

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2020.30410

王雨辰, 王文娟, 钟悦鸣, 雷善清, 李景文. 胡杨繁殖根扩展行为及其影响因子研究 [J]. 植物科学学报, 2020, 38(3): 410~417

Wang YC, Wang WJ, Zhong YM, Lei SQ, Li JW. Study on the foraging behavior of clonal roots and its influencing factors in *Populus euphratica* Oliv. [J]. *Plant Science Journal*, 2020, 38(3): 410~417

胡杨繁殖根扩展行为及其影响因子研究

王雨辰, 王文娟, 钟悦鸣, 雷善清, 李景文*

(北京林业大学林学院, 北京 100083)

摘要: 以天然林异质环境下胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)克隆繁殖根的近、远端根为研究对象, 在胡杨林自然保护区选取5个样地, 采用典型抽样法对共25个完整的繁殖根分支以及对应的环境因子进行调查, 分析其近、远端根扩展行为差异及环境影响因子。结果显示: 胡杨繁殖根近端根的主根分布深度、主根直径、主根长度显著大于远端根; 而细根生物量、萌蘖点密度显著少于远端根。繁殖根近、远端根主根长度均与土壤全磷呈正相关; 近端根直径与土壤全碳含量呈正相关, 土壤含水率、邻近根系生物量对近端根萌蘖点密度有正向作用; 远端根深度与土壤紧实度、邻近根系生物量呈负相关, 而细根生物量主要受土壤含水率、土壤全氮含量、邻近根系生物量与土壤紧实度的正向影响。研究结果表明胡杨繁殖根通过增大近端根长度与直径来提高其碳存储与寻找适宜环境的能力, 同时增加远端根的细根生物量与萌蘖点密度以实现养分获取和产生分株。

关键词: 胡杨; 繁殖根; 扩展行为; 影响因素; 竞争

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2020)03-0410-08

Study on the foraging behavior of clonal roots and its influencing factors in *Populus euphratica* Oliv.

Wang Yu-Chen, Wang Wen-Juan, Zhong Yue-Ming, Lei Shan-Qing, Li Jing-Wen*

(College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083)

Abstract: We investigated differences in foraging behavior of the proximal and distal roots of *Populus euphratica* Oliv. in a heterogeneous natural forest habitat and estimated the key influencing factors of foraging behavior traits, including main root depth (MRD), root diameter (RD), main root length (MRL), fine root biomass (FRB), and root sucker density (RSD). In total, five sample plots were established in Ejin Oasis, Inner Mongolia, and Northern China. A total of 25 clonal root branches were manually excavated and corresponding belowground environmental factors were analyzed. Results showed that the MRL, RD, and MRL values were significantly higher for proximal roots than for distal roots, whereas the FRB and RSD values were significantly lower. Soil total phosphorus had a major positive influence on the MRL of clonal roots. The RD values of proximal roots increased with soil total carbon, and RSD values were positively controlled by soil water content and biomass of neighbor root. Soil compaction and biomass of neighbor root had negative effects on the MRD of distal roots. Soil water content, soil total nitrogen, biomass of neighbor root, and soil compaction had positive effects on the FRB of distal roots. Thus, our results indicate that clonal roots improve C-storage ability and locate better environments by increasing the MRL and RD of proximal roots and improve

收稿日期: 2019-09-24, 退修日期: 2019-11-22。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31570610)。

This work was supported by a grant from the National Natural Science Foundation of China (31570610).

作者简介: 王雨辰(1995-), 男, 硕士研究生, 研究方向为生物多样性与恢复生态学(E-mail: 997629269@qq.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail: lijingwen@bjfu.edu.cn)。

nutrient acquisition and ramet production by increasing the FRB and RSD of distal roots.

Key words: *Populus euphratica*; Clonal root; Foraging behavior; Influencing factor; Competition

克隆植物通过间隔子(即根状茎、匍匐茎或具有萌蘖芽的根)产生新的生根单位, 远离母株, 从而找到良好的微环境。在同一克隆片段中, 克隆植物不会在营养富集的斑块产生分株的积累^[1], 而是进行器官水平上的扩展, 即根系的觅食行为, 这是根系形态可塑性对异质性环境的一种响应形式^[2], 对植物适应异质性环境、维持种群更新^[3]具有重要意义。这种行为主体现在克隆植物的横走侧根可以快速获得土壤斑块内营养物质的可利用性信息^[4], 并选择性地将根放置在营养富集的斑块中, 从而改变资源获取的潜在条件。表面粗糙的横走侧根可以储存养分并产生萌蘖点^[5], 萌蘖点的分布决定基株的地上分布格局, 横走侧根直径增大提升了植物根系机械结构的稳定性, 使克隆植物抵御外界干扰的能力增强, 同时实现克隆整合^[6]、缓冲资源可利用性的短暂变化等功能, 这是无性繁殖成功的重要条件^[7]。由于横走侧根多数已经木质化且皮层组织消失^[8], 因此主要依靠连接在侧根上的细根的生长, 提高养分含量斑块的局部养分获取能力, 以满足无性繁殖过程中养分的需求^[9]。研究表明, 植物能够探测到邻近的根, 并以多种方式对他们作出反应。除了竞争资源, 邻近个体的根还能通过物理接触、释放化感物质等方式对根系生长产生影响, 因此在林下复杂的植被及地下格局构成中, 繁殖根的扩展即克隆觅食行为可能会受邻近个体根系的影响^[10-12]。以往对于植物克隆器官的研究对象多为草本或灌木, 由于乔木树种的根系构成复杂、分布较深且难以将其完整暴露, 因此对于高大乔木树种的研究较少。

胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)是我国干旱荒漠地区唯一能够独自成林的乔木树种。作为典型的河岸物种, 也是一种木本克隆植物, 多分布在水分充足的河漫滩与林下生境。由于水资源分配的不合理和人为干扰, 胡杨主要通过无性繁殖来维持种群更新^[3]。近年来, 有关胡杨无性繁殖的研究多围绕胡杨扩展行为、克隆器官的分支特征、无性繁殖与有性繁殖的关系等方面展开。关于胡杨克隆的觅食行为, 有学者针对胡杨的分支特征进行研究, 发

现其在物种构成相对简单的河漫滩生境呈“游击型”与“占据型”两种极端分支类型^[13]; 有关胡杨扩展行为的研究发现, 其林下生境根系萌生的萌蘖点平均密度较水分充足的河漫滩小^[14]。但目前尚缺乏对胡杨克隆扩展行为影响因素的研究。由于胡杨繁殖根近端根(连接母株与根蘖幼苗的部分)与远端根(远离母株的部分)形态及分布具有较大差异^[15], 在无性繁殖期间, 胡杨根蘖幼苗在其生长初期根结构简单, 摄取的养分不足以支持个体的生长发育, 往往需要母株通过连接子株的根, 即近端根, 向其运输养分以应对贫瘠环境, 同时扩大远端根的分布以获取更多资源^[16, 17]。本研究以额济纳旗天然林下胡杨无性繁殖的主要载体——繁殖根的近、远端根为研究对象, 将主根分布深度、主根直径、主根长度、萌蘖点密度与细根生物量为主要响应变量, 阐明胡杨在天然林异质生境下, 近、远端根的形态、分布及扩展行为的差异以及影响繁殖根扩展行为的因素, 探讨胡杨在天然林下生境中对异质性环境的响应, 以期为胡杨林的保护与维持更新提供理论支撑。

1 研究区概况

本研究在内蒙古额济纳旗胡杨林国家自然保护区(41°30'~42°07'N、101°03'~101°17'E, 平均海拔930 m)进行, 该地区年平均降水量为38 mm, 年蒸发量高达3700 mm以上, 年均气温8.2°C, 干燥度为13.7, 属于典型大陆干旱气候。选取额济纳旗绿洲典型林下地, 调查样地设置在远离河岸具有无性繁殖更新的胡杨天然林林下。胡杨林下主要分布有苦豆子(*Sophora alopecuroides* L.)、白刺(*Nitraria tangutorum* Bobr.)、芨芨草(*Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski.)、猪毛菜(*Salsola collina* Pall.)、蒲公英(*Taraxacum mongolicum* Hand. -Mazz.)、柽柳(*Tamarix chinensis* Lour.)、骆驼蓬(*Peganum harmala* L.)、芦苇(*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.)、赖草(*Leymus secalinus* (Georgi) Tzvel.)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicum* Murr.)、膜

果麻黄(*Ephedra przewalskii* Stapf.)和骆驼刺(*Alhagi sparsifolia* Shap.)等。

1.2 研究方法

根据早期的研究成果^[3, 14, 18, 19], 位于内蒙古额济纳旗胡杨林国家自然保护区内的昂茨河中下游沿岸、二道桥、三道桥及七道桥附近有分布较广且较为集中的胡杨林, 并且区域间的胡杨林林分和环境条件具有比较明显的区别, 主要体现在因河水漫灌频率与单次水流量的差异而产生的土壤水分差异。为充分反应林下胡杨无性繁殖生长的情况, 本研究的调查地点选取在昂茨河中下游沿岸(A、B)、二道桥胡杨林保护区(C)、三道桥胡杨林保护区(D)、七道桥胡杨林保护区(E)内。在每个样点以林下胡杨根蘖幼苗分布均匀的生境为样地, 以正南、正东分别为X、Y轴建立坐标系, 并延伸两轴划分样地, 样地大小为20 m × 20 m, 在样地中随机选择5株胡杨根蘖幼苗沿着倒“T”字型根系走勢向两端进行挖掘^[20], 将繁殖根的走勢及特征点位置绘制在坐标纸上(1:50)。当2级以上分枝的繁殖根和其上连接的根蘖苗暴露或整个根段水平跨度达10 m即停止挖掘工作。

在挖取过程中, 先在根蘖苗所在位置挖一个土壤剖面, 以利于后续对繁殖根的挖掘。用钢卷尺测量繁殖根深度, 待测量完毕, 沿繁殖根走勢方向, 以繁殖根为中心, 取出包含繁殖根在内的土块, 每个土块大小为50 cm × 50 cm × 50 cm, 用环刀取土3份, 转移至铝盒中并用盖密封, 实地测量其重量与繁殖根根长、根直径、萌蘖点(已产生萌蘖芽或萌蘖芽未出土而死亡, 表现为明显粗于与之相连的根)的数量及位置, 分别取下连接在繁殖根上的细根及土块内与繁殖根有潜在竞争的其他植物的活根(有弹性、没有腐烂的根), 放入7号自封袋带回实验室。冲掉附着在根上的土, 自然晾干后放入鼓风干燥箱中, 在70℃下烘干至恒重, 称重得繁殖根细根生物量及邻近个体根系生物量。计算繁殖根根长、平均根直径、平均单位体积土壤内细根生物量、单位体积土壤内邻近个体根系生物量(以上参数均为算术平均数)以及萌蘖点密度。其中, 根长为土块中最高级分支的长度和; 根深度为最高级分支的平均分布深度; 根蘖点的位置用距离根蘖苗的距离来表示; 根蘖芽密度为萌蘖点数量除以根长。

