

doi: 10.13866/j.azr.2020.01.22

水分胁迫及复水过程4种牧草形态及其生理特征表达^①

张静鸽¹, 田福平², 苗海涛³, 黄泽^{1,2}, 武高林^{1,3}

(1. 西北农林科技大学黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100;

2. 中国农业科学院兰州畜牧与兽药研究所农业部兰州黄土高原生态环境重点野外科学观测试验站, 甘肃 兰州 730050;

3. 中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 草地作为半干旱区的主要植被类型之一, 开展牧草对土壤水分变化响应机制的研究, 对于该地区水资源的可持续利用和生态环境的建设均有重要意义。本文选取半干旱区4种典型牧草作为研究对象, 在对其进行干旱及旱后复水处理模拟自然降水过程的基础上, 分析牧草的形态、水分生理、光合生理等特征对土壤水分变化的响应, 结果表明: ① 水分胁迫下牧草地上形态指标(单叶面积、地上干重)呈显著的下降趋势, 而地下形态指标(地下干重、根冠比)则反之; 复水结束后, 牧草形态特征指标有明显的恢复, 披碱草(*Elymus nutans* Griseb.)和黑麦草(*Lolium multiflorum* Lam.)出现了超补偿效应。② 水分胁迫下牧草水分生理特征表现为明显的下降趋势, 复水后逐渐恢复, 复水14~21 d后基本恢复对照组水平。干旱条件下2种豆科牧草能维持较高的水势, 属于高水势延迟脱水型; 而禾本科牧草属于低水势忍耐脱水型。③ 水分胁迫下, 牧草光合生理特征也表现为明显的下降趋势, 轻微水分胁迫能够暂时提高豆科牧草光合能力; 豆科和禾本科牧草叶片光合特性对干旱的响应机制存在一定的差异, 面对干旱胁迫, 豆科牧草通过及时关闭气孔来减少水分散失, 而禾本科牧草通过延缓气孔关闭牺牲叶片水分的方式维持正常生长。

关键词: 牧草; 水分胁迫; 复水; 形态特征; 生理特征

我国草地主要分布在干旱半干旱地区, 牧草是该地区的主要植被类型之一。牧草具有防治水土流失、涵养水源、改善土壤肥力等方面的生态效益, 同时可以通过种植牧草饲养牲畜带来经济效益, 从而推动该地区的植被恢复、生态建设, 进一步加快可持续发展进程。水分是制约牧草生长的最重要因素之一, 开展牧草对土壤水分响应机制的研究, 对该地区水资源的可持续利用和生态环境建设具有深远的影响。

近年来, 在研究牧草对土壤水分的响应方面, 在特定干旱程度(如轻度、中度和重度干旱)下单一类型牧草(如豆科或禾本科)生理生态指标的变化已有较多研究⁽¹⁻³⁾, 而对自然干旱下各指标持续变化过程的研究鲜有报道。已有的研究也仅限于水分胁迫对牧草生理生态特性的影响, 而关于复水后牧草各指标补偿效应的研究较少。

本文以半干旱区4种典型牧草为研究对象, 从生理生态学角度出发分析牧草各指标对水分胁迫的响应及复水后的补偿效应, 探讨牧草对土壤水分变化的响应机制, 旨在为该地区草地植被建设、水资源管理及生态环境改善提供一定的理论依据。

1 研究区概况

研究区位于农业部兰州黄土高原生态环境重点野外科学观测试验站, 地理坐标36°01'N, 103°45'E, 海拔1750 m, 属暖温带大陆性季风气候。年均降水量325 mm, 降雨主要集中在7—9月, 年蒸发量1450 mm; 年相对湿度61%~66%, 干燥度1.25~1.58。该研究区属黄土高原半干旱丘陵沟壑区, 土壤类型为灰钙土。

① 收稿日期: 2019-03-14; 修订日期: 2019-05-14

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(41390463)资助

作者简介: 张静鸽(1992-), 女, 在读硕士, 研究方向为植物生理生态。E-mail: zjingge@126.com

通讯作者: 武高林。E-mail: gaolinwu@gmail.com

2 研究方法

2.1 试验材料

本次试验共选取了 4 种半干旱区典型草种,包括豆科牧草甘肃红豆草 (*Onobrychis viciifolia* Scop. cv. Gansu)、白花草木樨 (*Melilotus albus* Medic. ex Desr.) 和禾本科牧草垂穗披碱草 (*Elymus nutans* Griseb.)、一年生黑麦草 (*Lolium multiflorum* Lam.), 均采集自试验区的试验田中。供试土壤为 0~20 cm 的表层土。用环刀法测定桶内平均土壤容重为 $1.15 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$, 田间持水量为 24.0%, 凋萎系数采用幼苗法测定, 凋萎系数为 3.94%。土壤 pH 8.1, 有机质含量 $7.84 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 全 N 含量 $0.45 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 全 P 含量 $0.78 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 全 K 含量 $25.88 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

2.2 试验方法

2.2.1 试验设计 盆栽试验于 2016 年 4 月在研究区试验田的移动式遮雨棚下开展。晴天盆栽暴露在自然环境中; 雨天盆栽用遮雨棚遮雨。4 种牧草种子种于统一规格的塑料桶(上口径为 28 cm、下口径为 23 cm、高 30 cm)内, 桶内装入已过 1 cm 土壤筛的风干土(自然肥力, 不施肥), 并在表面覆盖珍珠岩以减少蒸发。每日通过称重法进行浇水, 以保持每盆盆栽的土壤水分一致, 待苗齐后进行定苗, 待牧草进入分枝期后, 按试验设计进行水分处理。将每种牧草分为对照组 CK 和处理组 WS。

