

塔克拉玛干沙漠腹地3种植物根系构型 及其生境适应策略

杨小林^{1,2,3} 张希明^{1*} 李义玲^{1,2} 李绍才³ 孙海龙³

(1 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011) (2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

(3 四川励自生态技术有限公司, 成都 610031)

摘要 在塔克拉玛干沙漠腹地, 采用挖掘法挖取塔克拉玛干柽柳(*Tamarix taklamakanensis*)、塔克拉玛干沙拐枣(*Calligonum roborovskii*)和罗布麻(*Apocynum venetum*)根系, 对根系的拓扑结构特征进行了测定与分析。结果表明: 1) 3种植物根系均以水平分布占优势, 根系浅层化。2) 3种植物根系结构的适应性不同, 表现为两种不同的根系分支模式, 塔克拉玛干柽柳根系为叉状分支结构($q_a=0.15$ 、 $q_b=0.09$ 、 $TI=0.658$), 罗布麻($q_a=0.43$ 、 $q_b=0.35$ 、 $TI=0.83$)和沙拐枣($q_a=0.52$ 、 $q_b=0.38$ 、 $TI=0.86$)根系趋向于鱼尾形分支结构。3) 3种植物根系的连接长度都较大, 最小也达1.12 m, 说明在塔克拉玛干沙漠腹地, 3种植物通过增加连接长度来扩大根系在土层中的分布范围, 从而提高根系的有效营养空间, 增加根系连接长度是根系对沙漠腹地贫瘠土壤环境的一个良好适应。4)研究验证了Leonardo da Vinci法则, 即根系分支前的横截面积等于根系分支后的横截面积之和, 3种植物根系分支前后的横截面积符合Leonardo da Vinci法则。研究表明沙漠腹地3种植物根系构型特征既有相似性又有差异性, 在相似的沙漠环境中具有不同的根系适应策略。

关键词 塔克拉玛干沙漠 根系构型 拓扑结构 拓扑指数 连接长度 适应策略

ANALYSIS OF ROOT ARCHITECTURE AND ROOT ADAPTIVE STRATEGY IN THE TAKLIMAKAN DESERT AREA OF CHINA

YANG Xiao-Lin^{1,2,3}, ZHANG Xi-Ming^{1*}, LI Yi-Ling^{1,2}, LI Shao-Cai³, and SUN Hai-Long³

¹Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China, ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China, and ³Sichuan Lizi Eco-Technology Co., Ltd., Chengdu 610031, China

Abstract Aims Root architectural properties can be divided into geometric properties and topological properties. Topological properties are believed to influence the efficiency and costs of resource exploitation in terms of carbon required for root segment construction.

Methods We excavated by shovel the coarse root systems of three natural species of the Taklimakan Desert area (*Tamarix taklamakanensis*, *Calligonum roborovskii* and *Apocynum venetum*) and analyzed aspects of root architecture, including topology, link length, diameter and scaling relations.

Important findings Root distribution was dominated by horizontal roots. Root branching pattern differed by species, with the shrub *T. taklamakanensis* tending to be dichotomous ($q_a=0.15$, $q_b=0.09$, $TI=0.658$) and *C. roborovskii* ($q_a=0.52$, $q_b=0.38$, $TI=0.86$) and *A. venetum* ($q_a=0.43$, $q_b=0.35$, $TI=0.83$) being herringbone-like. The lengths of links were very long for all species, with the shortest being 1.12 m. The different architectural strategies could be explained in terms of cost-benefits relations and efficiency in soil resource exploration and exploitation. We concluded that the differences and similarities of root architecture reflected strategy in exploitation and exploration. We also tested the “pipe-stem” theory, essentially dating back to Leonardo da Vinci, that underlies many models and found that our measurement data conformed with it. The ratio of the sum of root cross-sectional areas after and before

收稿日期: 2007-10-29 接受日期: 2008-04-15

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KZCX3-SW-342-02)和科技部“西部开发科技行动”重大项目(2004BA901A21-1)

本研究根系挖掘工作得到中国科学院新疆生态与地理研究所塔中沙漠植物园工作人员的大力支持, 在此表示感谢

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: zhxm@ms.xjb.ac.cn

bifurcation was constant with change of root diameters, so we proposed that the scaling coefficient α is the universal feature of root architecture.

Key words Taklimakan Desert, root topology, topological indices, length of link, Leonardo da Vinci rule, adaptive strategy

DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.06.007

根系是植物直接与土壤接触的器官,直接影响着地上部分的生长以及整个植株的生存和发育,而且根系的分支状况和构型对营养物质的吸收起着关键作用(Dannowski & Block, 2005),但是由于根系深埋地下,挖掘工作费时费力(单立山等, 2007b),所以其构型特征很难获得直观的认识和了解。根系的构型特征可以通过根系几何形态特征参数和拓扑结构来描述,几何形态特征参数包括根长、根重和角度等,根系拓扑结构则反映根系的分支状况,连接数量以及根系在土层中的空间分布等(Glimskär, 2000)。拓扑结构特征作为根系构型的重要组成部分,决定了根系在土壤中的空间分布属性,并且也影响根系营养吸收能力和固定作用(Berntson, 1997)。由于根系形态更易于受到土壤质地和障碍物等条件的影响,因此在根系生态学研究中,根系拓扑特征分析较形态特征分析显得更加重要,近年来根系拓扑结构已经成为根系构型研究的热点问题(Martínez-Sánchez et al., 2003)。

