

# 疏叶骆驼刺根系对土壤异质性和种间竞争的响应

罗维成<sup>1,2,3</sup> 曾凡江<sup>1,2\*</sup> 刘波<sup>1,2,3</sup> 张利刚<sup>1,2,3</sup> 宋聪<sup>1,2,3</sup> 彭守兰<sup>1,2,3</sup> Stefan K. ARNDT<sup>4</sup>

<sup>1</sup>中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; <sup>2</sup>新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测试验研究站, 新疆策勒 848300; <sup>3</sup>中国科学院研究生院, 北京 100049; <sup>4</sup>澳大利亚墨尔本大学森林与生态系统科学系, Creswick, VIC 3363, 澳大利亚

**摘要** 近年来, 植物根系对土壤异质性的响应和植物根系之间的相互作用一直是研究的热点。过去的研究主要是针对一年生短命植物进行的, 而且多是在人工控制的温室条件下进行的。而对于多年生植物根系对养分异质性和竞争的综合作用研究很少。该文对塔里木盆地南缘多年生植物疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)根系生长对养分异质性和竞争条件的响应途径与适应策略进行了研究, 结果表明: (1)在无竞争的条件下, 疏叶骆驼刺根系优先向空间大的地方生长, 即使另一侧有养分斑块存在, 其根系也向着空间大的一侧生长; (2)在有竞争的条件下, 疏叶骆驼刺根系生长依然是优先占领空间大的一侧, 但是竞争者的存在抑制了疏叶骆驼刺的生长, 导致其枝叶生物量和根系生物量都明显减少( $p < 0.01$ ), 而养分斑块的存在促进了疏叶骆驼刺根系的生长; (3)疏叶骆驼刺根系的生长不仅需要养分, 也需要足够的空间, 空间比养分更重要; (4)有竞争者存在的时候, 两株植物的根系都先长向靠近竞争者一侧的空间, 即先占据“共有空间”。研究结果对理解植物根系觅食行为和植物对环境的适应策略有重要意义。

**关键词** 疏叶骆驼刺, 植物竞争, 根系, 土壤异质性

## Response of root systems to soil heterogeneity and interspecific competition in *Alhagi sparsifolia*

LUO Wei-Cheng<sup>1,2,3</sup>, ZENG Fan-Jiang<sup>1,2\*</sup>, LIU Bo<sup>1,2,3</sup>, ZHANG Li-Gang<sup>1,2,3</sup>, SONG Cong<sup>1,2,3</sup>, PENG Shou-Lan<sup>1,2,3</sup>, and Stefan K. ARNDT<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academic of Sciences, Ürümqi 830011, China; <sup>2</sup>Cele National Field Science Observation and Research Station of Desert Grassland Ecosystem, Cele, Xinjiang 848300 China; <sup>3</sup>Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and <sup>4</sup>Department of Forest and Ecosystem Science, University of Melbourne, Creswick, VIC 3363, Australia

### Abstract

**Aims** The responses of plant roots to soil heterogeneity and the interactive effects among plant roots have been important research topics in recent years. Most studies have focused on annual plant species and conducted experiments in controlled greenhouse conditions. Few comprehensive studies have been carried out on the response of perennial plant roots to soil heterogeneity and competition. Our objective is to investigate the responses and adaptive strategies of root-system growth of the perennial plant *Alhagi sparsifolia* to nutrient heterogeneity and competition.

**Methods** We used sheep feces as nutrient patches to form soil heterogeneity and planted *A. sparsifolia* in glass pools. Seedlings received one of six factorial combinations of soil heterogeneity (uniform, patch-center and patch-edge) and competition treatments (alone versus with competition). We excavated whole plants and analyzed their root biomass, root respiration, root system architecture and other related characteristics in each treatment after 100 days.

**Important findings** Roots of *A. sparsifolia* grow in the direction where soil space is abundant under no plant competition, even though nutrient patches are present on the opposite side. Roots of *A. sparsifolia* also grow in the direction where soil space is abundant under plant competition, but neighboring plants limited the development of focal plants, resulting in significantly reduced root and shoot biomass ( $p < 0.01$ ). Nutrient patches promote the growth of plant roots. The growth of *A. sparsifolia* roots needs both nutrients and soil space, and space is more important than nutrients. If neighbors are present, plant roots first occupy the space where competitors exist.

**Key words** *Alhagi sparsifolia*, plant competition, root system, soil heterogeneity

在自然界中,所有的生物都面临着如何有效地寻找资源的挑战,并由此进化出不同的觅食策略(Stephens *et al.*, 2007)。动物会根据食物的位置和竞争者的存在而改变自己的觅食行为。同样,植物也会因为受不同环境条件的刺激而产生各种各样的行为(Karban, 2008)。例如,植物会根据资源斑块的分布来调整根系的空间分布格局(Hodge, 2004)。竞争同样会诱发植物行为的变化,包括增加(Gersani *et al.*, 2001)或者减少根系长度(Mahall & Callaway, 1996)。植物根系对地下资源的寻找不是随机的,而是积极、自主地寻找资源丰富的地方(de Kroon, 2007),而且会自主地避开竞争较为激烈的地方(Stephens *et al.*, 2007)。植物根系的这种响应是局部土壤中养分的分布状况驱使的(Gersani *et al.*, 1998)。当植物根系遇到养分丰富的斑块时,它们通常会向养分斑块内部扩展根系,这也就是植物根系的向养性。然而,越来越多的研究表明,植物地下根系的相互作用机理是非常复杂的(Zhang *et al.*, 1999; de Kroon, 2007)。有很多研究表明植物根系对相邻植物根系的响应是一种特殊的行为,这种行为依赖于相邻植物的特点(Maina *et al.*, 2002; de Kroon *et al.*, 2003)。在自然条件下,植物同时和土壤中的养分以及竞争者的根系产生联系,但是我们不知道植物是如何整合与这些因子有关的信号,并且如何做出响应的。Cahill等(2010)的研究结果显示,种内竞争者的存在会减少*Abutilon theophrasti*地下部分的生长,而养分斑块的存在会增加其地下部分的生长。