水分胁迫试验(0~16 d): 水分胁迫试验开始于 2016 年 5 月中下旬, 对于对照组 CK, 其土壤含水量维持在田间持水量附近; 对于处理组 WS, 在充分供水后进行自然干旱处理。每隔 1 d 对各牧草的对照组 CK 和处理组 WS 测定其叶面积、干重、根冠比、叶水势(leaf water potential, LWP)、叶片相对含水量(leaf relative water content, LRWC)、净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)、蒸腾速率(transpiration rate, T_r)、气孔导度(stomatal conductance, g_s) 等指标, 直至净光合速率接近于 0 为止, 每个处理设置 3 次重复。共获得每种牧草的 9 个水分含量系列, 为期 16 d。

复水试验(16~44 d): 当监测到处理组 WS 牧草净光合速率接近于 0 时, 从中随机挑选出 3 盆牧草进行复水处理(使其土壤水分恢复至对照组 CK 水平)后, 每 7 d 测量 1 次各项指标, 共测定 4 次, 为期 28 d。

2.2.2 指标测定

(1) 形态指标测定

分别从对照组 CK 和处理组 WS 中选取固定的长势良好的植株用于形态指标测定, 每 5~10 d 对标准株测定 1 次株高, 并选取植株中上部的成熟叶片 5~10 片测定 1 次叶面积, 每个处理设置 3 盆重复。对于叶面积, 豆科牧草采用透明方格网法测定, 禾本科牧草采用 CI-203 手持式激光叶面积仪进行测定。在全部试验结束后, 随机从各处理组中选取 3 盆盆栽, 剪下植株的地上部并放置于牛皮纸袋中, 放入烘箱中杀青 10 min, 温度为 $105 \text{ }^\circ\text{C}$, 后将温度调整至 $80 \text{ }^\circ\text{C}$ 烘干至恒重, 称其地上部分干重。地下生物量清洗干净后, 在 $80 \text{ }^\circ\text{C}$ 烘箱中烘至恒重, 称其地下部分干重, 从而计算根冠比, 其计算公式为:

$$\text{根冠比} = \text{地下部分干重} / \text{地上部分干重} \quad (1)$$

(2) 叶片水分生理特征测定

在 06:00 左右, 摘取若干长势良好植株的中部叶片, 擦净表面污物并称取其鲜重(FW, g)。用蒸馏水浸泡 8 h, 用吸水纸擦干, 称得叶片饱和鲜重(TW, g)。后将叶片放置 $105 \text{ }^\circ\text{C}$ 烘箱中杀青 10 min, 将烘箱温度调整至 $80 \text{ }^\circ\text{C}$ 烘干至恒重, 称得干重(DW, g)。每个处理重复 3 次, 取平均值。计算公式为:

$$\text{LRWC} = \frac{\text{FW} - \text{DW}}{\text{TW} - \text{DW}} \times 100\% \quad (2)$$

用小液流法在 06:30 左右测定植株叶水势(LWP), 每个处理 3 次重复。

(3) 光合生理特征测定

选取各供试草种长势基本一致的中部叶片, 于晴天 09:00—11:00, 用 CI-340 手持式光合作用测量系统在自然光照下测定叶片的净光合速率(P_n , $\mu \cdot \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(T_r , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔导度(g_s , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 等光合生理指标。每个叶片测定 3 个稳定值, 每个处理设置 3 盆重复, 取其平均值。

3 结果与分析

3.1 水分胁迫及复水过程牧草形态表达

图 1 显示了水分胁迫下(16 d)的处理组和对对照组 4 种牧草不同形态特征指标值。结果表明, 水分胁迫下牧草单叶面积、地上部分干重均表现为明显的下降趋势(平均下降 19.75%、31.05%), 而地下部分干重则呈明显的上升趋势(平均上升 31.62%); 根冠比上升比例最大, 平均增加了

90.27%。结果表明,水分胁迫下牧草形态表达的地上形态指标(单叶面积、地上部分干重)表现为明显的下降趋势,而地下形态指标(地下部分干重、根冠比)则呈明显的上升趋势。

复水结束(44 d)后,牧草各项形态特征指标有明显的恢复(图2),恢复较好的为披碱草和黑麦草,

甚至出现了超补偿效应,与对照组相比,叶面积分别增加了9.15%和20.11%,地上部分干重增加了6.26%和9.32%。而2种豆科牧草所受干旱胁迫程度较严重,光合机构受损尚未完全恢复,其叶面积和地上部分干重仍显著低于对照($P < 0.05$)。与对照组相比,地下部分干重与根冠比仍有一定程度的

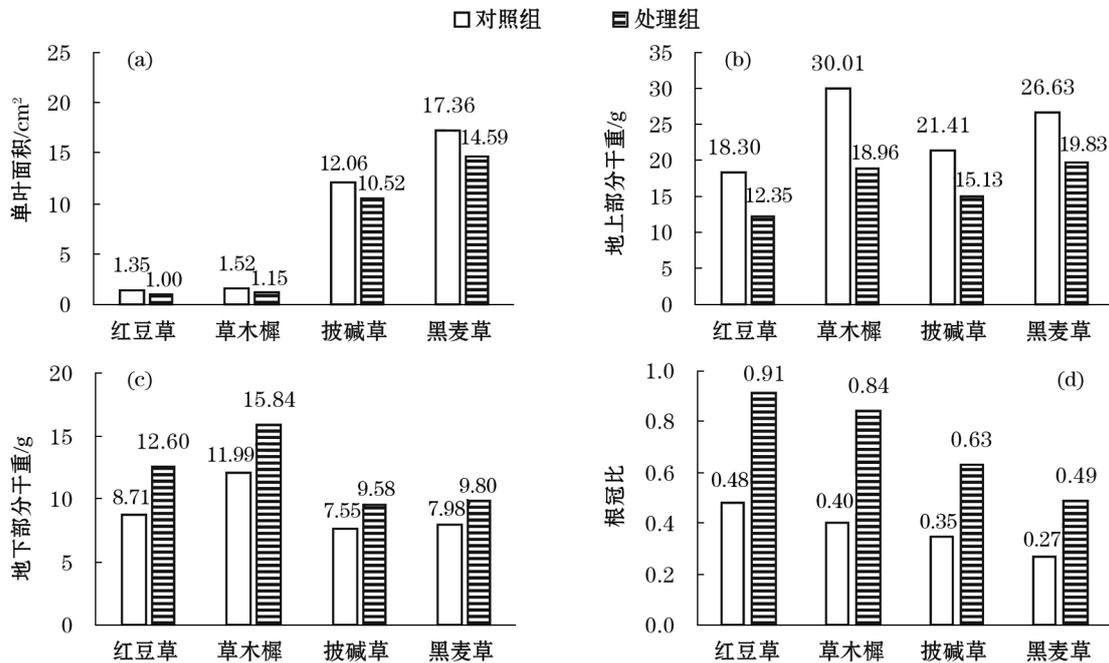


图1 水分胁迫后处理组与对照组4种牧草形态特征指标值

Fig. 1 The morphological features of four forage species in post-treatment group under water stress compared with control group