为了较好反映根系生长的土壤情况, 在每个土块获取3份根附近土的混合样, 带回实验室进行测定。测定土壤指标包括: 土壤容重(SBD)、土壤紧实度(SC)、土壤含水量(SWC)、土壤盐分含量(SS)、土壤全碳(TC)、全氮(TN)、全磷(TP)。SBD采用环刀法测定; SC使用土壤紧实度仪测定; SWC采用烘箱干燥法测定; SS采用土壤浸出液水浴蒸干称重法进行测定^[13]; TC采用重铬酸钾油浴法进行测定; TN采用全自动凯氏定氮仪进行测定; TP采用磷钼蓝比色法进行测定^[21]。

1.3 数据处理

使用SPSS17.0软件对近、远端根特征进行t检验; 采用LSD法对5个典型林隙样地之间的繁殖根特征与土壤理化性质进行单因素方差分析(one-way ANOVA)检验其差异程度, 结果以平均值±标准差表示。使用CANOCO 5.0软件进行去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA), 得到的排序轴长度均小于3, 进而进行冗余分析(redundancy analysis, RDA), 探究根特征与地下环境的关联性。考虑到地下环境的共线性问题, 首先进行方差膨胀系数计算, 结果表明方差膨胀系数均小于10, 即数据中地下环境和生物因子均可进入模型进行分析, 共8个自变量。RDA分析通过构建根特征和地下环境因子2个变量集的线性关系模型, 得到数值矩阵并对特征值进行分解, 将不同繁殖根特征与地下环境因子之间的关系直观的反映在坐标轴上, 结果的显著性进行置换检验($P < 0.05$)。最后采用蒙特卡罗(Monte carlo)法检验地下环境、生物因子和不同根特征相关的显著性, 通过 R^2 的大小来判断不同根特征变化的主要影响因子。

2 结果与分析

2.1 繁殖根近端根与远端根特征比较

研究结果显示(表1), 跟踪挖掘实验所暴露的完整繁殖根中, 近端根与远端根特征均具有较大差异。在垂直分布上, 远端根主要分布于表层土, 近端根较远端根的主根分布深度更大; 水平分布上, 近端根水平跨度较远端根大, 其主根长度显著大于远端根($P < 0.05$); 近端根直径显著大于远端根; 但近端根萌蘖点密度较远端根小; 同时, 分布在近端根上的细根生物量显著小于远端根上的细根生物

表1 近端根与远端根特征比较
Table 1 Comparison of proximal and distal root traits

类别 Category	项目 Item	近端根 Proximal root	远端根 Distal root
根特征 Root trait	MRD (cm)	54.0 ± 15.21a	25.4 ± 11.02b
	MRL (m)	3.8 ± 1.66a	1.3 ± 1.25b
	RD (mm)	12.38 ± 3.22a	4.31 ± 2.68b
	RSD (个/m)	1.038 ± 0.393b	2.704 ± 1.716a
	FRB (g/cm ³)	0.013 ± 0.006b	0.021 ± 0.002a
土壤因子 Soil factor	TN (g/kg)	0.23 ± 0.07b	0.32 ± 0.15a
	TC (g/kg)	12.68 ± 6.09a	8.54 ± 4.45b
	TP (g/kg)	0.0103 ± 0.0037	0.0102 ± 0.0010
	SWC (%)	13.1 ± 4.93	11.3 ± 1.84
	SS (%)	0.2 ± 0.07b	0.5 ± 0.33a
	SC (kg/cm ²)	1.3 ± 0.15b	1.5 ± 0.18a
	SBD (g/cm ³)	1.63 ± 0.09a	1.50 ± 0.10b
生物因子 Biotic factor	BNR (g/cm ³)	0.038 ± 0.02	0.039 ± 0.011

注: MRD. 主根分布深度; MRL. 主根长度; RD. 根直径; RSD. 萌蘖点密度; FRB. 细根生物量; TN. 土壤全氮含量; TC. 土壤全碳含量; TP. 土壤全磷含量; SWC. 土壤含水率; SS. 土壤含盐量; SC. 土壤紧实度; SBD. 土壤容重; BNR. 邻近根系生物量。同行不同小写字母表示不同根段差异显著($P < 0.05$)。同上。

Notes: MRD. Main root depth; MRL. Main root length; RD. Root diameter; RSD. Root sucker density; FRB. Fine root biomass; TN. Soil total N; TC. Soil total C; TP. Soil total P; SWC. Soil water content; SS. Soil salinity; SC. Soil compactness; SBD. Soil bulk density; BNR. Biomass of neighbor root. Different letters in same row denote significant difference between root segment ($P < 0.05$). Same below.