Fitter (1986, 1987)与Fitter等(1991)提出了根系拓扑结构的两种极端类型,即鱼尾形分支和叉状分支模式,并且通过拓扑指数来反映不同植物根系的分支模式。Fitter 和 Sticklabd (1991)与Glimskär (2000)等比较了不同分支模式根系对营养物质的竞争能力,认为鱼尾形分支更适于资源相对贫乏的生境。Glimskär (2000)在人工控制和自然条件下对5种植物根系拓扑结构特征进行了分析,得到了营养物质的限制有利于根系分支向鱼尾形发展的结论。Bouma (2001) 等对频繁出现洪涝的区域的植物根系拓扑结构特征进行了研究,验证了理论上所预测的根系直径、分支数量与根构型之间的关系。Berntson (1997)从生长和功能特征两个方面对根系的拓扑结构进行了研究。Oppelt (2001)认为根系的拓扑性质直接影响到根系吸收效率以及根系构建过程中所需要的碳量,根系拓扑结构分析主要目的就是找出生境条件的改变是否会使根系的分支和延伸策略发生适

应性的变化。但是,根系在适应环境过程中拓扑结构如何发生变化还没有一致的说法。

近年来,随着塔克拉玛干沙漠公路的建设,对塔克拉玛干沙漠植物与生态因子关系的研究越来越受到研究者的重视,但是目前的研究主要集中在防护林等人工植被,重点主要集中在地上部分,针对天然植物和地下部分的研究还比较少。天然植物作为当地生境的良好适应者,其根系的构型特征可以很好地反映根系在沙漠腹地特殊生境条件下的适应性。本研究以塔克拉玛干沙漠腹地3种典型植物塔克拉玛干柽柳(*Tamarix taklamakanensis*)、塔克拉玛干沙拐枣(*Calligonum roborovskii*)和罗布麻(*Apocynum venetum*)根系为研究对象。本文通过研究3种植物根系的拓扑结构特征,比较在塔克拉玛干沙漠腹地特殊生境条件下,植物根系构型的差异性和相似性,探讨植物在沙漠环境中的根系适应策略,从而为塔克拉玛干沙漠公路防护林的建设与沙漠植被恢复提供基础资料。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

研究区位于塔克拉玛干沙漠腹地,塔里木沙漠公路塔中4号油井附近,其地理位置为 $83^{\circ}39' E$, $38^{\circ}57' N$ 。选择地势低平、植被较为集中、植株长势良好的区域作为样地。研究区由于受沙漠特点和水、盐等条件限制,群落的种类成分少、盖度小,且分布面积有限(何兴东,1997)。天然植物种类包括:芦苇(*Phragmites australis*)、罗布麻、管花肉苁蓉(*Cistanche tubulosa*)、河西菊(*Hexinia polydichotoma*)、塔克拉玛干沙拐枣和塔克拉玛干柽柳。试验地为风沙土,地下水位埋深1.2 m左右,由于沙漠腹地降水稀少,蒸发强烈,表层土壤水分含量低,而且环境条件比较恶劣(表1)。

1.2 根系挖掘方法

在地势平坦、植物分布相对较为集中的区域,选择长势良好的塔克拉玛干沙拐枣5株、塔克拉玛

干柽柳、罗布麻植物各6株, 测定基径和冠幅, 然后利用铁锹等工具挖掘所有直径 $>3\text{ mm}$ 的根系, 因为直径 $<3\text{ mm}$ 根系构型的重建在研究中很难实现(Oppelt *et al.*, 2000, 2005), 尽量保持根系在

自然空间中的位置。根系完全暴露后, 采用 $50\text{ cm} \times 50\text{ cm}$ 的网格确定根系的分布位置(直到没有根系出现为止), 按照1:50的比例在 $35\text{ cm} \times 25\text{ cm}$ 的坐标纸上准确绘制根系俯视图。

表1 塔克拉玛干沙漠腹地环境特征
Table 1 The data of environmental factor in the hinterland of Taklimakan desert

地理位置 Location	年降水量 Mean annual pre- cipitation (mm)	年蒸发量 Mean annual evapo- ration (mm)	极端气温 Extreme tempera- ture ($^{\circ}\text{C}$)	矿化度 Degree of mineraliza- tion (g L^{-1})	地下水位 Ground-water Table (m)
83°39'51.21"E 38°57'26.91"N	36.60	3638.60	-22.20~45.60	4.75~17.54	1.20

1.3 根系参数的测定与处理

待根系完全暴露以后, 利用游标卡尺和卷尺等工具测定以下参数: 1) 各级根系分支前后的直径(图1); 2) 根系内部、外部连接数量、连接长度(图2); 3) 绘制根系俯视图和剖面图; 4) 最后数据用Excel、SPSS 13.0等数据处理软件进行处理统计分析。

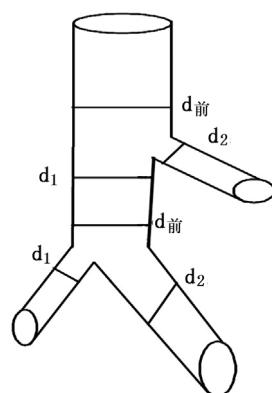


图1 根系分支示意图

Fig. 1 The schematic view of root branching system

根系分支示意图中, $d_{\text{前}}$ 分支前直径, d_1 与 d_2 分别为分支后直径 Schematic representation of root branching. The $d_{\text{前}}$ is diameter before branching; d_1 and d_2 are diameters after branching.

