

胡杨幼苗根系生长与构型对土壤水分的响应

吕爽, 张现慧, 张楠, 夏延国, 井家林, 李景文*

(北京林业大学 省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

摘要: 胡杨实生幼苗成活率低是制约其更新与人工育苗保存的关键问题, 而幼苗根系生长与构型是影响其存活的重要因素。该试验以 1 年生胡杨幼苗为材料, 通过 2 种给水方式(断续给水和连续给水)下各 6 个土壤水分梯度处理的控制试验, 探究胡杨幼苗根系生长与构型对荒漠地区关键因子水分的响应特征。结果表明: (1) 2 种给水方式下干旱胁迫均使根冠比增加, 且断续给水处理下幼苗根冠比显著大于连续给水。(2) 一定程度的干旱处理还可以促进幼苗根系形态发育特征的发展和根系生物量的积累, 但过度干旱胁迫或土壤水分含量过多都会抑制根系生长, 并以连续给水、土壤含水量 15% 处理下幼苗根系最为发达。(3) 幼苗深扎根能力强, 其根宽深比在 2 种给水方式下均小于 1, 且断续给水处理显著小于连续给水处理; 2 种给水方式下根宽深比都与土壤水分含量呈显著正相关。(4) 根系拓扑指数在 2 种给水方式下无显著差异且均接近 1, 但都与土壤水分含量呈显著负相关。即幼苗根系趋向鱼尾状分支结构, 次级分支少, 这种根系延伸策略有利于胡杨幼苗在干旱贫瘠的土壤环境中生存。(5) 根系构型参数的主成分分析显示, 总根长、总根表面积、根宽深比和拓扑指数在 2 种给水方式下都能很好地表示胡杨幼苗根系构型特征。可见, 胡杨幼苗根系通过构筑鱼尾状分支结构、增加垂直根纵向延伸能力和增大根冠比适应干旱环境; 水分对于胡杨幼苗根系生长与构型作用显著, 根系对水分因子的响应对于胡杨幼苗适应水分异质性环境具有重要意义。

关键词: 胡杨; 幼苗; 水分; 根系; 构型; 拓扑指数

中图分类号: Q944.2 **文献标志码:** A

Response of Root Growth and Architecture of *Populus euphratica* Seedling on Soil Water

LÜ Shuang, ZHANG Xianhui, ZHANG Nan, XIA Yanguo, JING Jialin, LI Jingwen*

(The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: By setting up the controlled-experiment with soil water content, we analyzed the root growth and architecture of *Populus euphratica* seedling to indicate the relationship between the root development and soil water content. The results showed that: (1) drought stress caused the increase of root to shoot ratio to adapt to the arid environment. (2) A certain degree of drought treatment promoted the development of root morphological characteristics and biomass. But excessive drought stress or soil water content may inhibit root growth. Root was most developed under the 15% water content with continuous water treatments. (3) Ration of width to depth of seedling's root system was less than 1 with both water treatment, the root have a high ability to grow deeper. The ration under intermittent water treatment was significantly less than those under continuous water treatment. There is a significant positive correlation with water content for both water treatments. (4) Topological index of both water treatment was close to 1 and the root branching patterns were herringbone-like, root branching ability was week. The root extension strategy was helpful for the seedling to survive in dry and infertile soil environment. The index was significantly negatively cor-

收稿日期: 2015-01-13; 修改稿收到日期: 2015-03-30

基金项目: 国家自然科学基金项目(31070553, 30570332); 林业公益性科研专项(201404304-6)

作者简介: 吕爽(1990-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事生物多样性研究。E-mail: ls12345ok@163.com

* 通信作者: 李景文, 教授, 博士, 主要研究方向为生物多样性。E-mail: lijingwen@bjfu.edu.cn

related with the water content for both water treatments. (5) A total of 10 parameters of root architecture were analyzed by the principal component analysis. The parameters of total root length, total root surface area, ration of width to depth and topological index could well present the root architecture characteristics of *P. euphratica* seedling's root with both water treatments. We concluded that *P. euphratica* seedling adapt to the arid environment through the establishment of herringbone-like branching patterns, increase of the vertical longitudinal extension ability and root to shoot ratio. Soil water factor played an important role in regulating *P. euphratica* seedling's root growth and architecture. The ability to response to soil water content of *P. euphratica* seedling's root system may lead to the success to adapt to heterogeneity in soil water.

Key words: *Populus euphratica*; seedling; water; root system; architecture; topological index

胡杨(*Populus euphratica*)属杨柳科杨属树种^[1],胡杨林在绿洲生态系统维持中发挥着重要作用,是干旱区的生态屏障^[2]。近年来水资源短缺及人为干扰影响着胡杨的生长与更新,胡杨林退化严重^[3]。胡杨林更新与维持依靠无性和有性两种繁殖方式,其中无性繁殖在胡杨的更新过程中占主导地位^[4]。而林内种子更新的实生苗极少,其原因是胡杨在幼苗阶段对干旱环境的适应能力较差,所以幼苗阶段是胡杨更新和分布的瓶颈^[5-6]。

