

干旱对 3 种灌木干质量分配和根系分布的影响

侯立伟^{1,2,3}, 鲁绍伟^{1,2,3}, 李少宁^{1,2,3}, 赵娜^{1,2}, 徐晓天^{1,2,①}

(1. 北京市农林科学院林业果树研究所, 北京 100093; 2. 国家林业和草原局北京燕山森林生态系统定位观测研究站, 北京 100093;
3. 沈阳农业大学林学院, 辽宁 沈阳 110866)

摘要: 为揭示不同种类灌木对干旱的根系适应策略, 以中国北方常见的 3 种典型绿化灌木金叶女贞 (*Ligustrum × vicaryi* Rehd.)、紫叶小檗 (*Berberis thunbergii* ‘Atropurpurea’) 和冬青卫矛 (*Euonymus japonicus* Thunb.) 的 3 年生大田苗为研究对象, 对充分灌溉组 (对照组, 土壤平均含水量为最大田间持水量的 85%)、自然雨养组 (土壤平均含水量为最大田间持水量的 70%) 和重度干旱组 (实验结束时土壤含水量为最大田间持水量的 40%) 金叶女贞、紫叶小檗和冬青卫矛各器官的干质量分配和根系分布进行比较。结果显示: 除重度干旱组金叶女贞叶占比显著 ($P < 0.05$) 高于充分灌溉组、重度干旱组冬青卫矛叶占比显著高于自然雨养组外, 不同处理组间的 3 种灌木各器官占比差异均不显著 ($P > 0.05$)。不同处理组间的 3 种灌木深层根占比差异多不显著, 仅重度干旱组紫叶小檗的深层根占比显著高于充分灌溉组和自然雨养组; 并且, 随干旱程度增加, 金叶女贞深层根占比逐渐升高, 冬青卫矛深层根占比逐渐下降。从总根系看, 3 种灌木不同功能根占比在不同处理组间的差异多不显著, 仅重度干旱组金叶女贞运输根占比显著低于充分灌溉组, 冬青卫矛运输根占比显著高于充分灌溉组; 并且, 与充分灌溉组相比, 重度干旱组金叶女贞的支持根占比升高, 而运输根和吸收根占比降低; 紫叶小檗和冬青卫矛的功能根占比变化与金叶女贞恰好相反。值得注意的是, 冬青卫矛深层根中运输根和吸收根占比均随干旱程度增加而逐渐升高。回归分析结果显示: 随土壤含水量升高, 金叶女贞支持根占比极显著 ($P < 0.01$) 降低, 运输根和吸收根占比显著升高; 冬青卫矛支持根占比显著升高, 运输根和吸收根占比不显著降低; 而紫叶小檗支持根、运输根和吸收根占比无显著变化。综合分析认为, 3 种灌木应对干旱的根系适应策略存在明显差异, 其中, 金叶女贞通过降低整个根系中运输根和吸收根占比并提高深层根占比的方式应对干旱, 紫叶小檗通过提高深层根占比的方式应对干旱, 而冬青卫矛则通过提高深层根中运输根和吸收根占比的方式应对干旱。比较而言, 金叶女贞对干旱相对敏感, 在移植初期需进行更多的灌溉管理; 紫叶小檗和冬青卫矛对干旱的耐受性强, 在城市绿化中可将二者组合种植, 以高效利用水资源。

关键词: 灌木; 干旱; 干质量分配; 根系分布; 功能根; 适应策略

中图分类号: Q948.112⁺.2; S793.9 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2023)06-0034-09

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2023.06.04

Effects of drought on dry mass allocation and root system distribution of three shrub species HOU Liwei^{1,2,3}, LU Shaowei^{1,2,3}, LI Shaoning^{1,2,3}, ZHAO Na^{1,2}, XU Xiaotian^{1,2,①}

(1. Institute of Forestry and Pomology, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100093, China; 2. Beijing Yanshan Forest Ecosystem Research Station, National Forest and Grassland Administration, Beijing 100093, China; 3. College of Forestry, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2023, 32(6): 34-42

Abstract: To reveal the root system adaptative strategy of different shrub species to drought, three-year-old field seedlings of three typical afforestation shrub species commonly seen in the north of China, namely *Ligustrum × vicaryi* Rehd., *Berberis thunbergii* ‘Atropurpurea’, and *Euonymus japonicus* Thunb.,

收稿日期: 2023-07-30

基金项目: 北京市农林科学创新能力建设资助项目 (KJCX20220412; KJCX20230306; KJCX20230602)

作者简介: 侯立伟 (1998—), 男, 河北唐山人, 硕士研究生, 主要从事城市林业生态研究。

①通信作者 E-mail: arthurpku@163.com

引用格式: 侯立伟, 鲁绍伟, 李少宁, 等. 干旱对 3 种灌木干质量分配和根系分布的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2023, 32(6): 34-42.

