

# 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

高成杰, 崔 凯, 张春华, 李 昆\*

(中国林业科学研究院 资源昆虫研究所, 云南 昆明 650224)

**摘 要:**通过盆栽控水,采用双因素随机区组设计研究了9个不同地理种源云南松幼苗生物量分配和根系形态对干旱胁迫的响应,比较了干旱胁迫下幼苗生物量及其分配以及根系形态在种源间的差异,并通过隶属函数法对不同种源幼苗干旱适应性进行了初步评价。结果表明:1)干旱胁迫下,各种源云南松幼苗地径下降明显,苗高未发生显著变化,各器官生物量和总生物量多呈下降趋势,干旱胁迫并没有导致幼苗根生物量分配比和根冠比的增加,但根系长、比根长、根表面积和比根面积在干旱胁迫下增加显著。2)不同种源云南松幼苗地径、苗高、生物量及其分配比和根系形态在干旱处理下均存在显著差异,其中地径和苗高分别以西昌和双柏种源最大,各器官生物量和总生物量以双柏、西昌和册亨种源较高,察隅种源各器官和总生物量较低,但该种源具有最大的根生物量分配比和根冠比;会泽种源根长、根表面积、比根长和比根面积均最大。研究发现,在土壤水分限制条件下,云南松幼苗以根系形态变化代替根系生物量增加的策略来适应干旱,各种源云南松幼苗生长对干旱胁迫响应的差异可能是由种源地理气候因子长期影响所形成的不同适应性策略所导致。经平均隶属函数值法初步评价了不同种源云南松幼苗对干旱适应性的强弱,结果显示,西藏察隅、云南会泽和四川西昌种源对土壤干旱的适应性较强,云南双柏、贵州册亨、云南云龙种源居中,而云南新平、永仁和禄丰种源适应性较弱。

**关键词:**云南松;干旱胁迫;生物量分配;根系形态;种源

**中图分类号:**S791.257 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2020)03-0009-08

## Effects of Drought Stress on Biomass and Root Morphology of *Pinus yunnanensis* Seedlings from Different Provenances

GAO Cheng-jie, CUI Kai, ZHANG Chun-hua, LI Kun\*

(Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, Yunnan, China)

**Abstract:** In order to evaluate drought adaptability of *Pinus yunnanensis* seedlings from different provenances, the effects of drought stress on biomass and root morphology of the seedlings were studied and the differences in the seedlings biomass and root morphology under drought stress among nine provenances were compared by two-factor randomized block designing under a pot experiment of artificial water control. The results showed that 1) compared to the normal water treatment, the seedling ground diameter, individual organ biomass and the total biomass declined obviously under drought stress, but no significant variation was observed in the seedling height. Drought stress did not result in the increases of seedling root biomass allocation ratio and root-shoot ratio, while the root length, specific root length, root surface area and specific root surface area increased significantly. 2) There were significant differences in seedling height, ground diameter, biomass and its allocation ratio, and root morphology among provenances under drought stress. The highest seedling height and ground diameter appeared in Xichang and Shuangbai provenances,

收稿日期:2019-07-25 修回日期:2019-09-19

基金项目:中国林业科学研究院基本科研业务专项资金(CAFYBB2017SY030)。

作者简介:高成杰,研究方向:森林培育。E-mail:gcj1986113@163.com

\*通信作者:李 昆,研究员,博士生导师。研究方向:干热河谷植被恢复与林下资源培育。E-mail:caflikun@163.com

and each organ biomass and the total biomass were higher in Shuangbai, Xichang and Ceheng provenances. Chayu provenance had the lower biomass but the highest root biomass allocation ratio and root-shoot ratio. The highest root length, specific root length, root surface area and specific root surface area were all observed in Huize provenance under drought stress. The study indicated that *P. yunnanensis* seedlings adapted to the drought stress by root morphological changes instead of root biomass increase under soil moisture constraint, and the different responses of *P. yunnanensis* seedling growth to drought stress among provenances may result from the different adaptive strategies due to the long-term influence of geographical and climatic factors in each provenance. The comprehensive evaluation on drought adaptability of the seedlings from 9 provenances by the membership function method suggested that the higher drought adaptability of seedlings emerged in the provenances from Chayu of Tibet, Huize of Yunnan and Xichang of Sichuan, followed by Shuangbai and Yunlong of Yunnan and Ceheng of Guizhou, and the provenances from Xiping, Yongren and Lufeng of Yunnan had the lower drought adaptability.

**Key words:** *Pinus yunnanensis*; drought stress; biomass allocation; root morphology; provenance

以全球变暖为主要特征的气候变化所导致的区域性干旱对许多陆地植物产生重要的影响<sup>[1-2]</sup>。在短时间尺度上,干旱会使植物的生理代谢发生改变以适应逆境<sup>[3-4]</sup>;长时间尺度上,干旱会影响植物各器官形态结构及生物量分配,进而对植物生长、存活以及植物群落结构产生深远的影响<sup>[5-6]</sup>。当水分成为影响植物生长发育的限制性因子时,为了保证正常生长不受制约,植物会不断调整各器官的相对生长速率来适应干旱胁迫,从而使植物生物量分配发生改变。很多研究都表明,植物在干旱环境下通常会分配更多的生物量到根系,从而使根冠比增加<sup>[7-9]</sup>,而干旱也会导致植物形态上发生改变,尤其是根系,如植物受干旱胁迫时,会通过增加根系长以及根系表面积来提高对土壤水分的获取能力<sup>[10-12]</sup>。植物对干旱胁迫的响应同时也受遗传因素影响,由于遗传差异,不同植物生长性状在响应干旱胁迫时具有很大的多样性<sup>[13-14]</sup>,这种差异甚至反映在品种<sup>[15]</sup>和种源<sup>[3]</sup>间。因此,在干旱胁迫下,可以根据植物的一些优良性状来评价植物的抗旱能力<sup>[16]</sup>,这对于全球气候变化背景下林木抗旱品种筛选和优良种源选育具有重要意义。

