

DOI: 10.5846/stxb201803260604

杨振亚, 周本智, 陈庆标, 葛晓改, 王小明, 曹永慧, 童冉, 石洋. 干旱对杉木幼苗根系构型及非结构性碳水化合物化合物的影响. 生态学报, 2018, 38(18):

Yang Z Y, Zhou B Z, Chen Q B, Ge X G, Wang X M, Cao Y H, Tong R, Shi Y. Effects of drought on root architecture and non-structural carbohydrate of *Cunninghamia lanceolata*. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(18):

## 干旱对杉木幼苗根系构型及非结构性碳水化合物化合物的影响

杨振亚<sup>1,2</sup>, 周本智<sup>1,2,\*</sup>, 陈庆标<sup>3</sup>, 葛晓改<sup>1,2</sup>, 王小明<sup>1,2</sup>, 曹永慧<sup>1,2</sup>, 童冉<sup>1,2</sup>, 石洋<sup>1,2</sup>

1 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 杭州 311400

2 钱江源森林生态系统国家定位观测研究站, 杭州 311400

3 浙江建德新安江林场, 建德 311600

**摘要:**通过比较不同时期不同强度干旱胁迫下杉木 1 年生盆栽苗地上部分生长、根系构型以及根系中非结构性碳水化合物含量 (TNC) 的变化, 并分析各指标之间的相关性, 探究杉木根系在干旱胁迫下的适应性策略以及抗旱生理机制, 以期为杉木造林生产和水分管理提供科学依据和技术指导。结果表明: 随着干旱程度的加强, 杉木幼苗地上部分干重 (SDW)、根干重 (RDW)、根长 (RL)、根表面积 (SA)、根体积 (RV)、根尖数 (RT)、根系分支角度 (Angle)、分形维数 (FD) 逐渐减小, 根冠比 (R/T) 逐渐增大, 根系拓扑指数 (TI)、根系平均直径 (RD) 先增大后减小, 比根长 (SRL) 先减小后增大。而根系连接长度 (LL)、TNC、糖淀比在不同时期表现出不同的趋势。连接长度随着干旱胁迫的加强在 30 d 和 60 d 时表现出逐渐增加趋势而在 90 d 时则表现出先减小后增大的趋势。TNC 在 30 d 和 60 d 时先增大后减小, 但 90 d 时, 呈逐渐下降的趋势。糖淀比随着干旱胁迫的加强在 30 d 和 60 d 时表现出先增加后减小趋势, 90 d 时, 表现为先减小后增大。干旱胁迫显著影响根系在不同径级的分布长度, 且随着胁迫时间的延长不断变化。杉木地上部分生长与根系生长指标 (RL、SA、RV、RT、RDW) 以及根系构型指标 (Angle、FD) 之间存在显著的正相关 ( $P < 0.01$ ), 根系平均直径与 TNC 存在显著的正相关 ( $P < 0.05$ )。总之, 杉木通过增加根系光合产物的积累、提高根系建成成本, 增加有限成本下根系的复杂程度和延伸范围, 降低根系分支角度, 使根系“更陡更深”来适应不同强度的干旱胁迫。

**关键词:** 干旱; 杉木; 根系构型; 非结构性碳水化合物

## Effects of drought on root architecture and non-structural carbohydrate of *Cunninghamia lanceolata*

YANG Zhenya<sup>1</sup>, ZHOU Benzhi<sup>1,2,\*</sup>, CHEN Qingbiao<sup>3</sup>, GE Xiaogai<sup>1,2</sup>, WANG Xiaoming<sup>1,2</sup>, CAO Yonghui<sup>1,2</sup>, TONG Ran<sup>1,2</sup>, SHI Yang<sup>1,2</sup>

1 Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400 China

2 Qianjiangyuan Forest Ecosystem Research Station, Hangzhou 311400, China

3 Zhejiang jiangde Xin anjiang Forest Center, Jiande 311600, China

**Abstract:** To provide a scientific basis and technical guidance for afforestation and water management for *Cunninghamia lanceolata*, this study resistance the adaptability strategies of *C. lanceolata* roots under drought stress and the physiological mechanisms of drought resistance. The growth of the above-ground part, root architecture and non-structural carbohydrate contents (TNC) in the roots of one-year-old potted seedlings was compared under different levels of drought stress for

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (31670607); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项基金项目 (CAFYBB2017ZX002-2); 国家重点研发计划子课题 (2016YFD0600202-4)

收稿日期: 2018-03-26; 修订日期: 2018-07-02

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: benzhi-zhou@126.com

different periods, and the relationships between the indexes was analyzed. The results showed that shoot dry weight (SDW), root dry weight (RDW), root length (RL), root surface area (SA), root volume (RV), root tip number (RT), fractal dimension (FD) of *C. lanceolata* seedlings decreased with increasing drought. R/T gradually increased, and Root topological index (TI) and root diameter (RD) initially increased and then decreased. The Specific root length (SRL) initially decreased and then increased, whereas the average link length (LL), TNC, and sugar starch ratio showed different trends in different periods. The LL increased gradually with the increase of drought stress on d 30 and 60, but on d 90 it decreased initially and then increased. TNC increased initially and then decreased on the d 30 and d 60, but gradually decreased on d 90. The sugar starch ratio increased initially and then decreased with increased of drought stress on the d 30 and 60. On d 90, it increased initially and then decreased. Drought stress significantly affected the root length distribution at different diameters, and changed with increasing stress duration. There was a significant positive correlation between the above-ground part growth and root growth index (RL, SA, RV, RT, RDW), root architecture index (Root branch angle, FD) of *C. lanceolata* ( $P < 0.01$ ), and there was a significant positive correlation between root mean diameter and TNC ( $P < 0.05$ ). In conclusion, *C. lanceolata* increased the photosynthate accumulation in roots, the cost of root construction, complexity and extension of the root system under limited cost, and reduced the angle of root branching, resulting in a "steeper and deeper" root system to adapt to drought stress with different intensities.

**Key Words:** drought; *Cunninghamia lanceolata*; root architecture; non-structural carbohydrates

干旱是我国最主要的农业气象灾害之一,也是制约农林业发展的全球性问题<sup>[1-2]</sup>。在全球变暖的气候背景下,极端天气所造成的气候灾害事件频发,干旱受灾区域逐渐由我国北部地区向南部地区蔓延<sup>[3-4]</sup>。如何提高植物对于干旱环境的适应性一直以来都是生态学专家研究的热点,同时也是我国生态文明建设迫切需要解决的难题。