为了对养分异质性做出响应,植物会有选择地调整根系分布到养分较为丰富的地方(de Kroon *et al.*, 2003; Hodge, 2004),不管是单独生长(Kemmel & Cahill, 2005; Kemmel *et al.*, 2008)还是有竞争者存在(Cahill & Casper, 1999; Franssen & de Kroon, 2001; Bliss *et al.*, 2002; Rajaniemi, 2007; Mommer *et al.*, 2011)。但是,生长在养分充足地方的植物根系的选择能力未必强,而生长在养分匮乏的地方的植物根系选择能力未必弱。在相邻植物导致的土壤有效资源减少的时候,植物就会产生地下竞争,而植物的地下竞争远比地上竞争激烈得多(Casper & Jackson, 1997)。很多研究表明,同种植物的根系和不同种植物的根系之间的相互作用是不同的(Mahall & Callaway, 1991; Callaway, 2002; de Kroon *et al.*, 2003)。

这种现象目前被称为自我/非自我(S/NS)之间的识别。目前有关S/NS根系竞争的研究有很多(Gersani *et al.*, 2001; Maina *et al.*, 2002; Falik *et al.*, 2003; Falik *et al.*, 2006),这些研究指出,当植物根系遇到非自我根系时,会比遇到自我根系时产生更多的根系生物量。但是Hess和Kroon研究发现,现在还不能确定植物根系对S/NS根系的识别是否存在(Hess & de Kroon, 2007)。目前,有充足的证据证明植物根系能够感知根系可生长的有效空间;同时,对单个根系的研究表明植物根系也许能够感知到同种相邻植物的根系,并做出相应的反应(Hess & de Kroon, 2007)。

在极端干旱的塔克拉玛干沙漠南缘的沙漠到绿洲的过渡带上,由于降水极少,水分成为影响植物分布和生长的最重要的限制因子(李向义等, 2004)。此外,养分的有效性也是干旱区制约植物生长的重要因素(Noy-Meir, 1973; Gutierrez & Whitford, 1987)。同时,由于水分缺乏,土壤中微生物活动微弱,植被被当作薪柴利用,以及畜粪较少等原因,造成沙漠边缘土壤肥力低,普遍缺磷少氮,贫瘠化问题突出(Zeng *et al.*, 2006)。因此,研究植物根系和土壤养分的相关作用有重要的意义。

疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)不仅具有适应性强、耐干旱、耐盐碱等优点,在防风固沙、维护绿洲生态安全方面也发挥着重要作用;同时,疏叶骆驼刺植被又是一种重要的植物资源,在畜牧业生产中占有一定的地位。塔克拉玛干沙漠南缘荒漠区的疏叶骆驼刺属于专性阳生植物不耐阴品种(薛伟等, 2011)。长期以来,疏叶骆驼刺的相关问题一直是国内外学者研究的热点,疏叶骆驼刺是一种淡水指示植物,其生长状况与地下水位高低具有一定的联系(Agzhigitova *et al.*, 1995),且通过深根系和地下水相连接(Vonlanthen *et al.*, 2010),所以在极干燥的土壤上仍能良好地生长。地下水埋深对疏叶骆驼刺幼苗根系的垂直分布影响显著(刘波等, 2009),疏叶骆驼刺幼苗根系在土壤中呈网状分布,根长在垂直剖面上近“古”字形分布(曾凡江等, 2010)。但是对于疏叶骆驼刺在近自然的条件下其根系对养分异质性和竞争的综合作用的研究还未见报道。为此,我们以当地的多年生优势植物疏叶骆驼刺为实验材料来探究植物根系对土壤养分和竞争的综合响应。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

试验地位于中国科学院新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测试验站(35°17'55"–39°30'00" N, 80°03'24"–82°10'34" E)。该研究区属典型内陆暖温带荒漠气候。夏季炎热, 干旱少雨; 年平均气温11.9 °C, 极端最高气温41.9 °C, 极端最低气温–23.9 °C; 年降水量34.4 mm, 年蒸发量高达2 595.3 mm。光热资源丰富: 年日照时数2 697.5 h, 年太阳总辐射能604.2 kJ·cm<sup>-2</sup>。

### 1.2 实验方法

种子种植前, 将事先准备好的疏叶骆驼刺种子用水浮法除杂, 然后用浓硫酸对种子进行10–15 min的炭化破壳处理, 最后用清水洗涤干净。然后进行人工穴播种植, 将疏叶骆驼刺种子种植在大小相同的玻璃池子内, 每穴播种5粒, 种植深度为3 cm。待种子出苗后(种子种植后3天出苗), 每天早、中、晚分别喷适量水以保证幼苗的成活, 并进行必要的遮阳和防止鸟兽破坏小苗的辅助保护措施。待小苗生长30天时进行定植, 去除多余的幼苗, 保证一个穴内留有1株长势最好的小苗。

本实验共设有6个处理, 代表了土壤异质性(无养分斑块、养分斑块位于边缘、养分斑块位于中央)和种植密度(单独种植、有竞争者种植)之间的组合处理, 每个处理10个重复。所有土壤均来自塔克拉玛干沙漠南缘的荒漠区, 填土前对其进行筛选, 除去其他植物种子及杂物, 每个玻璃池子填土量均相同, 为了方便浇水, 填土高度距离玻璃池子外沿约1 cm。池子四周均用3 mm厚的遮光材料和10 cm厚的苯板包裹, 其余条件均相同。