云南松(*Pinus yunnanensis*)是我国西南部的的主要森林树种,广泛分布于23°—29°N、98°—106°E的广西西部、贵州西部、四川西南部、西藏东南部及云南的大部分地区,是组成滇黔桂亚热带山地针叶林植被的主要树种之一,也是我国西南部荒山造林先锋树种和主要用材树种,具有较高的生态效益和经济价值<sup>[17]</sup>。尽管云南松分布范围广,对我国西部复杂多样的气候具有一定的适应能力,但其生存和分布仍受气候变化的影响<sup>[18]</sup>。在全球气候变化背景下,干旱已经成为云南松生长发育和群落发展的重要制约因素,尤其是在幼苗生长阶段,由于幼苗根

系系统尚不发达,对表层土壤水分比较敏感,幼苗的死亡率会随降雨的减少呈指数式增加<sup>[19-20]</sup>,在旱季来临时,幼苗的生长性状直接影响到云南松种群天然更新和人工造林的成功率。因此,了解云南松幼苗生长对干旱环境的响应机制就显得尤为重要。关于云南松对干旱环境的响应及其适应干旱的生存策略已得到了很多研究,大多数研究都集中在生理生化方面,包括光合生理、细胞保护酶活性、可溶性糖、丙二醛和脯氨酸等生理生化指标<sup>[21-23]</sup>,揭示了云南松对干旱胁迫的生理适应机制。但从幼苗生物量分配及其根系形态的角度来探讨云南松对干旱胁迫响应的研究并不多,尤其是不同种源幼苗生长及其生物量分配对干旱环境响应的研究尚未见报道。为此,本研究以9个不同地理种源的270株云南松实生苗为对象,通过干旱胁迫处理,测定各器官生物量及根系形态,研究干旱胁迫下云南松幼苗生物量分配策略和根系形态响应对策,并比较干旱胁迫下不同种源幼苗生物量及其分配以及根系形态在种源间的差异,为云南松优良抗旱种源的筛选和栽培管理提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

云南松实生幼苗种子来源于贵州册亨(CH)、四川西昌(XC)、西藏察隅(CY)、云南会泽(HZ)、禄丰(LF)、双柏(SB)、永仁(YR)、云龙(YL)和新平(XP)9个地理种源。种子采集时间为2017年12月至2018年2月,通过实地调查,选择种源区林分郁闭度>0.7,面积>10 hm<sup>2</sup>,林分平均年龄为25~50 a的云南松天然林为采种林分。在候选林分中,设立样地进行调查,样地面积为调查面积的1%~2%。按照优树入选原则,每个种源地选择年龄

>25 a的优树 30 株采集当年生云南松球果,每株优树采集的球果数>20 个,将每个种源地 30 株优树种子等量混合后作为该种源地种子。同时记录采集地所处地理位置和海拔,各种源地理位置和气候因子见表 1。

表 1 云南松 9 个种源地理位置及气温和降水量

Table 1 Geographical location, air temperature, and precipitation of the sites for the 9 provenances of *P. yunnanensis*

种源	海拔 /m	经纬度	年均温 /℃	年降雨量 /mm
YR	2 057	101.60°E, 26.34°N	14.8	830.7
YL	2 512	99.29°E, 25.87°N	13.2	879.5
XC	2 610	102.01°E, 27.87°N	16.9	937.7
HZ	2 322	103.40°E, 26.40°N	12.7	817.7
CY	2 046	97.35°E, 28.62°N	14.9	791.3
CH	805	105.93°E, 24.85°N	19.2	1 340.7
XP	1 606	102.07°E, 24.07°N	17.9	869.0
LF	1 925	101.90°E, 25.13°N	15.9	930.5
SB	1 663	101.65°E, 24.37°N	15.1	927.0

注:YR,云南永仁;YL,云南云龙;XC,四川西昌;HZ,云南会泽;CY,西藏察隅;CH,贵州册亨;XP,云南新平;LF,云南禄丰;SB,云南双柏。下同。

## 1.2 试验设计与处理

试验点位于云南省昆明市中国林业科学研究院资源昆虫研究所苗圃地(25°04'N, 102°45'E),于 2018 年 3 月在人工大棚内进行播种育苗。育苗容器规格为 20 cm×15 cm,供试土壤为壤土,试验前采用环刀法测得供试土壤的田间持水量为 26.56%±2.81%,土壤容重为 1.28±0.12 g·cm<sup>-3</sup>。播种前使用 500 倍 15%多菌灵进行土壤消毒,播种时每个容器内播种 2~3 粒种子,4 月间苗,使每个育苗容器内仅保留 1 株幼苗。2018 年 6 月采用两因素完全随机区组设计进行干旱胁迫处理,以干旱处理作为主处理,2 个水平,即正常浇水(对照)和干旱处理;以种源为副处理,共 9 个种源。每个处理重复 3 次,每重复 5 株幼苗,共 270 株幼苗。用称质量法并结合 TDR300 土壤水分测定仪(soil moisture equipment, USA)控水,每天监测土壤水分变化,并进行补水,使对照组和干旱处理组土壤含水量分别维持在田间持水量的 60%~80%和 30%~40%,整个试验持续至 9 月结束。

