

水分胁迫和复水对石灰岩地区柏木 幼苗根系生长的影响

刘锦春^{1,2,3}, 钟章成^{1,2,3,*}

(1. 西南大学 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715 ; 2. 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 重庆 400715 ;
3. 西南大学 生命科学学院, 重庆 400715)

摘要: 利用适生植物自身的抗旱能力来进行石灰岩地区植被的恢复和重建是石灰岩生态研究中的重要问题。为了解石灰岩山地适生物种柏木对水分胁迫的适应机制, 以柏木实生苗为材料, 通过盆栽水分受控实验, 研究了其根系生长特性及复水后的修复能力。结果表明: 在水分胁迫程度不大、历时不长的情况下, 水分胁迫有诱导根系下扎的趋势, 复水后, 根长在原有的基础上进一步伸长。随着胁迫的加剧和胁迫时间的延长, 柏木幼苗的根长、根平均直径、根表面积和根体积等根系大小参数均呈降低趋势, 以采取小根系来增强竞争力。复水后, 除重度干旱外, 其余处理组根系大小参数都能恢复到对照水平, 补偿作用与胁迫程度有关。一定程度的水分胁迫对柏木幼苗的茎叶生长没有产生影响, 而对根的抑制作用明显, 根冠比降低, 但胁迫程度加剧和历时延长后, 柏木幼苗的根冠比有增大的趋势。柏木幼苗在水分胁迫较轻时把较多的碳水化合物分配到茎叶中, 而胁迫严重时把较多的碳水化合物分配到根部。复水促进根、冠干物质的积累, 但不同的胁迫程度和胁迫时间促进作用不同。

关键词: 石灰岩; 水分胁迫; 复水, 柏木 (*Cupressus funebris* Endl.); 根系生长

文章编号: 1000-0933(2009)12-6439-07 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Influence of water stress and re-watering on the root growth of *Cupressus funebris* Endl. seedlings in the limestone area

LIU Jin-Chun^{1,2,3}, ZHONG Zhang-Cheng^{1,2,3,*}

1 Key Laboratory of Eco-environment in Three Gorges Reservoir Region (MOE), Southwest China University, Chongqing 400715, China

2 Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resource Research in Three Gorges Reservoir Region, Southwest China University, Chongqing 400715, China

3 School of Life Science, Southwest China University, Chongqing 400715, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(12): 6439 ~ 6445.

Abstract: The Karst landscape, one of the three vulnerable ecotones, is very widespread in the world, but especially in the large limestone region of southwest China. It often features water limitation to plants due to low water retention capacity and high exposure of rocks. Therefore, it is a very important issue to find some drought-resistant plants for vegetation restoration and reconstruction in the limestone area. In order to assess the suitability of trees in the limestone area, we studied the resistance of root growth characteristics of *Cupressus funebris* Endl. seedlings to water stress and their recovery after re-watering. Our controlled experiment included four water levels: control (CK), light water stress (LS), medium water stress (MS) and severe water stress (SS). The results are as follows: The length of *Cupressus funebris* Endl. seedlings had a trend of increase when the water stress was only moderate, and after re-watering, it increased more. However, with the aggravation of stress, the seedlings decreased the surface area, average diameter and volume of roots. After re-watering, all these indices could recover to the level of CK but they could not when suffering SS. Light water stress had no effect on the shoot growth, but obviously restrained the root growth, so that the root-to-shoot ratio of *Cupressus funebris* Endl. seedlings

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30370279); 西南大学博士基金资助项目(SWU109009)

收稿日期: 2009-01-15; 修订日期: 2009-05-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zzhong@swu.edu.cn

showed a trend of decrease at the beginning of stress, but a trend of increase at the end. *Cupressus funebris* Endl. seedlings had a strategy of allocating more carbohydrate to stems and leaves under light stress while allocating more carbohydrate to roots under severe stress. Re-watering promoted the increase of shoot and root biomass, nevertheless, different extents and periods of stress had different influences on the growth of shoot and root.

