

DOI:10.12171/j.1000-1522.20190441

多枝柽柳改变胡杨幼苗根系对土壤水盐的响应

雷善清¹ 王文娟¹ 徐艺心¹ 王雨辰¹ 陈利俊² 杜志强¹ 李景文¹

(1. 北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083; 2. 国营额济纳旗林场, 内蒙古 额济纳 735400)

摘要:【目的】根系的生长是胡杨幼苗能否定植和实现有效更新的关键, 本研究拟探讨根系生长对土壤环境以及生物因子的响应, 为胡杨适应特性的进一步研究提供参考, 并为胡杨林的保护管理提供理论依据。【方法】以当年生胡杨幼苗根系为研究对象, 通过盆栽控制实验, 设置胡杨-胡杨、胡杨-柽柳两种伴生模式, 3 个水盐梯度交互, 研究胡杨当年生幼苗根系形态特征对伴生多枝柽柳以及土壤水盐的响应。【结果】(1) 当年生胡杨幼苗根系形态具有保守性, 一定范围的水盐条件下, 主营固着的根系(根径大于 0.5 mm)和营吸收功能的根系(根径小于 0.5 mm)数量分布相对稳定, 不随水盐梯度的改变而变化, 但种间竞争的存在改变这种形态特性。(2) 多枝柽柳伴生的条件下, 幼苗拥有更大的比根长和比根面积, 吸收能力提高, 但是根系生长受到强烈抑制, 基径、总根体积、根表面积等指标显著降低($P < 0.01$)。(3) 多枝柽柳伴生会改变胡杨幼苗根系形态特征对土壤水盐的塑性响应, 表现为胡杨-柽柳组的胡杨幼苗对盐分变化更为敏感。相对于盐分, 水分和伴生模式对根系生长的影响更为关键。【结论】当年生胡杨幼苗根系对种间竞争表现出一定的适应策略, 但与多枝柽柳的竞争仍对胡杨的根系生长产生不利的影响。对野外的胡杨幼苗而言, 多枝柽柳的竞争也是威胁其生存的重要因素。

关键词: 胡杨; 多枝柽柳; 竞争; 根系特征; 水盐条件

中图分类号: Q948.113; S718.45 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2020)07-0089-09

引文格式: 雷善清, 王文娟, 徐艺心, 等. 多枝柽柳改变胡杨幼苗根系对土壤水盐的响应 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(7): 89-97. Lei Shanqing, Wang Wenjuan, Xu Yixin, et al. *Tamarix ramosissima* changes the responses of root morphology of *Populus euphratica* seedlings to various soil water and salinity conditions [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(7): 89-97.

Tamarix ramosissima changes the responses of root morphology of *Populus euphratica* seedlings to various soil water and salinity conditions

Lei Shanqing¹ Wang Wenjuan¹ Xu Yixin¹ Wang Yuchen¹
Chen Lijun² Du Zhiqiang¹ Li Jingwen¹

(1. School of Ecology and Nature Reserves, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2. Ejina Forest Farm of Inner Mongolia, Ejina 735400, Inner Mongolia, China)

Abstract: [Objective] Root is the key organ for *Populus euphratica* to colonize and regenerate in the field. In this study, we investigated the responses of root growth to soil conditions and biological factors to provide support for further study on adaptive strategy of *Populus euphratica* seedlings and provide a theoretical basis for protection management of *Populus euphratica* forests in northwestern arid area of China. [Method] Here, a controlled pot experiment was conducted to study the responses of root morphological features of annual *Populus euphratica* seedlings to interspecific competitor under 3 levels of water and salinity and their interactive effects. [Result] (1) Under various levels of water and salinity, roots mainly for absorption (diameter under 5 mm) and for anchoring (above 5 mm) maintained stable proportions, indicating a conservative root morphology of annual *Populus euphratica* seedlings. But

收稿日期: 2019-12-03 修回日期: 2020-03-29

基金项目: 国家自然科学基金项目(31971538, 31570610)。

第一作者: 雷善清。主要研究方向: 恢复生态学与生物多样性保护。Email: feilu210@126.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学生态与自然保护学院。

责任作者: 李景文, 教授, 博士生导师。主要研究方向: 恢复生态学与生物多样性保护。Email: lijingwen@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

interspecific competition with *Tamarix ramosissima* changed this property. (2) Annual *Populus euphratica* seedlings had larger special root length and special root area while growing with *Tamarix ramosissima* seedlings, which meant higher absorbing ability in mixed planting pattern. However, total root volume, root surface area and basal diameter significantly dropped compared with those grew with intraspecific individuals, demonstrating neighboring *Tamarix ramosissima* seedlings could intensively restrict root growth of annual *Populus euphratica* seedlings. (3) Water condition and neighbor had more significant effects on root growth of *Populus euphratica* seedlings instead of salinity condition. Neighboring *Tamarix ramosissima* seedlings could change root plastic responses of *Populus euphratica* seedlings to water and salinity, making *Populus euphratica* seedlings more vulnerable to salinity stress. [Conclusion] In summary, root morphology of annual *Populus euphratica* seedlings shows adaptive strategy while competing with neighboring *Tamarix ramosissima* seedlings, but still interspecific competition leads to harmful outcomes for growth of *Populus euphratica*. For seedlings growing on floodplain, interspecific competition may also be a major threat to their survival.

Key words: *Populus euphratica*; *Tamarix ramosissima*; competition; root trait; water and salinity condition

胡杨(*Populus euphratica*)是最古老的杨属植物,是唯一能够在极端干旱区自然成林的高大乔木种^[1-2]。天然的胡杨林具有沿河岸呈条带状分布的特点^[3],由于胡杨对于荒漠河岸林生态系统维持的重要性,前人对胡杨的适应性已经开展了很多研究。研究表明,水文因子是制约胡杨种群分布和发育的最关键因子^[4-6],洪水漫溢后湿润低盐的河漫滩环境是胡杨通过种子更新的最理想场所^[7]。水文条件改变带来的干旱区土壤盐渍化问题是影响胡杨种群分布的一个重要因素^[8-9]。由于安全生境的缺失,目前胡杨无法通过有性繁殖的方式形成有效的更新^[5,10-12]。

根系的生长是胡杨幼苗能否定植和实现有效更新的关键,近年来越来越多的研究从根系角度对胡杨的生长策略进行分析。在环境条件改变的情况下,植物根系的空间分布、形态特征会表现出相应的适应策略,更高效地获取资源^[13-14]。吕爽等人^[15]研究了胡杨幼苗根系对水分因子的响应特征,发现胡杨幼苗一定程度上可以通过地上地下生长权衡来适应干旱环境,良好的水分条件可以促进胡杨幼苗侧根的扩展。Ye等人^[16]对干旱胁迫下胡杨实生苗根系特征的研究表明,深根系、大根冠比和鱼尾状根构型是胡杨当年实生苗适应河漫滩环境的重要特征,这与Wang等人^[17]的观点类似,胡杨幼苗是通过根系性状和生物量分配的塑性响应来适应一定地下水位条件的。

