

达乌里胡枝子根系形态特征对土壤水分变化的响应*

赵国靖¹ 徐伟洲¹ 郭亚力¹ 吴爱姣¹ 陈吉¹ 徐炳成^{1,2**}

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 杨凌 712100

²中国科学院水利部水土保持研究所 杨凌 712100

摘要 为揭示黄土丘陵区天然草地群落优势种达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica* L.)根系生长与土壤水分供应条件间的关系,采用盆栽控制试验,设置高水(土壤田间持水量80%)、中水(土壤田间持水量60%)和低水(土壤田间持水量40%)3个处理后,在现蕾期、开花期和结实期进行阶段改善水分供应条件,生育期末测定和计算了不同土壤水分处理下达乌里胡枝子根系生物量和形态特征。结果表明:达乌里胡枝子根系生长与水分供应条件密切相关,充分的水分供应有利于促进其根系生物量增大和根系长度的生长,但适度水分胁迫有利于增强其根系的吸收能力。其根系生物量和总根长在高水处理下显著最高($P < 0.05$);根表面积、比根长和比根面积以中水处理下显著最高($P < 0.05$);不同水分处理下,其根系平均直径为0.76-0.94 mm,根系生物量、根表面积和总根长间存在显著的正相关关系($P < 0.05$)。综上,充足的水分供应有利于促进达乌里胡枝子根系生物量积累和根系形态建成,其根系生物量及其形态特征对水分阶段改变的响应不仅取决于水分供应条件改善的幅度,也与其生育期密切相关。图3表3参35

关键词 达乌里胡枝子;土壤水分;总根长;根表面积;根系直径

CLC Q945.17 : S154.4

Responses of root system of *Lespedeza davurica* L. to soil water change*

ZHAO Guojing¹, XU Weizhou¹, GUO Yali¹, WU Aijiao¹, CHEN Ji¹ & XU Bingcheng^{1,2**}

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

²Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

Abstract This study aimed to clarify the relationship between root morphological characteristics of *Lespedeza davurica* L. under different soil water conditions. One pot experiment was conducted to investigate the root biomass, total root length, root surface area, root average diameter, specific root length and specific root area under three soil water regimes, i.e. sufficient water supply (HW, 80% FC), moderate water stress (MW, 60% FC) and severe water stress (LW, 40% FC). Besides, at the three main growth periods (budding, flowering and grain filling stage), soil water contents were improved separately from MW to HW, LW to HW and MW, respectively. Root biomass and morphological characteristics under different soil moisture treatments at the end of growth period were measured and calculated. Results showed that root biomass and total root length were significantly higher in the HW than other regimes ($P < 0.05$), and root surface area, specific root length and specific root area significantly higher in the MW regime than others ($P < 0.05$). The root average diameter was 0.76-0.94 mm under different water regimes. Positive linear relationships existed between total root length and root biomass as well as root surface area. In summary, sufficient water supply is favorable to root biomass accumulation and morphology formation of *L. davurica*, and their responses to soil water change are related to the degree of water condition improvement and its growing stage.

Keywords *Lespedeza davurica*; soil water; total root length; root surface area; root average diameter

根系是植物吸收土壤水分和养分的重要器官,是植物地上部分赖以生存的基础。当土壤干旱发生时,植物根系最先感知并产生信号传递到各个器官,植物调整生长策略,改变

收稿日期 Received: 2013-10-17 接受日期 Accepted: 2014-01-17

*国家自然科学基金面上项目(41371509)、教育部新世纪优秀人才支持计划(NECT-11-0444)和中央高校基本科研业务费专项资金(ZD2013020)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (41371509), the Program for New Century Excellent Talents in Universities (NECT-11-0444) and the Fundamental Research Funds for the Central Universities (ZD2013020)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: Bcxu@ms.iswc.ac.cn)

