3种枫香的根系构型及功能特征对干旱的响应^①

张 玲^{1,2}, 王树凤^{2*}, 陈益泰², 段红平^{1*}

(1 云南农业大学资源与环境学院,昆明 650201;2 中国林业科学研究院亚热带林业研究所,浙江富阳 311400)

摘 要:以3种2年生枫香幼苗:中国枫香(*Liquidambar formosana*)、缺萼枫香(*Liquidambar acalycina*)、北美 枫香(*Liquidambar styraciflua*)为供试材料,采用完全随机区组试验研究了自然干旱对枫香实生苗根系构型和功能特征 的影响。结果表明,除根系碳含量以外,各处理根系特征之间(包括树种及干旱处理)差异极显著 (P<0.01)。干旱胁迫 下,缺萼枫香比根长、比表面积、根系分叉相对增长率最高,分别为 56%、30%、-4%,北美枫香最低,分别为 9%、 -3%、-19%;北美枫香根尖密度、根系平均直径相对增长率最高,分别为 40%、-10%,缺萼枫香最低,分别为 -27%、 -16%;北美枫香根系氮含量相对增长率最高,为 127%,中国枫香最低为 41%;中国枫香根系 C/N 比相对增长率最 高为 -26%,北美枫香最低,为 -56%;0<d<0.5 mm 的细根在枫香苗期对耐旱能力的贡献较大,尤其是北美枫香。3 种枫香根系耐旱性强弱顺序依次为中国枫香>北美枫香>缺萼枫香。

关键词:枫香;根系构型;功能;干旱;耐旱性 中图分类号:S722

枫香树属(Liquidambar)植物起源古老,出现于第 三世纪中期,经过漫长的更新和演替,广泛分布于日 本、中国、亚洲中部、西亚、欧洲中部和美洲地区; 经历第四纪冰期影响后,在欧洲、美国西北部等地 区消失而在北半球的南部地区保留下来,繁衍至今形 成了现代的几个种。现代枫香属约有 5 个种,残存于 北美和东亚地区,属东亚、北美特有属[1-2]。在我国 主要分布于长江流域及其以南地区,西至四川、贵州、 云南,南至广东,东至台湾,垂直分布于海拔1000~ 1500 m 的南方丘陵及平原地区。枫香属植物是我国 亚热带地区优良速生落叶阔叶树种,在鄂东南低丘 马尾松林中是重要的伴生树种,其在天然和人工林 的更新中具有重要的意义[3],也是改良土壤、美化 环境、保持水土的首选树种,其性耐火烧,耐干旱 瘠薄,素有"荒山先锋"之称。此外,其材质均匀, 纹理美观,是胶合板和造纸的良好用材树种,具有广 泛的利用价值^[4]。

根系是植物主要的营养器官之一,它为植物吸收 水分和养分,固定地上部分,同时也是重要的功能器 官,通过呼吸和周转消耗光合产物并向土壤输入有机 质^[5-6]。根系功能的发挥除了与其数量、形态及空间 结构有关,同时还受到土壤资源状况和环境的影响, 根系是植物直接与土壤接触的器官,直接影响着地上 部分的生长以及整个植株的生长和发育,而且根系的 分支状况和构型对营养物质的吸收起着关键作用^[7], 植物遭受干旱胁迫时,最敏感的部位是根系^[8],不同 水分处理的根系生长规律是基本一致的,在生长季内均 呈增加的趋势;但适度干旱可促进根系的伸长生长^[9], 影响作物根系生长的多种环境因素中,最主要的是土 壤水分和土壤温度^[10]。因此,土壤水分对根系乃至 整个植株的生长具有重要作用。

近年来,关于干旱胁迫下植物地上部的生物量、 生理生态及其响应机制的研究较多,但是,全球范围 内对植物根系生物量分布的时空动态、根系生物量分 配格局对气候和土壤环境变化的响应,以及细根生产 和周转对森林生态系统碳循环的影响等研究仍相当 有限^[11-12],尤其是对土壤水分亏缺对植株根系构型与 功能影响的研究目前还未见报道。本文通过研究干旱 胁迫下 3 种枫香的根系结构特征,比较 3 种枫香在 干旱生境条件下,根系构型和功能特征的差异性和相 似性,探讨枫香属植物在干旱环境中的生境适应策 略,从而为选育优良耐性树种、用材树种、造林树种 提供基础资料。