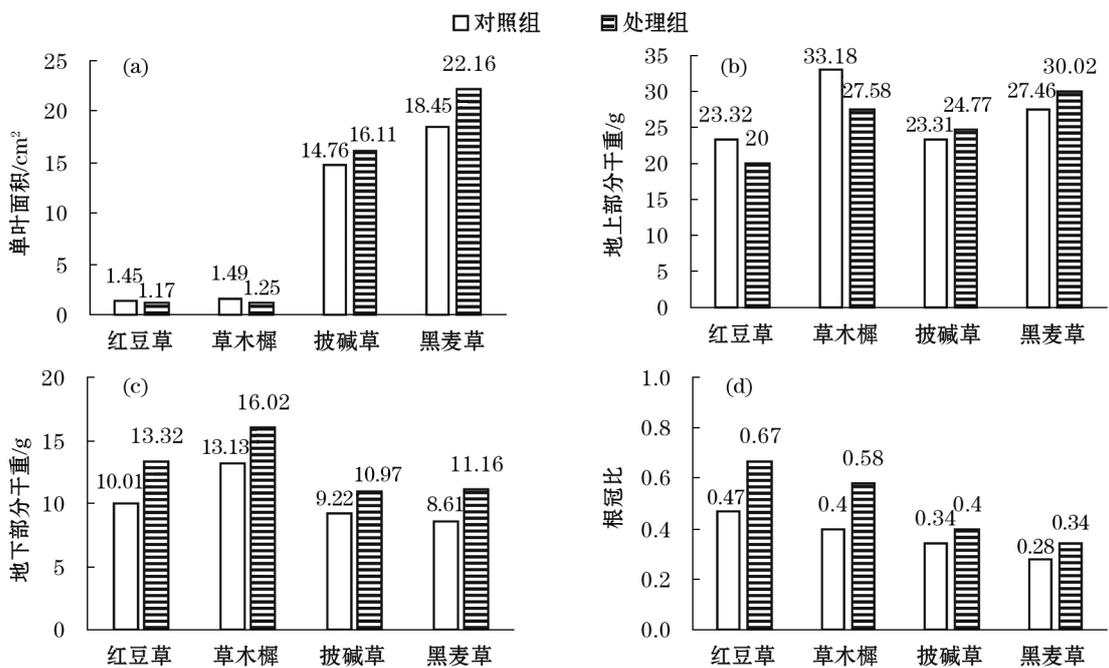


图2 复水结束后处理组与对照组4种牧草形态特征指标值

Fig. 2 The morphological features of four forage species in treatment group after re-watering with control group

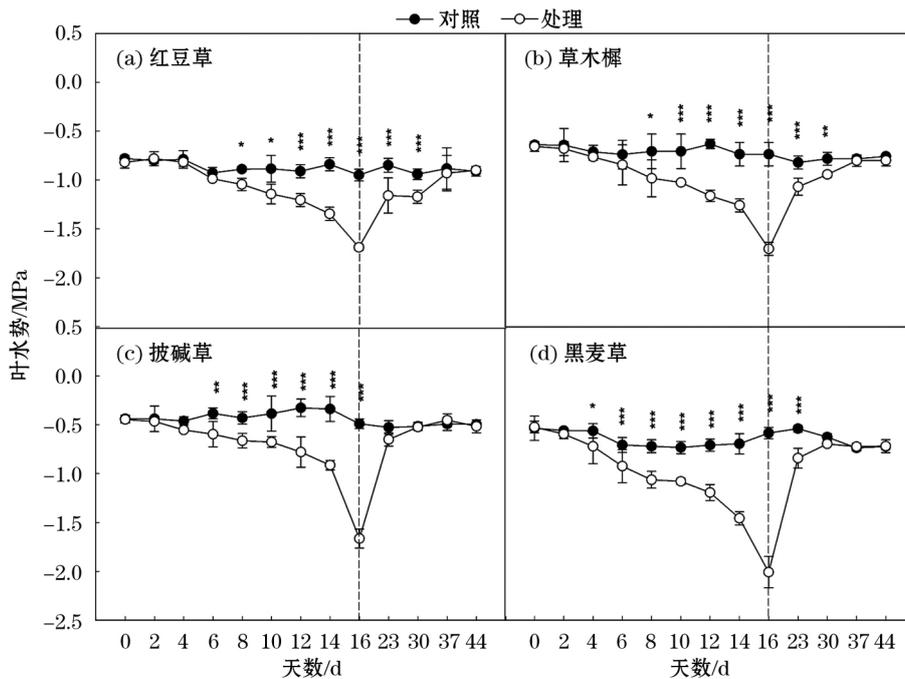
增大,但与水分胁迫阶段相比,增大趋势有所减缓。

4 种牧草对比结果表明,水分胁迫过程中,形态特征指标表现为,披碱草与黑麦草的变化量比红豆草和草木樨的变化量小;在复水结束后,披碱草和黑麦草的形态特征指标恢复要明显优于红豆草和草木樨,甚至出现了超补偿效应,这些结果均表明在牧草形态上 2 种禾本科牧草比另 2 种豆科牧草具有更强的抗旱性。