以往的研究多采用单因素控制条件对胡杨根系进行研究,多因素交互作用,特别是将种间关系和根-土壤水分关系结合的研究更为缺乏。而植物种间关系及其对环境胁迫梯度响应的研究,对胁迫环境下植被的恢复有重要的指导意义^[18]。有研究表明,比根面积除了受到土壤水分的影响,来自邻体植

物的竞争也对比根面积有重要的影响^[19]。除了土壤环境,在干旱区种内种间相互作用也是影响种群动态的重要因素^[20-21]。在荒漠河岸林中,胡杨常常和多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)幼苗在河滩上聚集分布^[22]。一些研究发现了胡杨幼苗与多枝怪柳竞争能力的差异^[23],但是目前尚未引起足够重视。因此,本研究以胡杨作为研究对象,设置胡杨-胡杨和胡杨-怪柳两种伴生模式,研究胡杨当年生幼苗根系形态特征对多枝怪柳以及土壤水盐变化的响应,旨在为胡杨林的保护、更新和复壮提供理论依据。拟解决以下几个问题:(1)胡杨幼苗根系生长对水盐交互作用的响应;(2)异种伴生者存在条件下,胡杨当年生实生幼苗根系的竞争适应策略;(3)种间竞争存在条件下,胡杨幼苗根系对水盐条件的塑性响应变化。

1 材料和方法

1.1 实验设计

实验在内蒙古自治区国营额济纳旗林场的日光温室内进行。使用的胡杨种子和多枝怪柳种子采自额济纳旗胡杨林国家自然保护区(41°30'~42°07'N、101°03'~101°17'E),均为上一年风干冷藏保存。土壤取自林场苗圃,筛除石子、植物根系等杂质后,经过暴晒,装入口径25 cm,深度达60 cm的塑料软花盆。将花盆里的土浇透之后,平整土面,播入经过清水浸泡的胡杨种子。实验设置了两种伴生模式,既胡杨-胡杨(P-P)组和胡杨-怪柳(P-T)组。后者在胡杨种子萌发、幼苗扎根后,播入多枝怪柳种子。在胡杨幼苗生长了40 d时进行间苗,去除长势不佳的弱苗、畸形苗,胡杨-胡杨组保留10株长势一致、在花盆中均匀分布的幼苗,胡杨-怪柳组各保留5株胡杨和5株怪柳幼苗。间苗后开始对水盐进行控制。

实验对两个伴生模式设置了相同的3个水分梯度(W)和3个盐分梯度(S),水分梯度为低水、中水、高水,分别以W1、W2、W3进行表示,实验控制期间对应的最低质量含水量约为5%、10%、15%,其中中水处理为胡杨人工育苗常用的水分管理模式。盐分处理以加入NaCl水溶液的形式进行,盐分梯度为低盐(0 g/盆)、中盐(1.8 g/盆)和高盐(3.6 g/盆),分别以S1、S2、S3表示。为避免幼苗因离子毒害致死,盐分分为5次施入。水盐两两进行交互,即所有实验处理为以下9种:低水低盐(W1S1)、低水中盐(W1S2)、低水高盐(W1S3)、中水低盐(W2S1)、中水中盐(W2S2)、中水高盐(W2S3)、高水低盐(W3S1)、高水中盐(W3S2)、高水高盐(W3S3)。每个处理4个重复。

1.2 根系性状测定方法

胡杨幼苗经过100 d(一个生长季)的生长后进行破坏性取样。用加压水柱冲洗附在根系上的土壤,以获取完整的根系,并在水中小心地进行单株苗的分离,去除根系上缠绕的杂质。随后将根系置于盛水的透明根盘中,用镊子小心将根系摊开至舒展状态,使其尽可能不重叠,用扫描仪(Epson Perfection V700)进行扫描后,用WinRhizo对扫描的图片进行分析,以获得根系各形态指标,根系分析的径级设置在0.5 mm级别。将扫描后的根系放在纸袋中,在80℃下烘干至恒质量,用万分之一天平称得生物量。

需要说明的是,生长的后期,胡杨-桧柳组陆续出现胡杨幼苗地上部分死亡的情形(以叶片全部脱落为准),但幼苗根系还具有活性,形态和生物量积累情况能够反映其生长过程,因此在本实验中,死亡的胡杨幼苗根系数据并入同一处理组进行分析。

1.3 指标计算

根据WinRhizo的分析结果,计算根系的比根长

和比根面积及径级在0.5 mm以下的根系数量特征。

比根长 = 总根长(cm)/根生物量(g);

比根面积 = 总根表面积(cm²)/根生物量(g);

根长占比 = 0.5 mm以下根系长度/总根长;

根表面积占比 = 0.5 mm以下根系表面积/总根表面积;

根体积占比 = 0.5 mm以下根系体积/总根体积;

根尖占比 = 0.5 mm以下根尖数/总根尖数。

1.4 数据分析

用Spss 17.0对数据进行分析,对各指标进行水分、盐分和伴生类型进行多因素方差分析,对同一水分梯度下不同盐分梯度间,以及同一盐分梯度不同水分梯度间的幼苗根系特征进行单因素方差分析(one-way ANOVA),采用Duncan法来判定差异显著性。同一处理下,两个不同伴生组采用t检验判定显著性。用sigmaplot 12.5作图。

2 结果和分析

2.1 水分、盐分和伴生模式对胡杨幼苗根系生长的影响

三因素方差分析(表1)结果表明,水分、盐分和伴生模式对胡杨幼苗根系有显著的影响($P < 0.05$),其中水分和伴生模式对总根长、根表面积、基径等多个指标的影响达到极显著($P < 0.001$),且水分和伴生模式的交互作用对总根长、总根体积、根表面积和分支数也有显著的影响($P < 0.05$)。盐分对总根体积、根尖数和基径有显著的影响($P < 0.05$),水盐的交互对幼苗基径、比根长、比根面积影响显著($P < 0.05$),但对其他指标影响未达到显著。以上结果表明,当年生胡杨幼苗的根系生长受水分和种间竞争的影响较盐分大。

进一步分析两种伴生模式下水盐对幼苗根系形

表1 水分、盐分及伴生模式对胡杨幼苗根系的影响(三因素方差分析)