在干旱地区,水分是胡杨等植物生长发育及适应性的最关键因子,决定不同植物形态建成、繁殖及生理特征^[7-9]。根系是植物吸收土壤水分和养分的重要器官^[10],在干旱环境下根系在土壤中的空间构型对水资源利用尤其重要^[11],根系的形态分布还直接影响地上部分的生长状况^[12],对植被生长具有决定作用^[13]。因此,根系的生长与构型也是构建稳定生态群落的基础^[14]。目前有研究表明,胡杨幼苗对于水分条件胁迫敏感性与地上地下部分的生长权衡能力是制约胡杨林种子更新与种群维持的关键环节。土壤水分变化对胡杨幼苗地上与地下生长特性存在显著影响,进而影响其成活率^[15]。胡杨幼苗的根系越发达,对环境的适应性也就越强,越有利于越冬以及在其他极端环境中生存下来^[16]。上述研究说明在适应水分胁迫过程中胡杨幼苗根系生长与构型存在响应过程,而响应过程是怎样的需要深入分析。因此,本研究采用单因素控制实验,探究水分对胡杨幼苗根系生长与构型的影响,分析胡杨幼苗根系适应土壤水分的特点和机理,为解决胡杨种子更新和种苗人工培育提供重要理论依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

2013年6月初将上一年冷藏种子取出,放置至室温后,挑选饱满、大小均一的种子进行试验。试验

用土取自胡杨林自然保护区林下表层土,田间持水量15.42%,土壤容重1.152,土壤电导率3207.5 $\text{cm} \cdot \text{d} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[17]。表层土过2 mm筛去除杂质,然后在100℃条件下烘干48 h,杀死其中可能存在的杂草种子以及害虫幼虫。实验采用育苗钵,上底外侧直径30 cm,下底外侧直径约24 cm,高30 cm,底部有排水孔。

1.2 试验设计

本研究采用室外盆栽试验,设计了水分单因素试验。水分设置2种给水方式,每种给水方式各6种水分处理。(1)连续给水处理方式:土壤重量含水量分别保持5%(C₅)、10%(C₁₀)、15%(C₁₅)、20%(C₂₀)、25%(C₂₅)、30%(C₃₀);(2)模拟自然条件下胡杨幼苗的生长环境又设置断续给水处理方式:每当叶片开始出现萎蔫时,加水至土壤重量含水量的5%(I₅)、10%(I₁₀)、15%(I₁₅)、20%(I₂₀)、25%(I₂₅)、30%(I₃₀)。张楠研究表明,土壤水分含量达到20%左右时胡杨幼苗生长较为适宜,在本试验中可作为水分处理对照,此土壤水分含量以下处理可视为干旱胁迫,以上则为水分过量。在供水方式上连续给水和断续给水互为对照,比较二者对胡杨幼苗适应干旱的影响。采用称重法控制水分,每天早晚各称重1次,确保试验梯度^[16]。

2013年6月6日在育苗钵中播种,3 d后,每个育苗钵内留下生长良好、大小一致的10株胡杨幼苗,其余幼苗及未萌发种子拣出。11 d后开始实验控制,每个处理10次重复(每盆视为1次重复),持续培养75 d。试验期间,定期除草。

1.3 测定指标和方法

幼苗生长75 d后,将幼苗从育苗钵中取出,洗去根部残留的土壤,用游标卡尺测量幼苗的根幅等指标;测定根系内部连接(两个分支点之间为内部连接)数量、外部连接(分支与分生组织之间为外部连接)数量。用WinRHIZO对获得的根系进行扫描分

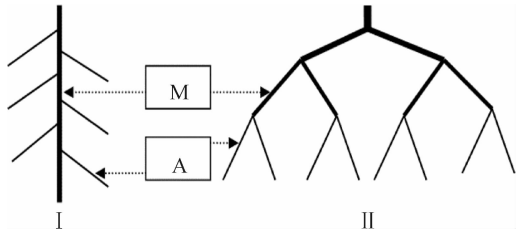


图 1 根系拓扑结构示意图

M. 外部链接; A. 内部链接; I. 人字形分支 ($M=7$, $A=4$); II. 叉状分支 ($M=8$, $A=4$)

Fig. 1 Schematic diagram of topology of root system

M. Interior link; A. Exterior link; I. Herringbone branching ($M=7$, $A=4$); II. Dichotomous branching ($M=8$, $A=4$)

析,获得根系直径、根系表面积等指标。然后从基径处将地上地下部分分开,分别放入纸袋中,105 °C 下杀青 30 min,80 °C 烘干至恒重,称地上地下生物量。

用 SPASS 19.0 进行单因素方差分析,最小显著差数法(LSD)验证相应数据的差异显著性,显著性水平为 0.05,使用 Origin 8 作图。

1.4 参数计算

根冠比(R/S)=根生物量/地上生物量

根宽深比=根系水平幅/根系垂直幅(根系水平幅即根系在自然状态下侧根延伸到的最远水平距离,根系垂直幅即根系在自然状态下在基质中占据的深度)

拓扑指数(TI)= $\lg A/\lg M$ (M 为根系所有外部连接的总数, A 为最长根系通道内部连接的总数)

Bouma 等^[18]提出了根系拓扑结构的两种极端类型:鱼尾形分支和叉状分支模式(图 1)。典型的鱼尾形分支 $TI=1$,叉状分支 $TI=0.5$ 。有研究表明,植物根系的分支介于鱼尾形分枝与叉状分支之间,其拓扑指数越接近 1,根系越接近鱼尾形分支;相反,拓扑指数越接近 0.5,根系越接近叉状分支。