玻璃池子规格: 长×宽×高 = 40 cm × 20 cm × 40 cm。在没有竞争组的玻璃池子中只有一株植物, 位于玻璃池子左侧边缘11.8 cm处。在有竞争的玻璃池子中有两株植物, 一株位于玻璃池子左侧边缘11.8 cm处, 另一株位于另一侧距玻璃壁13.6 cm处。池子大小的设置主要是考虑到实验的可操作性和疏叶骆驼刺根系生长的速度, 我们知道, 玻璃池子会限制植物根系的生长, 因此本实验采用的玻璃池子长度和高度值较大。

养分斑块是由纱布缝制而成, 规格为长×宽×高 = 2 cm × 4 cm × 22 cm。养分斑块中沙土和养分(粉碎的羊粪)体积比为3:1。养分斑块用来改变玻璃池

子中土壤养分的分布状况: (1)无养分斑块(uniform), 即玻璃池子中全是荒漠区的土壤; (2)养分斑块位于玻璃池子边缘(patch-edge), 此时养分斑块离左侧玻璃壁4 cm, 离玻璃池子底部8 cm; (3)养分斑块位于玻璃池子中央(patch-center), 此时养分斑块离池子左侧边缘17.6 cm, 离池子底部8 cm。

所有的玻璃池子均摆放在中国科学院新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测试验站试验田内, 每两天浇水一次, 每个玻璃池子中每次浇水量约200 mL。实验于2011年6月1日开始, 9月10日结束。

### 1.3 测定方法

种子发芽100天后, 通过人工挖掘的方法将植物根系完整地挖出。挖根前对植物的株高、冠幅等指标进行测量。然后将玻璃池子水平放置, 将上面的玻璃拆去, 再用小钢叉和小铲子慢慢地将根系周围的土除去, 将全部根系尽可能完整地挖出来, 同时用水淘洗挖出来的土壤, 将土壤中细小的根系清洗出来, 装入自封袋中一起带回实验室称重。在挖掘过程中, 尽量保持根系的空间位置不变, 采用固定法(在挖掘的过程中用小叉子将根系按原始状态固定, 以便更准确地绘制根系构型图)、坐标标记法(即利用坐标定位将根系按照原始形态绘制在坐标纸上)、数码拍照法(在挖掘过程中用数码相机拍摄根系生长分布的原始状态, 以便对根系构型图进行完善), 挖掘的同时, 用坐标纸按照一定的比例现场绘制根系形态图, 如果挖掘过程中根系不在同一个平面内, 以某一较长水平根和垂直主根组成的平面为剖面, 把其他根系投影到该平面, 最终以二维平面来表达根系的空间形态(曾凡江等, 2010)。

根系挖出后, 用游标卡尺、卷尺和电子天平(精度为0.000 1 g)迅速地对其形态指标(根系长度、根系直径、根系总重量)进行测量。各指标测量完后, 分别将地上部分、主根(垂直根系)、主根左侧根系、主根右侧根系剪下, 分别称重并标记(在这里, 将根系分为3个部分: 垂直根系、垂直根系左侧和右侧根系。垂直根系是指与地面垂直, 一直朝下生长的根系。而垂直根系左右两侧的根系分别指垂直根系两侧的水平根系)。然后装入自封袋里, 立即带回实验室, 分别截取约0.05 g、直径约为0.5 mm的根系, 用液相氧电极(Oxytherm, Hansatech, England)测量其呼吸速率, 此时温度控制在24 °C, 重复6次。

### 1.4 数据分析

实验结束后,所有的数据均采用SAS 8.0分析软件的双因素方差分析(two-way ANOVA)方法进行方差分析,最小显著差数法LSD ( $\alpha = 0.05$ )进行显著性检验,采用Microsoft Excel 13.0、Origin Pro 8.0和Corel Draw 12进行数据计算处理和绘图。

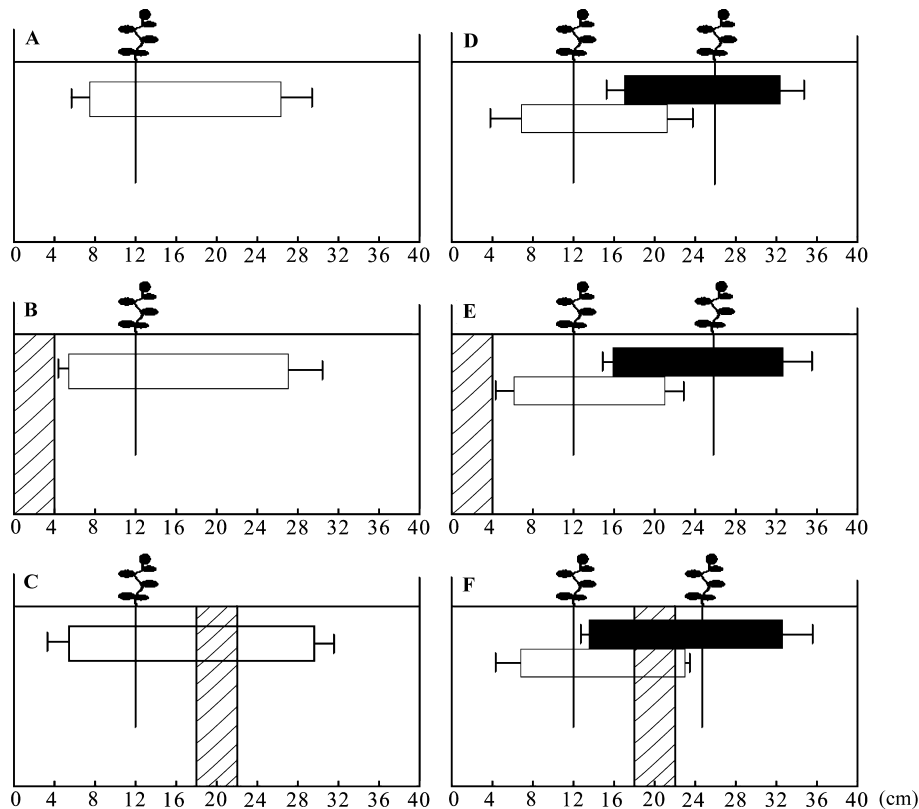
## 2 结果

### 2.1 生物量

在没有竞争者存在的情况下,目标植物的垂直根系右侧的根系生物量明显高于左侧的根系生物量,右侧的根系生物量约为左侧的2倍(图1A、1B、1C)。在有养分斑块存在时,养分斑块这一侧的根系生物量都略有增加(图1B、1C),但是增加不显著( $p >$

