

DOI: 10.5846/stxb202108202318

张晓龙, 邓童, 刘学森, 郑玲娜, 于超, 罗乐. 单叶蔷薇幼苗根系对不同潜水埋深的适应机制. 生态学报, 2022, 42(15): 6137-6149.

Zhang X L, Deng T, Liu X S, Zheng L N, Yu C, Luo L. Adaptability mechanism of *Rosa persica* seedlings root in different groundwater levels. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(15): 6137-6149.

单叶蔷薇幼苗根系对不同潜水埋深的适应机制

张晓龙^{1,2,3,4,5}, 邓童^{1,2,3,4,5}, 刘学森^{1,2,3,4,5}, 郑玲娜^{1,2,3,4,5}, 于超^{1,2,3,4,5,6}, 罗乐^{1,2,3,4,5,6,*}

1 北京林业大学园林学院, 北京 100083

2 城乡生态环境北京实验室, 北京 100083

3 花卉种质创新与分子育种北京市重点实验室, 北京 100083

4 教育部园林环境工程研究中心, 北京 100083

5 林木花卉遗传育种教育部重点实验室, 北京 100083

6 国家花卉工程技术研究中心, 北京 100083

摘要:地下水是影响西北地区植被分布、生长和群落演替的重要因子,通过人工装置模拟 30 cm(D30)、40 cm(D40)、50 cm(D50)、60 cm(D60)、70 cm(D70)5 个潜水梯度,从生长发育、根系形态、拓扑结构与分形维数以及表型可塑性四个方面来分析不同潜水埋深对单叶蔷薇幼苗的影响,力求揭示单叶蔷薇幼苗对不同水分环境的适应性策略,这将对今后开展单叶蔷薇植被恢复和保育工作具有重要价值。研究表明:(1)单叶蔷薇幼苗可通过增加扎根深度、总根长、根表面积、根体积、根尖数量、分支数量、地上干物质和根系干物质来应对不同潜水埋深带来的干旱胁迫,D50、D60、D70 和 CK 处理下的幼苗还可以通过提高根冠比来适应更长久的干旱环境。(2)不同潜水埋深处理下,单叶蔷薇幼苗根系的拓扑指数基本保持在 0.8—0.9 之间,说明该根系属于典型的人字形分支模式,受环境影响较小。其中,短而细的密集细根(0—2 mm)构成了单叶蔷薇幼苗根系的主体。从资源分配的角度来看,该种拓扑结构相对简单、内部竞争较小、碳消耗少,有利于根系扩大土壤资源获取效率,从而保障植株生长发育的物质供需平衡,这是单叶蔷薇对环境胁迫的适应性策略。(3)适度的干旱,如 50—70 cm 的潜水埋深,可以促进单叶蔷薇幼苗扎根深度;而在较浅的潜水埋深(30—40 cm)环境中,单叶蔷薇幼苗能快速解除干旱,转向地上器官的生长发育,同时它通过降低垂直根系长度、增加分支和根尖数量来获取更多氧气和适应水分充足的新环境,到第 75 天时生长旺盛,在株高、总根长、根表面积、根体积、根尖数量、分支数量、地上干物质、根系干物质、根组织密度和分形维数 10 个指标上与 CK 组具有显著差异,说明单叶蔷薇幼苗对水分充足和严重干旱的极端环境均有较好的适应能力,表型可塑性强。

关键词:单叶蔷薇;潜水埋深;根系构型特征;适应性;表型可塑性

Adaptability mechanism of *Rosa persica* seedlings root in different groundwater levels

ZHANG Xiaolong^{1,2,3,4,5}, DENG Tong^{1,2,3,4,5}, LIU Xuesen^{1,2,3,4,5}, ZHENG Lingna^{1,2,3,4,5}, YU Chao^{1,2,3,4,5,6}, LUO Le^{1,2,3,4,5,6,*}

1 School of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Beijing Laboratory of Urban and Rural Ecological Environment, Beijing 100083, China

3 Beijing Key Laboratory of Ornamental Plants Germplasm Innovation and Molecular Breeding, Beijing 100083, China

4 Engineering Research Center of Landscape Environment of Ministry of Education, Beijing 100083, China

5 Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants of Ministry of Education, Beijing 100083, China

6 National Engineering Research Center for Floriculture, Beijing 100083, China

基金项目:国家自然科学基金面上项目(32071820);国家重点研发计划课题(2019YFD1001001)

收稿日期:2021-08-20; **网络出版日期:**2022-04-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: luolebjfu@163.com

Abstract: Groundwater is an important factor affecting vegetation distribution, growth and community succession in northwest China. By simulating 5 groundwater levels of 30 cm (D30), 40 cm (D40), 50 cm (D50), 60 cm (D60) and 70 cm (D70), this study analyzed the influence of groundwater levels on *Rosa persica* seedlings from the growth and development, root morphology, topology index and the fractal dimension and phenotypic plasticity, tried to reveal the adaptive strategies of *R. persica* seedlings to different water environment, which would be of great value for carrying out its vegetation restoration and conservation work in the future. The results showed that: (1) *R. persica* seedlings could deal with drought stress from different groundwater levels by increasing the root depth, the total root length, root surface area, root volume, root tip number, branch number, above-ground biomass and root biomass. The seedlings under D50, D60, D70 and CK treatments could also improve the root-shoot ratio to adapt to more long-term drought environment. (2) The topological index of root of *R. persica* seedlings basically kept between 0.8 and 0.9 under different treatments of groundwater levels, indicating that its root belonged to a typical herringbone branching pattern and was less affected by the environment. Especially, short and dense fine roots (0—2 mm) constituted the main root system of *R. persica* seedlings. From the perspective of resource allocation, this kind of topology index was relatively simple, less internal competition and less carbon consumption, which was conducive to the root system to improve the efficiency of soil resource acquisition, so as to ensure the plant growth and development of resource supply and demand balance. It was an adaptive strategy of *R. persica* to environmental stress. (3) Moderate drought, such as 50—70 cm, could promote the root depth of *R. persica* seedlings, while in the shallow environment (30—40 cm), it could quickly relieve drought, and turn to the growth and development of above-ground organs. Meanwhile, it got more oxygen and adapted to new watery environment by reducing vertical root length, increasing the branch and root tip number. It thrived on the 75th day, and had significant difference in 10 indicators with CK group, including plant height, total root length, root surface area, root volume, root tip number, branch number, above-ground biomass, root biomass, root tissue density and fractal dimension, which demonstrated that *R. persica* seedlings had good adaptability and phenotypic plasticity to extreme environment, whether enough moisture or severe drought.

Key Words: *Rosa persica*; groundwater level; characteristics of root architecture; adaptability; phenotypic plasticity

根系是植物在适应陆地生活中逐渐进化形成的器官^[1],具有固定植株、吸收水分养分以及合成和贮藏营养物质、激素并向地上部分输送的功能^[2]。根系的生长状况与分布特征可以反映土壤中物质能量的吸收利用程度^[3],体现不同地理环境下植物的生态适应对策^[4]。根系形态、拓扑结构、生长速度、生长角度和扭曲程度等特征都属于根系构型研究的范畴^[5]。有研究表明,不同植物根系在异质环境下的适应性表现不一,如沙柳(*Salix psammophila*)作为深根系植物,但既可利用浅层土壤水又能吸取地下水,而乌柳(*Salix cheilophila*)、柠条(*Caragana korshinskii*)等浅根系植物,根冠比小,主要水源是降水形成的浅层土壤水^[6]。疏叶骆驼刺(*Alhagi gagnabin*)可以通过增加垂直根系长度、扩大根冠比来应对深层潜水带来的干旱胁迫^[7]。面对高中低水位时,怪柳(*Tamarix chinensis*)根系拓扑结构由叉状分支向人字形分支模式过渡,表明其具有良好的环境适应性和可塑性^[8]。因此,开展不同潜水埋深条件下植物根系构型研究,对于理解植物在不同生境中的资源配置机制和生态适应性策略具有重要意义。

