

沙生植物构型及其与抗风蚀能力关系研究综述*

屈志强 刘连友** 吕艳丽

(环境演变与自然灾害教育部重点实验室, 北京师范大学, 北京 100875; 地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京师范大学, 北京 100875; 教育部-民政部减灾与应急管理研究院, 北京师范大学, 北京 100875)

摘要 沙生植物在风蚀防治中起着至关重要的作用,长期的适应结果使其形成了特定的构型特征。构型特征不同,其抗风蚀的作用也不尽相同。过去的研究主要着眼于个体或群体组合,探讨沙生植物对近地面流场的影响和固阻沙作用。对于构型特征,主要从构件水平上探讨不同构型特征的沙生植物对环境的适应对策,而其抗风蚀作用的差异,还缺乏量化研究和系统探讨。本文评述了沙生植物构型及其与抗风蚀效果关系的研究进展,指出了今后需要优先深入研究的重点问题,从而为完善沙生植物抗风蚀机理提供科学依据。

关键词 构件; 枝系构型; 根系构型; 沙生植物

中图分类号 Q948.15 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2011)2-0357-06

Psammophyte architecture and its relations with anti-wind erosion capability: A review. QU Zhi-qiang, LIU Lian-you**, LÜ Yan-li (Key Laboratory of Environmental Change and Natural Disaster, Ministry of Education, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; Academy of Disaster Reduction and Emergency Management, Beijing Normal University, Beijing 100875, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(2): 357-362.

Abstract: Psammophyte plays an important role in wind erosion control. The long-term adaptation of psammophyte to wind erosion makes the plant have specific architecture characteristics. Previous studies mainly focused on the effects of the individuals or a group of psammophyte on the near surface air flow field and sand fixation and resistance. As for the architecture characteristics of psammophyte, the research covered all of the adaptation strategies, lacking of quantitative research and systematic analysis on the discrepancy against wind erosion. This paper reviewed the research progress on psammophyte architecture and its relations with the capability of anti-wind erosion, and pointed out the key issues needed to be further studied to provide scientific basis for perfecting the mechanisms of sand plant resistance to wind erosion.

Key words: module; branch architecture; root architecture; psammophyte.

植物体由枝系和根系 2 个亚系统组成,其可视为构件的集合体。植物构型即植物体不同构件在空间的排列方式,包括枝系构型和根系构型(Harper, 1977; White, 1979; Barlow, 1989)。植物体各构件的顶端分生组织和侧生分生组织通过不断重复、持续活动产生新的分枝,构成了复杂的枝系结构和根系结构,从而呈现出多样的形态特征。植物构件的概念于由 Halle 等(1978)首先提出用于表述植物体的不同组分。在此基础上,经过几十年的发展,对不同

植物构型特征的认识和研究逐渐深入。

沙生植物作为一类在特殊生境条件下生长的植物类型,长期的适应结果使其产生了特殊的适应策略,具有抗风蚀沙割、耐沙埋、耐干旱贫瘠等一系列适应特性,形成了特定的构型特征。沙生植物在风蚀防治中起着至关重要的作用,主要通过覆盖部分地表、分解风力以及阻挡输沙等多种途径保护地表土壤不受风蚀(van de Ven *et al.*, 1989; Wolfe & Nickling, 1993)。众多学者从不同角度对沙生植物进行了大量的研究,主要集中在以下 2 个方面:(1)沙生植物对沙漠逆境的综合条件(如降水、温度、湿度、土壤水分、养分等综合因子)所表现的生理、生

* 国家自然科学基金面上项目(40771021 和 41071331)和国家“十一五”科技支撑项目(2006BAD20B02 和 2006BAD26B07)资助。

** 通讯作者 E-mail: lyliu@bnu.edu.cn

收稿日期: 2010-08-02 接受日期: 2010-11-24

化、物质代谢以及生态适应性等(周海燕,2001;胡小文等,2004);(2)在野外或风洞实验中研究沙生植物个体形态及群落结构对近地面流场的影响和固阻沙作用(黄富祥等,2002)。近些年来,研究者对沙生植物的构型特征也进行了一定的研究和探讨,不同的构型特征其不仅可以反应不同植物在一定生长发育阶段的适应性,而且在不同生长阶段也影响植株的进一步生长发育(Borchert & Slade,1981;Boojh & Ramakrishnan,1982)。然而,构型特征不同抗风蚀的作用也不尽相同,这方面还缺乏量化研究和系统探讨。