0.05)。在有竞争者存在的情况下,目标植物的根系生物量明显减小了( $p < 0.01$ ) (图1D、1E、1F)。同样,在有养分斑块存在时,靠近养分斑块一侧的根系生物量都有增加,但是增加不显著( $p > 0.05$ ) (图1E、1F)。在无养分斑块而有竞争者的处理中,目标植物的根系受限制最大,根系生物量最小(图1D)。在养分斑块位于中央且无竞争者处理中,目标植物的根系生物量最大(图1C)。综上所述,竞争限制了目标植物根系的生长,减少了其根系生物量;而无论有没有竞争者存在,与养分斑块相比,植物根系更喜欢长向空间更大的地方,而养分斑块促进了植物根系的生长。

植物单独生长时,养分斑块的存在没有影响到植物地上和地下生物量( $p > 0.05$ )。有竞争植物存在



**图1** 疏叶骆驼刺在玻璃池中的位置及其根系生物量的水平分布(平均值±标准误差)。A, 无养分斑块, 无竞争者。B, 养分斑块位于边缘, 无竞争者。C, 养分斑块位于中央, 无竞争者。D, 无养分斑块, 有竞争者。E, 养分斑块位于边缘, 有竞争者。F, 养分斑块位于中央, 有竞争者。每个长方形框表示一个玻璃池(长、高比例未按真实比例显示), 底部数字代表玻璃池的长度(cm)。每幅图最上面的黑色植物图代表目标植物和竞争植物的位置。图中斜线框表示养分斑块。白色的水平框表示目标植物垂直根系左右两侧的根系生物量, 黑色的水平框表示竞争植物垂直根系左右两侧的根系生物量。

**Fig. 1** Location of *Alhagi sparsifolia* seedlings in the glass container and the horizontal distribution of root biomass (mean ± SE). A, No nutrient addition, no competitor. B, Nutrient patch at the edge, no competitor. C, nutrient patch at the center, no competitor. D, No nutrient patch, with competitor. E, Nutrient patch at the edge, with competitor. F, Nutrient patch at the center, with competitor. Each rectangle represents a glass container (length-height ratio of the rectangle does not presenting the real proportion of glass container), and the numbers at the bottom of box represent the length of glass container (cm). The location of the plant individuals is marked. Diagonal bars denote the nutrient patches. The horizontal unfilled bars indicate the root biomass of the root on the left and right side of root system of the focal plant, and the horizontal black bars represent the left- and right-side root biomass of the competitor.

时, 目标植物的地上和地下生物量都显著减小( $p < 0.01$ ), 同样, 此时养分斑块的存在也没有影响目标植物的地上和地下生物量( $p > 0.05$ ) (图2)。

从植物各部分生物量和各处理之间的统计学关系可以看出, 土壤养分处理对各部分生物量的影响不显著( $p > 0.05$ ); 只有竞争处理对植物各部分生物量的影响是显著的( $p < 0.01$ ) (表1)。不管是否有养分斑块存在, 竞争植物的存在都限制了目标植物的生长, 导致目标植物地上生物量和根系生物量都明显减少( $p < 0.01$ ) (图2)。养分斑块的存在使植物生物量略有增加, 但是只有竞争显著影响植物各部分的生物量(表1)。

## 2.2 根系呼吸速率

从表2可以看出: 在无养分斑块和竞争者处理组中, 目标植物垂直根系两侧的根系呼吸速率有显著差异( $p < 0.01$ ), 即靠近空间一侧的根系呼吸速率明显大于另一侧的根系呼吸速率。在有养分斑块无竞争者的处理组中, 靠近养分斑块一侧的植物根系呼吸速率都有增加。在有竞争者处理组中, 目标植物的根系呼吸速率减小, 尤其是靠近竞争者一侧的根系呼吸速率显著减小( $p < 0.01$ ), 而有养分斑块存在的处理中, 养分斑块一侧的根系呼吸速率略有增加, 但是增加不显著( $p > 0.05$ )。总的来说, 植物根系在空间更大的一侧呼吸速率更大, 而养分斑块增大了根系的呼吸速率, 竞争植物的存在使得目标植物根系的呼吸速率减小。

## 2.3 根系构型

在没有竞争植物的时候, 目标植物的根系多集中在空间大的一侧(图3A、3B、3C), 即使有养分斑块存在, 植物根系也主要分布在空间大的一侧(图3B、3C)。有竞争植物存在的时候, 目标植物的根系集中分布在靠近竞争植物的一侧, 同样, 竞争植物的根系主要分布在靠近目标植物一侧(图3D、3E、3F)。因此, 当有竞争植物存在时, 目标植物会先占有靠近竞争者这一侧的空间, 也就是目标植物和竞争植物的“共有”空间, 同样, 竞争植物的根系也是先占据靠近目标植物一侧的空间, 即使另一侧的空间有相同大小。

