

黄土高原不同演替阶段草地植被细根垂直分布特征与土壤环境的关系

韦兰英^{1,2}, 上官周平^{1,2,*}

(1. 西北农林科技大学黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨陵 712100;
2. 中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西 杨陵 712100)

摘要: 研究了黄土区不同演替阶段草地植被细根垂直分布特征与土壤环境的关系, 结果表明不同演替阶段草地植被细根生物量、根长密度、表面积、直径和比根长均具有明显的垂直分布特征。细根生物量、根长密度和细根表面积一般随土层加深而逐渐减少, 且集中分布于 0~40 cm 土层; 随着演替的进行, 除 20a 弃耕地外, 0~80 cm 土层细根生物量、根长密度和细根表面积逐渐增加; 除 25a 弃耕地外, 细根直径随演替进行逐渐减小。0~100 cm 土层土壤含水量随演替进行而增加, 不同演替阶段深层土壤水分较表层稳定。土壤容重的变化趋势为 9<4<15<20<25a 弃耕地, 根系对表层土壤水分和容重的影响较大, 而对深层土壤水分与容重影响较少。不同演替阶段细根各参数和土壤水分、容重差异均达到显著水平。各弃耕地细根参数之间, 细根参数和土壤环境因子之间存在不同程度的相关关系, 土壤含水量在草本植被的不同演替阶段均是影响其细根垂直分布的关键因素。土壤容重在演替早期对草本植被根系的影响较小, 随着演替进行其影响作用进一步增强。

关键词: 草地植被; 细根特征; 垂直分布; 演替; 土壤环境; 黄土区

文章编号: 1006-0933(2006)11-3740-09 中图分类号: S181 文献标识码: A

Relationship between vertical distribution of fine root in different successional stages of herbaceous vegetation and soil environment in Loess Plateau

WEI Lan Ying^{1,2}, SHANGGUAN Zhou Ping^{1,2,*} (1. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A & F University, Yangling 712100, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, Yangling 712100, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(11): 3740 ~ 3748.

Abstract: Over the last few decades the extent of land-use has been dramatic and vegetation has been shifted in the Loess Plateau. Shifts of vegetation alter the distribution of plant roots, which have made the plant's belowground vertical structure unclear. Fine roots (≤ 2 mm in diameter) are the primary pathway for water and nutrient uptake. The growth and distribution of fine roots are influenced by many biotic and abiotic factors. Therefore, soil environment is the main factor that influences the fine roots. The interactions of fine roots and soil environment are important for water and nutrient uptake, which are critical for plant growth and ecosystem function. Despite their importance for the nutrient cycling and resource capture, fine roots are poorly understood in different successional stages of herbaceous vegetation. Understanding the differences among different successional herbaceous vegetations requires assessment of vertical distribution of fine root in soil profile and its influence factors.

基金项目: 国家教育部新世纪优秀人才培养计划资助项目(NCEF-04-0955); 西北农林科技大学拔尖人才培养计划资助项目; 中国科学院西部之光人才培养计划联合学者资助项目(20052H01)

收稿日期: 2006-06-09; 修订日期: 2006-09-04

作者简介: 韦兰英(1980~), 女, 广西桂林人, 硕士, 主要从植物生态研究。E-mail: weilanyingccn@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shangguan@ms.ismc.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported the Program for New Century Excellent Talents in Universities (No. NCEF-04-0955) and the Program for Excellent Talents in Northwest A & F University, the United Scholar's Item of Talent Training Program in West China of Chinese Academy of Sciences(No. 20052H01)

Received date: 2006-05-09; **Accepted date:** 2006-09-04

Biography: WEI Lan Ying, Master, mainly engaged in forest ecology. E-mail: weilanyingccn@163.com

The objective of this study is to understand the relationship between vertical distribution of fine roots in different successional stages of herbaceous vegetation and soil environment in the Loess Plateau. We surveyed five grasslands that previously were croplands but have been abandoned without planting crops for different years. The fine roots were collected for each 10 cm depth interval to a depth of 80 cm with 9 cm diameter cores in each experiment plot. Soil water content and soil bulk density were also measured at the same time. The vertical distribution of fine roots, soil water content and soil bulk density were compared among the different grasslands.

The results indicated that fine root biomass (dry biomass of roots per unit volume), length density (length of roots per unit volume), surface area (surface area of roots per unit volume) and specific root length (length of roots per unit dry biomass) were all concentrated in the 0—40 cm soil layer, and then decreased with the increasing soil depth. Except the 20a grassland, the total fine root biomass, length density and surface area increased with increasing abandoned years. Except for the 25a grassland, fine root diameter decreased with the abandoned years. Except the 4a grassland, soil water in the 0—100 cm soil layer increased with increasing abandoned years and the soil water in the deep soil layers were more stable in different grasslands. The rank of soil bulk density in different grasslands was 9 < 4 < 15 < 20 < 25a. These suggest that the influence of fine root on the soil environment was different, it can ameliorate the surface soil environment dramatically. Fine root parameters, soil water and soil bulk density were different significantly in different abandoned years ($p < 0.05$) and there were different correlations among them. Soil water was always the key factor that influences the fine root distribution. For soil bulk density, it was not the key factor that influences the fine root distribution in the early stage, but was in the later stage. Generally, the relationship between bulk density and fine root distribution became closer with the increasing abandoned years.