2 结果与分析

2.1 土壤水分对胡杨幼苗根系发育形态特征的影响

根系的形态指单个根段作为一个器官的表面特征,可以表征其健壮程度。图 2 显示,各断续给水处理对胡杨一年生幼苗总根长、平均根系直径、根尖数均有显著影响,对总根表面积、总根体积、分枝数影响不显著。其中,总根长以 I_{15} (土壤含水量 15%的断续给水处理,下同)和 I_{10} 处理较高, I_{15} 比较低的 I_5 和 I_{30} 处理分别显著增加了 143% 和 167%;平均根系直径以 I_5 和 I_{30} 处理较高,它们比 I_{10} 、 I_{20} 、 I_{25} 分别显著增加了 21%~28% 和 16%~24%;根尖数也以

I_{15} 处理最多,比较少的 I_5 、 I_{25} 和 I_{30} 处理分别显著增加了 261%、107% 和 194%。

同时,连续给水处理对胡杨一年生幼苗总根长、总根表面积、总根体积、根尖数和分枝数均有显著影响,对平均根系直径影响不显著,并均以 C_{15} 处理(土壤含水量 15%的连续给水处理,下同)值最高,它的总根长、总根表面积和总根体积比 C_5 、 C_{10} 、 C_{20} 、 C_{30} 分别增加了 68%~1 016%、79%~1 421% 和 57%~897%,其根尖数和分枝数比其余处理分别增加 953%~1 060% 和 72%~993%。可见,在 C_{15} 处理下,胡杨幼苗根系生长较为发达;根尖数最多,根系吸水能力最强;分枝数最多,侧根发生最多。

另外,断续给水处理幼苗的总根长、总根表面积、总根体积、根尖数、分枝数与连续给水处理存在显著差异。与连续给水处理 C_{15} 、 C_{20} 、 C_{25} 相比,相应水分梯度的断续给水处理(I_{15} 、 I_{20} 、 I_{25})的总根长减少了 107%、58%、164%,总根表面积和总根体积分别减少了 108%、27%、123% 和 94%、18%、83%,而总根尖数和总分枝数分别显著减少了 91%、59%、171% 和 203%、137%、217%。以上结果说明,干旱胁迫会抑制胡杨根系的生长及侧根的发生;随着水分供给的增加,胡杨幼苗根系生长形态指标呈上升趋势,但水分过多也会成为一种胁迫,限制根系形态特征的发展。

2.2 土壤水分对胡杨幼苗根系分布的影响

图 3 显示,各断续给水处理对胡杨一年生幼苗根系垂直幅、根宽深比有显著影响,对根系水平幅影响不显著。其中,根系垂直幅随土壤水分含量增加而呈先增加后降低的变化趋势,并在 I_{15} 处理下达到最大值,但它仅比 I_5 、 I_{30} 处理分别显著增加 67%、139%,而与其余处理间差异不显著;根宽深比随土壤水分含量增加呈波动上升趋势,并在 I_{30} 处理下达到最大值,它比 I_5 、 I_{10} 、 I_{15} 处理分别显著增加了 108%、67%、61%,且根宽深比始终小于 1。从图中还可以看出,根宽深比与水分含量在断续给水处理下呈显著正相关($r=0.8409$, $P<0.05$)。

同时,连续给水处理对幼苗的根系水平幅、根系垂直幅、根宽深比均有显著影响。其中,根系水平幅和根系垂直幅均在 C_{15} 处理下达到最大值,其水平幅比 C_5 、 C_{10} 、 C_{30} 处理显著增加 149%~455%,其根系垂直幅比 C_5 、 C_{10} 、 C_{20} 、 C_{30} 处理显著增加 41%~275%; C_{30} 处理的根宽深比比 C_5 、 C_{10} 、 C_{15} 、 C_{20} 处理显著增加 55%~86%,且所有处理根宽深比始终小于 1。在连续给水处理下,根宽深比与土壤水分含

