

DOI: 10.11686/cyxb2015171

http://cyxb.lzu.edu.cn

李帅, 赵国靖, 徐伟洲, 高志娟, 吴爱姣, 徐炳成. 白羊草根系形态特征对土壤水分阶段变化的响应. 草业学报, 2016, 25(2): 169-177.

LI Shuai, ZHAO Guo-Jing, XU Wei-Zhou, GAO Zhi-Juan, WU Ai-Jiao, XU Bing-Cheng. Responses of old world bluestem root systems to changes in soil water conditions. Acta Prataculturae Sinica, 2016, 25(2): 169-177.

白羊草根系形态特征对土壤水分阶段变化的响应

李帅^{1,3}, 赵国靖², 徐伟洲², 高志娟², 吴爱姣², 徐炳成^{1,2*}

(1. 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;

2. 西北农林科技大学, 陕西 杨凌 712100; 3. 中国科学院大学, 北京 100039)

摘要:根系形态特征是评价植物适应胁迫环境的重要指标。以黄土丘陵半干旱区天然草地群落优势种白羊草为材料,研究了其根系生长和形态特征与水分供应条件的关系。采用盆栽控制试验,设置 3 个水分处理:高水(HW, 80%田间持水量)、中水(MW, 60%田间持水量)和低水(LW, 40%田间持水量),分别在拔节期、开花期、结实期改善水分供应水平,在生育期末测定了白羊草根系生物量和各项形态指标。结果表明:白羊草根系生长与水分供应条件密切相关,持续高水处理有利于白羊草根系生长,其根系生物量、总根长和根表面积均显著提高($P < 0.05$);水分胁迫抑制了白羊草根系生长,但对白羊草根系平均直径影响不显著;根系生物量、总根长和根表面积间存在显著的正相关关系($P < 0.01$);不同生育期阶段胁迫后复水,白羊草根系表现出较强的可塑性,在拔节期复水且高的复水幅度能够显著提高白羊草根系生物量、总根长和根表面积($P < 0.05$)。这些说明白羊草根系对于干旱胁迫有较强的耐受能力,其对阶段干旱胁迫后复水的响应与生育期及复水前干旱胁迫程度密切相关。

关键词:白羊草;水分胁迫;根系形态;适应性

Responses of old world bluestem root systems to changes in soil water conditions

LI Shuai^{1,3}, ZHAO Guo-Jing², XU Wei-Zhou², GAO Zhi-Juan², WU Ai-Jiao², XU Bing-Cheng^{1,2*}

1. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China; 2. Northwest A&F University, Yangling 712100, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Abstract: Root morphological characteristics are important parameters for evaluating plant adaptability to environmental stress. To clarify the relationship between the root morphological characteristics of old world bluestem (*Bothriochloa ischaemum*) and soil water conditions, pot experiments were conducted to investigate root biomass, total root length, root surface area, average root diameter, specific root length and specific root area under three soil water regimes: (1) sufficient water supply (HW, 80% field capacity), (2) moderate water stress (MW, 60% field capacity), and (3) severe water stress (LW, 40% field capacity). Moreover, soil water contents were improved from MW to HW, LW to HW and LW to MW at the three main growth periods (jointing, flowering and maturing). At the end of the growth period, root biomass and morphological characteristics under the different water treatments were measured and analyzed. The results showed that old world bluestem root growth was closely related to soil water conditions. Root biomass, total root length and root sur-

收稿日期: 2015-04-01; 改回日期: 2015-05-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(41371509), 教育部新世纪优秀人才支持计划(NCET-11-0444)和高校基本科研业务费专项(ZD2013020)资助。

作者简介: 李帅(1986-), 男, 河南内乡人, 在读硕士。E-mail: lishuai24680@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: Bcxu@ms.iswc.ac.cn

face area were also significantly higher with continuous sufficient water supply than under the other treatments ($P < 0.05$). Water stress inhibited the root growth of old world bluestem but there were no significant differences in average root diameter between the different water treatments. Positive linear relationships were found between root biomass and total root length as well as with root surface area. The roots exhibited strong morphological plasticity in response to changes in soil water conditions. Higher levels of water content improvement significantly improved root biomass, total root length and root surface area, especially during the jointing period. These results suggest that old world bluestem has strong water stress tolerance and that the growth response of its roots to soil water change is related to the plant growth period as well as to the degree of water stress prior to improvements in soil water content.

Key words: old world bluestem; water stress; root morphology; adaptation

根系生长关系到植物的水分、养分吸收,激素、有机酸、氨基酸的合成以及植株锚定,是植物的重要构成以及适应不同环境条件的功能器官^[1]。在植物遭受水分胁迫时,根系首先通过膨压变化和膜受体感受到胁迫信号,并传递至地上部分,引起气孔关闭,以减少水分散失,其自身也通过形态、生理方面的变化来适应胁迫环境^[2]。不同物种、同种植物不同基因型以及不同实验条件下,植物根系形态对干旱胁迫的响应并不一致,表现出很大的变异性。另一方面,在经历适度干旱胁迫后复水,多数植物会表现出补偿效应,根系方面的表现在于根系形态结构以及分布的变化与调整^[3]。

