	155.70±76.15a	234.28±100.58a	85.00±37.60a	157.74±76.43a	152.90±52.60a	101.43±53.56a	222.69±106.61a
放牧草地 Grazing grassland	34.17±17.15b	87.19±34.80b	23.85±10.63b	70.10±53.83b	111.54±45.88b	32.61±15.15 c	71.16±54.55b	84.20±36.63b	38.21±15.52 c	92.89±62.65b
15—30 cm 土层 15—30 cm soil layer										
围封 5 a 5 a GE	9.48±3.36ab	23.40±8.71ab	5.88±2.80ab	12.36±7.67a	30.45±11.22ab	8.11±3.59ab	12.57±7.75a	22.91±8.14a	10.18±4.09ab	18.04±10.13a
围封 13 a 13 a GE	13.27±5.21a	34.18±12.84a	9.37±5.88a	22.41±28.87a	43.92±16.34a	12.55±7.47a	22.75±29.13a	32.97±11.81a	14.82±6.74a	31.43±34.28a
围封 22 a 22 a GE	11.84±5.69ab	30.56±15.01ab	8.60±4.12a	20.96±10.67a	39.09±19.05a	11.60±5.51a	21.27±10.80a	28.75±13.86a	13.96±6.89a	29.25±14.31a
围封 39 a 39 a GE	11.72±16.04ab	30.00±35.08ab	7.34±7.81ab	19.25±24.89a	38.70±46.95ab	10.09±11.55ab	19.52±25.26a	29.23±37.96a	12.77±13.54ab	26.32±32.28a
放牧草地 Grazing grassland	6.84±5.35b	15.76±13.61b	4.07±3.40b	19.40±21.61a	20.68±17.47b	5.81±4.67b	19.59±21.70a	16.26±13.25a	6.53±5.70b	23.28±24.52a

L: 根长 Root length; SA: 根表面积 Root surface area; T: 根尖数 Root tips; 同列不同小写字母代表围封年限间的差异显著 ($P<0.05$)

在 15—30 cm 土层中,围封 5 a 不同径级的根长显著大于围封 39 a 和放牧草地的根长(图 1);围封 13 a 除径级大于 0.6 mm 的根系生物量与放牧草地的无差异外,其余径级的根系生物量均显著大于其他围封年限草地(表 3)。

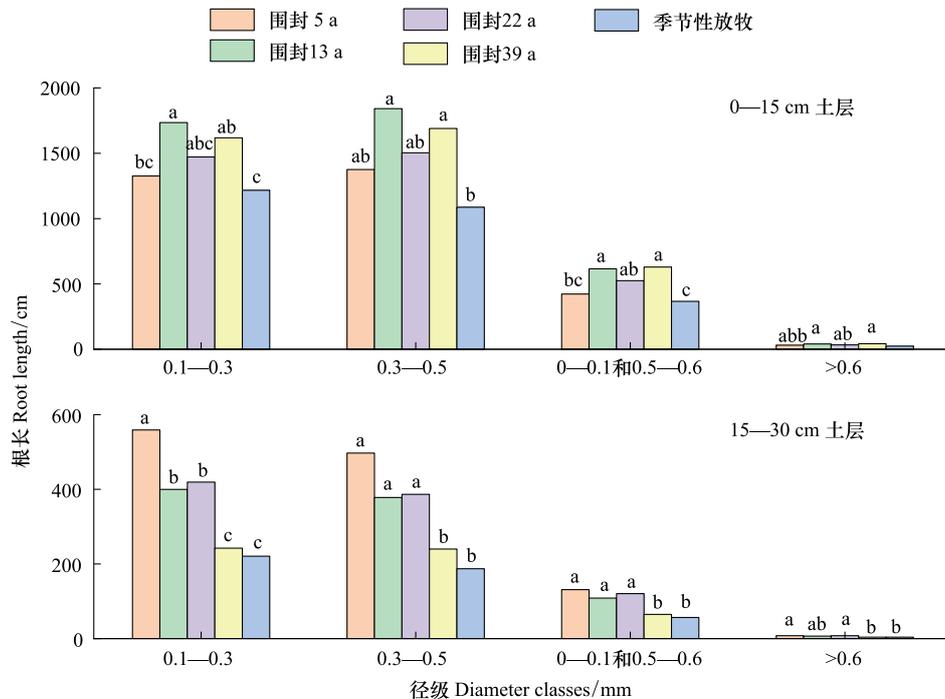


图 1 不同径级、不同土层根长随围封年限的变化

Fig.1 The root length of different diameter classes and soil layers under various durations of grazing exclusion

不同小写字母代表围封年限间的差异显著($P < 0.05$)

2.3 不同径级根表面积和相应生物量随围封年限的变化

在 0—15 cm 土层中,围封 13 a 和 39 a 不同径级根表面积均显著大于围封 5 a 和放牧草地的各径级根表面积(图 2)。该土层中,根系生物量主要以径级小于 0.6 mm 的细根为主,其中围封 13 a 的根系生物量显著高于放牧草地同一径级的生物量,但与其他围封年限无差异;围封 39 a 径级大于 0.6 mm 的根系生物量显著高于放牧草地的相应径级的根系生物量,但与其他围封年限无差异(表 3)。