Key words: herbaceous vegetation; fine root characters; vertical distribution; succession; soil environment; Loess Plateau

对植物生态系统而言, 植被的地下与地上部分具有同等重要的作用, 但至今人们对地下部分结构与功能的了解仍十分有限^[1]。生态系统地上与地下过程的关联主要是通过根系实现的, 根系是植被地下部分的重要组成部分, 随着全球变化与植被生态系统研究的深入, 对根系的研究也日益受到重视。由于在不同演替阶段中出现的物种其生理生态特性以及对环境的适应性有很大差别, 所以 Bazzaz^[2] 通过对先锋群落到顶极群落主要植物的光合作用和呼吸作用特性变化来揭示植物群落演替的机理。根系也是植物群落演替的重要内容, 在植被演替过程占有十分重要的地位, 对不同演替阶段植被根系进行研究, 可揭示植物群落演替的一般规律以及不同演替阶段生态系统的功能^[3,4]。然而人们对植物地下部分的研究远少于地上部分, 尤其是对不同演替阶段植被根系垂直分布与土壤环境之间关系的研究更少。

虽然植被演替主要通过物种竞争来推动, 但土壤作为植被演替的重要环境条件, 它不但促进前一植被群落的灭亡, 而且为后续群落演替创造条件^[5]。张全发等^[6] 也认为, 植物群落的演替是群落的植物部分与土壤部分协同作用的结果。根系不仅是连接植物与土壤的桥梁, 而且作为感知土壤环境的器官, 对土壤环境响应敏感^[7]。植物根系的地下分配格局会对整个生态系统产生重要的影响^[8], 尤其是提供给植物生长所需水分和养分的细根, 其空间结构不仅决定了根系对地下资源的利用效果及潜力, 同时还反映了土壤中水分和养分的分配格局^[9], 并且会对不同的土壤养分、水分梯度及土壤其它特性做出响应^[1,10]。所以在植物群落中, 植物与土壤资源之间的相互作用是生态系统过程的重要内容^[11]。

与乔木或者灌木等物种的根系相比, 草本植被的根系比较细小^[12], 更多的是利用土壤表层的水分^[13], 其根系主要分布于土壤表层^[14]。从理论上讲, 从裸地到形成森林要经过一系列的演替阶段, 弃耕演替是植被次生演替的一个重要类型, 甚至一些重要的植物演替理论模式的建立也是基于对弃耕地的观察与分析^[5], 所以, 关于演替初期草本植被的研究对于理解完整的植被群落演替规律有着重要作用, 研究植被与土壤间的反馈作用对于揭示水分和养分循环以及全球变化的影响也很重要^[16]。

黄土高原地区气候干旱少雨, 且受到人类活动的强烈影响, 原始天然林植被已破坏殆尽, 大部分已经成为次生或人工植被, 水土流失严重, 区域生态环境十分脆弱。植被建设在改善生态环境, 实现区域可持续发展方

面发挥着重要作用,因此研究弃耕地的演替过程对于改善黄土高原脆弱的生态环境和加速该区植被恢复建设均具有十分重要的意义。本文对不同演替阶段的草本植被细根的垂直分布特征及其与土壤特性之间的关系进行研究,这对于了解不同演替阶段植被细根的垂直分布及其与土壤环境因子的关系,以及进一步揭示植物群落演替的机理具有积极的意义,并为黄土高原植被建设提供理论依据。

1 研究区自然条件和研究方法

1.1 研究区自然概况

研究区位于黄土高原子午岭北部甘肃省合水县连家砭林场,该区属丘陵沟壑区,海拔一般为1500m。该区年平均气温7.4℃,≥10℃的积温2671.0℃,年均降雨量587.6mm,干燥度0.97,阴阳坡水热条件变化较大但无气候的垂直带状变化。土壤为原生或次生黄土,厚度一般为50~100m,其下为厚约80~100m的红土,以石灰性褐土为主。子午岭北部植被是在1866年当地人口外迁后,主要在弃耕地的基础上恢复起来的天然林,其中部分已经演替到顶极群落阶段。表1为调查各样地植被基本概况,在大多数样地,植被多以达乌里胡枝子(*Lespedeza dahuricus*)、芨蒿(*Artemisia giraldii*)和萎陵菜(*Potentilla chinensis*)为优势种,伴生种主要有披针苔草(*Carex lanceifolia*)和茵陈蒿(*Artemisia capillaris*)等,个别样地有沙棘(*Hippophae rhamnoides*)等灌木分布。总体看来,随着弃耕年限的增加,以茵陈蒿(*Artemisia capillaris*)等为优势种的植物逐渐退出群落,取而代之的是多年生的芨蒿(*Artemisia giraldii*)、铁杆蒿(*Artemisia gmelinii*)等蒿属和白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)等禾草类物种。各样地之前均为耕地,退耕至今。

表1 调查样地概况

Table 1 Status of experimental plots

弃耕年限 Abandoned years (a)	坡度 Slope (°)	坡位 Location	坡向 Aspect	海拔 Altitude (m)	盖度 Coverage (%)	主要植被组成植物 Main plant species of the vegetation composition
4a	5	顶部Top	阳坡 Sunny slope	1357	63	优势种 Pominant species: 达乌里胡枝子 伴生种 Accompanied species: 披针苔草、芨蒿、萎陵菜
9a	30	中部 Middle	阳坡	1290	79	优势种: 茵陈蒿 伴生种: 多花胡枝子(<i>Lespedeza floribunda</i>)、刺儿菜(<i>Cephalanoplos segetum</i>)、达乌里胡枝子
15a	4	顶部	阳坡	1394	93.4	优势种: 克氏针茅(<i>Stipa korylovii</i>)、萎陵菜 伴生种: 芨蒿(<i>Artemisia giraldii</i>)、达乌里胡枝子、白头翁(<i>Pulsatilla chinensis</i>)
20a	5	顶部	阳坡	1416	85	优势种: 克氏针茅、铁杆蒿 伴生种: 茵陈蒿、萎陵菜、达乌里胡枝子、甘草(<i>Glycyrrhiza uralensis</i>)、沙棘、野豌豆(<i>Vicia unijuga</i>)
25a	4	顶部	阳坡	1344	67	优势种: 克氏针茅、萎陵菜、达乌里胡枝子 伴生种: 白羊草、甘草、茵陈蒿

1.2 研究方法

1.2.1 根系测定方法 2005年7月下旬进行根样的采集,在各样地随机选取3个样点,用土钻(Φ=9cm)从0~80cm分土层(10cm)钻取土样,从各土层钻取的土样中拣出所有根系,编号后装入塑料袋带回实验室。采集的根系样品,用水清洗干净后,按直径Φ≤2mm和Φ>2mm分为两级。用根系扫描仪和根系形态学和结构分析系统DT-SACN对直径Φ≤2mm的根系进行根长、根表面积、根直径等指标测定。扫描后的根系样品置入80℃烘箱中,烘干至恒重,再分别称重和记录。