1.4 理论分析方法(参数计算)

Fitter (1986, 1987), Bouma (2001), Fitter等(1991)对根系的拓扑结构提出了两种极端分支模式: 鱼尾形分支、叉状分支(图2), 并且应用拓扑指数表示根系的分支特征, 分析根系分支模式, 其中拓扑指数 $TI = \lg A / \lg M$ (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), 典

型的鱼尾形分支 $TI=1$, 叉状分支 TI 接近0.5(取决于 M 大小), 也就是说拓扑指数越接近1, 根系越接近鱼尾形分支, 相反, 拓扑指数越接近0.5, 根系越接近叉状分支。

由于Fitter拓扑模型中典型的叉状分支结构的 TI 接近0.5, 大小取决于 M , 所以Oppelt等(2001)在此基础上提出了新的修正拓扑参数, 来说明根系分支状况的中间过渡形式。Oppelt把从基部到根终端连接数量称为拓扑长度 a , 最大拓扑长度和Fitter模型的等级 A 相同, b 为根系平均拓扑长度, 其中 b 和根系基部到根终端通道的所有连接总数 Pe 相联系, 可以用以下方程表示: $b = Pe / v_0 (v_0$ 相当于Fitter拓扑模型的外部连接总和 M), 由于 a 、 b 随着根系的 v_0 值的改变而变化, 所以通过对 a 、 b 进行线性转换得到修正值 q_a 、 q_b , 其范围在0~1之间, 具体方法如下列方程所示:

$$q_a = \frac{a - 1 - lbv_0}{v_0 - 1 - lbv_0}, q_b = \frac{b - 1 - lbv_0}{(v_0 + 1)/2 - v_0^{-1} - lbv_0} \quad (1)$$

其中, $lbv_0 (= \ln v_0 / \ln 2)$, 其中鱼尾形分支 $q_a = q_b = 1$, 叉状分支 $q_a = q_b = 0$ (图3)。

Leonardo da Vinci法则认为根系的分支前后的横截面积是相等的, 即分支前的横截面积等于分支后的横截面积之和, 也就是管道模型, 可以通过下列方程表示:

$$d_{\text{前}}^2 = \sum_{i=1}^n d_i^2 \quad (2)$$

根据方程(2) van Noordwijk等(1994, 1995)与 Spek和van Noordwijk (1994) 提出了更加一般的方程即:

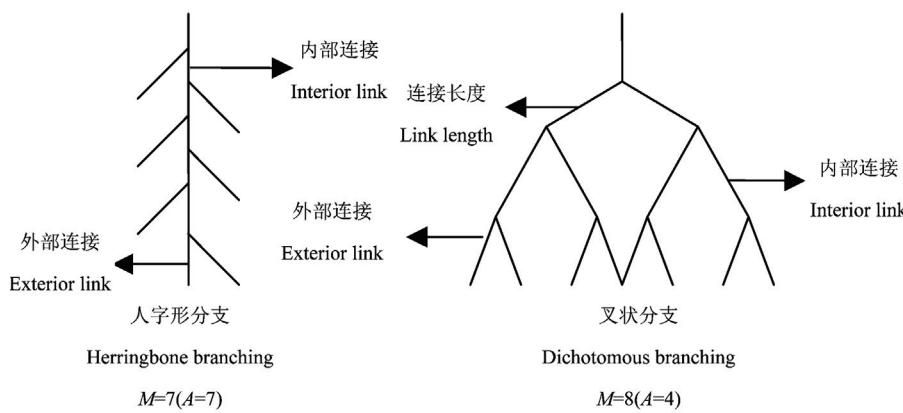


图2 根系拓扑结构示意图

Fig. 2 The schematic view of topology of root system

以上示意图表示的是Fitter提出的两种典型拓扑结构。根系分支由连续的连接组成，连接分为内部连接和外部连接，两个分支点之间为内部连接，分支与分生组织之间为外部连接，两个连续分支之间的长度为连接长度。The schematic representation indicates two Fitter's root topological pattern. A link is defined as a piece of root between two branching points (interior link) or between a branch and a meristem (exterior link). The magnitude (M) of the overall root system represents the number of exterior links. The altitude of the overall root system (A) is the number of links in the longest path from an exterior link to the most basal link of the root system. The topological index (TI) of a root system may be defined as $\lg \text{altitude}/\lg \text{magnitude}$ and the length between two branching points is link length。