在 15—30 cm 土层中,围封 5 a 各径级的根表面积最大,且显著大于围封 39 a 和放牧草地的根表面积(图 2)。围封 13 a 各径级相应的生物量均最大,但除了径级大于 0.6 mm 的根系生物量与放牧草地的无差异外,其余径级的生物量显著大于放牧草地(表 3)。

2.4 不同径级根尖数和相应生物量随围封年限的变化

在 0—15 cm 土层中,径级小于 0.5 mm 时,围封 13 a 的根尖数显著大于围封 5 a 的根尖数;径级大于 0.5 mm 时,各围封年限之间及各围封年限与放牧草地之间的根尖数均无差异(图 3)。该土层中,根系生物量主要集中于径级小于 0.5 mm 的细根中,且围封 13 a 径级小于 0.5 mm 的根系生物量显著高于放牧草地同一径级的生物量,但与其它围封年限无差异;径级大于 0.5 mm 时,围封 39 a 的根系生物量显著高于围封 5 a 和放牧草地同一径级的生物量,但与其它围封年限无差异(表 3)。

在 15—30 cm 土层中,围封 5 a 时,各径级的根尖数显著高于围封 39 a 和放牧草地的根尖数(图 3);围封 13 a 不同径级对应的生物量均最大,但除 0—0.1 mm 和 0.4—0.5 mm 径级下与放牧草地的存在显著差异外,其余径级的生物量与围封 5 a、22 a、39 a 和放牧草地的均无差异(表 3)。

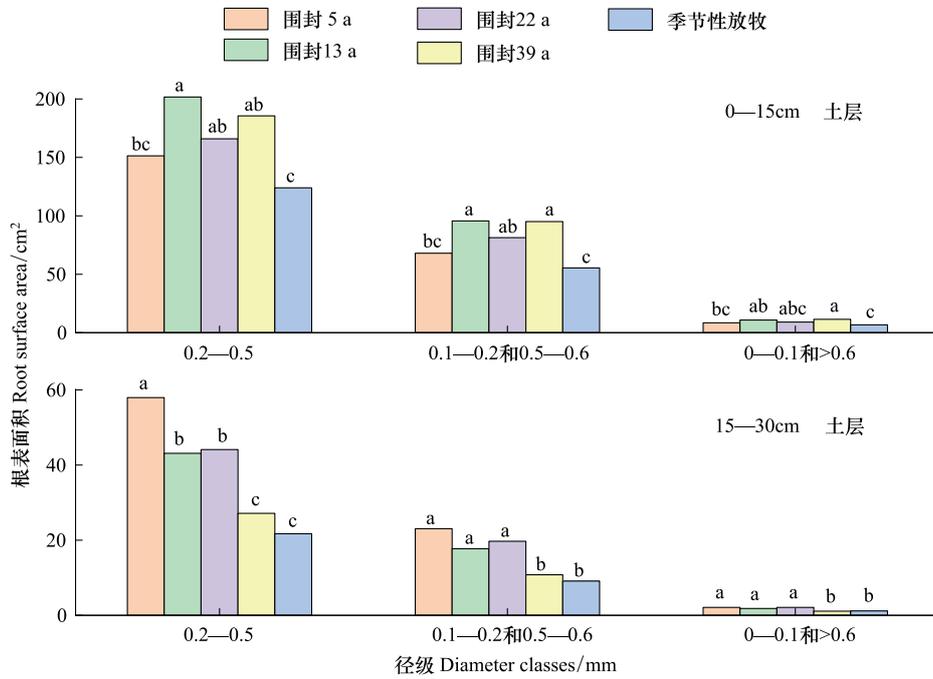


图 2 不同径级、不同土层根表面积随围封年限的变化

Fig.2 The root surface area of different diameter classes and soil layers under various durations of grazing exclusion