1.2.2 土壤含水量测定方法 在各个弃耕地的3个样地内每个样地随机打3个土钻用小铝盒取土样,1m以上每10cm土层取样,1m以下每20cm土层取样,取到土层厚度为3m。土壤含水量采用烘干法测定,3次重复。

1.2.3 土壤容重测定方法 在各个弃耕地的3个样地内每个样地随机挖一个剖面用环刀分3层取土样,分别为:0~20cm、20~40cm及40~60cm分土层取样,3次重复。土壤容重采用环刀法测定,3次重复。

1.3 数据分析

采用 SPSS(11.0) 统计分析软件包对数据进行相关分析、One Way ANOVA 方差分析, 并用 LSD 法进行多重比较。相关分析中, 各弃耕地细根参数与土壤含水量为 0~ 80cm 数据, 土壤容重为 0~ 60cm 数据。

2 结果分析

2.1 不同演替阶段草地植被土壤特性变化

2.1.1 不同演替阶段土壤水分变化 不同年限弃耕地同一土层土壤含水量存在明显差异(图 1A), 0~ 100cm、100~ 300cm 和 0~ 300cm 土层土壤含水量从小到大依次表现为 $9a < 15a < 20a < 25a < 4a$ 、 $9a < 15a < 25a < 4a < 20a$ 和 $9a < 15a < 25a < 4a < 20a$ 。不同土层范围土壤含水量变化规律不同, 但无论是其中任何土层, 9a 弃耕地土壤含水量均是最底的。0~ 100cm 与 100~ 300cm 和 0~ 300cm 土层土壤含水量变化不一致, 但 100~ 300cm 和 0~ 300cm 土层土壤含水量变化趋势一致。在 0~ 100cm 土层, 除 4a 弃耕地土壤含水量最高外, 其余各弃耕地土壤平均含水量均随演替的进行土壤水分条件得到逐步改善。综合 100cm 以下土层以及 0~ 300cm 土层来看, 9a、15a 和 25a 弃耕地深层的土壤水分条件以及整个土壤剖面水分条件均随着演替的进行而逐渐增加, 且逐步趋于稳定。

土壤含水量差异不仅表现在不同样地之间, 而且也表现在同样地的不同土层深度。4a、9a、15a、20a 弃耕地 10~ 20cm 土层土壤含水量均高于 0~ 10cm 土层, 其中 4a 弃耕地增幅最大, 几乎为 0~ 10cm 土层土壤含水量的 2 倍。15a 弃耕地土壤含水量在 0~ 300 cm 土层变化在 7.6% ~ 13% 之间, 土壤含水量随土层深度增加表现出的趋势与 4a 弃耕地基本一致。20a 弃耕地中、下层水分条件明显优于上层。25a 弃耕地 0~ 300cm 平均土层土壤含水量为 12.2%, 在各层土壤中分布是所有弃耕地中最均匀的。

2.1.2 不同演替阶段土壤容重变化 不同年限弃耕地土壤容重在垂直方向的分布趋势不同, 4a、15a 和 25a 弃耕地 20~ 40cm 土层土壤容重最小, 9a 弃耕地 20~ 40cm 土层容重最大, 其中 4a 弃耕地表层(0~ 10cm) 土壤容重大于底层(40~ 60cm) 容重, 而 15a 和 25a 弃耕地表层土壤容重都小于底层容重(图 1B)。20a 弃耕地土壤容重在 0~ 60cm 随土层深度增加而增加。方差分析表明除 20a 弃耕地外, 各弃耕地不同土层土壤容重差异显著。不同年限弃耕地 0~ 20cm 土层容重差异显著, 按大小依次为 $9a < 25a < 20a < 15a < 4a$, 除 9a 弃耕地外, 呈现出随弃耕年限增加而递减的趋势, 与 4a 弃耕地相比, 15a、20a 和 25a 弃耕地土壤容重分别下降了 2.3%、5.5% 和 5.5%, 其他土层没有相似规律。可见随着演替的进行, 0~ 10cm 土层土壤结构得到改善, 土壤容重逐渐变小, 表明植被对表层(0~ 10cm) 土壤容重的影响要大于对底层容重的影响。表层土壤容重较小的原因是由于腐殖质在表层的积累而引起, 说明植被凋落物和土壤根系的作用可以降低土壤容重。在整个土壤剖面, 平均土壤容重与 0~ 10cm 土层容重变化规律相一致, 不同演替阶段 0~ 60cm 土层平均土壤容重差异显著。

2.2 不同演替阶段草地植被细根参数垂直分布特征

2.2.1 根系生物量垂直分布 不同年限弃耕地 0~ 80cm 土层细根总生物量除 20a 弃耕地以外, 均随演替进行而逐渐增加, 依次为 $4a < 9a < 15a < 25a$ 。在垂直分布上, 不同演替阶段草地植被具有相似的分布规律, 一般随土层加深而减少(图 2A)。对同一弃耕地不同土层细根生物量的方差分析表明, 4a 和 9a 弃耕地各土层细根生物量无显著差异, 15a、20a 和 25a 弃耕地各土层细根生物量存在显著和极显著差异。

不同年限弃耕地同一土层细根生物量存在差异, 15a 弃耕地 0~ 10cm 土层细根生物量无论是绝对值还是相对值都是所有弃耕地之中最高的, 分别为 0.25 mg/cm^3 和 36.5%。对不同弃耕地同一土层细根生物量的方差分析表明, 各弃耕地不同土层之间细根生物量差异没有达到显著水平, 显然, 不同年限弃耕地在各土层投入的细根生物量比例各不相同。在 0~ 40cm 土层, 不同年限弃耕地细根生物量占 0~ 80cm 土层总细根生物量的比例按大小依次为 $4a < 15a < 20a < 25a < 9a$ 。除 9a 弃耕地外, 基本是随演替进展而增加的。在 40cm 以下, 各弃耕地投入的细根生物量比例依次为 $9a < 25a < 20a < 15a < 4a$, 与 0~ 40cm 的土层相比具有不一致的分布规律。

