

# 水分胁迫对毛红椿幼苗生长和生物量分配的影响

孙洪刚, 刘 军, 董汝湘, 姜景民\*, 刁松锋, 李彦杰

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400)

**摘要:**以我国亚热带落叶阔叶优势树种毛红椿的1年生幼苗为试验材料,设置4个水分胁迫处理,模拟研究不同水分胁迫强度下毛红椿幼苗生长和生物量分配规律。结果表明:水分胁迫对毛红椿幼苗根系生长的限制作用明显大于对苗高生长的限制作用,对地径生长限制作用不明显;随着水分胁迫程度增加,根质量比表现出先增大后减小的趋势;叶质量比在处理初期和中期增大,在处理后期和末期降低;在整个处理阶段,茎质量比始终保持增加趋势;根系平均直径在处理中期和后期逐渐减小,处理末期则有所上升;细根/总根长比值则在处理中期和后期逐渐增大,处理末期则有所降低;不同水分胁迫程度导致根尖数量差异显著。在整个处理阶段,水分首先保证苗高和叶片生长,根系生长受到限制;随着水分胁迫程度增加,通过落叶和根系二次生长来保障根系的水分需求和提高水分吸收效率,以此来缓解水分胁迫对生存的胁迫。

**关键词:**毛红椿;水分胁迫;生物量分配;根系二次生长

中图分类号:S792.99

文献标识码:A

## Effects of Water Stress on Seedling Growth and Biomass Allocation of *Toona ciliata* var. *pubescens*

SUN Hong-gang, LIU Jun, DONG Ru-xiang, JIANG Jing-min, DIAO Song-feng, LI Yan-jie

(Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fuyang 311400, Zhejiang, China)

**Abstract:** *Toona ciliata* var. *pubescens* is a native and widespread dominant deciduous broad-leaf tree in the subtropical region of China. An experiment was conducted to investigate the effect of water stress on the growth, biomass partition and root characteristic index of 1-year-old *T. ciliata* var. *pubescens* seedlings. The seedlings grew under well-watered and water stressed conditions which were imposed by controlling the water supply. The results showed that the water stress had a negative significant effect on the root growth, but no effect on the growth of ground diameter was found. The root mass ratio increased in the beginning, and then decreased. The leaf mass ratio increased at the early and medium water stress period, and decreased at later and terminal water stress period. The shoot mass ratio increased from beginning to end. The average root diameter decreased gradually from the medium to the later water stress period, and then increased at terminal water stress period. However, the ratio of fine root to total root length increased gradually from the medium to the later water stress period, and then decreased at terminal water stress period. The water stress has a significant effect on the root tip numbers. Therefore, the water supply is satisfied with the aboveground organ growth demand as the priority at the cost of limiting root growth under the water stress conditions. Defoliation and the secondary root growth were used to alleviate water stress pressure and improve water absorption efficiency.

**Key words:** *Toona ciliata* var. *pubescens*; water stress; biomass partition; secondary root growth

收稿日期:2013-05-30

基金项目:国家林业公益性行业科研专项(201104001和201204307);浙江省科技厅重大科技专项(2012C12908-5)

作者简介:孙洪刚(1976—),男,吉林通化人,副研究员,博士,主要从事人工林培育研究

\* 通讯作者:E-mail:jmjiang6001@126.com

毛红椿 (*Toona ciliata* var. *pubescens*) 为楝科 (Meliaceae) 香椿属 (*Toona* Roem.) 的高大落叶乔木, 广泛分布于我国浙江、福建、江西、安徽、湖南、云南、四川、广西、贵州等省 (自治区), 因其生长迅速, 适应性强, 木材色泽艳红、纹理美观等特点, 已被公认为是我国亚热带地区的阔叶乡土工业用材树种之一<sup>[1]</sup>。虽然该树种在海拔高度 400 ~ 1 300 m 的疏林地、林缘以及沟谷旁等不同生境下均能生长, 但由于其天然林自然更新能力较差, 以及旺盛的市场需求导致毛红椿天然林过度砍伐, 使其分布区逐渐趋向沟谷、溪畔等阴性生境, 在山脊、阳坡和疏林地等光照较强的生境中, 毛红椿天然林在初级生产力、生境适应能力和天然更新速度等方面均表现不同程度的衰退<sup>[2]</sup>。