植物长期处于水分匮乏条件下,会逐渐形成具有种间差异的适应性变化,包括植物形态、光合产物分布、植物激素调节等<sup>[5-7]</sup>。根系是植物吸收土壤水分的重要器官,也是植物体在遭受干旱胁迫时最先感知并发出信号的部位<sup>[8-9]</sup>。作为连接植物地上部分与生长介质的枢纽,根系的生长发育直接影响水分、矿质元素的运输,从而影响植物地上部分的物质积累以及形态建成<sup>[10-11]</sup>。因此,对于根系的研究是研究植物对干旱环境适应性的基础。目前,国内外关于根系对干旱环境响应的研究主要侧重于根系生长及根系构型两个方面,研究结果均具有明显的物种差异和生育期差异,即在干旱胁迫下不同的树种在不同的生育期表现出对干旱的适应性策略差异明显<sup>[2,12-15]</sup>。在根系生长方面,有研究发现高强度持续性的干旱胁迫可导致植物根长、根表面积、根体积显著降低,根毛萎蔫枯死,但短期适度的干旱胁迫可使根长、根表面积、根数增加<sup>[16-18]</sup>。在根系构型方面,有研究认为具有“更陡、更深、建成成本更低”的理想根系构型能使植物在干旱的土壤环境中获取更多的水分<sup>[19]</sup>。在荒漠地区干旱适应性强的树种根系拓扑系数较小,根系分枝模式接近叉状分支结构。这种典型的分支结构反应植物在干旱环境中通过加强根系分支增加来根系在土层中的扩展范围,提高植物的资源竞争能力。而另一种拓扑系数(TI)趋于1的鱼尾形分支模式植物根系建成成本高,但是根系内部竞争小,是生长缓慢的物种对营养匮乏生境的适应,以获得更深土层中的水、养资源<sup>[15,20-22]</sup>。随着分形理论的引入,更加量化了植物根系复杂程度,普遍认为分形维数越高,根系的越复杂,反之则越简单。然而,目前根系分形理论的应用还仅局限于对于自然条件下根系的分析,而对于干旱胁迫下根系分形特点的研究还比较匮乏<sup>[23-25]</sup>。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国主要的速生丰产造林树种,其种植面积广泛,占全国人工林面积的26%,对缓解我国木材供需压力具有重要意义。杉木属于浅根性树种,无明显的主根,而侧根、须根较为复杂,再生力强。另外,杉木对温度、水分、养分等条件的要求较为苛刻。近年来,全球变暖引起的极端干旱事件频发,严重影响到杉木林分生产力的提高<sup>[26]</sup>。因此,调节水养平衡,提高植株对水分的利用效率成为提高我国林分生产力的重要途径。目前国内外关于杉木抗旱机制的研究相对较少,主要包括干旱条件下杉木地上部分

光合特性的响应以及抗氧化能力等方面,而关于杉木根系构型对于干旱胁迫响应方面的研究则相对匮乏<sup>[27-28]</sup>。因此,本研究将以杉木根系生长及构型为切入点结合地上部分生长和根系中光合产物的积累状况,综合分析杉木在不同时期对不同程度干旱胁迫的适应策略,探究杉木抗旱生理机制。以期为杉木造林生产和水分管理提供科学依据和技术指导。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验设置在中国林业科学研究院亚热带林业研究所温室大棚中进行,保证试验期间各处理之间温度、光照、湿度等环境因子基本一致。试验基地位于 119°95'E, 29°48'N, 属典型亚热带季风气候, 全年无霜期 307 d, 年日照时数 1663.2 h, 年降水量 1457.8 mm, 平均相对湿度 70.3%, 全年平均气温 17.8℃。试验周期内平均温度为 25.3℃, 极端最高温度 39.9℃, 极端最低温度 9℃。

2017 年 3 月从浙江丽水庆元林场购置了 500 株 1 年生杉木实生容器苗。选取苗高、地径基本一致的幼苗于 3 月下旬定植于 25 cm×27 cm 规格的塑料盆中, 以过 10 目网筛的土壤填充, 每盆土重 6 kg, 实验所用土壤基本性质如图 1 所示。缓苗期间进行合理的水分管理, 土壤含水量保持在最大田间持水量的 80%—85%, 定期去除杂草, 防治虫害。

表 1 盆栽土壤基本特征

Table 1 Basic characteristics of potted soil

有机质 Organic matter/ (g/kg)	全氮 Total N/ (g/kg)	全磷 Total P/ (g/kg)	全钾 Total K/ (g/kg)	水解性氮 Hydrolysis N/ (mg/kg)	有效磷 Available P/ (mg/kg)	速效钾 Available K/ (mg/kg)	pH
18.7	0.86	0.26	11.2	85.13	4.15	65.73	4.91

### 1.2 试验方法

试验设置 3 个干旱梯度, 以最大田间持水量的 80%—85% 作为对照组 (CK)、50%—55% 为中度干旱 (M)、30%—35% 为重度干旱 (S)<sup>[7,14]</sup>。干旱试验组的盆土进行自然风干降低含水量。土壤含水量的控制运用土盆承重法和土壤水分检测系统 (AZS-100 便携式土壤水分测量仪) 相结合的方法保证每个处理中各重复之间的含水量差值在 ±2℃ 以内。待缓苗结束, 选取苗高、地径基本一致的杉木盆栽苗 90 株, 每个处理 30 株。实验设置 3 次取样, 每次取 5 株幼苗作为 5 次重复, 当各实验组的土壤含水量达到预期后 30 d 进行第一次取样 (6 月下旬), 每次取样间隔 30 d, 整个实验周期 90 d。

取样时先将地上部分及根系用剪刀分开, 小心抖落土壤避免伤害根系组织及构型, 并将土壤过 10 目钢筛获取所有残余根系。将根系及茎叶用自封袋编号封存置于冰盒 (0—2℃) 中迅速带回实验室。然后用清水将根系清洗干净, 吸水纸擦干表面水分后称量鲜重, 置于冰箱 (0—2℃) 中备用。

用植物根系双面扫描仪 (EPSON Perfection V700/V750 3.83) 进行根系扫描, 扫描图片用根系分析系统 WinRhizo 软件进行分析, 并设置直径分级参数, 将根系直径每 0.2 mm 1 级, 共 11 级。获得根系形态学、几何学指标, 包括根系直径、根长、根表面积、根尖数、连接数和连接类型、分形维数等。扫描完毕后将根、茎、叶置于 105℃ 烘箱中杀青 30 min, 然后再在 80℃ 下烘干至恒重, 获得组织干重。将根系干样用高速粉碎机 (200 目) 粉碎, 然后用高通量组织研磨仪器研磨均匀, 密封干燥备用。用蒽酮比色法测定根系干样中的非结构性碳水化合物含量及组成。根据公式 1 计算各实验组根系拓扑系数 TI, 根据公式 2、3 计算根系比根长 (specific root length) 及根冠比。

$$TI = lgA / lgM \quad (1)$$

M: 根系所有外部链接的总数; A: 最长根通道内部链接的总数

$$SRL = (\text{根长}) / (\text{根干重}) \quad (2)$$

$$\text{根冠比} = (\text{地上部分干重}) / (\text{根干重}) \quad (3)$$

### 1.3 数据分析

运用 SPSS 软件对各处理之间以及相同处理不同时间点之间的各指标进行双因素方差分析。运用 SPSS 软件分析地上部分生长与根系拓扑学特征的相关性分析以及地上部分生长于根系生长量之间的相关性。采用 Excel 2010 及 Origin 9 软件对数据进行处理、作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫对杉木幼苗生长及根冠比的影响

总体来看,杉木根系及地上部分干重随干旱胁迫程度的加深呈减小趋势,说明杉木根系及地上干物质积累受到干旱胁迫的抑制。根干重在 30 d 及 90 d 时 3 个实验组之间差异性显著,但 60 d 时,对照组和中度干旱实验组差异不显著。地上部分干重在 3 个时期内各实验组之间差异显著(表 2)。杉木根冠比随干旱胁迫的加深呈增加趋势。30 d 时,对照组和中度干旱实验组之间差异不显著,但都显著小于重度干旱实验组。60 d 时,3 个实验组之间差异显著。90 d 时,对照组和中度干旱实验组之间差异不显著,但都显著小于重度干旱实验组。对比 3 个时期的根冠比发现,各处理随时间的延长根冠比逐渐减小(表 2)。