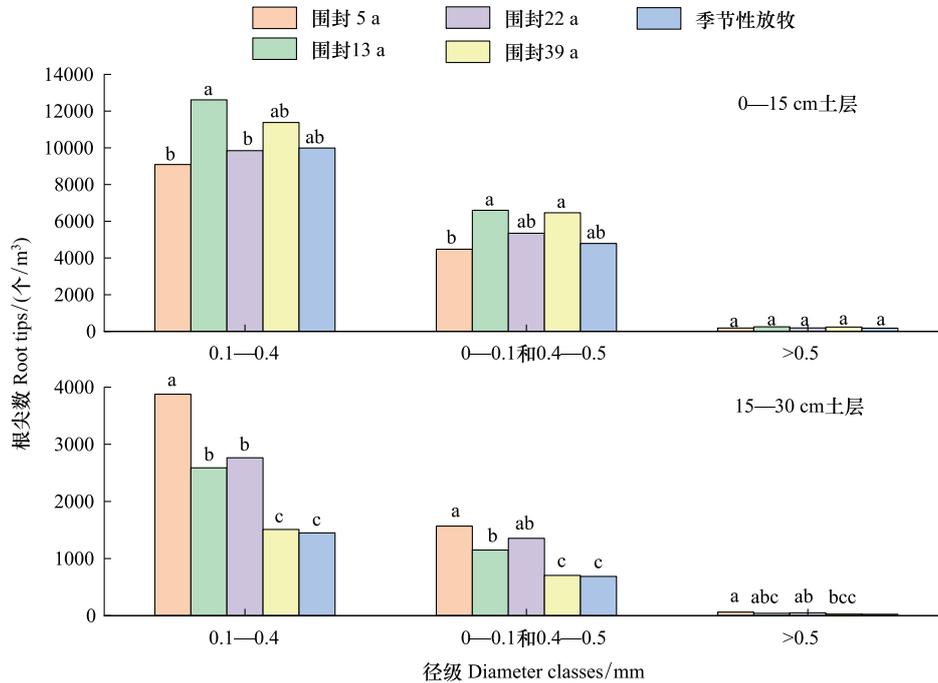


图 3 不同径级、不同土层根尖数随围封年限的变化

Fig.3 The root tips of different diameter classes and soil layers under various durations of grazing exclusion

2.5 根形态与地上、地下生物量及土壤养分的关系

由表 4 可知,除土壤硝态氮外,土壤水分、pH、有机碳、全氮、全磷和碱解氮及地上生物量和物种数与根长、根表面积、根尖数均不相关。硝态氮除了与径级为 0.1—0.4 mm 和>0.5 mm 的根尖数不相关外,与其它径

级的根形态(根长、根表面积、根尖数)均显著负相关;地下生物量与不同径级的根长、根表面积、根尖数呈显著正相关关系。

表 4 根形态与土壤养分(0—30 cm)的相关关系
Table 4 The relationship of root morphology and soil nutrients(0—30 cm)

	SWC/%	pH	SOC/ (g/kg)	STN/ (g/kg)	STP/ (g/kg)	AGB/ (g/m ²)	BGB/ (g/m ²)	SAN/ (g/kg)	SNN/ (mg/kg)	物种数 Number of species
L0.1—0.3/mm	0.081	-0.004	-0.015	-0.034	-0.041	0.105	0.761 **	-0.071	-0.258	-0.155
L0.3—0.5/mm	-0.112	0.105	-0.187	-0.198	-0.027	0.156	0.883 **	-0.202	-0.312 **	-0.174
L0—0.1 和 0.5—0.6/mm	0.07	0.098	-0.086	-0.112	0.035	0.041	0.866 **	-0.122	-0.385 **	-0.258
L>0.6/mm	0.014	0.091	-0.086	-0.1	-0.011	0.085	0.919 **	-0.106	-0.336 *	-0.258
SA0.2—0.5/mm	-0.08	0.084	-0.158	-0.17	-0.034	0.153	0.868 **	-0.182	-0.304 *	-0.171
SA0.1—0.2 和 0.5—0.6/mm	0.001	0.108	-0.135	-0.159	0.013	0.090	0.894 **	-0.166	-0.367 *	-0.255
SA0—0.1 和 >0.6/mm	0.064	0.067	-0.043	-0.057	-0.005	0.057	0.902 **	-0.066	-0.323 *	-0.247
T0.1—0.4/mm	0.13	0.032	0.023	-0.001	0.001	0.030	0.728 **	-0.011	-0.241	-0.038
T0—0.1 和 0.4—0.5/mm	0.163	0.069	0.005	0.048	0.048	-0.018	0.797 **	-0.021	-0.327 *	-0.145
T>0.5/mm	-0.03	0.157	-0.133	0.038	0.038	0.050	0.838 **	-0.092	-0.290	-0.101

AGB:地上生物量 Above ground biomass; BGB:地下生物量 Below ground biomass; ** 在 0.01 水平(双侧)上显著相关, * 在 0.05 水平(双侧)上显著相关

3 讨论

3.1 根长、根表面积和根尖数对土壤深度的响应

径级是根系的重要结构特征,不同径级根系所反映的植物生理功能也不同。粗根一般承载着运输水分和储存养分的功能(本文根尖数对应径级中,由于 0.5—0.6 mm 径级的占比较少(3.40%),故仍将径级>0.5 mm 的根系视为粗根),而细根主要以吸收水分和养分为主^[35]。根长、根表面积和根尖数是衡量根系质量的重要指标,决定植物的生长状况和资源利用效率^[36—37]。植物根系长短体现了根系在土壤中的伸展空间、发育状况、吸收能力及其对干旱的耐受性^[38]。根系表面积可以判断各种植物根系构型对环境的适应性优劣^[39]。通常,根系表面积越大,与土壤的接触面积越大,对养分、水分的吸收和固土能力越强^[40]。根尖数反映了侧根的发育情况,土壤中的根尖数越多,意味着其所占据的土壤空间越大,根系吸收资源的能力越强,越有利于植物功能代谢和固土保水^[41—42]。根系生物量能更直观地反映植物获取水分和养分的能力,其在土壤中的垂直分布格局具有重要的生态指示功能^[43]。