Key Words: calcareous region; *Cupressus funebris* Endl.; water stress; re-watering root growth

石灰岩地区土层浅薄,岩石裸露,地表蒸发强烈,降雨时地表水常沿溶蚀裂隙、落水洞等很快向地下漏失,只有少量的水保存在土壤表层岩隙,常出现“岩溶干旱”现象,但降水时干旱又得到缓解。因此,石灰岩地区土壤经常出现干湿交替的特性。在此生境下,植物通过长期进化产生了一系列的适应性机制,补偿或部分补偿了水分逆境对植物代谢功能以至生长发育造成的不利影响,维持了物种的繁衍和生产力的相对稳定,此即植物抗旱性的“补偿效应”^[1,2]。有研究认为,干旱缺水对植物的影响有一个从“适应”到“伤害”的过程,不超过适应范围的缺水,往往在复水后可产生生理上和产量形成上的“补偿效应”,在节约大量用水的同时,可获得较高产量^[1]。

由于陆生植物根系感知土壤水分变化的第一性,决定了首先研究根系响应土壤干湿交替变化并产生功能补偿效应的迫切性^[3]。有研究者对水稻的根系在干旱和复水情况下的生长情况做了研究,认为干旱胁迫诱导根系变长,以利于吸收到更深层土壤的水分满足作物生长要求,胁迫越重根系越长,复水后根系在原有基础上进一步生长延伸,根长远大于对照,为补偿生长提供了可能,增加了耐旱性;同时,干旱胁迫加剧了对根重的影响,胁迫越重抑制作用越强,复水使得根重大大增加^[4]。而干旱和复水对于根冠比的影响,不同的研究者也得出不同的结论。郝树荣^[4]认为干旱胁迫抑制水稻根、冠的生长,胁迫使根冠比降低,且胁迫越重根冠比越小,复水根冠比有增加的趋势。但孙志虎等^[5]则认为,水分胁迫条件下,苗木均将较多生物量分配于根,根冠比升高。苗木较多生物量分配于根,有助于满足植株对水分的需求,维持水分平衡。可见,对于干旱和复水条件下植物根系的适应特性存在着差异。

柏木为石灰岩土壤上的适生树种,耐干旱瘠薄。十余年来,我国许多地区都进行了大面积的引种造林,尤其在西南石灰岩地区,取得很好的效果^[6]。研究表明不同龄级的柏木幼苗的碳同化对水分胁迫有着不同的响应^[7]。但柏木幼苗的根系对干旱-复水变化环境是否同样存在一定的适应性及其存在怎样的适应特征,却没有文献报道。为此,通过对干旱和复水后柏木幼苗的根系生长状况的变化情况的研究,进一步阐明柏木幼苗对石灰岩地区干湿交替的土壤环境的适应性,为石灰岩地区的植被恢复提供理论参考。

1 材料与方法

实验材料选自重庆北碚桐子林乡石灰岩山地柏木(*C. funebris*)1年生实生苗。供试土壤为该山地的黄色石灰土,土壤的基本理化性状为:pH 7.66,有机质为20.190g·kg⁻¹,全氮为0.812g·kg⁻¹,全磷为0.454g·kg⁻¹,全钾为12.130g·kg⁻¹,碱解氮为66.052mg·kg⁻¹,有效磷为3.914mg·kg⁻¹,速效钾为72.765mg·kg⁻¹,测得田间持水量为34.6%。

2005年10月,选取苗高35cm左右的1年生实生苗35株栽植在内径28cm,高23cm塑料花盆里,2006年2月移进塑料雨棚,适应生长半年后,于10月12日进行水分处理。实验分为对照CK(田间持水量的75%~80%)、轻度干旱LS(田间持水量的50%~55%)、中度干旱MS(田间持水量的35%~40%)和重度干旱SS(田间持水量的25%~30%)4水平,同时设定了相应的平行组。胁迫历时共6周,每2周进行1次复水处理,复水后的第3天对干旱组和复水组进行取样测定。其中干旱组的对照也作为干旱平行组的对照,实验共计21个处理,每个处理5盆。土壤含水量用称重法进行控制,即在对苗木停止浇水后的第2天起,每天16:00用管型取样器取苗木盆中的土壤测定含水量变化情况,以确定停水后各处理达到试验设计要求的土壤含水量。取样时尽量靠近盆的中央区,每盆取样3个,测定土壤含水量并取其平均值,当土壤含水量达到设定值时,用