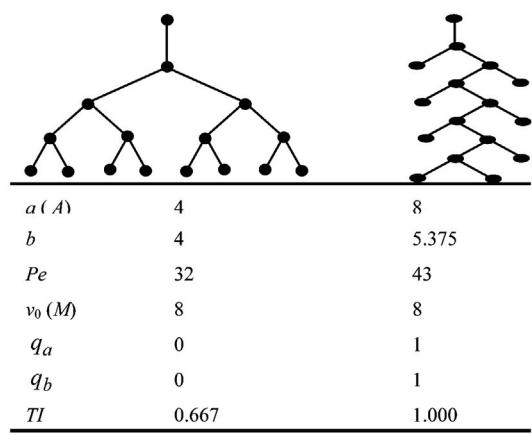


图3 两种典型结构的拓扑指数
Fig. 3 The topological index of two typical topology systems

图中所示拓扑长度 $a(A)$ ，平均拓扑长度 b ，根系基部到终端通道所有连接总数 Pe 以及拓扑指数 TI 和修正拓扑指数 q_a ， q_b 。The two extremely topological pattern with the altitude $a(A)$ ，mean topological depth b ，topological indices TI with the corresponding normed indices q_a and q_b

$$d_{\text{前}}^2 = \alpha \sum_{i=1}^n d_i^2 \quad \text{即: } \alpha = d_{\text{前}}^2 / \sum_{i=1}^n d_i^2 \quad (3)$$

且 $\alpha > 0$ ， α 为根系分支前后的横截面积比。
本文以塔克拉玛干柽柳、塔克拉玛干沙拐枣

和罗布麻为研究对象，主要对以下问题进行探讨：1)应用van Noordwijk等(1994, 1995)与Oppelt等(2001)模型研究塔克拉玛干沙漠腹地植物根系拓扑结构特征；2)沙漠腹地根系连接长度特征；3)验证Leonardo da Vinci (Richter, 1970)根系分支前后横截面积相等法则；4)沙漠腹地3种植物根系构型特征及其适应性。

2 结果与分析

2.1 根系空间分布特征

塔克拉玛干柽柳根系水平分布半径可达10 m，是冠幅半径的10倍，根系水平分布占绝对优势，主要集中在50~100 cm土层中，最大垂直分布深1.5 m，各级根系在水平延伸一定距离后大多以90°垂直向下生长，直达地下水位或者穿入地下水，且具有大量细根(直径<2~3 mm)。塔克拉玛干沙拐枣、罗布麻根系也以水平分布为主，主要集中于表层20~50 cm的湿沙层，根系的表皮较厚，含有大量水分且表面分布有较多的细弱须根，但其长度一般在5~10 cm左右。

2.2 根系拓扑指数与拓扑结构

表2展示了各植物种根系的3种拓扑指数 q_a 、 q_b 、 TI 。通过单因素方差分析，不同植物种的根系拓扑指数之间存在差异性： $q_a (F=8.574, p=0.004)$ 、

q_b ($F=5.968, p=0.013$)、 TI ($F=16.545, p=0.00$)。通过多重比较LSD法可以得出：塔克拉玛干柽柳根系的拓扑指数 q_a 、 q_b 、 TI 与塔克拉玛干沙拐枣、

罗布麻根系拓扑指数均具有显著性差异，而罗布麻、塔克拉玛干沙拐枣根系之间3种拓扑指数均没有显著性差异(表3)。

表2 根系拓扑结构参数
Table 2 The parameters of root system topology

植物种 Species	编号 Samples	等级 $a(A)$ Altitude	拓扑长度 b Mean topological depth	基部到终端 所有连接总 和 Pe	外部连 接总和 $v_0(M)$	修正拓 扑指数 q_a	修正拓扑 指数 q_b	拓扑 指数 TI
塔克拉玛干柽柳 <i>Tamarix taklamakanensis</i>	101	7	5.47	82	15	0.207	0.139	0.719
	102	9	6.67	200	30	0.128	0.072	0.646
	103	12	8.00	352	44	0.148	0.091	0.657
	104	10	6.96	181	26	0.212	0.144	0.706
	105	11	7.86	338	43	0.125	0.087	0.638
	106	12	8.23	576	70	0.077	0.037	0.585
均值 Mean		10.167	7.198	288.167	38.000	0.150	0.095	0.659
塔克拉玛干沙拐枣 <i>Calligonum roborovskii</i>	201	8	4.89	44	9	0.793	0.417	0.946
	202	6	4.44	40	9	0.379	0.160	0.815
	203	6	4.38	35	8	0.500	0.273	0.862
	204	7	5.44	49	9	0.590	0.741	0.886
	205	9	6.59	112	17	0.328	0.309	0.775
均值 Mean		7.200	5.148	56.000	10.400	0.518	0.38	0.857
罗布麻 <i>Apocynum venetum</i>	301	9	6.33	114	18	0.299	0.221	0.760
	302	6	4.43	31	7	0.687	0.592	0.921
	303	6	4.50	36	8	0.5	0.364	0.862
	304	9	6.00	72	12	0.595	0.500	0.884
	305	5	4.44	40	9	0.172	0.160	0.732
	306	9	6.59	112	17	0.328	0.309	0.813
均值 Mean		7.333	5.380	67.500	11.833	0.430	0.358	0.829

表3 不同植物根系拓扑结构差异性比较
Table 3 The otherness comparison of root system topology with different species