基金项目:浙江省林木种业重点创新团队项目(2011R09035-02)和中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(RISF6144)资助。 * 通讯作者(wangshufeng6609@163.com; duanhp-yn@163.com)

作者简介:张玲(1986—),女,云南曲靖人,硕士研究生,主要从事植物与环境修复研究。E-mail:zhanglinganita@yeah.net

壤

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验所需枫香幼苗来自中国林科院亚热带林 业研究所生态树种试验大棚,其地处浙江省富阳市 (119°57′E,30°03′N),海拔90m。该区为典型的亚 热带湿润季风气候,年均气温16.2℃,年降水量约 为1460mm,年均相对湿度80%~85%,年日照时数 1995h,无霜期231天。供试材料采种于天目山3种 典型的枫香属植物母树:中国枫香(Liquidambar formosana)、缺萼枫香(Liquidambar acalycina)、北美 枫香(Liquidambar styraciflua)。

1.2 试验设计

采用水分处理与植物材料进行两因素完全随机 区组试验设计,以水分处理作为主处理,2个水平, 即正常水分处理(CK)、干旱处理(T);以植物材料为 副处理,共3种供试枫香。3次重复,分为3个区 组,每个区组10盆,共30盆。

每个区组 10 盆(其中 5 盆对照,5 盆处理),每盆 3 株。培养基质为泥炭+珍珠岩(3:1)。2012 年 3 月选 取 2 年生苗高(21.5 ~ 26.3 cm)和地茎(2.53 ~ 3.72 mm) 基本一致的 3 种枫香实生幼苗移栽至直径 18 cm、高 10 cm 的塑料花盆中,定植 30 天后,对照组正常浇水, 处理组停止浇水。当处理组土壤含水量降至 10% ~ 20%(干旱)时,随机抽取对照组和处理组各 6 盆(按 枫香种类取样),采集根系,将根表面的土壤用水洗 净,然后装入有标签的封口袋中。样品当天放入 0~ 4℃的冰箱中冷藏。

1.3 样品分析

将根系清洗干净,逐株用 EPSON PERFECTION V700 扫描仪对根系扫描,将图片用根分析软件 Win RHIZO-Pro 2008b(Regent Instruments Inc) 对根系参 数进行分析。依据 Wells 等^[13]的方法统计枫香幼苗 的根长、根表面积、根体积、根尖数、平均直径以及 不同径级区间的长度、面积、体积、根尖数。采用总 根长和根表面积与其生物量的比率计算相应的比根 长和比根面积,采用根尖数和分叉数与其根长的比率 计算相应的根尖密度和分叉,采用根表面积与体积之 比计算相对表面积。并按照扫描图像的统计结果划分 出 5 个径级区间,分别为 d_1 、 d_2 、 d_3 、 d_4 、 d_5 (d_1 0.5、 0.5< d_2 1.0、1.0< d_3 1.5、1.5< d_4 2、 d_5 >2,单位:mm, 下同)^[14]。所有扫描过的根系样品在 105℃下杀青 30 min, 75℃下烘 3 天至恒重后用天平称重(精确到 0.01 g)。 随后粉碎根系样品,采用重铬酸钾氧化--硫酸亚铁滴 定法测定根系碳含量,凯氏滴定法测定全氮含量,分 析不同处理的根系功能差异。

1.4 数据分析

采用 Microsoft Excel 2007 进行简单的数据处理, 采用 SPSS13.0 对根系参数进行单因素和多因素方差 分析,采用 Duncan 法进行多重比较,用 Origin7.5 软 件进行绘图。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下 3 种枫香根系表型描述与构型参数的比较

枫香根系为直根系,本研究发现处理组 T 各种 枫香主根的长度均大于对照组 CK。枫香主根粗壮, 侧根细长,细根呈人字形(herringbone system)^[15],对 照组枫香主根饱满,表皮鲜嫩,呈乳白色,处理组(干 旱)表皮呈灰褐色。为能够更明确地呈现出 3 种枫香 在干旱胁迫下的根系状况,除了定性观察以外,还对 一部分数据进行了定量研究和分析,主要通过比根 长、比表面积、根尖密度、分叉、平均直径、碳氮含 量及 C/N 等指标来对其进行综合评价。