were taken as research objects, the dry mass allocation of each organ and root system distribution of *L. × vicaryi*, *B. thunbergii*, and *E. japonicus* in fully irrigated group (the control group, the average soil water content is 85% of the maximum field capacity), naturally irrigated group (the average soil water content is 70% of the maximum field capacity), and severe drought group (the soil water content is 40% of the maximum field capacity at the end of the experiment) were compared. The results show that except proportion of leaf of *L. × vicaryi* in severe drought group is significantly ($P < 0.05$) higher than that in fully irrigated group and proportion of leaf of *E. japonicus* in severe drought group is significantly higher than that in naturally irrigated group, there is no significant ($P > 0.05$) difference in proportions of organs of the three shrub species between different treatment groups. Most of differences in proportion of deep root of the three shrub species are not significant between different treatment groups, only the proportion of deep root of *B. thunbergii* in severe drought group is significantly higher than that in fully irrigated group and naturally irrigated group; in addition, with the increase of drought degree, the proportion of deep root of *L. × vicaryi* gradually increases, while that of *E. japonicus* gradually decreases. In terms of the whole root system, most of differences in proportions of different functional roots of the three shrub species are not significant between different treatment groups, only the proportion of transport root of *L. × vicaryi* in severe drought group is significantly lower than that in fully irrigated group and the proportion of transport root of *E. japonicus* is significantly higher than that in fully irrigated group; in addition, compared with fully irrigated group, the proportion of supporting root of *L. × vicaryi* in severe drought group increases, while the proportions of transport root and absorptive root decrease; the variations of proportions of functional roots of *B. thunbergii* and *E. japonicus* are opposite to *L. × vicaryi*. Notably, the proportions of transport root and absorptive root in deep root of *E. japonicus* both gradually increase with the increase of drought degree. The regression analysis result shows that with the increase of soil water content, the proportion of supporting root of *L. × vicaryi* extremely significantly ($P < 0.01$) decreases, and the proportions of transport root and absorptive root significantly increase; the proportion of supporting root of *E. japonicus* significantly increases, but the proportions of transport root and absorptive root decrease insignificantly; while the proportion of supporting root, transport root, and absorptive root of *B. thunbergii* has no significant variation. The comprehensive analysis suggested that there are evident differences in root system adaptive strategy of the three shrub species responding to drought, in which, *L. × vicaryi* responds to drought via decreasing the proportions of transport root and absorptive root in the whole root system and increasing the proportion of deep root, *B. thunbergii* responds to drought via increasing the proportion of deep root, while *E. japonicus* responds to drought via increasing the proportions of transport root and absorptive root in deep root. In comparison, *L. × vicaryi* is relatively sensitive to drought, and more irrigation management is needed in early transplantation stage; *B. thunbergii* and *E. japonicus* have strong tolerance to drought, and they can be planted together in urban afforestation to increase water resource use efficiency.

Key words: shrub; drought; dry mass allocation; root system distribution; functional root; adaptive strategy

气候变化加剧和城市化的持续推进大大增加了城市干旱事件发生的频率和强度^[1-2],因此,必须找到有效的解决方案以减轻城市干旱事件的负面影响^[3]。城市绿地具有丰富的生态系统服务功能,在改善城市环境方面发挥着重要作用,如降温增湿、净化大气、涵养水源、降噪滞尘等^[4]。灌木是城市绿化的重要组成部分,具有丰富的景观功能和显著的生态效益^[5-6]。然而,城市干旱事件频发,严重威胁着城市绿化灌木的生存环境,因此,灌木对干旱的适应能力直接关系到其生长状况和生态功能。相关研究结果表明:严重干旱事件后,灌木的光合速率和抗氧化

酶活性显著下降^[7-8],灌木的生物量积累和生长速率也显著下降^[3],但灌木的根系比例和根冠比明显升高^[9],从而增强了灌木根系对水分的吸收能力^[8]。植物将有限的光合产物在器官间高效分配是其应对干旱的关键。因此,深入探究干旱对灌木不同功能根生长与分布的影响,有助于分析灌木生长与土壤含水量之间的关系,为缓解干旱对灌木生长的不利影响、探索干旱条件下灌木景观与生态功能的维持以及针对干旱区灌木制定合理的管理措施和灌溉计划提供科学依据。

根是植物的重要功能器官,在生态系统碳分配和

养分循环中发挥着重要作用^[10]。通常,研究者以直径 2 mm 作为划分树木粗根和细根的标准^[11-12]。细根是植物体上最活跃的根组织,虽然细根干质量仅占根系总干质量的 3%~30%,但植物生长 92%的营养和 75%的水分由细根供给^[13]。细根对于干旱更为敏感,其可塑性能够反映植物的抗旱能力^[14]。已有研究表明细根分配比例与干旱程度存在明显关联^[15-16]。在轻度干旱胁迫下,植物细根比例增大,根系横向扩展减少,生根深度增加,深层细根比例增大^[17-18];而在重度干旱胁迫下,植物细根比例减小,极细根(直径小于 0.5 mm)比例显著增大^[15]。目前关于植物根系的研究大多将根系直径与功能相联系^[19],但仅根据直径将根系分类忽略了细根内部因顺序和位置不同而产生的功能异质性^[20]。根据 Pregitzer 等^[21]提出的根序分级法,可以将细根进一步分级。并且,不同根序细根在结构和功能上存在明显差异。干旱胁迫下,低根序细根(主要是 1 级和 2 级)的直径较少发生变化,且皮层组织较为发达,主要起吸收水分和养分的作用;而高根序细根(3 级或 4 级以上)的直径明显增大,并具有次生生长能力,主要起运输水分和养分的作用^[22-25]。因此,探究不同等级根系的干质量分配对于揭示绿化灌木对于干旱的适应策略有重要价值。

与野外环境相比,在城市环境中生长的灌木长期暴露于高强度人为干扰之下,易受到更强烈的环境影响,面临着更多风险和威胁^[26]。然而目前关于灌木耐旱性的研究却较少涉及城市环境^[27-28]。为此,本研究以金叶女贞(*Ligustrum × vicaryi* Rehd.)、紫叶小檗(*Berberis thunbergii* ‘Atropurpurea’)和冬青卫矛(*Euonymus japonicus* Thunb.) 3 种中国北方常见的典型绿化灌木^[29]为研究对象,通过田间控制实验,比较充分灌溉、自然雨养、重度干旱下 3 种灌木干质量分配和根系分布差异,并分析功能根分配比例与土壤含水量的关系,以期探究干旱胁迫对供试 3 种灌木干质量分配和根系分布的影响,从而探讨这 3 种灌木应对干旱的根系适应策略。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

本实验在北京市农林科学院林业果树研究所资源圃(东经 116°13'02"、北纬 39°58'01")内完成。区

域气候属温带大陆性季风气候,年均温 15 °C~25 °C,年均降水量 318.0~733.2 mm,年均日照时数 2 000~2 800 h。区域土壤为黏壤土,土壤容重 1.46 g·cm⁻³,最大田间持水量 30.58%,全氮含量 1.07 g·kg⁻¹,全磷含量 0.96 g·kg⁻¹,全钾含量 18.55 g·kg⁻¹,有机质含量 23.49 g·kg⁻¹。