本文在总结大量国内外相关文献的基础上,就当前沙生植物构型的研究进展进行系统介绍和评述,指出构型特征对沙生植物对风蚀地表土壤的防护效果的重要性,并对今后需要优先深入研究的重点问题进行了初步探讨,从而为完善沙生植物抗风蚀机理提供科学依据,并对沙化地区的植物选种提供理论基础。

1 沙生植物构型特征

1.1 枝系构型(branching architecture)

植物构型特征的概念于1978年由Halle等提出,用于表述植物体的不同组分,狭义上主要是指枝系构型。植物体枝系构型的空间位置基本上是由枝长、分枝角度和分枝率决定,植冠内不同的枝系特征以及枝上各构件单元的配置及其动态变化特征反映了植物种对空间、光等资源的利用,可以揭示不同植物在不同生长发育阶段的适应策略。一定植物构型模式必须同特定的生境条件及植株的发育阶段相联系。在这方面的研究主要集中在植物枝系形态学特征研究及分生组织动态关系的定量研究上,研究的植物种大多为热带或湿润地区的木本植物和草本植物(Sprugel *et al.*,1991;Ohsawa & Nitta *et al.*,1997;Nitta & Ohsawa *et al.*,1998;孙书存和陈灵芝,1999)。对于木本植物而言,分析主要以树冠和树干为基础,研究枝系的发育、形态、生长动态以及枝上其他构件的动态变化和相互关系等;而草本植物则主要以禾草等克隆植物为研究主体,探讨克隆分株在空间内的放置格局对不同生境的适应策略等。

而对于沙生植物的枝系构型来说,研究还处于起步阶段。已有的成果主要从构件水平上进行植物种群的定量研究及不同枝系构型对环境的适应对策研究。安尼瓦尔和尹林克(1997)对4种怪柳属植

物的生物量采用标准木收割法进行测定,并应用“相对生长法”建立了估测整株和各器官生物量的回归模型。苏金梅等(1997)对梭梭(*Haloxylon ammodendron*)人工林地上生物量进行了研究,选用地径、株高、冠幅面积,采用回归分析的方法建立起梭梭鲜重生物量预测模型。何明珠等(2005)对荒漠植物的枝系构型因素包括各级分枝角度、各级分枝长度、枝径比等16个指标,采用组内欧式距离法进行聚类,把荒漠植物依构型指标分为4个类型,不同的枝系构型类型反映了不同荒漠植物对于空间资源与环境的长期适应对策。何明珠等(2006)采用主成分分析(PCA)方法对50种典型荒漠植物的17个构型指标进行分析,对枝系构型因素进行PCA排序可将其划分为3类:第1类包括各级分枝长度;第2类包括逐步分枝率和分形维数;第3类包括各级分枝角度和枝径比等。通过第1和第2主成分分析体现了荒漠植物的2种不同的生态适应机制,即在分枝长度上和分形维数上,趋于增加和减小2种趋势,但在分枝角度方面,都有趋于增大的趋向。

当运动气流通过植被覆盖的下垫面时,真正形成挡风效应的主要来自于植被覆盖迎风方向的侧影面积(upwind projected area),因此,沙生植物迎风面的茎枝构型对于降低风速作用尤为重要。李建刚等(2008)通过对民勤主要治沙造林树种梭梭、柠条(*Caragana korshinskii*)、花棒(*Hedysarum scoparium*)和沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)4种沙生植物对沙生植物空间结构的防风作用进行了探讨:植株降低风速作用与枝条阻挡面宽度以及迎风面宽度有密切联系,且随着阻挡宽度和迎风面宽度的增大而增大,迎风面宽度与枝条阻挡面宽度呈正相关。

1.2 根系构型(root architecture)