Tab. 1 Effects of water, salinity conditions and neighbor patterns on seedling roots of *Populus euphratica* (three-way ANOVA)

| 因子及因子间交互作用 Factor and interaction among factors | df | 总根长 Total root length | 根表面积 Root surface area | 总根体积 Total root volume | 根尖数 Root tip number | 基径 Basal diameter | 比根长 Specific root length | 比根面积 Specific root area |
|-------------------------------------------------------|----|-----------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------|----------------------|--------------------------------|-------------------------------|
| W | 2 | 38.078*** | 40.891*** | 38.977*** | 27.309*** | 65.906*** | 2.097 | 4.116* |
| S | 2 | 1.532 | 2.128 | 3.438* | 3.257* | 3.527* | 2.833 | 5.419** |
| N | 1 | 182.288*** | 227.118*** | 239.979*** | 97.963*** | 277.821*** | 44.807*** | 31.885*** |
| W × S | 4 | 0.782 | 0.709 | 0.751 | 0.844 | 3.255* | 5.163*** | 4.929*** |
| W × N | 2 | 4.693* | 7.819*** | 11.472*** | 1.071 | 2.863 | 1.470 | 1.003 |
| S × N | 2 | 2.442 | 2.578 | 2.420 | 2.016 | 0.782 | 0.266 | 0.627 |
| W × S × N | 4 | 1.551 | 1.109 | 0.610 | 2.752* | 1.878 | 2.860* | 1.201 |

注: W为水分; S为盐分; N为伴生模式。表中数值为F检验值, “*”表示 $P < 0.05$, “***”表示 $P < 0.01$, “****”表示 $P < 0.001$ 。下同。Notes: W, water condition; S, salinity condition; N, neighbor pattern. Data are F testing values. “*” means $P < 0.05$, “***” means $P < 0.01$ and “****” means $P < 0.001$. The same below.

态的影响(表2),结果表明水分对总根长、根表面积等各个指标的影响均达到极显著($P < 0.001$)。单一盐分对胡杨-胡杨组幼苗根系形态指标没有显著影响($P > 0.05$),但对胡杨-柽柳组的总根长、根表面积、总根体积和根尖数的影响均达到极显著($P < 0.001$),该结果表明多枝柽柳伴生下,胡杨幼苗根系形态对盐分的响应更为敏感。水盐交互作用较弱,仅对胡杨-胡杨组幼苗基径和胡杨-柽柳组幼苗根尖数有显著的影响($P < 0.05$)。

2.2 胡杨幼苗根系的径级分布特征

由表3可知,当年生胡杨幼苗的绝大部分根系直径在0.5 mm以下,除胡杨-柽柳组的个别处理,该径级根长占比达到90%以上,根表面积占比超过65%,所有处理中根尖径级低于0.5 mm的比例均超

过99%。而根径在0.5 mm以下的根体积占总根体积的比例除个别处理外均低于30%,表明胡杨幼苗的主根体积在总根体积中占比较大。在胡杨-胡杨组,除中水中盐(W2S2)处理根体积占比显著小于低水中盐(W1S2)组,各个指标不同水分和盐分条件下没有显著差异。胡杨-柽柳组在W1和W3条件下,幼苗根系表现出随盐胁迫程度增加,0.5 mm以下根长、根表面积、根体积占比增加的趋势。

2.3 胡杨幼苗根系的形态特征

在各个水盐梯度下,胡杨-柽柳组胡杨幼苗基径均显著小于相应处理的胡杨-胡杨组幼苗($P < 0.01$)(图1)。盐分及水盐交互作用对胡杨-柽柳组幼苗的基径影响均不显著($P > 0.05$);对胡杨-胡杨组,单一盐分影响不显著($P > 0.05$),但水盐交互作用的影响达到极显著($P < 0.01$)(表2,图1)。在各水分梯度下,

表2 不同伴生模式下水盐条件对胡杨幼苗根系形态的影响

Tab. 2 Effects of water and salinity conditions on root morphology of *P. euphratica* seedlings in group P-P and P-T

| 因子及因子间交互作用 Factor and interaction between factors | df | 总根长 Total root length | | 根表面积 Root surface area | | 总根体积 Total root volume | | 根尖数 Root tip number | | 基径 Basal diameter | |
|------------------------------------------------------|----|--------------------------|----------|---------------------------|-----------|---------------------------|-----------|------------------------|-----------|----------------------|-----------|
| | | P-P | P-T | P-P | P-T | P-P | P-T | P-P | P-T | P-P | P-T |
| | | W | 2 | 21.566*** | 22.685*** | 24.951*** | 22.401*** | 26.058*** | 19.628*** | 12.405*** | 20.860*** |
| S | 2 | 0.392 | 9.185*** | 1.03 | 10.154*** | 1.987 | 11.240*** | 0.063 | 10.540*** | 1.113 | 2.547 |
| W×S | 4 | 1.095 | 1.533 | 0.822 | 1.43 | 0.631 | 1.177 | 1.468 | 2.931* | 4.291** | 1.43 |

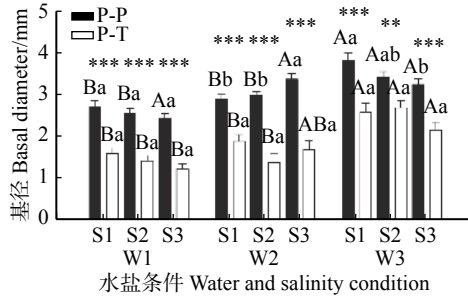
注: P-P为胡杨-胡杨组; P-T为胡杨-柽柳组。Notes: P-P, *Populus euphratica* seedlings neighbored by *P. euphratica* seedlings; P-T, *P. euphratica* seedlings neighbored by *T. ramosissima* seedlings.