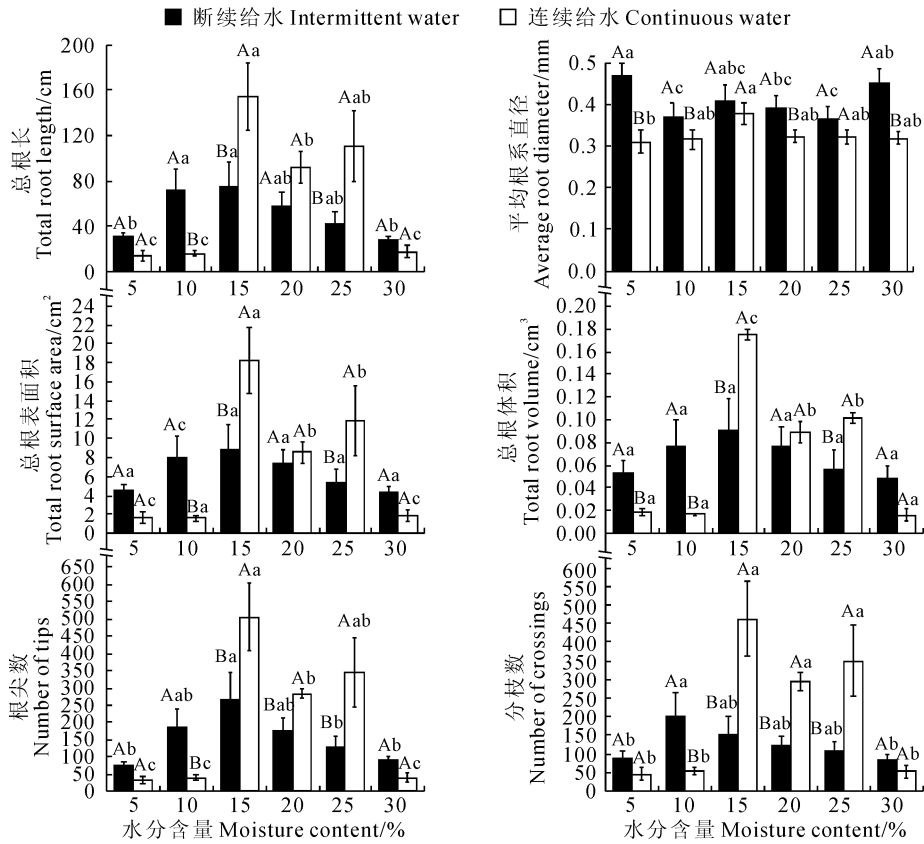


图2 不同水分条件下胡杨幼苗根系形态发育特征

不同小写字母表示同种水分处理方式内水分梯度间在 0.05 水平存在显著性差异,不同大写字母表示同种水分梯度内连续和断续给水方式之间在 0.05 水平存在显著性差异;下同

Fig. 2 Root morphological characteristics with different moisture conditions

Different lowercase letters indicate significant difference between different moisture gradient within the same water treated way at 0.05 level,while the different uppercase letters indicate significant difference between different water treatments within the same moisture gradient at 0.05 level. The same as below

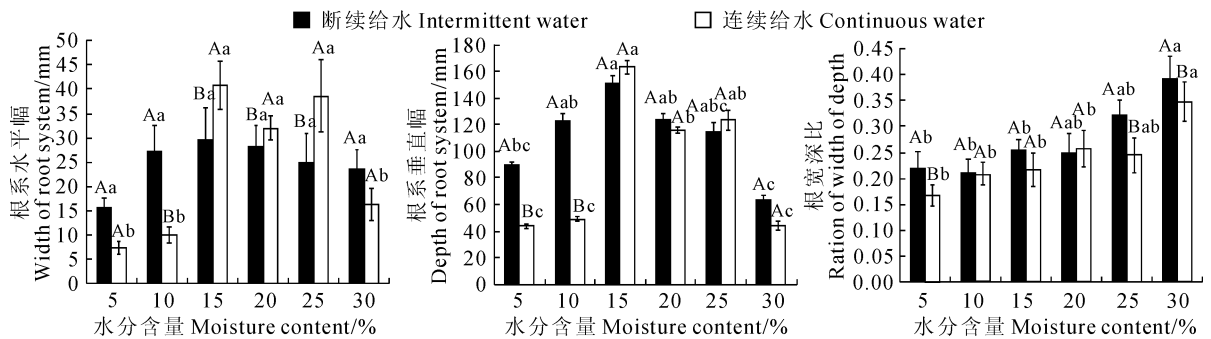


图3 不同水分条件对胡杨幼苗根系分布的影响

Fig. 3 Root distribution characteristics with different moisture conditions

量呈显著正相关($r=0.8334, P<0.05$)。

另外,断续给水处理幼苗的根系水平幅、根宽深比与相应连续给水处理存在显著差异。与相应连续给水处理相比,断续给水 I_{15} 、 I_{20} 、 I_{25} 处理的根系水平幅分别显著减少了 14%~54%, I_{10} 处理反而显著增加 170%; I_5 和 I_{10} 处理的根系垂直幅分别显著增加

106%和 150%; I_5 、 I_{25} 、 I_{30} 处理的根宽深比显著增加 17%~32%。以上结果说明,干旱胁迫条件下,胡杨幼苗根系通过发展纵向延伸获取更多水分;水分充足时,幼苗根系通过加强横向扩展能力改变应对对策,但主根的纵向延伸能力始终大于侧根的横向扩展能力。

2.3 土壤水分对胡杨幼苗根系拓扑结构的影响

图 4 显示,各断续给水和连续给水处理对胡杨 1 年生幼苗根系拓扑指数均有显著影响,都随土壤含水量增加而呈波动下降的趋势。其中,胡杨幼苗根系拓扑指数在 I_5 处理下比 I_{20} 、 I_{25} 、 I_{30} 分别显著增加了 11%、11%、16%,在 C_5 处理下分别比 C_{25} 、 C_{30} 处理显著增加了 14%、13%,两种供水方式各处理的 TI 都接近于 1。可见,断续给水和连续供水处理下胡杨幼苗根系都呈现鱼尾状分支的结构。同时,从图 5 中还可以看出,在断续给水和连续供水处理下,胡杨幼苗根系拓扑指数与水分含量呈显著负相关($r=0.8864$, $P<0.01$; $r=0.9191$, $P<0.05$)。另外,断续给水处理的拓扑指数与相应连续给水处理无显著差异,又说明无论干旱胁迫还是水分充足,胡杨幼苗根系均呈现鱼尾状分支的拓扑结构;但随着水分梯度增加,拓扑指数递减,胡杨幼苗根系有向叉状分枝发展的趋势。