根系构型的概念首先由Lynch(1995)提出。他将其定义为同一根系中不同类型的根(直根系)或不定根(须根系)在生长介质中的空间造型和分布,其包括平面几何构型和立体几何构型。平面几何构型指同一根系的各种根沿根轴二维平面上的分布,立体几何构型是指不同类型的根或不定根在介质中的三维空间分布。平面几何构型可由能直接测定的指标如根的数量、长度、表面积以及根毛的数量和长度等参数来描述;三维立体几何构型的参数有根生长角度、根半径、根表面积、根体积、根重、根冠比等(毛齐正,2008),但由于植物根系形态构型的复杂性及易变性,且埋藏在不透明介质中,难以进行实时

定位观察和测定,因此很难准确测定根系构型的各个参数。

根系构型的研究已成为诸多学科研究的热点问题,主要包括植物根系生长及对养分吸收利用等营养功能的研究(Doussan *et al.*, 1998; 严小龙等, 2000; Bidet *et al.*, 2000; Guerrero-Campo & Alastair, 2001; Snapp *et al.*, 2003; Roman-Aviles, 2004; Aloni *et al.*, 2006; Stephen *et al.*, 2006),不同根构型对各种土壤环境的适应性变化的定量研究(廖红等, 2001; 曹爱琴等, 2002; 王芳等, 2006; Takuo, 2007; 刘灵等, 2008),以及植物根系生长的三维可视化模拟研究(吴长高和罗锡文, 2000; 钟南等, 2005, 2008)。

关于沙生植物根构型的早期研究可以追溯到20世纪初,早期的研究主要通过根系的分布特征来反映。Cannon(1911)揭示了沙漠植物根系中直根和侧根的变异性。根系对风的适应性生长增强了树木对风的抵抗能力,生长在迎风坡和背风坡的植物,其根系形态分布存在差异(Nicoll & Ray, 1996)。不同生境下生长的沙生植物其分布特征亦不同。流动沙地和固定沙地中沙地柏(*Sabina vulgaris*)根系的深度格局相似,但与滩地的根系深度存在差别,滩地上沙地柏根系的分布相对较浅,流动沙地和固定沙地的根系分布相对较深(何维明, 2000)。分布于不同沙地生境中的黄柳(*Salix gordejvii*)种群,半固定沙丘上根系最发达(根系分布深,数量大),固定沙丘明显不及前者,而丘间低地的黄柳根系最不发达(任安芝等, 2001)。沙生植物细根生长动态同土壤含水量间存在很大的相关性。生长于沙化地区的柠条细根的生长动态表现为双峰型,含水量的升高导致根系的大量繁殖,而根系吸水及蒸发散又导致含水量的减少(张志山等, 2006a, 2006b)。陕北水蚀风蚀交错带沙地上的人工小叶杨(*Populus simonii*)和柠条随土层深度增加,细根表面积密度逐渐减小,小叶杨和柠条林地剖面土壤水分与细根垂直分布密切相关(成向荣等, 2008)。对于沙生植物根系构型,杨小林等(2008a, 2008b, 2009)采用挖掘法对塔克拉玛干沙漠常见的几种沙生植物根系的构型、拓扑结构特征及分形特征进行了研究,发现了几种植物根系结构的不同适应性,其表现为2种不同的根系分支模式。

综上所述,这些研究中所涉及的沙生植物种较少,只是针对某地区的适生植物进行研究。另外,研究者都是从沙生植物适生性的角度进行研究,植物

构型在防风固沙方面的作用还没有探讨,所以,今后沙生植物构型抗风蚀机理的研究十分必要。

2 构型指标的选取与统计

2.1 枝系构型指标

分枝格局是枝系构型分析中的一个主要内容,它最终决定了枝系的复杂化程度。分枝格局主要通过枝长、分枝角度和分枝率来描述,但仅以分枝格局来说明构型是不够的。研究人员将叶方位角、倾角、叶面积等指标作为辅助参数来更准确地描述枝系构型。本文在参考了已有研究中的参数,总结出常用的枝系构型指标,主要包括:植株迎风面宽度、基径(离地面高3 cm处)、高度、枝长(1级枝^①枝长、2级枝枝长)、分枝角度、枝的转向角、1级枝分枝数、1级枝茎粗(离主茎0.5 cm处)、1级枝(直接从主茎上分出枝)上叶数、1级枝上叶面积、2级分枝数、2级枝茎粗(离1级枝0.5 cm处)、2级枝(从1级枝上分出枝)上叶数、2级枝上叶面积、主茎上第1叶距地面高、主茎上第1枝距地面高、每一分枝的分枝位点,即分枝处距上1级分枝基部的距离、顶部枝条的叶倾角(与水平方向的夹角)、小枝倾角、整株叶面积、整株叶数、叶片去尾尖长和最宽处宽度、叶面积指数等。