3.2 水分胁迫及复水过程牧草水分生理特征表达

图 3 显示了与对照组相比,水分胁迫(0~16 d)与复水(16~44 d)过程中处理组 4 种牧草清晨

LWP 的变化。结果表明,在水分胁迫期间,牧草 LWP 呈明显的下降趋势,随水分胁迫的加剧,处理组 LWP 下降速率逐渐加快。在第 16 d 即水分胁迫最严重时,4 种牧草处理组 LWP 降至最低。其中,披碱草与黑麦草处理组的 LWP 与对照组相比下降幅度最大(246.68%和 243.30%),其次为草木樨,下降幅度为 131.59%,红豆草下降幅度最小,仅为 77.93%。复水后,处理组 LWP 得以恢复,其中,在复水 7 d 后 4 种牧草叶水势迅速恢复,披碱草恢复速度最快;披碱草和黑麦草的 LWP 在复水 14 d 时已上升至对照水平且无显著差异($P > 0.05$),而



注: * 表示在 $P < 0.05$ 水平上对照组与处理组差异显著; ** 表示在 $P < 0.01$ 水平上对照组与处理组差异显著; *** 表示在 $P < 0.001$ 水平上对照组与处理组差异显著。下同。

图 3 水分胁迫与复水过程 4 种牧草处理组与对照组叶水势的变化

Fig. 3 Change of leaf water potential (LWP) of four forage species in treatment group under water stress and re-watering compared with control group

红豆草和草木樨在复水 21 d 时才接近对照水平。

图 4 表明,与对照组相比,水分胁迫(0~16 d)与复水(16~44 d)过程中处理组 4 种牧草叶片相对含水量 LRWC 的变化。在水分胁迫期间,牧草 LRWC 呈明显的下降趋势。在第 16 d 时,处理组红豆草、草木樨、披碱草和黑麦草的 LRWC 降至最低值,其中草木樨 LRWC 下降幅度最大(74.06%),其次为披碱草(67.85%)和红豆草(69.64%),黑麦草下降幅度最小(53.59%)。复水后,处理组 LRWC 迅速恢复,复水 7 d 后,处理组 4 种牧草 LRWC 均已恢

复至对照组水平。

3.3 水分胁迫及复水过程牧草光合生理特征表达

图 5~7 显示了 4 种牧草净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(g_s)在水分胁迫(0~16 d)与复水(16~44 d)过程中的变化情况。各处理组 P_n 、 T_r 和 g_s 随土壤水分的减少而逐渐下降,但下降速率略有不同,对照组各指标随时间变化略有起伏,但总体较为稳定。在干旱处理的第 2~4 d,豆科牧草处理组的 P_n 、 T_r 和 g_s 均显著高于对照($P < 0.05$),而禾本科牧草基本保持不变。表明轻微水

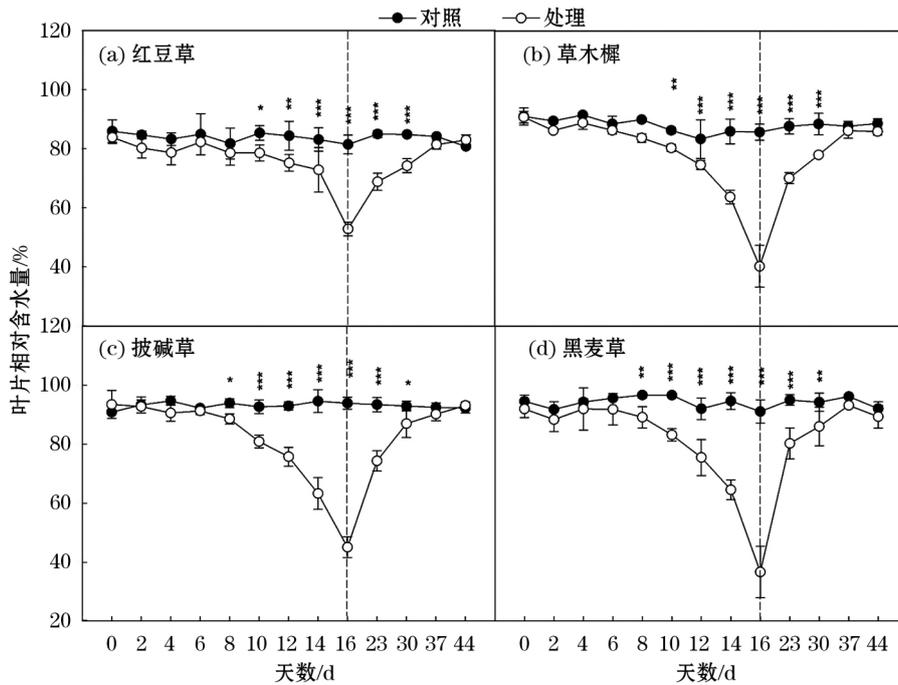


图 4 水分胁迫与复水过程 4 种牧草处理组与对照组叶片相对含水量变化

Fig. 4 Change of relative water content in leaves of four forage species in treatment group during water stress and re-watering compared with control group