天平称重量 (W_{tc}), 之后每天 16:00 称量盆、苗木及土壤总重量 (W_{tt}), 由于苗木蒸腾、蒸发及土壤蒸发, 使土壤含水量降低, 因此每天需对供试苗木盆中补充水分, 补充水分量 (W_{tm}) 由下式决定: $W_{tm} = W_{tc} - W_{tt}$, 如果 $W_{tc} = W_{tt}$, 则不必补水。

根系指标参照 Green^[8] 等的方法测定: 将植株连同花盆浸入水中, 小心冲掉土壤, 获取完整根系, 截取最长的 5 个侧根分别放入根系盘内, 通过数字化扫描仪 (STD1600Ep som USA) 将完整的根系图像存入计算机, 用 Win-Rhizo (Version 410B) 根系分析系统软件 (Regent Instrument Inc, Canada) 对根系总表面积、根总长、根系平均直径等进行定量分析, 5 个侧根的平均值作为该植株的根系特征; 扫描后的侧根与剩余根系全部于 80 °C 烘干称其总根重; 地上部分收获后 80 °C 烘干计算地上部分生物量。

数据分析采用单因素方差分析 (One-Way ANOVA) 和 Duncan 多重比较 (SPSS 11.0)

2 结果

2.1 水分胁迫及复水对柏木幼苗根系形态的影响

水分胁迫及复水对柏木幼苗的根系长度产生的影响如图 1 所示。在胁迫 4 周的中度干旱以前, 水分胁迫有诱导根系下扎的趋势, 但影响并不显著, 复水后, 根长在原有的基础上进一步深扎, 大于对照水平。而胁迫 4 周的中度干旱、重度干旱和胁迫 6 周后的所有处理组的根长生长都受到了影响, 呈显著下降趋势, 复水后, 胁迫 4 周的中度干旱和胁迫 6 周的中度干旱能恢复到对照水平, 而重度干旱不能得到恢复。

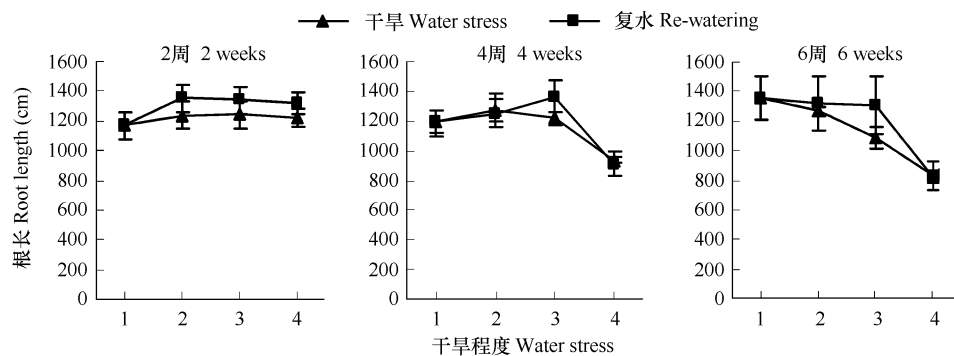


图 1 水分胁迫及复水对柏木幼苗根长的影响 (平均值 ± 标准误)

Fig. 1 Effects of water stress and re-watering on root length of *C. funebris* seedlings ($M \pm SE$)

1: 对照 Control, 2: 轻度干旱 Light water stress, 3: 中度干旱 Represent medium water stress, 4: 重度干旱 Represent severe water stress, 下同 the same below

根系表面积在胁迫 2 周时受到的影响不大, 而随着胁迫历时的延长, 呈现显著降低的趋势。复水后, 在重度干旱以前, 根系表面积能够恢复到对照水平, 而重度干旱下却不能得到恢复 (图 2)。

