

DOI: 10.5846/stxb201309162281

于明茜, 方向文, 姚广前, 赵伟男, 毕敏慧. 榆中北山弃耕地五种不同演替阶段的植物种子根特征比较. 生态学报, 2015, 35(10): 3252-3257.

Yu M X, Fang X W, Yao G Q, Zhao W N, Bi M H. The comparison of seminal root traits of five successional species in abandoned arable land in northern mountainous regions of Yuzhong County. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(10): 3252-3257.

榆中北山弃耕地五种不同演替阶段的植物种子根特征比较

于明茜, 方向文*, 姚广前, 赵伟男, 毕敏慧

兰州大学, 生命科学学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000

摘要:用凝胶根系观测装置对榆中北山弃耕地演替前期的黄花蒿, 中期的阿尔泰狗娃花、冷蒿、赖草和后期的短花针茅的种子根生长进行了为期 2 周的观测, 比较了种间种子根特征以及种子根特征与千粒重之间的关系。结果表明演替前期的黄花蒿萌发起始时间为 6 d, 中期的阿尔泰狗娃花、冷蒿、赖草为 6—9 d, 后期的短花针茅为 14 d。演替前期的黄花蒿主根较短, 但侧根数较多, 侧根较长, 侧根生长速率较高, 侧根总长与主根长比率较大, 主侧根夹角较大; 演替后期的短花针茅主根较长, 但侧根数少, 侧根短, 侧根生长速率小, 侧根总长与主根长比率低, 主侧根夹角小; 演替中期的阿尔泰狗娃花、冷蒿、赖草的上述各指标值介于黄花蒿和短花针茅之间。主根长、侧根数、侧根总长、主侧根夹角与植物种子千粒重之间不存在相关关系。结果表明从演替前期到演替后期, 植物种子根投入向增加主根生长, 减少侧根生长的方向演变, 这是不同演替阶段的植物对演替过程中土壤逐渐旱化长期适应的结果。

关键词:种子根; 长度; 生长速率; 侧根数; 主侧根夹角

The comparison of seminal root traits of five successional species in abandoned arable land in northern mountainous regions of Yuzhong County

YU Mingxi, FANG Xiangwen*, YAO Guangqian, ZHAO Weinan, BI Minhui

State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, Institute of Arid Agroecology, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract: Soil water content decrease gradually from early-successional habitats to late-successional habitats in abandoned arable land in northern mountainous region of Yuzhong County. Accordingly, late-successional species have stronger ability to resist drought stress than early-successional species. Root traits are associated with plant drought resistance, and therefore, it is proposed that root traits between early-successional species and late-successional species should differ significantly. However, relatively little effort has been focused on the investigation of root traits among successional species. The object of this study is to use simple gel chamber to compare seminal root traits in early-successional species, *Artemisia annua*, middle-successional species, *Heteropappus altaicus*, *Artemisia frigida*, and *Leymus secalinus*, and late-successional species, *Stipa Breviflora*. Seeds germinated on the surface of gel in petri dishes, oriented vertically so that the radicles faced downwards, at 16 °C/8 °C day /night. After germination, seeds were transferred to the gel chambers, maintaining the same orientation as during germination, and allowed seminal root to grow at temperature mentioned above. Measured parameters included main root length, main root elongation rate, lateral root number, lateral root length, lateral root elongation rate, the ratio of lateral root length to main root length, angular between main and lateral roots and thousand-seed weight. The

基金项目:教育部新世纪优秀人才支持计划(NCET-11-0207); 国家自然科学基金(31070354, 31370423); 兰州大学中央高校基本科研业务费专项资金资助(860995)

收稿日期: 2013-09-16; 网络出版日期: 2014-08-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fangxw@lzu.edu.cn

results showed that germination time for early-successional species was about 6 days, for middle-successional species ranged from 6 days to 9 days, and for late-successional species was about 14 days. After 2-week growth, early-successional specie, *A. annua*, had short main root, an increase in lateral root number, lateral root length and lateral root elongation rate, an increase in the ratio of lateral root length to main root length, and high angular between main and lateral roots. By contrast, late-successional species, *S. Breviflora*, had an increase in main root length, a decrease in lateral root number, lateral root length and lateral root elongation rate, a decrease in the ratio of lateral root length to main root elongation, and low angular between main and lateral root. The values of these traits of middle-successional species, *H. altaicus*, *A. frigida*, and *L. secalinus*, were between those of early-successional species and late-successional species. Thousand-seed weight had no relationship with main root length, lateral root number, total lateral root length and angular between main and lateral roots, showing seminal root traits did not dependent on seed mass. The results indicate that the transition from early- to late-successional species reflects that the priority of resource allocation in root growth shifts from enhancing of absorption of resources by lateral root in early-successional species to counteracting to dry soil in the late-successional species.