植物种 Species	q_a	q_b	TI
塔克拉玛干柽柳 <i>Tamarix taklamakanensis</i>	0.150 ^a	0.095 ^a	0.659 ^a
罗布麻 <i>Apocynum venetum</i>	0.430 ^b	0.358 ^b	0.829 ^b
塔克拉玛干沙拐枣 <i>Calligonum roborovskii</i>	0.518 ^b	0.380 ^b	0.857 ^b

不同字母表示差异显著 Different leffers indicate significant difference

根系拓扑指数可以反映了3种植物之间拓扑结构的差异性，塔克拉玛干柽柳根系拓扑指数最小，(其中 $TI=0.659$ ，接近0.5)，接近叉状分支模

式，塔克拉玛干沙拐枣、罗布麻根系的拓扑指数 TI 较大，(TI 分别为0.857、0.829，接近1)，根系接近鱼尾形分支结构。因此可以看出塔克拉玛干柽柳根与塔克拉玛干沙拐枣、罗布麻具有不同的拓扑结构，而塔克拉玛干沙拐枣、罗布麻之间根系的拓扑结构不存在明显的差异性。

2.3 根系连接长度

从图4中可以看出，3种植物根系平均连接长度的差异，其中以塔克拉玛干沙拐枣根系的平均连接长度最大，达2.94 m，塔克拉玛干柽柳、罗布麻根系的平均连接长度分别为1.25和1.12 m。通过单因素方差分析得出，沙拐枣根系的平均连接

长度与其它两个种根系的平均连接长度具有明显的差异($p=0.00<0.5$)。而塔克拉玛干柽柳和罗布麻根系的平均连接长度差异不明显($p=0.981>0.5$)。但是3种植物根系的平均连接长度都较大, 最小的平均连接长度为1.12 m, 说明根系通过增加连接长度来扩展其在土壤中的分布范围, 从而扩大根系的营养空间(Wahid, 2000; 张宇清等, 2003), 这也是植物适应沙漠特殊生境条件的一种策略。

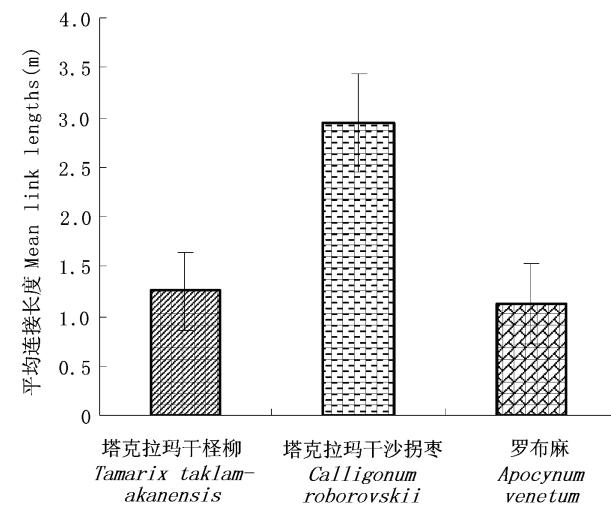


图4 不同根系平均连接长度
Fig. 4 The mean link lengths of root system for different species

2.4 根系分支前后直径的关系

Leonardo da Vinci法则是根系分支前后横截面积相等, 即分支前的横截面积等于分支后的横截面积之和, 也就是所谓的管道模型(MacDonald, 1983), 通过图5可以看出根系分支前后的横截面积基本符合Leonardo da Vinci法则, 即分支前后横截面积相等, 其中塔克拉玛干柽柳、塔克拉玛干沙拐枣和罗布麻根系分支前后的横截面积比 α 分别为: 0.95 ± 0.12 、 1.06 ± 0.28 和 1.04 ± 0.13 , 而且3种植物根系分支前后的横截面积之比与根系的直径之间不存在相关关系(R^2 分别为: 0.087 5、0.075 5和0.162 6), 说明根系分支前后横截面积之比不随根系直径的变化而变化, 根系分支前后的横截面积相等是根系构型的一般性特征。