## 3 讨论

根系生物量是衡量植物生长状况的一个重要指标(Usman *et al.*, 1999; Spinelli *et al.*, 2005), 也是

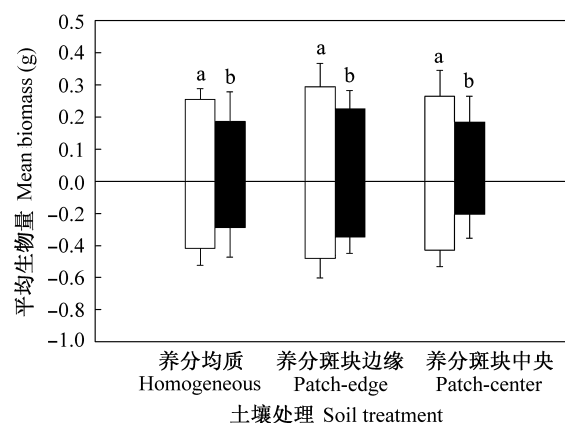


图2 目标植物在土壤处理和竞争处理条件下的生物量(平均值±标准误差)。正、负数分别代表植物地上枝叶生物量和地下根系生物量, 白色和黑色分别表示在无竞争者和有竞争者存在时的目标植物生物量。图中不同小写字母表示目标植物在不同处理下生物量差异显著( $p < 0.01$ )。

Fig. 2 Focal plant biomass under soil nutrient patch treatments and competition treatment (mean ± SE). Positive numbers represent the shoot biomass (above x-axis), and negative numbers indicate the root biomass (below x-axis). The white bars represent the biomass of the focal plant without competitor, and the black bars indicate the plant biomass with competitors. Different lowercase letters indicate the significant differences in the biomass of the focal plant under different treatments ( $p < 0.01$ ).

植物生态学研究中的一个常用的指标。同时, 根系生物量可用来衡量植物根系在养分异质环境中的选择性(Fransen & de Kroon, 2001)。我们的研究结果显示, 疏叶骆驼刺根系靠近空间大的一侧的生物量远大于空间较小一侧的生物量, 说明疏叶骆驼刺把较多的根系生物量分布在空间较大的地方, 即使另一侧有养分斑块存在, 疏叶骆驼刺根系仍然朝向空间较大的地方生长, 说明和养分斑块相比疏叶骆驼刺根系优先选择向空间大的地方生长(图1A、1B、1C)。这可能是因为在该地区疏叶骆驼刺主要依靠根系克隆来繁殖, 而根系分株的产生需要一定的空间, 因此其根系喜欢向空间大的地方生长, 给以后通过根系克隆繁殖后代做准备。

有研究表明, 和同种植物一起分享根系生长空间的植物比单独生长的植物根系生物量更大(de Kroon, 2007)。但也有很多研究表明, 和同种植物共享生长空间时会产生竞争作用, 导致植物根系生物量比植物单独生长时要小(Rajaniemi, 2007; Cahill *et al.*, 2010)。我们的研究表明, 当有同种竞争植物存在时, 疏叶骆驼刺的根系生物量比单独生长时的根系生物量明显减小(图1A、1D, 图2)。因此我们

表1 不同处理下植物各部分生物量的双因素方差分析结果

Table 1 Two-way analysis of variance (ANOVA) results of biomass of different parts of plants under different treatments

处理 Treatment	自由度 <i>df</i>	根系生物量 Root biomass		枝叶生物量 Shoot biomass		总生物量 Total biomass	
		<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
		竞争处理 Competition treatment	1	61.348	0.001	38.472	0.003
土壤处理 Soil treatment	2	1.085	0.396	1.400	0.317	0.678	0.543
竞争和土壤处理 Competition by soil treatment	1	1.973	0.233	1.716	0.260	2.255	0.208

表2 根系呼吸速率( $\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ , 平均值 $\pm$ 标准误差)Table 2 Respiration rate of root system ( $\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ , mean  $\pm$  SE)

处理 Treatment	目标植物 Focal plant	竞争植物 Competitor plant			
		左侧根系 Left root		右侧根系 Right root	
		左侧根系 Left root	右侧根系 Right root	左侧根系 Left root	右侧根系 Right root
无养分斑块 No nutrient patch	无竞争者 No competitor	$-32.52 \pm 0.81^a$	$-83.78 \pm 1.38^b$	–	–
	有竞争者 With a competitor	$-30.82 \pm 0.11^a$	$-47.06 \pm 0.12^c$	$-34.82 \pm 0.02^a$	$-56.56 \pm 0.23^b$
养分斑块边缘 Patch-edge	无竞争者 No competitor	$-40.95 \pm 0.53^a$	$-91.37 \pm 0.62^b$	–	–
	有竞争者 With a competitor	$-35.87 \pm 1.16^a$	$-42.94 \pm 0.17^a$	$-43.45 \pm 0.06^a$	$-60.99 \pm 0.43^b$
养分斑块中央 Patch-center	无竞争者 No competitor	$-36.87 \pm 0.47^a$	$-102.28 \pm 0.25^b$	–	–
	有竞争者 With a competitor	$-30.87 \pm 1.09^a$	$-49.27 \pm 0.14^c$	$-40.14 \pm 1.02^a$	$-41.87 \pm 0.46^a$

不同小写字母表示在0.01水平上差异显著。

Different lowercase letters indicate significant difference at 0.01 level.