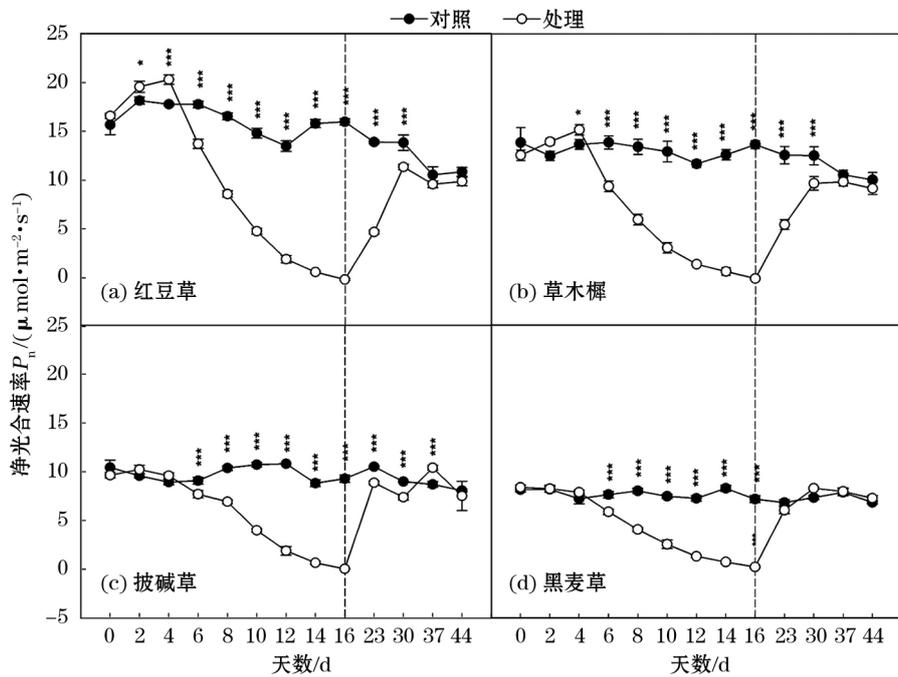


图 5 水分胁迫与复水过程 4 种牧草处理组与对照组净光合速率 (P_n) 变化

Fig. 5 Change of net photosynthetic rate (P_n) of four forage species in treatment group during water stress and re-watering compared with control group

分胁迫能够暂时提高豆科牧草光合能力。

在干旱处理的第 6 d, 豆科牧草处理组 P_n 、 T_r 和 g_s 开始显著下降, 而禾本科牧草在第 8 d 出现显著下降。各牧草 P_n 、 T_r 和 g_s 的下降速率随干旱胁迫

的加剧逐渐趋于缓慢。在干旱末期第 16 d 4 种牧草的 P_n 、 T_r 和 g_s 下降至最低。复水 7 d 后 红豆草、草木樨、披碱草和黑麦草处理组 P_n 、 T_r 和 g_s 分别恢复至对照的 33.69% ~ 50.20%、32.20% ~ 43.44%、

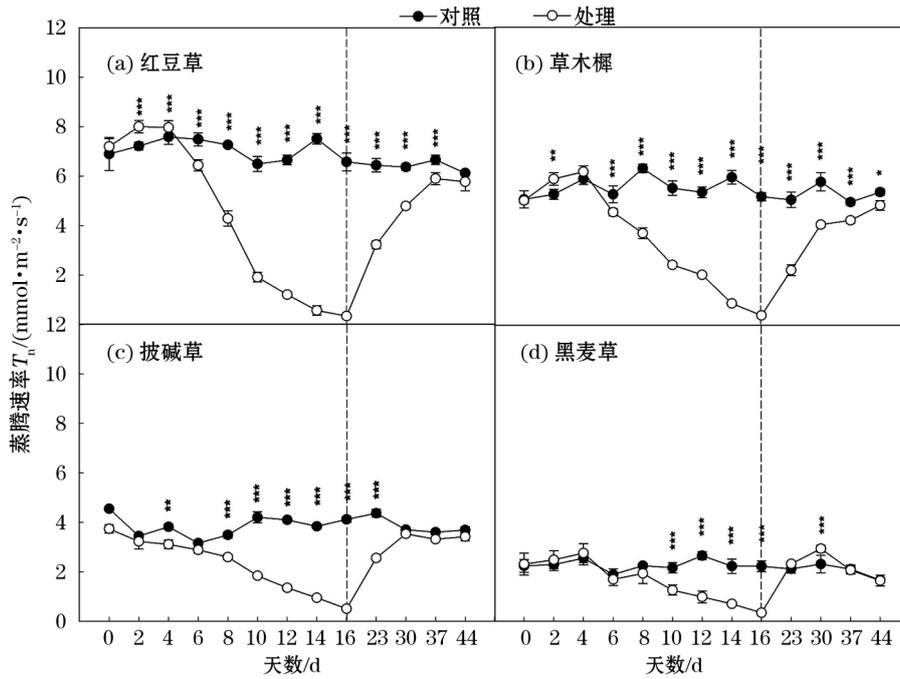


图 6 水分胁迫与复水过程 4 种牧草处理组与对照组蒸腾速率(T_n) 变化

Fig. 6 Change of transpiration rate (T_n) of four forage species in treatment group during water stress and re-watering compared with control group

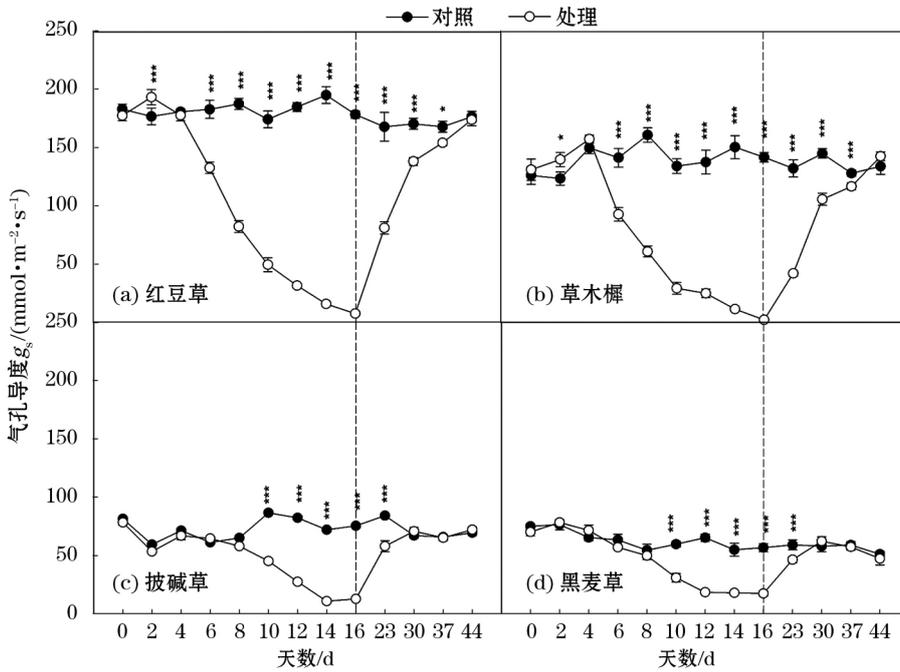


图 7 水分胁迫与复水过程 4 种牧草处理组与对照组气孔导度(g_s) 变化

Fig. 7 Change of stomatal conductance (g_s) of four forage species in treatment group during water stress and re-watering compared with control group