在本研究中,不同径级的根长、根表面积、根尖数和根系生物量均随土层深度的增加呈减少趋势(图 1—3,表 3),与多数研究结果一致^[44—46]。这主要因为:随土壤深度的增加,土壤颗粒变大,不利于根系呼吸和其对营养物质的吸收^[47],从而使根系主要分布在浅层土壤^[48—51]。这表明根系具有较强的可塑性^[52],可通过调整自身直径、形态及空间构型等最大限度地获取土壤养分资源^[53],是根系适应土壤空间异质性的—种策略。

3.2 根长、根表面积和根尖数对围封年限的响应

在 0—15 cm 土层中,各径级根长、根表面积、根尖数随围封年限增加呈非线性变化趋势(图 1—3),说明影响根形态的因素较为复杂,有待进一步研究。在细根中,围封 13 a 的根长、根表面积、根尖数(图 1—3)及其相应的根系生物量均最大(表 3)。造成这一结果的原因是:围封 13 a 草地中生物量较大的垂穗披碱草占绝对优势^[10],植物为维持其生长必须持有一定的细根生物量^[54],以获取更多的资源满足其生长需求^[55]。在粗根中,与放牧和围封 5 a 草地相比,围封 39 a 的根长和根表面积均显著增加(图 1—2)。这一方面因为,与围封草地相比,放牧草地因动物的啃食和践踏,导致输入根系的能量减少,根系统不发达。同时,植株通过消

耗根部贮藏的能量以供地上部分的再生和分蘖,造成根系生物量减少^[56](表 3);另一方面,围封 39 a 的根系生物量较大^[32],需要通过增加粗根(表 3)运输土壤中的水分和养分用于侧根生长^[57-61],以维持地上和地下生物量之间的平衡^[62]。该结果再次说明,植物根系可通过调节直径的大小适应环境的变化^[63-65]。

在 15—30 cm 土层中,围封 5 a 的各径级根长、根表面积和根尖数均显著高于围封 39 a 和放牧草地,但与其它围封草地差异不明显(图 1—3)。因为在围封时间较短时,种内竞争激烈^[66],根系向深层土壤伸长、分蘖,以促进根系对深层土壤养分和水分的吸收;同时,植物通过增加根表面积来提高固定土壤的能力,以占据更有利的生态位^[67],保证植物在围封初期的成功建植和发展^[44,68]。各径级生物量均在围封 13 a 时达到最大,这表明围封到达一定年限后,随土壤环境变化,植被可通过调整根系径级获取深层土壤资源^[69],以促进根系发育和生物量积累。另外,如上所述,围封 13 a 时的地上生物量较大,为支撑其生长,促使植物向该土层中分配更多的资源。

3.3 影响不同径级根形态的因素

不同根系径级可将根形态、结构和生物量结合起来,有助于了解高寒草地的生态适应性^[70]。李非凡等^[71]通过对粤北红锥人工林和次生林根系形态特征及生物量的研究发现,土壤碳、氮含量越高,人工林的根长密度和根面积密度越大,而土壤磷含量越高,次生林的根长密度和根面积密度越小。谌芸等^[72]通过研究紫色土区不同径级根系特征与培肥效应发现,土壤碱解氮和有效磷分别与根长密度和根表面积密度呈显著正相关关系。本研究中,除土壤硝态氮外,各径级的根长、根表面积、根尖数与土壤养分均无相关关系(表 4)。根形态与土壤养分(除硝态氮外)无关的原因,可能与碳水化合物的重新分配和内源激素调节有关。因为根系可对营养条件的变化做出响应,将信号迅速传递到地上部分,通过促进生长素的合成,调节其营养生长过程,而对根形态的影响较小^[73-75]。物种数、地上生物量也与各径级根形态不相关,与 Hodge^[76]的研究结果一致,说明根形态主要由地下生物量调控。地下生物量与各径级根形态指标显著正相关(表 4),与 Jarvi 和 Burton^[77]的研究结果相似。这一方面说明根系生物量的积累有利于根尖数、根长和根表面积的增加^[41];另一方面说明根系生物量在粗根和细根间均衡分配,这是植物生活史策略的一个重要维度,体现植物对环境变化的适应能力^[78-80]。

土壤硝态氮含量与大部分径级的根长、根表面积和根尖数呈显著负相关关系,说明根形态的正向变化主要以消耗硝态氮为代价。作为信号分子,硝态氮可通过调节相关基因的表达,影响植物的生长和发育,而根系通过硝态氮转运蛋白基因和侧根发育基因的表达,对生长介质中的硝态氮信号进行响应,从而提高植物根系对硝态氮的吸收和利用^[81]。同时,由于根际微生物发育旺盛及不同植物间的生态位互补作用,提高土壤养分的有效性和可利用性,进而使硝态氮减少^[82-83]。