量。土壤因子中, 近端根处土壤全氮、土壤含盐量与土壤紧实度均显著大于远端根, 而土壤全碳与土壤容重显著小于近端根($P < 0.05$)。

2.2 不同样地环境因子与根特征的描述统计

统计结果显示(表2), 近端根特征中主根分布深度、萌蘖点密度与细根生物量在昂茨河中下游样地(A)最大, 在七道桥样地(E)最小且差异显著($P < 0.05$); 主根长度表现为二道桥样地(C)显著高于七道桥样地(E); 七道桥样地(E)的主根直径高达16.62 mm, 显著高于其他样地。近端根主要分布的土层的土壤与生物因子中, 含水率在样地间有显著差异, 主要表现为昂茨河中下游样地(A)最高、三道桥样地(D)最低; 七道桥样地(E)土壤全碳含量高达21.18 g/kg, 显著大于其他样地; 土壤含盐量差异显著, 表现为二道桥样地(C)最高, 三道桥样地(D)与七道桥样地(E)最低; 样地间土壤紧实度、土壤容重均具有显著差异, 土壤紧实度在昂茨河中下游样地(A)最高, 在七道桥样地(E)最低, 土壤容重在二道桥样地(C)最高, 在七道桥样地(E)最低。邻近植物根系生物量在昂茨河中下游样地(B)最高, 在七道桥样地(E)最低, 且差异显著。

远端根特征分析结果显示(表3), 主根分布深度具有显著差异($P < 0.05$), 在七道桥样地(E)最小, 在二道桥样地(C)最大; 主根长度在昂茨河中下游样地(A, B)间相差较大但差异不显著; 萌蘖点密度在昂茨河中下游样地(B)最大, 达到了4.2个/m, 显著大于三道桥样地(D)($P < 0.05$); 细根生物量在三道桥样地(D)最低, 显著低于其他样地($P < 0.05$), 且在昂茨河中下游样地(A)最大。在远端根主要分布的土壤与生物因子中, 七道桥样地(E)的土壤全氮含量最高, 显著高于其他样地($P < 0.05$); 三道桥样地(D)土壤含水率显著低于其他样地($P < 0.05$); 土壤含盐量在样地间有显著差异($P < 0.05$), 同时七道桥样地(E)土壤紧实度高达1.8 kg/cm², 昂茨河中下游样地(A)最低; 邻近植物根系生物量在昂茨河中下游样地(A)最大, 在三道桥样地(D)最小。

2.3 根特征与地下环境和生物因子的关系

近端根特征与环境因子的冗余分析结果表明(图1), 前两轴分别解释了繁殖根近端根特征变异的45.66%与13.95%。对每个响应变量进行蒙特卡洛置换检验得到, 繁殖根近端根主根直径主要受土壤全碳量($R^2 = 0.534$, $P < 0.01$)影响, 其直径

表2 各林隙样点的近端根特征、土壤理化性质与生物因子描述统计和方差分析

Table 2 Summary and comparison of proximal root traits, soil properties, and biotic factors in forest plot samples

类别 Category	项目(近端根) Item (proximal root)	林隙样地 Forest plot sample				
		A (n=5)	B (n=5)	C (n=5)	D (n=5)	E (n=5)
根特征 Root trait	MRD (cm)	67.8 ± 12.4a	47.2 ± 18.94b	57.5 ± 19.11ab	54.8 ± 15.14ab	42.5 ± 11.13b
	MRL (m)	4.5 ± 0.91a	3.7 ± 1.16ab	4.7 ± 2.17a	3.7 ± 1.46ab	2.2 ± 0.89b
	RD (mm)	11.57 ± 3.35b	12.06 ± 1.21b	10.61 ± 1.73b	11.05 ± 3.16b	16.62 ± 1.62a
	RSD (个/m)	1.5 ± 0.18a	1.2 ± 0.26b	1.2 ± 0.22b	0.7 ± 0.10c	0.6 ± 0.17c
	FRB (g/cm ³)	0.020 ± 0.003a	0.017 ± 0.002a	0.017 ± 0.004a	0.007 ± 0.002b	0.005 ± 0.001b
土壤因子 Soil factor	TN (g/kg)	0.22 ± 0.04	0.28 ± 0.05	0.22 ± 0.1	0.19 ± 0.06	0.22 ± 0.06
	TC (g/kg)	8.83 ± 4.34b	13.34 ± 4.25b	10.08 ± 1.98b	9.98 ± 5.80b	21.18 ± 3.12a
	TP (g/kg)	0.0127 ± 0.0074	0.0105 ± 0.0006	0.0102 ± 0.0007	0.097 ± 0.0014	0.0081 ± 0.0010
	SWC (%)	18.8 ± 0.52a	16.2 ± 0.38b	16.0 ± 0.45b	7.2 ± 1.39c	7.5 ± 1.63c
	SS (%)	0.2 ± 0.04bc	0.2 ± 0.01b	0.3 ± 0.06a	0.1 ± 0.03c	0.1 ± 0.01bc
	SC (kg/cm ²)	1.5 ± 0.04a	1.3 ± 0.02b	1.4 ± 0.04b	1.2 ± 0.01c	1.1 ± 0.04d
	SBD (g/cm ³)	1.64 ± 0.02b	1.70 ± 0.03ab	1.73 ± 0.06a	1.56 ± 0.03c	1.53 ± 0.01c
生物因子 Biotic factor	BNR (g/cm ³)	0.042 ± 0.019b	0.061 ± 0.014a	0.046 ± 0.007ab	0.028 ± 0.010bc	0.013 ± 0.004c