2.2.2 根长密度垂直分布 0~ 80 cm 土层总根长密度除 20a 弃耕地外, 均随弃耕年限的延长而逐渐增加, 依次为 $4a < 9a < 15a < 25a < 20a$ 。根长密度在垂直方向上的分布与细根生物量具有相似的分布规律, 一般随土层增加而减少(图 2B)。方差分析表明, 4a、9a 和 25a 弃耕地不同土层之间根长密度存在显著差异, 但 15a 和

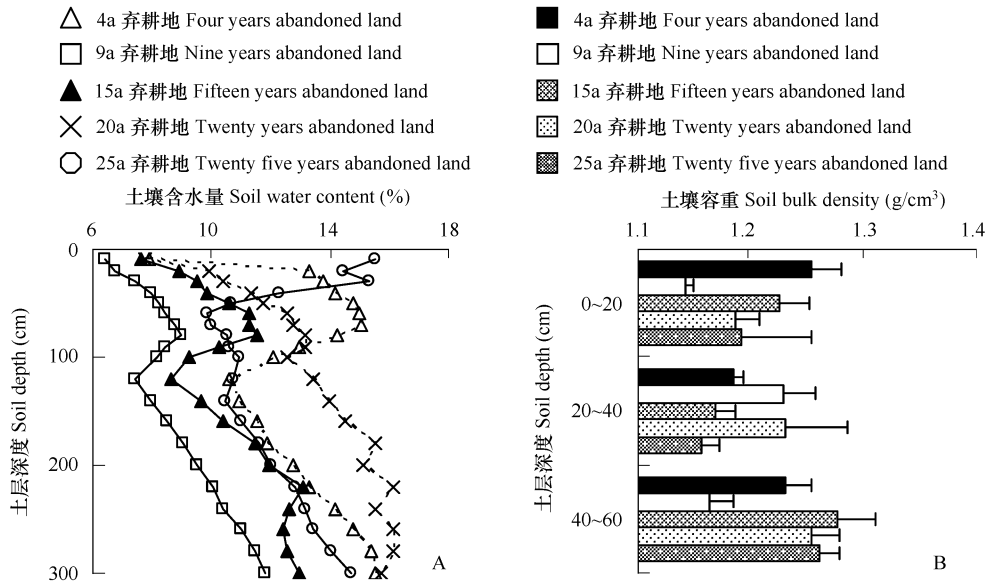


图1 不同演替阶段草地植被土壤含水量(1A)和土壤容重(1B)的变化

Fig. 1 Change of soil water content (1A) and soil bulk density (1B) in different soil depth on abandoned lands

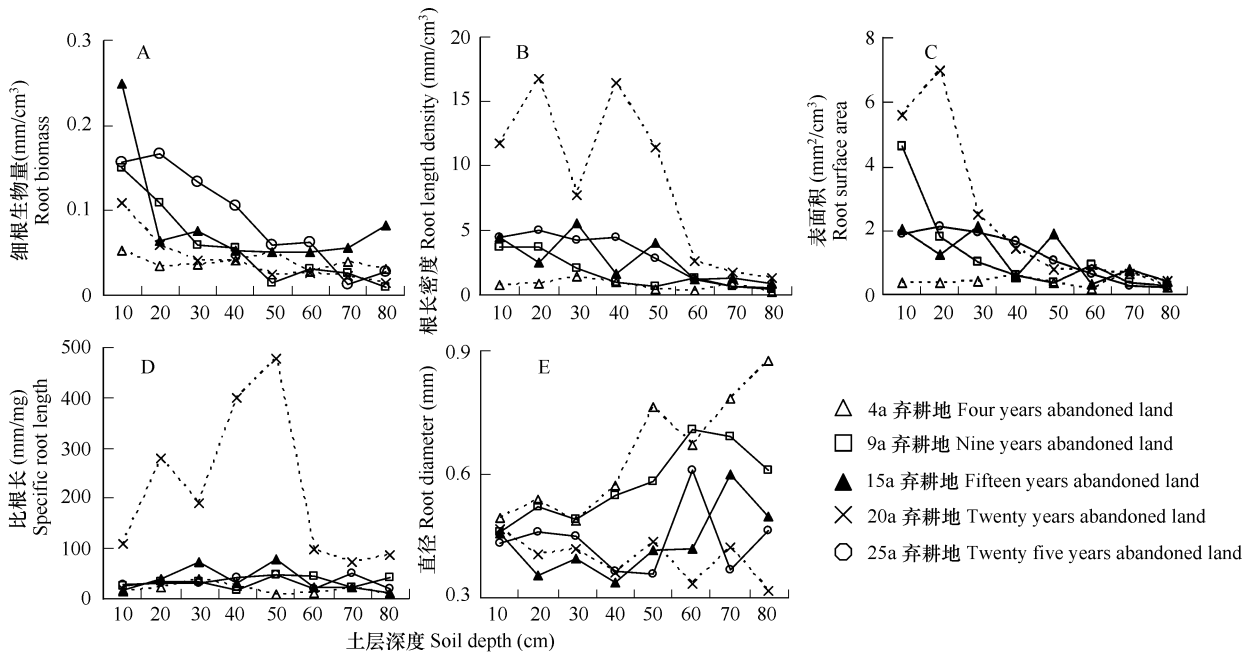


图2 不同演替阶段草地植被细根生物量(A)、根长密度(B)、细根表面积(C)、比根长(D)和直径(E)的垂直分布

Fig. 2 Vertical distribution of fine root biomass (A), fine root length density (B), root surface area (C), specific root length (D) and root diameter (E) in different soil depths on abandoned lands

20a 弃耕地根长密度在各土层五显著差异。对不同年限弃耕地同一土层的方差分析表明,只有部分土层(10~20cm、60~70cm和70~80cm土层)的根长密度差异显著。

2.2.3 细根表面积垂直分布 细根表面积除 15a 弃耕地随土层加深波动较大以外,其余各弃耕地细根表面积在垂直分上均随土层加深而递减(图2C)。方差分析表明,15a、20a和25a弃耕地不同土层之间细根表面积差异达极显著水平,其余弃耕地差异不显著。除20a和9a弃耕地外,0~80cm土层细根表面积基本上随弃耕年限增加而增加,依次为4a<15a<25a<9a<20a。不同弃耕地总细根表面积之间差异显著。