表 2 干旱胁迫对杉木幼苗干物质积累和分配的影响

Table 2 Effects of drought stress on dry matter accumulation and distribution of *Cunninghamia lanceolata*

时间 Time/d	处理 Treatment	根干重 Root dry weight/g	地上部分干重 Shoot dry weight/g	根冠比 Root top ratio
30	CK	4.72±0.75a	9.61±1.18a	0.49±0.026b
	M	3.82±0.63b	7.49±1.05b	0.51±0.017b
	S	2.82±0.44c	4.9±0.84c	0.58±0.035a
60	CK	5.21±0.75a	11.84±2.07a	0.44±0.019c
	M	4.59±0.73a	9.38±1.72b	0.49±0.015b
	S	2.93±0.22b	5.54±0.36c	0.53±0.018a
90	CK	6.01±1.32a	14.65±2.9a	0.41±0.026b
	M	4.73±0.62b	10.74±1.5b	0.44±0.026b
	S	3.14±0.33c	6.41±0.64c	0.49±0.017a

没有相同小写字母表示不同时期之间差异显著 ( $P < 0.05$ )。CK:对照, control; M:中度干旱胁迫, moderate drought stress, S:重度干旱胁迫, severe drought stress

### 2.2 干旱胁迫对杉木幼苗根系生长的影响

由图 1 可知,在干旱条件下杉木幼苗的根长显著降低,说明两种程度的干旱胁迫显著抑制了杉木根系的伸长。随着干旱程度的加深,根系长度逐渐降低,但中度干旱和重度干旱之间差异始终不显著。通过比较 3 个时间点的结果发现,3 个实验组 90 d 和 30 d 之间均表现出差异显著 ( $P < 0.05$ ),说明干旱胁迫下根系仍然表现出小幅度的伸长。但随着胁迫时间的延长 3 个实验组根长的差距逐渐增加。

在干旱条件下杉木幼苗的根表面积显著降低,说明 2 种程度的干旱胁迫显著抑制了杉木根系吸收面积的扩大。30 d 时,随着干旱胁迫程度的加深,根系表面积逐渐降低,对照组显著大于中度干旱 ( $P = 0.026$ ) 和重度干旱 ( $P = 0.005$ ),两个处理之间差异不显著 ( $P = 0.375$ ),但随着处理时间的延长,60 d 时,且两个处理之间差异达到显著水平 ( $P = 0.042$ )。通过比较 3 个时间点之间的结果发现,对照组 90 d 和 30 d 之间差异性显著,说明在这个生长阶段杉木的根系吸收面积出现了显著的延伸,但在干旱条件下,中度和重度干旱均没有表现出显著的增加(图 1)。

总体来看 3 个时间点杉木根系平均直径对于干旱胁迫的响应存在差异。首先 30 d 时,中度干旱 (0.8316 mm) 略微高于对照组 (0.8268 mm),重度干旱最低 (0.8231 mm) 3 个实验组两两之间差异均不显著。随着胁迫时间的延长,中度干旱实验组中根系平均直径逐渐增加,到 60 d 时达到 (0.8889 mm)。方差分析发现,中度

干旱实验组平均直径显著大于对照及重度干旱实验组 ( $P < 0.05$ ), 对照组和重度干旱相比差异不显著。90 d 时, 3 个实验组的大小顺序并没有发生变化, 对照与重度干旱之间差值增大, 但彼此之间差异性不显著 (图 1)。

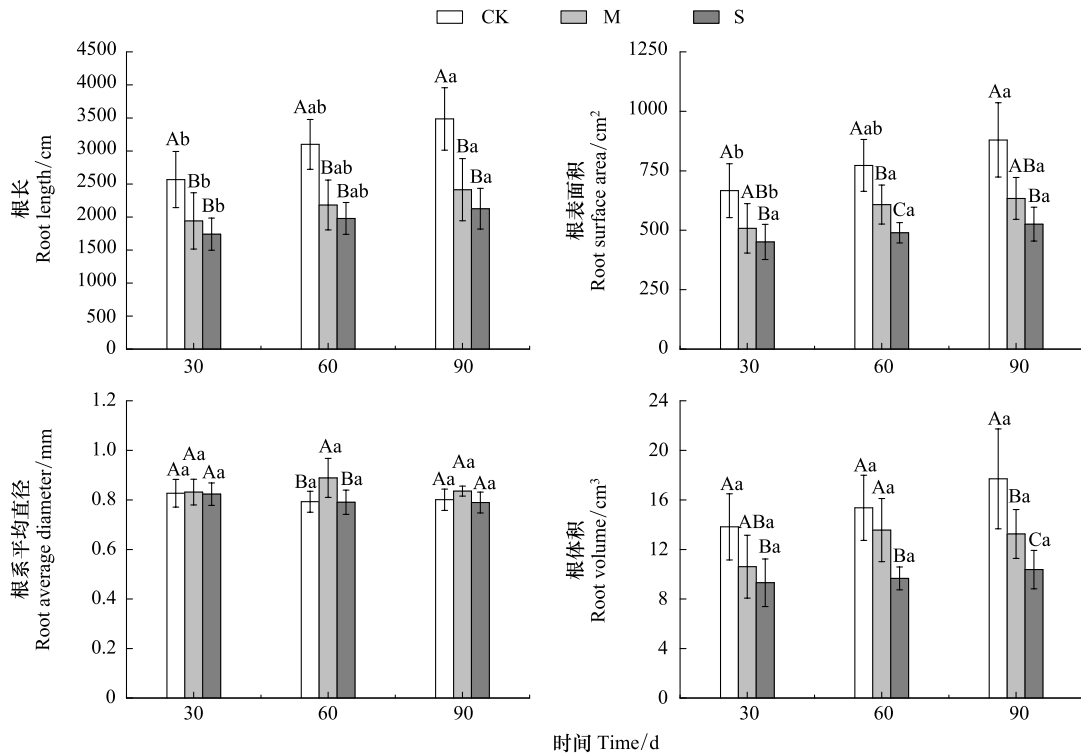


图 1 旱胁迫对杉木幼苗根系生长的影响

Fig.1 Effects of drought stress on root growth of *Cunninghamia lanceolata*

没有相同大写字母表示干旱处理之间差异显著; 没有相同小写字母表示不同时期之间差异显著 ( $P < 0.05$ ) CK: 对照, control; M: 中度干旱胁迫, moderate drought stress; S: 重度干旱胁迫, severe drought stress

在干旱条件下杉木幼苗的根系总体积显著降低, 说明 2 种程度的干旱胁迫显著抑制了杉木根系的生长。30 d 时, 对照组体积最大达到 ( $13.8178 \text{ cm}^3$ ), 并显著大于重度干旱实验组 ( $P < 0.05$ ), 但与中度干旱实验组之间差异不显著, 中度干旱和重度干旱之间差异性同样不显著。60 d 时, 对照组和中度干旱实验组之间差异不显著, 但均显著大于重度干旱实验组。与 30 d 时相比, 60 d 时中度干旱实验组根系体积出现了小幅上升, 缩小了与对照组之间的差异。90 d 时, 3 个实验组之间均表现出显著差异 ( $P < 0.05$ )。而最后 30d 里中度干旱实验组体积停止增加, 说明随着干旱时间的延长, 根系的生长受到了严重的抑制 (图 1)。另外, 相关性分析发现 (表 3), 根长、根表面积、根体积、根系直径等生长指标与地上部分干重存在显著正相关 ( $P < 0.01$ )。