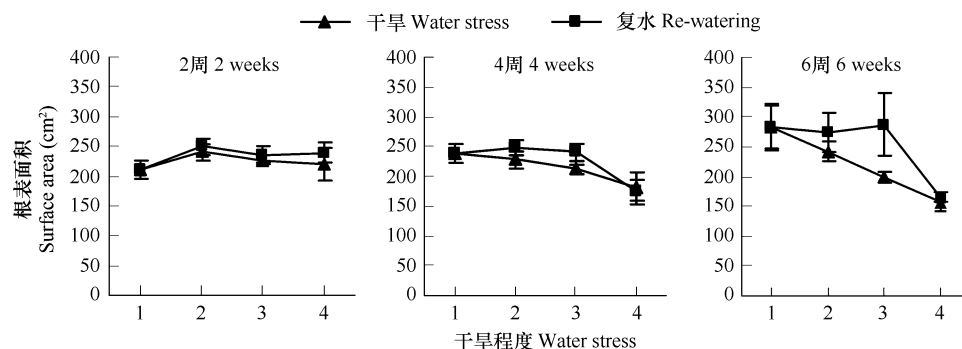


图 2 水分胁迫对柏木幼苗根表面积的影响 (平均值 ± 标准误)

Fig. 2 Effects of water stress and re-watering on root surface area of *C. funebris* seedlings ($M \pm SE$)

根系平均直径在胁迫4周以前,并没受到水分胁迫的影响,而胁迫6周以后,根系平均直径从中度胁迫开始显著下降。复水后,重度胁迫以前的处理组都能恢复到对照水平,而重度胁迫不能恢复到对照水平(图3)。

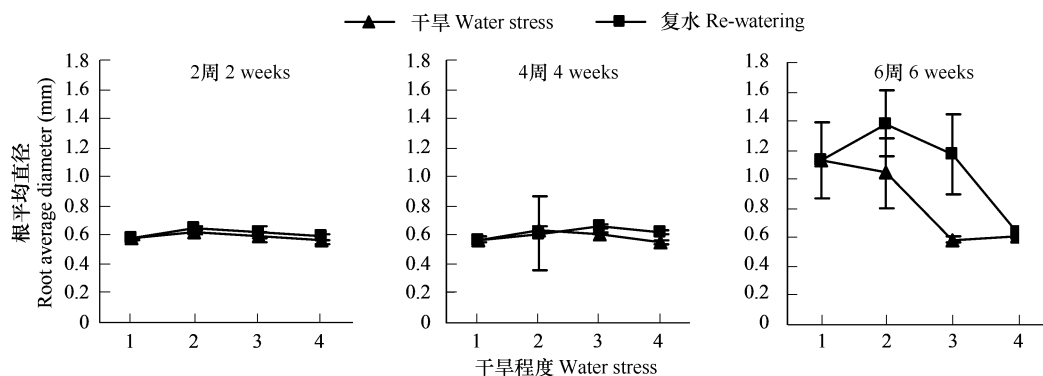


图3 水分胁迫及复水对柏木幼苗根平均直径的影响(平均值 $\pm$ 标准误)

Fig. 3 Effects of water stress and re-watering on root average diameter of *C. funebris* seedlings ($M \pm SE$)

根系体积在胁迫2周时,轻度胁迫与对照相比有显著的增加,但随之就呈现降低的趋势。同样地,复水后,重度胁迫不能恢复到对照水平,而其他处理组都恢复到甚至超过对照水平(图4)。