## 1.3 测定项目与方法

地径和苗高测定:用游标卡尺测量苗高和地径(精确度 0.01 mm)。

生物量及其分配比例的测定:分处理和种源获取生物量,每株幼苗都严格按照取样标准从其微环境中完整取出,用水小心冲洗根系泥土,保持根系完整,放在阴凉处风干。将每株幼苗分为根、茎和叶,

于实验室烘箱内 85℃下烘干至恒重后,用电子天平称量(精确度 0.000 1 g),得到各器官生物量及总生物量。通过各器官生物量计算地上生物量(茎干重+叶干重)、各器官生物量分配比例(各器官生物量/植株总生物量)和根冠比(根生物量/地上生物量)。

根系性状的测定:采用中晶 Microtek Scan-Maker i800 扫描仪扫描根系,并用该扫描仪所携带的根系分析软件获得根长和根表面积。并根据根系生物量计算出比根长(根系长/根系干重)和比根面积(根系表面积/根系干重)<sup>[12-13]</sup>。

## 1.4 数据处理与分析

采用 Excel 2003 软件处理试验数据,利用 SPSS18.0 软件进行方差分析,采用 LSD 法和非配对样本 T 检验分别比较不同种源和不同处理下云南松幼苗各参数差异显著性。

以不同种源云南松幼苗地径、苗高、生物量及根系性状测定数据为基础,按照模糊数学中隶属函数法,对各指标求其隶属值平均值,综合评价不同地理种源云南松幼苗对土壤干旱的适应性,平均值越大,适应性越强。各指标具体隶属值计算公式如下:

$$U(X_i) = (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}), i = 1, 2, 3, \dots \quad (1)$$

式中, $X_i$ 为某种源的某一指标测定值; $X_{\min}$ 为所有种源该指标测定值中的最小值; $X_{\max}$ 为所有种源该指标测定值中的最大值<sup>[24]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫对不同种源云南松幼苗地径和苗高的影响

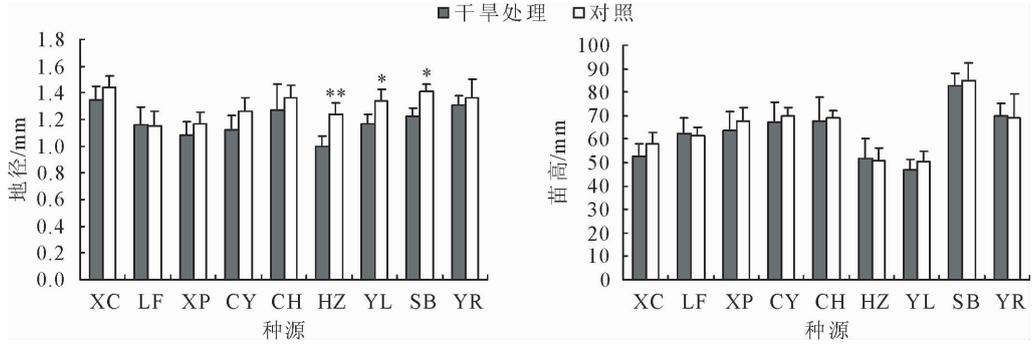
干旱胁迫对各种源云南松幼苗地径和苗高的影响较小,相较于对照,干旱胁迫下云南松幼苗地径降低,但仅以云南会泽、云龙和双柏达到显著( $P < 0.05$ )或极显著( $P < 0.01$ )差异,分别为对照的 80.2%、87.2%和 86.4%;各种源幼苗苗高在干旱胁迫下均未发生显著性变化(图 1)。干旱处理下幼苗地径和苗高在种源间存在极显著差异( $P < 0.01$ ),其中地径以西昌(XC)种源最大(1.44 mm),会泽种源最小(0.99 mm);苗高以双柏种源最大(82.53 mm),云龙种源最小(46.96 mm)。

### 2.2 干旱胁迫对不同种源云南松幼苗生物量及其分配的影响

干旱胁迫下,各种源云南松幼苗生物量呈降低趋势(图 2)。总生物量以西昌、新平、察隅、册亨和会泽种源下降显著( $P < 0.05$ ),分别为对照的 83.5%、77.4%、77.1%、82.2%和 76.8%,禄丰、云龙、双柏和永仁种源总生物量对干旱胁迫的响应并

不敏感( $P>0.05$ )。干旱胁迫并没有导致各种源云南松幼苗根系生物量的增加,相反,各种源云南松根系生物量在干旱胁迫下呈降低趋势,其中新平、察隅和册亨种源降低显著( $P<0.05$ ),分别为对照的71.1%、72.0%和64.3%。干旱胁迫下茎生物量以禄丰种源显著增加( $P<0.05$ ),为对照的1.42倍,其他种源均降低,其中以新平、察隅、册亨和会泽种源降低显著( $P<0.05$ ),分别为对照的77.2%、

60.8%、71.2%和65.0%。各种源云南松叶生物量在干旱胁迫下均出现不同程度的降低,但仅以西昌、新平和会泽种源降低显著( $P<0.05$ ),分别为对照的82.2%、80.0%和74.0%。干旱胁迫下幼苗各器官生物量和总生物量在种源间均存在显著差异( $P<0.05$ ),其中以双柏、西昌和册亨种源各器官和总生物量较高,察隅种源各器官和总生物量较低。