自身形态,以适应干旱环境,因此,根系与植物抗旱性之间有极其密切的关系^[1-2]。在干旱半干旱地区,土壤水分是影响植物根系分布和形态结构特征的重要因素,植物对土壤水肥的有效吸收和生物量形成以及生态功能的发挥很大程度上取决于根系的形态和构型^[3-4]。衡量植物根系形态特征的指标主要包括根系长度、根表面积、平均直径、比根长和比根面积等^[5-6],这些也是植物抗旱性鉴定的重要参数^[7]。其中,根长是与根系水分吸收能力相关的参数之一^[8-9],水分亏缺条件下,根系生长受阻,根长变短^[10]。根表面积直接反映根系与土壤的接触面积,其值越大越利于植物对水分和营养物质的吸收。根系直径反映根系在空间中的发育情况,结合根表面积

数据,可推断土壤空间中根系代谢及固土能力^[3].研究表明,轻度水分胁迫促进根系生长,增加总根长、根表面积,但降低根平均直径^[11].比根长和比根面积大小与土壤资源有效性相关^[12].比根长与植物生长节律密切相关,并受环境条件影响^[13],一般认为,生长较快的植物比生长慢的植物具有较大的比根长^[14],而具有较大比根长和比根面积的植物在水分和养分获取方面更为有利^[15].

黄土丘陵半干旱地区年均降水量少,且年际变异大,季节分配不均,其中70%-80%集中在7-9月份,降水是该区土壤水分的主要来源,水分是植物生长的主要限制因子,因此,研究该地区优良乡土植物根系形态特征对土壤水分变化的响应机制,对阐明其抗旱性以及合理利用具有重要意义.达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica* L.)是豆科胡枝子属多年生草本状半灌木,具有耐旱、耐贫瘠等优良特性.自然条件下,达乌里胡枝子是陕北森林草原地带的重要建群种之一,也是落叶阔叶林区严重水土流失和土壤贫瘠地块形成次生群落的重要组分.目前,关于达乌里胡枝子群落生产力^[16-18]、群落特征^[19]、竞争能力^[20-21]、抗旱生理生态适应性^[22]等已有研究,但就土壤水分阶段变化对其根系形态特征的影响尚未见报道.我们采用盆栽控制试验,通过研究达乌里胡枝子根系形态特征对土壤水分供应水平阶段改变的响应,旨在明确其抗旱生理生态特征,以及为人工草地建设中达乌里胡枝子的合理利用提供科学依据.

1 材料与方法

1.1 试验材料

达乌里胡枝子种子于2009年11月采自中国科学院安塞水土保持试验站山地试验场天然草地(N36°51'30"、E109°19'23"),海拔1 068-1 309 m.晒干后在自然状态下实验室储藏,试验开始前发芽试验结果表明种子发芽率为90%以上.

1.2 试验设计

盆栽试验土壤采用陕北安塞县农田耕层(0-20 cm)黄绵土,土壤有机质含量为0.36%,全氮(N)、全磷(P)、全钾(K)含量分别为0.025%、0.066%和1.90%,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,田间持水量FC为20.0%.盆钵规格为30 cm×20 cm(高度×内径)底部封堵的PVC,装桶时桶底铺碎石子,沿桶内壁设一根内径为2 cm的PVC管作为灌水管道.试验于2012年3月20日开始,采用种子播种,每盆播种12穴,苗期保持充分供水,最后每穴通过间苗留一株,每盆保留12株,10月底试验结束.底肥按照每1 kg干土施0.025 g纯N、0.1 g纯P的标准,装桶时一次随土混入,N肥施尿素(纯氮含量46.7%),P肥施KH₂PO₄(P₂O₅含量52%,K₂O含量35%).

1.3 水分处理

达乌里胡枝子在黄土丘陵区自然分布广泛,包括山地峁顶、坡地阴阳坡以及沟间地等立地环境,依据上述现象,并参照我们前期达乌里胡枝子生物量与土壤水分关系的研究结果^[18, 21-22],本研究设置高水(HW-80% FC)、中水(MW-60% FC)和低水(LW-40% FC)3种水分水平.土壤水分控制于6月10号开始,此时达乌里胡枝子处于分枝初期,于每日傍晚18:00称重,将土壤含水量调整至设计水平.水分阶段变化主要为阶段提水,分别在7月10日(现蕾期)、8月10日(开花期)、9月10日(结实期)进行.3次提水均是分别从中水提到高水、低水提到高水和低水提到中水,对应的代码第1次提水分别为MHW-1、LHW-1和LMW-1,第2次提水分别为MHW-2、LHW-2和LMW-2,第3次提水分别为MHW-3、LHW-3和LMW-3,提水后其水分水平均保持至生育期结束,具体见图1.