2.4 土壤水分对胡杨幼苗根系生物量及根冠比的影响

图 5 显示,断续给水处理对胡杨一年生幼苗的根系生物量和根冠比都有显著影响,并分别以 I_{15} 和 I_{10} 处理值最高, I_{15} 处理的生物量比 I_5 显著增加 244%, I_{10} 处理根冠比比 I_{20} 、 I_{25} 、 I_{30} 增加 98%~141%。同时,连续给水处理对胡杨幼苗根生物量、根冠比也均有显著影响,仍分别以 C_{15} 和 C_{10} 处理值最高。其中, C_{15} 处理根生物量比 C_5 、 C_{10} 、 C_{30} 显著增加 1 103%~2 050%, C_{10} 处理根冠比比 C_{20} 、 C_{25} 、 C_{30} 处理显著增加 52%~144%。另外,与相应水分梯度的连续给水处理相比,断续给水处理 I_{10} 、 I_{30} 的生物量分别显著增加 1 045% 和 652%; I_5 、 I_{10} 、 I_{15} 处理根冠比分别显著增加 24%、24%、23%,其余处理均无显著差异。以上结果说明,随着干旱胁迫程度增

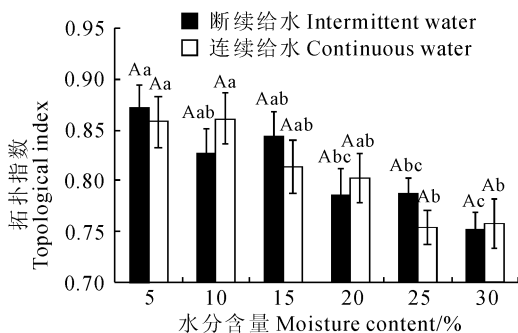


图 4 不同水分条件下胡杨幼苗根系拓扑结构的变化
Fig. 4 Root system topology with different moisture conditions

加,胡杨 1 年生幼苗能一定程度上通过增加根冠比调整生物量的分配来适应干旱环境,但超过一定限度会对其生长发育产生抑制作用。

2.5 不同土壤水分条件下胡杨幼苗根系构型参数主成分分析

胡杨幼苗根系构型参数的主成分分析结果如表 1 所示。对于断续给水而言,第 1、第 2 和第 3 成分的累计贡献率达 89.519%,前 3 个成分可以反映根系构型的基本特征,故取前 3 个主成分作为数据分析的有效成分。其中,第 1 主成分与根长、总根表面积呈高度正相关;第 2 主成分与根宽深比呈负相关,与拓扑指数呈正相关;第 3 主成分与平均根系直径呈正相关。第 1 主成分主要反映了根系形态特征,这些指标具有一定的线性相关关系;第 2 主成分主要反映了根系空间分布特征,包括根宽深比和拓扑指数;第 3 主成分主要反映了平均根系直径,说明断续给水处理下平均根直径与其他根系形态特征不相关。因此,可以认为断续给水处理下总根长、总根表面积、根宽深比、拓扑指数、平均根系直径是根系构型的主要参数。

对于连续给水而言,第 1、第 2 成分的累计贡献率达 80.133%,前 2 个成分可以反映根系构型的基本特征,故取前 2 个主成分作为数据分析的有效成

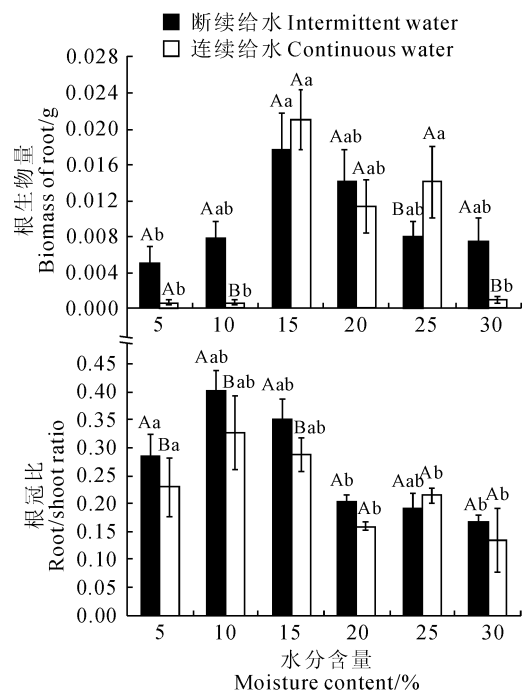


图 5 不同水分条件下胡杨幼苗根系生物量及根冠比的变化

Fig. 5 Root biomass and root/shoot ratio of *P. euphratica* seedling with different moisture conditions

表 1 不同给水处理下根系构型参数主成分特征向量及贡献率

Table 1 Eigenvectors and percentages of accumulated contribution of principal components of the parameters of root architecture with different moisture conditions

根系构型参数 Parameters of root architecture	断续给水 Intermittent water			连续给水 Continuous water	
	主成分 1 Component 1	主成分 2 Component 2	主成分 3 Component 3	主成分 1 Component 1	主成分 2 Component 2
总根长 Total root length	0.958	0.121	-0.103	0.971	0.008
总根表面积 Total root surface area	0.981	0.069	0.075	0.978	0.036
平均根系直径 Average root diameter	0.129	-0.125	0.979	0.395	0.274
总根体积 Total root volume	0.938	0.070	0.261	0.965	0.06
根尖数 Number of tips	0.949	0.102	-0.150	0.969	-0.007
分枝数 Number of crossings	0.924	-0.020	-0.089	0.972	-0.023
水平幅 Width of root system	0.820	-0.403	-0.036	0.918	-0.153
垂直幅 Depth of root system	0.821	0.418	-0.062	0.93	0.11
根宽深比 Ration of width to depth	0.093	-0.930	-0.040	0.039	-0.947
拓扑指数 Topological index	-0.099	0.927	0.025	-0.142	0.926
贡献率 Contribution rate/%	59.765	18.809	10.944	65.986	14.147
累计百分率 Cumulative percentage/%	59.765	78.575	89.519	65.986	80.133