表3 各林隙样点的远端根特征、土壤理化性质与生物因子描述统计和方差分析

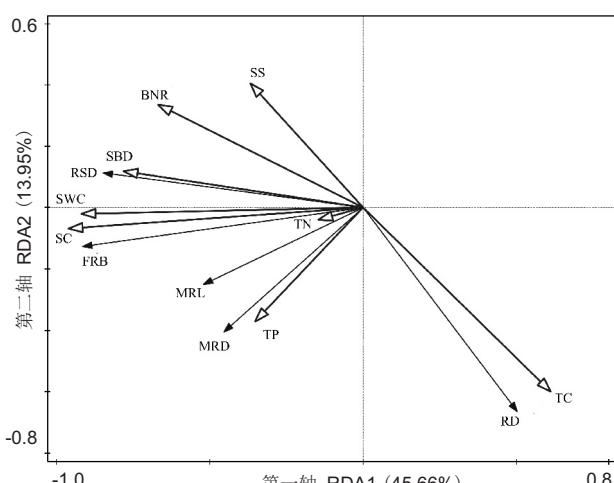
Table 3 Summary and comparison of distal root traits, soil properties, and biotic factors in forest plot samples

类别 Category	项目(远端根) Item (distal root)	林隙样地 Forest plot samples				
		A (n = 5)	B (n = 5)	C (n = 5)	D (n = 5)	E (n = 5)
根特征 Root trait	MRD (cm)	28.9 ± 4.90a	31.6 ± 5.20a	20.8 ± 3.88ab	32.5 ± 15.85a	13 ± 3.67b
	MRL (m)	2.3 ± 1.87	0.8 ± 0.53	1.3 ± 1.08	1.3 ± 0.47	0.9 ± 1.05
	RD (mm)	5.84 ± 1.37	4.11 ± 3.09	4.80 ± 2.69	3.95 ± 3.14	2.85 ± 1.60
	RSD (个/m)	3.1 ± 1.80a	4.2 ± 1.05a	2.9 ± 1.51ab	0.9 ± 0.36b	2.4 ± 1.51ab
	FRB (g/cm ³)	0.023 ± 0.002a	0.021 ± 0.001a	0.022 ± 0.002a	0.018 ± 0.001b	0.022 ± 0.002a
土壤因子 Soil factor	TN (g/kg)	0.34 ± 0.13b	0.27 ± 0.06bc	0.32 ± 0.10b	0.15 ± 0.04c	0.5 ± 0.11a
	TC (g/kg)	6.12 ± 2.67	11.45 ± 4.07	7.81 ± 3.06	6.20 ± 3.03	11.15 ± 5.43
	TP (g/kg)	0.0105 ± 0.0002	0.0106 ± 0.0011	0.0094 ± 0.0012	0.0102 ± 0.0005	0.0102 ± 0.0014
	SWC (%)	12.8 ± 1.34a	11.9 ± 1.01a	11.4 ± 1.17a	8.6 ± 0.29b	12.0 ± 1.45a
	SS (%)	0.8 ± 0.05a	0.8 ± 0.03a	0.8 ± 0.32a	0.3 ± 0.12b	0.1 ± 0.01b
	SC (kg/cm ²)	1.3 ± 0.05c	1.4 ± 0.09bc	1.4 ± 0.03b	1.5 ± 0.11b	1.8 ± 0.05a
	SBD (g/cm ³)	1.44 ± 0.03c	1.55 ± 0.02b	1.56 ± 0.03ab	1.61 ± 0.05a	1.34 ± 0.03d
生物因子 Biotic factor	BNR (g/cm ³)	0.047 ± 0.008a	0.034 ± 0.004bc	0.044 ± 0.012ab	0.024 ± 0.002c	0.042 ± 0.007ab

随土壤全碳量增大而增大；近端根萌蘖点密度主要受土壤含水量与邻近根系生物量($R^2 = 0.536$, 0.469, $P < 0.01$)的影响，萌蘖点的密度随土壤含水量与邻近根系生物量的增大而增大；近端根细根生物量主要受土壤含水量($R^2 = 0.537$, $P < 0.05$)影响，土壤含水量越高单位土壤体积细根生物量越高；繁殖根近端根主根长度主要受土壤全磷含量($R^2 = 0.197$, $P < 0.05$)影响，土壤全磷含量越高繁殖根近端根主根长度越大。成对根特征之间的相关性分析结果显示，萌蘖点密度与近端根主根直径具有较高的相关性，二者间呈显著负相关($P <$

0.05)。

远端根特征与环境因子冗余分析的前两轴分别解释了繁殖根近端根特征变异的31.79%与26.16%(图2)。每个根特征的蒙特卡洛置换检验结果表明，远端根萌蘖点密度主要受土壤含水量($R^2 = 0.481$, $P < 0.01$)与邻近根系生物量($R^2 = 0.255$, $P < 0.05$)影响，远端根萌蘖点密度随着土壤含水量与邻近根系生物量的增大而增大；远端根细根生物量主要受邻近根系生物量、土壤全氮量影响、土壤紧实度(R^2 分别为0.735、0.651和0.179, $P < 0.05$)及土壤含水量($R^2 = 0.185$, <http://www.plantscience.cn>)



MRD: 主根分布深度; MRL: 主根长度; RD: 根直径; RSD: 萌蘖点密度; FRB: 细根生物量; TN: 土壤全氮含量; TC: 土壤全碳含量; TP: 土壤全磷含量; SWC: 土壤含水率; SS: 土壤含盐量; SC: 土壤紧实度; SBD: 土壤容重; BNR: 邻近根系生物量。实心箭头为根特征, 空心箭头为环境因子。下同。

MRD: Main root depth; MRL: Main root length; RD: Root diameter; RSD: Root sucker density; FRB: Fine root biomass; TN: Soil total N; TC: Soil total C; TP: Soil total P; SWC: Soil water content; SS: Soil salinity; SC: Soil compactness; SBD: Soil bulk density; BNR: Biomass of neighbor root. Solid arrow represents root traits and hollow arrow represents environment factor. Same below.