### 2.3 干旱胁迫对杉木幼苗根系构型的影响

如图所示图 2, 干旱 30 d 时, 对照组杉木根系分形维数最大 (1.682), 中度干旱实验组和重度干旱实验组差异较小。方差分析发现, 3 个实验组两两之间差异不显著。60 d 时, 重度干旱实验组显著小于对照组和中度干旱实验组 ( $P < 0.05$ ), 对照组和中度干旱之间差异不显著。90 d 时, 3 个实验组结果大小顺序不变, 对照组和中度干旱实验组差异不显著, 但显著大于重度干旱实验组 ( $P < 0.05$ )。比较 3 个时期的结果发现, 3 个实验组根系分形维数呈上升趋势, 但均未表现出显著差异。相关性分析发现 (表 3), 分形维数与根系干重及地上部分干重呈显著正相关 ( $P < 0.01$ )。

随着干旱程度的逐渐加强, 杉木根系的根尖数逐渐降低 (图 2)。但方差分析发现, 30 d 时, 3 个实验组之间差异并不显著。说明在 30 d 时杉木根尖发育并没有受到显著的抑制。随着干旱胁迫时间的延长, 60 d 时,

对照组显著大于中度干旱和重度干旱实验组 ( $P < 0.05$ ), 两个干旱处理组之间差异不显著。90 d 时的结果与 60 d 时类似。对比不同时期的结果发现, 对照组 60 d 时和 90 d 时的根尖数显著大于 30 d 时的根尖数 ( $P < 0.01$ ), 但两者之间的差异不显著。随着处理时间的延长, 中度干旱及重度干旱实验组的根尖数虽有增加但并未表现出显著差异。

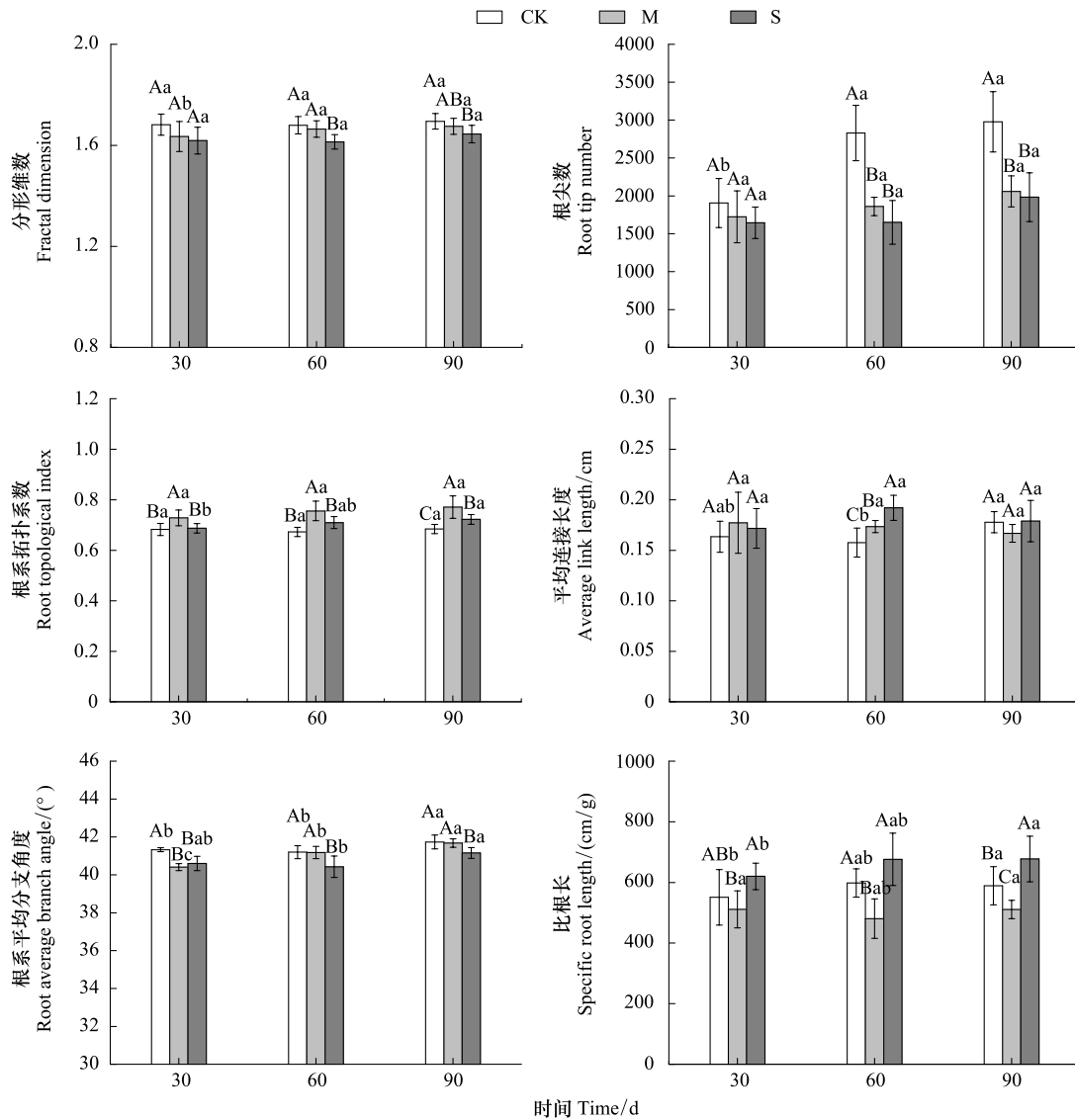


图 2 干旱胁迫对杉木根系构型的影响

Fig.2 Effects of drought stress on root architecture of *Cunninghamia lanceolata*

没有相同大写字母表示干旱处理之间差异显著; 没有相同小写字母表示不同时期之间差异显著 ( $P < 0.05$ )

干旱胁迫 30 d 时, 杉木根系拓扑学系数随胁迫程度的增加呈先上升后下降的趋势 (图 2)。中度干旱实验组最大且显著大于对照 ( $P < 0.01$ ) 及重度干旱实验组 ( $P < 0.05$ )。随着胁迫时间的延长, 中度干旱及重度干旱均呈上升趋势。90 d 时, 中度干旱实验组显著大于重度干旱实验组 ( $P < 0.01$ ), 重度干旱实验组显著大于对照组 ( $P < 0.05$ )。对照组和中度干旱实验组 3 个时期之间的差异不显著, 而重度干旱实验组 90 d 时的结果显著大于 30 d 时 ( $P < 0.05$ )。如图 2 所示, 30 d 时, 干旱实验组的杉木根系平均连接长度略大于对照组, 但差异不显著。60 d 时, 平均连接长度随干旱程度的加强呈上升趋势, 且彼此差异显著 ( $P < 0.05$ )。90 d 时, 对照组中的连接长度相对于 60 d 时出现了显著的上升, 3 个实验组之间差异不显著。

如图 2 所示, 在干旱胁迫下, 杉木根系分支角度显著降低。30 d 时, 角度随胁迫强度的加深先减小后小幅

增加,对照组显著大于两个干旱实验组( $P<0.01$ ),但两个干旱实验组之间差异不显著。60 d 时,中度干旱实验组的分支角度发生了显著的增加,几乎和对照组持平,并显著大于重度干旱实验组( $P<0.01$ )。90 d 时,对照组和中度干旱实验组之间差异不显著,但都显著大于重度干旱实验组。分析不同时期的结果发现,对照组和中度干旱实验组的分支角度均随时间的推移而逐渐增加,但重度干旱实验组增加相对较慢。相关性分析发现(表 3),分支角度与地上部分干重及根系干重之间均存在显著正相关关系( $P<0.01$ )。