表 1 数据表明,3 种枫香根系比根长与平均直 径差异不显著(P>0.05),比表面积差异显著(P<0.05), 根尖密度和根系分叉差异极显著(P<0.01);干旱处理 组和正常水分对照组相比,根尖密度差异不显著 (P>0.05),根系分叉差异显著(P<0.05),中国枫香、 缺萼枫香、北美枫香(文中其他地方出现顺序与此相同) 根系分叉相对增长率(相对增长率=(T-CK)/CK× 100%)分别为-5%、-4%、-19%,缺萼枫香最高,北 美枫香最低;比根长、比表面积、平均直径差异极显著 (P<0.01),比根长相对增长率分别为47%、56%、9%, 比表面积相对增长率分别为28%、30%、-3%,平均 直径相对增长率分别为-11%、-16%、-10%,缺萼枫 香最高,北美枫香最低;在3树种2水分水平的交互 影响下,各个参数差异均达到极显著水平(P<0.01)。

表1 干旱和树种对根系各指标影响的方差分析

Table 1 Effects of tree species and drought treatments on root indexes							
变异来源	比根长	比表面积	根尖密度	分叉	平均直径		
树种	0.296	0.048*	0.001**	0.004**	0.193		
水分	0.001**	0.005**	0.673	0.032*	0.000**		
树种×水分	0.003**	0.004**	0.002**	0.002**	0.001**		

注:* 表示差异显著(P<0.05), ** 表示差异极显著(P<0.01)。

由图 1 可知,3 种枫香根系碳含量差异不显著 (P>0.05),氮含量与 C/N 差异均极显著(P<0.01),因此, C/N 的差异可能主要是由氮含量差异引起的。T 检验结 果表明干旱和对照处理间碳含量差异不显著(P>0.05), 氮含量与 C/N 差异均极显著(P<0.01),氮含量相对增长 率分别为 41%、85%、127%,北美枫香根系氮含量相 对增长率最高,缺萼枫香和中国枫香较低,相反,C/N 相 对增长率北美枫香最低,中国枫香最高,分别为 -26%、 -47%、-56%。对 3 树种与 2 水分水平处理的交互分 析,经多重比较,其总变异达到极显著水平(P<0.01)。



(A、B、C 分别代表中国枫香、缺萼枫香、北美枫香;柱图上方不同小写字母表示处理间差异在 P<0.05 水平显著)
 图 1 干旱处理和树种对根系碳、氮含量及 C/N 的影响
 Fig. 1 Effects of tree species and drought treatments on C content, N content and C/N ratio in root

2.3 运用隶属函数法对 3 种枫香根系耐旱性进 行比较

分析一些测定指标和干旱耐性之间的关系,用 隶属函数法综合评定3种枫香对干旱的耐性差异, 是目前运用比较广泛的抗逆性综合评定方法,具体 评定方法参考徐爱春等^[16]的方法。本文采用枫香根 系比根长、比表面积、根尖密度、分叉、平均直径、 碳含量、氮含量、C/N 等 8 项指标对 3 种枫香根系 的抗旱性进行综合评价和比较,结果表明 3 种枫香 耐旱性强弱顺序依次为:中国枫香>北美枫香>缺萼 枫香(表 2)。

2.4 干旱胁迫下 3 种枫香不同径级区间的根系形态特征比较

本研究沿用多数研究对根系径级的分类体系进 行统计分析^[13-14],即将根系径级分为 5 个径级区 间,如图 2 所示。枫香幼苗不同径级区间的根系形 态指标(如根长、根表面积、根体积、根尖数)的差异 随着径级的增加而增加,根系总根长在 d>1 与 d<1 间的差异较大(P<0.05);1<d<2 的根系总根表面积较 小,与其他相比均有明显差异(P<0.05);d>2.0 的根 系在根体积上较其他径级增长迅速(P<0.05);d 0.5

统计因子	处理	树种		
		中国枫香	缺萼枫香	北美枫香
比根长	СК	0.253	0	0.302
	Т	1.000	0.744	0.453
比表面积	СК	0.253	0	0.164
	Т	1.000	0.740	0.088
根尖密度	СК	0.197	0.293	0.490
	Т	0.150	0	1.000
分叉	СК	0.543	1.000	0.672
	Т	0.389	0.857	0
平均直径	CK	0.321	0.000	0.523
	Т	0.853	0.825	1.000
C 含量	CK	1.000	1.472	0.702
	Т	0.216	0.257	0.000
N 含量	СК	0.206	0	0.180
	Т	0.481	0.395	1.000
C/N	СК	0.488	0	0.399
	Т	0.750	0.696	1.000
均值		0.506	0.455	0.498