根系形态是描述植物根系随环境变化的重要指标,植物根系形态特征参数主要有根系总长度、表面积、平均直径、比根长、比根面积、生物量等^[4]。根长是根系形态的重要指标,影响到根系养分和水分的吸收,是根系生长发育的重要特征^[5],干旱胁迫下,根系生长受阻,根长变短^[6]。根面积反映根系对土壤的接触面积,影响植物对土壤资源的利用。根系直径反映根系结构特征,其变化影响植物细根的形态和功能,干旱胁迫会抑制根系直径的增加^[7]。比根长和比根面积与植物根系生理活力(生理代谢、呼吸作用和水养分利用)有关,不同物种间差异很大,干旱胁迫加剧条件下根系活力会减小^[8]。

水分是黄土丘陵半干旱区植物生长和分布的主要限制因素,由于降雨量总体偏少且年季分布不均,导致该地区土壤水分环境的主要特征是干湿交替,造就了该地区野生植物独特的干旱适应机制,并以此维持植物的生存和繁衍,这种适应性包括植物对干旱的耐受以及复水后植物的恢复^[9]。系统研究该地区天然草地优势种(特别是根系特征)对土壤水分阶段性干湿变化的响应,对揭示其适应性机制以及利用其进行生态建设具有重要意义。白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)是黄土丘陵半干旱区天然植被典型优势种,为禾本科孔颖草属牧草,具有良好的水土保持功能。研究表明,白羊草须根发达,其根系随土壤深度的增加而大幅度减少,根系生物量主要集中分布在0~30 cm土层,细根所占比例大^[10-11]。目前,关于白羊草的研究主要有白羊草群落结构^[12],种群生态位^[13],种群生物量动态^[14-15],生理生态适应性^[16]等,其根系对土壤水分变化响应的研究尚未见报道。本研究采用盆栽控制试验,通过比较不同胁迫程度、不同生育期复水和不同复水幅度下白羊草根系形态特征变化,旨在阐明白羊草根系形态特征与土壤水分条件的关系,以揭示白羊草对黄土丘陵区半干旱环境的适应性特征,为人工草地建设中白羊草的合理利用提供科学依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

白羊草种子在2011年11月采集于中国科学院安塞水土保持试验站山地天然草地。白羊草的生育期可分为返青期(苗期)、拔节期、抽穗期、开花期、结实期和枯黄期^[17]。

试验采用盆栽方式,盆口内径20 cm,高度30 cm。盆栽用土采用陕北天然草地耕层(0~30 cm)土,其田间最大持水量(field capacity, FC)为20.0%,土壤全氮(N)、全磷(P)、全钾(K)和有机质含量分别为0.025%, 0.066%, 1.90%和0.36%,土壤速效N、P、K含量分别为19.62 mg/kg、50.78 mg/kg和101.55 mg/kg, pH为

8.77。每盆装过筛的风干土 9.6 kg,将 0.481 g 尿素和 3.949 g 磷酸二氢钾作为底肥与过筛风干土混匀后装盆。试验于 2012 年 3 月 30 日开始播种,每盆播种 12 穴,苗期保持充分供水。于 4 月 10 日开始间苗,每穴保留 1 株,每盆保留 12 株。

1.2 水分处理

试验于陕西杨凌黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室的室外防雨棚内进行,设置 3 个土壤水分处理,即高水(HW,80%FC)、中水(MW,60%FC)和低水(LW,40%FC),于 2012 年 6 月 10 日开始进行土壤水分控制,通过每日傍晚 18:00 称重,调整土壤含水量至设计水平。并分别于 7 月 10 日(拔节期)、8 月 10 日(开花期)和 9 月 10 日(结实期)对盆栽进行阶段性复水,每次复水皆为 3 种方式,即从中水到高水(MHW)、低水到高水(LHW)和低水到中水(LMW),故第 1 次复水的水分处理为 MHW-1、LHW-1 和 LMW-1,第 2 次复水的水分处理为 MHW-2、LHW-2 和 LMW-2,第 3 次复水的水分处理为 MHW-3、LHW-3 和 LMW-3,复水后各盆栽的水分水平均保持至生育期结束,每个水分处理设置 5 个重复,具体见图 1。试验总盆数:3(水分)×5(重复)×4 处理(1 恒水处理+3 次复水处理)=60 盆。