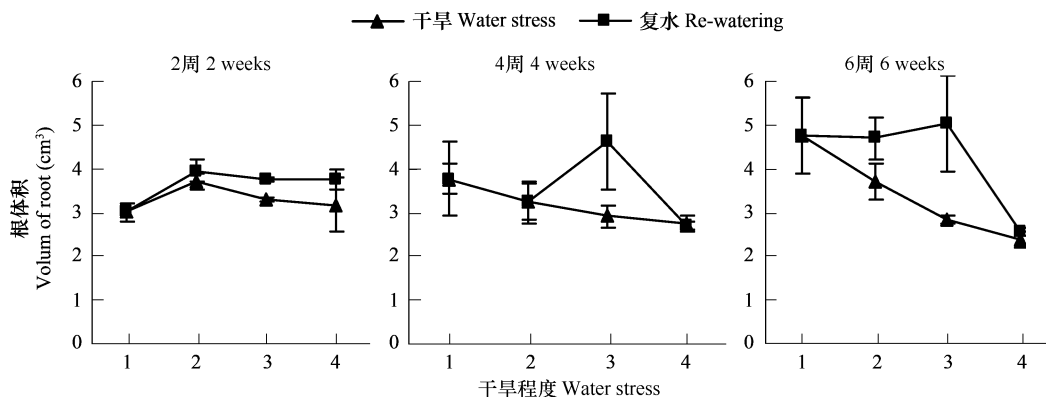


图4 水分胁迫及复水对柏木幼苗根体积的影响(平均值 $\pm$ 标准误)

Fig. 4 Effects of water stress and re-watering on volum of root of *C. funebris* seedlings ($M \pm SE$)

2.2 水分胁迫及复水对柏木幼苗根冠生长的影响

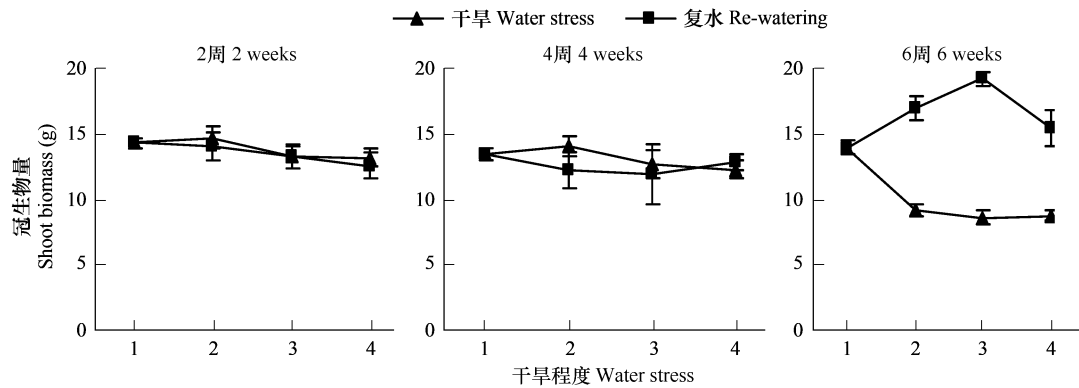
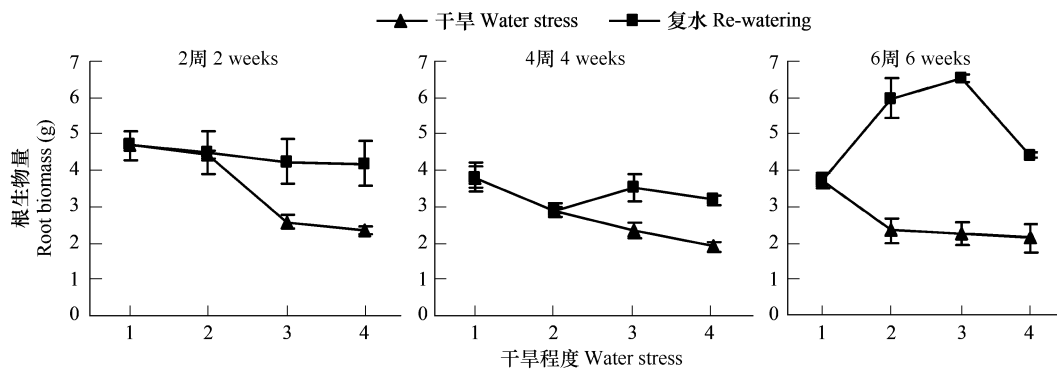
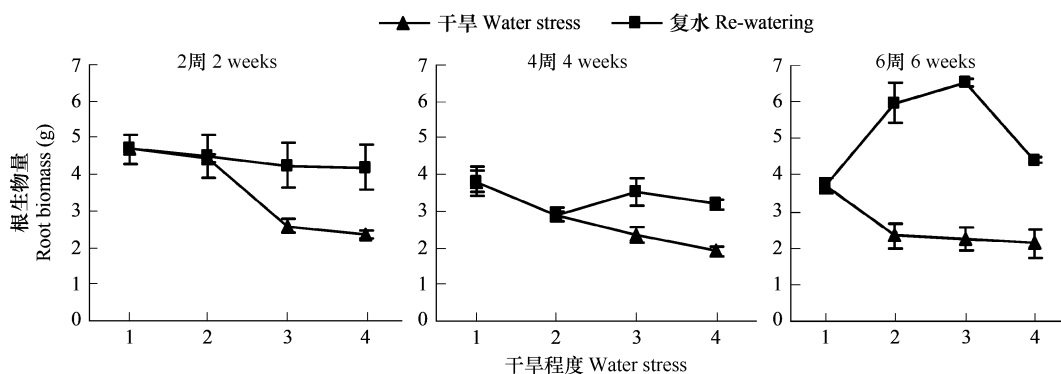
柏木幼苗的冠生物量随着水分胁迫的加剧呈降低趋势,但在胁迫4周以前,各处理间差异并不显著,胁迫6周以后,各处理组均极显著低于对照。复水后,胁迫6周后的冠生物量出现超补偿生长,显著高于对照水平(图5)。