1. 试验总盆数:3(水分)×5(重复)×4(处理,即1个恒水处理和3次提水处理)=60盆.试验在黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室室外防雨棚下进行.

1.4 测定项目和指标

根系生物量:生育期结束后统一毁桶,在60目的孔筛中用自来水进行根系冲洗,仔细洗净后用吸水纸吸干水分分别装入纸袋,于105℃下杀青20 min,80℃下烘干至恒重并称量.

根系形态指标:均匀选取每盆总根系的约1/10,经次甲基蓝染色后,将根系平铺在透明胶片上,采用扫描仪(BenQ 5560,台湾)进行扫描,然后采用Delta-T SCAN根系图像分析系统软件(英国 DELTA-T公司)进行形态指标分析,获得总

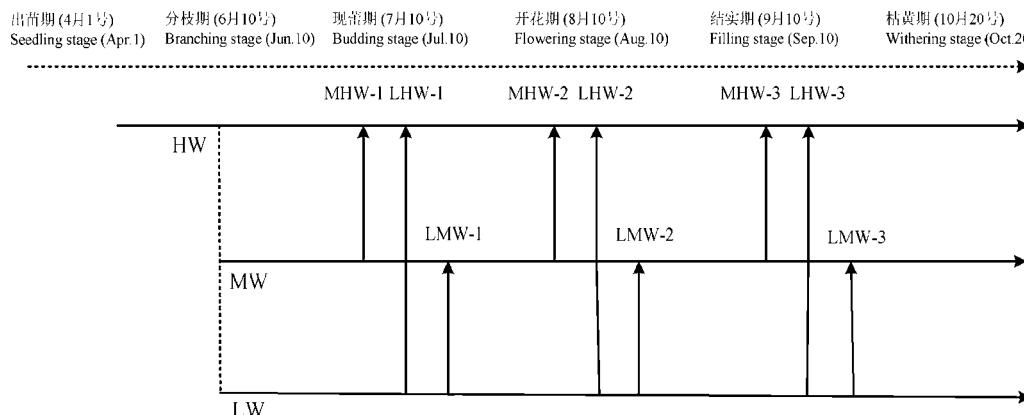


图1 土壤水分处理及其阶段改变示意图.

Fig. 1 Scheme of soil water regime and periodical change.

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)、比根面积(Specific root area, SRA)：分别为根系总根长和根表面积与根系生物量(Root Biomass, RB)的比率，计算公式为： $SRL = TRL/RB$ 和 $SRA = RSA/RB$ ^[23]。

1.5 数据处理

试验数据采用Office Excel 2003进行整理与绘图，用SPSS17.0进行统计分析。不同水分处理下根系形态指标均值间差异显著性采用单因素方差分析(One-way ANOVA)进行检验，双因素方差分析(Two-way ANOVA)用于比较水分处理、水分阶段变化及其二者间可能对达乌里胡枝子根系形态特征存在的交互作用($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 根系生物量

在恒定水分供应条件下(HW、MW和LW)，达乌里胡枝子的根系生物量随着水分胁迫程度的加剧显著减少($P < 0.05$)；第1次提水后，MHW-1下的根系生物量显著低于LMW-1和LHW-1($P < 0.05$)，且后两者间无显著差异；第2次提水后，其高低顺序为MHW-2 > LMW-2 > LHW-2，且相互间差异显著($P < 0.05$)；第3次提水后，以MHW-3下的显著高于LMW-3和LHW-3($P < 0.05$)，后两者间无显著差异(表1)。

3次提水后，与LW处理相比，LMW-1、LMW-2和LMW-3下达乌里胡枝子根系生物量分别增加64.8%、38.2%和42.6%，而LHW-1、LHW-2和LHW-3分别增加68.3%、20.4%和48.9%。除MHW-1外，MHW-2和MHW-3下达乌里胡枝子的根系生物量较MW处理分别增加34.5%和18.8%，且比HW处理分别高14.4%和1.1%(表1)。总体上，提水均可导致达乌里胡枝子根系生物量增加。生育期结束时，达乌里胡枝子根系生物量以开花期MHW-2下显著最高。水分水平对达乌里胡枝子根系生物量的影响显著，而水分阶段变化以及其二者交互作用影响不显著(表2)。