Key Words: seminal root; root length; root elongation rate; lateral root number; angular between lateral and main roots

植被覆盖低,水土流失严重,生态脆弱是长期制约黄土高原农牧业发展的关键因素^[1]。退耕还草和增加植被覆盖度成为该地区生态环境建设和持续发展的主要战略措施^[2]。已有研究表明,耕地弃耕后植被盖度会增加迅速,并从演替初期向顶级群落逐渐演变,相应土壤结构、有机质、氮和 pH 值等土壤质量指标都随着植被的演替而改善,但土壤内水分含量随弃耕年限的增加而逐渐降低,深层土壤干燥化,如弃耕 2 年生草地 0—2 m 土壤水分含量为 8.9%、7a 为 7.3%、11a 为 6.9%、20a 为 6.8%、43a 为 6.1%,天然草地为 5.7%^[3],认为随演替的进行,植物受到的干旱胁迫逐渐加剧,物种干旱适应能力增强。根系是植物吸收水分的主要器官,与干旱适应能力密切相关,其形态和分布直接反映了植物对立地的适应和水分利用状况^[4],因此推测不同演替阶段的物种其根系特征存在差异。

甘肃榆中北山是典型半干旱黄土高原区,已有研究结果表明弃耕地次生演替中演替前期的优势物种为一、二年生草本黄花蒿(*Artemisia annua*),中期的优势物种为阿尔泰狗娃花(简称狗娃花,*Heteropappus altaicus*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)、赖草(*Leymus secalinus*),后期的优势物种为短花针茅(*Stipa Breviflora*)^[3,5]。本文以上述 5 种植物种子为材料,利用 Bengough 等^[6]设计的凝胶根系观测装置,在人工可控的环境下,对种子根生长进行跟踪测定,比较不同演替阶段的植物种子根形态建成特征和分布,以揭示植物对土壤水分的适应特征。

1 实验方法

1.1 实验材料

对榆中北山兰州大学黄土高原生态实验站不同年限弃耕地演替的研究表明,弃耕后一年生和一、二年生草本如黄花蒿、狗尾草等迅速建植;经 7a 演替后,这些植物被具有竞争优势的赖草、狗娃花等取代;20a 后,冷蒿发展成为弃耕地中的优势种之一,大量新的物种相继出现,物种丰富度显著增加,多达 26 种;43a 后,弃耕地形成以短花针茅为优势种的草地^[3,5]。本文以演替前期的菊科植物黄花蒿,演替中期的菊科植物狗娃花、冷蒿、禾本科植物赖草,演替后期的禾本科植物短花针茅为材料。2011 年秋季在不同年限的弃耕地中采收成熟的种子,之后风干低温保存。

1.2 种子处理和培养

研究表明,植物种子根在 Bengough 等设计的凝胶根系观察装置中的生长特征与在土壤中的生长特征非常相似^[6],因此,本实验采用该装置对植物种子根生长进行观测。将凝胶溶于超纯水中,每升 20 g,116 °C 高压灭菌 30 min,冷却到 50—70 °C 左右时分装到该凝胶根系观察装置的前板和后板上,凝胶厚度 2 mm 左右。