目前,限制我国西北干旱、半干旱地区植物生长发育的主要因子为水分,在降水稀缺的干旱区自然生态系统中,地下水的时空分布又将直接或间接影响生态系统过程、植物群落组成及植物用水策略^[9—10]。虽然近60年来西北地区气候暖湿化明显^[11],但年极端高温事件发生频次亦为增加趋势^[12],且未来气候变化具有暖干化的潜在特点^[13],所以,无论当前还是未来,地下水对西北植被的生存都具有重要意义。

单叶蔷薇(*Rosa persica*),亦称为小檠叶蔷薇(*Rosa berberifolia*,异名),是蔷薇科(Rosaceae)蔷薇属(*Rosa* L.)多年生落叶丛生灌木,在我国主要分布在新疆西北部地区,以建群种的形式生长于海拔120—950 m的山坡、荒地或路旁等干旱地带的灌丛群落中,具有抗寒、抗旱、耐盐碱、根系发达等优点^[14],是用于防风固沙、防

止水土流失和控制荒漠化的优良植物。近年由于北疆地区开垦农田、扩建道路、兴修水渠等人为活动,单叶蔷薇生境急剧恶化,种群面积和数量迅速减少,若不进行及时保育,则该物种濒危风险将进一步加大^[15]。作为国家二级保护植物,目前单叶蔷薇的研究主要集中在地上器官形态学^[16—18]、生境调查与群落特征^[19—21]、分类学^[22]、孢粉学^[23]以及生物学特性^[24]等方面,根系研究探讨较少,特别是异质性环境下根系构型的适应性机制尚不明晰;在野外,成年植株地下直根可达 170 cm 以上,且直根上有大量的地下茎,并靠地下茎进行无性繁殖,这种形态发育特征有利于其在干旱条件下充分利用土壤水分进行生长^[15,18]。因此,本研究以单叶蔷薇幼苗为试验材料,目的是对比不同潜水平埋深条件下单叶蔷薇幼苗生长发育、根系形态、拓扑结构与分形维数以及表型可塑性的变化,初步阐明其根系的生长适应性策略。研究结果可补充单叶蔷薇根系生态学研究,对该物种的繁育也具有一定指导作用,亦可为今后单叶蔷薇植被生态修复、抗逆性研究提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 试验设计

试验以一年生单叶蔷薇播种苗为材料,种子采自新疆野外,选取健康饱满的种子进行层积催芽。2021 年 1 月 15 日播种,4 月 1 日开始设置不同的潜水平埋深进行试验。

试验容器为直径 16 cm 的 PVC 管,对照组为 70 cm 高的种植土柱;结合前期预试验情况和参照胡杨幼苗等试验设置^[8,25],本试验组设置 5 个不同的种植土柱高度:30、40、50、60、70 cm,底部均设高度为 10 cm 潜水平层,即为 5 个不同潜水平埋深梯度,供试土壤(河沙:田园土:草炭土:珍珠岩:石子为 2:6:2:1:1)与潜水平层之间采用石子、带孔塑料板隔离(图 1)。处理编号依次为 CK、D30、D40、D50、D60、D70。5 个取样时间:第 15、30、45、60、75 天,每个处理 6 株幼苗,共 180 株单叶蔷薇幼苗。

试验于北京林业大学小汤山基地的塑料大棚中进行,整个试验期间不对单叶蔷薇幼苗进行施肥、灌溉,每 7 天定时补充潜水平层。

1.2 测定方法

分别于试验开始后的第 15、30、45、60 天和第 75 天进行破坏性取样,每个处理选取 6 株生长程度相近的健康个体作为样株,用于试验分析。取样前用卷尺进行株高测定。取样后,用水洗净根系,将植株从基部剪开,向塑料盘中倒入少许蒸馏水并将根系平铺在塑料盘中,用镊子调整根系位置避免交叉重叠,使用台式扫描仪(ScanMaker I800 Plus)进行扫描(分辨率 600 dpi),后用根系分析系统(RhizoVision Explorer 2.0.2)处理扫描的图片,获得根系总长度、根表面积、根体积、根系内部连接数量等相关指标。分析完毕后用蒸馏水洗净根系,用滤纸吸干水分,将地上部分与根系分别放入烘箱 105 ℃ 下杀青 15 min,再于 65—75 ℃ 下烘干至恒重,用天平称量其干重。从以下四个层次分析相关指标:

(1)生长发育:株高、扎根深度、垂直根系生长速率、地上干物质、根系干物质、根冠比、根尖数量;(2)根系形态:总根长、根表面积、根体积、分支数量、比根长、比根表面积、根组织密度、分支密度,本研究以直径级别进一步划分细根($d < 2.0$ mm):0—0.50 mm(G1)、0.50—1.00 mm(G2)、1.00—2.00 mm(G3)^[26],探究不同径级根系之间的关系;(3)拓扑结构与分形维数:拓扑指数、分形维数;(4)可塑性分析:表型可塑性指数。

其中,比根长=总根长/根系干重;比根表面积=根表面积/根系干重;根组织密度=根系干重/根体积;分

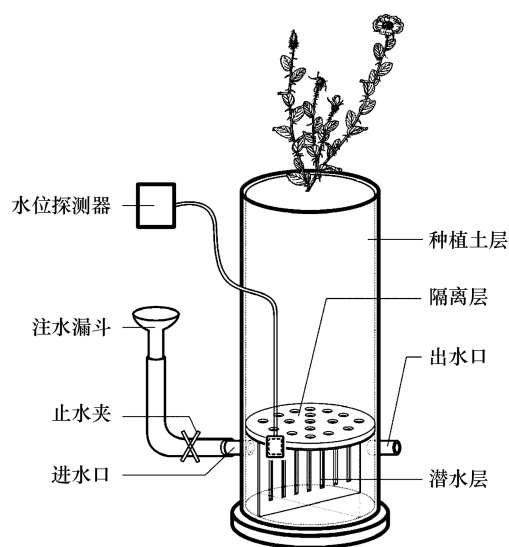


图 1 试验装置示意图

Fig.1 Schematic diagram of experiment device

支密度=分支数量/总根长;拓扑指数 $Ti=\lg A/\lg M$, Ti 值越接近于 1,根系越接近人字形分支模式, Ti 值越接近于 0.5,根系越接近叉状分支模式;表型可塑性指数=(性状的最大值-性状的最小值)/性状的最大值,范围为 0—1,值越大表示表型可塑性越大。

1.3 数据处理

利用 Microsoft Office Excel 2021 整理数据,IBM SPSS Statistics 25.0 进行单因素(ANOVA)分析,邓肯法(Duncan)分析显著性($P<0.05$),使用 Origin 2021 绘图,各图中的数值均为平均值±标准误差。

2 结果与分析

2.1 不同潜水埋深对单叶蔷薇幼苗生长发育的影响

随着时间变化,不同潜水埋深对单叶蔷薇幼苗株高、扎根深度、根尖数量、地上干物质、根系干物质、根冠比的影响日益显著(图 2),对垂直根系生长速率影响不显著(表 1)。所有处理下的幼苗株高整体上均呈上升趋势,其中 D30、D40 处理下的单叶蔷薇幼苗株高增长尤为明显,至第 75 天时,两组较 CK 分别增长 86.78%、75.05%,D50、D60、D70 组株高较 CK 变化不显著。对于扎根深度,相比第 60 天时,D30 处理在第 75 天时下降 13.00%,而其他处理下的单叶蔷薇幼苗根系在整个生长季内均表现出不同程度的增长,D30、D40、D50 处理下的扎根深度分别在第 45、60、75 天时穿过隔离层到达潜土层;相比 CK,扎根深度增幅最大出现在第 75 天时的 D50 处理组(111.00%)。第 75 天时 D30 处理下扎根深度相对下降,该处理在 S5 阶段内垂直根系生长速率表现出负增长(4.59 mm/d);相比 CK,试验组所有的垂直根系生长速率在 S1、S2 阶段内差异显著,在 S3、S4、S5 阶段内不显著;CK、D30、D40、D50、D60、D70 垂直根系生长速率分别在 S2、S4、S2、S5、S2、S5 阶段内达到最大值,依次为 5.55、14.30、10.17、10.42、11.47、8.12 mm/d(表 1)。