分。第 1 主成分与总根长、总根表面积、分枝数呈高度正相关;第 2 主成分与根宽深比呈负相关,与拓扑指数呈正相关。第 1 主成分主要反映了根系形态特征指标,第 2 主成分主要反映了根系的分布特征。这一结果与断续给水处理基本一致。所以,可以认为连续给水处理下总根长、总根表面积、分枝数、根宽深比、拓扑指数是根系构型的主要参数。

3 结论与讨论

荒漠植物对水分胁迫具有高效的自我调整与适应能力,其中有效的根系空间分布调节是其适应干旱胁迫的关键^[19]。胡杨 1 年生幼苗根系应对额济纳干旱贫瘠的环境形成了独特的适应体系,使其能够在恶劣条件中生存下来。

3.1 胡杨幼苗根系生物量及生长权衡对土壤水分的响应

不同生境中生物量分配的变异反映了植物对环境的适应^[20]。干旱区水分减少导致植物地上生长受到抑制,但促进根系伸长生长、增大根冠比,从而提高水分利用效率^[21-22]。本实验结果表明断续给水处理下胡杨幼苗根冠比显著大于连续给水;随着干旱胁迫程度增加,根冠比呈下降趋势。可见,处于干旱胁迫下的胡杨幼苗倾向于增加根冠比的分配模式来达到增强对环境适应性的效果。以往研究表明干旱胁迫抑制植物生长,而在本研究中,土壤水分含量过多也会抑制胡杨幼苗根系生物量的积累,在曾凡江等关于骆驼刺幼苗生长对灌溉量响应的研究中也有关类似发现^[23]。可见,对于干旱区植物过多的土壤

水分也可能成为限制其地下部分物质积累的一种胁迫。

3.2 胡杨幼苗根系形态发育特征对土壤水分响应

植物根系形态特征与水分有密切关系^[24-26]。本研究发现连续给水处理下胡杨幼苗根系形态发育较断续给水发达。2 种给水方式下,随着土壤水分增加,除平均根系直径以外,根长、根表面积、根尖数和分枝数都呈先上升后下降的趋势,与根系生物量变化趋势一致。可见,一定程度的干旱可以促使幼苗通过增加根长、根系表面积、根尖数和分枝数等适应行为增加根与土壤接触面,扩大吸收范围,提高水分利用效率,从而增强其抗旱能力。但土壤水分含量过高或过低根系的生长发育、生物量积累都会受到限制。

3.3 胡杨幼苗根系分布特征对土壤水分的响应

根系分布特征取决于土壤水在水平和垂直方向的扩展和形态可塑性。大量研究表明,土壤表层水分亏缺时,根会向较深土层延伸,有利于根系发育和深层土壤水分的利用^[27-28]。根宽深比作为一个衡量根系分布的指标,可描述根系横向与纵向生长的比例,反映根系构型在土壤中发展的趋势^[29]。增加垂直根生长可以明显地增加水分吸收^[30],这样有利于苗木在干旱期利用地下水资源维持其成活和生长^[31]。本研究表明,一定程度的干旱可以促使胡杨幼苗扩大根系水平方向和垂直方向分布范围,但幼苗根宽深比在 2 种给水方式下均小于 1,胡杨幼苗侧根横向扩展能力始终小于主根纵向延伸能力。这种分布策略可能由于胡杨种子微小,萌发后储存养

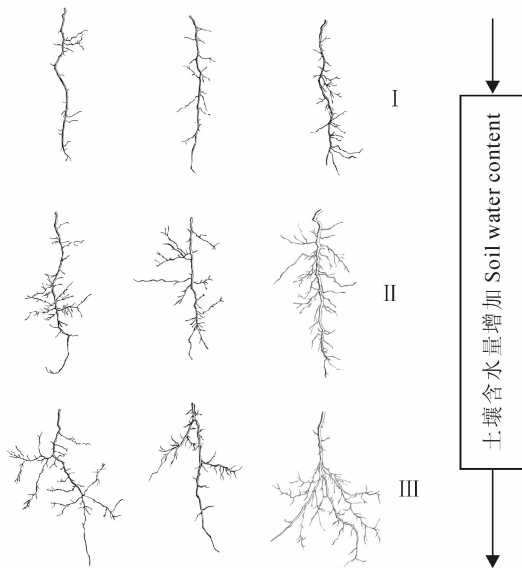


图6 胡杨1年生幼苗根系构型与土壤含水量的关系
Fig. 6 Relationship of *P. euphratica* seedling's root architecture and soil water content

分不足以供其生长发育,且其生境光照强烈,地表土壤水分蒸发量大,所以胡杨幼苗必须通过深扎根来获取水养资源。断续给水处理下幼苗根宽深比显著小于连续给水,且2种给水方式的根宽深比与土壤水分含量均呈显著正相关关系。说明随着土壤水分含量的增加,胡杨1年生幼苗加速侧根生长,使根系向四周扩展速度加快,使根系占据更大的空间,以更有效地获取水分。