枝系构型通常采用分枝率、枝径比和分枝分维数进行统计。

I. 枝径比(ratio of branch diameter, *RBD*):

$$RBD = D_{i+1}/D_i$$

式中: D_{i+1} 和 D_i 分别为第 $i+1$ 和第 i 级枝条的直径(cm)。

II. 分枝率

分枝率可表示枝条的分枝能力和在各枝间的数量配置状况,它采用Whitney(1976)提出并经Steingraeber和Waller(1986)修改的总体分枝率(overall bifurcation ratio, *OBR*)和逐步分枝率(stepwise bifurcation ratio, *SBR*)表示。

$$BOR = (N_T - N_S)/(N_T - N_1)$$

式中: $N_T = \sum N_i$,表示所有枝级中枝条总数; N_S 为最高级枝条数; N_1 为第1级的枝条数。

$$SBR_{i,i+1} = N_i/N_{i+1}$$

①本研究中植株的枝序按Strahler法(McMahon & Kronauer, 1976)确定,即在植冠层内,由外及内确定枝序,外层的第1小枝为第1级,2个第1级相遇为第2级,2个第2级相遇后则为第3级,依此类推,如有不同枝级相遇,相遇后则取较高的作为枝级。

式中: N_i 和 N_{i+1} 分别是第 i 和第 $i+1$ 级的枝条总数。

Ⅲ. 分枝分维数(DBA)

不同沙生植物各级分枝的数目(SB)与枝长(LB)、分形维数(D)之间的关系可按下式进行计算:

$$SB = C \times LB^D$$

式中, C 为比例系数(常量)。将上式变换得:

$$\ln SB = \ln C + D \ln LB$$

可见, SB 与 LB 在双对数坐标下存在一种线性关系, D 为该直线的斜率。因此,分形维数的求算方法是在双对数坐标下对 SB 和 LB 的一系列值进行线性回归,所得拟合直线的斜率(或其转换)即为分形维数值。

2.2 根系构型指标

根系分枝由连续的连接组成,连接分为内部连接和外部连接,2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。

植物根系的构型包括根系的空间分布和拓扑结构及各个级别根的长度、直径,是植物生长与分支的结果。对根系构型 Fitter(1987)提出根系分支具有2种极端的拓扑结构(图1),并用拓扑指数来反映不同植物根系的分支模式,进而分析根系构型特征。根系的构型指标主要包括:各级根系的直径和根长,根系分布深度,距离植株基部不同距离圆周内的根系生物量,各级根系的数量及内外连接的数量等。

根系构型指标的统计方法主要包括:

I. 根系分支率

总体分支率(OBR):根据 Strahler (Strahler, 1952; Berntson, 1995)分支等级计算每个等级(i)的数量 N_i ,分别以等级 i , $\lg N_i$ 为横坐标和纵坐标作图,回归直线的斜率的逆对数就是分支率。

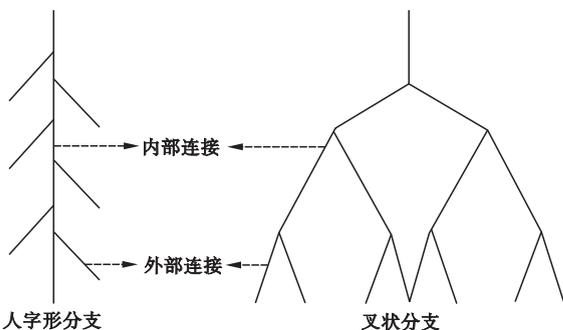


图1 根系拓扑结构示意图(杨小林等,2008)