2.2.4 细根直径垂直分布 各弃耕地根系直径均随土层加深而减少(图2E),方差分析表明4a和25a弃耕地

细根直径在各土层差异显著, 不同弃耕地之间 0~ 40cm 土层细根直径无显著差异, 但 40cm 以下各土层细根直径差异显著。

2.2.5 比根长垂直分布 各弃耕地比根长在土壤表层及底层分布差别不大(图 2D), 且不同弃耕地同一土层比根长并无显著差别。值得指出的是, 20a 弃耕地比根长远大于其它各个弃耕地, 方差分析也表明 0~ 80cm 土层平均比根长和总比根长差异均达显著水平。

2.3 不同演替阶段草地植被根系参数和土壤特性差异分析

方差分析显示不同演替阶段土壤容重、水分、根长密度、根表面积、直径和比根长差异均达到显著水平(表 2)。但多重比较表明各弃耕地之间细根参数和土壤因子差异各异, 其中 20 和 25a 弃耕地细根生物量均与 4a 和 9a 细根生物量差异显著, 但 20a 和 25a、4a 和 9a 弃耕地细根生物量无显著差, 15a 弃耕地细根生物量与其余各弃耕地细根生物量均无显著差异, 这表明只有演替到一定阶段细根生物量才与其它阶段存在差别。9a 弃耕地土壤容重与其余各弃耕地差异显著, 可能与坡度有关, 在各弃耕地中其坡度最大, 其余各弃耕土壤容重无显著差别。

表 2 不同演替阶段根系参数和土壤特性差异分析

Table 2 Analysis of variance of the root parameters and soil characters in 5 abandoned grasslands

退耕年限 Abandoned year	土壤容重 Soil bulk density (g/cm ³)	含水量 Soil water content (%)	生物量 Biomass (mg/cm ³)	根长密度 Root length density (mm/cm ³)	根表面积 Root surface area (mm ² /cm ²)	直径 (Diameter) (mm)	比根长 Specific root length (mm/mg)
4a	1. 2243a	13. 2a	0. 317b	5. 83a	3. 27a	0. 649a	18. 57a
9a	1. 1778b	8. 8d	0. 457b	13. 39b	9. 99b	0. 577a	32. 41ab
15a	1. 2242a	10. 8c	0. 682ab	21. 41b	9. 35a	0. 439b	31. 4b
20a	1. 2241a	13. 4a	0. 668a	69. 70b	19. 13b	0. 435b	103. 90b
25a	1. 2042a	12. 2b	0. 727a	23. 39b	9. 80b	0. 396b	31. 83b
Sig.	$p < 0. 05$	$p < 0. 01$	$p < 0. 01$	$p < 0. 01$	$p < 0. 05$	$p < 0. 01$	$p < 0. 01$

相同字母代表无差异, 不同字母代表有差异 Values in the same column followed by the same letter are not significantly different according to LSD's test

2.4 根系垂直分布与土壤特性的关系

不同演替阶段的草本植被根系参数与土壤环境之间的关系各不相同, 处于演替早期的 4a 弃耕地其细根参数与土壤特性之间无明显的相关关系(表 3)。随着演替的进行, 细根参数与土壤特性之间的联系进一步增强, 除 4a 弃耕地细根生物量与土壤含水量关系较弱以外, 25a 弃耕地细根生物量与土壤含水量呈极显著正相关关系, 其余各弃耕地细根生物量均与土壤含水量呈负相关关系, 其中 9a 和 20a 相关性达极显著水平, 表明土壤水分对细根生物量具有较大的影响。演替早期各弃耕地细根生物量均与土壤容重相关性较弱, 但随着演替进行, 关系进一步紧密, 如 20a 和 25a 弃耕地细根生物量均与土壤容重呈显著负相关关系。另外, 9a 弃耕地细根直径与土壤容重呈极显著负相关, 与土壤含水量呈显著正相关, 20a 弃耕地细根表面积与土壤含水量呈显著负相关, 25a 弃耕地根长密度和根表面积都与土壤含水量呈极显著正相关关系。可见土壤含水量在草本植被的不同演替阶段均是影响其细根垂直分布的关键因素, 但是对不同演替阶段草本植被根细参数的影响存在差异。土壤容重在演替早期对草本植被根系的影响较小, 随着演替进行其影响作用进一步增强。

随着演替的进行, 根系为了进一步适应改变了的土壤环境条件, 细根各参数之间也存在着不同程度的相关关系, 4a 弃耕地细根参数之间只有比根长与根长密度呈极显著正相关关系, 其余各指标之间无相关关系; 9a 弃耕地细根生物量与细根直径呈显著负相关, 与根长密度、根表面积呈极显著正相关; 15a 弃耕地根长密度与根表面积、比根长均呈显著正相关; 20a 弃耕地细根生物量与细根表面积呈正相关, 比根长与根长密度呈显著正相关; 25a 弃耕地细根生物量与根长密度、根表面积均呈极显著正相关, 直径与比根长呈极显著负相关关系。可见随着演替的进行, 从 4a 到 25a, 各弃耕地细根参数之间, 细根参数和土壤环境因子之间的联系进一步紧密, 相互制约的作用进一步增强, 综合分析得知, 土壤特性的变化与植被根系垂直分布的变化是相辅相成的, 一方面, 植被根系改造了其生存的土壤环境条件, 另一方面, 变化了的土壤环境条件反过来又影响植被根系的垂直分布, 二者是相互作用、相互影响协同演替的, 植被根系垂直分布的变化表现出了与土壤环境条件变

化的一致性,是植被进一步适应环境条件的必然结果。

表3 不同演替阶段土壤水分、容重与细根生物量、根长密度、比根长、根表面积和直径的相关性分析

Table 3 Correlation analysis of the root parameters and soil characters in 5 abandoned grasslands