58.52% ~ 84.37% 和 78.48% ~ 109.18%。复水 14 d 后,禾本科牧草的光合生理指标已基本恢复正常水平。复水 28 d 后,豆科牧草处理组的 P_n 、 T_r 和 g_s 基本接近对照水平,但未恢复到初始状态,说明禾本

科牧草比豆科牧草更快恢复至对照水平。就 3 个光合生理特征指标,复水结束后禾本科牧草均出现一定程度的超补偿现象,而豆科牧草则仅接近对照组水平。

4 讨论

4.1 水分胁迫与复水过程牧草形态指标表达

植物通常通过改变其生长状态和调整各部分生物量以适应干旱环境⁽⁴⁻⁵⁾, 提高其获取水分的能力, 并将获取的水分合理分配至植株各部分, 进而调整生物量来减轻干旱对其的影响⁽⁶⁻⁷⁾。水分充足时, 植物会将更多的资源分配至地上生物量(茎、叶等)⁽⁸⁾, 将少量资源分配至地下根系⁽⁹⁾; 干旱条件下, 则反之⁽¹⁰⁾。

植物对干旱胁迫的反应表现之一为叶面积的减小⁽¹¹⁻¹²⁾。干旱胁迫结束时, 红豆草和草木樨处理组单叶面积较对照组减少 25.93% 和 24.34%, 披碱草和黑麦草较对照组减少 12.77% 和 15.96%, 这表明干旱胁迫程度越高, 叶面积越小。复水 28 d 后 4 种牧草处理组均已长出新叶, 原有单叶面积有所增大。其中, 黑麦草单叶面积显著高于对照 ($P < 0.05$), 出现了超补偿效应, 其受胁迫程度较轻且历时较短是重要原因之一。其余牧草尚未恢复至对照水平。

在干旱条件下, 植物为促进自身生长会将更多的同化物分配至根系⁽¹³⁻¹⁴⁾。本研究也印证了上述结论, 即在干旱时 4 种牧草的根冠比高于对照组。其中, 豆科牧草根冠比高于禾本科牧草, 不仅是因为豆科牧草本身根系较为发达, 更多的原因在于豆科植物所受干旱胁迫更为严重。

复水 28 d 后 4 种牧草处理组地上、地下部分干重和根冠比均有所恢复, 说明水分胁迫解除后牧草通过调节自身生理生化反应恢复其生长⁽¹⁵⁾, 亦说明干旱处理尚未彻底破坏其生理代谢机制。复水后 4 种牧草处理组的地下部分干重较对照组增大 18.9% 以上, 这说明恢复供水后, 牧草为提高对水分的吸收能力, 加强了自身根系的生长, 从而增强了其抗旱性。复水后 4 种牧草的根冠比与复水前相比有较大程度降低, 意味着水分充足时, 牧草为降低光合产物消耗和提高水分利用效率, 从而维持较低的根冠比, 这有利于增强其对干旱的适应能力。

4.2 水分胁迫与复水过程牧草水分生理表达

LRWC 和 LWP 是反映植物叶片水分亏缺程度的直接指标⁽¹⁶⁾。面对干旱胁迫时, 牧草通过降低 LWP, 使得植物组织细胞水势和土壤水势的梯度差异增大, 这有利于植物吸收土壤水分从而维持正常生长, 这是植物对干旱的反应和适应⁽¹⁷⁾。随着土壤水分的进一步减少, 植物根系吸水困难, 同时叶片蒸

散失水较多, 进而表现出 LRWC 的降低。

面对干旱时, 植物 LWP 和 LRWC 的变化幅度越小, 表明其持水和保水能力越强, 亦说明细胞受环境影响越小, 即抗旱性越强⁽¹⁸⁾。4 种牧草中, 红豆草的降幅最为缓慢, 而黑麦草降幅最快, 即红豆草抗旱性最强, 而黑麦草的抗旱能力相对较低。在干旱条件下, 植物水分吸收与传输能力强的表现之一是维持较高的 LWP。豆科牧草具有典型的抗旱特征, 即通过发达的根系加快水分吸收, 使得 LWP 下降较为平缓, 保水能力较强, 从机理上说, 红豆草和草木樨属于高水势延迟脱水型牧草; 而禾本科牧草的 LWP 下降速度较快, 保水能力较弱, 属于低水势忍耐脱水型牧草, 这与徐炳成等⁽¹⁹⁾的研究结果类似。

4.3 水分胁迫与复水过程牧草光合生理表达

对比牧草的光合生理特性对水分的变化可知, 在干旱初期, 豆科牧草处理组的 P_n 、 T_r 和 g_s 显著上升, 而禾本科的无明显变化, 即红豆草和草木樨较其他 2 种禾本科牧草对水分变化更为敏感。分析可知, 水分充足造成根系吸收氧气不足, 抑制了根系的呼吸消耗, 从而引起豆科牧草 P_n 的上升; 叶片内外压差是引起 T_r 上升的主要原因; 植株为吸收更多的氧气进一步开放气孔, 使得 g_s 上升。随着水分的消耗, 红豆草和草木樨为使自身保持水分, 及时关闭气孔以减少水分散失, 这是植物面对干旱的一种自我保护⁽²⁰⁻²¹⁾, 也说明它们具有较强的抗旱能力。相比较而言, 披碱草和黑麦草面对干旱时为了延长 CO_2 的同化时间, 其关闭气孔的速度缓于豆科牧草。表 1 表明 T_r 和 g_s 呈极显著相关 ($P < 0.01$)。通过干旱胁迫 T_r 和 g_s 的变化情况得到证实, 即同种牧草在干旱胁迫下, 其 g_s 与 T_r 变化趋势基本一致, 且其开始大幅下降的时间点大致相同(图 6, 图 7), 研究表明 g_s 对 T_r 的影响较 P_n 更大。