3.4 土层和围封年限及交互作用对根系形态格局的影响

围封通过排除取食作用提高植物地上生产力,增加输入根系的有机物量,引起根形态的变化^[84]。地下土壤养分资源具有明显的时空异质性,而不同根形态对这一异质性的响应强度存在差异^[85-86]。由表 5 可知,围封年限对根表面积和根尖数无影响,但对根长影响显著;土层对根表面积、根尖数和根长均有显著影响。围封年限和土层对根形态无交互作用,表明根形态主要受土层影响。

表 5 围牧年限和土层及两者的交互对根形态的影响

Table 5 Effects of soil depth and grazing enclosure durations and their interaction on root morphology

	围封年限 Grazing enclosure duration			土层 Soil depth			土层 × 围牧年限 Soil depth × Grazing enclosure duration		
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>
根长 Root length/cm	2.86	0.024	4	203.20	0.000	1	2.08	0.084	4
根表面积 Root surface area/cm ²	1.46	0.214	4	89.52	0.000	1	1.16	0.329	4
根尖数 Root tips/(个/m ³)	0.50	0.740	4	81.96	0.000	1	1.03	0.393	4

4 结论

通过对位于青海省海北台站围封 5、13、22、39 a 和季节性放牧草地,不同径级根长、根表面积、根尖数的对比研究发现,不同土层各径级根形态对围封年限的响应存在一定差异,这是根形态适应土壤空间异质性的结果。围封 13 a 时的各径级根长、根表面积、根尖数均高于其他年限和放牧草地,表明该围封年限的根系获取资源和适应环境的能力更强,具有较高的根生态效益。研究区中,土壤硝态氮和地下生物量是影响各径级根形态的主要因素。

本研究仅从植被组成、物种数、土壤养分和生物量等方面探究了不同径级根形态对围封年限的响应,未考虑土壤微生物、根系分泌物和土壤动物等对其的影响。为了更全面地了解围封措施对地下生态系统的影响,相关研究仍亟待加强。

参考文献(References):

- [1] 丁成翔, 杨晓霞, 董全民. 青藏高原高寒草原放牧方式对植被、土壤及微生物群落的影响. 草地学报, 2020, 28(1): 159-169.
- [2] Dong S K, Shang Z H, Gao J X, Boone R B. Enhancing sustainability of grassland ecosystems through ecological restoration and grazing management in an era of climate change on Qinghai-Tibetan Plateau. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2020, 287: 106684.
- [3] 徐田伟, 赵炯昌, 毛绍娟, 耿远月, 刘宏金, 赵新全, 徐世晓. 青海省海北地区高寒草甸群落特征和生物量对短期休牧的响应. 草业学报, 2020, 29(4): 1-8.
- [4] Zhang W J, Xue X, Peng F, You Q G, Hao A H. Meta-analysis of the effects of grassland degradation on plant and soil properties in the alpine meadows of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Ecology and Conservation*, 2019, 20: e00774.
- [5] 王一博, 王根绪, 沈永平, 王彦莉. 青藏高原高寒区草地生态环境系统退化研究. 冰川冻土, 2005, 27(5): 633-640.
- [6] 贺金生, 卜海燕, 胡小文, 冯彦皓, 李守丽, 朱剑霄, 刘国华, 王彦荣, 南志标. 退化高寒草地的近自然恢复: 理论基础与技术途径. 科学通报, 2020, 65(34): 3898-3908.
- [7] Gao Q Z, Wan Y F, Xu H M, Li Y, Jiangcun W Z, Borjigidai A. Alpine grassland degradation index and its response to recent climate variability in Northern Tibet, China. *Quaternary International*, 2010, 226(1/2): 143-150.
- [8] Wen L, Dong S K, Li Y Y, Wang X X, Li X Y, Shi J J, Dong Q M. The impact of land degradation on the C pools in alpine grasslands of the Qinghai-Tibet Plateau. *Plant and Soil*, 2013, 368(1/2): 329-340.