项目 Item	年限 Abandoned years(a)	土壤容重 Soil bulk density	土壤含水量 Soil water content	细根生物量 Fine root biomass	根长密度 Fine root density	根表面积 Root surface area	比根长 Specific root length
土壤含水量 Soil water content	4	- 0.666	1				
	9	- 0.362	1				
	15	0.993	1				
	20	0.987	1				
	25	0.604	1				
细根生物量 Fine root biomass	4	0.967	- 0.455	1			
	9	0.409	- 0.932* *	1			
	15	- 0.864	- 0.716*	1			
	20	- 0.999*	- 0.956* *	1			
	25	- 0.999*	0.917* *	1			
根长密度 Fine root density	4	0.161	0.089	0.207	1		
	9	- 0.028	- 0.949* *	0.936* *	1		
	15	0.284	- 0.635	0.433	1		
	20	- 0.273	- 0.637	0.525	1		
	25	- 0.879	0.858* *	0.939* *	1		
根表面积 Root surface area	4	0.401	0.089	0.336	0.622	1	
	9	0.715	- 0.836* *	0.910* *	0.843* *	1	
	15	0.001	- 0.655	0.489	0.969* *	1	
	20	- 0.519	- 0.843*	0.816*	0.636	1	
	25	- 0.582	0.897* *	0.967* *	0.988	1	
比根长 Specific root length	4	- 0.151	0.030	- 0.336	0.961* *	0.506	1
	9	- 0.794	0.428	0.166	0.527	0.402	1
	15	0.974	- 0.101	- 0.716	0.711*	0.670	1
	20	0.637	- 0.075	- 0.104	0.724*	0.014	1
	25	0.682	- 0.169	- 0.210	0.090	- 0.013	1
根系直径 Root diameter	4	- 0.897	0.550	- 0.036	- 0.695	- 0.137	- 0.643
	9	- 0.999*	0.824*	- 0.719*	- 0.677	- 0.619	0.299
	15	- 0.746	0.414	- 0.299	- 0.299	- 0.167	- 0.401
	20	- 0.704	0.414	0.598	0.386	0.505	0.178
	25	- 0.106	- 0.169	0.047	- 0.229	- 0.101	- 0.839* *

* 相关差异性为 0.01 水平, Correlation is significant at the 0.01 level; * * 相关差异性为 0.05 水平, Correlation is significant at the 0.05 level

3 讨论

近年来,关于退化生态系统植被恢复演替的研究一直是生态学研究的热点。一般条件下,退耕地植被群落的演替顺序是1年生草本→多年生草本→灌木→乔木^[17],群落建群种、优势种发生更替、群落总盖度、总生物量也随演替的发展呈增加趋势^[18]。李海英^[19]通过对不同退化演替阶段植物群落地上生物量分析后认为地上部分生物量的变化,主要取决于环境条件(温度和水分)的变化及建群种植物对环境的适应性。杨丽韞等^[20]通过对不同演替阶段植物群落地下生物量比较中发现根系生物量随演替进行逐渐增加。在垂直分布上,侯扶江等^[21]认为退耕地群落地下生物量及其变化在恢复进程中表现出向上层集中的趋势,即浅层化的垂直分布格局。Zhan等^[3]认为不同年限弃耕地,不仅根系生物量随弃耕年限增加而趋于向土壤表层分布,且其稳定性存在差别。本文研究发现随着演替的进行,除20a弃耕地外,不同年限弃耕地0~80cm土层细根生物量是逐渐增加的,并且具有十分明显的垂直分布特征。

植被生物量与土壤水分的空间分布有着密切的关系,基本呈正相关^[22]。草地土壤剖面水分分布的总规律是自上而下水分变化幅度由大到小^[23]。马祥华等^[24]认为黄土区0~60cm土层土壤含水量随退耕年限增加而增加,60cm以下土层土壤含水量随退耕年限增加而减少,且逐步趋于稳定。本文不同年限弃耕地0~100cm土层平均土壤含水量除4a弃耕地外,随演替进行而逐步增加;4a弃耕地土壤含水量最高可能是因为其弃耕年限较短,受耕作影响较大;100~300cm和0~300cm土层土壤平均含水量具有一致的变化趋势,均为9a<15a<25a<4a<20a;9a弃耕地最低,可能与坡度有关。方差分析表明土壤含水量差异不仅表现在不同样地之间,

而且也表现在同一样地的不同土层深度, 与此对应, 各弃耕地不同土层细根生物量也各不相同。相关分析表明, 除 4a 弃耕地土壤含水量与细根生物量相关性较弱外, 其余各弃耕地土壤含水量与细根生物量的相关性均达到显著和极显著水平, 表明土壤含水量是影响细根生物量垂直分布的关键因素。

植物为了从土壤中获取生长发育所需水分和养分, 植物必须维持一定的细根生物量^[25], 而植物群落水平的根系分布也倾向于达到这样一种分布, 即能使其水分和养分的吸收效率最大化。退耕地植物群落根系为了竞争土壤生存空间而有策略地在土壤中呈镶嵌分层分布特征^[26]。植物根系与土壤是相互作用的, 根系能使土壤中的水分重新分配, 从而改变土壤水分的分配格局^[27], 土壤水分的重新分配反过来又能维持根系在土壤中的分布相对比较稳定^[1]。根系对 0~30cm 土层土壤水分的影响是适度的, 但 60~100 cm 土层的土壤水分几乎无一例外的受深层根系的影响^[28], 本文研究发现各弃耕地表层土壤水分较深层土壤水分变幅大, 深层土壤水分比较稳定, 且不同弃耕地土壤水分差异达到极显著水平, 这说明草本植物根系能有效地改善土壤水分条件。另一方面, 根系的垂直分布会对土壤水分的垂直分布作出积极的响应^[29], 且具有较高的可塑性^[30], 但 Plaut 等^[31] 却认为只有当根系能顺利到达湿润土层而不受任何土壤紧实度很高的土壤干层阻碍时, 根系对水分异质性的响应才具有高度的可塑性。如果表层土壤变干, 那么最大根系密度分布将从表层转向土壤深层分布^[32]。本研究中, 各弃耕地 65.7%~77.7% 的根长密度集中分布于 0~40 cm 土层, 40 cm 土层以下, 根长密度分布很少, 最低的仅为 1.8%, 而且 9a 和 25a 弃耕地根长密度与土壤含水量存在极显著的相关关系, 另外, 土壤含水量还与细根生物量、根系表面积和直径有不同程度的相关关系。所以, 本研究中植物群落和土壤环境的差异, 是不同年限弃耕地土壤含水量和细根参数在各土层中分布以及它们之间相互关系差异的主要原因。