表 1 不同阶段单叶蔷薇幼苗垂直根系生长速率/(mm/d)

Table 1 Growth rate of vertical root in different stages of *Rosa persica* seedlings

潜水埋深 Groundwater level/cm	处理时间 Treatment Time/d				
	S1	S2	S3	S4	S5
CK	1.58±0.19bc	5.55±1.25bc	3.07±1.92a	1.37±0.81a	1.88±3.32a
D30	1.02±0.07c	10.23±1.02ab	4.43±2.22a	14.30±3.74a	-4.59±4.45a
D40	1.32±0.17bc	10.17±2.14ab	6.58±3.19a	4.65±3.29a	6.48±4.31a
D50	2.45±0.24a	0.97±2.52c	9.54±2.84a	5.21±6.72a	10.42±9.81a
D60	1.51±0.22bc	11.47±1.23a	6.36±1.54a	0.56±4.07a	5.48±5.10a
D70	1.73±0.15b	4.82±1.17c	8.11±1.56a	0.71±1.66a	8.12±4.70a

S,阶段 Stage;S1,1月15号至4月15号,计90 d From January 15th to April 15th, a total of 90 days;S2、S3、S4、S5,均为相邻的两次采样时间之差,计15 d Differences between two adjacent sampling time, 15 days for each stage;CK,对照组 Control check;D30、D40、D50、D60、D70,均为试验组,潜水埋深依次是30、40、50、60、70 cm Experimental groups, and groundwater depths were 30, 40, 50, 60 and 70 cm orderly

就地上干物质、根系干物质而言,整个生长季内不同处理下两项指标均呈增长趋势,显著差异性出现在试验中后期(图 2)。第 45 天时,仅 D40 组地上干物质量(0.0703 g)较 CK(0.0392 g)差异显著;D40、D50、D60、D70 组的根系干物质量依次为 0.0217 g、0.0244 g、0.0268 g、0.0230 g,较 CK(0.0086 g)差异显著,D30(0.0170 g)与 CK 之间差异不显著。第 60 天时,仅 D30、D60 两组的地上干物质量(0.1766 g、0.1422 g)、根系干物质量(0.0605 g、0.0641 g)较 CK(0.0326 g、0.0165 g)差异显著。第 75 天时,D30、D40、D60 组的地上干物质量依次为 0.4397、0.1966、0.2128 g,较 CK(0.0639 g)差异显著,其他处理与 CK 之间差异不显著,根系干物质量仅有 D30、D60 两个处理较 CK(0.0269 g)差异性显著,为 0.1547、0.1162 g。此外,相较 CK,单叶蔷薇幼苗地上干物质、根系干物质同是在第 75 天时的 D30 处理下增幅最大,为 588.11%、475.46%;整个生长季内,CK 处理下单叶蔷薇幼苗地上干物质、根系干物质分别增长 315.58%、375.81%,D30 处理下分别增长 1940.52%、1641.53%,D40 处理下分别增长 747.82%、564.67%,D50 处理下分别增长 640.08%、757.26%,D60 处理下分别增长 937.80%、1288.79%,D70 处理下分别增长 244.35%、409.20%,表明 D30 处理有利于单叶蔷薇幼苗的生

长,同时也证明单叶蔷薇幼苗具有极强的抗旱能力,在完全干旱的条件下仍能继续生长。

不同潜水平深对单叶蔷薇幼苗根冠比的显著性影响仅出现在第 45 天和第 60 天(图 2)。第 45 天时, D30、D50、D60 和 D70 处理下的根冠比较 CK 差异性显著,分别增加 115.38%、81.40%、81.83%、66.80%;第 60 天时,仅有 D40 处理下的根冠比与 CK 存在显著性差异,下降 47.81%。整体而言,D40 处理下的单叶蔷薇幼苗根冠比为 W 型变化趋势,D30、D50、D60 和 D70 均为“先升后降再升”的 N 型趋势,而 CK 呈“先降后增再降”趋势。

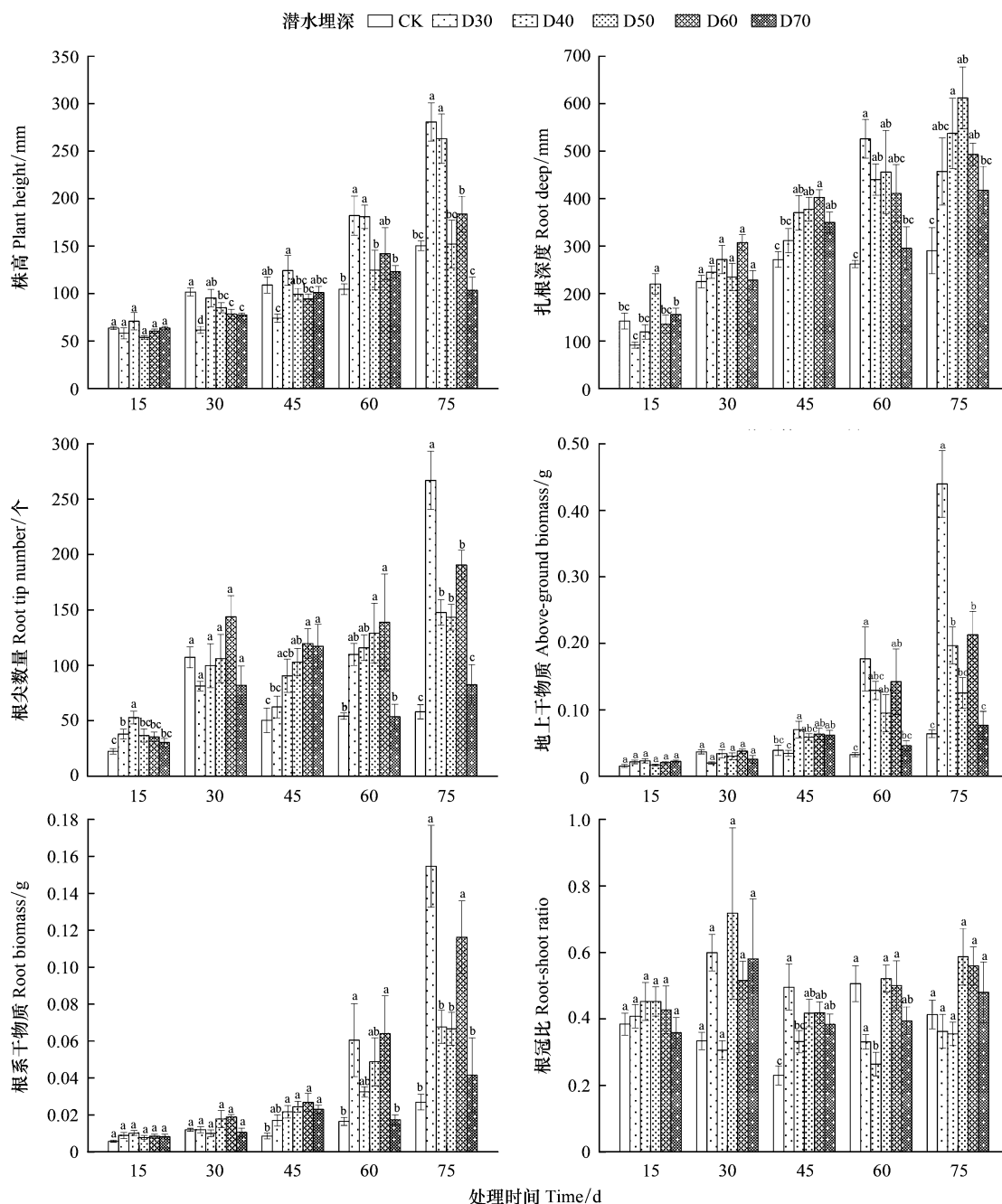


图 2 单叶蔷薇幼苗生长指标对不同潜水平深的响应

Fig.2 Response of growth indexes of *Rosa persica* seedlings to different groundwater levels