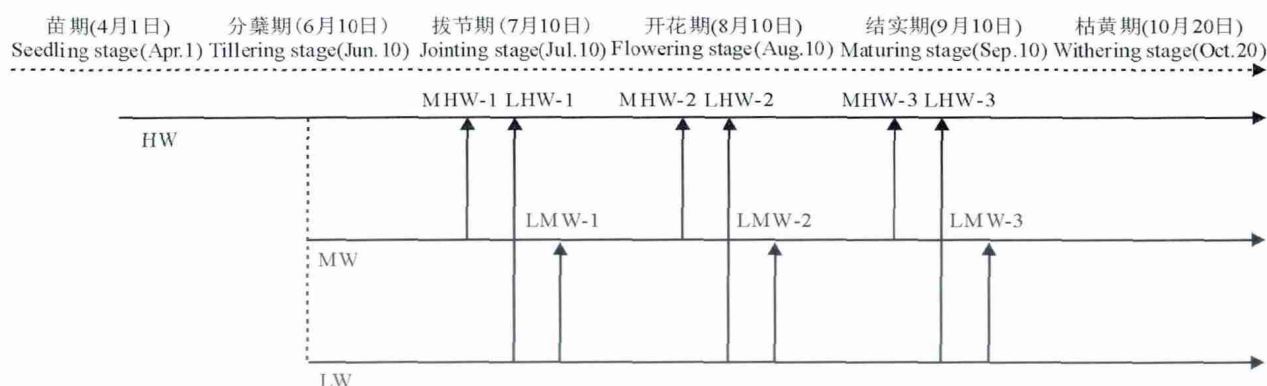


图 1 土壤水分处理及其阶段性变化示意图

Fig. 1 Scheme of soil water treatment and periodical change

MHW:土壤含水量从中水提高到高水 Improving soil water content from middle water (MW) to high water (HW); LHW:土壤含水量从低水提高到高水 Improving soil water content from low water (LW) to HW; LMW:土壤含水量从低水提高到中水 Improving soil water content from LW to MW.

1.3 测定指标

根系生物量(root biomass, RB):10 月份生育期结束后统一毁桶,取根系于 60 目筛(筛孔直径为 0.25 mm)中用自来水冲洗干净,然后用吸水纸吸干水分,最后在 105℃下杀青 20 min,80℃下烘干至恒重并称量。

根系形态指标:根系冲洗干净并用吸水纸吸干水分后,均匀选取每盆总根系的约 1/10,经甲基蓝染色,平铺于透明胶片上,扫描后通过 Delta-T Scan 根系图像分析系统以及质量换算得出不同水分处理下单株白羊草总根长(total root length, TRL)、根表面积(root surface area, RSA)和根系平均直径(root average diameter, RAD)。比根长(specific root length, SRL)为根系总根长与根系生物量之比,即 $SRL = TRL/RB$ 。比根面积(specific root area, SRA)为根表面积与根系生物量之比,即 $SRA = RSA/RB$ 。

1.4 数据分析

采用 SAS 9.1 和 Excel 对数据进行统计分析和绘图,采用 q 检验法(SNK)和最小差异显著法(LSD)进行不同水分处理间根系生物量、总根长、根表面积、比根长、比根面积和根系平均直径的差异显著性检验($P < 0.05$),采用最小二乘法进行生物量、总根长和根表面积之间的线性回归分析。

2 结果与分析

2.1 根系生物量(RB)

3 种恒定水分条件下,白羊草根系生物量随水分胁迫加剧显著减小($P < 0.05$);第 1 次复水处理下根系生物

量高低顺序为 $LHW > MHW > LMW$, 两两间差异显著 ($P < 0.05$); 第 2 次复水处理下 MHW 显著大于 LMW ($P < 0.05$); 第 3 次复水下, MHW 显著大于 LMW 和 LHW 处理 ($P < 0.05$), 后两者间无显著差异 (图 2)。

3 次复水后, 与 LW 处理相比, 除 LMW-3 和 LHW-3 与其无显著差异外, LMW-1 和 LMW-2 下白羊草根系生物量分别增加 85.4% 和 71.2%, 而 LHW-1 和 LHW-2 分别增加 211.4% 和 106.2%。与 MW 相比, MHW-1 下白羊草根系生物量增加 32.0%, 而 MHW-2 和 MHW-3 差异不显著。总体上, 除 MHW-2、MHW-3、LHW-3 和 LMW-3 处理下根系生物量与复水前差异不显著外, 其他复水处理均使白羊草根系生物量显著增加, 其中 LHW-1 处理下根系生物量达到最大值, 但仍显著低于 HW 处理。

2.2 总根长(TRL)

3 种恒定水分条件下, 白羊草总根长随水分胁迫的加剧显著减小 ($P < 0.05$)。第 1 次复水处理下总根长高低顺序为 $LHW > MHW > LMW$, 两两间差异显著 ($P < 0.05$); 第 2 次复水和第 3 次复水处理下, 总根长高低顺序皆为 $MHW > LHW > LMW$, 且两两间差异显著 ($P < 0.05$) (图 3)。

3 次复水后, 与 LW 处理相比, 除 LMW-3 与其差异不显著外, LMW-1、LMW-2 处理下总根长分别增加 119.0% 和 63.4%, 而 LHW-1、LHW-2 和 LHW-3 分别增加 298.3%、186.5% 和 54.7%。与 MW 相比, MHW-1、MHW-2 和 MHW-3 处理下总根长分别增加 49.2%、61.3% 和 83.1%。不同复水处理下, LHW-1 总根长最大, 但仍显著低于 HW 处理。