1.2 材料

供试的金叶女贞、紫叶小檗和冬青卫矛苗木均为 3 年生带土球的大田苗,且均购自山东省泰安开发区汶泽苗木有限公司。金叶女贞平均株高 86.57 cm,平均冠幅 77.08 cm;紫叶小檗平均株高 69.44 cm,平均冠幅 73.31 cm;冬青卫矛平均株高 75.41 cm,平均冠幅 52.81 cm。

1.3 研究方法

1.3.1 苗木选取 于 2021 年 4 月上旬,每个树种各选取 16 株生长状况良好的植株,移栽至资源圃内(苗木的株距和行距均为 2 m),每隔 10 d 充分灌溉 1 次。同年 7 月中旬,每个树种随机选取 9 株高度和冠幅相近且生长状况良好的苗木,于 7 月 18 日进行充分灌溉后开始实验。

1.3.2 实验设计及处理方法 实验设置 3 个处理组,分别为充分灌溉组(对照组)、自然雨养组和重度干旱组。其中,充分灌溉组采取人为灌溉和自然降水相结合的方式供水,若连续 10 d 无降水则对供试苗木进行一次滴灌,单次滴灌约 8 h,实验期间土壤平均含水量为最大田间持水量的 85%;自然雨养组仅靠自然降水供水,实验期间土壤平均含水量为最大田间持水量的 70%;重度干旱组在实验期间不供水,并在苗木上方架设遮雨棚(在不锈钢镀锌管棚架上方铺设厚度 2 mm 的无色透明聚碳酸酯塑料板,透光率达 90%,棚顶朝上风向倾斜 25°左右,上、下风向棚顶高度分别约为 1.2 和 1.5 m^[30]),截流全部雨水,实验期间土壤含水量持续下降,实验结束时土壤含水量为最大田间持水量的 40%。

采取小区模拟控水方法进行实验。实验期间,使用实验地内设的 Meter 全自动气象站(美国 Meter 公司)观测记录日降水量(整个实验期间自然降水量为 220.4 mm),使用 WET-2 便携式土壤水分测量仪(英国 Delta-T 公司)每隔 10 d 测定 1 次土壤含水量(即各实验小区深度 10 cm 土层土壤的含水量)。实验开始前,在重度干旱组苗木上方架设遮雨棚,并在充分灌溉组和重度干旱组苗木中心以 1.2 m 为直径将苗

木四周深度 50 cm 内的土壤挖开,埋入不透水隔离带,随后填平并培高(高出地面 10 cm),防止水分流入。于 7 月 20 日开始实验,9 月 20 日结束实验,整个实验共持续 2 个月。每种灌木每个处理组各设置 3 个重复。

1.3.3 地上部干质量测定 实验结束后,采用收获法^[9]收集供试苗木的全部枝和叶,分别装入信封中(同一植株同一器官样品装入 1 个信封中);样品先于 105 °C 条件下杀青 30 min,再于 75 °C 条件下烘 48 h;使用万分之一电子天平称量单株枝干质量和单株叶干质量,并计算单株地上部干质量(即单株枝干质量和单株叶干质量的总和)。

1.3.4 根系干质量测定及垂直分布 以样株基部为中心,使用铁锹挖取高度 50 cm、直径 1 m 的圆柱形土方;用清水仔细冲洗,去除表面土壤、石块及凋落物等,再置于盛满清水的塑料桶中浸泡过夜;用流动清水小心洗净主根和侧根间隙的泥土,尽量不损伤根系,最终获得完整根系。

将获得的完整根系放入空花盆中,以茎和根的截面为基准向下将整个根系按照每层 10 cm 的标准划分层级。由于供试 3 种灌木的根系均分布在 0~20 cm 土层内,故以 0~10 cm 的根系为浅层根,10~20 cm 的根系为深层根。将各层根系分为主根和侧根,主根置于 75 °C 条件下烘 48 h;侧根置于 150 目网筛中,用流动清水细心冲洗,去除侧根表面附着的杂质,同时尽量避免根系损伤和损失,尽可能收集全部侧根,置于 4 °C 冰箱中保存。剪下侧根中的 1 级根和 2 级根,将其作为吸收根^[21];将剩余侧根中直径在 2 mm 及以下的根作为运输根,直径在 2 mm 以上的根和主根共同作为支持根。将不同功能根分别置于 75 °C 条件下烘 48 h。

使用万分之一电子天平称量单株全部根系的干质量(即总根系干质量)和单株不同层级各功能根的干质量。计算全株干质量(单株地上部干质量和总根系干质量的总和)、枝占比(单株枝干质量与全株干质量的比值)、叶占比(单株叶干质量与全株干质量的比值)、地上部占比(单株地上部干质量与全株干质量的比值)、根占比(总根系干质量与全株干质量的比值)、根冠比(总根系干质量与单株地上部干质量的比值)、不同层级根中吸收根占比(该层级根中吸收根干质量与该层级根干质量的比值)、不同层级根中运输根占比(该层级根中运输根干质量与该

层级根干质量的比值)、不同层级根中支持根占比(该层级根中支持根干质量与该层级根干质量的比值)。

1.4 数据处理及统计分析

采用 EXCEL 2016、SPSS 26.0 和 Origin 2022 软件对实验数据进行分析并绘图。采用方差分析检验同一指标在不同处理组间的差异,采用最小显著性差异法(LSD)对方差分析结果进行多重比较,采用简单线性回归分析法评估土壤含水量与不同功能根占比之间的关系。