- [9] 刘艳书, 樊江文, 李愈哲, 张良侠. 三江源地区不同剥蚀退化高寒草甸群落生物量与多样性特征. 草业学报, 2014, 23(3): 1-7.
- [10] Cao J J, Li G D, Adamowski J F, Holden N M, Deo R C, Hu Z Y, Zhu G F, Xu X Y, Feng Q. Suitable enclosure duration for the restoration of degraded alpine grasslands on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Land Use Policy*, 2019, 86: 261-267.
- [11] Liu X, Sheng H Y, Wang Z Q, Ma Z W, Huang X T, Li L H. Does grazing exclusion improve soil carbon and nitrogen stocks in alpine grasslands on the Qinghai-Tibetan Plateau? A meta-analysis. *Sustainability*, 2020, 12(3): 977.
- [12] Fernandes J P, Guiomar N. Nature-based solutions: the need to increase the knowledge on their potentialities and limits. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(6): 1925-1939.
- [13] Wang Z, Zhang Q, Staley C, Gao H L, Ishii S, Wei X R, Liu J, Cheng J M, Hao M D, Sadowsky M J. Impact of long-term grazing exclusion on soil microbial community composition and nutrient availability. *Biology and Fertility of Soils*, 2019, 55(2): 121-134.
- [14] 贺金生, 王政权, 方精云. 全球变化下的地下生态学: 问题与展望. 科学通报, 2004, 49(13): 1226-1233.
- [15] 苏樑, 宋同清, 杜虎, 曾馥平, 王华, 彭晚霞, 张芳, 张家涌. 喀斯特峰丛洼地不同植被恢复阶段细根生物量、形态特征及其影响因素. 应用生态学报, 2018, 29(3): 783-789.
- [16] 郭京衡, 曾凡江, 李崇君, 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.
- [17] Ryan P R, Delhaize E, Watt M, Richardson A E. Plant roots: understanding structure and function in an ocean of complexity. *Annals of Botany*, 2016, 118(4): 555-559.
- [18] 王树凤, 胡韵雪, 孙海菁, 施翔, 潘红伟, 陈益泰. 盐胁迫对 2 种栎树苗期生长和根系生长发育的影响. 生态学报, 2014, 34(4): 1021-1029.
- [19] 孙鹏, 李金航, 刘海轩, 吴鞠, 刘畅, 徐程扬. 黄栌根系结构与个体健康程度的关系. 西北林学院学报, 2016, 31(2): 20-27.
- [20] 陶俊. 三峡库区不同护坡草本根系分布对土壤理化性质的时间尺度效应[D]. 重庆: 西南大学, 2013.
- [21] 战昊. 白桦根系生长动态及其与温度关系研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2018.
- [22] 赵哈林, 张铜会, 赵学勇, 周瑞莲. 放牧对沙质草地生态系统组分的影响. 应用生态学报, 2004, 15(3): 420-424.
- [23] 韩龙, 郭彦军, 韩建国, 郭芸江, 唐华. 不同刈割强度下羊草草甸草原生物量与植物群落多样性研究. 草业学报, 2010, 19(3): 70-75.
- [24] 李天良, 霍光伟, 乌云娜. 放牧影响下典型草原克氏针茅和多根葱根系属性比较. 应用生态学报, 2022, 33(2): 360-368.
- [25] 雒文涛, 乌云娜, 张凤杰, 霍光伟, 吕建洲. 不同放牧强度下克氏针茅(*Stipa krylovii*) 草原的根系特征. 生态学杂志, 2011, 30(12): 2692-2699.
- [26] Liu N, Kan H M, Yang G W, Zhang Y J. Changes in plant, soil, and microbes in a typical steppe from simulated grazing; explaining potential