根生物量均随着水分胁迫程度的加剧和胁迫历时的延长呈降低趋势。复水后,各处理组均恢复到对照水平,在胁迫6周后的复水处理甚至出现了超补偿性生长,远高于对照水平(图6)。

而对于根冠比,在处理的各个水平和处理时期都呈现下降的趋势,在胁迫4周以前,处理间有着不同的差异水平,但在胁迫6周后,各处理间的差异并不存在了。复水后根冠比都回升到对照水平,而胁迫6周后,轻度干旱和中度干旱复水后根冠比也出现了超补偿性生长,显著高于对照水平(图7)。

3 讨论

植物根系生长发育动态及形态特征是其生物学特征与环境因素共同作用的结果^[9],其分布对策对干旱、半干旱地区植物生长、存活、繁殖等极为重要^[10]。根系深度反映了植物对干旱环境的响应^[11],随土壤水分的降低,植物可以通过增大根系深度来补偿土壤水分的降低,从而适应缺水环境。朱守谦^[12]对石灰岩地区森林

图5 水分胁迫及复水对柏木幼苗冠生物量的影响(平均值 $\pm$ 标准误)Fig. 5 Effects of water stress and re-watering on shoot biomass of *C. funebris* seedlings ($M \pm SE$)图6 水分胁迫及复水对柏木幼苗根生物量的影响(平均值 $\pm$ 标准误)Fig. 6 Effects of water stress and re-watering on root biomass of *C. funebris* seedlings ($M \pm SE$)图7 水分胁迫及复水对柏木幼苗根冠比的影响(平均值 $\pm$ 标准误)Fig. 7 Effects of water stress and re-watering on R. S. ratio of *C. funebris* seedlings ($M \pm SE$)

树种根系对水分胁迫的适应策略进行了研究,也认为岩石裂隙中常有较稳定的水分养分供应源(虽然其量不大但持续),这种选择压力使多数喀斯特树种具有发达、穿透能力较强的根系。柏木幼苗在胁迫历时较短的情况下(4周以前)也能通过增大根系深度来增加自身对干旱的抵抗能力,且复水后,根系会在原来的基础上进一步伸长,这对柏木幼苗的补偿生长无疑是有益的。但是根系的大小与植株生活力的大小密切相关^[13],一个较大的根系虽然使得植株能够占有更大的地下空间,从而为植株提供更多的水分与营养物质^[14],然而,大的根系意味着植株将大量的资源分配至根系中,这又会造成植株体各构件间竞争增强进而影响植株总的物质

吸收^[15]。小根系结构和呼吸作用的维持则只需较少的 C 资源的投入,因而形态可塑性强,可以在贫瘠的土壤中迅速占领水分与营养物质充足的斑块,因此在贫瘠的环境中具有很强的竞争力^[16,17]。柏木幼苗在胁迫 6 周后,根长、根平均直径、根表面积和根体积等根系大小参数均呈降低趋势,说明柏木幼苗在遭受严重的、长期的胁迫时会转换策略,采取小根系来增强竞争力。复水后,除重度干旱外,其余处理组都能恢复到对照水平,说明补偿作用与胁迫程度有关,胁迫超出了物种所能忍受的范围,也就失去了补偿作用。