表 2 3 种枫香根系耐旱性隶属函数值及干旱强弱比较 Table 2 Membership function value of drought tolerance and comparison of three tree species



图 2 不同径级区间的根长(cm)、根表面积(cm²)、根体积(cm³)、根尖数(No.) Fig. 2 Diversities of root length, root surface area, root volume, number of root tip in different diameter levels

的根系根尖数远高于其他径级(P<0.05)(图 2)。

当 0<d1 0.5 时,北美枫香干旱处理组总根长、 总根表面积、总根体积与其他各干旱处理组之间差异 极显著(P<0.01),中国枫香与缺萼枫香干旱处理组根 尖数差异达到显著水平(P<0.05);当 0.5<d2 1 时, 干旱处理组与对照处理组总根长与总根表面积、总根 体积差异显著(P<0.05), 总根尖数北美枫香组间差异 显著(P<0.05), 与其他各组间, 差异极显著(P<0.01); 当 1<d3 1.5 时,北美枫香总根长、根表面积、根 体积在干旱处理组与对照处理组间差异显著 (P<0.05),中国枫香和缺萼枫香根尖数在组间差异显 著(P<0.05);当 1.5<d4 2 时,各组间的差异与 d3 相同;当 d₅>2 时,总根长在在干旱处理组与对照处 理组间差异均显著(P<0.05),中国枫香与北美枫香总 根表面积、总根体积、总根尖数组间差异均达到显著 水平(P<0.05), 缺萼枫香均未达到显著水平(P>0.05)。 由图 2 可知, 3 树种根长、根表面积、根体积、根 尖数以缺萼枫香最大,中国枫香、北美枫香较低,但 方差分析表明 0<d<0.5 mm 的细根在枫香苗期贡献 较大,尤其是北美枫香,其次为中国枫香和缺萼枫香。

3 讨论

3.1 水分亏缺对枫香根系构型参数的影响

根系作为在土壤-植物-大气间水分循环过程中 最关键的部分之一,与植物耐旱能力关系密切^[17]。 因此,弄清根系与土壤水分策略之间的关系,对认识 根系生理功能差异与环境因素变异之间的关系,及其 对提高水分利用效率,选育优良树种具有重要意义。 本研究发现两年生枫香幼苗根系中 70% ~ 90% 均 为细根(*d*<2 mm)(图 2),3 种枫香 2 年生实生苗的 根系平均直径均在 0.5 mm 左右,干旱处理与对照处 理间差异极显著(*P*<0.01),其相对增长率分别为 -11%、-16%、-10%,表明土壤干旱抑制了 3 种枫 香根系的加粗生长,尤其是缺萼枫香,长期干旱导致 根细胞缺水,根系干瘪,而对照组水分充足,根系生 长健壮。

细根比根长与比表面积反映投入到细根的生物 量中用于吸收养分的效率,其值越大,表明投入相同 的成本有较高的养分利用效率。根尖密度和分叉数是 指单位根长上的根尖或分叉的数量,在相同的单位长 度内,根尖密度和分叉数越大,表明根系吸收的养分 或水分的能力越大^[18]。比根长在对照处理与干旱处 理间差异显著(P<0.05)(表 1),相对增长率分别为 47%、56%、9%,北美枫香比根长变化最小,中国枫 香和缺萼枫香应对干旱胁迫时比根长变化较大,同时 地上部最先表现出叶片萎焉、下端枯叶症状。对照处 理与干旱处理间比表面积差异极显著(P<0.01)(表 1),相对增长率分别为 28%、30%、-3%,由此可知, 3 树种之间的差异均显著,干旱胁迫诱导中国枫香和 缺萼枫香根系比表面积增大,以增加根系与土壤的接 触面积,从而使其在水分亏缺的情况下提高根系对水 分的吸收效率,而对北美枫香根系几乎无影响,未达 到其耐受性阈值。比根长与比表面积是其总根长与总 根表面积与根系生物量的比值,正常情况下,根长越 长,表面积越大,根系生物量也就越大,而在干旱胁 迫条件下,根长和根表面积的生长受到显著影响的同 时生物量的大小也同步受到影响,因此,北美枫香的 比根长和比表面积受干旱胁迫的影响最小,但是就总 根长和根表面积来说,北美枫香在干旱胁迫下表现最 敏感。