待凝胶冷却后,前板和后板竖立对接,前后凝胶间的间隙 1—2 mm,以便空气流通,供给植物根系生长所需的氧气。

每种植物选取籽粒饱满的种子 100 粒称重,计算千粒重(g),6 次重复。之后每种植物选取 30 粒种子,自来水冲洗数遍,75%乙醇处理 30 s,蒸馏水洗 2 遍,放入超净工作台,用 0.1%升汞处理 30 min,无菌水清洗 5 遍,用灭菌过的滤纸吸去种子表面水分,预接到培养皿中的凝胶上;每种植物一个培养皿,在 18 °C/8 °C 昼夜变温,400 lx 光照强度下保湿培养。待种子萌动,挑选同一植物发芽一致的种子 7 粒,分接到凝胶根系观察装置上,保持种子胚根朝下。种子距根系观测装置顶部 4 cm,距底部 26 cm,每个根系观测装置 1 粒种子,7 个重复,5 个种,总计 35 观测样本。分接根系观测装置种子在 18 °C/8 °C 变温下培养(该温度近似于植物春季自然条件下的萌发和生长温度)。

1.3 实验记录和数据统计

种子预接到培养皿中的凝胶上后每天观察,记录植物种子萌发所需天数;萌发的种子接到凝胶根系观察装置后,每天 18:00 于弱光下在凝胶根系观察装置透明一侧用不同颜色记号笔对根系生长进行间隔跟踪绘制,对日期进行标记,持续 2 周。

实验结束时用扫描仪将记号笔跟踪的植物种子根生长分布图进行扫描,AutoCAD 软件分析,获得主根长度、各级侧根长度、侧根和主根夹角等数据;统计侧根数,各级侧根生长天数,计算主根、侧根生长速率。

1.4 数据分析

SPSS15.0 软件进行 ANOVA 统计分析,千粒重和种子根特征数据回归分析, Sigmaplot 10.0 作图。

2 结果

2.1 不同演替阶段的植物种子起始萌发天数

弃耕地不同演替阶段的植物种子起始萌发天数差异显著。演替前期的黄花蒿所需时间为 6 d,演替中期的狗娃花、冷蒿、赖草所需天数为 6—9 d,而演替后期的短花针茅萌发所需天数是黄花蒿的 2 倍之多,约 14 d (图 1)。

2.2 不同演替阶段的植物种子根主根长与主根生长速率

各植物的种子根主根长均随生长天数的增加而增加。实验结束时,主根最长的为短花针茅,约 3.9 cm,黄花蒿、狗娃花、冷蒿和赖草主根长分别为 3.0、3.2、3.3、3.3 cm,演替前期的物种与演替中期的物种主根长差异不显著,但均显著低于演替后期的物种短花针茅($P < 0.05$)(图 2)。就主根生长速率而言,演替后期的物种短花针茅略高,但所有物种间差异均不显著(图 2)。

2.3 不同演替阶段的植物种子根侧根个数、侧根平均生长长度与侧根平均生长速率

实验期间五个种均有侧根萌发生长,但种间差异很大。演替前期的物种黄花蒿侧根数多,平均每株 2.3 个,演替中期的狗娃花、冷蒿、赖草侧根数相对较少,平均每株介于 0.9—1.8 之间,演替后期的短花针茅 7 株中仅有 2 株具有 1 个侧根,平均每株 0.28 个(图 3)。根据侧根萌发的时间将侧根分为第一、第二、第三、第四侧根。黄花蒿 4 个侧根均有,平均侧根长从第一侧根 0.9 cm 向第四侧根 0.17 cm 逐渐递减;狗娃花具有 3 个侧根,每个侧根长度相似,均长约为 0.15 cm;冷蒿具有两个侧根,第一长侧根均长为 0.94 cm,第二长侧根均长为 0.52 cm;赖草具有三个侧根,均长从第一侧根 0.97 cm 向第三侧根 0.31 cm 逐渐递减;演替后期的物种短花针

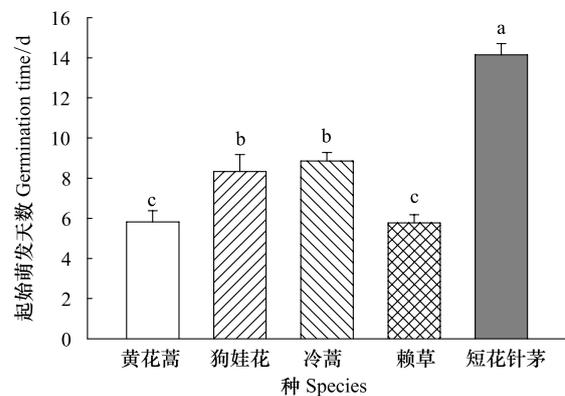


图 1 不同演替阶段的植物种子起始萌发天数(平均值+标准误)