Fig.1 Schematic view of topology of root system

逐步分支率(SBR):某一级根系分支与下一级根系的分支数之比。根据以下公式进行计算:

$$SBR_{i,i+1} = N_i / N_{i+1}$$

式中: N_i 和 N_{i+1} 分别为第 i 和第 $i+1$ 级的根系数量总数。

II. 根系的拓扑参数

根据 Fitter & Sticklabd(1991)提出的拓扑结构模型计算根系的拓扑指数(TI):

$$TI = \lg a / \lg m$$

式中, m 为所有外部连接根系的总数, a 为最长根系通道内部连接的总数。

III. 记盒维数(FD)

利用记盒维数的大小来表示根系分支状况。具体方法为:在精确绘制的根系分布图上绘制一个正方形,确保将整个分枝结构框在边框内。然后将正方形边长2等分,记录根系所截的格数,随后依此法划分,并记录每次划分后根系所截得格数。划分次数的确定是依据实际研究对象而定。随着正方形的边长 r 逐渐减小,根系所截的正方形数目 N_r 不断增大,得到不同 r 水平上相应 N_r 值后,分别以 $\lg r$ 、 $\lg N_r$ 为横坐标和纵坐标作图,所得拟合直线斜率的绝对值是分形维数 FD 的近似估计。

$$FD = -\lim_{r \rightarrow 0} \frac{\lg N_r}{\lg r}$$

3 研究展望

沙生植物构型特征的差异及其动态变化特征反映了植物对空间、光等资源的利用和适应策略。影响沙生植物形成不同构型特征的因素有很多,植物在长期的生长发育过程中,由于遗传结构的不同以及生境条件(地貌部位、光照、温度、水热状况、土壤养分等)的差异,它们在适应不同的生态环境条件下会产生趋同或趋异适应的特征,主要表现在外部形态上,呈现出不同的构型特征。沙生植物地上枝系通过3种方式阻止地表风蚀或风沙活动:①覆盖部分地表,使被覆盖部分免受风力作用;②分散地表以上一定高度内的风动量从而减弱到达地表的风动量;③拦截运动沙粒促其沉积。而地下根系通过直根和侧根固定其影响范围内的沙粒。因此,构型不同则造成沙生植物的抗风蚀作用也不同。

(1)沙生植物的构型不仅是其发育生长和适应的结果,而且一定生长阶段的植株构型也是影响其自身进一步发育、生长的一个限制条件。因此,沙生

植物的构型差异不仅影响其抗风蚀的效果,反过来,风力作为一个影响因素,风沙流作用于植物上也会对构型的形成发挥作用。在野外状况下研究,消除其他环境因素的影响是分析沙生植物构型对抗风蚀效果的关键。然而,目前还没有很好的方法。盆栽方法可以在一定程度上做到环境条件的相似,但还是有很大缺点,一方面是栽培时间需要很长时间,另一方面盆栽试验和野外情况存在很大差异,不能完全代表野外实际情况。所以,在今后的研究中,需找出一种更为优化的方法来解决这个问题。

(2)沙生植物构型的分类是研究其抗风蚀机理的基础。何明珠等(2005)对荒漠植物的枝系构型因素包括各级分枝角度、各级分枝长度、枝径比等指标进行统计,把荒漠植物依构型指标初步分为4个类型,但其未考虑环境条件差异对构型的影响。对于根系构型的类型,还没有研究者进行研究。因此,为了更为全面地描述构型特征,需要深入探讨沙生植物构型特征随自身的生长发育阶段、外部时间空间差异、气候特征、土壤地理差异等的变化规律,建立沙生植物构型指标体系,以便全面系统地对沙生植物进行分类。

(3)沙化地区虽然环境恶劣,生物多样性程度较低,但沙生植物种类也较多,因此不可能对每一种植物都进行研究,需进行筛选,选择有代表性的植物种进行分析。

(4)沙生植物构型抗风蚀机理的室内模拟。风洞作为风沙研究重要的实验手段发挥了非常重要的作用。因此,利用风洞模拟不同构型植物对流场的影响并与野外结果进行对比,显得十分必要。

参考文献

安尼瓦尔,尹林克. 1997. 柽柳属植物的生物量研究. 新疆环境保护, **19**(1): 46-50.

曹爱琴,廖红,严小龙. 2002. 低磷土壤条件下菜豆根构型的适应性变化与磷效率. 土壤学报, **39**(2): 276-282.

成向荣,黄明斌,邵明安. 2008. 沙地小叶杨和柠条细根分布与土壤水分消耗的关系. 中国水土保持科学, **6**(5): 77-83.