不同种枫香同时期实生苗的根尖密度不同,北美 枫香根尖密度增大,中国枫香和缺萼枫香根尖密度减 小,但 T 检验结果表明对照处理与干旱处理间的差 异不显著(P>0.05)(表 1),表明干旱胁迫对枫香苗根 尖密度几乎无影响。根系分叉在对照处理与干旱处理 间差异显著(P<0.05)(表 1),相对增长率分别为 -5%、-4%、-19%, 说明干旱胁迫对枫香根系的分 叉生长有一定的抑制作用,尤其是对北美枫香抑制作 用最大,因此,根尖密度和根系分叉对枫香生长亦有 重要意义,根尖密度越大,细根生物量越大,表明根 系生活力越强,生长越旺盛,由于北美枫香生长较中 国枫香和缺萼枫香生长迟缓,同一时期,地上部生物 量远低于后二者,其蒸发量较小,干旱诱导北美枫香 根尖密度增大,增强其吸水效率,干旱导致根系分叉 减少,为了满足主根对水分和养分吸收以供给地上部 分,同时,土壤水分亏缺也不利于新根的萌发,只能 依靠主根向更深层土壤寻求水分和养料以便整个植 株个体的物质循环和能量流动^[19-20]。由于枫香是亚 热带次生演替的早期树种,其分叉数多,侧根细长且 发达,有利于高效地吸收水分和养分,与它们具有喜 肥的特性和生长在养分和水分充足的表层土壤有关, 这可能是它们适应演替早期土壤条件差而形成的获 取资源策略,这是枫香属植物所共有的特性^[21]。干 旱对不同种枫香根系的比根长有不同程度的提高,尤 其是缺萼枫香,与地上部的生长情况相契合,在水分 亏缺的情况下,植物根系的伸长生长以寻求更深层土 壤中的水分供应^[22]。

3.2 水分亏缺对枫香根系养分含量的影响

碳是植物体内最基本、最重要也是最多的元素, 根系中的碳含量主要与根系生物量有关 ,植物体吸收 的大部分物质主要都转化为含碳化合物 ,根系无法进 行光合作用产生含碳化合物,只能通过地上部分的补 给以及从土壤中吸收部分有机碳,具有一定的稳定 性。本研究中,3 树种根系碳含量均在 (4.2~4.6)× 10⁴ mg/kg 范围内,表明同时期的不同树种根系碳含 量差异不大,受干旱影响较小,氮含量在对照处理与 干旱处理间差异极显著(P<0.01)(图 1),相对增长率 分别为 41%、85%、127%, 说明土壤干旱有助于提 高根系对氮素的吸收和利用,为了逃避干旱,根冠间 对水分和养分的竞争占优势,该结果与金不换等^[23-25] 研究结果相似,对照处理与干旱处理间的 C/N 差异 极显著(P<0.01)(图 1),相对增长率分别为-26%、 -47%、-56%,3种枫香两年生实生苗根系氮含量差 别较大,干旱也对其氮含量产生影响,从而引起 C/N 不同程度地降低,表明不同树种对地下的适应策略、 对土壤养分利用效率的差异。北美枫香根系氮含量相 对增长率最高,缺萼枫香和中国枫香较低,表明北美 枫香根系在干旱条件下对土壤氮素有效性的敏感程 度较高,干旱胁迫下北美枫香根系生长缓慢,与对照 处理相比,其根长、根表面积、根体积的生长受到显 著抑制,根尖数无明显差异(图 2),本研究发现,干 旱适当地提高了根系对氮素的吸收量,其主要原因是 干旱训化了枫香根系的生存潜力,使其在水分亏缺的 情况下不断拓展根系生长的空间范围(根尖数是根系 生活力和空间拓展能力的重要指标)以寻求足够的水 分和养分所致,杨小林等^[8]在研究塔克拉玛干沙漠腹 地植物根系构型及其生境适应策略时发现,不同植物 在土层中的空间分布差异可能与不同地区的水分条 件有关,根系分布特征表现出很强的生态可塑性^[26]。 根系主要起到吸收、运输、储存水分和养分的功能, 而对养分的运输是伴随着水分的运输进行的,根尖细 胞分裂旺盛,氮浓度最高,呼吸速率较快,土壤中的 养分通过水作为良好的运输媒介通过共质体或质外 体途径进入根细胞并输送到整个植株的不同部位,因 此养分的吸收和运输依赖于水分循环。