随着干旱胁迫程度的加深,杉木根系的比根长呈先下降后升高的趋势(图 2)。30 d 时,重度干旱实验组比根长最大,其与对照组的差异不显著但显著大于中度干旱实验组( $P<0.05$ )。60 d 时,3 个实验组比根长大小顺序不变,重度干旱与对照组差异不显著,但两者均显著大于中度干旱实验组( $P<0.05$ )。90 d 时,3 个实验组比根长大小顺序不变,但两两之间差异显著( $P<0.05$ )。另外,比根长与根系平均直径之间呈显著的负相关关系( $P<0.01$ )。

#### 2.4 干旱胁迫对杉木根系不同径级根长分布的影响

如图 3 所示,30 d 时,11 个径级区间的根长均随干旱胁迫的加强而减小,但减少幅度差距较大。0—0.2 mm 径级内 3 个实验组的根长差异较小,0.2—0.4 mm 径级内对照组大于干旱处理,但未表现出显著性差异。而对照组在 0.4—1.0 mm 3 个径级内的根长显著大于中度干旱实验组( $P<0.05$ ),重度干旱在 0.4—1.6 mm 径级内的根长显著小于重度对照组( $P<0.05$ )。中度干旱实验组各径级内的根长均大于重度干旱实验组,但唯有在 0.6—0.8 mm 径级内表现出显著差异。3 个实验组在 1.6—2.0 mm 径级的根长以及大于 2 mm 的粗根根长均未表现出显著差异。

60 d 时(图 3),对照组根系直径在 0—1 mm 径级内的根长显著大于中度和重度干旱实验组( $P<0.05$ )。中度干旱实验组在 0—0.4 mm 以及 1—1.4 mm 4 个径级内的根长均大于重度干旱实验组,但未表现出显著差异,两者在 0.4—1.0 mm 3 个径级内的根长差异极小。重度干旱实验组在 1.6—2.0 mm 径级以及大于 2 mm 径级内的根长均显著小于中度干旱实验组,而其在 1—1.6 mm 3 个径级内的根长虽小于中度干旱实验组但差异不显著( $P<0.01$ )。总体来看,对照组在 11 个径级内的根长均显著大于重度干旱实验组( $P<0.01$ )。中度干旱实验组在根系径级较大时和对照组的差距越来越小,甚至根系直径大于 2 mm 的根长大于对照组。

90 d 时(图 3),除去直径大于 2 mm 的根系外,对照组在前 10 个径级的根长均大于干旱实验组。说明干旱使得 0—2 mm 径级内的根长减少,但中度干旱使大于 2 mm 的根系增多。3 个实验组根长在 0—0.4 mm 两个径级内的根长差异不显著。对照组在 0.4—1.4 mm 5 个径级内的根长显著大于中度干旱实验组( $P<0.01$ )。对照组和重度干旱实验组在 0.4—1.6 mm、1.8—2 mm 以及大于 2mm 的 8 个径级内的根长差异性显著( $P<0.01$ )。

#### 2.5 干旱条件对杉木根系中非结构碳水化合物含量及组成的影响

30 d 时(图 4),随着干旱程度的加深,杉木根系中可溶性糖、淀粉、TNC 以及可溶性糖和淀粉比例均呈先上升后下降的趋势。中度干旱实验组可溶性糖含量与对照组之间差异不显著,但显著大于重度干旱实验组( $P<0.05$ ),重度干旱实验组与对照组之间的差异不显著。方差分析发现淀粉含量及糖淀比两个指标 3 个实验组之间差异不显著。而中度干旱实验组中 TNC 显著大于对照组和中度干旱实验组。

60 d 时(图 4),除淀粉逐渐下降外,其余三个指标均随干旱程度的加深呈先上升后下降的趋势。相对于 30 d 时的结果,中度干旱实验组发生的明显的下降。干旱胁迫实验组的糖淀比均大于对照组。方差分析发现四个指标的各处理间差异不显著。90 d 时(图 4),可溶性糖含量、TNC 以及糖淀比发生了显著的降低,干旱实验组均显著显著小于对照组( $P<0.05$ )。