2 结果和分析

2.1 不同干旱条件下 3 种灌木各器官干质量分配分析

对不同干旱条件下金叶女贞、紫叶小檗和冬青卫矛各器官的干质量分配进行统计,结果见表 1。由表 1 可以看出:不同处理组间的 3 种灌木枝占比、地上部占比、根占比和根冠比差异均不显著($P>0.05$),不同处理组间的紫叶小檗叶占比差异也不显著,自然雨养组与充分灌溉组和重度干旱组间的金叶女贞叶占比差异不显著,充分灌溉组与自然雨养组和重度干旱组间的冬青卫矛叶占比差异也不显著,但重度干旱组金叶女贞叶占比显著($P<0.05$)高于充分灌溉组、冬青卫矛叶占比显著高于自然雨养组。与充分灌溉组相比,自然雨养组金叶女贞叶占比升高了 17.65%,而重度干旱组金叶女贞叶占比升高了 41.18%;自然雨养组冬青卫矛叶占比降低了 19.05%,重度干旱组冬青卫矛叶占比升高了 28.57%。从同一灌木的干质量分配看,金叶女贞和紫叶小檗均表现为枝占比最高、根占比次之、叶占比最低,冬青卫矛则表现为枝占比

表 1 不同干旱条件下 3 种灌木各器官的干质量分配($\bar{X}\pm SD$)¹⁾
Table 1 Dry mass allocation of each organ of three shrub species under different drought conditions ($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

处理组 ²⁾ Treatment group ²⁾	枝占比 Proportion of branch		
	LV	BT	EJ
FI	0.52±0.02a	0.50±0.06a	0.38±0.02a
NI	0.47±0.03a	0.52±0.06a	0.40±0.07a
SD	0.46±0.03a	0.55±0.04a	0.37±0.02a
处理组 ²⁾ Treatment group ²⁾	叶占比 Proportion of leaf		
	LV	BT	EJ
FI	0.17±0.01b	0.06±0.04a	0.21±0.03ab
NI	0.20±0.01ab	0.07±0.03a	0.17±0.02b
SD	0.24±0.02a	0.05±0.02a	0.27±0.01a

续表1 Table 1 (Continued)

处理组 ²⁾ Treatment group ²⁾	地上部占比 Proportion of above-ground part		
	LV	BT	EJ
FI	0.69±0.01a	0.56±0.02a	0.59±0.02a
NI	0.67±0.03a	0.59±0.03a	0.57±0.08a
SD	0.70±0.05a	0.60±0.02a	0.64±0.03a

处理组 ²⁾ Treatment group ²⁾	根占比 Proportion of root		
	LV	BT	EJ
FI	0.31±0.01a	0.44±0.02a	0.41±0.02a
NI	0.33±0.03a	0.41±0.03a	0.43±0.08a
SD	0.30±0.05a	0.40±0.02a	0.36±0.03a

处理组 ²⁾ Treatment group ²⁾	根冠比 Root-shoot ratio		
	LV	BT	EJ
FI	0.44±0.03a	0.80±0.07a	0.69±0.05a
NI	0.50±0.07a	0.70±0.09a	0.86±0.31a
SD	0.44±0.10a	0.66±0.06a	0.58±0.08a

¹⁾ LV: 金叶女贞 *Ligustrum × vicaryi* Rehd.; BT: 紫叶小檗 *Berberis thunbergii* 'Atropurpurea'; EJ: 冬青卫矛 *Euonymus japonicus* Thunb. 同列不同小写字母表示在不同处理组间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different treatment groups.

²⁾ FI: 充分灌溉组(对照组,土壤平均含水量为最大田间持水量的85%) Fully irrigated group (the control group, the average soil water content is 85% of the maximum field capacity); NI: 自然雨养组(土壤平均含水量为最大田间持水量的70%) Naturally irrigated group (the average soil water content is 70% of the maximum field capacity); SD: 重度干旱组(实验结束时土壤含水量为最大田间持水量的40%) Severe drought group (the soil water content is 40% of the maximum field capacity at the end of the experiment).

和根占比相近、叶占比最低。

2.2 不同干旱条件下3种灌木根系分布分析

2.2.1 根的垂直分布分析 对不同干旱条件下金叶女贞、紫叶小檗和冬青卫矛根的垂直分布进行统计,结果见表2。由表2可以看出:不同处理组间的金叶女贞和冬青卫矛浅层根和深层根占比差异均不显著 ($P > 0.05$),充分灌溉组和自然雨养组间的紫叶小檗

浅层根和深层根占比差异也不显著,但这2个处理组与重度干旱组间的紫叶小檗浅层根和深层根占比差异显著 ($P < 0.05$)。随着干旱程度增加,金叶女贞深层根占比逐渐升高,重度干旱组金叶女贞深层根占比比较充分灌溉组升高了22.24%;紫叶小檗深层根占比总体上逐渐升高,重度干旱组紫叶小檗深层根占比比较充分灌溉组和自然雨养组均升高了66.67%;而冬青卫矛深层根占比却逐渐降低,重度干旱组冬青卫矛深层根占比比较充分灌溉组降低了24.14%。从同一灌木根的垂直分布看,金叶女贞、紫叶小檗和冬青卫矛总体上均表现为浅层根占比高于深层根占比,并且,金叶女贞和紫叶小檗浅层根占比与深层根占比的差距较大。整体上看,自然雨养不会显著改变3种灌木根的垂直分布,而重度干旱则逆转了紫叶小檗根的垂直分布规律,使紫叶小檗的根系更多地分布在深层土壤中。

2.2.2 不同功能根的分布分析 对不同干旱条件下金叶女贞、紫叶小檗和冬青卫矛不同功能根的分布进行统计,结果见表3。

从不同处理组3种灌木浅层根中不同功能根占比来看,除重度干旱组金叶女贞浅层根中运输根占比显著低于充分灌溉组外,3种灌木浅层根中支持根、运输根和吸收根占比在不同处理组间的差异均不显著。各处理组的3种灌木浅层根中支持根占比均明显高于运输根和吸收根占比,运输根占比最低。

从不同处理组3种灌木深层根中不同功能根占比来看,不同处理组间的3种灌木深层根中支持根、运输根和吸收根占比差异多不显著,仅重度干旱组金叶女贞深层根中支持根占比以及冬青卫矛深层根中运输根占比显著高于充分灌溉组和自然雨养组,充分

表2 不同干旱条件下3种灌木根的垂直分布 ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾Table 2 Vertical distribution of root of three shrub species under different drought conditions ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

处理组 ²⁾ Treatment group ²⁾	浅层根占比 Proportion of shallow root			深层根占比 Proportion of deep root		
	LV	BT	EJ	LV	BT	EJ
FI	0.73±0.09a	0.64±0.03a	0.42±0.01a	0.27±0.09a	0.36±0.03b	0.58±0.01a
NI	0.69±0.05a	0.64±0.05a	0.53±0.02a	0.31±0.05a	0.36±0.05b	0.47±0.02a
SD	0.67±0.09a	0.40±0.06b	0.56±0.05a	0.33±0.09a	0.60±0.06a	0.44±0.05a

¹⁾ LV: 金叶女贞 *Ligustrum × vicaryi* Rehd.; BT: 紫叶小檗 *Berberis thunbergii* 'Atropurpurea'; EJ: 冬青卫矛 *Euonymus japonicus* Thunb. 同列不同小写字母表示在不同处理组间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different treatment groups.