何明珠,王辉,张景光. 2005. 民勤荒漠植物枝系构型的分类研究. 西北植物学报, **25**(9): 1827-1832.

何明珠,张景光,王辉. 2006. 荒漠植物枝系构型影响因素分析. 中国沙漠, **26**(4): 625-630.

何维明. 2000. 不同生境中沙地柏根面积分布特征. 林业科学, **36**(5): 17-21.

胡小文,王彦荣,武艳培. 2004. 荒漠草原植物抗旱生理生

态学研究进展. 草业学报, **13**(3): 9-15.

黄富祥,王明星,王跃思. 2002. 植被覆盖对风蚀地表保护作用研究的某些新进展. 植物生态学报, **26**(5): 627-633.

李建刚,王继和,蒋志荣,等. 2008. 民勤县主要治沙造林树种空间结构及其防风作用. 水土保持研究, **15**(3): 121-124.

廖红,戈振扬,严小龙. 2001. 水磷耦合胁迫下植物磷吸收的理想根构型:模拟与应用. 科学通报, **46**(8): 641-646.

刘灵,廖红,王秀荣,等. 2008. 磷有效性对大豆菌根侵染的调控及其与根构型、磷效率的关系. 应用生态学报, **19**(3): 564-568.

毛齐正,杨喜田,苗蕾. 2008. 植物根系构型的生态功能及其影响因素. 河南科学, **26**(2): 172-176.

任安芝,高玉葆,王金龙. 2001. 不同沙地生境下黄柳(*Salix gordejvii*)的根系分布和冠层结构特征. 生态学报, **21**(3): 399-404.

孙书存,陈灵芝. 1999. 不同生境中辽东栎的构型差异. 生态学报, **19**(3): 359-364.

苏金梅,李钢铁,秦富仓,等. 1997. 梭梭人工林地上生物量预测研究. 内蒙古林业科技, (3): 9-11.

王芳,高甲荣,朱继鹏,等. 2006. 晋西黄土高原三种灌木的根构型研究. 干旱地区农业研究, **24**(5): 146-150.

吴长高,罗锡文. 2000. 计算机视觉技术在根系形态和构型分析中的应用. 农业机械学报, **31**(3): 63-66.

严小龙,廖红,戈振扬,等. 2000. 植物根构型特性与磷吸收效率. 植物学通报, **17**(6): 511-519.

杨小林,张希明,单立山. 2008a. 塔克拉玛干沙漠腹地塔克拉玛干柽柳根系构型研究. 干旱区研究, **25**(5): 659-667.

杨小林,张希明,李义玲,等. 2008b. 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. 植物生态学报, **32**(6): 1268-1276.

杨小林,张希明,李义玲,等. 2009. 塔克拉玛干沙漠腹地几种植物根系分形特征. 干旱区地理, **32**(2): 249-254.

张志山,樊恒文,赵金龙. 2006a. 沙漠人工植物群落的根系分布及动态. 中国沙漠, **26**(4): 637-643.

张志山,李新荣,张景光,等. 2006b. 用 Mimihizotrons 观测柠条根系生长动态. 植物生态学报, **30**(3): 457-464.

钟南,罗锡文,秦琴. 2008. 基于生长函数的大豆根系生长的三维可视化模拟. 农业工程学报, **24**(7): 151-154.

钟南,罗锡文,严小龙,等. 2005. 植物根系生长的三维可视化模拟. 华中农业大学学报, **24**(5): 516-518.

周海燕. 2001. 荒漠沙生植物生理生态学研究与发展. 植物学通报, **18**(6): 643-648.

Aloni R, Aloni E, Langhans M. 2006. Role of cytokinin and auxin in shaping root architecture: Regulating vascular differentiation, lateral root initiation, root apical dominance and root gravitropism. *Annals of Botany*, **97**: 883-893.