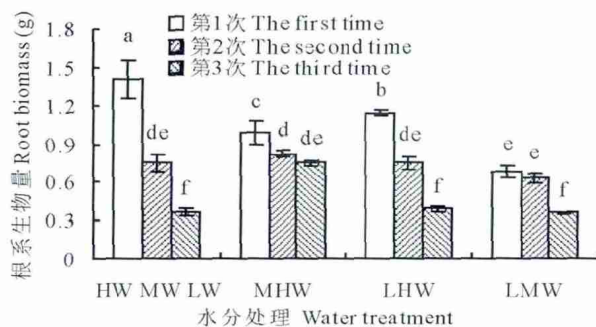


图 2 不同水分处理下白羊草根系生物量

Fig. 2 Root biomass of old world bluestem under different water treatments

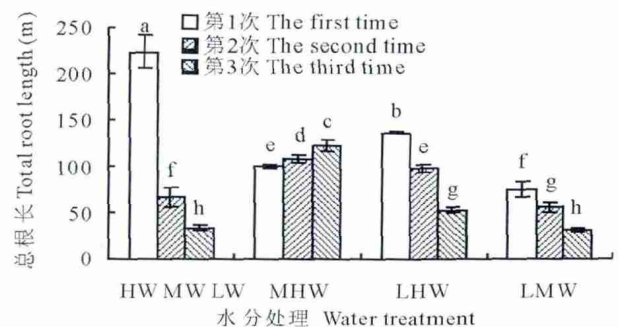


图 3 不同水分处理下白羊草根系总根长

Fig. 3 Total root length of old world bluestem under different water treatments

不同小写字母表示水分处理间差异显著, $P < 0.05$ 。下同。Different small letters indicate significant difference at 0.05 level among water treatments. The same below.

2.3 比根长(SRL)

3 种恒定水分条件下, HW 处理下白羊草比根长显著高于 MW 和 LW ($P < 0.05$), 后两者间差异不显著; 第 1 次复水处理下, LHW 显著高于 MHW 处理 ($P < 0.05$), 但 LMW 与 LHW 或 MHW 处理均无显著差异; 第 2 次复水处理下, MHW 和 LHW 均显著高于 LMW 处理 ($P < 0.05$), 且前两者间无显著差异; 第 3 次复水处理下, MHW-3 与 LHW-3 显著高于 LMW-3, 且前两者间无显著差异 (图 4)。

3 次复水后, LMW-1 处理下比根长较 LW 增加了 17.6%, 而 LMW-2 和 LMW-3 与 LW 差异不显著; LHW-1、LHW-2 和 LHW-3 较 LW 分别增加了 27.6%、38.7% 和 45.6%; MHW-2 和 MHW-3 的比根长较 HW 分别增加了 47.9% 和 82.9%。

2.4 根表面积(RSA)

在恒定水分条件下, 白羊草根表面积随水分胁迫的加剧显著减少 ($P < 0.05$); 第 1 次复水处理下, MHW 和 LHW 均显著高于 LMW ($P < 0.05$), 且前二者间无显著差异; 第 2 次复水处理下, MHW 显著高于 LMW ($P < 0.05$), LHW 与前两者差异均不显著; 第 3 次复水处理下, 根表面积的高低顺序为 $MHW > LHW > LMW$, 且两

两间差异显著 ($P < 0.05$) (图 5)。

3 次复水后,与 LW 相比,除 LMW-3 差异不显著外,LMW-1、LMW-2 处理下根表面积分别增加了 120.0% 和 93.3%,LHW-1、LHW-2 则分别增加了 293.3% 和 186.7%;与 MW 相比,MHW-3 处理下根表面积增加了 37.8%,且 MHW 的 3 次复水间差异不显著。

2.5 比根面积(SRA)

在恒定水分条件下,HW 处理下白羊草根系比根面积显著大于 LW ($P < 0.05$),MW 与前两者差异均不显著;3 次复水处理后,除 LMW-3 外,其他处理下比根面积的变化也均不显著(图 6)。

总体上,在生育期结束时,除 HW、MHW-3 和 LHW-3 处理下白羊草根系比根面积显著高于 LW 和 LMW-3 外 ($P < 0.05$),其他处理间均无显著差异。

2.6 根系平均直径(RAD)

不同水分处理下白羊草根系平均直径变化范围为 0.30~0.51 mm,各水分处理间无显著差异(图 7)。

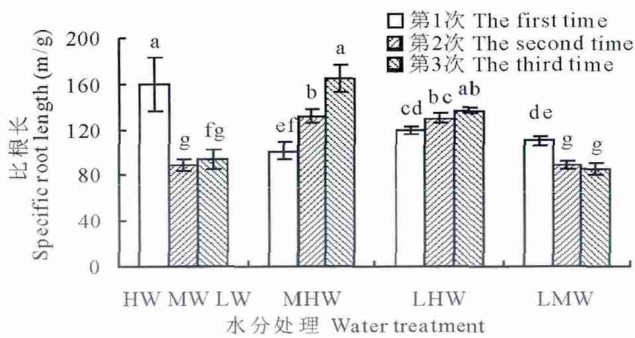


图 4 不同水分处理下白羊草根系比根长

Fig. 4 Specific root length of old world bluestem under different water treatments