²⁾ FI: 充分灌溉组(对照组,土壤平均含水量为最大田间持水量的85%) Fully irrigated group (the control group, the average soil water content is 85% of the maximum field capacity); NI: 自然雨养组(土壤平均含水量为最大田间持水量的70%) Naturally irrigated group (the average soil water content is 70% of the maximum field capacity); SD: 重度干旱组(实验结束时土壤含水量为最大田间持水量的40%) Severe drought group (the soil water content is 40% of the maximum field capacity at the end of the experiment).

表 3 不同干旱条件下 3 种灌木不同功能根分布 ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾Table 3 Distribution of different functional roots of three shrub species under different drought conditions ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

处理组 ²⁾ Treatment group ²⁾	浅层根中支持根占比 Proportion of supporting root in shallow root			浅层根中运输根占比 Proportion of transport root in shallow root			浅层根中吸收根占比 Proportion of absorptive root in shallow root		
	LV	BT	EJ	LV	BT	EJ	LV	BT	EJ
FI	0.63±0.02a	0.85±0.07a	0.77±0.01a	0.17±0.02a	0.04±0.02a	0.04±0.00a	0.20±0.03a	0.10±0.05a	0.19±0.01a
NI	0.66±0.07a	0.85±0.03a	0.72±0.03a	0.14±0.03ab	0.05±0.00a	0.03±0.00a	0.20±0.06a	0.10±0.03a	0.26±0.03a
SD	0.80±0.12a	0.78±0.01a	0.71±0.04a	0.06±0.03b	0.06±0.02a	0.08±0.01a	0.14±0.09a	0.15±0.02a	0.21±0.02a
处理组 ²⁾ Treatment group ²⁾	深层根中支持根占比 Proportion of supporting root in deep root			深层根中运输根占比 Proportion of transport root in deep root			深层根中吸收根占比 Proportion of absorptive root in deep root		
	LV	BT	EJ	LV	BT	EJ	LV	BT	EJ
FI	0.49±0.03b	0.74±0.08a	0.68±0.04a	0.27±0.05a	0.08±0.03a	0.07±0.02b	0.24±0.03a	0.18±0.07a	0.25±0.02a
NI	0.58±0.08b	0.68±0.13a	0.60±0.13a	0.21±0.03ab	0.10±0.04a	0.10±0.03b	0.22±0.10a	0.21±0.09a	0.30±0.10a
SD	0.82±0.06a	0.82±0.05a	0.47±0.10a	0.11±0.02b	0.05±0.03a	0.13±0.04a	0.07±0.04a	0.13±0.04a	0.40±0.07a
处理组 ²⁾ Treatment group ²⁾	总根系中支持根占比 Proportion of supporting root in whole root system			总根系中运输根占比 Proportion of transport root in whole root system			总根系中吸收根占比 Proportion of absorptive root in whole root system		
	LV	BT	EJ	LV	BT	EJ	LV	BT	EJ
FI	0.59±0.01a	0.81±0.07a	0.72±0.02a	0.20±0.03a	0.05±0.02a	0.05±0.02b	0.21±0.03a	0.13±0.05a	0.22±0.02a
NI	0.62±0.05a	0.80±0.06a	0.69±0.06a	0.16±0.02a	0.06±0.01a	0.05±0.01b	0.22±0.06a	0.14±0.06a	0.26±0.05a
SD	0.80±0.10a	0.80±0.03a	0.63±0.01a	0.08±0.02b	0.06±0.02a	0.09±0.00a	0.12±0.08a	0.15±0.02a	0.28±0.01a

¹⁾ LV: 金叶女贞 *Ligustrum × vicaryi* Rehd.; BT: 紫叶小檗 *Berberis thunbergii* 'Atropurpurea'; EJ: 冬青卫矛 *Euonymus japonicus* Thunb. 同列不同小写字母表示在不同处理组间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different treatment groups.

²⁾ FI: 充分灌溉组(对照组, 土壤平均含水量为最大田间持水量的 85%) Fully irrigated group (the control group, the average soil water content is 85% of the maximum field capacity); NI: 自然雨养组(土壤平均含水量为最大田间持水量的 70%) Naturally irrigated group (the average soil water content is 70% of the maximum field capacity); SD: 重度干旱组(实验结束时土壤含水量为最大田间持水量的 40%) Severe drought group (the soil water content is 40% of the maximum field capacity at the end of the experiment).