注: \* 与 \*\* 分别表示各种源幼苗干旱处理与对照差异显著( $P<0.05$ )和差异极显著( $P<0.01$ )。下同。

图1 干旱胁迫对不同种源云南松幼苗地径和苗高的影响

Fig. 1 Effects of drought stress on ground diameter and height of *P. yunnanensis* seedlings from different provenances

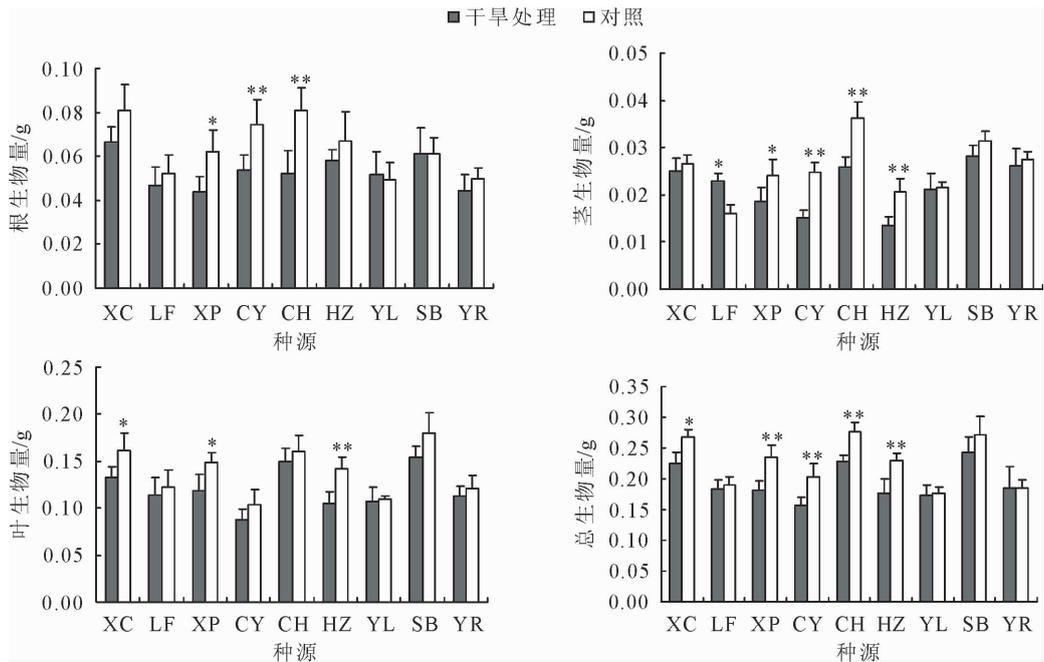


图2 干旱胁迫对不同种源云南松幼苗生物量的影响

Fig. 2 Effects of drought stress on biomass of *P. yunnanensis* seedlings from different provenances

不同种源云南松幼苗根生物量分配比及根冠比对于干旱胁迫的响应较小,干旱胁迫并没有导致幼苗根生物量分配比和根冠比的增加(图3)。干旱处理和对照下根生物量分配比分别为21.2%~34.0%和22.2%~36.6,根冠比分别为0.28~0.52和0.29~0.58,除册亨种源根生物量分配比和根冠比在干旱胁迫下极显著降低外( $P<0.01$ ),其他种源

与对照差异均不显著( $P>0.05$ )。干旱处理和对照下茎生物量分配比分别为7.9%~15.8%和8.8%~13.3%,叶生物量分配比分别为56.4%~66.5%和51.2%~66.3%,其中禄丰和永仁种源茎生物量分配比在干旱胁迫下极显著增加( $P<0.01$ ),察隅种源显著降低( $P<0.05$ ),叶生物量分配比仅以册亨种源显著增加( $P<0.05$ ),其他种源

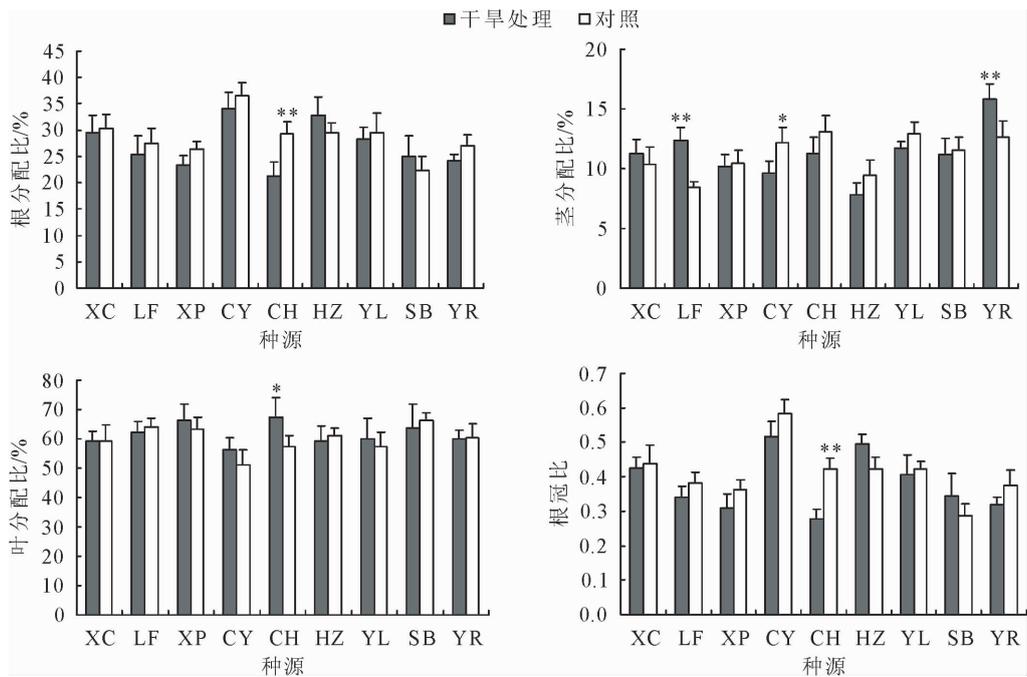


图3 干旱胁迫对不同种源云南松幼苗生物量分配与根冠比的影响

Fig. 3 Effects of drought stress on biomass allocation and root-shoot ratio of *P. yunnanensis* seedlings from different provenances