近年来, 已有学者研究了生境条件对毛红椿天然更新和幼苗生长的影响机理。黄红兰等对毛红椿天然林的种子雨、种子库及林下幼苗数量的研究表明, 生境或萌发限制是影响其幼苗数量的重要因素<sup>[3]</sup>。张露等研究遮荫和土壤水分对 1 年生毛红椿幼苗光合特性的影响发现, 土壤水分含量高的苗木“午休”现象不明显, 并有助于缓解高温胁迫<sup>[4]</sup>, 这表明充足的土壤水分供应将有利于毛红椿幼苗生长。赵坤等对 2 年生毛红椿幼苗光合特性的研究表明, 随着光合有效辐射强度的增强, 毛红椿叶片水分利用效率变化呈先升后降的趋势, 土壤水分亏缺将限制叶片吸收更多的光能<sup>[5]</sup>。已有研究表明, 植物通过不断调整其生长和生物量的分配策略来适应环境变化, 从而将逆境伤害降低到最小程度, 而生长和生物量也就成为表征植物对胁迫适应性的重要指标<sup>[6-10]</sup>。本试验通过人工控制土壤水分含量, 设置田间最大持水量 (对照)、轻度水分胁迫、中度水分胁迫和重度水分胁迫 4 个水平的持续性胁迫处理, 研究 1 年生毛红椿幼苗在不同水分胁迫强度下的生长和生物量分配规律, 以期为营造优质人工商品林和保护现有毛红椿天然林提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与设计

2012 年 5 月 12 日, 从中国林业科学研究院亚热带林业研究所试验地培育的 1 年生毛红椿幼苗中, 选取株高 40.0 cm、地径 2.0 cm 左右的幼苗 96 株, 移栽到长 60 cm、宽 50 cm、高 40 cm 的塑料方桶中, 共 24 个方桶, 每桶栽植 4 株幼苗。在方桶底部铺垫

2 层纱布和高 5 cm 蛭石, 然后在上部装过筛红壤, 田间最大持水量 (CK) 为 26%, 土壤中间插入直径 2 cm 塑料管一根, 直通方桶底部, 便于从底部浇水。方桶放置于遮雨棚中, 以防止雨水进入桶中。苗木栽植后保证土壤水分充足, 待正常生长 1 个月后, 于 6 月 10 日进行水分控制, 用凯丰牌 A11 型电子秤 (浙江凯丰集团公司生产, 载量 100 kg, 感量 5 g) 称质量法将土壤含水量控制在设定范围内, 每 3 天称质量一次, 并补充其水分消耗。在 24 个方桶内随机设置 4 个水分处理: (1) 田间最大持水量 (CK: 100%); (2) 轻度水分胁迫 (T1: 80% CK); (3) 中度水分胁迫 (T2: 40% CK); (4) 重度水分胁迫 (T3: 20% CK)。每个水分处理均重复 6 次, 每次取样时, 在每个桶中各取 1 株。取样日期分别为: 7 月 1 日 (初期)、8 月 1 日 (中期)、9 月 1 日 (后期) 和 10 月 1 日 (末期)。

### 1.2 样品采集和指标测定

每次取样时, 首先在方桶内测定株高、地径等生长指标, 然后分离植株叶片、茎和根系, 叶片和茎分别装入密封袋, 根系带回实验室后洗净表土, 用刻度尺测定主根长度, 并利用 Win Rhizo (Pro2004b) 根系扫描仪 (加拿大 Regent Instruments 公司生产) 测定不同根径级下的根系长度、根系平均直径和根尖数量。根径级分为细根 ( $d < 0.5$  mm) 和粗根 ( $d \geq 0.5$  mm)。根系扫描后, 与植株叶片和茎一同烘干后测定各自干质量。分植株计算总生物量 (为根系、茎和叶片质量总和)、茎质量比 (茎生物量与总生物量比值)、叶质量比 (叶片生物量与总生物量比值) 和根质量比 (根系生物量与总生物量比值)、根冠比 (根系生物量与地上部分生物量比值)、地径/株高、株高/主根长以及细根/总根长。