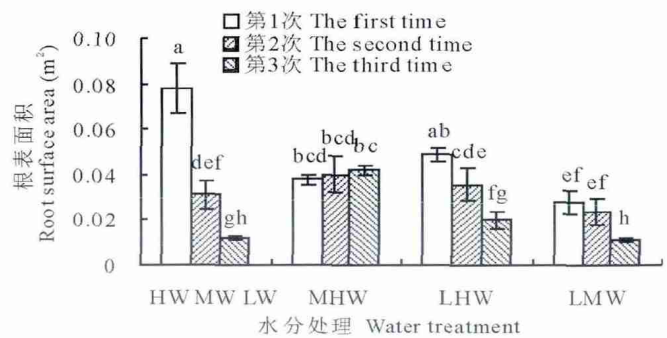


图 5 不同水分处理下白羊草根系比根面积

Fig. 5 Root surface area of old world bluestem under different water treatments

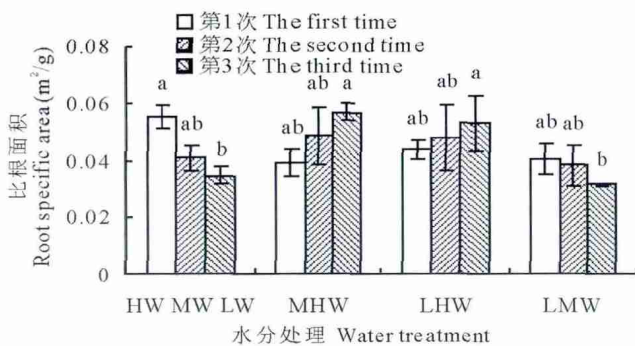


图 6 不同水分处理下白羊草根系比根面积

Fig. 6 Specific root area of old world bluestem under different water treatments

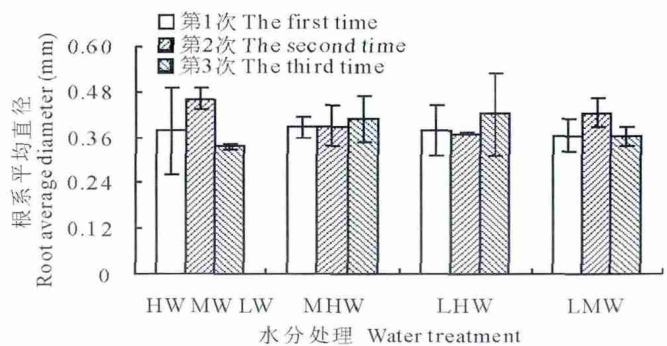


图 7 不同水分处理下白羊草根系平均直径

Fig. 7 Root average diameter of old world bluestem under different water treatments

2.7 根系生物量、总根长和根表面积之间的相互关系

不同水分处理下,白羊草根系生物量(X)和总根长(Y)间呈显著线性正相关关系: $Y = 153.43X - 23.36 (R^2 = 0.83, P < 0.01)$ 。白羊草根系生物量(X)和根表面积(Y)间呈显著线性正相关关系: $Y = 0.054X - 0.007 (R^2 = 0.87, P < 0.01)$ 。根表面积(X)和总根长(Y)呈显著的线性正相关关系: $Y = 2708.14X (R^2 = 0.98, P < 0.01)$ (图 8)。

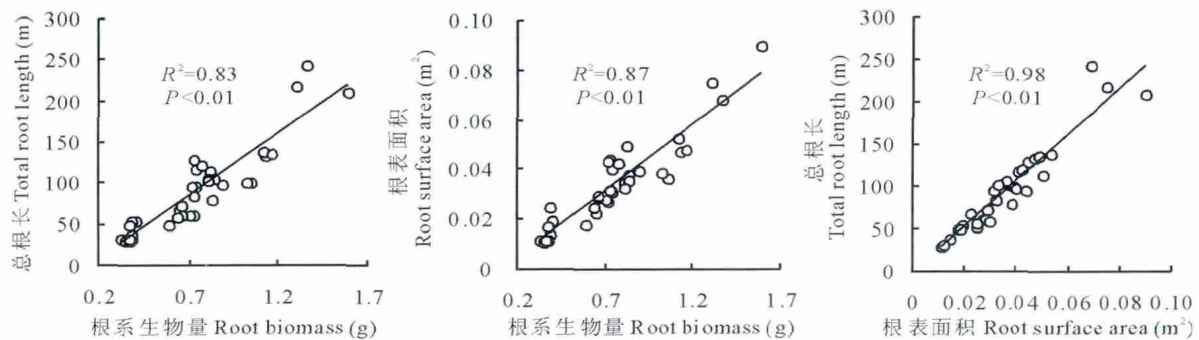


图 8 白羊草根系生物量、根表面积和总根长之间的相互关系

Fig. 8 Relationships among root biomass, root surface area and total root length of old world bluestem

3 讨论与结论

在干旱胁迫下,关于植物根系生长和形态变化的研究存在两种不同观点:一是认为干旱胁迫后植物会增加根系同化物分配,增大根冠比^[18],二是认为干旱会抑制根系扩展和地上部水分利用^[19],这种分异性与植物自身的生物学特征和试验条件有关^[20]。张娜和梁一民^[15]研究极旱年份白羊草群落根系生长状况发现,干旱显著提高了根系生物量峰值以及根冠比,但根系生长季节波动幅度增大,其在生育末期根系生物量逐渐减小,而平水年则是持续增加。本研究结果显示,相比充分供水(HW),干旱胁迫(MW和LW)处理导致白羊草根系生物量、总根长、根表面积、比根长和比根面积的降低,其中根系生物量、总根长和根表面积随胁迫程度加深而显著下降,说明就整个生育期而言,干旱胁迫抑制了白羊草根系生长,水分是影响其根系生长的重要因子。