认为, 当两株疏叶骆驼刺生长在同一空间时, 疏叶骆驼刺根系会彼此竞争有限的空间和资源, 因此互相产生抑制作用, 从而导致两株疏叶骆驼刺根系生物量都减小。这一结果也与 Rajaniemi (2007) 和 Cahill 等(2010)的研究结果一致。

植物根系能够识别与其相邻植物的根系, 并且做出相应的响应(de Kroon, 2007), 这种响应就包括促进其根系生长和抑制其根系生长。目前为止, 国内外学者对植物根系竞争的研究主要集中在同种植物个体之间的竞争(Pierik *et al.*, 2003; Rajaniemi, 2007; Cahill *et al.*, 2010)。Semchenko 等(2007)对同一群落中不同种植物连线草(*Glechoma hederacea*)和野草莓(*Fragaria vesca*)之间的相互作用进行了研究, 结果表明: 连线草的根系刺激了野草莓根系的生长, 野草莓根系却抑制了连线草根系的生长, 使得连线草靠近野草莓一侧的根系生长量减小(Semchenko *et al.*, 2007)。Dudley 和 File (2007)的研究表明, *Cakile edentula* 在与其他植物种间竞争时要比和种内竞争时分配给细根更多的生物量。

另外, 还有一种假说认为, 同种植物会抑制相邻植物根系的生长和发展, 以节省更多的资源, 同时将这些资源用以加强植物的繁殖(Maina *et al.*,

2002; Falik *et al.*, 2003; Dudley & File, 2007)。也有很多实验证明了植物的繁殖与不同物种根系的刺激有联系, 但是这些结果因为实验设计中人工控制种植植物的容器太大或太小而受到很多质疑(de Kroon, 2007)。如果不是局限于一个小的容器, 相比于成熟的自然植物的大小, 根系的生物量越大越能争取到更多的土壤资源, 从而提高竞争能力(Weiner, 1990; de Kroon *et al.*, 2003)。而我们的研究结果表明两株疏叶骆驼刺之间互相竞争, 导致其地上枝叶生物量和地下根系生物量都减少(图2)。在有养分斑块存在的竞争处理中, 两株疏叶骆驼刺的枝叶生物量和根系生物量同样减少(图1E、1F), 只是养分斑块的存在减缓了植株间的竞争作用, 说明疏叶骆驼刺会抑制相邻同种植物根系的生长, 这可能是植株间对土壤水分和养分的争夺而造成的。同时, 疏叶骆驼刺根系会先向靠近竞争植物的一侧生长(图3D、3E、3F), 目的可能是优先占有两株植物共享的空间, 提高自身的竞争能力。虽然在玻璃池有限的空间范围内, 两株植株相互竞争, 导致各个体生物量减小, 但是两株的生物量之和比没有竞争者存在的情况下的单株生物量要高(图1D、1E、1F)。这可能是由于两株植物更有效、最大化地利用了土

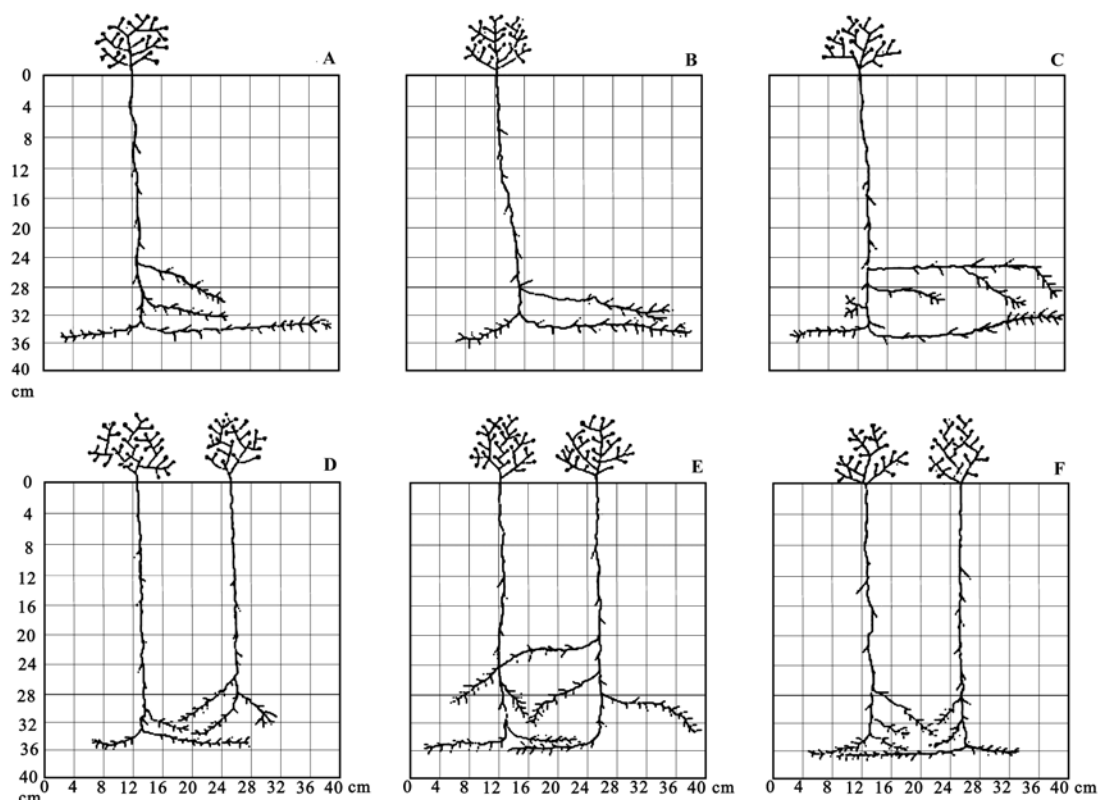


图3 玻璃池中目标植物和竞争植物根系的分布。所有图中左侧的植物为目标植物; D、E、F图中右侧的植物为竞争植物。纵横长度分别代表玻璃池的高度与长度。

Fig. 3 Root distribution of the focal plant and competitor in the glass container. Focal plant is at the left side in each illustration, and the competitor is at the right side in D, E and F. The vertical length and horizontal length in each illustration represent the height and length of the glass container.