### 1.3 数据统计与分析

试验采用完全随机设计, 不同水分胁迫下的生长和生物量等数据均利用 SPSS 16.0 软件进行单因素方差分析 (ANOVA) 计算, 对不同水分胁迫之间的差异性多重比较采用  $t$  检验的 LSD (Least significant difference) 分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同水分胁迫强度下幼苗生长规律

水分胁迫能显著减低毛红椿幼苗的株高 ( $F = 32.924, p < 0.001$ )、地径 ( $F = 3.052, p = 0.037$ )、总根长 ( $F = 8.201, p < 0.001$ ) 以及主根长 ( $F = 8.336, p < 0.001$ ) 的生长, 水分胁迫程度越大, 对毛红椿幼

苗的生长限制作用越显著(图1)。与对照组相比,轻度水分胁迫即对毛红椿幼苗总根长和主根生长产生限制作用,且随着水分胁迫时间的延长,不同水分胁迫处理间的总根长和主根长始终差异显著,这在一定程度上表明水分胁迫是根系生长的重要限制因子。轻度水分胁迫下毛红椿幼苗株高与对照组相比,生长差异并不显著,中度水分胁迫和重度水分胁迫下株高虽然与对照组差异显著,但两者间无显著

性差异,这种很可能是因为毛红椿幼苗在中度水分胁迫时,可利用水分就已经小于株高生长所必需的水分阈值所导致<sup>[10]</sup>。虽然水分胁迫对毛红椿幼苗地径生长影响显著,但这种显著性仅在重度水分胁迫的中期之后才开始显现,对照组与轻度水分胁迫和中度水分胁迫之间差异不显著,中度水分胁迫和重度水分胁迫之间的差异也不显著,这表明水分胁迫对毛红椿幼苗地径生长的限制作用有限。