灌溉组金叶女贞深层根中运输根占比显著高于重度干旱组。各处理组的 3 种灌木深层根中支持根占比均明显高于运输根和吸收根占比, 但金叶女贞深层根中吸收根占比总体上最低, 而紫叶小檗和冬青卫矛深层根中运输根占比最低。

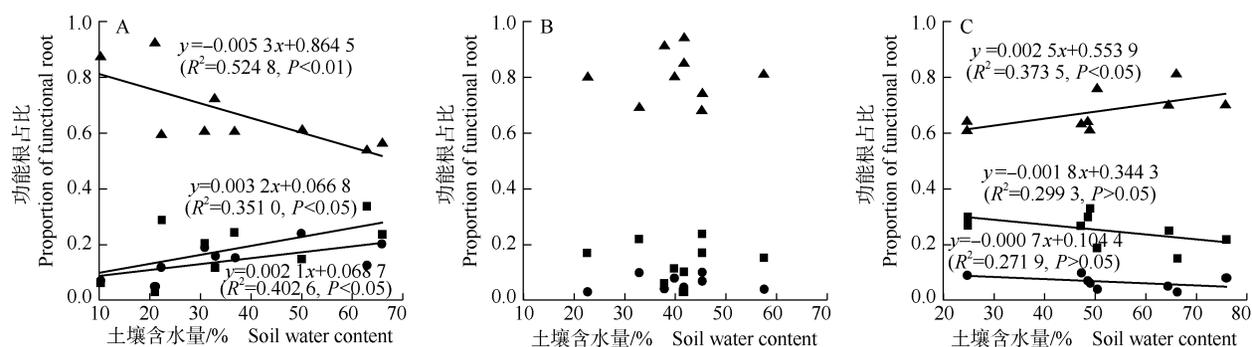
比较而言, 各处理组 3 种灌木浅层根中支持根占比总体上高于深层根, 而浅层根中运输根和吸收根占比则总体上低于深层根, 说明 3 种灌木的支持根主要分布在浅层土壤中, 而运输根和吸收根则主要分布在深层土壤中。

从不同处理组 3 种灌木总根系中不同功能根占比来看, 3 种灌木总根系中支持根、运输根和吸收根占比在不同处理组间的差异多不显著, 仅重度干旱组金叶女贞总根系中运输根占比显著低于充分灌溉组和自然雨养组, 而冬青卫矛总根系中运输根占比显著高于充分灌溉组和自然雨养组。比较来看, 各处理组 3 种灌木总根系中支持根占比最大、吸收根占比次之、运输根占比最低。与充分灌溉组相比, 重度干旱组金叶女贞总根系中支持根占比升高了 35.59%, 运

输根和吸收根占比分别降低了 60.00% 和 42.86%; 紫叶小檗总根系中支持根占比降低了 1.23%, 运输根和吸收根占比分别升高了 20.00% 和 15.38%; 冬青卫矛总根系中支持根占比降低了 12.50%, 运输根和吸收根占比分别升高了 80.00% 和 27.27%。说明重度干旱对金叶女贞和冬青卫矛总根系中运输根占比有较大影响, 且紫叶小檗和冬青卫矛功能根占比的变化趋势与金叶女贞完全相反。

2.3 3 种灌木不同功能根占比与土壤含水量的关系

对金叶女贞、紫叶小檗和冬青卫矛不同功能根占比与土壤含水量进行回归分析, 结果见图 1。由图 1 可以看出: 3 种灌木各功能根占比与土壤含水量的关系存在明显差异。金叶女贞支持根占比随土壤含水量升高极显著 ($P < 0.01$) 降低, 运输根和吸收根占比则随土壤含水量升高显著 ($P < 0.05$) 升高; 紫叶小檗不同功能根占比与土壤含水量均无相关关系; 冬青卫矛支持根占比随土壤含水量升高显著升高, 而运输根和吸收根占比则随土壤含水量升高不显著 ($P > 0.05$) 降低。



▲: 支持根占比 Proportion of supporting root; ●: 运输根占比 Proportion of transport root; ■: 吸收根占比 Proportion of absorptive root.

A: 金叶女贞 *Ligustrum × vicaryi* Rehd.; B: 紫叶小檗 *Berberis thunbergii* 'Atropurpurea'; C: 冬青卫矛 *Euonymus japonicus* Thunb.

图1 3种灌木不同功能根占比与土壤含水量的关系

Fig. 1 Relationships of proportion of different functional roots of three shrub species with soil water content

3 讨 论

3.1 3种灌木对干旱胁迫的响应

研究发现,植物通过改变质量分配来应对干旱胁迫^[18]。在水分可用性降低的情况下,灌木通过增加叶片脱落、减少新叶展开、降低单位叶面积等方式减小冠层面积,从而降低植株的蒸腾作用,最终使地上部干质量减少^[31];同时,体内的营养物质向地下转运,根冠比增大^[15]。对草地、灌丛和森林生态系统的研究发现,植物的根冠比随降水量减少而增大^[32],且增幅取决于干旱胁迫的强度。本研究发现,重度干旱并未显著($P>0.05$)提高3种灌木的根冠比,说明这3种灌木对干旱胁迫具有一定的抵抗能力,为期2个月的模拟干旱胁迫不能使3种灌木的根冠比发生明显改变。笔者对实验结束后3种灌木植株生长状况的观察结果表明:实验干旱胁迫强度未造成植株死亡,尚在3种灌木的可承受范围内。

本研究结果显示:重度干旱组金叶女贞的各功能根占比变化较大,运输根和吸收根占比明显下降,支持根占比则明显增大;冬青卫矛的运输根和吸收根占比明显增大,支持根占比则明显下降;而紫叶小檗各功能根占比变化较小,较为稳定。研究发现,在植物根系中,支持根占主要地位,其次是具有吸收作用的低根序细根,最后是发挥运输功能的高根序细根^[33];并且,支持根质量变化通常不明显,其占比变化主要由运输根和吸收根的变化所致,且运输根和吸收根的时空变化最能反映植物的觅水策略和避旱策略^[34]。

本研究中,3种灌木的支持根占比均明显高于吸收根和运输根占比,且基本上以运输根占比为最小。然而,虽然运输根占比最小,但其对水分变化响应最为敏感,发挥着重要的调节作用^[20];并且,运输根较吸收根粗且长,构建成本高,生长更新速率慢,寿命长^[35]。严重干旱对3种灌木造成的运输根损失难以通过周转来恢复^[36],这可能是运输根对干旱响应最敏感的主要原因。