植物对干旱胁迫的响应是一个从适应到伤害的过程,在不超过适应调节范围内的阶段干旱胁迫后复水,植物会产生生理和生长上的补偿效应,其中根系补偿效应主要表现在根系形态、结构和分布的变化,特别是根系的更新和活力的增强^[3]。本研究得出,不同生育期复水后,生育前期(拔节期)阶段干旱胁迫后复水有利于白羊草根系生物量积累,尤其是严重干旱胁迫(40%FC)后复水最为明显,主要是植物生长发育过程中不同生育期生长中心不同,对水分需求和胁迫敏感性不同^[21],开花期和结实期白羊草处于生殖生长阶段,地上部光合产物分配至根系减少,甚至地上部生长还需根系贮存的营养物质^[15],这导致结实期复水对根系生物量积累没有影响,而拔节期白羊草处于营养生长阶段,根系生长对水分敏感,低水复水至高水(LHW)处理表现出明显补偿效应,此时中水复水至高水(MHW)以及低水复水至中水(LMW)处理的生物量变化则是干旱胁迫抑制根系生长的结果。复水前干旱胁迫程度也影响着复水后的根系生长,一般认为,轻度干旱胁迫有利于根系生长,而严重干旱胁迫抑制根系生长^[22],白羊草在拔节期复水后MHW处理的根系生物量低于LHW,结实期复水后则高于LHW,说明复水前胁迫程度对白羊草根系生物量积累的影响与生育期密切相关。植物对阶段干旱胁迫后复水的响应还受复水幅度影响,本研究中复水幅度仅影响拔节期根系生物量,高复水幅度促进了复水后生物量积累,而在开花期和结实期复水,复水幅度对白羊草根系生长没有影响。有研究表明,相比其他生育期,拔节期复水显著影响禾本科作物生长^[23]。

总根长和根表面积是反映植物根系获取和吸收水分养分的重要指标^[24],前者表征了植物根系在土壤中的伸长生长,后者反映了根系与土壤间接触界面大小^[25]。植物根系在复水后表现为大量新根的出现和原有根系的功能恢复,这直接影响着根系总根长和根表面积^[26]。李文娆等^[20]研究干旱胁迫下紫花苜蓿(*Medicago sativa*)根系形态变化时得出,干旱胁迫虽然抑制根系生长,降低根系生物量,但促进侧根的伸长生长。在冬小麦(*Triticum aestivum*)的研究中发现,适度水分胁迫可促进初生根生长发育,并在复水后显著促进次生根生长发育,严重干旱胁迫下冬小麦初生根和次生根生长均受到抑制^[27]。本研究中,拔节期、开花期和结实期复水处理后,MHW处理总根长依次增大,而LHW和LMW处理总根长依次减小,原因可能是轻度胁迫(60%FC)促进了根系的伸长生长,且复水后还伴随着新根的生长发育,而严重干旱胁迫(40%FC)下,根系伸长生长受到抑制,且随着生育

期进行,胁迫时间增加,复水不足以弥补胁迫造成伤害,最终导致 LHW 和 LMW 处理下总根长依次减小。在不同生育期复水后,LHW 处理的总根长、根表面积均高于 LMW 处理,拔节期复水后的也高于 MHW 处理,表明拔节期短暂严重干旱胁迫和高复水幅度有助于白羊草根系伸长生长。

统计分析表明,白羊草根系生物量、总根长和根表面积之间存在显著的正相关关系,这种协同变化表明白羊草根系具有较强的可塑性。植物形态可塑性与其生态幅存在一定的关系,主要源于所处环境的异质性^[28-29],白羊草根系较强的可塑性是其较强的耐旱能力以及所处的多变环境共同作用的结果。

比根长表示根系单位生物量的根长,反映植物根系吸收水分和养分的能力,是植物根系生理功能的重要指标,与根系的各项生理活动(如根系呼吸、根系增值、根系分泌物等)密切相关^[30]。多数研究认为,比根长与土壤含水量呈负相关关系^[10,24]。3 个生育期复水后,MHW 和 LHW 处理的比根长都随生育期逐渐增大,前者是轻度干旱胁迫下根系伸长生长的结果,后者是因为复水至充分供水后大量新生根出现由于总根长降幅低于生物量降幅所致。LMW 处理下比根长值整体较低,可能是严重干旱胁迫及较低复水幅度抑制了白羊草根系伸长生长,总根长降幅大于生物量降幅,但根系密度增加有益于白羊草根系在胁迫环境下的存活^[31]。

比根长主要表征植物根系收益和投入的关系,比根面积表示根系单位生物量的表面积,反映植物根系对土壤资源获取的能力^[32-33]。Saidi 等^[34]对小麦根系研究显示,比根长和比根面积的差异性源自根系同化物分配主要用于根系伸长生长还是根系直径变化,不同复水处理间白羊草比根面积差异程度低于比根长,表明不同复水处理对白羊草根系的土壤水分获取能力影响较小,白羊草分配至根系的同化物主要用于维持根系直径的稳定,白羊草根系直径性状具有较强的遗传稳定性,可塑性低^[31]。