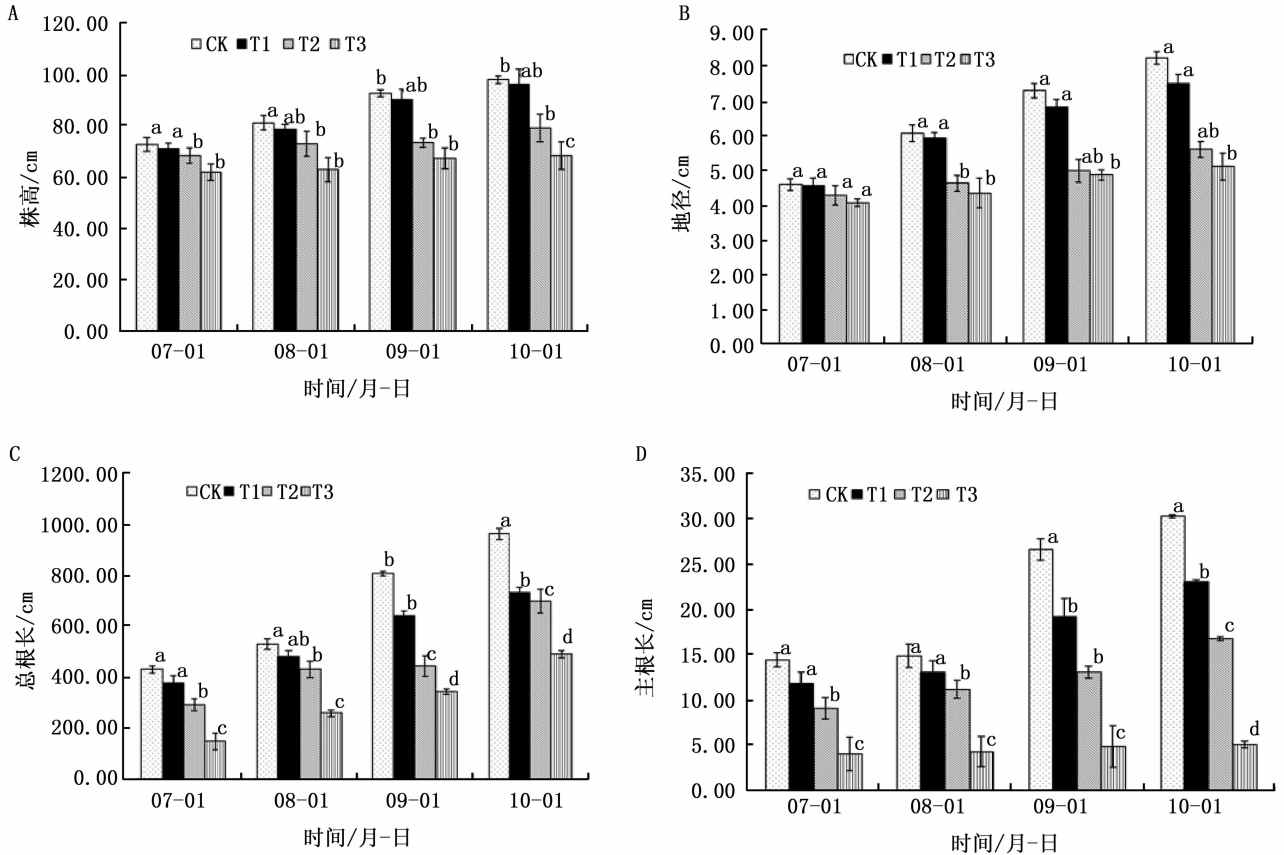


图1 水分胁迫对毛红椿幼苗生长的影响

不同水分胁迫强度下,毛红椿幼苗地径/株高比值均呈上升趋势,但随着胁迫程度的增大,其上升趋势均比对照组有所变缓(图2-A),这主要是水分胁迫对株高生长的限制大于对地径生长的限制所导致。水分胁迫下毛红椿幼苗株高/主根长比值均高于对照组,但随着胁迫程度的增大,株高/主根长比值越小(图2-B),这表明毛红椿幼苗根系对水分胁迫较株高生长敏感。

## 2.2 水分胁迫处理对幼苗生物量分配的影响

水分胁迫和处理时间均显著影响毛红椿幼苗的总生物量、茎质量比、叶质量比和根质量比,但水分

胁迫与处理时间的交互作用仅对根质量比产生显著影响(表1)。与对照组相比,毛红椿幼苗总生物量、叶质量比和茎质量比随着水分胁迫程度增加显著降低(图3-A,3-B,3-C),根质量比表现出先减小后增大的趋势(图3-D)。与对照组相比,毛红椿幼苗总生物量、根质量比和叶质量比在轻度水分胁迫下即表现出显著差异,而这种差异程度随着胁迫时间的延长均有所增大。毛红椿幼苗茎质量比对水分胁迫的反应逐渐增强,在处理初期重度水分胁迫与对照组差异显著,处理中期和后期中度水分胁迫对茎质量比产生显著影响,而在处理后期轻度水分胁迫