Fig.1 Germination time for five successional species (Mean+SE, n=7)

图中种间相同字母表示在 0.05 水平上差异不显著($P > 0.05$)

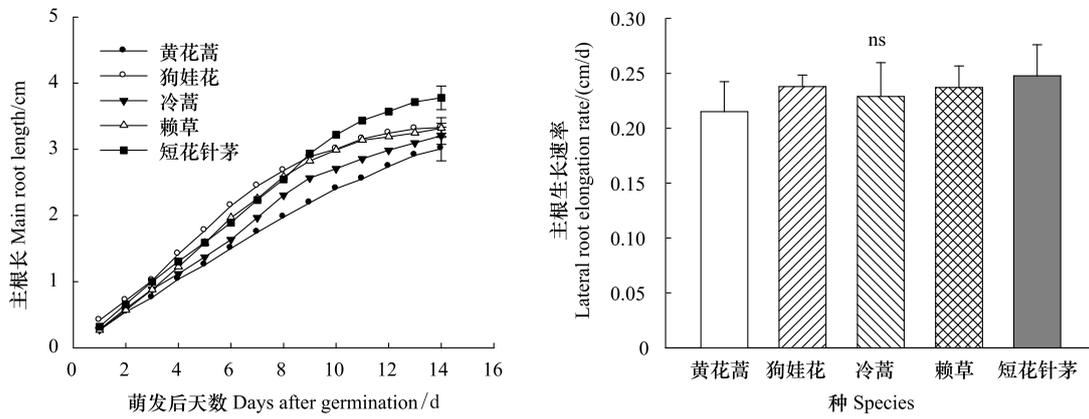


图2 不同演替阶段的植物种子根主根累积长与主根生长速率(平均值+标准误)

Fig.2 Accumulated main root length and main root elongation rate of five successional species (Mean+SE, n=7)

图中字母 NS 表示在 0.05 水平上差异不显著($P > 0.05$)