表3 径级为0.5 mm以下的根系占比

Tab. 3 Root proportion of *P. euphratica* with diameter under 0.5 mm

| 指标 Index | | 胡杨-胡杨组 Group <i>P. euphratica</i> - <i>P. euphratica</i> (group P-P) | | | | | | 胡杨-柽柳组 Group <i>P. euphratica</i> - <i>Tamarix ramosissima</i> (group P-T) | | |
|-------------------------------------------|----|-------------------------------------------------------------------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-------------------------------------------------------------------------------|--|--|
| | | W1 | | | W2 | | | W3 | | |
| | | W1 | W2 | W3 | W1 | W2 | W3 | | | |
| 根长占比 Proportion of root length | S1 | 94.84 ± 0.45Aa | 93.37 ± 1.12Aa | 93.11 ± 1.16Aa | 89.89 ± 1.95Bb | 94.18 ± 1.08Aa | 94.74 ± 0.34Aa | | | |
| | S2 | 93.93 ± 0.98Aa | 94.77 ± 0.59Aa | 95.27 ± 0.14Aa | 92.89 ± 0.73Bab | 95.09 ± 0.85Aa | 95.08 ± 0.45Aa | | | |
| | S3 | 94.24 ± 0.57Aa | 93.82 ± 0.43Aa | 94.64 ± 0.62Aa | 95.13 ± 0.82Aa | 87.92 ± 2.83Bb | 95.27 ± 0.62Aa | | | |
| 根表面积占比 Proportion of root surface area | S1 | 68.50 ± 1.97Aa | 66.69 ± 3.40Aa | 65.46 ± 3.40Aa | 57.32 ± 5.01Ab | 67.66 ± 4.07Aa | 67.74 ± 1.20Ab | | | |
| | S2 | 68.56 ± 3.03Aa | 66.85 ± 2.50Aa | 70.89 ± 1.37Aa | 65.01 ± 2.29Ab | 71.05 ± 3.99Aa | 71.64 ± 1.58Aab | | | |
| | S3 | 66.29 ± 2.03Aa | 65.69 ± 1.77Aa | 71.20 ± 1.88Aa | 78.03 ± 2.63Aa | 59.40 ± 4.81Ba | 73.84 ± 2.40Aa | | | |
| 根体积占比 Proportion of root volume | S1 | 22.53 ± 1.60Aa | 23.33 ± 2.88Aa | 20.50 ± 2.51Aa | 22.15 ± 3.72Ab | 26.99 ± 5.03Aa | 22.40 ± 1.19Ab | | | |
| | S2 | 26.22 ± 2.74Aa | 19.65 ± 1.67Ba | 23.03 ± 1.71ABa | 27.38 ± 2.76Ab | 31.89 ± 5.57Aa | 28.53 ± 1.60Aab | | | |
| | S3 | 21.37 ± 2.38Aa | 21.22 ± 1.92Aa | 24.92 ± 1.88Aa | 49.38 ± 4.39Aa | 28.23 ± 3.36Ba | 32.70 ± 3.28Ba | | | |
| 根尖占比 Proportion of root tip | S1 | 99.91 ± 0.04Aa | 99.83 ± 0.03Aa | 99.83 ± 0.03Aa | 99.84 ± 0.04Ba | 99.91 ± 0.01ABa | 99.94 ± 0.01Aa | | | |
| | S2 | 99.83 ± 0.17Aa | 99.87 ± 0.03Aa | 99.90 ± 0.02Aa | 99.89 ± 0.02Aa | 99.92 ± 0.01Aa | 99.93 ± 0.01Aa | | | |
| | S3 | 99.88 ± 0.03Aa | 99.84 ± 0.02Aa | 99.83 ± 0.03Aa | 99.89 ± 0.02Aa | 99.84 ± 0.06Aa | 99.92 ± 0.02Aa | | | |

注: W1、W2、W3分别为低水、中水、高水; S1、S2、S3分别为低盐、中盐、高盐。不同小写字母(a、b)代表同一水分梯度(W)下各盐分梯度(S1、S2、S3)间有显著性差异,不同大写字母(A、B)代表同一盐分梯度(S)下不同水分梯度(W1、W2、W3)间有显著性差异, $P < 0.05$ 。Notes: W1, W2, W3 represent water condition at low, medium and high level, respectively. S1, S2, S3 represent salinity condition at low, medium and high level, respectively. Different lowercase letters (a, b) indicate significant differences among salinity conditions under the same water condition. Different uppercase letters (A, B) indicate significant differences among water conditions under the same salinity condition.



不同小写字母(a, b)代表同一水分梯度(W)下各盐分梯度(S)间有显著性差异, 不同大写字母(A, B)代表同一盐分梯度(S)下不同水分梯度(W)间有显著性差异, $P < 0.05$ 。*代表胡杨-胡杨组和胡杨-柽柳组间有显著性差异, $P < 0.05$, “**”、“***”分别代表 $P < 0.01$ 和 $P < 0.001$ 。Different lowercase letters (a, b) indicate significant differences among salinity conditions (S) under the same water condition(W). Different uppercase letters indicate significant differences among water conditions (W) under the same salinity condition (S). “*” means significant difference between group P-P and group P-T under the same water and salinity condition at $P < 0.05$ level, “**” means $P < 0.01$ and “***” means $P < 0.001$. The same below.

图 1 水盐条件对两种伴生模式下当年生胡杨幼苗基径的影响

Fig. 1 Effects of water and salinity conditions on basal diameter of annual *P. euphratica* seedlings of group P-P and P-T

胡杨-胡杨组幼苗基径对盐分变化的响应不同, 低水条件下基径对盐分无响应; 中水条件下, 高盐处理显著增加幼苗基径($P < 0.05$); 高水条件下, 随盐分梯度升高, 幼苗基径降低。所有处理中, 胡杨-胡杨组高水低盐的幼苗基径达到最大, 为 (3.84 ± 0.18) mm。高盐条件下, 胡杨-胡杨组各水分梯度间幼苗基径无显著差异, 胡杨-柽柳组高水梯度下幼苗基径显著大于低水梯度下的幼苗基径($P < 0.05$)。两种伴生模式下幼苗基径在低盐、中盐条件下, 高水处理均显著高于对应盐分处理低水、中水条件下的幼苗基径($P < 0.05$)。

胡杨-胡杨组幼苗的总根表面积对盐分变化无明显响应($P > 0.05$), 而胡杨-柽柳组随盐胁迫程度增加, 总根表面积减小($P < 0.05$)。同一盐分条件下, 两种伴生模式低水和中水处理的幼苗总根表面积之间没有差异, 高水条件下幼苗的总根表面积显著高于其他两个水分梯度($P < 0.05$)(表 2、图 2)。

总根体积的变化趋势和总根表面积类似, 盐分对胡杨-胡杨组幼苗总根体积无显著影响($P > 0.05$), 而对胡杨-柽柳组幼苗总根体积影响显著($P < 0.001$)。胡杨-柽柳组总根体积表现出随盐胁迫程度升高而下降的趋势, 但在各个水分条件下均未达到显著($P > 0.05$)。相同盐分条件下, 两个伴生模式下低水和中水处理间均无差异, 高水处理显著高于低水、中水处理($P < 0.05$)(表 2、图 3)。

2.4 胡杨幼苗根系的功能性状

比根长和比根面积可以作为表征植物根系吸收能力的形态指标。一些研究者认为, 比根面积比根

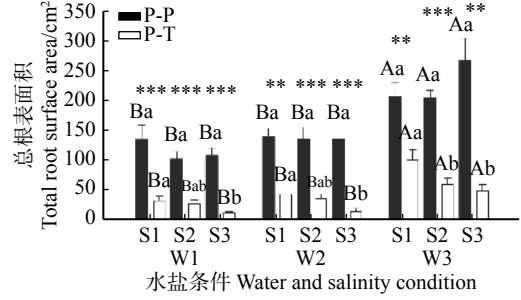


图 2 水盐条件对两种伴生模式下当年生胡杨幼苗总根表面积的影响

Fig. 2 Effects of water and salinity conditions on total root surface area of annual *P. euphratica* seedlings of group P-P and P-T