综上所述, 禾本科牧草对水分变化反应较不敏感, 相应地对干旱的忍耐能力较强, 这有利于其在干

表 1 4 种牧草叶片光合生理参数的相关分析

Tab. 1 Correlation analysis of photosynthetic physiological parameters in leaves of four forage species

参数	P_n	T_r	g_s
P_n	1.000	-	-
T_r	0.592**	1.000	-
g_s	0.917**	0.668**	1.000

注: * 表示在 $P < 0.05$ 水平上显著相关; ** 表示在 $P < 0.01$ 水平上显著相关(双尾检验)。

旱条件下维持 CO₂ 同化能力,在经历短时干旱复水后出现补偿效应或超补偿效应,说明禾本科牧草适宜在水分条件较好或干旱间隔较短的区域种植,若干旱持续时间长,这类牧草最先枯死。反之,豆科牧草对干旱响应较为敏感,受干旱胁迫的影响较大,相应地对干旱的忍耐能力较弱,其通过发达根系加快对水分吸收,具有典型的抗旱特征,可抵抗干旱程度较大、持续时间较长的水分胁迫,在经历严重干旱后复水,仍可基本恢复至正常水平,则说明豆科牧草适宜在水分条件较差或干旱间隔较长的区域种植。在干旱条件下,充分利用牧草对土壤水分响应机制的差异性,合理布局,科学种植,对半干旱区草地恢复、水资源合理利用及生态环境的改善具有重要意义。

5 结论

本研究以半干旱区 4 种典型牧草为研究对象,分别对水分胁迫与复水过程中 4 种牧草形态特征、水分生理、光合生理等特征进行分析,结论如下:

(1) 水分胁迫下牧草地上形态指标表现为明显的下降趋势,而地下形态指标则呈明显的上升趋势;复水结束后,牧草形态特征指标有明显的恢复,披碱草和黑麦草出现了超补偿效应。

(2) 水分胁迫下牧草水分生理特征表现为明显的下降趋势,其中豆科牧草 LWP 下降速率缓于禾本科牧草;复水 14~21 d 后各项水分生理指标基本恢复对照组水平。在干旱条件下,2 种豆科牧草能维持较高的水势,保水能力较强,属于高水势延迟脱水型牧草;禾本科牧草则反之,属于低水势忍耐脱水型牧草。

(3) 水分胁迫下,牧草光合生理特征也表现为明显的下降趋势,轻微水分胁迫能够暂时提高豆科牧草光合能力;豆科和禾本科牧草叶片光合特性对干旱的响应机制存在一定的差异,面对干旱胁迫,豆科牧草通过及时关闭气孔来减少水分散失,而禾本科牧草通过延缓气孔关闭牺牲叶片水分的方式维持正常生长。

参考文献(References):

(1) Cranston L M, Kenyon P R, Morris S T, et al. Morphological and physiological responses of plantain (*Plantago lanceolata*) and chicory (*Cichorium intybus*) to water stress and defoliation frequency (J). *Journal of Agronomy and Crop Science* 2016 202(1): 13-24.

(2) Mwendia S W, Yunusa I, Whalley R, et al. Use of plant water rela-

tions to assess forage quality and growth for two cultivars of Napier grass (*Pennisetum purpureum*) subjected to different levels of soil water supply and temperature regimes (J). *Crop and Pasture Science* 2014 64(10): 1008-1019.

(3) 靳军英,张卫华,袁玲. 三种牧草对干旱胁迫的生理响应及抗旱性评价(J). *草业学报* 2015 24(10): 157-165. (Jin Junying, Zhang Weihua, Yuan Ling. Physiological responses of three forages to drought stress and evaluation of their drought resistance (J). *Pratacultural Science* 2015 24(10): 157-165.)

(4) Luo H H, Zhang Y L, Zhang W F. Effects of water stress and re-watering on photosynthesis, root activity, and yield of cotton with drip irrigation under mulch (J). *Photosynthetica* 2016 54(1): 65-73.

(5) Devnarin N, Crampton B G, Chikwamba R, et al. Physiological responses of selected African sorghum landraces to progressive water stress and re-watering (J). *South African Journal of Botany* 2016, 103: doi: 10.1016/j.sajb.2015.09.008.

(6) Weiner J. Allocation, plasticity and allometry in plants (J). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2004, 6(4): 207-215.

(7) 陈斐,王润元,王鹤龄,等. 干旱胁迫下春小麦干物质积累和分配及其模拟(J). *干旱区研究* 2017 34(6): 1418-1425. (Chen Fei, Wang Runyuan, Wang Heling, et al. Dry matter accumulation and distribution of spring wheat under drought stress (J). *Arid Zone Research* 2017 34(6): 1418-1425.)

(8) Dasgupta P, Das B S, Sen S K. Soil water potential and recoverable water stress in drought tolerant and susceptible rice varieties (J). *Agricultural Water Management*, 2015, 152: doi: 10.1016/j.agwat.2014.12.013.

(9) Hartemink N, Jongejans E, De K H. Flexible life history responses to flower and rosette bud removal in three perennial herbs (J). *Oikos* 2004 105(1): 159-167.

(10) Luttschwager D, Ewald D, Alia L A. Consequences of moderate drought stress on the net photosynthesis, water-use efficiency and biomass production of three poplar clones (J). *Acta Physiologiae Plantarum* 2016 38(1): 27.