Barlow PW. 1989. Meristems, metamers and modules and the

- development of shoot and root systems. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **100**: 255–279.
- Bidel LPR, Riviere LM, Pelloux G, *et al.* 2000. MassFlow-Dyn. I. A carbon transport and partitioning model for root system architecture. *Annals of Botany*, **85**: 869–886.
- Boojh R, Ramakrishnan PS. 1982. Growth strategy of trees related to successional status. I. Architecture and extension growth. *Forest Ecology and Management*, **4**: 359–374.
- Berntson GM. 1995. The Characterization of topology: A comparison of four topological indices for rooted binary trees. *Journal of Theoretical Biology*, **177**: 271–281.
- Borchert R, Slade NA. 1981. Bifurcation ratios and the adaptive geometry of trees. *Botanical Gazette*, **142**: 394–401.
- Cannon WA. 1911. The Root habits of Desert Plants. Carnegie Institution of Washington.
- Doussan C, Vercambre G, Pagaos L. 1998. Modelling of the hydraulic architecture of root systems: An integrated approach to water absorption-distribution of axial and radial conductances in maize. *Annals of Botany*, **81**: 225–232.
- Dossan C, Pages L, Vercambre G. 1998. Modelling of the hydraulic architecture of root systems: An integrated approach to water absorption-Model description. *Annals of Botany*, **81**: 213–223.
- Fitter AH. 1987. An architectural approach to comparative ecology of plant root systems. *New Phytologist*, **106**: 61–77.
- Fitter AH, Sticklabd TR. 1991. Architectural analysis of plant root systems. II. Influence of nutrient supply on architectural contrasting plant species, *New Phytologist*, **118**: 383–389.
- Guerrero-Campo J, Alastair HF. 2001. Relationships between root characteristics and seed size in two contrasting floras. *Acta Oecologica*, **22**: 77–85.
- Halle F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978. Tropic Trees and Forestry, an Architecture Analysis. Berlin: Springer-Verlag.
- Harper JL. 1977. Population Biology of Plant. London: Academic Press.
- Lynch J. 1995. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiology*, **109**: 7–13.
- McMahon TA, Kronauer RE. 1976. Tree structures: Deducing the principle of mechanical design. *Journal of Theoretical Biology*, **59**: 443–466.
- Nicoll BC, Ray D. 1996. Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions. *Tree Physiology*, **16**: 891–898.
- Nitta I, Ohsawa M. 1998. Bud structure and shoot architecture of canopy and understorey evergreen trees at their northern limit in east Asia. *Annals of Botany*, **81**: 115–129.
- Ohsawa M, Nitta I. 1997. Patterning of subtropical/warm-temperature evergreen broad-leaved forests in esat Asian mountains with special reference to shoot phenology. *Tropics*, **6**: 317–334.
- Roman-Aviles B, Snapp SS, Kelly JD. 2004. Assessing root traits associated with root rot resistance in common bean. *Field Crops Research*, **86**: 147–156.
- Snapp S, Kirk W, Roman-Aviles B, *et al.* 2003. Root traits play a role in integrated management of Fusarium root rot in snap beans. *HortScience*, **38**: 187–191.
- Sprugel DG, Hinckley TM, Schaap W. 1991. The theory and practice of branch autonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **22**: 309–334.
- Steingraeber DA, Waller DM. 1986. Non-stationarity of tree branching patterns and bifurcation ratios. *Proceedings of Royal Society of London B*, **228**: 187–194.
- Stephen EB, Rojas-Piercea M, Yan XL, *et al.* 2006. Quantitative trait loci for root architecture traits correlated with phosphorus acquisition in common bean. *Crop Science*, **46**: 413–423.
- Strahler AN. 1952. Hypsometric (area altitude) analysis of erosional topology. *Geological Society of America Bulletin*, **63**: 1117–1142.
- Tokuo H. 2007. Heterogeneity of individual roots within the fine root architecture: Causal links between physiological and ecosystem functions. *Journal of Forest Research*, **12**: 126–133.
- van de Ven TAM, Fryrear DW, Spaan WP. 1989. Vegetation characteristics and soil loss by wind. *Journal of Soil and Water Conservation*, **44**: 347–349.
- White J. 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**: 109–145.
- Whitney GG. 1976. The bifurcation ratio as an indicator of adaptive strategy in woody plant species. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **103**: 67–72.
- Wolfe SA, Nickling WG. 1993. The protective role of sparse vegetation in wind erosion. *Progress in Physical Geography*, **17**: 50–68.

作者简介 屈志强,男,1982年生,博士研究生。主要从事风沙物理及植物防沙机理研究。E-mail: qzq@mail.bnu.edu.cn
责任编辑 王 伟