3.3 干旱胁迫下3种枫香不同径级的根系参数差异

根系的表型取决于基因和环境的共同作用,在宏 观研究中,首要任务就需要搞清楚根系在土壤中的形

壤

态结构和分配格局,因为树木根系的形态结构从一定 程度上反映其生理功能^[27]。从以往大多数学者认为 细根(d<2 mm)主要发挥养分和水分吸收功能,而粗根 (d>2 mm)主要起运输、储藏和支撑作用,到 Pregitzer 等^[28]的根序分类法,接着 Guo 等^[29]对低级根和高级 根在结构和功能上的区别做出的阐释,再到刘莹等[14] 对根序和径级两种不同根系分类方法寻找到对立与 统一,分别找出了各自的优缺点,并提出新的根系分 级方法。根长、根表面积、根体积、根尖数是体现根 系吸收效率的重要指标 ,反映了植物对水分和养分的 需求^[30]。而低级根系的主要生理功能是吸收养分和 水分,高级根系的细根木质化程度较高,主要起运输 作用^[31]。本研究发现,枫香幼苗 0<d<0.5 mm 的细 根的总根长较高,干旱处理组均略高于对照组,表明 干旱有助干细根数量的增加或伸长生长,但各树种间 的增加幅度差异不明显。白文明等^[9]通过研究乌兰布 和沙区紫花苜蓿根系生长及吸水规律时发现,适当干 旱有利于根系的伸长生长。d<1 mm 和 d>2 mm 的 总根面积相对较高,占整体的 67%~74%,说明低 级根系和高级根系在植物生长过程中都具有重要作 用,低级根系是吸收水分和养分的生理功能执行者, 高级根系主要起运输和支持作用。如图 2,根体积无 明显差异, 0<d<0.5 mm 的细根根尖数较多, 占整体的 99.2%~99.7%, 根尖数反映了细根数量的多少, 同时 也反映了细根的周转效率, 说明 0<d<0.5 mm 的细根 在枫香苗期贡献较大。在此区间,北美枫香的根长、 根表面积、根体积在对照处理与干旱处理间差异极显 著(P<0.01),中国枫香和缺萼枫香根尖数在处理间差 异显著(P<0.05)。

3.4 3 种枫香耐旱性评价

由表 2 可知,3 种枫香根系耐旱性强弱顺序依 次为中国枫香>北美枫香>缺萼枫香。研究发现,中 国枫香根系构型指标在干旱胁迫条件下变异较小,与 对照处理相比,耐旱性越强的树种,其根系各指标干 旱处理组与对照处理组的差异越小,说明受干旱影响 较小,即其根系各指标的相对增长率不能为最值或鲜 有最值(最大或最小),此结果与结论相呼应。此外, 中国枫香常年生长于我国境内,对地理条件和环境因 素非常适应,其能够适应短暂的干旱,耐干旱瘠薄, 北美枫香主要分布于美国东南部,是国外引进种,对 我国的土壤环境和气候条件有待适应,经过地理隔 离,需要长期的进化以适应当前的生存环境,而缺萼 枫香起源古老,为第三纪子遗植物,经历了长期的演 替和进化,其生活习性和生物学特征受环境影响较 大,缺萼枫香和中国枫香很相似,其主要区别在于花 萼齿不存或不显著,蒴果无萼齿;而北美枫香叶片革 质,中国枫香与缺萼枫香多为草质叶^[1,28-29]。因此, 耐旱性的种间差异主要是由遗传因素引起的,同时也 受到外界环境因素的影响。

4 结论

本研究发现干旱胁迫下,缺萼枫香比根长、比表 面积、根系分叉相对增长率最高,分别为 56%、30%、 -4%,北美枫香最低,分别为 9%、-3%、-19%;北 美枫香根尖密度、根系平均直径相对增长率最高,分 别为 40%、-10%,缺萼枫香最低,分别为 -27%、 -16%。根系碳含量在树种之间、处理组之间差异均 不显著(P>0.05);干旱胁迫下,北美枫香根系氮含量 相对增长率最高,为 127%,中国枫香最低,为 41%; 中国枫香根系 C/N 相对增长率最高,为 -26%,北 美枫香最低,为-56%;0<d<0.5 mm 的细根在枫香苗 期对耐旱能力的贡献较大,尤其是北美枫香。3 种枫 香根系耐旱性强弱顺序依次为中国枫香>北美枫香>

3 种枫香树在干旱胁迫下,其根系形态和生理功 能产生了一定差异,不同树种除了具有不同的遗传特 性以外,3 种枫香根系通过不同程度地调整其根系结 构和功能的关系从而适应干旱的生存环境。不同树种 对环境变化的可塑性差异对森林群落中的种间竞争 产生决定性作用,进而影响生态系统的空间分布格局 和物种进化。研究亚热带树种枫香的根系构型与水分 及养分策略之间的关系,对认识根系生理功能差异与 环境因素变异之间的关系,及其对选育优良耐性树 种、用材树种、造林树种具有重要意义。

致谢:感谢中国林业科学研究院亚热带林业研 究所对本研究的资助!