图中不同小写字母表示不同组之间差异显著 ($P < 0.05$)

第 15 天时, D30、D40 处理下的单叶蔷薇幼苗根尖数量较 CK 存在显著性差异; 第 45 天时, D50、D60、D70 组与 CK 存在显著性差异; 第 60 天时, D50 和 D60 组较 CK、D70 存在显著性差异; 第 75 天时, D30、D40、D50、D60 处理下的根尖数量与 CK 处理存在显著性差异, D70 与 CK 之间无显著性差异。整个生长季内, 试验组和对照组处理下的单叶蔷薇幼苗根尖数量均表现出“先升后降再上升”的趋势, CK 处理下的根尖数量从 22.33 增至 58.00 个, D30 从 37.83 增至 267.00 个, D40 从 52.83 增至 147.69 个, D50 从 36.50 增至 143.36 个, D60 从 35.33 增至 190.55 个, D70 从 30.17 增至 82.36 个。

2.2 不同潜水埋深对单叶蔷薇幼苗根系形态的影响

不同潜水埋深对单叶蔷薇幼苗总根长、根表面积、根体积和分支数量均有显著性影响, 且时间越久, 不同处理之间的差异愈加明显。第 75 天时, D30 组在总根长、根表面积、根体积和分支数量与其他处理均为显著差异, 四项指标较 CK 分别增长 3.94、5.93、10.36、4.57 倍, 是所有处理中增幅最大的一组试验处理; D40、D50 和 D60 处理下的四项指标均显著高于 CK; 而 D70 与 CK 之间差异不显著。整个生长季内, CK 处理下的幼苗在总根长、根表面积、根体积上始终保持“先升后降再上升”的 N 型变化趋势, 而 D70 处理下的幼苗在这三个指标上始终保持“先降后再升再降再升”的 W 型趋势; 在分支数量这一指标上, CK 和 D70 处理均为 N 型趋势 (图 3)。不同潜水埋深对单叶蔷薇幼苗比根表面积无显著影响 (图 3)。第 60 天时 D30 组的比根长与 D50、D60 存在显著差异, 第 75 天时 D70 组比根长与 D30、D60 存在显著差异。第 45 天的 D30、D60 组, 第 60 天的 D30、D40 组均在根组织密度上与 CK 有显著差异; 第 75 天时, D30、D40、D50 和 D60 组与 CK 之间均存在显著差异。对于分支密度, 仅第 60 天时的 D50、D60 与 D30、D70 之间存在显著差异。不同处理下单叶蔷薇幼苗的比根长、比根表面积总体上呈下降趋势, 而比根体积、分支密度为增长态势。

与整个植株的总根长、根表面积、根体积相比, 单叶蔷薇幼苗各径级细根三项指标所占比例均随潜水埋深的变化而发生改变 (图 4)。试验期内, 幼苗 G1 级细根总根长占植株总根长的比例均呈整体上升趋势, D70 增幅最大 (29.51%), CK 紧随其后 (26.45%), 而 G2+G3 级细根总根长所占比例均呈下降趋势。针对根表面积占比、根体积占比, G1 级细根在不同潜水埋深影响下表现出不同趋势, 基本可以分为两类: D70、CK 处理下的 G1 级细根表面积占比分别增长了 12.49%、7.96%, 根体积占比分别增长了 20.94%、13.04%, 而其他处理在两项指标上均为负增长, 其中 D30 组的 G1 级细根表面积占比、根体积占比均是最大降幅 (8.29%、16.25%)。由于本试验中的幼苗粗根 ($d \geq 2$ mm) 数量较少, 试验苗根系主要由细根 ($d < 2$ mm) 构成, 所以在进一步分级的情況下 G1 与 G2+G3 级根系在上述指标上表现出相反的变化趋势。

2.3 不同潜水埋深对单叶蔷薇幼苗根系拓扑结构和分形维数的影响

如图 5 所示, 试验中后期的单叶蔷薇幼苗根系在拓扑结构和分形维数上存在显著差异。D30 处理下的拓扑指数从 0.85 (第 15 天时) 下降至 0.81 (第 75 天时), CK 组降幅 0.03, 其他处理下的拓扑指数基本保持稳定。整体上不同处理下的拓扑指数保持在 0.8—0.9 之间, 接近 1, 说明单叶蔷薇幼苗根系属于典型的人字形分支模式, 受环境影响小。单叶蔷薇幼苗分形维数经历了“先增后降再增”的趋势, 相比第 15 天, 第 75 天时的 CK 和 D70 处理下分形维数分别下降了 0.03、0.04, 而其他四个处理均是微增, 整体上分形维数保持在 1.25—1.45 之间, D30 与 CK、D70 之间差异显著。

2.4 不同潜水埋深对单叶蔷薇幼苗表型可塑性的影响

由图 6 可知, CK 组单叶蔷薇幼苗在总根长 (0.212)、根表面积 (0.333)、根体积 (0.364) 上可塑性指数未超过 0.5, 说明该组幼苗在三项指标上可塑性相对较低; D30 至 D70 五组幼苗在根冠比上均保持较低可塑性; D70 组的株高 (0.483)、D50 组的总根长 (0.483) 可塑性指数也均低于 0.5; D30 组表型可塑性最为突出, 在除根冠比外的 9 项指标上均处于 0.79—0.96 之间。