黄土丘陵区田间实际生境可以用“干湿交替”或者“低水多变”来描述,使得植物正常生长不仅取决于其在低水环境下的抗旱能力,还取决于雨后土壤水分条件改善后的恢复能力^[21]。本研究结果表明,土壤水分条件是限制白羊草根系生长的重要因素,白羊草根系形态表现出较强的可塑性适应多变的土壤水分环境,其对旱后复水的响应受生育期、复水前胁迫程度以及水分改善的幅度影响,阶段适度胁迫后复水有利于根系伸长生长,在生育前期短暂严重干旱胁迫后改善土壤水分条件有助于其最终生物量积累和根系形态建成。细根是植物根系中生理最活跃,对环境变化最敏感的组成部分,白羊草根系在不同水分处理间的形态差异可能主要源于复水前后细根的衰老、死亡和新生等^[35],有必要开展白羊草细根生长及周转与土壤水分条件关系的研究,以深入揭示其对半干旱区生境的适应机制。

References:

- [1] Yang J, Zhang J, Wang Z, *et al.* Activities of key enzymes in sucrose-to-starch conversion in wheat grains subjected to water deficit during grain filling. *Plant Physiology*, 2004, 135(3): 1621-1629.
- [2] Chong P F, Li H Y, Li Y. Physiological responses of seedling roots of the desert plant *Reaumuria soongorica* to drought stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(1): 72-80.
- [3] Yuan Y H, Deng X P, Huang M L, *et al.* Studies on compensatory effect and root adjustment in biological water saving agriculture. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2003, 5(6): 24-28.
- [4] Yamauchi A, Pardales J R, Kono Y. Root system structure and its relation to stress tolerance. *Roots and Nitrogen in Cropping Systems of the Semi-Arid Tropics*[C]. Tokyo: Japan International Research Center for Agricultural Sciences, 1996: 211-233.
- [5] García A, Gonzalez M C. Morphological markers for the early selection of drought-tolerant rice varieties. *Cultivate Tropical*, 1997, 18(2): 47-50.
- [6] Zhao G J, Xu W Z, Guo Y L, *et al.* Responses of root system of *Lespedeza davorica* L. to soil water change. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2014, 20(3): 484-490.
- [7] Tsakalidimi M, Tsitsoni T, Ganatsas P, *et al.* A comparison of root architecture and shoot morphology between naturally regenerated and container-grown seedlings of *Quercus ilex*. *Plant and Soil*, 2009, 324(1-2): 103-113.
- [8] Ding H, Zhang Z M, Dai L X, *et al.* Responses of root morphology of peanut varieties differing in drought tolerance to water-deficient stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(17): 5169-5176.
- [9] Shan L, Su P, Guo L K, *et al.* The response of different crops to drying wetting cycle in field. *Acta Botanica Boreali-Occiden-*

- talia Sinica, 2000, 20(2): 164-170.
- [10] Wei L Y, Shangguan Z P. Specific root length characteristics of three plant species, *Bothriochloa ischaemum*, *Hippophae rhamnoides* and *Quercus liaotungensis* in the Loess Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(12): 4164-4170.
- [11] Li Q, Zhang J T, Gao H W. Biomass of three *Bothriochloa ischaemum* communities at the Loess Plateau of Shanxi Province. *Acta Prataculturae Sinica*, 2003, 12(1): 53-58.
- [12] Wu D L, Shangguan T L, Gao H W. A study on plant species diversity of *Bothriochloa ischaemum* communities in southeast Shanxi Province. *Acta Agrestia Sinica*, 2002, 10(4): 237-243.
- [13] Li D W, Zhang W H, Ren Z Z. Niche characteristics of dominant populations of *Sophora davidii* community in loess gully region. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(12): 2231-2235.
- [14] Zhang N, Liang Y M. The effect of arid climate on the structure and above-ground growth of *Bothriochloa ischaemum* community. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(6): 964-970.
- [15] Zhang N, Liang Y M. Effect of arid climate on underground growth of *Bothriochloa ischaemum* community. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(7): 827-832.
- [16] Xu W Z, Deng X P, Xu B C. Effects of water stress and fertilization on leaf gas exchange and photosynthetic light-response curves of *Bothriochloa ischaemum* L. *Photosynthetica*, 2013, 51(4): 603-612.
- [17] Dong K H. Studies on the Productive Performances, Niche of the Populations and Pasture Cultivation in Old World Bluestem (*Bothriochloa ischaemum*) Rangelands in Shanxi[D]. Beijing: China Agricultural University, 2004.
- [18] van der Weele C M, Spollen W G, Sharp R E, et al. Growth of *Arabidopsis thaliana* seedlings under water deficit studied by control of water potential in nutrient-agar media. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(350): 1555-1562.
- [19] Eissenstat D M. On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: a field study using citrus rootstocks. *New Phytologist*, 1991, 118(1): 63-68.
- [20] Li W R, Zhang S Q, Ding S Y, et al. Root morphological variation and water use in alfalfa under drought stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(19): 5140-5150.
- [21] Gu Y F, Ding S Y, Gao Z Y, et al. Influence of drought and rewatering on the pattern of photosynthate partitioning of winter wheat. *Engineering Sciences*, 2012, 14(3): 59-64.
- [22] Jin B H, Chen Y J, Wu Y H, et al. Response of root distribution and biomass allocation of different *Poa* L. varieties to drought stress. *Acta Agrestia Sinica*, 2009, 17(6): 813-816.
- [23] Shan L, Deng X P, Su P, et al. Exploitation of crop drought resistance and water-saving potentials-adaptability of the crops to the low and variable water condition. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2005, 2(2): 66-70.
- [24] Eissenstat D M. Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition*, 1992, 15(6-7): 763-782.
- [25] Trubat R, Cortina J, Vilagrosa A. Plant morphology and root hydraulics are altered by nutrient deficiency in *Pistacia lentiscus* (L.). *Trees*, 2006, 20(3): 334-339.
- [26] McCully M E. Roots in soil: unearthing the complexities of roots and their rhizospheres. *Annual Review of Plant Biology*, 1999, 50(1): 695-718.
- [27] Feng G L, Luo Y P, Yang P L, et al. Effect of soil water on growth and development of primary and adventitious root of winter wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 1998, 24(6): 698-704.
- [28] Sultan S E. Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology*, 2001, 82(2): 328-343.
- [29] Wu G L, Chen M, Du G Z. Effects of nutrient and light on seedlings morphological plasticity of four *Saussurea* species with different ecological breadth. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(8): 1708-1713.
- [30] Fitter A H. Characteristics and functions of root systems. *Plant Roots: the Hidden Half*, 1991, 2: 1-29.
- [31] Xu B C, Gao Z J, Wang J, et al. Morphological changes in roots of *Bothriochloa ischaemum* intercropped with *Lespedeza davurica* following phosphorus application and water stress. *Plant Biosystems*, 2015, 149(2): 298-306.
- [32] Mokany K, Ash J. Are traits measured on pot grown plants representative of those in natural communities? *Journal of Vegetation Science*, 2008, 19(1): 119-126.
- [33] Yoshimura K, Masuda A, Kuwano M, et al. Programmed proteome response for drought avoidance/tolerance in the root of a C₃ xerophyte (wild watermelon) under water deficits. *Plant and Cell Physiology*, 2008, 49(2): 226-241.
- [34] Saidi A, Ookawa T, Hirasawa T. Responses of root growth to moderate soil water deficit in wheat seedlings. *Plant Production Science*, 2010, 13(3): 261-268.
- [35] Zhang X Q, Wu K H. Fine-root production and turnover for forest ecosystems. *Scientia Silvae Sinicae*, 2001, 37(3): 126-138.