3.2 干旱对3种灌木根系分布的影响

本研究中,3种灌木的根系主要分布在浅层土壤中,浅层根占比集中在50%~70%,这可能与土壤养分多分布在土壤表层有关^[37]。研究表明:植物根系的纵向分布对土壤水分变化更为敏感,随着土壤含水量降低,植物的根系会向更深土层转移^[17]。深根性既是干旱条件下植物生存的必要条件,又是植物应对干旱的关键适应性状^[17]。本研究中,重度干旱条件下3种灌木的根系适应策略存在差异,金叶女贞和紫叶小檗浅层根占比下降,深层根占比相应升高,表明金叶女贞和紫叶小檗在干旱条件下可将更多的根分配给深层;冬青卫矛的浅层根和深层根占比在不同干旱条件下变化不显著,表明冬青卫矛的整体根系分布对土壤含水量变化不敏感。

本研究中,重度干旱胁迫下,金叶女贞总根系中支持根占比均高于充分灌溉,运输根和吸收根占比均低于充分灌溉,并且各功能根占比在浅层根和深层根中的变化也如此,说明重度干旱同时减少了金叶女贞各层吸收根和运输根,严重破坏了根系的吸收和运输功能,导致支持根占比升高。重度干旱胁迫下,紫叶

小檗总根系中支持根、运输根和吸收根占比变化较小,且各功能根占比在浅层根和深层根中的变化恰好相反,如吸收根在浅层根中的占比升高、在深层根中的占比下降,吸收根占比升高则意味着根系吸收水分的能力更强^[35],说明在重度干旱胁迫下,紫叶小檗在浅层土壤中优化了根系的投入产出比,提高了根系的水分利用效率。同时,重度干旱胁迫下,紫叶小檗的深层根占比显著($P < 0.05$)升高,这也有利于根系吸收深层土壤中的水分^[37],使其在干旱胁迫环境下能够存活,这是紫叶小檗的抗旱策略,是其在重度干旱胁迫下生长几乎不受影响的主要原因。冬青卫矛在重度干旱胁迫下浅层根中各功能根占比变化较小,深层根中支持根占比下降,运输根和吸收根占比升高,由此认为,冬青卫矛通过采取增加深层根中吸收根占比的方式来应对干旱胁迫。

3.3 不同灌木生活史策略对其干旱适应性的影响

与充分灌溉相比,重度干旱胁迫下金叶女贞的吸收根和运输根占比明显下降,紫叶小檗深层根占比明显升高,且深层根中运输根和吸收根占比均明显下降,而冬青卫矛深层根占比明显下降,但深层根中运输根和吸收根占比均明显升高。3种灌木的上述差异可能与不同物种的生活史策略有关。按照Grime^[38]的种群生活史策略理论,植物可分为高生产力和高竞争性的竞争对策者(competitor)、生长缓慢和高抗逆性的耐逆对策者(stress-tolerator)以及生命周期短和高抗干扰性的杂草对策者(ruderal)。笔者在实验中发现(部分数据未发表),金叶女贞具有发育良好的叶和发达的根系,同时根直径较小,根系具有很强的渗透吸收能力和较高的导水率,在适宜的环境中生长迅速、耗水量大,易成为优势植物,但在干旱等逆境条件下适应性较差,与竞争对策者特征相似;紫叶小檗叶片较小但根系相对发达,同时根全氮含量更高,具有较强的根系活力,与竞争对策者特征相似,但该种与金叶女贞相比,竞争能力偏弱、耐旱性较强;冬青卫矛为常绿灌木,生命周期长,生长速度和物质循环较慢,同时根直径较大,能承受较严重的干旱胁迫,能够在极有限的水分与养分条件下生存,与耐逆对策者特征相似。然而,虽然种群生活史策略影响着植物对干旱环境的适应方式,与植物耐旱性紧密相关,但也有研究发现植物在不同生长发育阶段对干旱的适应策略可能不同^[39]。因此,需要研究不同生长季和不同生长发育阶段灌木的干旱适应性。

4 结 论

研究结果显示:3种灌木应对干旱的根系适应策略存在明显差异。金叶女贞应对干旱的方式是降低整个根系中运输根和吸收根占比,并提高深层根占比;紫叶小檗应对干旱的方式是提高深层根占比;冬青卫矛应对干旱的方式是提高深层根中运输根和吸收根的占比。总体而言,金叶女贞对干旱相对敏感,应在苗木移植初期采取更多的灌溉管理;紫叶小檗和冬青卫矛对干旱的耐受性强,在城市绿化中可将二者组合栽植,以实现水资源的高效利用。

参考文献:

- [1] RÖTZER T, MOSER-REISCHL A, RAHMAN M A, et al. Urban tree growth and ecosystem services under extreme drought [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 308/309: 108532.
- [2] MARCHIONNI V, FATICHI S, TAPPER N, et al. Assessing vegetation response to irrigation strategies and soil properties in an urban reserve in southeast Australia [J]. *Landscape and Urban Planning*, 2021, 215: 104198.
- [3] ZHANG C, STRATÓPOULOS L M F, XU C, et al. Development of fine root biomass of two contrasting urban tree cultivars in response to drought stress [J]. *Forests*, 2020, 11: 108.
- [4] MEILI N, MANOLI G, BURLANDO P, et al. Tree effects on urban microclimate: diurnal, seasonal, and climatic temperature differences explained by separating radiation, evapotranspiration, and roughness effects [J]. *Urban Forestry and Urban Greening*, 2021, 58: 126970.
- [5] 邹民忠, 杨培岭, 王 征, 等. CO₂增加和水分胁迫对大叶黄杨景观及生态效应的影响研究 [J]. *节水灌溉*, 2014(4): 42-47, 51.
- [6] 朱济友, 何韦均, 王洪强, 等. 大叶黄杨光谱特征及其叶功能性状对叶面降尘的响应 [J]. *光谱学与光谱分析*, 2020, 40(5): 1620-1625.
- [7] 殷东生, 魏晓慧. 干旱胁迫对风箱果幼苗生长、光合生理和抗氧化酶活性的影响 [J]. *东北林业大学学报*, 2019, 47(1): 26-29, 34.
- [8] 赵孟良, 赵文菊, 郭怡婷, 等. 干旱胁迫及复水对菊芋生长及叶片光合和生理特性的影响 [J]. *植物资源与环境学报*, 2019, 28(4): 49-57.
- [9] 张恒硕, 查同刚, 李 肖, 等. 冀北地区6种灌木对干旱胁迫的光合及生理响应 [J]. *生态学杂志*, 2021, 40(2): 352-362.
- [10] 王向荣, 王政权, 韩有志, 等. 水曲柳和落叶松不同根序之间细根直径的变异研究 [J]. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 871-877.
- [11] 张云宇, 孙晓凤, 张临峰, 等. 帽儿山温带落叶阔叶林细根生物量、生产力和周转率 [J]. *应用生态学报*, 2021, 32(9):