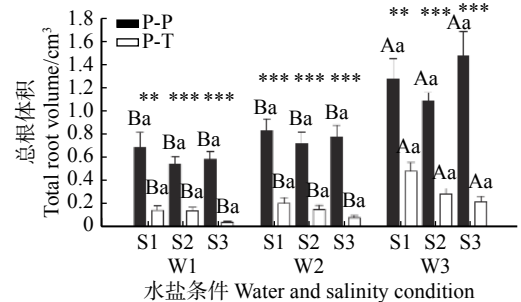


图 3 水盐条件对两种伴生模式下当年生胡杨幼苗总根体积的影响

Fig. 3 Effects of water and salinity conditions on total root volume of annual *P. euphratica* seedlings of group P-P and P-T

生物量更能表征植物资源获取能力^[19]。和胡杨组相比, 胡杨-柽柳组趋向于有更大的比根面积和比根长(图 4、5)。在低水、中水分条件下, 两个伴生模式下比根面积和比根长对盐分变化没表现出明显的变化趋势; 高水条件下, 随盐分增大, 胡杨-胡杨组和胡杨-柽柳组比根面积和比根长均增大。低盐条件下, 胡杨-胡杨组比根面积和比根长随水分增加而减小, 但中盐、高盐条件下, 中水、高水处理的幼苗比根长和比根面积与低水处理相比没有显著性差异。对胡杨-柽柳组, 低盐、中盐条件下, 水分升高对比根面积影响不明显, 高盐条件下, 中水梯度比根长和比根面积显著低于低水和高水梯度($P < 0.05$)。

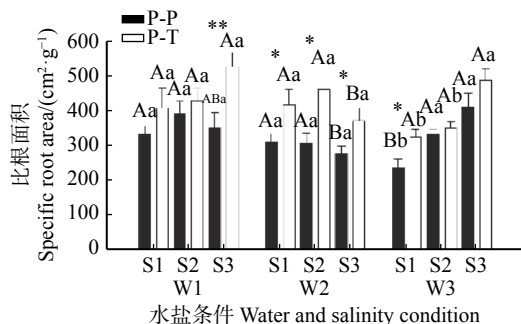


图 4 水盐条件对两种伴生模式下当年生胡杨幼苗比根面积的影响

Fig. 4 Effects of water and salinity conditions on specific root area of annual *P. euphratica* seedlings of group P-P and P-T

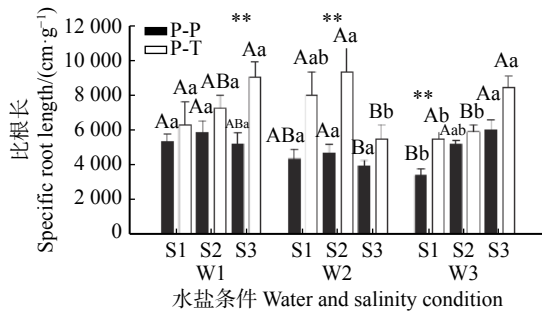


图5 水盐条件对两种伴生模式下当年生胡杨幼苗比根长的影响
Fig. 5 Effects of water and salinity conditions on specific root length of annual *P. euphratica* seedlings of group P-P and P-T

2.5 两种伴生模式下胡杨幼苗根性状间相关性

两种伴生模式下,胡杨幼苗根系性状之间相关性基本一致。比根长和根生物量、平均直径呈显著负相关($P < 0.05$),总根长与根尖数、分支数、总根体积呈极显著相关($P < 0.01$)。在胡杨-胡杨组,平均直径和总根长呈显著负相关($P < 0.05$),与总根体积呈显著正相关($P < 0.05$),而在胡杨-柽柳组,平均直径与总根长、总根体积关系较弱($P > 0.05$)。比根长在胡杨-胡杨组,与根表面积、总根体积关系不显著($P > 0.05$),但在胡杨-柽柳组,与根表面积、总根体积呈极显著负相关($P < 0.01$)。此外,胡杨-柽柳组比根面积与除比根长之外的各个指标呈极显著负相关($P < 0.01$),而胡杨-胡杨组比根面积与总根长、根表面积、总根体积、根尖数、分支数关系不显著($P > 0.05$)。

3 讨论与结论

水分、盐分胁迫下胡杨幼苗的生长特性已经有较多的研究报道,受到干旱胁迫的条件下,胡杨幼苗株高、生物量积累、光合作用等受到抑制^[24-26]。盐胁迫下胡杨幼苗的成活率和生长下降^[27],光合作用受阻,根系生长和根尖数、根木质部的吸水效率显著受到抑制,幼苗株高、基径、各器官生物量和总生物量均显著降低^[28-29]。但是水盐交互下当年生胡杨幼苗的生长特征研究得还比较少,种间关系对胡杨幼苗的影响也一直未受到重视。本研究采用了3个梯度的水分和盐分进行两两交互,研究两种伴生模式下胡杨幼苗根系生长对土壤水盐环境的响应,发现水分、盐分和伴生模式及其之间的交互作用对当年生胡杨实生幼苗根系的生长起到重要的影响。特别是水分和伴生模式对胡杨幼苗根系生长的影响更为关键。

3.1 水盐交互对胡杨-胡杨组幼苗根系生长的影响

水分对胡杨根系各个指标影响显著,而单一盐分对幼苗的总根长、根表面积、总根体积、基径影响均不显著,水盐交互仅对基径有显著的影响(表1、2),表明在水盐对根系生长的影响中,水分占据绝对的

主导地位。这是由于胡杨幼苗对盐分有一定的耐受性^[30],一些研究也表明了低盐环境能够刺激胡杨产生不定根^[31]。在极端干旱区,水分才是胡杨根系生长的限制性因子。本研究中,随水分梯度升高,胡杨-胡杨组幼苗总根长、基径、根体积等指标增大,表明水分促进胡杨根系的生长,较好的水分利于当年生胡杨幼苗根系的扩展和增粗生长。

在不同水分梯度下,胡杨幼苗基径对盐分的响应有所不同(图1~3)。在低水的条件下各盐分梯度间的幼苗基径没有差异,中水的条件下,随盐胁迫程度增加而增大,在高水条件下随盐胁迫增加而降低(图1)。这种现象可能是由于低水条件下,幼苗根系生长主要受水分的限制,盐分不是限制幼苗的主要因素;中水条件下,水盐的交互对胡杨幼苗影响较大,主根增粗可能是幼苗增强抗逆性、提高适合度的形态策略;高水条件下,水分限制作用减弱,盐分成为影响胡杨幼苗根系生长的主要因素。