### 3 讨论

#### 3.1 杉木根系及地上部分生长对干旱胁迫的响应

水分是影响植物生长发育和分布的重要因素之一。植物长期处于干旱环境中逐步发展形成了适应逆境

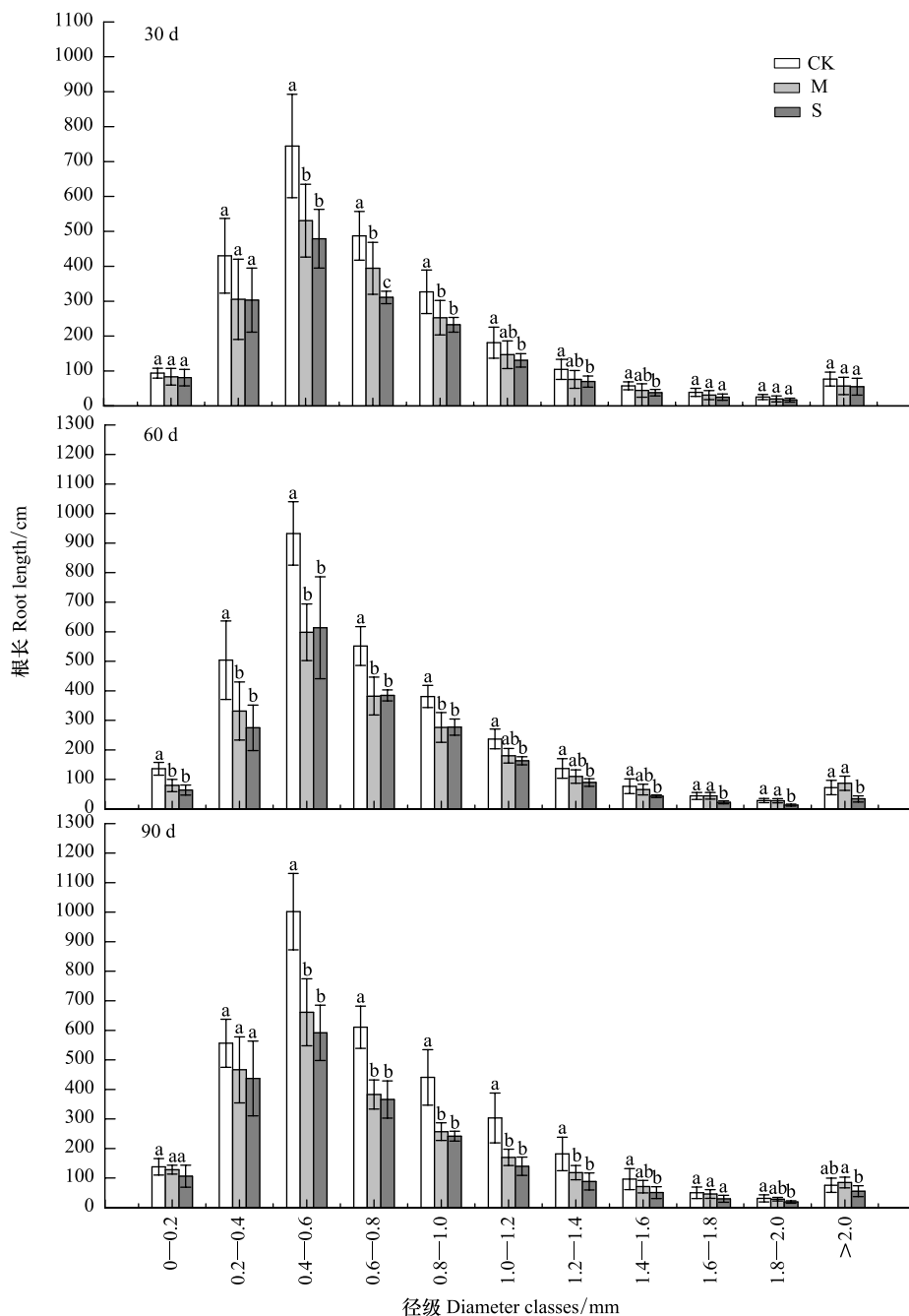


图3 干旱胁迫下杉木根系不同直径根长分布

Fig.3 Root length distribution of *Cunninghamia lanceolata* roots with different diameters under drought stress

没有相同小写字母表示干旱处理之间差异显著 ( $P < 0.05$ )

的形态结构以及生态适应性。这种适应性包括光合特性、根系生物学、细胞生物学特征等<sup>[7,29-31]</sup>。本实验中,杉木根系及地上部分干重随干旱胁迫程度的加强呈减小趋势,说明杉木根系及地上干物质积累受到干旱胁迫的抑制,这主要是由于干旱阻碍  $\text{CO}_2$  进入叶片,使  $\text{CO}_2$  同化量下降,最终影响植物叶片的净光合速率<sup>[32-33]</sup>。然而对比 30 d 时根系中的 TNC 结果发现,在非结构碳水化合物总量降低的情况下,中度干旱条件提升了单位干物质中的 TNC 含量,这可能是杉木在干旱胁迫下的同化物转运策略,即将有限的碳水化合物更多的向根系转运,提高根系的建筑投入<sup>[34]</sup>。另外,从与 TNC 相关性显著的根系平均直径结果也可以发现,在 3 个时期中度干旱均提高了杉木根系的平均直径,这同样是提高根系的建筑成本来应对一定程度干旱的表现。但当土壤水



分匮乏达到杉木幼苗承受极限时,根系平均直径以及 TNC 发生了显著的下降,这可能是由于在极端干旱条件下更细、比根长更大的根系更有利于水分的吸收<sup>[19]</sup>。

对比本研究不同时期的结果发现随着干旱处理时间的延长,杉木对干旱条件的响应存在一定的差异,干旱对杉木的根长、表面积以及体积的抑制在干旱胁迫后期的表现更为显著。而中度干旱对

根系平均直径的促进趋势到后期也有所减弱。本研究通过分析不同径级根系分布频率发现,30 d 时,干旱胁迫减少了直径径级在 0.2—1.4 mm 范围内的根系,但 0—0.2 mm 以及大于 1.6 mm 直径的根系

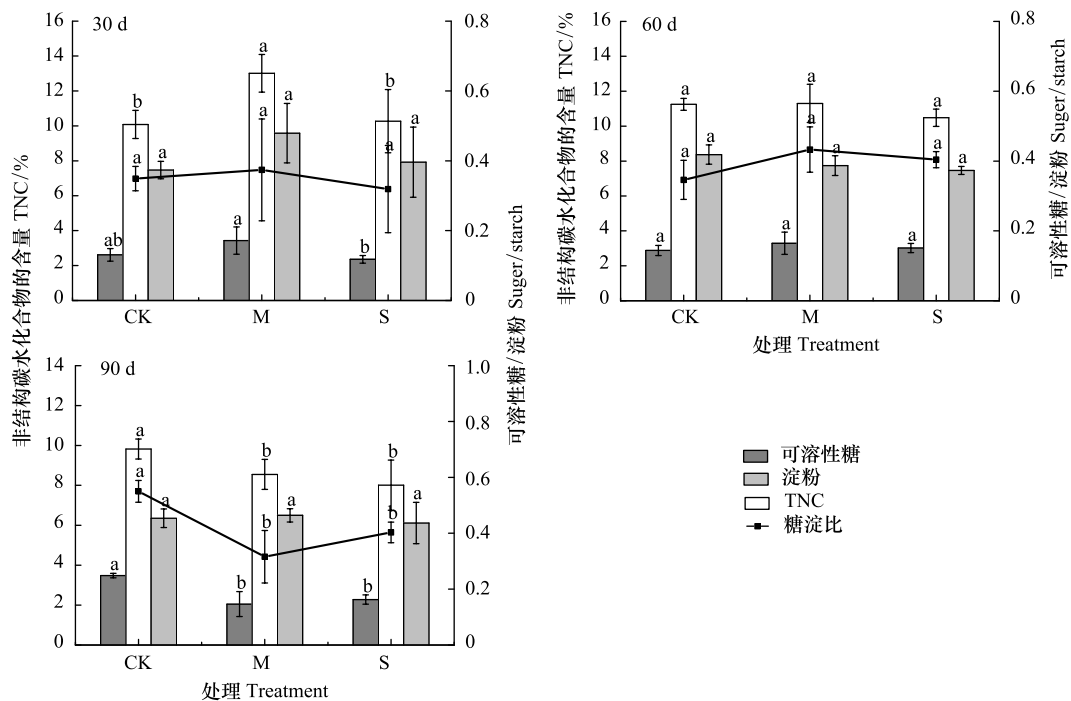


图 4 干旱胁迫对杉木根系中非结构性碳水化合物含量及组成的影响

Fig.4 Effects of drought stress on the content and composition of non-structural carbohydrates in *Cunninghamia lanceolata* roots

没有不同小写字母表示干旱处理之间差异显著 ( $P < 0.05$ )

没有明显的改变。但到 60 d 时,干旱显著减少了 0—0.2 mm 直径根系的分布,而且中度干旱增加了大于 2 mm 粗根的分布。相对于中度干旱,重度干旱降低了大于 1.6 mm 直径根系的分布,这可能是导致 60 d 时杉木根系直径随干旱胁迫的加重先增大后减小的原因。而到 90 d 时,两个干旱实验组中的根系在 0—0.4 mm 直径的根系相对于 60 d 时明显增多这可能导致了在 90 d 时中度干旱实验组根系直径的下降。这种不同时期表现出不同适应性策略的现象可能与不同时期的生长速率以及水分利用效率有关<sup>[13,34]</sup>,同时气候因子的周期性变化也可能是导致这种现象发生的原因<sup>[35-36]</sup>。

### 3.2 杉木根系构型对干旱胁迫的响应

根系拓扑学类型与植物生长策略存在密切关系,一般认为,TI 趋近于 1 的“鲱鱼骨型”植物根系建成成本高,但是根系内部竞争小,是生长缓慢的物种对水分、养分匮乏生境的适应,而 TI 趋近于 0.5 的“二分枝型”植物根系建成成本低,根系内部竞争剧烈,是生长迅速的物种适应生境的表现<sup>[20-21]</sup>。根系拓扑系数的大小直接反应了根系建成中碳的投入以及根系吸收水分、养分的效率<sup>[18]</sup>。本研究中,