参考文献:

- [1] 商侃侃,王婕,余倩,赵明水,达良俊.天目山第三纪子 遗植物缺萼枫香的群落特征及其生态学意义[J]. 华东师 范大学学报(自然科学版), 2011(3): 134–144
- [2] 王发国, 叶华谷, 叶育石. 枫香的育苗栽培技术及其开 发[J]. 经济林研究, 2003, 21(4): 51–53
- [3] 王传华,魏斌,李俊清.鄂东南枫香(Liquidambar formosana)林、马尾松(Pinus masson iana)-枫香林群落结 构及更新[J]. 生态学报, 2009, 29(9): 4 681-4 692
- [4] 冷华妮,段红平,陈益泰,孙海菁,胡韵雪.不同种源
 枫香磷响应指标的主成分分析[J].土壤,2010,42(1):
 82-87

- [5] 王政权, 郭大立. 根系生态学[J]. 植物生态学报, 2008, 32(6):1213-1216
- [6] 郗金标,张福锁,有祥亮.中国森林生态系统 N 平衡现 状[J]. 生态学报, 2007, 27(08): 3 257-3 267
- [7] Dannowski M, Block A. Fractal geometry and root system structures of heterogeneous plant communities[J]. Plant and Soil, 2005, 272(1): 61–76
- [8] 杨小林,张希明,李义玲,李绍才,孙海龙.塔克拉玛干 沙漠腹地 3 种植物根系构型及其生境适应策略[J].植物 生态学报,2008,32(6):1 268-1 276
- [9] 白文明, 左强, 黄元仿, 李保国. 乌兰布和沙区紫花苜蓿根系生长及吸水规律的研究[J]. 植物生态学报, 2001, 25(1): 35–41
- [10] 张立桢, 曹卫星, 张思平, 周治国. 棉花根系生长和空间分布特征[J]. 植物生态学报, 2005, 29(2): 266–273
- [11] Lee EH, Tingey DT, Beedlow PA, Johnson MG, Burdick CA. Relating fine root biomass to soil and climate conditions in the Pacific Northwest[J]. Forest Ecology and Management, 2007, 242(2): 195–208
- [12] 罗东辉,夏婧,袁婧薇,张忠华,祝介东,倪健.我国西南山地喀斯特植被的根系生物量初探[J].植物生态学报, 2010,34(5):611-618
- [13] Wells CE, Glenn DM, Eissenstat DM. Changes in the risk of fine-root mortality with age: A case study in peach[J], *Prunus persica* (Rosaceae)[J]. American Journal of Botany, 2002, 89(1): 79–87
- [14] 刘莹,王国梁,刘国彬,曲秋玲,袁子成.不同分类系统 下油松幼苗根系特征的差异与联系[J].植物生态学报, 2010,34(12):1386–1393
- [15] 刘佳,项文化,徐晓,陈瑞,田大伦,彭长辉,方晰.湖 南会同 5 个亚热带树种的细根构型及功能特征分析[J]. 植物生态学报,2010,34(08):938-945
- [16] 徐爱春,陈益泰,王树凤,吴天林. 镉胁迫下柳树 5 个无 性系生理特性的变化[J]. 生态环境, 2007, 16(2): 410-415
- [17] 马冬云,郭天财,朱云集,岳艳军,查菲娜,宋晓,王晨 阳.不同穗型冬小麦品种根系时空分布特征及其碳氮代 谢的研究[J].西北植物学报,2006,26(4):778–783
- [18] Bauhus J, Khanna PK, Menden N. Aboveground and belowground interactions in mixed plantations of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2000, 30(12): 1 886–1 894
- [19] 刘胜群,宋凤斌:玉米不同耐旱性品种根系构型和动态 建成研究[J].扬州大学学报(农业与生命科学版),2007, 28(1):71-78