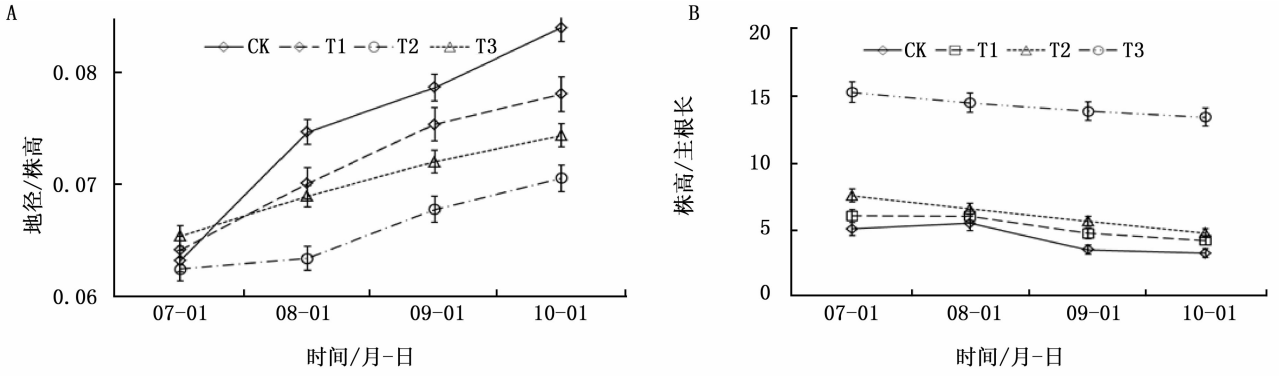


图2 水分胁迫对地径/株高和株高/主根长比值的影响

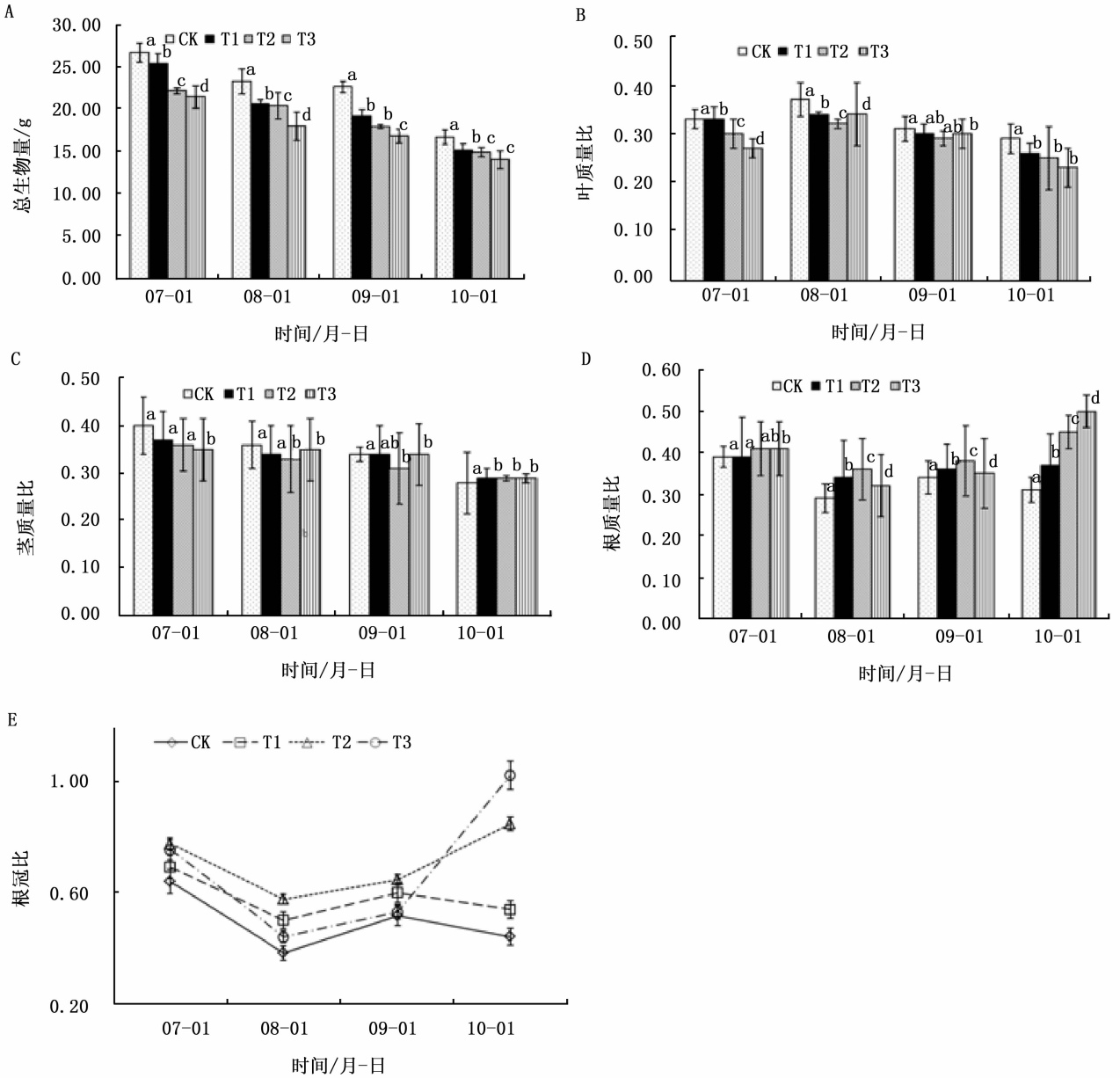


图3 水分胁迫对毛红椿幼苗生物量分配的影响

迫下茎质量比即与对照组差异显著。不同水分胁迫处理下,毛红椿幼苗叶质量比在处理初期和中期逐渐增加,在处理后期和末期逐渐降低。随着水分胁迫程度的增大,毛红椿幼苗根冠比在处理中期下降,处理后期有所上升,处理末期对照组和轻度胁迫根冠比下降,中度水分胁迫和重度水分胁迫根冠比继续增大(图3-E)。

表1 水分胁迫处理对毛红椿幼苗生物量分配影响的方差分析结果

变量	效应	自由度	F 值	P
总生物量/g	水分胁迫	3	2.286	0.033
	处理时间	3	14.539	<0.001
	水分胁迫 × 处理时间	9	1.085	0.400
茎质量比	水分胁迫	3	5.436	0.004
	处理时间	3	7.807	<0.001
	水分胁迫 × 处理时间	9	1.532	0.179
叶质量比	水分胁迫	3	3.728	0.021
	处理时间	3	14.716	<0.001
	水分胁迫 × 处理时间	9	3.261	0.236
根质量比	水分胁迫	3	9.968	0.042