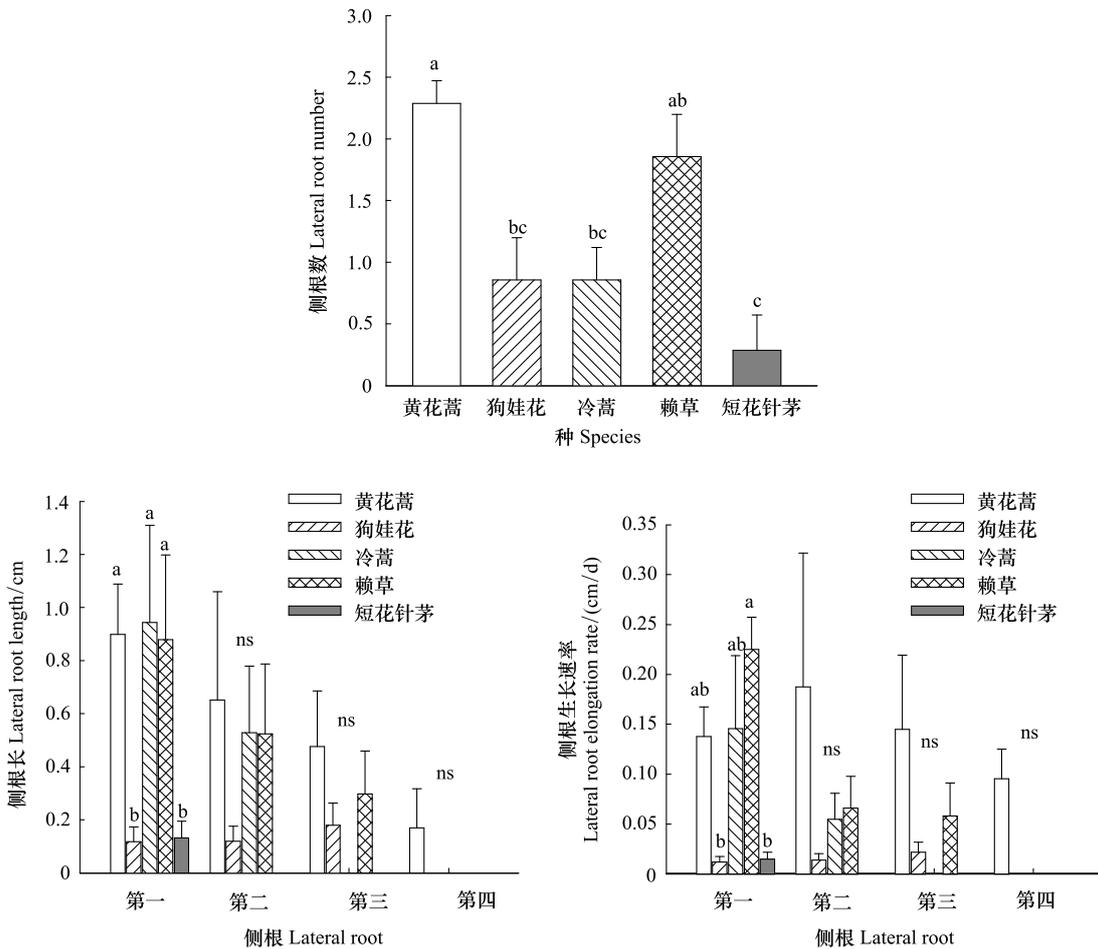


图3 不同演替阶段的植物种子根侧根个数、侧根平均生长长度与侧根平均生长速率(平均值+标准误)

Fig.3 Lateral root number, lateral root length and lateral root elongation rate of five successional species (Mean+SE, n=7)

图中种间相同字母、NS 表示在 0.05 水平上差异不显著($P > 0.05$)

茅只具一个侧根,均长为 0.14 cm。第一侧根长 5 个物种间差异极显著,但由于每个物种中均有不具第二、第三和第四侧根的植株,导致物种间第二、第三和第四侧根长差异不显著(图 3)。侧根生长速率和侧根长度变化趋势相似,狗娃花和短花针茅的第一侧根生长速率低于黄花蒿、冷蒿和赖草,第二、第三和第四侧根生长速

率物种间差异不显著(图3)。

2.4 不同演替阶段的植物种子根侧根总长与主根长之比

侧根总长与主根长之比在物种间差异极显著。黄花蒿侧根总长约为主根长的80%,狗娃花为12%,冷蒿和赖草约为主根长的一半,而演替后期的短花针茅侧根总长仅为主根长的3%(图4)。

2.5 不同演替阶段的植物种子根侧根与主根的平均夹角

不同演替阶段的植物主侧根间的平均夹角介于30°—90°之间,其中演替前期的黄花蒿最大,为88°,演替中期的狗娃花、冷蒿和赖草分别为34°、47°和34°,演替后期的短花针茅为33°(图5)。

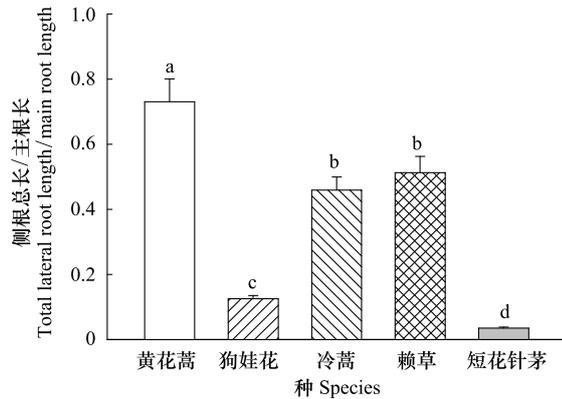


图4 不同演替阶段的植物种子根侧根总长与主根长之比(平均值+标准误)

Fig.4 The ratio between lateral root length to main root length of five successional species (Mean+SE, $n=7$)

图中相同字母表示种间在0.05水平上差异不显著($P>0.05$)