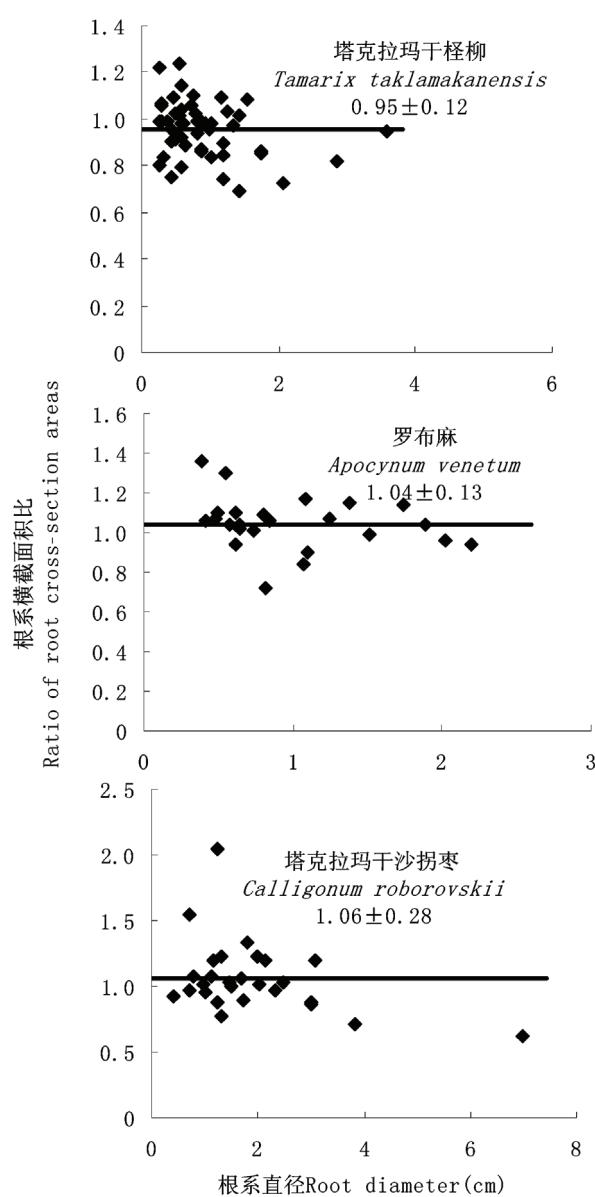


图5 不同植物根系分支横截面积比
Fig. 5 The parameter α in different species

3 讨论

3.1 根系的空间分布特征

在塔克拉玛干沙漠腹地, 3种植物根系均为水平分布占优势, 从有效营养空间(Wahid, 2000; 张宇清等, 2003)特点来看, 这3种植物根系垂直幅远远小于水平幅, 表现出水平根型的特点。许皓和李彦(2005)对新疆古尔班通古特沙漠多枝柽柳的研究发现, 根系主要集中在2.4~3.1 m。张宇清等(2002)发现黄土高原埂坎立地条件下的柽柳根系最深可达7.57 m, 都表现出了深根型的特点,

这和我们的研究结果有差异, 塔克拉玛干柽柳根系主要集中在50~100 cm的土层, 这种差异可能与不同地区的水分条件有关, 古尔班通古特沙漠和黄土高原的地下水位较深, 而塔克拉玛干沙漠腹地植物分布区地下水位较浅, 一般在1~2 m之间, 所以在塔克拉玛干沙漠腹地植物根系分布浅层化(单立山等, 2007a), 根系分布特征表现出很强的生态可塑性。李海涛(1996)发现白皮沙拐枣(*Calligonum leucocladum*)侧根多水平分布在10~20 cm深的浅层湿沙层中, 其半径可延伸20 m, 可充分利用荒漠降水以维持正常生长。这与我们的研究基本一致。塔克拉玛干沙拐枣、罗布麻根系主要集中在20~50 cm的湿沙层, 水平根幅远大于垂直根幅, 属于浅根型。

3.2 根系拓扑结构特征

根系拓扑结构的主要作用是影响侧根对营养物质的竞争能力(Biondini & Grygiel, 1994)。一般情况下, 鱼尾形根系次级分支较少, 重叠较少、内部竞争较小, 叉状分支根系由于次级分支较多, 重叠增多、内部竞争较强, 这就导致单位碳的投入下, 鱼尾形分支的根系分布范围大于叉状分支根系, 从而使得鱼尾形根系在单位碳的投入下, 可以吸收更多的营养, 因此鱼尾形分支根系更加适合于营养贫瘠的环境(Bouma, 2001; Fitter, 1987; Fitter et al., 1991), 然而叉状分支可以增加分支加强根系在土层中的扩展能力, 这样也有利于提高植物在资源贫瘠生境中竞争营养的能力(Bouma, 2001), 所以说两种拓扑结构在适应环境上具有不同的生态性特征。

在塔克拉玛干沙漠腹地贫瘠的土壤环境中, 塔克拉玛干柽柳与塔克拉玛干沙拐枣、罗布麻表现出了两种不同的分支模式。塔克拉玛干柽柳根系拓扑指数小, 分支结构复杂, 次级分支较多, 近似为叉状分支结构, 而塔克拉玛干沙拐枣、罗布麻根系拓扑指数较大, 则表现为鱼尾形分支模式, 分支较为简单, 次级分支较少。显示了塔克拉玛干柽柳主要通过次级根系的产生来扩大根系的分布范围, 而塔克拉玛干沙拐枣、罗布麻通过较少的分支但在土层中的快速生长延伸, 扩大了根系的有效营养空间(Fitter et al., 1991), 从而更加有效地从土壤中获取资源。因此, 根系拓扑结构的差异表现了植物在对干旱环境适应上生态生理差异性以及营养物质的吸收与根系延伸策略的差

异(Oppelt et al., 2001)。塔克拉玛干柽柳根系的叉状分支虽然可以通过增加分支来提高空间占有能力, 但在资源贫瘠的环境中, 根系分支的增加将会导致根系的重叠加剧, 使得单位碳的投入下, 塔克拉玛干柽柳的根系吸收效率不及塔克拉玛干沙拐枣和罗布麻, 但是作为沙漠环境的良好适应者, 塔克拉玛干柽柳具有其它不可忽视的根系适应性——根系连接长度。