3.4 胡杨幼苗根系拓扑结构对土壤水分的响应

根系的拓扑性质直接影响到植物根系吸收效率和根系构建过程中所需的碳量^[32]。分析根系拓扑结构主要是找出生境条件的改变是否会使根系的分支和延伸策略发生适应性变化^[33]。本研究中2种给水方式下胡杨幼苗根系拓扑指数 TI 均接近于1,胡杨幼苗根系趋于鱼尾状分支。一般情况下,鱼尾形根系次级分支、重叠较少,内部竞争较小,能扩大分布范围以获取水分养分,更加适合于贫瘠的环境^[34]。也就是说,胡杨幼苗根系通过快速生长延伸来扩大有效营养空间,而不将能量用于增加分支,这也迎合了根宽深比研究中胡杨幼苗主根纵向延伸能

力大于侧根横向扩展的特点。在2种给水方式下,随着土壤含水量增加,根系拓扑指数均递减,即随着土壤水分的增加,幼苗有向叉状分枝发展的趋势,通过增加次级分支提高空间占有能力,以便在资源丰富的条件下能更有效地获取水分和养分。

如图6所示,从I~III表示随土壤水分含量增加胡杨1年生幼苗根系变化过程。在土壤水分含量较低时,幼苗主要发展主根,几乎无侧根;当水分含量增加,胡杨幼苗侧根相对得到较好发展,但主根生长仍具明显优势;随着水分含量进一步递增,侧根得到极大发展,主根生长优势开始不明显,但这种情况的根系占极少数。本研究对胡杨1年生幼苗根系分析表明,幼苗主根明显,垂直根生长占优势,次级分支少。而井家林对胡杨大树研究表明,胡杨属于典型的浅根系树种,没有比较明显的主根。说明胡杨在由幼苗生长成为大树的过程中,发生了根系构型重建,这可能由于胡杨在幼苗阶段对水分条件的胁迫敏感性较高,而成熟胡杨已经具有较强的抗旱能力造成的。且以往对额加纳胡杨生境调查中发现,土壤表层和深层含水量都较低^[17],这也可能是胡杨根系延伸到一定深度转而横向扩展的原因。而胡杨在生长过程中究竟如何进行根系构型重建有待于进一步探究。

综上所述,胡杨幼苗根系能通过增加垂直根纵向延伸能力、构筑鱼尾状分支模式以及增加根冠比来适应干旱环境。水分对于胡杨幼苗根系构型的发展作用十分显著。土壤水分含量变化时,幼苗根系拓扑构型、分布、形态特征和生物量分配会相应调整来适应。根系的这一系列行为对于胡杨幼苗存活和适应水分异质性环境具有十分重要的意义。人工育苗过程中,通过不同给水方式以及土壤含水量的处理,可以达到使胡杨幼苗根系定向生长的目的。在幼苗生长初期施加适度的干旱处理,使根系在土壤中达到一定深度,后期可通过连续给水及增加土壤水分含量使根系水平扩张,以达到幼苗根系在土壤中纵向和横向的最大分布,从而更有效地获取水分,提高存活能力。

参考文献:

- [1] YANG Y Q(杨永青), WANG W Q(王文琪), ERIO A, *et al.* Physiological adapting mechanism of *Populus euphratica* under drought tress [J]. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 2006, 28(2): 6-11 (in Chinese).
- [2] GAO R H(高润宏), DONG ZH(董智), *et al.* Study on regeneration process and biodiversity characteristic of *Populus euphratica* community in the Ejina Natural Reserve, Inner Mongolia of China [J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2005, 25(5): 1 020-1 025 (in Chinese).
- [3] ZHAO W ZH(赵文智), CHANG X L(常学礼), LI Q Y(李秋艳). Artificial water diversion effects of Heihe River on *Populus euphratica* Oliv. desert riparian forests in Ejina [J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2005, 25(8): 1 987-1 993 (in Chinese).