3 讨论

3.1 单叶蔷薇幼苗生长发育对潜水埋深的响应

植物表型特征与水分变化有着密切关系, 潜水埋深可以通过影响土壤水分进而影响根系发育与形态特

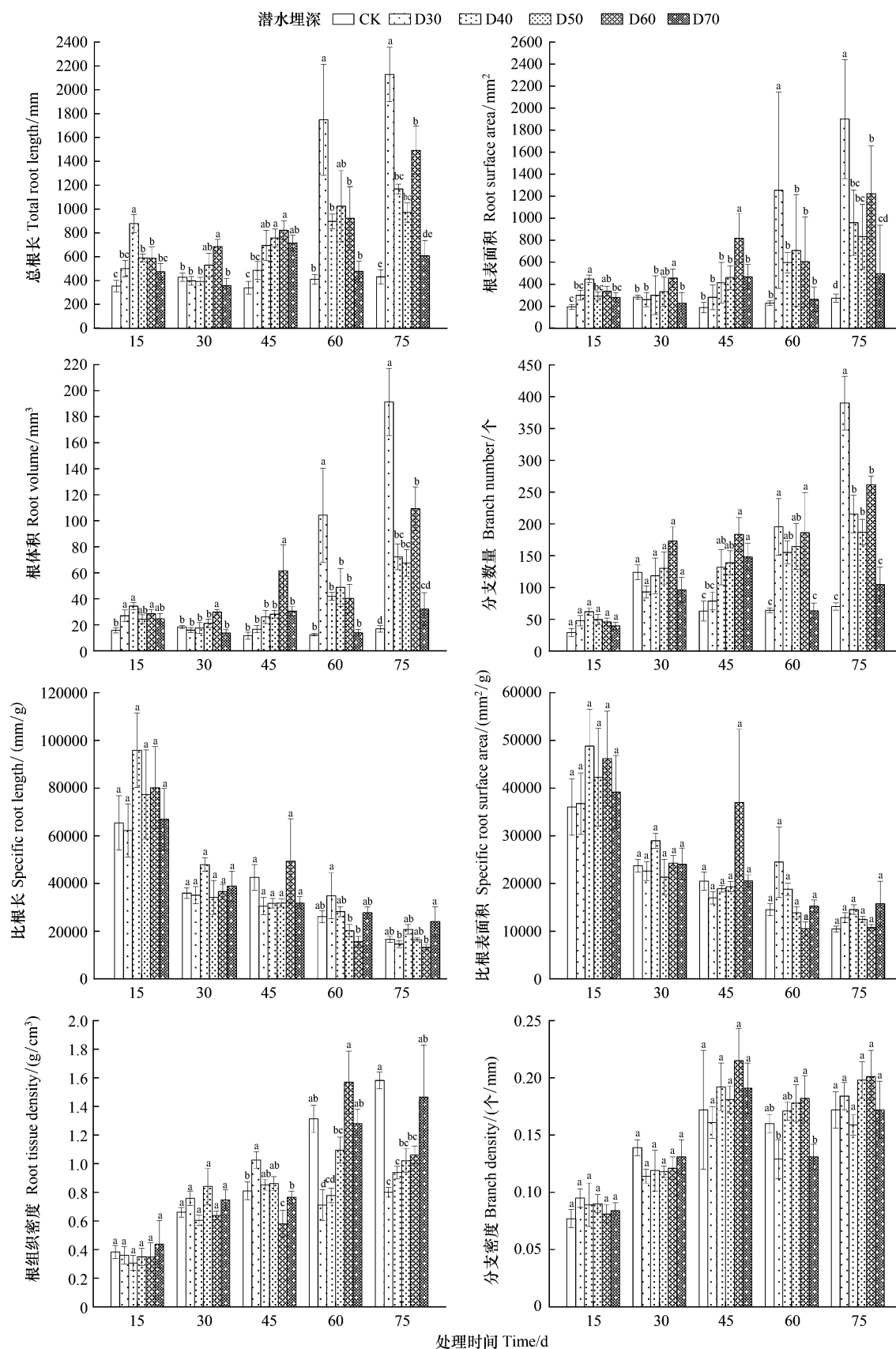


图3 单叶蔷薇幼苗根系形态指标对不同潜水埋深的响应

Fig.3 Response of root morphological indexes of *Rosa persica* seedlings to different groundwater levels图中不同小写字母表示不同组之间差异显著 ($P < 0.05$)

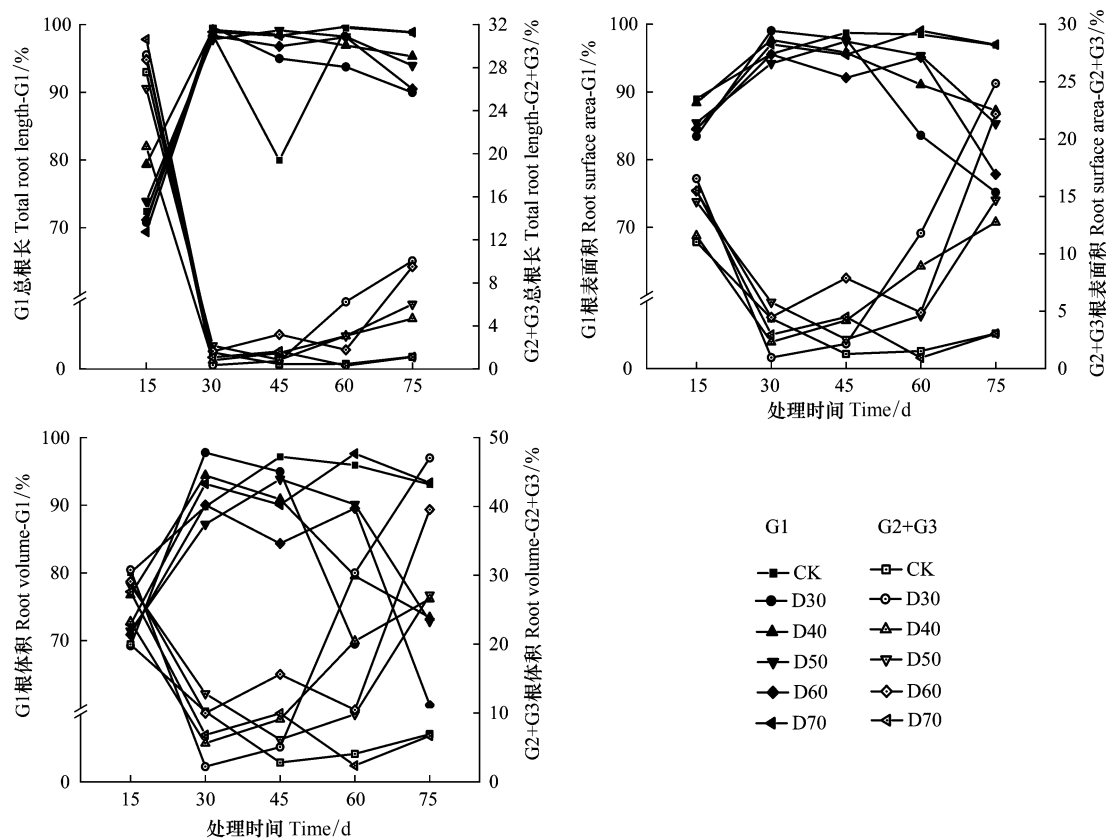


图4 不同潜水埋深下单叶蔷薇幼苗不同径级根系性状所占比例变化

Fig.4 Changes in the proportion of root traits of different diameter classes in *Rosa persica* seedlings under different groundwater levels

CK, 对照组 Control check; D30、D40、D50、D60、D70, 均为试验组, 潜水埋深依次是 30、40、50、60、70 cm; 图中不同小写字母表示不同组之间差异显著 ($P < 0.05$)

征^[27]。本试验中发现, 在不同潜水埋深条件下, 株高、扎根深度、根尖数量和分支数量对潜水埋深响应具有一定规律, 相比 CK 组根系指标差异显著, 进一步证实水分对单叶蔷薇幼苗根系影响很大。D30、D40 处理下的单叶蔷薇幼苗根系分别能够在 45、60 d 内到达潜土层解除干旱胁迫, 进而转向全面的生长阶段, 植株长势旺盛, 叶面积更大, 主茎上甚至萌发出侧枝 (图 7), 而新生侧根能在水中生长, 表现出与干旱胁迫下不同的新特点: 顶部新生侧根变长变直, 基部根系的木质化得以推进 (图 8)。对于 D30 组幼苗在 S5 阶段垂直根系生长速率为负增长的现象, 很可能是充足的水分使得其面临着新的胁迫, 即水涝胁迫, 该组容器深度 10 cm 处的土壤含水率已高达 15.80%, 所以幼苗很有可能通过降低垂直根系长度、增加分支和根尖数量来获取更多氧气以适应新的环境。这点与王丽娟^[25]、李强等^[28]的研究发现一致: 持续淹没造成土壤含氧量降低, 最终抑制了胡杨 (*Populus euphratica*) 幼苗根系的生长; 盛晋华等^[29]采用全根挖掘法发现, 中龄与成龄的梭梭 (*Haloxylon ammodendron*) 根系距地下水位 50 cm 处时通过毛细管和地下水相连接, 土壤含水率分别为 4.03% 和 4.59%, 由于根不再下扎而是转向水平方向延伸生长, 故推测 4%—5% 左右土壤含水量会对梭梭根系生长产生明显的抑制作用。

第 75 天时 CK、D70 组幼苗在株高等 18 个指标中差异均不显著, 但是二者之间又有所区别: CK 组不设潜土层, 所以幼苗面临着严重且持久的干旱胁迫, 而 D70 组设有潜土层, 一方面土壤本身通过毛细现象可以向表层土运输水分^[30], 另一方面幼苗增加扎根深度、根尖和分支数量, 利用根尖的根毛区来吸收水分^[31], 所以 D70 组在总根长、根表面积、根体积等指标上始终高于 CK。这进一步说明适度的干旱可以促进单叶蔷薇幼苗