根与冠的大小和功能是平衡的,但环境改变时平衡即被打破^[18],胁迫条件下,植物生物量分配的改变有助于其适应环境的变化。一般认为,水分胁迫使根冠比增大。Roden 和 Bail^[19]指出降低的土壤湿度会转变植物体内碳分配的格局,使更多的碳流向地下的根部,即非光合组织中碳库,降低碳水化合物在叶片中的积累。这也许是植物对干旱的一种生存对策,因为更多的生物量分配到根部中可能增加了植物对土壤水的获取量^[20]。在本研究中,一定程度的水分胁迫下柏木幼苗的茎叶生长没有受到影响,而根的生长受到明显抑制,造成幼苗的根冠比呈降低的趋势。这与吕军^[21]和郝树荣^[4]的研究结果一致。可以分析认为,在一定程度的水分胁迫下,水分对柏木幼苗的生长并没产生限制性的影响,柏木幼苗把更多的碳水化合物分配到茎叶而不是根中,使植株能更好地进行光合作用,增强竞争力。而在更长更严重的水分胁迫下,水分对幼苗的茎叶和根都产生了严重的抑制作用,这时幼苗的根冠比有增大的趋势。根冠比的增加也就意味着土壤干旱使更多的碳水化合物分配到根部,来抵抗干旱。生物量分配上的变化表明碳水化合物的分配对于物种在不良条件环境下的再生是一个很重要的适应,反映了植物对严重干旱的反应是牺牲地上部分,而使生物量向根部分配^[22]。复水促进根、冠干物质的积累,在胁迫程度不大,胁迫时间不长的情况下出现了超补偿生长,并且根干物质的积累大于冠,导致根冠比有增加的趋势,而胁迫程度增大,胁迫历时增长后根冠比出现了降低趋势。水分胁迫强度和胁迫时间导致对根冠的促进作用不同,可能与植物的生态适应性有关^[18],这还需要进一步研究。

References:

- [1] Shan L. Developmental tendency of dry land farming technologies. *Agricultural Sciences in China*, 2002, 1: 934–944.
- [2] Shan L, Deng X P, Sun P, Zhang S Q, Huang Z B, Zhang Z B. Exploitation of Crop Drought Resistance and Water-saving Potentials-Adaptability of the crops to the low and variable water conditions Review of China Agricultural Science and Technology, 2000, 2(2): 66–70.
- [3] Liang A H, Ma F Y, Liang Z S, Mu Z X. Studies on the physiological mechanism of functional compensation effect in maize root system induced by re-watering after draught stress. *Journal of Northwest A & F University (Nat Sci Ed)*, 2008, 36(4): 58–64.
- [4] Hao S R, Guo X P, Wang W M, Zhang L J, Wang Q, Wang Q M, Liu Z P. Effects of water stress in tillering stage and rewatering on rice root growth. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2007, 25(1): 149–152.
- [5] Sun Z H, Wang Q C. Effects of soil moisture on gas exchange and biomass allocation of three broad-leaved species seedlings. *Chin J Appl Environ Biol*, 2004, 10(1): 007–011.
- [6] Chen B T, Deng L L, Wu Z X. Report on trial planting of Cupressaceae in Guizhou Province. *Guizhou Forestry and Technology*, 1996, 24(3): 39–44.
- [7] Liu J C, Zhong Z C, He Y J. Influence of Drought Stress on the Gas Exchange of *Cupressus funebris* Endl. Seedlings of Different Ages in the Limestone Area of Chongqing. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(9): 3601–3608.
- [8] Green J J, Baddeley J A, Cortina J, Watson C A. Root development in the Mediterranean shrub *Pistacia lentiscus* as affected by nursery treatments. *Journal of Arid Environments*, 2005, 61, 1–12.
- [9] Zhang N, Liang Y M. Effect of arid climate on underground growth of *Bothriochloa ischaemum* community. *Chin J Appl Ecol*, 2002, 13(7): 827–832.
- [10] He W M. Distribution characteristics of root area of *Sabina Vulgaris* under different habitats. *Scientia Silvae Sin*, 2000, 36(5): 17–21.
- [11] Schuulze E D, Mconey H A, Sala D E. Rooting depth, water availability, and vegetation cover along gradient in Patagopia. *Oecology*, 1996, 108: 503–511.
- [12] Zhu S Q. Ecological research on karst forest (II). Guiyang: Guizhou Technological Press, 1997.
- [13] Bernston G M, Wayne P M. Characterizing the size dependence of resource acquisition within crowded plant populations. *Ecology*, 2000, 81, 1072–1085.
- [14] McConnaughay K D M, Bazzaz F A. Is physical space a soil resource. *Ecology*, 1991, 72, 94–103.