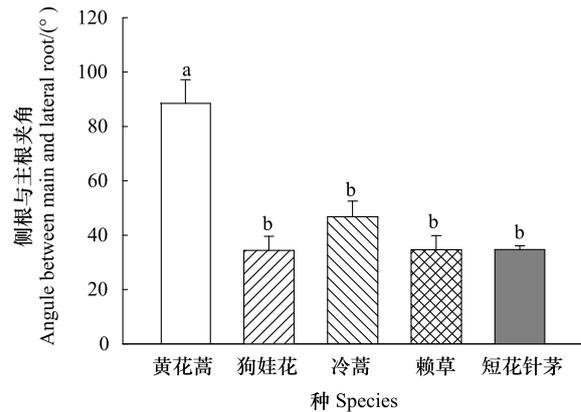


图5 不同演替阶段的植物种子根侧根与主根的平均夹角(平均值+标准误)

Fig.5 Angular between main and lateral roots of five successional species (Mean+SE, $n=7$)

图中相同字母表示种间在0.05水平上差异不显著($P>0.05$)

2.6 种子千粒重与种子根特征间的回归

黄花蒿、狗娃花、冷蒿、赖草、短花针茅的千粒重分别为0.44、0.41、0.33、4.2、1.2 g。将植物种子的千粒重与种子根主根长度、侧根长度、侧根数、主侧根夹角分别回归,结果表明千粒重与各指标之间不存在相关关系。

3 讨论

已有研究认为处于不同演替阶段的植物具有 r-K 策略来适应环境。处于演替前期的植物通常认为是 r 对策者,处于演替后期的植物通常认为是 K 对策者;处于演替前期的植物的气孔导度、木质部水分传导能力、蒸腾速率和光合速率较处于演替中期和后期的植物高,但水分利用率低^[7]。黄土高原弃耕地演替过程中,土壤水分含量会持续下降,认为处于不同演替阶段的物种对干旱的适应能力存在差异,在此基础上推测其根系分布特征亦存在差异。Bengough 等^[6]的研究表明凝胶可替代土壤并能准确反映植物种子根的生长特征,这为根系的研究提供了良好途径。本实验用该凝胶根系观测装置对黄土高原弃耕地不同演替阶段的5种植物种子根特征进行了比较,结果表明演替前期的物种具有较快的萌发速率,主根较短,但侧根数较多,侧根较长,侧根生长速率较高,侧根总长与主根长比率较大,主侧根夹角较大,而后期的物种萌发所需时间较长,主根长,但侧根数少,侧根短,侧根生长速率小,侧根总长与主根长比率低,主侧根夹角小,演替中期的物种其值处于中间水平。说明随演替的进行和土壤的旱化,演替中后期的植物种子根向减少侧根投入,增加主根生长,适应旱化的方向进行衍化。

生长于半干旱环境的植物都有其独特的种子萌发机制来适应此生境^[8]。本研究中的5个物种萌发起始时间与植物所处的演替阶段密切相关。黄花蒿处于弃耕地植被恢复过程的第一阶段,土壤含水量高,种子有足量的有效水分供给,种子吸水快,萌发快^[9],迅速建植成为优势种。演替中期的赖草、冷蒿和狗娃花虽然

都有适当的休眠现象,但已有的实验结果表明这些物种起始萌发时间短,种子吸水率快,萌发率高,更容易利用生长季节的不确定性降水,快速占领有利地位,这可能是其成为演替中期主要建群种和优势种的重要机制之一^[10]。对于演替后期的短花针茅而言,其 50%以上的种子处于休眠状态,植物通过种子库的形式来适应干旱环境^[11],同时起始萌发时间迟,只有遇到较好、稳定的外界水热条件时才萌发,这有利于适应逆境和种质延续^[9,12]。

种子根结构一般认为与种子生物量有很大的相关性,如大麦品种种子根的个数、根的夹角和种子根的最大长度与种子生物量均具有显著相关关系^[6],但本实验中植物种子的千粒重与种子根主根长度、侧根长度、侧根数、主侧根夹角间无任何相关关系,如黄花蒿的种子很小,仅为赖草千粒重的十分之一,但种子根特征值相似,或黄花蒿高出。说明处于不同演替阶段的物种,种子生物量不是决定植物种子根结构的主要因素,可能与植物种的特性密切相关。