变化不显著( $P > 0.05$ )。从不同种源来看,干旱胁迫下,察隅种源具有最大的根生物量分配比和根冠比,分别为34.0%和0.52,永仁种源具有最大的茎生物量分配比(15.8%),叶生物量分配比在种源间差异并不显著( $P > 0.05$ )。

### 2.3 干旱胁迫对不同种源云南松幼苗根系形态的影响

干旱胁迫下,各种源云南松幼苗根长、比根长、根表面积和比根面积增加(图4),其中根长和比根长以西昌、察隅、会泽、云龙和双柏种源增加显著( $P < 0.05$ )或极显著( $P < 0.01$ ),分别为对照的1.17~1.88倍和1.23~1.90倍,其他种源与对照相比无显著差异( $P > 0.05$ )。所有种源根表面积和比根面积均显著( $P < 0.05$ )或极显著( $P < 0.01$ ),高于对照,分别为对照的1.25~3.30倍和1.59~3.85倍。与正常浇水处理(对照)相比,干旱胁迫下,云南松幼苗根系形态在种源间差异更明显,尤其是比根长和比根面积,其中会泽种源根长、根表面积、比根长和比根面积在所有种源中均最大,分别为250.551 cm、24.597 cm<sup>2</sup>、44.760 m·g<sup>-1</sup>和444.988 cm<sup>2</sup>·g<sup>-1</sup>,而永仁种源具有最小的根长(107.038 cm)、根表面积(6.712 cm<sup>2</sup>)和比根长(24.474 m·g<sup>-1</sup>),最小比根面积则出现在册亨种源(119.663 cm<sup>2</sup>·g<sup>-1</sup>)。

### 2.4 不同种源云南松幼苗对干旱适应性的评价

植物对干旱环境的适应性反映在植物形态、生

长以及生理生化特性等综合性状,隶属函数分析是基于多指标测定进行综合评价的方法(表2),可以较为准确地反映植物对干旱环境的适应性<sup>[24]</sup>。以幼苗地径、苗高、根系形态以及生物量等10个指标为基础,经平均隶属函数值法初步评价了9个地理种源云南松幼苗对土壤干旱的适应性强弱(表2),结果表明,西藏察隅、云南会泽和四川西昌种源的隶属函数均值较高,分别为0.437、0.403和0.393,对干旱的适应性较强;云南双柏、贵州册亨、云南云龙居中,分别为0.359、0.341和0.304;而云南新平、永仁和禄丰较低,分别为0.301、0.293和0.285,适应性较弱。

## 3 结论与讨论

### 3.1 结论

本研究从生物量分配和根系形态的角度比较了9个不同地理种源云南松实生幼苗对干旱胁迫的响应,结果显示,干旱胁迫下,各种源云南松幼苗地径下降明显,苗高未发生显著变化,各器官生物量和总生物量多呈下降趋势;干旱胁迫并没有导致幼苗根生物量分配比和根冠比的增加,但根系长、比根长、根表面积和比根面积在干旱胁迫下增加显著,云南松幼苗以根系形态变化代替根系生物量增加的策略来适应干旱。不同种源云南松幼苗地径、苗高,生物量及其分配比以及根系形态在干旱处理下均存在显著差异,这种差异可能是由种源地理气候因子长期