- [15] Kramer P J, Boyer J S. Water Relations of Plants and Soils. Academic Press, San Diego, 1995.
- [16] Berntson G M. Modelling root architecture: Are there tradeoffs between efficiency and potential of resource acquisition? New Phytologist, 1993, 127, 483—493.
- [17] Jackson R B, Caldwell M M. The timing and degree of root proliferation in fertile-soil microsites for three cold-desert perennials. Oecologia, 1989, 81, 149—153.
- [18] Guo X P, Kang S Z, Suo L S. Effects of Regulated Deficit Irrigation on Root Growth in *Maize*. Irrigation and Drainage, 2001, 20 (1): 25—27.
- [19] Roden J S, Ball M C. The effect of elevated CO₂ on growth and photosynthesis of two Eucalyptus species exposed to high temperatures and water deficits. Plant Physiol, 1996, 1 (11): 909—919.
- [20] Lareher W. Physiological Plant Ecology, third edition. Aufl. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1995. 255.
- [21] Research on coupling model of soil water balance and crop grow danamic. Life science research. Zhejiang: Zhejiang Agricultural University publisher, 1996. 47—56
- [22] Fort C, Fauveau M L, Muller F, Label P, Granier A, Dreyer E. Stomatal conductance, growth and root signaling in young oak seedlings subjected to partial soil drying. Tree Physiology, 1997, 17: 281—289.

参考文献:

- [2] 山仑, 邓西平, 苏佩, 张岁歧, 黄占斌, 张正斌. 挖掘作物抗旱节水潜力——作物对多变低水环境的适应与调节. 中国农业科技导报, 2000, 2(2): 66~70.
- [3] 梁爱华, 马富裕, 梁宗锁, 慕自新. 旱后复水激发玉米根系功能补偿效应的生理学机制研究. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2008, 36(4): 58~64.
- [4] 郝树荣, 郭相平, 王为木, 张烈君, 王琴, 王青梅, 刘展鹏. 水稻分蘖期水分胁迫及复水对根系生长的影响. 干旱地区农业研究, 2007, 25(1): 149~152.
- [5] 孙志虎, 王庆成. 土壤含水量对三种阔叶树苗气体交换及生物量分配的影响. 应用与环境生物学报, 2004, 10(1): 007~011.
- [6] 陈波涛, 邓龙玲, 吴智秀. 贵州省柏木引种栽培调查报告. 贵州林业科技, 1996, 24(3): 39~44.
- [7] 刘锦春, 钟章成, 何跃军. 水分胁迫对重庆石灰岩地区不同龄级柏木幼苗气体交换的影响. 生态学报, 2007, 27(9): 3601~3608.
- [9] 张娜, 梁一民. 干旱气候对白羊草群落地下部生长影响的初步观察. 应用生态学报, 2002, 13(7): 827~832.
- [10] 何维明. 不同生境中沙地柏根面积分布特征. 林业科学, 2000, 36(5): 17~21.
- [12] 朱守谦. 喀斯特森林生态学研究(II). 贵阳: 贵州科技出版社, 1997.
- [18] 郭相平, 康绍忠, 索丽生. 苗期调亏处理对玉米根系生长影响的试验研究. 灌溉排水, 2001, 20(1): 25~27.
- [21] 吕军. 土壤水分平衡与作物生长动态耦合模型研究. 生命科学研究. 浙江: 浙江农业大学出版社, 1996. 47~56.