壤中的水分和养分。

通常认为高等植物用于生长和维持生理过程的大部分能量来源于呼吸作用(Hansen & Jensen, 1977), 而根系呼吸的大部分被用来摄取和运输土壤中的各种养分离子(Veen, 1981)。根系呼吸速率的大小也反映了根系的活性强弱和周转速率的快慢(Kutsch *et al.*, 2001; Lovelock *et al.*, 2006), 所以从某种程度上说, 根系呼吸速率也反映了植物根系的竞争能力(Liu & Li, 2005)。我们的研究结果显示, 在没有竞争者和养分斑块的时候, 疏叶骆驼刺空间大的一侧根系的呼吸速率大于空间较小一侧的根系的呼吸速率(表2)。当有养分斑块存在的时候, 空间大的一侧根系的呼吸速率还是大于空间小的一侧根系的呼吸速率(即使该侧有养分斑块存在), 养分斑块增大了该侧根系的呼吸速率(表2)。而有竞争者存在的时候, 疏叶骆驼刺根系的呼吸速率受到了明显的抑制(表2)。因此我们认为, 疏叶骆驼刺的根系在空间大的一侧活性更大, 周转速率也越快; 而

竞争者的存在减小了疏叶骆驼刺根系的活性和周转速率, 养分斑块可以增大根系的活性和周转速率。总的来说, 相对于养分斑块, 空间对疏叶骆驼刺根系更具有吸引力, 而竞争抑制了根系的生长, 这也与根系生物量所反映的结果一致。

植物根系的分布和构型在植物获取土壤资源方面起着重要的作用, 有很多的研究证明植物根系构型和植物对水分和养分的利用效率有密切的联系(Hodge *et al.*, 1999; Lynch, 2007)。而根系构型和生物量的积累也有直接的关系(Hammer *et al.*, 2009), 同时, 根系对多样的土壤资源有权衡作用, 从而引起根系构型的改变(Melissa *et al.*, 2005)。我们的研究表明, 不管有没有竞争者, 植物根系都会优先长向空间大的地方(图3A-3F), 这可能是因为植物为了提高自身养分和水分利用效率, 并且尽可能地占有较多的空间以占有更多的养分和水分资源。从根系的垂直分布来看, 根系主要集中在玻璃池底部, 由于池底部的水分条件较好, 因此根

系在垂直方向呈趋水性分布,但是从整个空间来看,根系还是朝着空间大的地方生长。

因此,我们认为疏叶骆驼刺根系对周围土壤生境会有一定的感知作用,并且会根据土壤条件的不同调节其根系的生长,其根系会大量地向空间较大的地方生长,以占有更多的空间和资源,而当有竞争者存在时,根系也会优先占有竞争者一侧的空间,以增强自身的竞争能力。

#### 4 结论

疏叶骆驼刺根系优先向空间大的地方生长,即使有养分斑块存在,其根系也朝着空间大的一侧生长。竞争者的存在抑制了疏叶骆驼刺的生长,导致其枝叶生物量和根系生物量都显著减少,而养分斑块的存在促进了疏叶骆驼刺根系的生长。疏叶骆驼刺根系会优先占有靠近竞争者一侧的空间,以提高自身的竞争能力。疏叶骆驼刺根系的生长不仅需要养分,而且需要足够的空间。

**致谢** 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-EW-316)和国家自然科学基金面上项目(31070477和30870471)资助。感谢贺俊霞博士在数据处理及作图工作中给予的帮助。

#### 参考文献

- Agzhigitova N, Allanazarova U, Kapustina LA (1995). Transformation of desert pasture vegetation under effect of anthropogenic pressure. *Problems of Desert Development*, 3, 62–65.
- Bliss KM, Jones RH, Mitchell RJ, Mou PP (2002). Are competitive interactions influenced by spatial nutrient heterogeneity and root foraging behavior? *New Phytologist*, 154, 409–417.
- Cahill JF, Casper BB (1999). Growth consequences of soil nutrient heterogeneity for two old-field herbs, *Ambrosia artemisiifolia* and *Phytolacca americana*, grown individually and in combination. *Annals of Botany*, 83, 471–478.
- Cahill JF, McNickle GG, Haag JJ, Lamb EG, Nyanumba SM, Clair CC St (2010). Plants integrate information about nutrients and neighbors. *Science*, 328, 1657.
- Callaway RM (2002). The detection of neighbors by plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 104–105.
- Casper BB, Jackson RB (1997). Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 545–570.
- de Kroon H (2007). How do roots interact? *Science*, 318, 1562–1563.
- de Kroon H, Mommer L, Nishiwaki A (2003). Root competi-

tion: towards a mechanistic understanding. In: de Kroon H, Visser EJW eds. *Root Ecology*. Springer-Verlag, Berlin. 215–234.

- Dudley SA, File AL (2007). Kin recognition in an annual plant. *Biology Letter*, 3, 435–438.
- Falik O, de Kroon H, Novoplansky A (2006). Physiologically-mediated self/nonself root discrimination in *Trifolium repens* has mixed effects on plant performance. *Plant Signaling and Behavior*, 1, 116–121.
- Falik O, Reides P, Gersani M, Novoplansky A (2003). Self/non-self discrimination in roots. *Journal of Ecology*, 91, 525–531.
- Fransen B, de Kroon H (2001). Long-term disadvantages of selective root placement: root proliferation and shoot biomass of two perennial grass species in a 2-year experiment. *Journal of Ecology*, 89, 711–722.
- Gersani M, Abramsky Z, Falik O (1998). Density-dependent habitat selection in plants. *Evolutionary Ecology*, 12, 223–234.
- Gersani M, Brown JS, O'Brien EE, Maina GM, Abramsky Z (2001). Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, 89, 660–669.
- Gutierrez JR, Whitford WG (1987). Chihuahuan desert annuals: importance of water and nitrogen. *Ecology*, 68, 409–418.
- Hammer GL, Dong ZS, McLean G, Doherty A, Messina C, Schussler J, Zinselmeier C, Paszkiewicz S, Cooper M (2009). Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the U.S. corn belt? *Crop Science*, 49, 299–312.
- Hansen GK, Jensen CR (1977). Growth and maintenance respiration in whole plants, tops, and roots of *Lolium multiflorum*. *Physiologia Plantarum*, 39, 155–164.
- Hess L, de Kroon H (2007). Effects of rooting volume and nutrient availability as an alternative explanation for root self/non-self discrimination. *Journal of Ecology*, 95, 241–251.
- Hodge A (2004). The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 162, 9–24.
- Hodge A, Robinson D, Griffiths BS, Fitter AH (1999). Why plants bother: root proliferation results in increased nitrogen capture from an organic patch when two grasses compete. *Plant, Cell and Environment*, 22, 811–820.
- Karban R (2008). Plant behaviour and communication. *Ecology Letters*, 11, 727–739.
- Kembel SW, Cahill JF Jr (2005). Plant phenotypic plasticity belowground: a phylogenetic perspective on root foraging trade-offs. *The American Naturalist*, 166, 216–230.
- Kembel SW, de Kroon H, Cahill JF, Mommer L (2008). Improving the scale and precision of hypotheses to explain root foraging ability. *Annals of Botany*, 101, 1295–1301.
- Kutsch WL, Staack A, Wötzel J, Middelhoff U, Kappen L (2001). Field measurements of root respiration and total