- change in soil C. *Ecological Monographs*, 2015, 85(2): 269-286.
- [27] Kohler F, Hamelin J, Gillet F, Gobat J M, Buttler A. Soil microbial community changes in wooded mountain pastures due to simulated effects of cattle grazing. *Plant and Soil*, 2005, 278(1/2): 327-340.
- [28] Zhao J X, Sun F D, Tian L H. Altitudinal pattern of grazing exclusion effects on vegetation characteristics and soil properties in alpine grasslands on the central Tibetan Plateau. *Journal of Soils and Sediments*, 2019, 19(2): 750-761.
- [29] Wang Z Q, Burch W H, Mou P, Jones R H, Mitchell R J. Accuracy of visible and ultraviolet light for estimating live root proportions with minirhizotrons. *Ecology*, 1995, 76(7): 2330-2334.
- [30] 戴黎聪, 柯浔, 曹莹芳, 张法伟, 杜岩功, 李以康, 郭小伟, 李茜, 林丽, 马建军, 曹广民. 青藏高原矮高草甸地下和地上生物量分配格局及其与气象因子的关系. *生态学报*, 2019, 39(2): 486-493.
- [31] Ma Z, Liu H, Mi Z, Zhang Z, Wang Y, Xu W, Jiang L, He J S. Climate warming reduces the temporal stability of plant community biomass production. *Nature Communications*, 2017, 8: 15378.
- [32] Cao J J, Wei C, Adamowski J F, Biswas A, Li Y M, Zhu G F, Liu C F, Feng Q. On China's Qinghai-Tibetan Plateau, duration of grazing exclusion alters R: S ratio, root morphology and attending root biomass. *Soil and Tillage Research*, 2021, 209: 104969.
- [33] 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.
- [34] Reinhardt D R, Miller R M. Size classes of root diameter and mycorrhizal fungal colonization in two temperate grassland communities. *New Phytologist*, 1990, 116(1): 129-136.
- [35] Blouin M, Barot S, Roumet C. A quick method to determine root biomass distribution in diameter classes. *Plant and Soil*, 2007, 290(1/2): 371-381.
- [36] Gorim L Y, Vandenberg A. Variation in total root length and root diameter of wild and cultivated lentil grown under drought and re-watered conditions. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*, 2019, 17(1): 45-53.
- [37] 邱权, 李吉跃, 王军辉, 何茜, 苏艳, 马建伟, 杜坤, 潘昕. 干旱胁迫下青藏高原 4 种灌木生物量和根系变化特征及抗旱性. *西北林学院学报*, 2013, 28(3): 1-6, 33.
- [38] Andrews R E, Newman E I. Root density and competition for nutrients. *Oecologia Plantarum*, 1970, 5: 319-334.
- [39] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为. *植物学报*, 1996, 38(10): 828-835.
- [40] 王旭峰, 王占义, 梁金华, 王立群. 内蒙古草甸丛原生型植物根系构型的研究. *内蒙古农业大学学报: 自然科学版*, 2013, 34(3): 77-82.
- [41] 李丹竹, 张强, 徐倩, 张志飞, 刘宁芳, 曾宁波, 胡龙兴. 渍水胁迫对不同秋眠级紫花苜蓿苗期根系形态的影响. *草地学报*, 2020, 28(2): 420-428.
- [42] 邱新强, 高阳, 李新强, 黄玲, 段爱旺. 黄淮平原冬小麦不同品种根系生长差异. *应用生态学报*, 2012, 23(7): 1832-1838.
- [43] 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.
- [44] Thidar M, Gong D Z, Mei X R, Gao L L, Li H R, Hao W P, Gu F X. Mulching improved soil water, root distribution and yield of maize in the Loess Plateau of Northwest China. *Agricultural Water Management*, 2020, 241: 106340.
- [45] Qi Y L, Wei W, Li J R, Chen C G, Huang Y Y. Effects of terracing on root distribution of *Pinus tabulaeformis* Carr. forest and soil properties in the Loess Plateau of China. *The Science of the Total Environment*, 2020, 721: 137506.
- [46] Svoboda P, Kurešová G, Raimanová I, Kunzová E, Haberle J. The effect of different fertilization treatments on wheat root depth and length density distribution in a long-term experiment. *Agronomy*, 2020, 10(9): 1355.
- [47] Li X J, Zhang X Z, Wu J S, Shen Z X, Zhang Y J, Xu X L, Fan Y Z, Zhao Y P, Yan W. Root biomass distribution in alpine ecosystems of the northern Tibetan Plateau. *Environmental Earth Sciences*, 2011, 64(7): 1911-1919.
- [48] Zhang Y L, Xu C, Wang J, Yang T, Yu Q. Extreme drought alters the vertical distribution but not the total amount of grassland root biomass. 2020. <https://authorea.com/users/321860/articles/451224>.
- [49] Zhou Y, Clark M, Su J Q, Xiao C W. Litter decomposition and soil microbial community composition in three Korean pine (*Pinus koraiensis*) forests along an altitudinal gradient. *Plant and Soil*, 2015, 386(1/2): 171-183.
- [50] Sun T, Dong L L, Zhang L L, Wu Z J, Wang Q K, Li Y Y, Zhang H G, Wang Z W. Early stage fine-root decomposition and its relationship with root order and soil depth in a *Larix gmelinii* plantation. *Forests*, 2016, 7(12): 234.
- [51] Feng J Y, Jue S T, Zhu Y J, Tang C X, He Y, Xu J M. Crop-dependent root-microbe-soil interactions induce contrasting natural attenuation of organochlorine lindane in soils. *Environmental Pollution: Barking, Essex*: 1987, 2020, 257: 113580.
- [52] Aerts R, Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 1999, 30: 1-67.
- [53] 王庆成, 程云环. 土壤养分空间异质性与植物根系的觅食反应. *应用生态学报*, 2004, 15(6): 1063-1068.
- [54] 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.
- [55] Ostonen I, Püttsepp, Biel C, Alberton O, Bakker M R, Lohmus K, Majdi H, Metcalfe D, Olsthoorn A F M, Pronk A, Vanguelova E, Weih M, Brunner I. Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosystems-an International Journal Dealing With All Aspects of Plant Biology*, 2007, 141(3): 426-442.
- [56] 马银山, 张世挺. 植物从个体到群落水平对放牧的响应. *生态学杂志*, 2009, 28(1): 113-121.