相关性分析表明,胡杨-胡杨组幼苗平均直径和总根长显著负相关,而和总根体积呈显著正相关(表4),结合幼苗径级分布,表明胡杨幼苗具有明显主根的特征(表3)。反映了在无异种竞争者存在的环境下,胡杨幼苗的根系扩展是通过产生大量吸收根来实现的。根系径级分布特征显示根径0.5 mm以下的根系长度占到总长的90%以上,根表面积占总根表面积65%以上,根尖占比超过99%,根体积仅占总根体积20%左右(表2),各指标不随水盐的变化而变化,表明了胡杨根系形态具有一定的保守性。在一定水盐条件范围内,生长状态不同的根系可以保持一定的根系径级数量分布特征,起固着作用的主根和主要发挥吸收功能的根系比例较为稳定,反映了胡杨幼苗对盐旱胁迫具有较强的适应性。这和Ye等人^[16]的研究结果一致,根形态变化对干旱胁迫下幼苗根深增加的作用较小,幼苗根系对水分的响应可能更多反映在根系构型的变化上。

3.2 多枝柽柳对不同水盐条件下胡杨幼苗根系生长的影响

有研究表明,根系竞争在植物种间竞争中具有外显性,无论地上部分竞争存在与否,根系竞争的存在都具有明显的竞争效应^[32]。本研究结果表明,胡杨根系的生长受到伴生多枝柽柳的强烈抑制,在任何一个水盐梯度上,两种伴生模式下胡杨幼苗在总根长、总根体积、总根表面积都有极显著的差异($P < 0.01$)(图1~3),表明种间竞争对胡杨根系伸长生长、生物量积累有显著的负效应。

在多枝柽柳的伴生下,当年生胡杨幼苗根系对水盐的响应方式发生改变,表现为幼苗总根长、总根

表 4 胡杨-胡杨组幼苗指标间相关性

Tab. 4 Correlations between root traits of seedlings in group P-P

| 指标 Index | AD | TRL | RSA | TRV | Tips | Forks | BB | SRL | SRA |
|----------|----------|---------|---------|---------|---------|---------|----------|---------|-----|
| AD | 1 | | | | | | | | |
| TRL | -0.246* | 1 | | | | | | | |
| RSA | 0.040 | 0.971** | 1 | | | | | | |
| TRV | 0.208* | 0.869** | 0.961** | 1 | | | | | |
| Tips | -0.434** | 0.883** | 0.789** | 0.638** | 1 | | | | |
| Forks | 0.194 | 0.954** | 0.944** | 0.859** | 0.819** | 1 | | | |
| BB | 0.166 | 0.671** | 0.736** | 0.783** | 0.552** | 0.632** | 1 | | |
| SRL | -0.516** | 0.139 | 0.034 | 0.104 | 0.181 | 0.136 | -0.472** | 1 | |
| SRA | -0.247* | 0.081 | 0.039 | 0.034 | 0.034 | 0.101 | -0.500** | 0.939** | 1 |

注: AD为平均直径; TRL为总根长; RSA为根表面积; TRV为总根体积; Tips为根尖数; Forks为分支数; BB为根生物量; SRL为比根长; SRA为比根面积。*代表显著相关, $P < 0.05$, **代表极显著相关, $P < 0.01$ 。下同。Notes: AD, average diameter; TRL, total root length; RSA, root surface area; TRV, total root volume; Tips, root tip number; Forks, fork number; BB, belowground biomass; SRL, specific root length; SRA, specific root area. * means correlation is significant at $P < 0.05$ level; ** means correlation is extremely significant at $P < 0.01$ level. The same below.

体积、根表面积和根尖数对盐的响应更敏感(表 2)。径级分布特征也显示, 胡杨-柽柳组幼苗根径低于 0.5 mm 的根系根长、根表面积和根体积占比对水盐变化响应敏感(表 3、图 2~3), 仅基径对盐分变化无响应(表 2、图 1)。本研究结果表明, 种间竞争对胡杨幼苗根系形态产生的影响比土壤水盐环境更为显著。多枝柽柳伴生的条件下, 根系生长在获取资源和防御之间进行权衡, 而造成根系形态调整^[33], 这可能是胡杨幼苗应对种间竞争提高适合度的策略。

然而幼苗对土壤盐分变化响应敏感, 也表明了胡杨幼苗抗逆性减弱。胡杨幼苗在面对来自多枝柽柳的种间竞争时, 比根长、比根面积增大。较大的比根长和比根面积表明, 单位质量的根系有较大的总根长和根表面积, 因此对应较高的水分和养分吸收效率。但结合本实验幼苗正常发育受阻的结果, 多枝柽柳竞争下胡杨幼苗比根长、比根面积增大, 也表明了幼苗木质化过程受到抑制。研究表明, 根系营养状况对比根长有重要的影响, 营养状况较好的幼

苗倾向有更低的比根长^[34]。胡杨-胡杨组的幼苗比根长与根表面积、总根体积无显著相关性, 而胡杨-柽柳组的比根长和根表面积、总根体积呈极显著负相关(表 4、5)。表明较大的比根长可能是柽柳的竞争导致胡杨幼苗根直径减小, 根系强度降低的结果^[35-36], 即种间竞争使胡杨幼苗根系木质化程度降低, 而木质化程度与胡杨当年生幼苗越冬存活息息相关^[37]。根系的适应性是影响胡杨幼苗定居和生长的首要因素^[7], 本研究结果表明, 种间竞争可能使野外的胡杨通过实生苗进行更新变得更加困难。

目前对种间关系的研究普遍认为, 干旱区植物趋向于通过根系生态位的分离来减少竞争, 实现互惠共存^[18,38], 即支持“环境梯度胁迫假说”^[39]。但本研究发现, 在不同的环境梯度下, 多枝柽柳与胡杨当年生幼苗的种间竞争对胡杨根系的生长产生了强烈的负效应, 表现出胡杨幼苗受到多枝柽柳幼苗的竞争排斥, 但是种间竞争影响胡杨幼苗根系生长的机制目前还不清楚。很多研究都表明植物的根系具有识