参考文献:

- [2] 种培芳, 李航逸, 李毅. 荒漠植物红砂根系对干旱胁迫的生理响应. 草业学报, 2015, 24(1): 72-80.
- [3] 袁永慧, 邓西平, 黄明丽, 等. 生物节水中的补偿效应与根系调控研究. 中国农业科技导报, 2003, 5(6): 24-28.
- [6] 赵国靖, 徐伟洲, 郭亚力, 等. 达乌里胡枝子根系形态特征对土壤水分变化的响应. 应用与环境生物学报, 2014, 20(3): 484-490.
- [8] 丁红, 张智猛, 戴良香, 等. 不同抗旱性花生品种的根系形态发育及其对干旱胁迫的响应. 生态学报, 2013, 33(17): 5169-5176.
- [9] 山仑, 苏佩, 郭礼坤, 等. 不同类型作物对干湿交替环境的反应. 西北植物学报, 2000, 20(2): 164-170.
- [10] 韦兰英, 上官周平. 黄土高原白羊草, 沙棘和辽东栎细根比根长特性. 生态学报, 2006, 26(12): 4164-4170.
- [11] 李琪, 张金屯, 高洪文. 山西高原三种白羊草群落的生物量研究. 草业学报, 2003, 12(1): 53-58.
- [12] 吴东丽, 上官铁梁, 高洪文. 山西东南部白羊草群落植物种多样性研究. 草地学报, 2002, 10(4): 237-243.
- [13] 李登武, 张文辉, 任争争. 黄土沟壑区狼牙刺群落优势种群生态位研究. 应用生态学报, 2005, 16(12): 2231-2235.
- [14] 张娜, 梁一民. 干旱气候对白羊草群落土壤水分和地上部生长的初步观察. 生态学报, 2000, 20(6): 964-970.
- [15] 张娜, 梁一民. 干旱气候对白羊草群落地下部生长影响的初步观察. 应用生态学报, 2002, 13(7): 827-832.
- [17] 董宽虎. 山西白羊草草地生产性能, 种群生态位及草地培育的研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2004.
- [20] 李文娆, 张岁岐, 丁圣彦, 等. 干旱胁迫下紫花苜蓿根系形态变化及与水分利用的关系. 生态学报, 2010, (19): 5140-5150.
- [21] 谷艳芳, 丁圣彦, 高志英, 等. 干旱和复水对冬小麦光合产物分配格局的影响. 中国工程科学, 2012, 14(3): 59-64.
- [22] 金不换, 陈雅君, 吴艳华, 等. 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. 草地学报, 2009, 17(6): 813-816.
- [23] 山仑, 邓西平, 苏佩, 等. 挖掘作物抗旱节水潜力——作物对多变低水环境的适应与调节. 中国农业科技导报, 2005, 2(2): 66-70.
- [27] 冯广龙, 罗远培, 杨培岭, 等. 土壤水分对冬小麦初生根、次生根生长发育的影响. 作物学报, 1998, 24(6): 698-704.
- [29] 武高林, 陈敏, 杜国祯. 营养和光照对不同生态幅风毛菊属植物幼苗形态可塑性的影响. 应用生态学报, 2008, 19(8): 1708-1713.
- [35] 张小全, 吴可红. 森林细根生产和周转研究. 林业科学, 2001, 37(3): 126-138.