- [57] 纪文文, 王立海, 时小龙, 许明贤, 郝泉龄, 张广晖, 孟庆凯, 侯胜铭. 基于树木雷达的小兴安岭典型树种粗根分布及其影响因素研究. 北京林业大学学报, 2020, 42(5): 33-41.
- [58] Houde S, Thivierge M N, Fort F, Bélanger G, Chantigny M H, Angers D A, Vanasse A. Root growth and turnover in perennial forages as affected by management systems and soil depth. *Plant and Soil*, 2020, 451(1/2): 371-387.
- [59] Bułaj B, Milanowska P, Śliwiński M. Biomass and selected morphological traits of fine roots in young pine stand growing on formerly arable land. *Acta Scientiarum Polonorum Silvarum Colendarum Ratio et Industria Lignaria*, 2015, 14(3): 183-194.
- [60] 王富贵, 于林清, 田自华, 苏东, 孙娟娟. 18 个苜蓿品种根系特征及与地上生物量关系的研究. 中国草地学报, 2011, 33(4): 51-57.
- [61] Shahgholi G, Abuali M. Measuring soil compaction and soil behavior under the tractor tire using strain transducer. *Journal of Terramechanics*, 2015, 59: 19-25.
- [62] 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.
- [63] Eissenstat D M, Wells C E, Yanai R D, Whitbeck J L. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 33-42.
- [64] Forde B, Lorenzo H. The nutritional control of root development. *Interactions in the Root Environment: An Integrated Approach*. Dordrecht: Springer Netherlands, 2002: 51-68.
- [65] 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, Leppälampi-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. *The New Phytologist*, 2015, 207(3): 505-518.
- [66] Wang W Y, Wang Q J, Wang H C. The effect of land management on plant community composition, species diversity, and productivity of alpine Kobresia steppe meadow. *Ecological Research*, 2006, 21(2): 181-187.
- [67] 邓磊, 关晋宏, 张文辉. 辽东栎幼苗根系形态特征对环境梯度的响应. 生态学报, 2018, 38(16): 5739-5749.
- [68] 樊博, 林丽, 曹广民, 柯浔, 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.
- [69] 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.
- [70] 陈云玉, 熊德成, 邓飞, 许辰森, 冯建新, 史顺增, 钟波元, 陈光水. 土壤增温与氮添加对杉木幼苗细根径级根长分布的影响. 应用生态学报, 2016, 27(4): 1009-1014.
- [71] 李非凡, 裴英才, 施招婉, 罗水兴, 唐艺家, 刘晓天, 陈忠洋, 孙冰. 次生林和人工林根系生物量、形态特征、养分及其与土壤养分关系. 生态环境学报, 2019, 28(12): 2349-2355.
- [72] 湛芸, 何丙辉, 练彩霞, 刘志鹏. 紫色土区香根草不同径级的根系特征与培肥效应. 草业学报, 2016, 25(2): 187-197.
- [73] 陈有军, 苟小林, 孙建, 董全民, 周青平. 青藏高原东南缘沙地 3 种治沙草本根系形态格局特征. 草业科学, 2019, 36(4): 1137-1147, 928.
- [74] 朱志红, 刘建秀, 郑伟. 资源获得性和种内竞争对垂穗披碱草生长繁殖的影响. 西北植物学报, 2005, 25(10): 2056-2061.
- [75] 孙曰波. 玫瑰(*Rosa rugosa*)根系生物学特性及对水肥空间异质性响应的研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2011.
- [76] Hodge A. The plastic plant; root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 2004, 162(1): 9-24.
- [77] Jarvi M P, Burton A J. Root respiration and biomass responses to experimental soil warming vary with root diameter and soil depth. *Plant and Soil*, 2020, 451(1/2): 435-446.
- [78] Kaushal R, Jayaparkash J, Mandal D, Kumar A, Alam N M, Tomar J M S, Mehta H, Chaturvedi O P. Canopy management practices in mulberry: impact on fine and coarse roots. *Agroforestry Systems*, 2019, 93(2): 545-556.
- [79] 燕辉, 刘广全, 李红生. 青杨人工林根系生物量、表面积和根长密度变化. 应用生态学报, 2010, 21(11): 2763-2768.
- [80] 程瑞梅, 王瑞丽, 肖文发, 封晓辉, 刘泽彬, 葛晓改, 王晓荣, 张炜银. 三峡库区马尾松根系生物量的空间分布. 生态学报, 2012, 32(3): 823-832.
- [81] 郭芸琿, 于媛媛, 温立柱, 孙翠慧, 孙宪芝, 王文莉, 孙霞, 郑成淑. 硝态氮影响菊花根系形态结构变化的分子基础. 中国农业科学, 2017, 50(9): 1684-1693.
- [82] 罗明, 单娜娜, 文启凯, 潘伯荣. 几种固沙植物根际土壤微生物特性研究. 应用与环境生物学报, 2002, 8(6): 618-622.
- [83] van Ruijven J, Berendse F. Diversity-productivity relationships: initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. *PNAS*, 2005, 102(3): 695-700.
- [84] 苏纪帅, 赵洁, 井光花, 魏琳, 刘建, 程积民, 张金娥. 半干旱草地长期封育进程中针茅植物根系格局变化特征. 生态学报, 2017, 37(19): 6571-6580.
- [85] Fransen B, de Kroon H, Berendse F. Root morphological plasticity and nutrient acquisition of perennial grass species from habitats of different nutrient availability. *Oecologia*, 1998, 115(3): 351-358.
- [86] Li H B, Ma Q H, Li H G, Zhang F S, Rengel Z, Shen J B. Root morphological responses to localized nutrient supply differ among crop species with contrasting root traits. *Plant and Soil*, 2014, 376(1/2): 151-163.