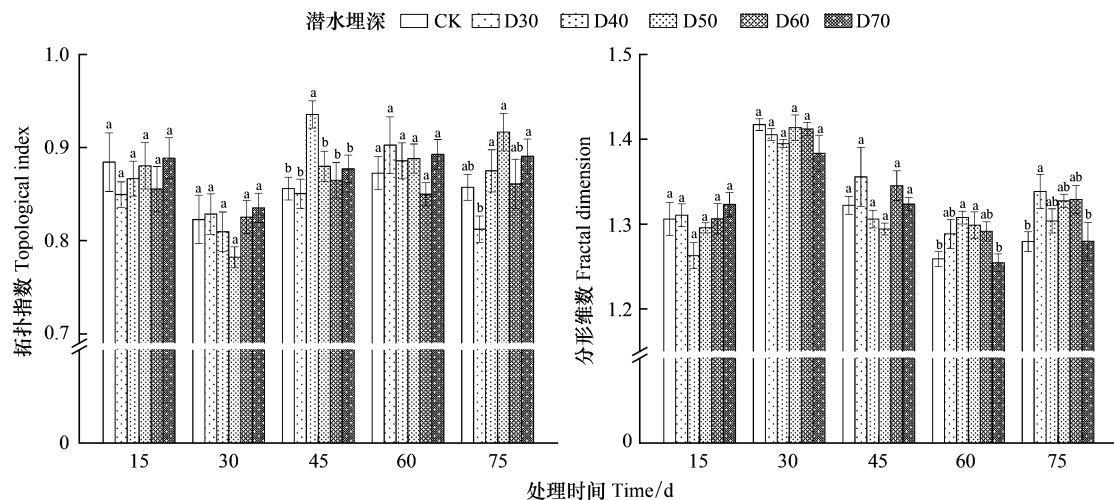


图5 不同潜水埋深下单叶蔷薇幼苗拓扑指数和分形维数的变化

Fig.5 Changes in topological index and fractal dimension in *Rosa persica* seedlings under different groundwater levels

图中不同小写字母表示不同组之间差异显著 ($P < 0.05$)

根系的生长,从而使植株表现出较强的抵抗能力^[32-33]。

抗旱性的形成是植物形态结构和生理生态功能对干旱环境适应的结果^[34]。当受到干旱胁迫时,植物通常会降低生长速率来减少对水分的消耗,同时将更多的光合产物分配到根系以增强自身竞争能力,提高获取土壤水分的能力,从而达到投资收益率最大化^[35]。试验组和对照组的单叶蔷薇幼苗一方面调整根系形态,即增加总根长、根表面积、根体积和分支数量,另一方面通过提升根系干物质质量来应对干旱,使得根系支撑、分布范围和单位根系所占的土壤空间不断扩大,可以更有效地利用土壤中的水分,符合生物量分配理论。从整体来看,D50、D60、D70和CK可以通过增加根冠比应对干旱,而D30、D40的根冠比经历了先升高后下降的过程,说明干旱胁迫最终得以解除,已不再需要过多地投入在根系干物质上,进而转向地上器官的生长,这都表明了单叶蔷薇幼苗对水分胁迫响应的敏感性和整体性,可以灵活调节生物量分配模式来更好的适应异质性环境。

3.2 单叶蔷薇幼苗根系形态对潜水埋深的响应

比根长和比根面积是指示根系功能的重要指标,可综合反映植物吸收资源的能力与生态适应性^[36],值越大表明投入相同的成本会产生更高的养分利用效率^[37-38],裸果木(*Gymnocarpus przewalskii*)^[39]、枫香(*Liquidambar formosana*)^[40]、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)^[52]等即是通过增加比根长和比根面积来应对干旱胁迫。但也有些研究指出:当土壤水分缺乏时,植物根系组织密度增大,导致比根长、比根表面积会减小^[41]。本研究中,单叶蔷薇幼苗在比根长、比根面积两个指标上随胁迫时间呈整体下降,根组织密度、分支密度增大,这与李金航等^[26]研究结果一致,杨洁等^[42]认为这可能是试验处理和水分梯度不同导致的结果,Zhou等^[43]认为这是植物在干旱胁迫下保存水分的策略之一,还有待深入探究。

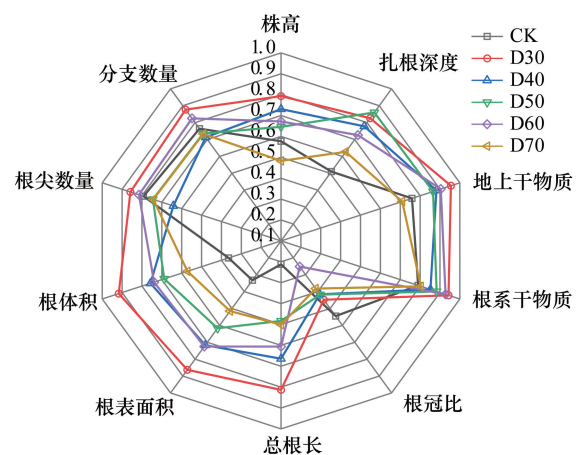


图6 不同潜水埋深下单叶蔷薇幼苗的表型可塑性

Fig. 6 Phenotypic plasticity of *Rosa persica* seedlings under different groundwater levels

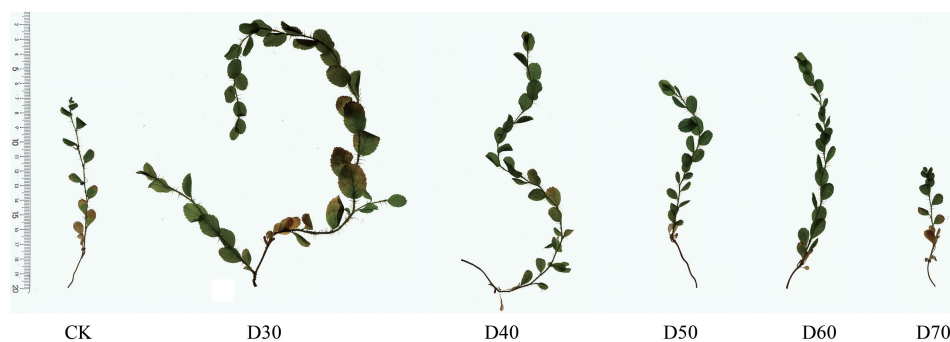


图7 第75天时单叶蔷薇幼苗地上部分对比

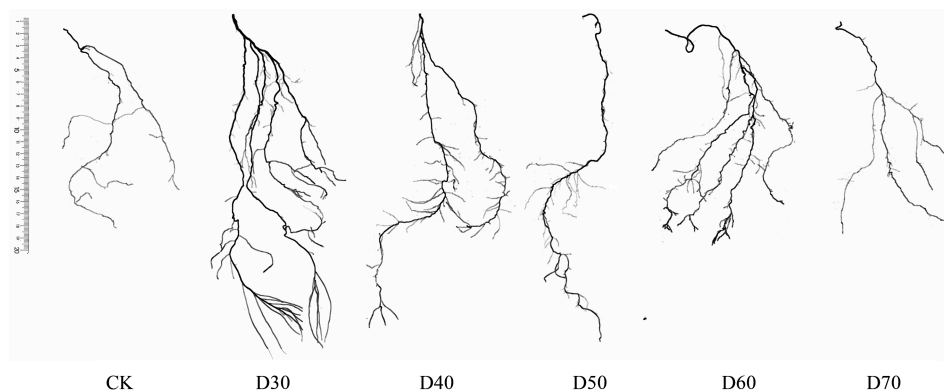
Fig.7 Comparison of above-ground parts of *Rosa persica* seedlings on the 75th day

图8 第75天时单叶蔷薇幼苗根系对比

Fig.8 Comparison of root of *Rosa persica* seedlings on the 75th day

粗根($d \geq 2$ mm)被称为结构性根,细根($d < 2$ mm)又称为功能性根,后者主要是从土壤中吸取营养物质和水分,同时也是菌根形成的场所^[44]。细根生理代谢极其活跃,它总是处于不断地产生-生长-衰老-死亡-再生的周转过程中,而该过程可使得植物地上与地下部分生物量得到重新分配^[45],同时逆境下的细根通过主动死亡减少呼吸作用造成的能量消耗、释放大营养物质以改良土壤,最大限度地确保植株存活生长,这是植物对环境胁迫的适应机制^[46]。本研究中的单叶蔷薇幼苗根系主要由细根构成,G1+G2+G3 径级总根长、根表面积、根体积始终占整个根系比例的80%以上,有时甚至占到100%;单叶蔷薇幼苗细根的生长并非都表现为单一的被促进或抑制,而是与胁迫程度有关,如在前60天内,G1 径级(0—0.50 mm)的细根又在整个根系中占有支配地位(69%以上),原因可能是单叶蔷薇幼苗处于严重的干旱胁迫时,可通过增加代谢活跃的G1 径级(0—0.50 mm)细根来提高吸水能力,同时以自身的死亡完成物质的再分配,增加根系资源利用效率,进而应对不利的生长环境。干旱胁迫下的春玉米(*Zea mays*)^[47]、黄栌(*Cotinus coggygia*)幼苗^[48]也有类似现象。至第75天时,除了CK和D70外,其他组的G1 径级占比均下降,G2+G3 径级(0.50—2.00 mm)的细根总根长、根表面积、根体积占比伴随着干旱的基本解除和根系木质化而得以增加。