植物在长期进化过程中, 为了最大限度地获取土壤资源, 会对养分的空间异质性产生各种可塑性反应, 如调整细根的直径、分枝角、节间距以及空间构型来实现斑块养分的高效利用^[33]。有些植物则依赖细根的其他特征的调整来实现养分斑块的开发, 如细根直径变小, 比根长增加等^[34], 况且在演替的不同时期, 如果相互取代的各物种根系分布差异太大, 那么由于根系垂直分布的不同而产生的这种负效应将会直接反过来影响根系的垂直分布^[1]。因此仅对根系生物量研究未必能够全面表示根系的特征, 因为根系结构的变化并不伴随着根系生物量的变化^[35], 植物吸收水分和养分也并不总是与分布在这一土体中的根长密度和根系表面积密切相关^[36,37], 因此, 对根系的研究除了生物量之外, 还应包括根长密度, 根系表面积、直径和比根长以及植物个体和生态系统水平根系的研究^[14]。本文对细根生物量, 根长密度, 根系表面积、直径和比根长均进行了详细研究, 发现不同演替阶段细根各参数都具有明显的垂直分布特征, 一般随土层加深而减少, 且都集中分布于 0~40 cm 土层; 随着演替的进行, 除 20a 弃耕地外, 0~80 cm 土层细根生物量, 根长密度, 细根表面积逐渐增加, 而且不同演替阶段细根生物量, 根长密度, 根表面积, 直径和比根长差异均达到显著水平。

综上所述, 为了更好地了解和预测不同演替阶段草本植被根系垂直分布特征及其与土壤环境的动态关系, 需要获得比较准确的植物根系分布特征的信息, 根系通过改造土壤结构、质地、C、N 含量、土壤水分、养分和 pH, 以及通过根系分泌物和所有这些因素对微生物群落和土壤动物的综合效应来改造土壤环境, 使得土壤的理化性质得到改善, 为后续物种创造更好的环境条件。因此, 深入地研究弃耕地不同植被恢复演替阶段根系垂直分布与土壤性质的关系, 对于揭示根系与土壤环境的动态作用机制, 完善植物群落演替的规律和指导黄土高原植被恢复都具有积极意义。

References:

- [1] Schenk H. Vertical vegetation structure below ground: scaling from root to globe. *Progress in Botany*, 2005, 66: 341~ 373.
- [2] Bazzaz F A. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1980, 11: 287~ 130.
- [3] Zhan T T, Li P, Li Z B. Dynamics of root development of herbaceous vegetation on abandoned land on a loess plateau in china ISCO 2004+ 13th International Soil Conservation Organisation Conference - Brisbane, July 2004 Conserving Soil and Water for Society: Sharing Solutions.
- [4] Reuter A, Engels C. Root Dynamics at Different Soil Depths in Grassland Communities Differing in Plant Diversity. *Verhandlungen der Gesellschaft für ? Kologie Band*, 2002, 32: S. 357.
- [5] Wan G H. Plant traits and soil chemical variable during a secondary vegetation succession in abandoned fields on the Loess Plateau. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44 (8): 990~ 998.
- [6] Zhang Q F, Zheng Z, Jing Y X. Relationship between vegetation succession and soil. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1990, 8 (4): 325~ 334.