	处理时间	3	11.585	<0.001
	水分胁迫 × 处理时间	9	4.546	0.01

### 2.3 水分胁迫处理对幼苗根系生长的影响

与对照组相比,水分胁迫能显著影响毛红椿幼苗根系平均直径( $F = 41.505, p < 0.001$ )、细根/总根长比值( $F = 4.746, p = 0.008$ )和根尖数量( $F = 24.119, p < 0.001$ )。同一观测期内,水分胁迫程度越大,毛红椿幼苗根系平均直径越小(图4-A)。而在同一水分胁迫下,毛红椿幼苗根系平均直径在处理初期较大,处理中期和后期逐渐减小,处理末期则又有所增加。对照组毛红椿幼苗细根/总根长比值随着处理时间延长逐步增加,轻度水分胁迫下在处理后期呈下降趋势,中度水分胁迫和重度水分胁迫下在处理中期即表现出下降趋势,但重度水分胁迫下的细根/总根长比值下降程度明显大于中度水分胁迫(图4-B)。在处理前期和中期,不同水分胁迫处理间的根尖数量差异并不显著;在处理后期和末期,水分胁迫对根尖数量的影响差异显著,根尖数量随着水分胁迫程度增大而明显减少。同一水分胁迫处理下,随着处理时间的延长,根尖数量均有不同程度的增加,但在处理前期和中期增加程度较低,处理后期根尖数量显著增加,并持续到胁迫结束(图4-C)。