杉木根系拓扑系数随干旱程度的加强呈先上升后下降的趋势,干旱处理实验组均大于对照组。到 90 d 时,三个实验组之间的差异性更为显著。这说明杉木通过改变根系的分枝方式,降低根系内部的竞争,增加根系建筑成本,提高对水分匮乏环境下的适应能力,而当干旱达到植物体耐受极限时,TI 会出现一定程度的降低,使根系在有限的成本投入下具有一定的复杂性<sup>[22]</sup>。另外,在分析干旱条件下杉木比根长的变化后也可以

得到同样的结论。

本研究中,分支角度随干旱程度的加强呈逐渐下降的趋势,这也印证了前人的结论:具有‘更陡、更深’的理想根系构型具有更高的水分吸收效率<sup>[19]</sup>。有研究认为,更长的连接长度有利于根系在介质中伸展,增加根系在土层中的分布范围,从而提升根系的水分吸收效率<sup>[25]</sup>。本研究中,60 d 时,重度干旱实验组的平均连接长度显著大于对照组及中度干旱实验组,但 90 d 时,对照组连接长度有了显著的增加,这可能是由于长期的干旱胁迫抑制了根系后期的伸长。植物根系的分形维数反映了根系的发育情况,分形维数越小代表根系结构越简单反之则越复杂。因此,分形维数可准确的反映出逆境胁迫下植物根系结构的变化<sup>[23,25]</sup>。本研究中,30 d 时,三个实验组之间分形维数差异不显著,而 60 d 以后,分形维数随干旱胁迫的下降的趋势,说明随着干旱胁迫的加深,根系发育受到明显的限制。

### 3.3 干旱条件下杉木根系发育与地上部分生长的关系

植物的地上部分通常被认为是光合产物的“源”,而根系则是光合产物的“汇”。随着生长季气候的季节性改变,植物的生长中心也随即发生改变。另外,多数植物都具有异速生长的特性,这可能最终导致植物在不同的生长阶段遭受干旱胁迫时表现出不同的适应性策略<sup>[37-39]</sup>。本研究中,干旱条件下杉木根系中的 TNC 以及糖淀比在不同的生长阶段差异明显,说明在干旱初期植物体加强了光合产物在根部的汇集,提高根冠比,加大根系建筑成本。另外,短期的干旱胁迫使根系中糖淀比升高,则是通过改变光合产物的贮存形式来增加根系组织渗透势,提高根系的水分吸收效率。但当干旱胁迫程度以及干旱时间达到一定限度,根系中的可溶性糖和淀粉逐渐下降,而且糖淀比也显著降低,这归咎于长期高强度的干旱胁迫使植物体地上部分光合作用受到显著抑制,呼吸作用大于光合作用,导致光合产物大量分解<sup>[40-41]</sup>。

表 3 Pearson 相关性分析  
Table 3 Analysis of Pearson correlation

	RL	SA	RD	RV	FD	RT	LL	TI	Angle	RDW	SDW	R/T	SRL	TNC
RL	1													
SA	0.969**	1												
RD	-0.133**	0.112	1											
RV	0.881**	0.970**	0.345*	1										
FD	0.654**	0.696**	0.205	0.693**	1									
RT	0.816**	0.753**	-0.264	0.663**	0.371*	1								
LL	-0.396*	-0.443**	-0.192	-0.463**	-0.610**	-0.242	1							
TI	-0.325*	-0.282	0.159	-0.221	-0.22	-0.204	0.205	1						
Angle	0.595**	0.617**	0.129	0.608**	0.629**	0.467**	-0.412**	0.019	1					
RDW	0.858**	0.943**	0.33*	0.97**	0.666**	0.657**	-0.435**	-0.155	0.628**	1				
SDW	0.883**	0.94**	0.222	0.94**	0.645**	0.755**	-0.378*	-0.136	0.647**	0.974**	1			
R/T	-0.667**	-0.647**	0.062	-0.59**	-0.449**	-0.743**	0.126	-0.076	-0.573**	-0.656**	-0.788**	1		
SRL	0.036	-0.169	-0.837**	-0.357*	-0.225	0.099	0.165	-0.232	-0.215	-0.469**	-0.386**	0.18	1	
TNC	0.023	0.087	0.388*	0.147	0.251	-0.092	-0.476*	-0.025	-0.307	0.142	0.045	0.224	-0.315	1

注:\*\*表示相关性在  $P < 0.01$  水平上显著;\*表示相关性在  $P < 0.05$  水平上显著;RL:根长, root length;SA:根表面积, root surface area;RV:根体积, root volume;FD:分形维数, fractal dimension;RT:根尖数, root tip number;LL:平均连接长度, average link length;TI:根系拓扑系数, root topological index;Angle:根系分支角度, root average branch angle;RDW:根系干重, root dry weight;SDW:地上部分干重, shoot dry weight;R/T:根冠比, root top ratio;SRL:比根长, specific root length;TNC:非结构性碳水化合物含量, non-structural carbohydrate contents

通过分析各指标之间的相关性发现,根长、根表面积、根体积、根尖数、分形维数等指标与地上部分干重存在显著正相关( $P < 0.01$ )。说明根系在介质中的延伸显著影响着地上部分干物质的积累,地上部分光合产物的形成和转运也同时反馈到根系的生长和分形上。另外,杉木根系的分支角度也与地上部分生长存在显著正相关,说明干旱环境抑制了地上部分生长进而影响植物根系分支策略,形成“更深更陡”的根系构型,增加根系对水分的吸收效率<sup>[15,42]</sup>。

## 4 结论

在干旱胁迫下,杉木根系及地上部分生长受到了显著的抑制,且地上部分生长与根系生长及构型关系密切。在抵御干旱胁迫的过程中,杉木形成独特的适应性策略,即通过增加根部的光合产物积累以及改变糖淀粉比、提高根冠比、提升根系建成成本应对中度干旱胁迫;在面对长期高强度的干旱胁迫时,则通过增加连接长度、降低根系分支角度、增加比根长,使根系向更深土层处延伸,从而提高根系对水分的吸收效率。