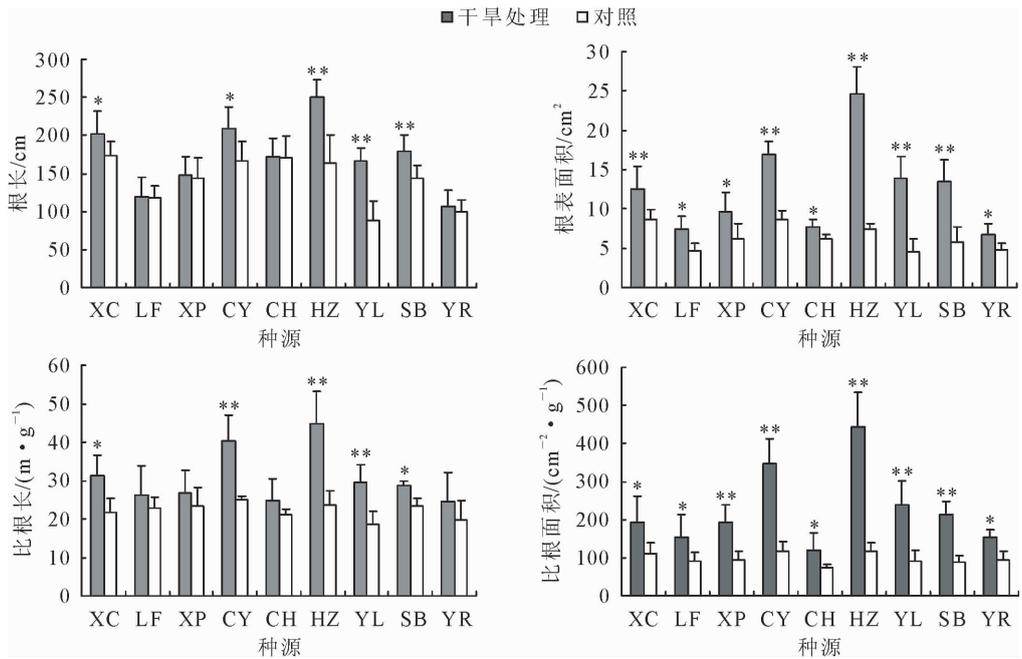


图4 干旱胁迫对不同种源云南松幼苗生物量根系形态的影响

Fig. 4 Effects of drought stress on root morphology of *P. yunnanensis* seedlings from different provenances

表2 不同种源云南松幼苗各指标隶属函数值及对干旱适应性的综合评价

Table 2 Subordinate function values of *P. yunnanensis* seedlings from different provenances and their comprehensive evaluation results under drought stress

种源	地径 $D$	苗高 $H$	根长	根表面积	比根长	比根面积	根生物量	根分配比	总生物量	根冠比	均值	排序
XC	0.589	0.201	0.345	0.257	0.306	0.156	0.554	0.582	0.454	0.489	0.393	3
LF	0.367	0.292	0.210	0.137	0.281	0.108	0.342	0.455	0.293	0.364	0.285	9
XP	0.335	0.378	0.244	0.186	0.289	0.141	0.373	0.400	0.349	0.32	0.301	7
CY	0.399	0.410	0.365	0.317	0.384	0.284	0.469	0.769	0.273	0.700	0.437	1
CH	0.516	0.409	0.275	0.159	0.262	0.067	0.490	0.415	0.471	0.342	0.341	5
HZ	0.327	0.198	0.385	0.401	0.404	0.362	0.455	0.624	0.336	0.535	0.403	2
YL	0.364	0.163	0.227	0.221	0.277	0.177	0.351	0.544	0.255	0.458	0.304	6
SB	0.515	0.526	0.294	0.231	0.302	0.152	0.445	0.356	0.485	0.283	0.359	4
YR	0.488	0.404	0.180	0.129	0.251	0.110	0.319	0.426	0.286	0.338	0.293	8

影响所形成的不同适应性策略所导致。经平均隶属函数值法初步评价了不同种源云南松幼苗对干旱适应性的强弱：西藏察隅、云南会泽和四川西昌种源对土壤干旱的适应性较强，云南双柏、贵州册亨、云南云龙种源居中，而云南新平、永仁和禄丰种源适应性较弱。本研究中不同种源云南松幼苗对土壤干旱适应性强弱的初步评价结果仅限于幼苗生物量和根系形态等生长性状综合分析得出，而不同种源蒸腾耗水、渗透调节物质和细胞保护酶等生理指标对干旱胁迫的响应差异是否能够得到类似结论还有待进一步验证。

### 3.2 干旱胁迫对云南松幼苗生长、生物量分配和根系形态的影响

植物受到干旱胁迫时，通常会降低生长速率来减少对水分的消耗，从而保证植物的存活<sup>[3,6]</sup>。本

研究中，各种源云南松幼苗在干旱胁迫下地径下降较为明显，其中以云南会泽、云龙和双柏地茎降低显著，而各种源幼苗苗高均未发生显著性变化，这可能与云南松长期适应干旱环境导致幼苗期具有“蹲苗”现象有关。云南松耐干旱贫瘠，在立地条件较差的条件下依然能够正常生长<sup>[17]</sup>，长期对干旱环境的适应导致云南松在幼苗期通过降低高生长来减少自身对土壤水分的依赖，因此本研究中云南松幼苗高生长对干旱胁迫并不是特别敏感。尽管如此，干旱胁迫还是导致了云南松幼苗各器官生物量及总生物量的下降，这与吴丽君等<sup>[3]</sup>对干旱胁迫下赤皮青冈 (*Cyclobalanopsis gilva*) 的生长研究结果类似。干旱环境下，植物幼苗通常以较低的茎生物量来调整生长结构，使更多的有机物分配到根系来提高获取土壤水分的能力，从而达到投资收益率最大化<sup>[25-26]</sup>。