图1 近端根特征和环境因子的冗余分析

Fig. 1 Redundancy analysis (RDA) biplot of environmental and biotic factors in relation to five proximal root traits

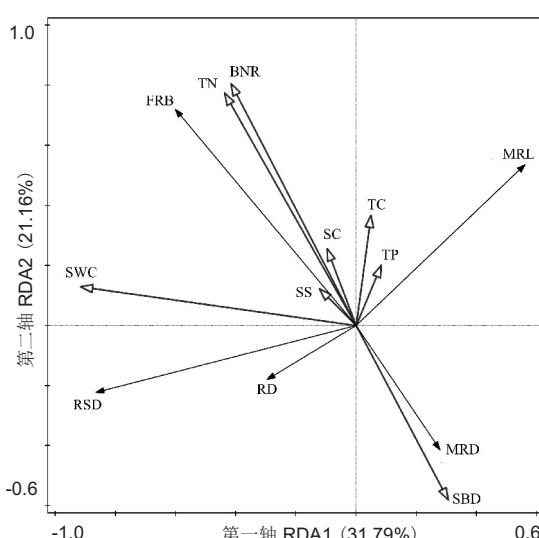


图2 远端根特征和环境因子的冗余分析

Fig. 2 Redundancy analysis (RDA) biplot of environmental and biotic factors in relation to five distal root traits

$P < 0.05$), 且均呈正相关; 繁殖根远端根主根长度主要受土壤全磷含量影响, 且主根长度随土壤全磷含量的增高而增大; 土壤紧实度与邻近根系生物量(R^2 为0.329和0.227, $P < 0.01$)是影响主根分

布深度的主要因子, 主根分布深度随土壤紧实度与邻近根系生物量的增大而减小。

3 讨论

3.1 胡杨繁殖根近、远端根形态特征的差异

克隆植物的横走侧根横向蔓延实现克隆繁殖的过程可能对生态环境具有较大影响。本研究结果发现, 近端根长度的平均值达到3.8 m, 较远端根更长; 而远端根细根的生物量为0.021 g/cm³, 较近端根(0.013 g/cm³)大, 这是因为与母株相连的根系不断延伸的同时可能发现更好的微环境, 进而产生新的生根单位并快速增殖细根占据养分良好的斑块, 同时较长的近端根有利于实现胡杨林的自疏过程, 延伸根系不断占据有利土壤空间来促进根系吸收, 从而改变基株的空间位置实现在群落范围内的水平移动^[22, 23]。远端根分布的平均深度为25.4 cm, 较近端根的分布深度小, 这可能是因为在克隆繁殖过程中, 随着土壤深度的增加会降低土壤通气状况、提高萌蘖芽自然生长的阻力^[24], 萌蘖芽在深土层中较难出土进行有效繁殖。另一方面, 直径大的近端根具有较高的木质化程度与较低的分生组织活力^[25], 萌蘖能力弱于新生的远端根, 在本研究中具体表现为近端根萌蘖点密度较远端根小, 且分布较远端根深。与此类似, 近端根显著粗于远端根, 是因为粗的近端根往往会停止对资源的吸收, 其实现的主要功能为地下与地上植物器官的连接、植物与土壤的固定和碳的储存^[8]。

3.2 繁殖根特征的变化和影响因素

在极端干旱区水分匮乏是制约植物生长的关键因素, 不同水分条件下植物生长过程存在明显差异^[25]。本研究在水分条件不同的5个样地中, 土壤含水率是细根生物量和萌蘖点密度的主要影响因素, 表现为细根生物量与萌蘖点密度随着土壤含水率的增大而增大。细根是植物个体摄取地下水分与养分的主要器官^[27], 当土壤水分条件优良时, 植物响应为在该斑块内增殖细根以增加对水分与养分的吸收, 这与Fabiao等^[28]的研究结果相似, 提高土壤水分与养分能够显著促进细根生物量的增加。同时有研究表明, 胡杨繁殖根在水分较好的环境中萌蘖能力较强, 会产生较多的生根单位以进行无性繁殖^[18]。胡杨根蘖幼苗的远端根较近端根具有较强的吸收能力^[8], 对养分较为敏感。土壤质地一

一定程度上影响土壤的通气、保肥保水能力,紧实度较高的土壤具有较高的保肥保水能力^[29],植物会优先放置细根在较紧实斑块,在同一斑块中,随着根系的扩大导致不同植物个体之间根系区域产生重叠,根系的他感作用^[10-12, 30]与物理接触会促进根系间的竞争,这种竞争会诱导植物个体产生更活跃的觅食行为^[31],使根系产生更多的萌蘖芽,进而促进新的生根单位对斑块地上和地下资源的摄取和占据,有利于提高自身的养分竞争能力,在本研究中表现为远端根细根生物量与萌蘖点密度随着邻近根系生物量的提高而提高。