(11) 郝树荣,郭相平,张展羽. 水分胁迫及复水对水稻冠层结构的补偿效应(J). *农业机械学报* 2010 41(3): 52-55. (Hao Shurong, Guo Xiangping, Zhang Zhanyu. Compensation effects of water stress and rewatering on the structure of rice canopy (J). *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery* 2010 41(3): 52-55.)

(12) 李芳兰,包维楷,吴宁. 白刺花幼苗对不同强度干旱胁迫的形态与生理响应(J). *生态学报* 2009 29(10): 5406-5416. (Li Fanglan, Bao Weikai, Wu Ning. Morphological and physiological responses of current *Sophora davidii* seedlings to drought stress (J). *Acta Ecologica Sinica* 2009 29(10): 5406-5416.)

(13) Bingham I J. Soil-root-canopy interactions (J). *Annals of Applied Biology* 2001 138(2): 243-251.

(14) Jackson R B, Sperry J S, Dawson T E. Root water uptake and transport: Using physiological processes in global predictions (J). *Trends in Plant Science* 2000 5(11): 482-488.

(15) Liu J, Xie X, Du J, et al. Effects of simultaneous drought and heat stress on Kentucky blue grass (J). *Scientia Horticulturae* 2008 115(2): 190-195.

(16) 杜建雄,侯向阳,刘金荣. 草地早熟禾对干旱及旱后复水的生

- 理响应研究(J). 草业学报, 2010, 19(2): 31-38. (Du Jianxiong, Hou Xiangyang, Liu Jinrong. A study on physiological response to drought and re-watering treatments in Kentucky blue grass (J). Acta Prataculturae Sinica 2010, 19(2): 31-38.)
- (17) 曹铁森, 许明究, 王维友. 水分胁迫对梨幼树叶水势的影响(J). 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 1992, 20(1): 91-94. (Cao Tiesen, Xu Mingxian, Wang Weiyu. Effects of water stress on leaf water potential in young pear trees (J). Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 1992, 20(1): 91-94.)
- (18) 万里强, 李向林, 石永红, 等. PEG 胁迫下 4 个黑麦草品种生理生化指标响应与比较研究(J). 草业学报, 2010, 19(1): 83-88. (Wan Liqiang, Li Xianglin, Shi Yonghong, et al. A study on the response and on the comparison of physiological and biochemical indexes of four *Lolium perenne* varieties under PEG stress (J). Acta Prataculturae Sinica 2010, 19(1): 83-88.)
- (19) 徐炳成, 山仑, 李凤民. 半干旱黄土陵区五种植物的生理生态特征比较(J). 应用生态学报, 2007, 18(5): 990-996. (Xu Bingcheng, Shan Lun, Li Fengmin. Comparison of ecophysiological characteristics of seven plant species in semiarid loess hilly-gully region (J). Chinese Journal of Applied Ecology 2007, 18(5): 990-996.)
- (20) 可静, 李进, 吕海英, 等. 不同条件下黑果枸杞叶片气孔开度和超微结构的变化(J). 干旱区研究, 2017, 34(6): 1362-1370. (Ke Jing, Li Jin, Lü Haiying, et al. Change of stomatal aperture and ultrastructure on *Lycium ruthenicum* Murr. leaves under different conditions (J). Arid Zone Research, 2017, 34(6): 1362-1370.)
- (21) 杨司睿, 范井伟, 孙永强, 等. 罗布泊腹地人工植被梭梭的光学特性及其对干旱胁迫的响应(J). 干旱区研究, 2018, 35(2): 379-386. (Yang Sirui, Fan Jingwei, Sun Yongqiang, et al. Photosynthetic characteristics and response of *Haloxylon ammodendron* to drought stress in hinterland of the Lop Nur (J). Arid Zone Research 2018, 35(2): 379-386.)

Expressions of Morphological and Physiological Features of 4 Forage Species under Water Stress and Re-watering Process

ZHANG Jing-ge¹, TIAN Fu-ping², MIAO Hai-tao³, HUANG Ze^{1,2}, WU Gao-lin^{1,3}

(1. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A & F University, Yangling 712100, Shaanxi, China;

2. Lanzhou Institute of Husbandry and Pharmaceutical Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Lanzhou Loess Plateau Key Field Scientific Observation and Test Station of Ministry of Agriculture, Lanzhou 730050, Gansu, China;

3. Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Agriculture in the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences & Ministry of Water Resources, Yangling 712100, Shaanxi, China)

Abstract: Grassland is one of the main vegetation types in semiarid area. Research on the response and mechanism of forage to soil moisture content is of great significance for the sustainable utilization of water resources and the construction of ecological environment in this area. In this study four grass species response of forage morphology, water physiology, photosynthetic and physiological characteristics to water stress and water recovery process in the Loess Plateau were analyzed. The results showed that: ① Under water stress, the aboveground morphological indexes (i. e., the single leaf area and shoot dry weight) of the grass species were in a decrease trend, but the underground ones (i. e., the root dry weight and root-shoot ratio) were in an increase trend. After re-watering, the forage morphological characteristics were obviously recovered, and an over compensation of *Elymus nutans* Griseb. and *Lolium multiflorum* Lam. occurred; ② Under water stress, the water physiological characteristics of forage were significantly decreased, but they were gradually recovered after re-watering and resumed to the level of the control group after 2-3 weeks. These 2 species of leguminous forage could maintain a high water potential and had a strong water conservation capability, which belonged to a delayed dehydration by increasing water potential, and these 2 species of forages belonged to an enduring dehydration by developing low water potential under water stress; ③ Under water stress, the photosynthetic physiological characteristics of forage were also in a significant decrease trend, and the short-term water stress could temporarily improve the photosynthetic capacity of forage; the photosynthetic characteristics of legumes and grasses were different in sensitivity and adaptation mechanism to drought. Leguminous forage closed the stomata in time to avoid drought so as to reduce water loss, while grasses sacrificed leaf water to keep stomata open to maintain normal plant growth.

Key words: forage; water stress; re-watering; morphological characteristic; physiological characteristic