3.3 根系连接长度

从根系连接长度的角度来说, 连接长度的增加是植物提高根系在土层中的分布范围、提高植物营养获取能力的一个重要策略。塔克拉玛干沙漠腹地3种植物根系的平均连接长度都较大, 最小的也有1.12 m, 正如Fitter (1987)和Fitter等(1991)发现根系较高的吸收效率与鱼尾形分支结构和较长的连接长度相关。Fitter 和 Stickland (1991)认为叉状分支较适合于营养丰富的生境条件, 因为由于营养丰富使得根系内部对营养物质的竞争程度降低, 根系可以通过复杂的分支吸收营养实现植物的快速生长。在塔克拉玛干沙漠贫瘠的营养环境中, 塔克拉玛干柽柳则主要可通过增加根系连接长度, 减少根系之间的交叠重复, 降低根系内部对营养物质的竞争, 提高根系对营养物质的吸收效率, 保证植物有效的营养空间, 另一方面可以通过增加复杂的次级根系分支, 扩展根系的空间范围, 这样就保证了叉状分支结构的塔克拉玛干柽柳能够在资源贫瘠的环境中正常生长。而塔克拉玛干沙拐枣和罗布麻则主要通过增加连接长度来促使根系在土壤环境中迅速扩展, 增大植物的有效营养空间, 在资源贫瘠的环境中吸收足够的水分和营养来保证植物的正常生理需求。

3.4 Leonardo da Vinci法则

根系构型的一个重要方面就是根系直径及其之间比例关系(Glimskär, 2000)。研究表明不同植物根系分支前后的横截面积之比具有一致性(塔克拉玛干柽柳、塔克拉玛干沙拐枣、罗布麻根系的分支前后根系横截面积之比分别为: 0.95、1.04和1.06), 这与Eduardo (2004)对*G. sepium*与*E. lanceolata*的研究一致, Eduardo发现两种植物根系的横截面积之比分别为1.15和1.14, van Noordwijk和Purnomasidhi (1995)针对19种植物的29个植株的根系的分支状况进行了研究, 也发现分支

的横截面积之比为 1.33 ± 0.538 。这些都验证了 Leonardo da Vinci 法则, 即分支前的横截面积等于分支后的横截面积。研究中我们发现根系的直径与根系分支的横截面积之间不存在相关关系, 这与 van Noordwijk 和 Purnomasidhi(1995) 及 Eduardo (2004) 的研究一致, 说明根系分支前后横截面积的相等性是植物根系构型的一般性特征, 不因根系直径的变化而变化。

van Noordwijk 等(1994)与 Spek 等(1994) 认为分形理论和 Leonardo da Vinci 法则相结合可以很好地应用于根系构型的预测: 即根系分支前后横截面积具有一致性反映了根系的自相似性。因此, 通过易于测定的指标(如基径、分支点直径) 可以较好地对根系生物量和根长等构型指标进行估计, 从而为间接研究根系在土层的空间占据能力以及营养物质的吸收效率提供一个有效的方法, 这样不仅降低了根系挖掘工作的强度, 更重要的是减少了对植物的破坏。塔克拉玛干柽柳、塔克拉玛干沙拐枣和罗布麻根系的分支横截面积变化较小, 根据 van Noordwijk 等(1994) 与 Spek 等(1994) 的理论可以很好地预测塔克拉玛干柽柳、塔克拉玛干沙拐枣和罗布麻根系的生物量和根长等根系构型参数, 这也为将来的根系构型的研究提供了一个参考。

4 结 论

通过对塔克拉玛干沙漠腹地3种植物根系的拓扑结构特征进行研究, 可以很好地了解沙漠地区植物根系的构型特征, 并且可以得出以下结论: 1) 塔克拉玛干沙漠腹地根系水平分布占绝对优势, 水平根幅远大于垂直幅, 属于典型的浅根型植物, 根系浅层化与研究区域较浅的地下水位相关。2) 塔克拉玛干沙漠3种植物根系表现出不同的根系拓扑结构特征: 塔克拉玛干柽柳表现为叉状分支的结构($q_a=0.15$ 、 $q_b=0.09$ 、 $TI=0.658$), 罗布麻($q_a=0.43$ 、 $q_b=0.35$ 、 $TI=0.83$)和沙拐枣($q_a=0.52$ 、 $q_b=0.38$ 、 $TI=0.86$)根系趋向于鱼尾形分支结构。3) 增加连接长度是根系对沙漠腹地资源贫瘠的土壤环境的一个良好适应, 较长的连接长度可以降低根系内部对营养物质的竞争。在单位碳的投入下, 保证根系占据更大的营养空间, 从而满足植物的正常的水分和营养物质需求。4) 研究中验证了3种植物的根系截面积符合 Leonardo da Vinci 法