3.3 单叶蔷薇幼苗拓扑结构和分形维数对潜水埋深的响应

根系的空间分布决定植物对土壤的探索范围和对土壤资源可用性进行动态响应的能力^[49—50]。基于根的连接和分支点的排列,Fitter等^[51]总结出两种根系拓扑结构类型,即人字形分支和二叉状分支,并且通过拓扑指数来反映不同植物根系的分支模式。不同处理下的单叶蔷薇幼苗根系拓扑指数保持在0.8—0.9之间,潜水埋深影响较小。虽然人字形分支模式根系建成成本高,但是根系内部竞争小,是植物对营养匮乏生境的适应,

有利于获得更深土壤中的水养资源^[52]。分形理论是对根系构型量化研究的新方法,根系分形维数越大,分支越多;相反,分形维数越小,反映出根系的分支能力相对越弱^[7]。本试验中,D30 处理下的根系分形维数表现出先升后降再升的趋势,在分支数量、根尖数量两个指标的变化中得以验证,尤其是第 60—75 天时,D30 组分形维数再次上升,分支能力加强,这最终也导致了 D30 的拓扑指数下降,有向叉状分支模式($T_i = 0.5$)过渡的发展趋势,未来可以延长 D30 等处理的观测时间,进一步探究单叶蔷薇幼苗根系在水分充足的条件下有无发生叉状分支的可能性。虽然 CK、D70 组幼苗在分支数量、根尖数量上整体保持缓慢增长,但与第一次采样相比两组的分形维数均出现下降,说明后期的单叶蔷薇幼苗根系分支能力相对减弱,这可能是受长期干旱导致的结果,其植株枝叶受胁迫表现更为明显(图 7)。

3.4 单叶蔷薇幼苗表型可塑性对潜水埋深的响应

可塑性在自然界中广泛存在,按性状类型可分为形态可塑性、生理可塑性、行为可塑性、生活史可塑性等,是植物适应环境变化的最直观的策略之一^[53]。表型可塑性是指同一基因型的物种应对异质生境而改变表型性状的能力^[54]。表型可塑性强的植物往往具有更强的适应性和更宽的生态幅,占据更大范围的生境,从而成为广幅种^[55]。杨宁等^[56]研究发现,林下、中林窗、大林窗等 4 种不同林冠环境中,林缘旷地的箭竹(*Sinarundinaria basihursuta*)地下茎、粗根、细根生物量百分比均最高,分株形态差异显著;叶子奇^[57]对干旱区河漫滩胡杨根系生长与形态适应对策进行了研究,发现当年生胡杨幼苗根系构件(主根、侧根、末端根)即可对干旱胁迫表现出不同程度的响应,尤其是在重度干旱胁迫下,幼苗根冠比和根构型变化相当显著。面对 70 cm 潜水埋深和对照组带来的长久干旱时,单叶蔷薇幼苗仅在地上干物质、根系干物质、根尖数量和分支数量 4 个指标上有较大的可塑性(0.70—0.80);相反,最强的表型可塑性发生在 D30 组株高、扎根深度、地上干物质、根系干物质、总根长、根表面积、根体积、根尖数量、分支数量 9 个指标上(0.793—0.955),这说明单叶蔷薇幼苗根系在第一年内就可发生功能分化,形态可塑性、分配可塑性极为显著。占据多样的生境或最大限度地达到表型与生存环境的一致性,可以有效缓冲环境对植物生长和生殖产生的消极影响,从而可以避免成为生态角度上的脆弱小种群,避免造成遗传瓶颈^[58]。

4 结论

潜水埋深可以显著影响单叶蔷薇幼苗的生长发育,幼苗可通过改变根系形态、增加扎根深度、提高根系生物量等根系构型特征来应对中短期的干旱胁迫,深层潜水和 CK 处理下的幼苗还通过扩大根冠比来适应更长久的干旱环境。从资源分配的角度来看,单叶蔷薇幼苗为减少碳消耗而采用相对简单化、内部竞争较小的人字形分支结构,短而细的密集横向分支(0—2 mm 细根为主)成为根系扩大土壤资源获取效率的活性位点,从而保障植株生长发育的物质供需平衡,这是单叶蔷薇对环境胁迫的适应性策略。适度的干旱,如 50—70 cm 的潜水埋深,可以促进单叶蔷薇幼苗扎根深度,而单叶蔷薇幼苗在较浅的潜水埋深(30—40 cm)环境中能快速解除干旱,更好的进行地上器官的生长发育,具体表现为在株高、总根长、根表面积、根体积、根尖数量、分支数量、根组织密度、分形维数和地上、地下干物质 10 个指标上与 CK 组差异显著,这表明单叶蔷薇幼苗对异质性环境具有极高的适应能力,表型可塑性强。

参考文献(References):

- [1] 李淑钰,李传友. 植物根系可塑性发育的研究进展与展望. 中国基础科学, 2016, 18(2): 14-21.
- [2] 王立. 茶树根系的形态建成. 中国茶叶, 1993, (2): 2-3.
- [3] Coutts M P. Root architecture and tree stability. Plant and Soil, 1983, 71(1): 171-188.
- [4] 沈蕊,白尚斌,周国模,王懿祥,王楠,温国胜,陈娟. 毛竹种群向针阔林扩张的根系形态可塑性. 生态学报, 2016, 36(2): 326-334.
- [5] Colchado-López J, Cervantes R C, Rosas U. A linear model to describe branching and allometry in root architecture. Plants, 2019, 8(7): 218.
- [6] 刘深思,徐贵青,李彦,吴雪,刘杰,米晓军. 5 种沙地灌木对地下水埋深变化的响应. 生态学报, 2021, 41(2): 615-625.
- [7] 曾凡江,刘波. 骆驼刺根系生态学. 北京: 科学出版社, 2012: 94-95.