## 参考文献(References):

- [ 1 ] Fensham R J, Fairfax R J. Drought-related tree death of savanna eucalypts: Species susceptibility, soil conditions and root architecture. *Journal of Vegetation Science*, 2007, 18(1): 71-80.
- [ 2 ] 补红英, 宋维周, 曹湊贵, 李萍. 节水抗旱稻早优 113 号的根系生长对土壤水分亏缺的响应. *中国农业科学*, 2017, 50(22): 4277-4289.
- [ 3 ] 郑艺, 张丽, 周宇, 张炳华. 1982—2012 年全球干旱区植被变化及驱动因子分析. *干旱区研究*, 2017, 34(1): 59-66.
- [ 4 ] Lloret F, Siscart D, Dalmases C. Canopy recovery after drought dieback in *holm-oak* Mediterranean forests of Catalonia (NE Spain). *Global Change Biology*, 2004, 10(12): 2092-2099.
- [ 5 ] Deak K, Malamy J E. Osmotic regulation of root system architecture. *The Plant Journal*, 2005, 43(1): 17-28.
- [ 6 ] Husakova E, Hochholdinger F, Soukup A. Lateral root development in the maize (*Zea mays*) lateral rootless 1 mutant. *Annals of Botany*, 2013, 112(2): 417-428.
- [ 7 ] 全文选, 丁贵杰. 干旱胁迫下马尾松幼苗针叶挥发性物质与内源激素的变化. *林业科学*, 2017, 53(4): 49-55.
- [ 8 ] Schachtman D P, Goodger J Q D. Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends in Plant Science*, 2008, 13(6): 281-287.
- [ 9 ] 张希吏, 王萍, 石磊, 杨静. 干旱胁迫对沙芥幼苗根系形态及抗氧化酶活性的影响. *干旱地区农业研究*, 2016, 34(3): 160-164.
- [ 10 ] Latt C R, Nair P K R, Kang B T. Reserve carbohydrate levels in the boles and structural roots of five multipurpose tree species in a seasonally dry tropical climate. *Forest Ecology and Management*, 2001, 146(1/3): 145-158.
- [ 11 ] 朱广龙, 邓荣华, 魏学智. 酸枣根系空间分布特征对自然干旱梯度生境的适应. *生态学报*, 2016, 36(6): 1539-1546.
- [ 12 ] 夏延国, 董芳宇, 吕爽, 王键铭, 井家林, 李景文. 极端干旱区胡杨细根的垂直分布和季节动态. *北京林业大学学报*, 2015, 37(7): 37-44.
- [ 13 ] 丁红, 张智猛, 戴良香, 慈敦伟, 秦斐斐, 马登超, 李美, 宋文武, 康涛. 干旱胁迫对花生生育中后期根系生长特征的影响. *中国生态农业学报*, 2013, 21(12): 1477-1483.
- [ 14 ] 丁红, 张智猛, 戴良香, 康涛, 慈敦伟, 宋文武. 干旱胁迫对花生根系生长发育和生理特性的影响. *应用生态学报*, 2013, 24(6): 1586-1592.
- [ 15 ] 单立山, 李毅, 任伟, 苏世平, 董秋莲, 耿东梅. 河西走廊中部两种荒漠植物根系构型特征. *应用生态学报*, 2013, 24(1): 25-31.
- [ 16 ] 马廷臣, 余蓉蓉, 陈荣军, 曾汉来, 张端品. PEG-6000 模拟干旱对水稻幼苗期根系的影响. *中国生态农业学报*, 2010, 18(6): 1206-1211.
- [ 17 ] 马富举, 李丹丹, 蔡剑, 姜东, 曹卫星, 戴廷波. 干旱胁迫对小麦幼苗根系生长和叶片光合作用的影响. *应用生态学报*, 2012, 23(3): 724-730.
- [ 18 ] 吕爽, 张现慧, 张楠, 夏延国, 井家林, 李景文. 胡杨幼苗根系生长与构型对土壤水分的响应. *西北植物学报*, 2015, 35(5): 1005-1012.
- [ 19 ] Lynch J P. Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Annals of Botany*, 2013, 112(2): 347-357.
- [ 20 ] Fitter A H, Stickland TR, Harvey ML, Wilson G W. Architectural analysis of plant root systems I. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytologist*, 1991, 118(3): 375-382.
- [ 21 ] Bouma T J, Nielsen K L, Van Hal J, Koutstaal B. Root system topology and diameter distribution of species from habitats differing in inundation frequency. *Functional Ecology*, 2001, 15(3): 360-369.
- [ 22 ] 杨小林, 张希明, 李义玲, 解婷婷, 王伟华. 塔克拉玛干沙漠腹地几种植物根系分形特征. *干旱区地理*, 2009, 32(2): 249-254.
- [ 23 ] 杨培岭, 任树梅, 罗远培. 分形曲线度量与根系形态的分形表征. *中国农业科学*, 1999, 32(1): 89-92.
- [ 24 ] Oppelt A L, Kurth W, Godbold D L. Topology, scaling relations and Leonardo's rule in root systems from African tree species. *Tree Physiology*, 2001, 21(2/3): 117-128.
- [ 25 ] 单立山, 李毅, 董秋莲, 耿东梅. 红砂根系构型对干旱的生态适应. *中国沙漠*, 2012, 32(5): 1283-1290.
- [ 26 ] Liu Y P, Yu D Y, Xun B, Sun Y, Hao R F. The potential effects of climate change on the distribution and productivity of *Cunninghamia lanceolata* in China. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2014, 186(1): 135-149.
- [ 27 ] 韦莉莉, 张小全, 侯振宏, 徐德应, 余雪标. 杉木苗木光合作用及其产物分配对水分胁迫的响应. *植物生态学报*, 2005, 29(3): 394-402.
- [ 28 ] 李树斌, 丁国昌, 曹光球, 林思祖, 郭伟志. 不同杉木无性系模拟胁迫下抗旱性综合评价. *福建农林大学学报: 自然科学版*, 2012, 41(5):

491-496.

- [29] 蔡海霞,吴福忠,杨万勤. 干旱胁迫对高山柳和沙棘幼苗光合生理特征的影响. 生态学报,2011,31(9):2430-2436.
- [30] Sales C R G,Ribeiro R V,Silveira J A G,Machado E C,Marcio M O,Lagôa A M M A. Superoxide dismutase and ascorbate peroxidase improve the recovery of photosynthesis in sugarcane plants subjected to water deficit and low substrate temperature. *Plant Physiology and Biochemistry*,2013,73:326-336.
- [31] 汪宝卿,姜瑶,解备涛,张海燕,董顺旭,段文学,王庆美,张立明. 2个不同耐旱性甘薯品种的苗期根系蛋白组差异分析. 核农学报,2017,31(2):232-240.
- [32] 张仁和,郑友军,马国胜,张兴华,路海东,史俊通,薛吉全. 干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响. 生态学报,2011,31(5):1303-1311.
- [33] Th  roux Rancourt G,  thier G,Pepin S. Threshold response of mesophyll CO<sub>2</sub> conductance to leaf hydraulics in highly transpiring hybrid poplar clones exposed to soil drying. *Journal of Experimental Botany*,2014,65(2):741-753.
- [34] 高小锋,王进鑫,张波,马惠芳,钟楠. 不同生长期干旱胁迫对刺槐幼树干物质分配的影响. 生态学杂志,2010,29(6):1103-1108.
- [35] 闫美芳,张新时,周广胜,江源. 不同树龄杨树人工林的根系呼吸季节动态. 生态学报,2010,30(13):3449-3456.
- [36] 朱凡,王光军,田大伦,闫文德,项文化. 杉木人工林去除根系土壤呼吸的季节变化及影响因子. 生态学报,2010,30(9):2499-2506.
- [37] 谷艳芳,丁圣彦,高志英,邢倩. 干旱胁迫下冬小麦光合产物分配格局及其与产量的关系. 生态学报,2010,30(5):1167-1173.
- [38] 于丽敏,王传宽,王兴昌. 三种温带树种非结构性碳水化合物的分配. 植物生态学报,2011,35(12):1245-1255.
- [39] 郑云普,王贺新,娄鑫,杨庆朋,徐明. 木本植物非结构性碳水化合物变化及其影响因子研究进展. 应用生态学报,2014,25(4):1188-1196.
- [40] Estiarte M,Pe  uelas J. Excess carbon: the relationship with phenotypical plasticity in storage and defense functions of plants. *Orsis Organismes I Sistemes Revista De Bot  nica Zoologia I Ecologia*,1999,14:159-203.
- [41] Sala A,Piper F,Hoch G. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *The New Phytologist*,2010,186(2):274-281.
- [42] 杨再强,邱译萱,刘朝霞,陈艳秋,谭文. 土壤水分胁迫对设施番茄根系及地上部生长的影响. 生态学报,2016,36(3):748-757.