本研究中,不管是对照还是干旱胁迫处理下,云南松幼苗都将更多的生物量分配给叶,而茎的生物量最低,这是为了提高幼苗光合效率,并将同化物更多地分配到根系,从而使幼苗抵御干旱的能力增强,渡过旱季缺水少雨的干旱环境。但与正常浇水相比,干旱胁迫下各种源云南松幼苗根生物量普遍降低,这可能是因为在土壤水分状况较好的条件下,幼苗光合能力大,苗高和地径以及生物量均高于干旱胁迫处理,幼苗需要投资更多的资源给根系来获取更多的水分,从而满足自身较高的生长速率。功能平衡理论认为,植物通过改变功能器官(叶和根系)生物量的分配来获取限制植物生长的环境资源<sup>[27]</sup>,当受到水分胁迫时,植物通过增加根生物量的分配以保证水分的供应,很多研究也表明,植物在干旱环境下通常会分配更多的生物量到根系<sup>[7,9,28]</sup>。本研究中,云南松幼苗根分配比和根冠比差异并不显著,甚至降低(册亨种源)(图2、图3),这与生物量分配理论不符。尽管如此,也有研究发现,在严重干旱胁迫下,由于土壤水分有效性极低,根系生长也会受到限制<sup>[29-30]</sup>,在这种情况下,根系形态(比如根长、比根面积和根尖数等)的变化就显得尤为重要<sup>[31]</sup>,相较于根系生物量分配,干旱胁迫下根系形态对环境资源的响应更为敏感,直径小而比根长大的根系通过增加与土壤水分的接触面积来提高根系导水率,从而增加植物在干旱环境下对水分的获取<sup>[32-33]</sup>。本研究中,各种源云南松幼苗根长、比根长、根表面积和比根面积在干旱胁迫下增加明显,尤其是比根面积,均达到显著性差异。在土壤水分限制条件下,云南松幼苗并不是通过增加根系生物量分配比和根冠比来适应干旱胁迫,而是以根系形态变化代替根系生物量增加的策略来获取土壤水分,从而保证幼苗成活,这与 K. W. Tomlinson et al<sup>[25]</sup>通过对不同水分梯度幼苗生物量分配和根系形态的研究得到的结果以及干旱环境下植物生存更依赖于根系形态的迅速调整的观点一致<sup>[34]</sup>。

### 3.3 不同种源云南松幼苗生长对干旱胁迫响应的差异

由于地理环境的差异,云南松地理种源间存在着极为丰富的遗传变异,研究表明,云南松子代幼苗生物量分配模式因不同种源地理气候因子长期影存在很大差异<sup>[35]</sup>。长期以来,关于干旱胁迫对云南松生长的影响研究所使用的材料多是单一种源,本研究通过干旱胁迫处理,对9个不同地理种源的云南松幼苗生物量及根系形态进行比较研究,结果表明不同种源云南松幼苗地径、苗高,生物量及其分配以及根系形态等在干旱处理下均存在显著差异,其中

地径和苗高分别以西昌和双柏种源最大,各器官生物量和总生物量以双柏、西昌和册亨种源较高,察隅种源各器官和总生物量较低,但该种源具有最大的根生物量分配比和根冠比。与对照相比,干旱胁迫下云南松幼苗根系形态在种源间差异更明显,尤其是比根长和比根面积,其中会泽种源根长、根表面积、比根长和比根面积在所有种源中均最大,而永仁种源具有最小的根长、根表面积和比根长,最小比根面积则出现在册亨种源。各种源云南松幼苗生长对干旱胁迫响应的差异可能与各种源地气候因子有关,从种源地年降雨量来看,察隅和会泽年降雨量在所有种源地中是最低的,因此干旱胁迫下,察隅种源具有最大根生物量分配比和根冠比,而会泽种源具有最大根长、根表面积、比根长和比根面积,可能是由种源地较低降水量长期影响所形成的不同适应性策略所导致。

### 参考文献:

- [1] 陈发虎,黄伟,靳立亚,等. 全球变暖背景下中亚干旱区降水变化特征及其空间差异[J]. 中国科学:地球科学,2011,41(11):1647-1657.
- [2] IPCC. Climate change 2014: synthesis report. contribution of working Groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [R]. Geneva, Switzerland: IPCC, 2014: 151.
- [3] 吴丽君,李志辉. 不同种源赤皮青冈幼苗生长和生理特性对干旱胁迫的响应[J]. 生态学杂志,2014,33(4):996-1003.
- [4] FILEKA M, LABANOWSKA M, KURDZIEL M, et al. Structural and biochemical response of chloroplasts in tolerant and sensitive barley genotypes to drought stress [J]. Journal of Plant Physiology, 2016, 207: 61-72.
- [5] MALHI Y, BAKER T R, PHILLIPS O L, et al. The above-ground coarse wood productivity of 104 neotropical forest plots [J]. Global Change Biology, 2004, 10(5): 563-591.
- [6] POORTER H, NIKLAS K J, REICH P B, et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environment control [J]. New Phytologist, 2012, 193(1): 30-50.
- [7] TILMAN D. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities [M]. Princeton: Princeton University Press, 1988: 52-97.
- [8] CHAPIN F S, BLOOM A J, FIELD C B, et al. Plant response to multiple environmental factors [J]. BioScience, 1987, 37(1): 49-57.
- [9] MARKESTEIJN L, POORTER L. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance [J]. Journal of Ecology, 2009, 97(2): 311-325.
- [10] ENGELBRECHT B M J, COMITA L S, CONDIT R, et al. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests [J]. Nature, 2007, 447(7140): 80-82.