- [8] 苏丽,董波涛,孙佳,赵西梅,吴春红,夏江宝. 地下水位对黄河三角洲柽柳根系生长的影响. 生态学报, 2021, 41(10): 3794-3804.
- [9] 许皓,李彦,谢静霞,程磊,赵彦,刘冉. 光合有效辐射与地下水位变化对柽柳属荒漠灌木群落碳平衡的影响. 植物生态学报, 2010, 34(4): 375-386.
- [10] 王金哲,张光辉,王茜,崔浩浩,刘鹏飞. 西北干旱区地下水生态功能评价指标体系构建与应用. 地质学报, 2021, 95(5): 1573-1581.
- [11] 赵东升,高璇,吴绍洪,郑度. 基于自然分区的 1960—2018 年中国气候变化特征. 地球科学进展, 2020, 35(7): 750-760.
- [12] 邓振镛,张强,宁惠芳,梁东升,王强,徐金强,王劲松. 西北地区气候暖干化对作物气候生态适应性的影响. 中国沙漠, 2010, 30(3): 633-639.
- [13] 李明,孙洪泉,苏志诚. 中国西北气候干湿变化研究进展. 地理研究, 2021, 40(4): 1180-1194.
- [14] 朱金启. 单叶蔷薇生殖生物学及其繁殖方法研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2003.
- [15] 张晓龙,邓童,罗乐,李进宇. 单叶蔷薇潜在适宜区预测及其渐危机制研究. 西北植物学报, 2021, 41(9): 1570-1582.
- [16] 惠俊爱,张霞,王绍明. 新疆野生单叶蔷薇的显微结构特征. 江苏农业科学, 2014, 42(3): 126-127.
- [17] He H, Ueda Y, Kurosawa T, Ogawa S, Nishino E, Wang B, Liao K. Morphological character and germination in achenes of *Rosa persica* Michx. Acta Hort, 2001, 547: 129-140.
- [18] 贺海洋. 单叶蔷薇花形态建成与繁殖生物学研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2005.
- [19] 冯久莹,蔡蕾,贺海洋,沈树祥,张树玲,孟永禄,戴凡炜,许正,高俊平. 新疆 14 种野生蔷薇属植物生境调查. 林业科学, 2014, 50(11): 44-51.
- [20] Ariapour A, Asadian G, Rezaei R. The Study of Some Habitat Characteristics of *Hulthemia persica* in Gonbad Watershed in Hamedan (Iran). Journal of Rangeland Science, 2012, 2(3): 591-597.
- [21] Mirdavoudi H, Azdoo Z. Impact of *Rosa persica* controlling methods on species richness and diversity in steppe vegetation, Arak, Iran. Journal of Rangeland Science, 2021, 11(1): 89-102.
- [22] 刘士侠. 新疆的蔷薇属植物. 植物杂志, 1993, (6): 19-21.
- [23] 罗乐,张启翔,于超,潘会堂. 29 个蔷薇属植物的孢粉学研究. 西北植物学报, 2017, 37(5): 885-887, 890-894.
- [24] 惠俊爱,张霞,王绍明. 新疆野生单叶蔷薇生物学特性分析. 山东林业科技, 2013 43(4): 61-63.
- [25] 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.
- [26] 李金航,周玫,李济友,徐程扬. 黄栌幼苗根系构型对土壤养分胁迫环境的适应性研究. 北京林业大学学报, 2020, 42(3): 65-77.
- [27] 孙仕军,隋文华,陈伟,苏通宇,邵恩博,张岐,孟维忠. 地下水埋深对辽宁中部地区玉米根系和干物质积累的影响. 生态学杂志, 2020, 39(2): 497-506.
- [28] 李强,王文林,丁武泉,王书敏,谢云成,朱启红,何斐,秦露,柯胜钱. 蓄水后洪水胁迫对三峡库区消落带狗牙根幼苗生长的影响. 生态科学, 2018, 37(6): 155-161.
- [29] 盛晋华,乔永祥,刘宏义,翟志席,郭玉海. 梭梭根系的研究. 草地学报, 2004, 12(2): 91-94.
- [30] 杨海华,吕秋丽,杨武,槽凯龙. 利用柱状换土毛细作用提升地下水实现胡杨自我恢复的探索研究. 节水灌溉, 2020, (12): 51-56.
- [31] 王玉阳,陈亚鹏. 植物根系吸水模型研究进展. 草业学报, 2017, 26(3): 214-225.
- [32] 杨彪生,单立山,马静,解婷婷,杨洁,韦昌林. 红砂幼苗生长及根系形态特征对干旱-复水的响应. 干旱区研究, 2021, 38(2): 469-478.
- [33] 陈爱萍,隋晓青,王玉祥,靳瑰丽,王堃,安沙舟. 干旱胁迫及复水对伊犁绢蒿幼苗生长及生理特性的影响. 草地学报, 2020, 28(5): 1216-1225.
- [34] 尉秋实,赵明,李昌龙,李爱德. 不同土壤水分胁迫下沙漠蒿的生长及生物量的分配特征. 生态学杂志, 2006, 25(1): 7-12.
- [35] 高成杰,崔凯,张春华,李昆. 干旱胁迫对不同种源云南松幼苗生物量与根系形态的影响. 西北林学院学报, 2020, 35(3): 9-16.
- [36] 段桂芳,单立山,李毅,张正中,张荣,种培芳. 红砂幼苗根系形态特征对降水格局变化的响应. 草业学报, 2016, 25(10): 95-103.
- [37] Bauhus J, Khanna P K, Menden N. Aboveground and belowground interactions in mixed plantations of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. Canadian Journal of Forest Research, 2000, 30(12): 1886-1894.
- [38] 单立山,苏铭,张正中,王洋,王珊,李毅. 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. 植物生态学报, 2018, 42(4): 475-486.
- [39] 黄海霞,杨琦琦,崔鹏,陆刚,韩国君. 裸木幼苗根系形态和生理特征对水分胁迫的响应. 草业学报, 2021, 30(1): 197-207.
- [40] 张玲,王树凤,陈益泰,段红平. 3 种枫香的根系构型及功能特征对干旱的响应. 土壤, 2013, 45(6): 1119-1126.
- [41] Wahl S, Ryser P. Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. New Phytologist, 2000, 148(3): 459-471.
- [42] 杨洁,单立山,苏铭,张正中,解婷婷,李毅. 降水量和生长方式对红砂和珍珠根系形态特征的影响研究. 草地学报, 2021, 29(5): 936-945.
- [43] Zhou G Y, Zhou X H, Nie Y Y, Bai S H, Zhou L Y, Shao J J, Cheng W S, Wang J W, Hu F Q, Fu Y L. Drought-induced changes in root biomass largely result from altered root morphological traits: evidence from a synthesis of global field trials. Plant, Cell & Environment, 2018, 41

- (11): 2589-2599.
- [44] 斯蒂芬·帕拉帝. 木本植物生理学. 尹伟伦, 郑彩霞, 李凤兰, 译. 北京: 科学出版社, 2011: 35-35.
- [45] 董玉峰, 朱婉芮, 丁昌俊, 黄秦军, 王华田, 李善文, 王延平. 杨树不同根序细根形态对酚酸的响应. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2020, 44(1): 39-46.
- [46] 王慧, 刘宁, 刘金龙, 姚延涛, 王林. 晋北干旱区盐碱地柽柳形态特征及其与土壤养分的关系. 中南林业科技大学学报, 2020, 40(1): 37-48.
- [47] 蔡福, 明惠青, 谢艳兵, 米娜, 赵先丽, 张玉书. 东北地区春玉米关键生育期干旱对根系生长的影响. 气象与环境学报, 2018, 34(2): 75-81.
- [48] 李金航, 齐秀慧, 徐程扬, 王毅梅. 华北 4 产地黄栌幼苗根系形态对干旱胁迫的短期响应. 北京林业大学学报, 2014, 36(1): 48-54.
- [49] Fitter A H. The topology and geometry of plant root systems: influence of watering rate on root system topology in *Trifolium pratense*. Annals of Botany, 1986, 58(1): 91-101.
- [50] Fitter A H, Stickland T R. Architectural analysis of plant root systems. III. Studies on plants under field conditions. New Phytologist, 1992, 121(2): 243-248.
- [51] Fitter A H, Stickland T R, Harvey M L, Wilson G W. Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. New Phytologist, 1991, 118(3): 375-382.
- [52] 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的影响. 生态学报, 2018, 38(18): 6729-6740.
- [53] 翟偲涵, 王平, 盛连喜. 竞争条件下植物功能性状的表型可塑性研究进展. 北华大学学报: 自然科学版, 2017, 18(4): 538-546.
- [54] Bradshaw A D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Advances in Genetics, 1965, 13: 115-155.
- [55] Sultan S E. Phenotypic plasticity and plant adaptation. Acta Botanica Neerlandica, 1995, 44(4): 363-383.
- [56] 杨宁, 陈璟, 杨满元, 郭锐, 赵林峰, 林仲桂, 陈志阳. 贵州雷公山秃杉林不同林冠环境下箭竹分株种群结构特征. 西北植物学报, 2013, 33(11): 2326-2331.
- [57] 叶子奇. 干旱区河漫滩胡杨根系生长与形态适应对策研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2018.
- [58] 周薇. 不同处理下罗布麻构件和克隆构型的表型可塑性变化[D]. 银川: 宁夏大学, 2014.