表 5 胡杨-柽柳组幼苗指标间相关性

Tab. 5 Correlations between seedling root indices in group P-T

| 指标 Index | AD | TRL | RSA | TRV | Tips | Forks | BB | SRL | SRA |
|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|---------|-----|
| AD | 1 | | | | | | | | |
| TRL | 0.184 | 1 | | | | | | | |
| RSA | 0.085 | 0.989** | 1 | | | | | | |
| TRV | 0.031 | 0.953** | 0.986** | 1 | | | | | |
| Tips | -0.232* | 0.974** | 0.956** | 0.912** | 1 | | | | |
| Forks | 0.196 | 0.984** | 0.965** | 0.922** | 0.959** | 1 | | | |
| BB | 0.000 | 0.895** | 0.921** | 0.930** | 0.881** | 0.897** | 1 | | |
| SRL | -0.710** | -0.194 | -0.281** | -0.369** | -0.172 | -0.177 | -0.401** | 1 | |
| SRA | -0.512** | -0.298** | -0.363** | -0.431** | -0.302** | -0.289** | -0.503** | 0.938** | 1 |

别同种和异种根系的能力,并会对此产生不同的响应^[40],胡杨根系生长受限是由于种间竞争导致胡杨对限制性资源的获取减少(竞争性抑制),还是由于多枝怪柳根系的化感作用^[41],本实验没有进行探究,两者互作的地下生态过程还需要进一步的研究。

参 考 文 献

- [1] 王世绩. 全球胡杨林现状及保护和恢复对策[J]. 世界林业研究, 1996(6): 37-44.
Wang S J. The status, conservation and recovery of global resources of *Populus euphratica*[J]. World Forestry Research, 1996(6): 37-44.
- [2] 田永祯, 司建华, 程业森, 等. 荒漠河谷胡杨残林复壮更新试验研究[J]. 干旱区资源与环境, 2009, 23(9): 155-159.
Tian Y Z, Si J H, Cheng Y S, et al. Experimental study on rejuvenation and regeneration of residual *Populus euphratica* forest in desert valley[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2009, 23(9): 155-159.
- [3] 李俊清, 卢琦, 褚建民, 等. 额济纳绿洲胡杨林研究[M]. 北京: 科学出版社, 2009.
Li J Q, Lu Q, Chu J M, et al. Research of *Populus euphratica* forest in Ejina Oasis[M]. Beijing: Science Press, 2009.
- [4] 吕爽. 胡杨幼苗地上地下生长特性对水土条件的响应[D]. 北京: 北京林业大学, 2015.
Lü S. The effects of water and soil environment on the growth of *Populus euphratica* seedlings[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2015.
- [5] 华鹏. 胡杨实生苗在河漫滩自然发生和初期生长的研究[J]. 新疆环境保护, 2003, 25(4): 14-17.
Hua P. Studies on seed germination and seeding early growth of *Populus euphratica* on the flood plain[J]. Environmental Protection of Xinjiang, 2003, 25(4): 14-17.
- [6] 韩路, 王海珍, 牛建龙, 等. 荒漠河岸林胡杨群落特征对地下水位梯度的响应[J]. 生态学报, 2017, 37(20): 6836-6846.
Han L, Wang H Z, Niu J L, et al. Response of *Populus euphratica* communities in a desert riparian forest to the groundwater level gradient in the Tarim Basin[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(20): 6836-6846.
- [7] 王丽娟. 胡杨(*Populus euphratica*)幼苗根系生长特征及影响因素研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2015.
Wang L J. Study on the root growth characteristics of *Populus euphratica* and influencing factors[D]. Urumchi: Xinjiang University, 2015.
- [8] 年雁云, 王晓利, 蔡迪花. 黑河流域下游额济纳三角洲气候及生态环境变化分析[J]. 干旱气象, 2015, 33(1): 28-37.
Nian Y Y, Wang X L, Cai D H. Analysis on climate and ecological environment change in the Ejina Delta, the lower reaches of the Heihe River[J]. Journal of Arid Meteorology, 2015, 33(1): 28-37.
- [9] 鱼腾飞, 冯起, 刘蔚, 等. 黑河下游土壤水盐对生态输水的响应及其与植被生长的关系[J]. 生态学报, 2012, 32(22): 7009-7017.
Yu T F, Feng Q, Liu W, et al. Soil water and salinity in response to water deliveries and the relationship with plant growth at the lower reaches of Heihe River, northwestern China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(22): 7009-7017.
- [10] 张玉波. 极干旱地区绿洲植被退化过程中胡杨繁殖特性研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2005.
Zhang Y B. *Populus euphratica* reproduction characteristics of a degradation oasis vegetation in the extreme arid regions[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2005.
- [11] 张昊. 额济纳绿洲胡杨种群生活史对策研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2006.
Zhang H. Life history strategies of *Populus euphratica* Oliv. population in the Ejina Oasis of Inner Mongolia[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2006.
- [12] 武逢平. 额济纳荒漠绿洲胡杨繁殖特性的研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2007.
Wu F P. Reproductive characteristics of *Populus euphratica* Oliv. in Ejina Oasis[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2007.
- [13] Li H, Liu B, McCormack M L, et al. Diverse belowground resource strategies underlie plant species coexistence and spatial distribution in three grasslands along a precipitation gradient[J]. *New Phytologist*, 2017, 216(4): 1140-1150.
- [14] Beidler K V, Taylor B N, Strand A E, et al. Changes in root architecture under elevated concentrations of CO₂ and nitrogen reflect alternate soil exploration strategies[J]. *New Phytologist*, 2015, 205(3): 1153-1163.
- [15] 吕爽, 张现慧, 张楠, 等. 胡杨幼苗根系生长与构型对土壤水分的响应[J]. 西北植物学报, 2015, 35(5): 1005-1012.
Lü S, Zhang X H, Zhang N, et al. Response of root growth and architecture of *Populus euphratica* seedling on soil water[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2015, 35(5): 1005-1012.
- [16] Ye Z, Wang J, Wang W, et al. Effects of root phenotypic changes on the deep rooting of *Populus euphratica* seedlings under drought stresses[J/OL]. PeerJ, 2019, 7: e6513(2019-02-28) [2019-03-11]. <https://doi.org/10.7717/peerj.6513>.
- [17] Wang L, Zhao C, Li J, et al. Root plasticity of *Populus euphratica* seedlings in response to different water table depths and contrasting sediment types[J/OL]. PLoS ONE, 2015, 10(3): e118691 (2015-03-05)[2018-12-15]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118691>.
- [18] 单立山, 苏铭, 张正中, 等. 不同生境下荒漠植物红砂-珍珠猪毛菜混生根系的垂直分布规律[J]. 植物生态学报, 2018, 42(4): 475-486.
Shan L S, Su M, Zhang Z Z, et al. Vertical distribution pattern of mixed root systems of desert plants *Reaumuria soongarica* and *Salsola passerina* under different environmental gradients[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2018, 42(4): 475-486.
- [19] Rewald B, Leuschner C. Does root competition asymmetry increase with water availability?[J]. Plant Ecology & Diversity, 2009, 2(3): 255-264.
- [20] Poulos J M, Rayburn A P, Schupp E W. Simultaneous, independent, and additive effects of shrub facilitation and understory competition on the survival of a native forb (*Penstemon palmeri*)[J]. *Plant Ecology*, 2014, 215(4): 417-426.
- [21] 张雪妮, 吕光辉, 杨晓东, 等. 基于盐分梯度的荒漠植物多样性与群落、种间联接响应[J]. 生态学报, 2013, 33(18): 5714-5722.
Zhang X N, Lü G H, Yang X D, et al. Responses of desert plant diversity, community and interspecific association to soil salinity gradient[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(18): 5714-5722.
- [22] 赵峰侠, 尹林克. 荒漠内陆河岸胡杨和多枝怪柳幼苗种群空间