- [20] 刘聪,项文华,田大伦,方晰,彭长辉.中亚热带森林植物多样性增加导致细根生物量"超产"[J].植物生态学报, 2011,35(5):539-550
- [21] 冷华妮,陈益泰,段红平,饶龙兵,王永军.磷胁迫对不同种源枫香生长及氮磷吸收利用率的影响[J].应用生态 学报,2009,20(4):754–760
- [22] Markewitz D, Devine S, Davidson EA, Brando P, Nepstad DC. Soil moisture depletion under simulated drought in the Amazon: impacts on deep root uptake[J]. New Phytologist, 2010, 187(3): 592–607
- [23] 金不换,陈雅君,吴艳华,安莹,齐孝辉. 早熟禾不同品 种根系分布及生物量分配对干旱胁迫的响应[J]. 草地学 报,2009,17(06):813-814
- [24] 曹靖,张福锁.低磷条件下不同基因型小麦幼苗对磷的 吸收和利用效率及水分的影响[J].植物生态学报,2000, 24(6):731-735
- [25] 樊瑞怀,杨水平,周志春,金国庆.氮素营养对马褂木 家系苗木生长效应分析[J].林业科学研究,2009,22(1): 85-90
- [26] 朱维琴, 吴良欢, 陶勤南. 作物根系对干旱胁迫逆境的 适应性研究进展[J]. 土壤与环境, 2002, 11(4): 430–433
- [27] Fitter AH. Characteristics and functions of root systems[A]// Waisel Y, Eshel E, Kafkafi U. Plant Roots: The Hidden Half [M]. 2nd. New York: Dekker, 1996: 1–20
- [28] Pregitzer KS, Deforest JL, Burton AJ, Allen MF, Ruess RW, Hendrick RL. Fine root architecture of nine North American trees[J]. Ecological Monographs, 2002, 72(2): 293–309
- [29] Guo D, Xia M, Wei X, Chang W, Liu Y, Wang Z. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species[J]. New Phytologist, 2008, 180(3): 673–683
- [30] Eissenstat DM. On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: A field study using citrus root stocks[J]. New Phytologist, 2006, 118(1): 63-68
- [31] Eissenstat DM, Yanni RD. Root life span, efficiency and turnover[A]// Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U. Plant Roots: the Hidden Half[M]. 3rd. New York: Dekker, 2002, 221–238
- [32] 施季森, 成铁龙, 王洪云. 中国枫香育种研究现状[J]. 林业科技开发, 2002, 16(3): 17-19
- [33] 何小弟, 蒋锦昌, 彭春燕, 张诗财. "北美枫香" 引种、培育与应用[J]. 资源保护与利用, 2010, 8(6): 54-56

Response of Architecture and Functions of Roots in Three Kinds of Sweet Gums Under Drought Stress

ZHANG Ling^{1,2}, WANG Shu-feng^{2*}, CHEN Yi-tai², DUAN Hong-ping^{1*}

(1 College of Resource and Environment, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2 Institute of Subtropical Forestry, CAF, Fuyang, Zhejiang 311400, China)

Abstract: With the three kind of two-year-old Liquidambar seedlings: *Liquidambar formosana*, *Liquidambar acalycina* and *Liquidambar styraciflua* as study object, studying the influence of natural drought on conformation and functional characteristics of Liquidambar seedling root system, by using a randomized complete block experiment. The results showed that except the carbon content, the difference of all indexes in all treatments (including seed and drought treatment) was significant (P < 0.01) under the drought stress, the relative growth rates of specific root length, specific surface area and root bifurcate of the *Liquidambar acalycina* were the highest, which reached to 56%, 30% and -4% respectively; which of *Liquidambar styraciflua* were the lowest, reached to 9%, -3% and -19% respectively. While the relative growth rates of *Liquidambar styraciflua* root density and roots average diameter were the highest, which reached to 40% and -10% respectively, which of *Liquidambar styraciflua* root system nitrogen content was the highest, which reached to 127%, which of *Liquidambar formosana* was the lowest, reached to -26%. The results also indicated that the rootlet at 0<4<0.5mm had a significant contribution in seedling stage, especially *Liquidambar styraciflua*. The drought resistance strength of three kinds of root system was in the order: *Liquidambar formosana Liquidambar styraciflua*.

Key words: Liquidambar, Conformation of root system, Functional characteristics, Drought stress, Drought resistance