2.2 总根长

HW、MW和LW三个水分处理下达乌里胡枝子总根长差异显著，以HW处理下显著最高(99.06 ± 1.97 m)、LW处理下显著最低(21.66 ± 1.15 m)($P < 0.05$) (表1)。第1次提水后，总根长高低顺序为MHW-1 < LHW-1 < LMW-1，两两间差异

显著($P < 0.05$)；第2次提水后，MHW-2和LHW-2下的总根长均显著高于LMW-2($P < 0.05$)，但前两者间无显著差异；第3次提水处理下的高低顺序为LHW-3 > MHW-3 > LMW-3，且相互间差异显著($P < 0.05$) (表1)。3次提水后，LMW-1、LMW-2和LMW-3处理下达乌里胡枝子的总根长分别是LW处理的4.1、3.8和2.7倍，而LHW-1、LHW-2和LHW-3分别为LW处理的3.7、3.4和4.1倍；但MHW-1、MHW-2和MHW-3下的总根长均显著小于MW处理($P < 0.05$) (表1)。阶段提水处理下，达乌里胡枝子的总根长以LHW-3下显著最高，与MW处理下的总根长相当，但显著低于HW处理(表1)。水分水平、阶段变化及其交互作用对达乌里胡枝子的总根长均具有极显著影响($P < 0.001$) (表2)。

表1 不同水分处理下达乌里胡枝子根系生物量、总根长和比根长(均值±标准差, $N=3$)

Table 1 Root biomass, total root length and specific root length of *Lespedeza davurica* under different water treatments (Mean ± SD, $N=3$)

水分处理 Water treatment	根系生物量(m/g) Root biomass	总根长(l/m) Total root length	比根长(b/m g ⁻¹) Specific root length
HW	8.18 ± 0.21 b	99.09 ± 1.97 a	12.12 ± 0.53 b
MW	6.96 ± 0.20 ed	91.92 ± 1.52 b	13.22 ± 0.54 a
LW	5.05 ± 0.61 g	21.66 ± 1.15 i	4.32 ± 0.37 g
MHW-1	6.53 ± 0.20 e	44.78 ± 1.41 h	6.86 ± 0.12 f
LHW-1	8.50 ± 0.07 b	79.68 ± 0.64 d	9.37 ± 0.02 d
LMW-1	8.32 ± 0.05 b	87.85 ± 0.95 c	10.56 ± 0.05 c
MHW-2	9.36 ± 0.11 a	74.35 ± 0.94 e	7.95 ± 0.12 e
LHW-2	6.08 ± 0.12 f	74.51 ± 1.37 e	12.27 ± 0.22 b
LMW-2	6.98 ± 0.19 ed	81.79 ± 1.28 d	11.73 ± 0.49 b
MHW-3	8.27 ± 0.16 b	68.94 ± 1.77 f	8.33 ± 0.17 e
LHW-3	7.52 ± 0.13 c	89.76 ± 3.06 cb	11.94 ± 0.41 b
LMW-3	7.20 ± 0.05 dc	57.91 ± 1.27 g	8.05 ± 0.15 e

同列数字后不同小写字母表示水分处理间差异显著($P < 0.05$)。

Lowercase letters in the same column indicate significant differences at $P < 0.05$ level.

2.3 比根长

在恒定水分供应条件下，达乌里胡枝子比根长以MW处理显著最高(13.22 m/g ± 0.54 m/g)，LW处理显著最低(4.32 m/g ± 0.37 m/g) ($P < 0.05$)；第1次提水后，3种提水处理下的比根长两两间差异显著，以LMW-1显著最高，MHW-1显著最低($P < 0.05$)；第2次提水后，以LHW-2和LMW-2下的比根长均显著高于MHW-2($P < 0.05$)，且前两者间差异不显著；第3次提水后，以LHW-3下的比根长显著最高($P < 0.05$)，而

表2 水分处理、阶段变化及其交互作用对达乌里胡枝子根系形态特征参数的影响

Table 2 Analysis of variance for the effects of water regime and periodical change on root morphological characteristics of *L. davurica*