繁殖根主根长度、直径与分布深度同样具有形态可塑性。主根长度随土壤全磷含量的增加而增长。磷是维持机体活动、新陈代谢与能量传递所必需的元素,然而由于土壤中磷浓度较低,且磷元素移动性较低,较高磷含量的斑块会促进根系伸长,以满足植物个体生长过程中对磷元素的需求^[32]。吸收能力较弱的近端根显著粗于远端根,其直径随着近端根周土壤全碳含量的增加而增加,直径较大的近端根可连接植物地下与地上器官、抵御外界的干扰,连接在近端根上的细根将吸收的碳元素输送至主根,进而储存于主根中,实现碳的储存功能,为萌蘖芽的产生与生长提供养分支撑^[8, 33, 34]。成对根特征相关性的分析结果显示,近端根直径与萌蘖点密度呈负相关,近端根越粗其上产生的萌蘖芽越少,这可能是由于直径较大的根系具有较高的木质化程度与较低的分生组织活力,致使其萌蘖能力基本丧失^[25]。近端根土壤紧实度与邻近根系生物量是影响主根深度的主要因子,主根分布深度随着土壤紧实度与邻近根系生物的增大而减少,本研究发现在所有样点的表层土中,深度与紧实度整体呈负相关关系。胡杨根蘖幼苗将近端根放置在紧实度较高、更靠近地表的土层中一方面可能是因为紧实度高的土壤具有较高的保肥保水能力,使得斑块养分优于其他土层^[30];另一方面随着深度的增加,土壤通气状况的变差,提高了萌蘖芽出土所需的垂直生长距离,降低了根上产生萌蘖芽的能力。同时,由于邻近根系的存在,胡杨繁殖根近端根通过整合根周土壤、生物信息来调整最佳的生存策略,进而表现出躲避行为^[35]。

参考文献:

[1] Klimešová J, Martíková J, Herben T. Horizontal growth:

an overlooked dimension in plant trait space[J]. *Perspect Plant Ecol*, 2018, 32: 18-21.

- [2] Kroon HD, Mommer L. Root foraging theory put to the test [J]. *Trends Ecol Evol*, 2006, 21(3): 113-116.
- [3] 曹德昌, 李景文, 陈维强, 彭程, 李俊清. 额济纳绿洲不同林隙胡杨根蘖的发生特征 [J]. 生态学报, 2009, 29 (4): 1954-1961.
- Cao DC, Li JW, Chen WQ, Peng C, Li JQ. Development and growth of root suckers of *Populus euphratica* in different forest gaps in Ejina oasis [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(4): 1954-1961.
- [4] Cahill JF, Mcnickle GG. The behavioral ecology of nutrient foraging by plants [J]. *Annu Rev Ecol Evol S*, 2011, 42 (1): 289-311.
- [5] Šťastná P, Klimešová J, Doležal J. Altitudinal changes in growth and allometry of *Rumex alpinus* [J]. *Alpine Bot*, 2012, 122(1): 35-44.
- [6] 董鸣. 克隆植物生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2011.
- [7] Noble IR, Slatyer RO. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances [J]. *Vegetatio*, 1980, 43(1-2): 5-21.
- [8] Kleyer M, Minden V. Why functional ecology should consider all plant organs: An allocation-based perspective [J]. *Basic Appl Ecol*, 2015, 16(1): 1-9.
- [9] Martíková J, Klimeš A, Klimešová J. No evidence for nutrient foraging in root-sprouting clonal plants [J]. *Basic Appl Ecol*, 2018, 28: 27-36.
- [10] Mahall BE, Callaway RM. Root communication mechanisms and intracommunity distributions of two Mojave desert shrubs [J]. *Ecology*, 1992, 73(6): 2145-2151.
- [11] Huber-Sannwald E, Pyke DA, Caldwell MM. Morphological plasticity following species-specific recognition and competition in two perennial grasses [J]. *Am J Bot*, 1996, 83(7): 919-931.
- [12] Ridenour WM, Callaway RM. The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native bunchgrass [J]. *Oecologia*, 2001, 126(3): 444-450.
- [13] 叶子奇, 邓如军, 王雨辰, 王健铭, 李景文, 等. 胡杨繁殖根系分枝特征及其与土壤因子的关联性 [J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(2): 31-39.
- Ye ZQ, Deng RJ, Wang YC, Wang JM, Li JW, et al. Branching patterns of clonal root of *Populus euphratica* and its associations with soil factors [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2018, 40(2): 31-39.
- [14] 武逢平, 李俊清, 李景文, 程春龙, 王旭航. 胡杨 (*Populus euphratica*) 在额济纳绿洲三种生境内的根蘖繁殖特性 [J]. 生态学报, 2008, 28(10): 4703-4709.
- Wu FP, Li JQ, Li JW, Cheng CL, Wang XH. The characteristics of root suckers of *Populus euphratica* Oliv. in three