- [11] HENRY A, CAL A J, BATOTO T C, *et al.* Root attributes affecting water up take of rice (*Oryzasativa*) under drought [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63 (13): 4751-4763.
- [12] 张玲, 王树凤, 陈益泰, 等. 3 种枫香的根系构型及功能特征对干旱的响应[J]. *土壤*, 2013, 45(6): 1119-1126.
- [13] DORLODOT S D, FORSTER B, PAGES L, *et al.* Root system architecture: opportunities and constraints for genetic improvement of crops [J]. *Trends in Plant Science*, 2007, 12 (10): 474-481.
- [14] 邱权, 李吉跃, 王军辉, 等. 干旱胁迫下青藏高原 4 种灌木生物量和根系变化特征及抗旱性[J]. *西北林学院学报*, 2013, 28 (3): 1-6.  
QIU Q, LI J Y, WANG J H, *et al.* Biomass and root system characteristics and drought resistance of 4 shrubs in Tibetan Plateau under drought stress [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2013, 28(3): 1-6. (in Chinese)
- [15] 张翠梅, 师尚礼, 吴芳, 等. 干旱胁迫对不同抗旱性苜蓿品种根系生长及生理特性影响[J]. *中国农业科学*, 2018, 51(5): 868-882.  
ZHANG C M, SHI S L, WU F. Effects of drought stress on root and physiological responses of different drought-tolerant alfalfa varieties [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 51(5): 868-882. (in Chinese)
- [16] COLLINS N C, TARDIEU F, TUBEROSA R. Quantitative trait loci and crop performance under abiotic stress; where do we stand [J]. *Plant Physiology*, 2008, 147(2): 469-486.
- [17] 金振洲, 彭鉴. 云南松 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 2004.
- [18] 陈飞, 王健敏, 孙宝刚, 等. 云南松的地理分布与气候关系 [J]. *林业科学研究*, 2012, 25(2): 163-168.  
CHEN F, WANG J M, SUN B G, *et al.* Relationship between geographical distribution of *Pinus yunnanensis* and climate [J]. *Forest Research*, 2012, 25(2): 163-168. (in Chinese)
- [19] POORTER L, HAYASHIDA-OLIVER Y. Effects of seasonal drought on gap and understorey seedlings in a bolivian moist forest [J]. *Journal of Tropical Ecology*, 2000, 16(4): 481-498.
- [20] MAROD D, KUTINTARA U, TANAKA H, *et al.* Effects of drought and fire on seedling survival and growth under contrasting light conditions in a seasonal tropical forest [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2004, 15(5): 691-700.
- [21] 孙琪, 蔡年辉, 和润喜, 等. 干旱胁迫下云南松苗木的水分及其生理变化 [J]. *西部林业科学*, 2017, 46(2): 96-100.  
SUN Q, CAI N H, HE R X, *et al.* Effects of drought stress on the seedling physiology of *Pinus yunnanensis* Franch [J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2017, 46(2): 96-100. (in Chinese)
- [22] 韦秋梅, 黄毅翠, 赵毅辉, 等. 细叶云南松幼苗对 PEG-6000 模拟干旱胁迫的生理响应 [J]. *西南林业大学学报*, 2017, 37(3): 7-13.  
WEI Q M, HUANG Y C, ZHAO Y H, *et al.* Physiological responses of seedlings of *Pinus yunnanensis* var. *tenuifolia* to PEG-6000 simulated drought stress [J]. *Journal of Southwest Forestry University*, 2017, 37(3): 7-13. (in Chinese)
- [23] 郭樑, 吴杨波, 李莲芳, 等. 水分对云南松苗木生理生化特性的影响 [J]. *西北林学院学报*, 2016, 31(5): 78-84.  
GUO L, WU Y B, LI L F, *et al.* Effects of watering control on physiological and biochemical traits of *Pinus yunnanensis* seedlings [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2016, 31(5): 78-84. (in Chinese)
- [24] 张智猛, 万书波, 戴良香, 等. 花生抗旱性鉴定指标的筛选与评价 [J]. *植物生态学报*, 2011, 35(1): 100-109.  
ZHANG Z M, WAN S B, DAI L X, *et al.* Estimating and screening of drought resistance indexes of peanut [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(1): 100-109. (in Chinese)
- [25] TOMLINSON K W, STERCK F J, BONGERS F, *et al.* Biomass partitioning and root morphology of savanna trees across a water gradient [J]. *Journal of Ecology*, 2012, 100(5): 1113-1121.
- [26] KOBE R K, IYER M, WALTERS M B. Optimal partitioning theory revisited; nonstructural carbohydrates dominate root mass responses to nitrogen [J]. *Ecology*, 2010, 91(1): 166-179.
- [27] BROUWER R. Functional equilibrium: sense or nonsense [J]. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 1983, 31(4): 335-348.
- [28] POORTER H, NIKLAS K J, REICH P B, *et al.* Biomass allocation to leaves, stems and roots; meta-analyses of interspecific variation and environment control [J]. *New Phytologist*, 2012, 193(1): 30-50.
- [29] CORNISH P S, SO H B, MCWILLIAM J R. Effects of soil bulk-density and water regimen on root-growth and up take of phosphorus by ryegrass [J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1984, 35(5): 631-644
- [30] COMAS L H, ANDERSON L J, DUNST R M, *et al.* Canopy and environmental control of root dynamics in a long-term study of concord grape [J]. *New Phytologist*, 2005, 167(3): 829-840.
- [31] COMAS L H, BECKER S R, CRUZ V M V, *et al.* Root traits contributing to plant productivity under drought [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 442.
- [32] COMAS L H, MUELLER K E, TAYLOR L L, *et al.* Evolutionary patterns and biogeochemical significance of angiosperm root traits [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2012, 57(1): 584-595.
- [33] WASSON A P, RICHARDS R A, CHATRATH R, *et al.* Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(9): 3485-3498.
- [34] NICOTRA A B, BABICKA N, WESTOBY M. Seedling root anatomy and morphology; an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts [J]. *Oecologia*, 2002, 130(1): 136-145.
- [35] 李鑫, 李昆, 段安安, 等. 不同地理种源云南松幼苗生物量分配及其异速生长 [J]. *北京林业大学学报*, 2019, 41(4): 41-50.  
LI X, LI K, DUAN A A, *et al.* Biomass allocation and allometry of *Pinus yunnanensis* seedlings from different provenances [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2019, 41(4): 41-50. (in Chinese)