- 分布格局及种间关联性[J]. *生态学杂志*, 2007, 26(7): 972-977.
- Zhao F X, Yin L K. Spatial distribution pattern and interspecific association of *Populus euphratica* and *Tamarix ramosissima* seedlings populations along desert inland river[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(7): 972-977.
- [23] Wu G, Jiang S, Liu W, et al. Competition between *Populus euphratica* and *Tamarix ramosissima* seedlings under simulated high groundwater availability[J]. *Journal of Arid Land*, 2016, 8(2): 293-303.
- [24] 刘倩雯. 额济纳绿洲胡杨种子萌发及幼苗生长影响因子[D]. 北京: 北京林业大学, 2011.
- Liu Q W. The effects of factors on seed germination and seedling growth of *Populus euphratica* in Ejina Oasis[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2011.
- [25] 周朝彬, 宋于洋, 王炳举, 等. 干旱胁迫对胡杨光合和叶绿素荧光参数的影响[J]. *西北林学院学报*, 2009, 24(4): 5-9.
- Zhou C B, Song Y Y, Wang B J, et al. Effects of drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of *Populus euphratica*[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2009, 24(4): 5-9.
- [26] 李志军, 罗青红, 伍维模, 等. 干旱胁迫对胡杨和灰叶胡杨光合作用及叶绿素荧光特性的影响[J]. *干旱区研究*, 2009, 26(1): 45-52.
- Li Z J, Luo Q H, Wu W M, et al. The effects of drought stress on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of *Populus euphratica* and *P. pruinosa*[J]. *Arid Zone Research*, 2009, 26(1): 45-52.
- [27] 王东健, 陈其凌, 李铭, 等. 胡杨不同生长阶段的耐盐性[J]. *新疆林业*, 1998(4): 9-10.
- Wang D J, Chen Q L, Li M, et al. Salt tolerance of *Populus euphratica* in various growth phase[J]. *Forestry of Xinjiang*, 1998(4): 9-10.
- [28] 李菊艳, 赵成义, 闫映宇, 等. 盐分对胡杨幼苗生长及光合特性的影响[J]. *中国沙漠*, 2010, 30(1): 80-86.
- Li J Y, Zhao C Y, Yan Y Y, et al. Effects of salt on the growth and photosynthetic characteristics of *Populus euphratica* seedlings[J]. *Journal of Desert Research*, 2010, 30(1): 80-86.
- [29] 周洪华, 李卫红. 胡杨木质部水分传导对盐胁迫的响应与适应[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(1): 81-91.
- Zhou H H, Li W H. Responses and adaptation of xylem hydraulic conductivity to salt stress in *Populus euphratica*[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(1): 81-91.
- [30] 马焕成, 王沙生. 盐胁迫下胡杨的离子响应[J]. *西南林学院学报*, 1998, 18(1): 43-48.
- Ma H C, Wang S S. Ion response of *P. euphratica* to salt stress[J]. *Journal of Southwest Forestry College*, 1998, 18(1): 43-48.
- [31] Azizi S, Tabari M, Striker G G. Growth, physiology, and leaf ion concentration responses to long-term flooding with fresh or saline water of *Populus euphratica*[J]. *South African Journal of Botany*, 2017, 108: 229-236.
- [32] Weiss L, Schalow L, Jeltsch F, et al. Experimental evidence for root competition effects on community evenness in one of two phytometer species[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2019, 12(2): 281-291.
- [33] Herms D A, Mattson W J. The dilemma of plants: to grow or defend[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 1992, 67(3): 283-335.
- [34] Toca A, Oliet J A, Villar-Salvador P, et al. Ecologically distinct pine species show differential root development after outplanting in response to nursery nutrient cultivation[J]. *Forest Ecology and Management*, 2019, 451: 117562.
- [35] 周永姣, 程林, 王满堂, 等. 武夷山不同海拔黄山松细根性状季节变化[J]. *生态学报*, 2019, 9(12): 4530-4539.
- Zhou Y J, Cheng L, Wang M T, et al. Seasonal changes of fine root traits in *Pinus taiwanensis* Hayata at different altitudes in the Wuyi Mountains[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 9(12): 4530-4539.
- [36] 王来, 高鹏翔, 仲崇高, 等. 核桃-小麦复合系统中细根生长动态及竞争策略[J]. *生态学报*, 2018, 38(21): 7762-7771.
- Wang L, Gao P X, Zhong C G, et al. Growth dynamics and competitive strategies of fine roots in a walnut-wheat agroforestry system[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(21): 7762-7771.
- [37] 张楠, 杨雪芹, 曹德昌, 等. 土壤水肥因子对胡杨幼苗生长权衡和木质化的影响[J]. *西北植物学报*, 2013, 33(4): 771-779.
- Zhang N, Yang X Q, Cao D C, et al. Soil water and fertilizer factors on the trade-off of growth and lignification of *Populus euphratica* seedling[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, 33(4): 771-779.
- [38] 陈斌, 刘茂松, 黄崢, 等. 西北干旱区灌草型白刺-芨芨草群落根系分布与互作[J]. *生态学杂志*, 2017, 36(10): 2692-2698.
- Chen B, Liu M S, Huang Z, et al. Root distribution and interaction in a *Nitraria tangutorum-Achnatherum splendens* (shrub-grass) community in arid Northwest China[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, 36(10): 2692-2698.
- [39] Bertness M D, Callaway R. Positive interactions in communities[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1994, 9(5): 191-193.
- [40] Belter P R, Cahill J F. Disentangling root system responses to neighbours: identification of novel root behavioural strategies [J/OL]. *AoB Plants*, 2015, 7: 59(2015-05-27)[2017-02-21]. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv059>.
- [41] Thorpe A S, Aschehoug E T, Atwater D Z, et al. Interactions among plants and evolution[J]. *Journal of Ecology*, 2011, 99(3): 729-740.

(责任编辑 赵 勃
 责任编辑委 臧润国)