- 3053-3060.
- [12] 唐玉祥, 王全成, 陈娟, 等. 中亚热带13种树种幼苗叶片和细根可溶性有机碳的数量特征和结构特征[J]. 生态学报, 2022, 42(12): 4882-4891.
- [13] 管培军. 山东省砂石山地6个造林树种根系形态的比较[D]. 泰安: 山东农业大学, 2014: 5-6.
- [14] 徐珂珂, 李新月, 鲁焕, 等. 干旱胁迫下杂草稻和栽培稻种子萌发及幼苗根的部分生长和生理生化指标的比较[J]. 植物资源与环境学报, 2022, 31(1): 86-88.
- [15] BRUNNER I, HERZOG C, DAWES M A, et al. How tree roots respond to drought[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 547.
- [16] OLMO M, LOPEZ-IGLESIAS B, VILLAR R. Drought changes the structure and elemental composition of very fine roots in seedlings of ten woody tree species. Implications for a drier climate[J]. *Plant Soil*, 2014, 384: 113-129.
- [17] ZHOU Y, WIGLEY B J, CASE M F, et al. Rooting depth as a key woody functional trait in savannas[J]. *New Phytologist*, 2020, 227: 1350-1361.
- [18] 马晓东, 朱成刚, 李卫红. 多枝桉柳幼苗根系形态及生物量对不同灌溉处理的响应[J]. 植物生态学报, 2012, 36(10): 1024-1032.
- [19] 张进如, 闫晓俊, 贾林巧, 等. 亚热带天然常绿阔叶林林下9种灌木细根形态和C、N化学计量特征[J]. 生态学报, 2022, 42(9): 3716-3726.
- [20] 谷加存, 王东男, 夏秀雪, 等. 功能划分方法在树木细根生物量研究中的应用: 进展与评述[J]. 植物生态学报, 2016, 40(12): 1344-1351.
- [21] PREGITZER K S, DEFOREST J L, BURTON A J, et al. Fine root architecture of nine North American tree [J]. *Ecological Monographs*, 2002, 72(2): 293-309.
- [22] GUO D, XIA M, WEI X, et al. 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: 673-683.
- [23] 李秉钧, 颜耀, 王小虎, 等. 环境因子对林木细根功能性状的影响研究进展[J]. 福建林业科技, 2020, 47(2): 125-132.
- [24] SUSEELA V, THARAYIL N, ORR G, et al. Chemical plasticity in the fine root construct of *Quercus* spp. varies with root order and drought[J]. *New Phytologist*, 2020, 228: 1835-1851.
- [25] 邹宇星, 钟全林, 游雅玲, 等. 短期氮-水处理对刨花楠幼苗细根根序形态的影响[J]. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2323-2329.
- [26] SEDAGHATHOOR S, ZARE S K A. Interactive effects of salinity and drought stresses on the growth parameters and nitrogen content of three hedge shrubs[J]. *Cogent Environmental Science*, 2019, 5(1): 1682106.
- [27] 刘深思, 徐贵青, 李彦, 等. 5种沙地灌木对地下水埋深变化的响应[J]. 生态学报, 2021, 41(2): 615-625.
- [28] 罗青红, 宁虎森, 何苗, 等. 5种沙地灌木对干旱胁迫的生理生态响应[J]. 林业科学, 2017, 53(11): 29-42.
- [29] 周扬. 北京市建成区绿地植物潜在年耗水量估算[D]. 北京: 北京林业大学, 2020: 23-24.
- [30] YAHDJIAN L, SALA O E. A rainout shelter design of intercepting different amounts of rainfall[J]. *Oecologia*, 2002, 133: 95-101.
- [31] TOSCANO S, FERRANTE A, TRIBULATO A, et al. Leaf physiological and anatomical responses of *Lantana* and *Ligustrum* species under different water availability[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 127: 380-392.
- [32] MOKANY K, RAISON R J, PROKUSHKIN A S. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes [J]. *Global Change Biology*, 2006, 12: 84-96.
- [33] 陈逸飞, 林晨蕾, 张硕, 等. 郭岩山不同海拔丝栗栲细根功能性状及其与土壤因子的关系[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(3): 413-422.
- [34] FRESCHET G T, PAGÈS L, IVERSEN C M, et al. A starting guide to root ecology: strengthening ecological concepts and standardizing root classification, sampling, processing and trait measurements[J]. *New Phytologist*, 2021, 232(3): 973-1122.
- [35] ZWETSLOOT M J, BAUERLE T L. Repetitive seasonal drought causes substantial species-specific shifts in fine-root longevity and spatio-temporal production patterns in mature temperate forest trees [J]. *New Phytologist*, 2021, 231: 974-986.
- [36] 袁野梅, 柳隽瑶, 高秀丽, 等. 温带草原7种针茅植物根系特征及其对环境因子变化的适应[J]. 生态学报, 2022, 42(21): 8784-8794.
- [37] MA L, LIU X, CHAI J, et al. Effects of slope aspect and rainfall on belowground deep fine root traits and aboveground tree height [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 684468.
- [38] GRIME J P. Vegetation classification by reference to strategies[J]. *Nature*, 1974, 250: 26-31.
- [39] 彭磊, 张力, 周小龙, 等. 水分胁迫对新疆准东地区钠猪毛菜的生活史对策的影响[J]. 草业学报, 2021, 30(5): 65-74.

(责任编辑: 佟金凤)