- [4] CAO D C, LI J W, HUANG Z Y, *et al.* Reproductive characteristics of a *Populus euphratica* restoration in China[J]. *Plos One*, 2012, **7**(7), e39121.
- [5] LIU Q W, HAO P, LI J W, *et al.* Effect of stand age and individual growth on seed germination of *Populus euphratica* in the Ejina Oasis, China[J]. *Forestry Studies in China*, 2011, **13**(3): 183–188.
- [6] HAO P, ZHANG N, LIU Q W, *et al.* The effects of water and soil types on the seed germination and seedling survival of *Populus euphratica* in arid region in China[J]. *Eurasian J. For. Res.*, 2012, **15**(1): 53–61.
- [7] SHAO X W(邵玺文), HAN M(韩梅), HAN ZH M(韩忠明), *et al.* Effects of water supply on growth and photosynthesis in *Scutellaria baicalensis*[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2006, **26**(10): 3 214–3 220(in Chinese).
- [8] YU X L(喻晓丽), DI X Y(邸雪颖), SONG L P(宋丽萍). Effects of water stress on the growth and ecophysiology of seedlings of the *Rhustaphina*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*(林业科学), 2007, **43**(11): 57–61(in Chinese).
- [9] LI Y(李阳), QIMAN Y, ZHU Y(祝燕). Effects of water stress on photosynthetic characteristics and biomass partition of *Elaeagnus moorcroftii*[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2006, **26**(12): 2 493–2 499(in Chinese).
- [10] SI J H(司建华), FENG Q(冯起), LI J L(李建林), *et al.* Spatial distribution pattern of *Populus euphratica* fine roots in desert riparian forest[J]. *Chinese Journal of Ecology*(生态学杂志), 2007, **26**(1): 1–4(in Chinese).
- [11] XU M(徐猛). Crop root system configuration characteristic and the relationship between water use efficiency research[J]. *Resources and Environmental Science*(资源与环境科学), 2013, **14**(1): 230(in Chinese).
- [12] LI J L(李建林), FENG Q(冯起), SI J H(司建华), *et al.* Response of root distribution of *Populus euphratica* Oliv. to soil moisture content in extreme arid region[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*(干旱区资源与环境), 2009, **23**(11): 186–190(in Chinese).
- [13] FOUZIA B A, JANIS S M. Germination and seedling survival of Argan(*Argania spinosa*) under experimental saline conditions[J]. *Journal of Arid Environments*, 2001, **49**: 533–540.
- [14] MAO Q ZH(毛齐正), YANG X T(杨喜田), MIAO L(苗蕾). The ecological roles and influencing factors of plant root architecture[J]. *He'nan Science*(河南科学), 2008, **26**(2): 172–176(in Chinese).
- [15] ZHANG N(张楠), YANG X Q(杨雪芹), CAO D CH(曹德昌), *et al.* Soil water and fertilizer factors on the trade-off of growth and lignification of growth of *Populus euphratica* seedling[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2013, **33**(4): 771–779(in Chinese).
- [16] 刘倩雯. 额济纳绿洲胡杨种子萌发及幼苗生长影响因子研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2011.
- [17] 井家林. 极端干旱区绿洲胡杨根系分布特征及其构型研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2014.
- [18] FITTER A H. The topology and geometry of plant root systems: Influence of watering rate on root system topology in *Trifolium pretense*[J]. *Annals of Botany*, 1986, **58**: 91–101.
- [19] 单立山. 西北典型荒漠植物根系形态结构和功能及抗旱生理研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2013.
- [20] LI J Y(李菊艳), ZHAO CH Y(赵成义), SUN D Y(孙栋元), *et al.* Photosynthetic characteristics and growth of *Populus euphratica* seedlings with water stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2009, **29**(7): 1 445–1 451(in Chinese).
- [21] FERNANDEZ R J, WANG M B, REYNOLDS J F. Do morphological changes mediate plant responses to water stress? A steady-state experiment with two C₄ grasses[J]. *New Phytologist*, 2002, **155**: 79–88.
- [22] HE W M, ZHANG X S. Responses of an evergreen shrub *Sabina vulgaris* to soil water and nutrient shortages in the semi-arid Mu Us Sandland in China[J]. *Journal of Arid Environments*, 2003, **53**: 307–316.
- [23] ZHANG X L(张晓蕾), ZENG F J(曾凡江), LIU B(刘波), *et al.* Effects of irrigation on root growth and distribution of the seedlings of *Alhagi sparsifolia* Sharp. in the Taklimakan Desert[J]. *Journal of Desert Research*(中国沙漠), 2011, **31**(6): 1 459–1 466(in Chinese).
- [24] MAO X D(马晓东), ZHU CH G(朱成刚), LI W H(李卫红). Response of root morphology and biomass of *Tamarix ramosissima* seedlings to different water irrigations[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2012, **36**(10): 1 024–1 032(in Chinese).
- [25] ZENG F J, SONG C, GUO H F, *et al.* Responses of root growth of *Alhagi sparsifolia* Shap. (Fabaceae) to different simulated groundwater depths in the southern fringe of the Taklimakan Desert, China[J]. *Journal of Arid Land*, 2013, **5**: 220–232.
- [26] SHAN L SH(单立山), LI Y(李毅), DUAN Y N(段雅楠), *et al.* Response of root morphology and water use efficiency of *Reaumuria soongorica* to soil water change[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2014, **34**(6): 1 198–1 205(in Chinese).
- [27] SHAN L S, ZHANG X M, *et al.* Influence of moisture on the growth and biomass allocation in *Haloxylon ammodendron* and *Tamarix ramosissima* seedling in the shelterbelt along the Tarim Desert Highway, Xinjiang, China[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2008, **53**: 93–101.
- [28] POTTERS G, PASTERNAK T P, *et al.* Stress-induced morphogenic responses: growing out of trouble[J]. *Trends in Plant Science*, 2007, **12**: 98–105.
- [29] ZHAO J H(赵菊花), WANG ZH X(汪正祥), LEI Y(雷耘), *et al.* Root architecture and dynamic changes of seedling of *Fagus longipetiolata*[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*(武汉植物学研究), 2010, **28**(6): 718–724(in Chinese).
- [30] ZHANG A L(张爱良), MIAO G Y(苗果园). The relationship between crop root system and water[J]. *Crop Research*(作物研究), 1997, **11**(2): 4–6(in Chinese).
- [31] de KROON H, VISSER E J W. Root Ecology[M]. Springer-Verag, Heidelberg, Germany, 2003: 150–191.
- [32] SHAN L SH(单立山), LI Y(李毅), REN W(任伟), *et al.* Root architecture of two desert plants in central Hexi Corridor of Northwest China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2013, **24**(1): 25–31(in Chinese).
- [33] OPPELT A L, KURTH W, GODBOLD D L. Topology, scaling relations and Leonardo's rule in root systems from African tree species[J]. *Tree Physiology*, 2001, **21**: 117–128.
- [34] YANG X L(杨小林), ZHANG X M(张希明), LI Y L(李义玲), *et al.* Analysis of root architecture and adaptive strategy in the Taklimakan desert area of China[J]. *Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2008, **32**(6): 1 268–1 276(in Chinese).

(编辑: 裴阿卫)