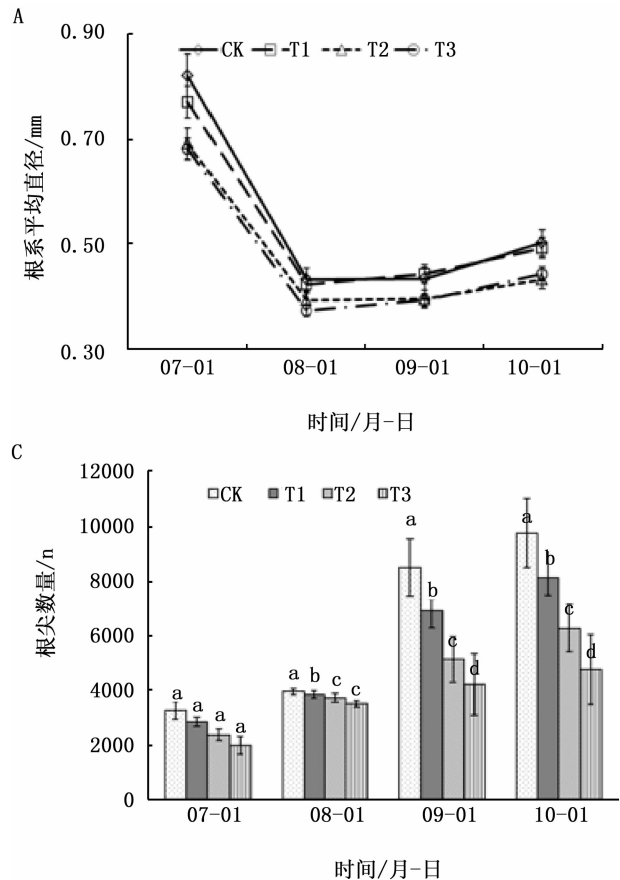


图4 水分胁迫对毛红椿幼苗根系生长的影响

### 3 结论与讨论

植物各器官之间生物量分配比例变化,是应对环境胁迫的基本响应机制之一<sup>[6,11-12]</sup>。本研究发 现:轻度水分胁迫和 中度水分胁迫时毛红椿幼苗通过增加根系的生物量比例来提高水分吸收能力,而 重度水分胁迫时由于根系停止生长而导致地下生物量显著降低,这与水分胁迫对根系生长限制的表现一致;毛红椿幼苗叶质量比随着水分胁迫程度增加而显著降低,但随着胁迫时间的延长,同一水分胁迫下叶质量比呈现先增加后下降的趋势,这与落叶阔叶树种应对水分胁迫的生存策略紧密相关。在处理初期和 中期,水分胁迫对毛红椿幼苗叶片的生长具有限制作用,但下降程度并不明显,这表明在水分胁迫下毛红椿幼苗尽可能保障叶片的同化物质生产效率并将同化物质输送给根系,促进根系生长,以此来提高根系水分吸收能力;在处理后期和末期,由于长时间水分胁迫,导致毛红椿幼苗根系生长萎缩,水分吸收能力显著下降,被迫以落叶的方式减小叶片水分蒸腾,将更多的水分用于根系生长来保障其存活。通过进一步分析水分胁迫时根冠比变化规律发现,中度水分胁迫和重度水分胁迫下,在处理初期毛红椿幼苗根系生长受到限制,水分首先满足株高和叶片生长需求以提高同化效率,保障根系对同化物质的需求,根冠比下降;当持续的水分胁迫无法达到根系水分需求的阈值时,迫使植物通过落叶减少水分消耗以保障根系的水分需求,地上部分的生物量下降,导致根冠比有所回升,且胁迫程度越大,回升强度也越大。轻度水分胁迫下,水分仍旧优先满足茎叶生长需求,对根系生长限制作用明显,使得处理初期和 中期根冠比下降,但随着胁迫时间的延长,地上生物量增加,根系水分吸收已经无法保障植物整体对水分的需求,因此叶片部分脱落,使得根冠比又有所上升。

在本研究中,对照组毛红椿幼苗细根/总根长比值在处理初期最低,而根系平均直径最大,这是因为充足的水分供给保障了根系径向生长对水分的需求,根径级增大,符合细根标准的比例减小,导致细根/总根长比值降低<sup>[13-15]</sup>。随着水分胁迫增强,毛红椿幼苗根系的径向生长受到明显限制,而根系对水分胁迫的适应性促进细根生长,使得细根/总根长比值高于对照组。在处理中期和后期,毛红椿根系开始二次生长,具体表现在根尖数量显著增多和细

根长度的增加,这一现象导致根系平均直径下降以及细根/总根长比值增大,也是处理中期和后期根系平均直径下降以及细根/总根长比值增大的原因。在处理末期,由于毛红椿幼苗落叶导致根系可利用水分的增加,在一定程度上缓解了水分对根系生长的限制,根系的径向生长和细根生长都有所恢复,从而出现根系直径又有所增加和细根/总根长比值下降变缓的趋势。