因子 Factor	d_f	根系生物量 Root biomass (m/g)		总根长 Total root length (l/m)		根表面积 Root surface area (A/m ²)		平均直径 Root average diameter (d/mm)		比根长 Specific root length (b/m g ⁻¹)		比根面积 Specific root area (b/m ² g ⁻¹)	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
水分处理 Water treatment (WT)	2	8.008	0.002	58.129	< 0.001	38.012	< 0.001	1.094	0.349	32.734	< 0.001	22.212	< 0.001
水分阶段变化 Water periodical change (WP)	2	0.505	0.682	9.263	< 0.001	7.055	0.001	0.078	0.971	8.473	< 0.001	6.065	0.003
WT × WP	4	1.623	0.207	8.512	< 0.001	4.151	0.015	2.937	0.051	3.570	0.027	3.710	0.023

MHW-3和LMW-3显著最低且两者间差异不显著(表1)。

3次提水后,LMW-1、LMW-2和LMW-3下达乌里胡枝子的比根长较LW处理分别增加了2.4、2.5和1.8倍,LHW-1、LHW-2和LHW-3较LW处理分别增加了2.2、2.8和2.7倍;MHW-1、MHW-2和MHW-3下的比根长均显著低于MW和HW处理。生育期结束时,各提水处理下的比根长以LHW-2、LMW-2和LHW-3处理下显著最高,与HW处理下相当,但显著低于MW处理($P < 0.05$)(表1)。水分水平和阶段变化及其两者间的交互作用均显著影响达乌里胡枝子的比根长($P < 0.05$)(表2)。

2.4 根表面积

在恒定水分供应条件下(HW、MW和LW)下,达乌里胡枝子根表面积的变化范围为0.026-0.044 m²,以MW处理显著最高,LW最低,且两两间差异显著($P < 0.05$);第1次提水后,LHW-1和LMW-1下的根表面积较MHW-1显著高65.4%($P < 0.05$),而前两者间差异不显著;第2次提水后,LHW-2、LMW-2和MHW-2三处理间差异不显著($P > 0.05$);第3次提水后,以LHW-3下的根表面积显著最高($P < 0.05$),MHW-3和LMW-3间无显著差异(表3)。生育期结束时,LMW-1、LMW-2和LMW-3下达乌里胡枝子的根表面积较LW处理分别增加了3.3、2.8和2.3倍,而LHW-1、LHW-2和LHW-3分别增加了3.3、2.8和3.4倍,但MHW-1、MHW-2和MHW-3下的根表面积均显著低于MW处理($P < 0.05$);阶段提水处理下,生育期结束时达乌里胡枝子的根表面积以LHW-3下显著最高($P < 0.05$)(表3)。水分水平和阶段变化及其两者间的交互作用均对达乌里胡枝子的根表面积有显著影响($P < 0.05$)(表2)。

2.5 比根面积

恒定水分供应条件下,达乌里胡枝子的比根面积以MW处理下显著最大,LW下显著最小($P < 0.05$);第1次提水后,LHW-1和LMW-1处理间差异不显著,但均显著高于MHW-1($P < 0.05$);第2次提水后,其高低顺序为LHW-2 > LMW-2 > MHW-2,且相互间差异显著($P < 0.05$);第3次提水后,LHW-3下的比根面积显著高于MHW-3和LMW-3($P < 0.05$),后两者间差异不显著(表3)。3次提水后,LMW-1、LMW-2和LMW-3下达乌里胡枝子的比根面积较LW处理分别增加了2.0、2.0和1.5倍,LHW-1、LHW-2和LHW-3分别增加了1.9、2.3和1.5倍;MHW-1、MHW-2和MHW-3下的比根面积均显著小于MW处理($P < 0.05$)。不同水分处理下,达乌里胡枝子的比根面积以MW处理下显著最大,LW处理下显著最小(表3)。水分水平和阶段变化及其两者间交互作用均显著影响达乌里胡枝子的比根面积($P < 0.05$)(表2)。