- [7] Liang J S, Zhang J H, Cao X Z. Effect of changes of temperature around roots in relation to water uptake by roots and leaf transpiration. *Acta Botanica Sinica*, 1998, 40(12): 1152~ 1158.
- [8] Peters, D P C. Plant species dominance at a grassland shrubland ecotone: An individual — based gap dynamics model of herbaceous and woody species. *Ecol. Model.* 2002, 152, 5~ 32.
- [9] Zhang Y Q, Zhu Q K, Qi S, *et al.* Root system distribution characteristics of plants on the terrace banks and their impact on soil moisture. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(3): 500~ 506.
- [10] Tufekcioglu A, Raich J W, Isenhardt T M, *et al.* Fine root dynamics, coarse root biomass, root distribution, and soil respiration in a multispecies riparian buffer in Central Iowa, USA. *Agroforestry Systems*, 1999, 44: 163~ 174.
- [11] Hutchings M J, John E A, Wijesinghe D K. Toward understanding the consequences of soil heterogeneity for plant populations and communities. *Ecology*, 2003, 84(9): 2322~ 2334.
- [12] Li P, Li Z B, Lu K X. Relationship between herbaceous root system and vertical soil sediment yield in loess area. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(2): 302~ 306.
- [13] Oliveira R S, Bezerra L, Davidson EA, *et al.* Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. *Functional Ecology*, 2005, 19, 574~ 581.
- [14] Jackson R B, Canadell J, Ehleringer J R, *et al.* A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 1996, 108: 398~ 411.
- [15] Shiyomi M, Takahashi S, Yoshimura J. A measure for spatial heterogeneity of a grassland vegetation based on the binomial distribution. *Journal of Vegetation Science*, 2000, 11: 627~ 632.
- [16] Ren H, Cai X A, Rao X Q, *et al.* The theory on succession of plant community. *Ecological Science*, 2001, 20(4): 59~ 67.
- [17] Ma C M, Yuan Y S. The review of vegetation on old field at home and abroad. *World Forestry Research*, 2004, 17(4): 24~ 27.
- [18] Zhou H Y, Cheng J M, Zhou L. Natural revegetation succession and regulation of the prairie vegetation on the Loess Plateau. *Research of Soil and Water Conservation*, 1998, 5(1): 126~ 138.
- [19] Li H Y, Peng H C, Wang Q J. Study on the aboveground biomass of plant communities among the stages of regressive succession in alpine *Kobresia humilis* meadow. *Acta Prataculurae Sinica*, 2004, 13(5): 26~ 32.
- [20] Yang L Y, Luo T X, Wu S T. Root biomass and underground C and N storage of primitive Korean pine and broad leaved climax forest in Changbai Mountains at its different succession stages. *Chin J Appl Ecol*, 2005, 16(7): 1195~ 1199.
- [21] Hou F J, Xiao J Y, Nan Z B. Ecor restoration of abandoned farmland in the Loess Plateau. *Chin J Appl Ecol*, 2002, 13(8): 923~ 929.
- [22] Wang C H, Wang Z G, Yi T M. Study on spatial variety of soil moisture and distribution of vegetation and biomass in Hegou small watershed. *Science of Soil and Water Conservation*, 2004, 2(2): 18~ 23.
- [23] Zhang Y N, Liang Y M. The effect of arid climate on the structure and above ground growth of *Bothriochloa ischaenum* community. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(6): 964~ 970.
- [24] Ma X H, Bai W J, Jiao J Y. Variation of soil water in abandoned lands during vegetation restoration in hilly and gully regions on loess plateau. *Bulletin of Soil Water Conservation*, 2004, 24(5): 19~ 23.
- [25] Hendrick R L, Pregitzer K S. The demography of fine root in a northern hardwood forest. *Ecology*, 1992, 73: 1094~ 1104.
- [26] Hu J Z, Zheng J L, Shen J Y. 2005. Discussion of root ecological niche Burgess SSO, Adams MA, Tumer NC, *et al.* Tree roots: conduits for deep recharge of soil water. *Oecologia*, 2001, 126: 158~ 165.
- [27] Burgess S S O, Adams M A, Tumer N C, *et al.* Tree roots: conduits for deep recharge of soil water. *Oecologia*, 2001, 126: 158~ 165.
- [28] Kemp P R, Reynolds J F, Pachepsky Y, *et al.* A comparative modeling study of soil water dynamics in a desert ecosystem. *Water Resources Research*, 1997, 33: 73~ 90.
- [29] Wraith J M, Wright C K. Soil water and root growth. *HortScience*, 1998, 33: 951~ 959.
- [30] Tsutsumi D, Kosugi K, Mizuyama T. Effect of hydrotropism on root system development in soybean (*Glycine max*): growth experiments and a model simulation. *J Plant Growth Regular*, 2003, 21: 441~ 458.
- [31] Plaut Z, Carmi A, Grava. A cotton root and shoot responses to subsurface drip irrigation and partial wetting of the upper soil profile. *Irrig Sci*, 1996, 16: 107~ 113.
- [32] Klepper B, Taylor H M, Fiscus E L. Water relations and growth of cotton in drying soil. *Agron J*, 1973, 65: 307~ 310.
- [33] Wang Q C, Cheng Y H. Response of fine roots to soil nutrient spatial heterogeneity. *Chin J Appl Ecol*, 2004, 15(6): 1063~ 1068.
- [34] Mou P, Michell R J, Jones R H. Root distribution of two tree species under a heterogeneous environment. *J Appl Ecol*, 1997, 34: 645~ 656.
- [35] Angela H. The plastic: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *Tansley Rev.*, 2004, 9~ 27.
- [36] Adiku S G K, Rose C W, Braddock R D, *et al.* On the simulation of root water extraction: examination of a minimum energy hypothesis. *Soil Sci*, 2000, 165: 226~ 236.
- [37] Robinson D. Root proliferation, nitrate inflow and their carbon costs during nitrogen capture by competing plants in patchy soil. *Plant Soil*, 2001, 232: 41~ 50.

参考文献:

- [5] 黄国宏. 黄土高原自然植被演替过程中的植物特征与土壤元素动态. *植物学报*, 2002, 44(8): 990~ 998.
- [6] 张全发, 郑重, 金义兴. 植物群落演替与土壤发展之间的关系. *武汉植物学研究*, 1990, 8(4): 325~ 334.
- [7] 梁建生, 张建华, 曹显祖. 根系环境温度变化对根系吸水 and 叶片蒸腾的影响. *植物学报*, 1998, 40(12): 1152~ 1158.
- [9] 张宇清, 朱清科, 齐实, 等. 梯田埋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.
- [12] 李鹏, 李占斌, 鲁克新. 黄土区草本植被根系与土壤垂直侵蚀产沙关系研究. *植物生态学报*, 2006, 30(2): 302~ 306.
- [16] 任海, 蔡锡安, 饶兴权, 等. 植物群落的演替理论. *生态科学*, 2001, 20(4): 59~ 67.
- [17] 马长明, 袁玉欣. 国内外退耕地植被恢复研究现状. *世界林业研究*, 2004, 17(4): 24~ 27.
- [18] 邹厚远, 程积民, 周麟. 黄土高原草原植被的自然恢复演替及调节. *水土保持研究*, 1998, 5(1): 126~ 138.
- [19] 李海英, 彭红春, 王启基. 高寒矮嵩草甸不同退化演替阶段植物群落地上生物量分析. *草业学报*, 2004, 13(5): 26~ 32.
- [20] 杨丽韞, 罗天祥, 吴松涛. 长白山原始阔叶红松林不同演替阶段地下生物量与 C、N 贮量的比较. *应用生态学报*, 2005, 16(7): 1195~ 1199.
- [21] 侯扶江, 肖金玉, 南志标. 黄土高原退耕地的生态恢复. *应用生态学报*, 2002, 13(8): 923~ 929.
- [22] 王春红, 王治国, 铁梅, 等. 河沟流域土壤水分空间变化及植被分布与生物量研究. *中国水土保持科学*, 2004, 2(2): 18~ 23.
- [23] 张娜, 梁一民. 干旱气候对白羊草群落土壤水分和地上部生长的初步观察. *生态学报*, 2000, 20(6): 964~ 970.
- [24] 马祥华, 白文娟, 焦菊英, 等. 黄土丘陵沟壑区退耕地植被恢复中土壤水分变化研究. *水土保持通报*, 2004, 24(5): 19~ 23.
- [33] 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.