从上述研究结果可看出,毛红椿幼苗生长发育过程中对水分胁迫已经形成了有效的适应机制:在轻度水分胁迫时,水分首先供给毛红椿株高和叶片生长,限制根系生长,以保证获得充足光照和生产更多的同化物质;随着水分胁迫程度的增大,通过落叶和根系的二次生长来优先供给根系对水分的需求和提高水分吸收效率,以此来缓解水分胁迫对生存的限制。需要说明的是,在不同生长发育阶段,植物对水分胁迫的适应策略和适应性均有所差异<sup>[16-17]</sup>。本研究的结论是基于毛红椿幼苗对水分胁迫的响应结果。同时,本试验且仅考虑水分因子对毛红椿生长的影响,而光照、土壤等其它非生物因子对毛红椿生态适应性影响也很复杂。为了正确揭示水分变化对毛红椿幼苗生长发育的影响,已经在毛红椿分布区进行相应的野外试验,对本研究结论进行进一步确认。

#### 参考文献:

- [1] 黄红兰,梁跃龙,张 露. 毛红椿资源保护和培育的研究现状与对策[J]. 林业科技开发, 2010, 24(1): 10-14
- [2] 刘 军,陈益泰,孙宗修,等. 基于空间自相关分析研究毛红椿天然居群的空间遗传结构[J]. 林业科学, 2008, 44(6): 53-59
- [3] 黄红兰,张 露,廖承开. 毛红椿天然林种子雨、种子库与天然更新[J]. 应用生态学报, 2012, 23(4): 972-978
- [4] 张 露,郭联华,杜天真,等. 遮荫和土壤水分对毛红椿幼苗光合特性的影响[J]. 南京林业大学学报:自然科学版, 2006, 30(5): 63-66
- [5] 赵 坤,吴际友,陈 瑞,等. 毛红椿光合及水分生理生态特性[J]. 中南林业科技大学学报:自然科学版, 2011, 31(5): 87-91
- [6] Hutchings M J, Kroon H. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition [J]. *Advances in Ecological Research*, 1994, 25: 159-238
- [7] 程徐冰,吴 军,韩士杰,等. 减少降水对长白山蒙古栎叶片生理生态特性的影响[J]. 生态学杂志, 2011, 30(9): 1908-1914
- [8] 杨小波. 南亚热带 4 个不同演替阶段树种苗木环境适应性研究[J]. 林业科学, 2002, 38(1): 56-60

- [9] Lang A C, Hädtle W, Bruelheide H, *et al.* Tree morphology responds to neighbourhood competition and slope in species-rich forests of subtropical China [J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, 260(10): 1708 – 1715
- [10] 肖冬梅, 王 森, 姬兰柱. 水分胁迫对长白山阔叶红松林主要树种生长及生物量分配的影响[J]. *生态学杂志*, 2004, 23(5): 93 – 97
- [11] Elberse I A M, Damme J M M, Tienderen P H. Plasticity of growth characteristics in wild barley (*Hordeum spontaneum*) in response to nutrient limitation [J]. *Journal of Ecology*, 2003, 91(3): 371 – 382
- [12] Siemens D H, Duvall-Jisha J, Jacobs J, *et al.* Water deficiency induces evolutionary tradeoff between stress tolerance and chemical defense allocation that may help explain range limits in plants [J]. *Oikos*, 2012, 121(5): 790 – 800
- [13] Rada F, Azócar A, Briceño B, *et al.* Carbon and water balance in *Polylepis sericea*, a tropical treeline species [J]. *Trees*, 1996, 10(4): 218 – 222
- [14] Sala A, Piper F, Hoch G. Physiological mechanisms of drought – induced tree mortality are far from being resolved [J]. *New Phytologist*, 2010, 186(2): 274 – 281
- [15] Zangerl A R, Armtz A M, Berenbaum M R. Physiological price of an induced chemical defense: photosynthesis, respiration, biosynthesis, and growth [J]. *Oecologia*, 1997, 109: 433 – 441
- [16] Chen T, Pei H, Zhang Y, *et al.* Seasonal changes in non-structural carbohydrates and sucrose metabolism enzymes in two *Sabina* species [J]. *Acta Physiol Plant*, 2012, 34: 173 – 180
- [17] Anthony P O, Patrick J M M, Elizabeth A, *et al.* Thirsty roots and hungry leaves: unravelling the roles of carbon and water dynamics in tree mortality [J]. *New Phytologist*, 2013, 200(2): 294 – 297