- habitats of Ejina oasis [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(10): 4703–4709.
- [15] 郑亚琼, 张肖, 梁继业, 李志军, 韩占江. 濒危物种胡杨和灰叶胡杨的克隆生长特征 [J]. 生态学报, 2016, 36(5): 1331–1341.
- Zheng YQ, Zhang X, Liang JY, Li ZJ, Han ZJ. Clonal growth characteristics of the endangered species *Populus euphratica* Oliv. and *Populus pruinosa* Schrenk [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(5): 1331–1341.
- [16] Klimešová J, Pokorná A, Klimeš L. Establishment growth and bud-bank formation in *Epilobium angustifolium*: the effects of nutrient availability, plant injury, and environmental heterogeneity [J]. *Botany*, 2009, 87(2): 195–201.
- [17] Bartušková A, Klimešová J. Reiteration in the short lived root-sprouting herb *Rorippa palustris*: does the origin of buds matter? [J]. *Botany*, 2010, 88(7): 630–638.
- [18] 井家林, 夏延国, 郝鹏, 李景文, 冯益明, 等. 土壤类型及其含水量与盐分对胡杨根蘖发生影响 [J]. 东北林业大学学报, 2013, 41(12): 42–46, 63.
- Jing JL, Xia YG, Hao P, Li JW, Feng YM, et al. Impacts of soil type, water content and salinity on the root sucker occurrence mechanism of *Populus euphratica* [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2013, 41(12): 42–46.
- [19] 黄晶晶, 井家林, 曹德昌, 张楠, 李景文, 等. 不同林龄胡杨克隆繁殖根系分布特征及其构型 [J]. 生态学报, 2013, 33(14): 4331–4342.
- Huang JJ, Jing JL, Cao DC, Zhang N, Li JW, et al. Cloning root system distribution and architecture of different forest age *Populus euphratica* in Ejina oasis [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(14): 4331–4342.
- [20] Wiegle M, Eusemann P, Thevs N, Schnittler M. Root suckering patterns in *Populus euphratica* (Euphrates poplar, Salicaceae) [J]. *Trees*, 2009, 23(5): 991–1001.
- [21] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 第3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [22] 韩路, 王家强, 王海珍, 宇振荣. 塔里木河上游胡杨种群结构与动态 [J]. 生态学报, 2014, 34(16): 4640–4651.
- Han L, Wang JQ, Wang HZ, Yu ZR. The population structure and dynamics of *Populus euphratica* at the upper reaches of the Tarim River [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(16): 4640–4651.
- [23] 余伟莅, 李佳陶, 姚莉. 额济纳胡杨林分结构与更新初探 [J]. 内蒙古林业科技, 2014, 40(3): 1–8.
- Yu WL, Li JT, Yao L. Study on forest structure and renew of *Populus euphratica* Oliv. in Ejna [J]. *Journal of Inner Mongolia Forestry Science & Technology*, 2014, 40(3): 1–8.
- [24] 朱雅娟, 董鸣, 黄振英. 种子萌发和幼苗生长对沙丘环境的适应机制 [J]. 应用生态学报, 2006, 17(1): 137–142.
- Zhu YJ, Dong M, Huang ZY. Adaptation strategies of seed germination and seedling growth to sand dune environment [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(1): 137–142.
- [25] 张昊, 李俊清, 李景文, 张玉波, 孙立, 等. 额济纳绿洲胡杨种群繁殖物候节律特征的研究 [J]. 内蒙古农业大学学报 (自然科学版), 2007, 28(2): 60–66.
- Zhang H, Li JQ, Li JW, Zhang YB, Sun L, et al. The reproductive phenological rhythm characteristics of *Populus euphratica* Oliv. population in the Ejina Oasis of Inner Mongolia [J]. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2007, 28(2): 60–66.
- [26] 贾艳红, 赵传燕, 南忠仁. 西北干旱区黑河下游植被覆盖变化研究综述 [J]. 地理科学进展, 2007, 26(4): 64–74.
- Jia YH, Zhao CY, Nan ZR. Review of study on vegetation cover change in the lower reaches of Heihe River in northwest arid area [J]. *Progress in Geography*, 2007, 26(4): 64–74.
- [27] Cronan CS. Belowground biomass, production, and carbon cycling in mature Norway spruce, Maine, USA [J]. *Can J Forest Res*, 2003, 33(2): 339–350.
- [28] Fabiao A, Madeira M, Steen E, Katterer T, Ribeiro C, Araujo C. Development of root biomass in an *Eucalyptus globulus* plantation under different water and nutrient regimes [J]. *Plant Soil*, 1995, 168(1): 215–223.
- [29] Thevs N, Zerbe S, Schnittler M, Abdusalih N, Succow M. Structure, reproduction and flood-induced dynamics of riparian Tugai forests at the Tarim River in Xinjiang, NW China [J]. *Forestry*, 2008, 81(1): 45–57.
- [30] Smith WH. Character and significance of forest tree root exudates [J]. *Ecology*, 1976, 57(2): 324–331.
- [31] Hodge A, Robinson D, Griffiths BS, Fitter AH. Why plants bother: root proliferation results in increased nitrogen capture from an organic patch when two grasses compete [J]. *Plant Cell Environ*, 1999, 22(7): 811–820.
- [32] Barber SA. Soil nutrient bioavailability, a mechanistic approach [J]. *Q Rev Biol*, 1995, 161(2): 140–141.
- [33] Clarke PJ, Lawes MJ, Midgley JJ, Lamont BB, Ojeda F, et al. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire [J]. *New Phytol*, 2013, 197(1): 19–35.
- [34] Klimešová J, Klimeš L. Bud banks and their role in vegetative regeneration -A literature review and proposal for simple classification and assessment [J]. *Perspect Plant Ecol*, 2007, 8(3): 115–129.
- [35] Cahill JF, McNickle GG, Haag JJ, Lamb EG, Nyanumba SM, St Clair CC. Plants integrate information about nutrients and neighbors [J]. *Science*, 2010, 328(5986): 1657.

(责任编辑: 周媛)