则, 即根系分支前的横截面积等于根系分支后的横截面积之和, 说明根系分支前后横截面积的相等性是植物根系构型一般性特征, 不因根系直径的变化而变化。

参 考 文 献

- Berntson GM (1997). Topological scaling and plant root system architecture: developmental and functional hierarchies. *New Phytologist*, 135, 621–634.
- Biondini ME, Grygiel CE (1994). Landscape distribution of organisms and the scaling of soil resources. *American Naturalist*, 143, 1026–1054.
- Bouma TJ, Nielsen KL, Vanhal J, Koutstaal B (2001). Root system topology and diameter distribution of species from habitats differing in inundation frequency. *Functional Ecology*, 15, 360–369.
- Dannowski M, Block A (2005). Fractal geometry and root system structures of heterogeneous plant communities. *Plant and Soil*, 272, 61–76.
- Eduardo S, Harry OL, Pekka N (2004). A fractal root model applied for estimating the root biomass and architecture in two tropical legume tree species. *Annals of Forest Science*, 61, 337–345.
- Fitter AH (1986). The topology and geometry of plant root systems: influence of watering rate on root system topology in *Trifolium pratense*. *Annals of Botany*, 58, 91–101.
- Fitter AH (1987). An architectural approach to comparative ecology of plant root systems. *New Phytologist*, 106, 61–77.
- Fitter AH, Stickland TR (1991). Architectural analysis of plant root systems. 2. Influence of nutrient supply on architectural contrasting plant species. *New Phytologist*, 118, 383–389.
- Fitter AH, Stickland TR, Harvey ML, Wilson GW (1991). Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytologist*, 118, 375–382.
- Glimskär A (2000). Estimates of root system topology of five plant species grown at steady-state nutrition. *Plant and Soil*, 227, 249–256.
- He XD (何兴东) (1997). Study on the natural plant community in the hinterland of taklimakan desert. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 12, 144–148 (in Chinese with English abstract).
- Li HT (李海涛) (1996). The primary analysis of the relationship between the environment and the root system of *Calligonum leucocladum*. *Journal of Xinjiang Agricultural University* (新疆农业大学学报), 19, 56–60. (in Chinese with English abstract)

- MacDonald N (1983). *Trees and Networks in Biological Models*. Wiley, Chichester, UK, 215.
- Martínez-Sánchez JJ, Ferrandis P, Trabaud L, Galindo R, Franco JA, Herranz JM (2003). Comparative root system structure of post-fire *Pinus halepensis* Mill. and *Cistus monspeliensis* L. saplings. *Plant Ecology*, 168, 309–320.
- Oppelt AL, Kurth W, Dzierzonb H, Jentschke G, Godbold D (2000). Structure and fractal dimensions of root systems of four co-occurring fruit tree species from Botswana. *Annals of Forest Science*, 57, 463–475.
- Oppelt AL, Kurth W, Godbold DL (2001). Topology, scaling relations and Leonardo's rule in root systems from African tree species. *Tree Physiology*, 21, 117–128.
- Oppelt AL, Kurth W, Godbold DL (2005). Contrasting rooting patterns of some arid-zone fruit tree species from Botswana-II. Coarse root distribution. *Agroforestry Systems*, 64, 1–11.
- Richter JP (1970). The notebooks of Leonardo da Vinci (1452–1519), compiled and edited from the original manuscripts. Dover, New York (Reprint of a work originally published by Sampson Low, Marston Searle and Rivington, London 1883), 367.
- Shan LS (单立山), Zhang XM (张希明), Chai ZP (柴仲平), Wei J (魏疆), Yan HL (闫海龙), Xu H (许皓) (2007a). Response of the distribution of roots of *Tamarix ramosissima* seedlings to irrigation with different volumes. *Arid Zone Research* (干旱区研究), 24, 213–218. (in Chinese with English abstract)
- Shan LS (单立山), Zhang XM (张希明), Hua YH (花永辉), Wei J (魏疆), Yan HL (闫海龙), Xie TT (解婷婷) (2007b). Response of root distribution *Haloxylon ammodendron* seedlings to irrigation amounts in the Taklimakan desert, China. *Journal of Plant Ecology* (Chinese Version) (植物生态学报), 31, 769–777. (in Chinese with English abstract)
- Spek LY, van Noordwijk M (1994). Proximal root diameter as predictor of total root size for fractal branching models. II. Numerical model. *Plant and Soil*, 164, 119–127.
- van Noordwijk M, Purnomasidhi P (1995). Root architecture in relation to tree-crop-soil interactions and shoot pruning in agroforestry. *Agroforestry Systems*, 30, 161–173.
- van Noordwijk M, Spek LY, de Willigen P (1994). Proximal root diameter as predictor of total root size for fractal branching models. I. Theory. *Plant and Soil*, 164, 107–117.
- Wahid PA (2000). A system of classification of woody perennials based on their root activity patterns. *Agroforestry Systems*, 49, 123–130.
- Xu H (许皓), Li Y (李彦) (2005). Water use strategies and corresponding leaf physiological performance of three desert shrubs. *Acta Botanica Boral-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 25, 1309–1316. (in Chinese with English abstract)
- Zhang YQ (张宇清), Qi S (齐实), Sun LD (孙立达), Zou Q (邹青), Sun XY (孙秀云) (2002). Root system characteristics of *Tamarix ramosissima* Ldb on terrace embankments in two types of stand condition. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 24(2), 44–47. (in Chinese with English abstract)
- Zhang YQ (张宇清), Qi S (齐实), Wen MX (文妙霞) (2003). Primary study on root system foraging space and rooting pattern of plants on the terrace embankments. *Science of Soil and Water Conservation* (水土保持科学), 3(1), 31–36. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 王政权 责任编辑: 姜联合