- soil respiration in an alder forest. *New Phytologist*, 150, 157–168.
- Li XY (李向义), Zhang XM (张希明), He XY (何兴元), Zeng FJ (曾凡江), Foetzki A, Thomas FM (2004). Water relation characteristics of four perennial plant species growing in the transition zone between oasis and open desert. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 24, 1164–1171. (in Chinese with English abstract)
- Liu B (刘波), Zeng FJ (曾凡江), Guo HF (郭海峰), Zeng J (曾杰) (2009). Effects of groundwater table on growth characteristics of *Alhagi sparsifolia* Shap. seedlings. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 28, 237–242. (in Chinese with English abstract)
- Liu HSH, Li FM (2005). Photosynthesis, root respiration, and grain yield of spring wheat in response to surface soil drying. *Plant Growth Regulation*, 45, 149–154.
- Lovelock CE, Ruess RW, Feller IC (2006). Fine root respiration in the mangrove *Rhizophora mangle* over variation in forest stature and nutrient availability. *Tree Physiology*, 26, 1601–1606.
- Lynch J (2007). Roots of the second green revolution. *Australian Journal of Botany*, 55, 493–512.
- Mahall BE, Callaway RM (1991). Root communication among desert shrubs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 88, 874–876.
- Mahall BE, Callaway RM (1996). Effects of regional origin and genotype on intraspecific root communication in the desert shrub *Ambrosia dumosa* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 83, 93–98.
- Maina GG, Brown JS, Gersani M (2002). Intra-plant versus inter-plant root competition in beans: avoidance, resource matching or tragedy of the commons. *Plant Ecology*, 160, 235–247.
- Melissa DH, Rosas JC, Brown KM, Lynch JP (2005). Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. *Functional Plant Biology*, 32, 737–748.
- Mommer L, Visser EJW, van Ruijven J, de Caluwe H, Pierik R, de Kroon H (2011). Contrasting root behaviour in two grass species: a test of functionality in dynamic heterogeneous conditions. *Plant and Soil*, 344, 347–360.
- Noy-Meir I (1973). Desert ecosystems, environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 25–41.
- Pierik R, Visser EJW, de Kroon H, Voesenek LACJ (2003). Ethylene is required in tobacco to successfully compete with proximate neighbours. *Plant, Cell & Environment*, 26, 1229–1234.
- Rajaniemi TK (2007). Root foraging traits and competitive ability in heterogeneous soils. *Oecologia*, 153, 145–152.
- Semchenko M, John EA, Hutchings MJ (2007). Effects of physical connection and genetic identity of neighbouring ramets on root-placement patterns in two clonal species. *New Phytologist*, 176, 644–654.
- Spinelli R, Nati C, Magagnotti N (2005). Harvesting and transport of root biomass from fast-growing poplar plantations. *Silva Fennica*, 39, 539–548.
- Stephens DW, Brown JS, Ydenberg RC (2007). *Foraging: Behavior and Ecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Usman S, Rawat YS, Singh SP, Garkoti SC (1999). Fine root biomass production and turnover in evergreen forests of Central Himalaya, India. *Oecologia Montana*, 6, 4–8.
- Veen BW (1981). Relation between root respiration and root activity. *Plant and Soil*, 63, 73–76.
- Vonlanthen B, Zhang X, Bruehlheide H (2010). On the run for water—Root growth of two phreatophytes in the Taklamakan Desert. *Journal of Arid Environments*, 7, 1604–1615.
- Weiner J (1990). Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 5, 360–364.
- Xue W (薛伟), Li XY (李向义), Zhu JT (朱军涛), Lin LS (林丽莎), Wang YJ (王迎菊) (2011). Effects of shading on leaf morphology and response characteristics of photosynthesis in *Alhagi sparsifolia*. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 35, 82–90. (in Chinese with English abstract)
- Zeng FJ, Bleby TM, Landman PA, Arndt SK, Adams MA, Arndt SK (2006). Water and nutrient dynamics in surface roots and soils are not modified by short-term flooding of phreatophytic plants in hyperarid desert. *Plant and Soil*, 279, 129–139.
- Zeng FJ (曾凡江), Guo HF (郭海峰), Liu B (刘波), Zeng J (曾杰), Xing WJ (邢文娟), Zhang XL (张晓雷) (2010). Characteristics of biomass allocation and root distribution of *Tamarix ramosissima* Ledeb. and *Alhagispa rsifolia* Shap. seedlings. *Arid Land Geography* (干旱区地理), 33, 59–64. (in Chinese with English abstract)
- Zhang HM, Jennings A, Barlow PW, Forde BG (1999). Dual pathways for regulation of root branching by nitrate. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 6529–6534.

责任编辑: 王政权 责任编辑: 王 葳