根是植物吸收水分和养分的重要器官,主根的长度,侧根的多少、长度及在空间的分布状况在一定程度上决定着植物适应环境的能力^[13]。黄花蒿是弃耕地最初定居的植物,生境中土壤水分含量高,植被盖度低,物种简单,植物间对养分和水分的竞争弱,植物将能量倾向于向浅层根分配,较多的侧根萌发,且基本以水平方向生长为主,从而对表层土水分和养分高效吸收利用,地上生物量建成迅速,在短期内完成生活史周期。随演替的进行,植物盖度增加,物种种类增多,土层中根系密度增加,如黄土高原不同演替阶段草地 0—80 cm 土层中细根生物量、根长密度和细根表面积随演替年限的增加逐渐增加,细根直径随演替年限的增加逐渐减小^[14],植物对养分和水分的竞争日趋激烈,导致土壤水分含量下降,旱化甚至形成干层。在此生境性下,植物体为了获得足够的水分和养分,会将更多的生物量向根系分配,根系具有深根性,通常也具有较强的干旱适应能力,相应演替中期和后期的物种侧根数和侧根长下降,以主根生长为主。短花针茅是弃耕地上植被恢复后期的优势种,更倾向于主根的生长,侧根数目仅为 0.28 个/株,侧根与主根的平均夹角也仅为 33°,这是植物长期适应旱生生境的结果。

弃耕地群落的演替是一持续、动态过程。本研究选择的演替前期优势物种黄花蒿,中期优势物种秦狗娃花、冷蒿、赖草和后期优势物种短花针茅是各演替阶段的典型物种,实验结果能够对该地区弃耕地演替过程中植物种子根的演变趋势进行反映。同时,本研究结果对揭示随演替进行,土壤含水量持续下降的相似生境中植物种子根的变化规律具有借鉴价值。

参考文献 (References):

- [1] 刘利峰, 毕华兴, 李孝广, 李笑吟. 黄土高原的植被演替研究现状及发展趋势. 干旱区资源与环境, 2004, 18(9): 30-35.
- [2] Fang X W, Turner N C, Xu D H, Jin Y, He J, Li F M. Limits to the height growth of *Caragana korshinskii* resprouts. *Tree Physiology*, 2013, 33(3): 275-283.
- [3] 蒋金平. 黄土高原半干旱丘陵区生态恢复中植被与土壤质量演变关系研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2007.
- [4] 李鹏, 李占斌, 澹台湛. 黄土高原退耕草地植被根系动态分布特征. 应用生态学报, 2005, 16(5): 849-853.
- [5] 贾国梅. 黄土高原地区植被演替和土地管理对土壤养分、微生物活性和群落结构的影响 [D]. 兰州: 兰州大学, 2006.
- [6] Bengough A G, Gordon D C, Al Menaie H, Ellis R P, Allan D, Keith R, Thomas W T B, Forster B P. Gel observation chamber for rapid screening of root traits in cereal seedlings. *Plant and Soil*, 2004, 262(1/2): 63-70.
- [7] Bazzaz F A. *Plants in Changing Environments: Linking Physiological, Population, and Community Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996: 206-222.
- [8] 钟章成. 植物种群的繁殖对策. 生态学杂志, 1995, 14(1): 37-42.
- [9] 王龙玉, 方向文, 张海娜, 李凤民. 水分胁迫对黄土高原弃耕地不同演替阶段 5 个优势种种子萌发的影响. 兰州大学学报: 自然科学版, 2010, 46(S1): 14-19.
- [10] 易津, 张秀英. 赖草属五种牧草种子萌发检验标准化的研究. 内蒙古农牧学院学报, 1995, 16(3): 26-31.
- [11] 徐丽君, 赵钢, 王波, 胡秋芳. 三种针茅种子萌发特性及幼苗生长的研究. 中国草地学报, 2006, 28(1): 41-44.
- [12] 鱼小军, 师尚礼, 龙瑞军, 王芳, 陈本建. 生态条件对种子萌发影响研究进展. 草业科学, 2006, 23(10): 44-49.
- [13] Morecroft M D, Masters G J, Brown V K, Clarke I P, Taylor M E, Whitehouse A T. Changing precipitation patterns alter plant community dynamics and succession in an ex-arable grassland. *Functional Ecology*, 2004, 18(5): 648-655.
- [14] 韦兰英, 上官周平. 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. 生态学报, 2006, 26(11): 3740-3748.