2.6 根系平均直径

恒定水分供应条件下,MW处理下达乌里胡枝子的根系平均直径显著高于HW和LW处理($P < 0.05$),且后两者间差异不显著;第1次提水后,以MHW-1下显著最高($P < 0.05$),而LHW-1和LMW-1间差异不显著;第2次提水后,MHW-2和LMW-2下的根系平均直径差异不显著,但均显著高于LHW-2($P < 0.05$);第3次提水处理下的根系平均直径两两间差异不显著。不同水分处理下,达乌里胡枝子的根系平均直径变化范围为0.76-0.94 mm,以MHW-1处理下显著最大,LHW-2显著最小,其他处理间差异不显著(图2)。水分水平和阶段变

化及两者交互作用对达乌里胡枝子的根系平均直径影响均不显著(表2)。

表3 不同水分处理下达乌里胡枝子根表面积和比根面积(均值±标准差, $N=3$)

Table 3 Root surface area and specific root area of *Lespedeza davurica* under different water treatments (Mean ± SD, $N = 3$)

水分处理 Water treatment	根表面积 Root surface area (A/m ²)		比根面积 Specific root area (b/m ² g ⁻¹)
HW	0.0431 ± 0.0016 b		0.0052 ± 0.0001 c
MW	0.0498 ± 0.0028 a		0.0072 ± 0.0003 a
LW	0.0132 ± 0.0036 f		0.0026 ± 0.0004 e
MHW-1	0.0260 ± 0.0010 e		0.0040 ± 0.0001 d
LHW-1	0.0433 ± 0.0024 b		0.0051 ± 0.0003 c
LMW-1	0.0431 ± 0.0023 b		0.0052 ± 0.0003 c
MHW-2	0.0371 ± 0.0026 c		0.0040 ± 0.0003 d
LHW-2	0.0370 ± 0.0020 c		0.0052 ± 0.0004 c
LMW-2	0.0366 ± 0.0020 c		0.0061 ± 0.0003 b
MHW-3	0.0317 ± 0.0011 d		0.0040 ± 0.0001d
LHW-3	0.0438 ± 0.0014 b		0.0059 ± 0.0001 b
LMW-3	0.0288 ± 0.0024 ed		0.0040 ± 0.0003 d

同列数字后不同小写字母表示水分处理间差异显著($P < 0.05$)。

Lowercase letters in the same column indicate significant differences at $P < 0.05$ level.

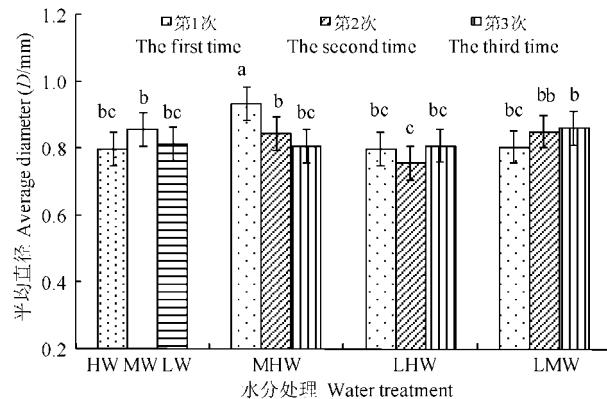


图2 不同水分处理下达乌里胡枝子根系平均直径。不同小写字母表示水分处理间差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 2 Root average diameter of *L. davurica* under different water treatments. Lowercase letters indicate significant differences among water treatments ($P < 0.05$).

2.7 根系生物量与总根长的相互关系

不同水分处理下,达乌里胡枝子的根系总根长(Y)和生物量(X)间呈显著线性正相关关系: $Y = 11.23X - 10.55$ ($R^2 = 0.37, P = 0.04$),表明达乌里胡枝子的总根长随根系生物量的升高而增加(图3)。根表面积(X)和总根长(Y)呈极显著的线性正相关关系: $Y = 2111.5X - 3.55$ ($R^2 = 0.92, P < 0.001$),说明根表面积随着总根长增长而逐渐增加。

3 讨论与结论

植物根系生长发育是一个可塑过程,且与环境因子变化密切相关^[3, 24]。作为限制植物根系生长与分布的主要环境因素,土壤水分状况直接影响植物根系生物量形成^[24]。因此,通过研究不同土壤水分条件下植物根系生物量及其形态特征,可明确植物生长的最适水分环境条件,为植物的合理裁

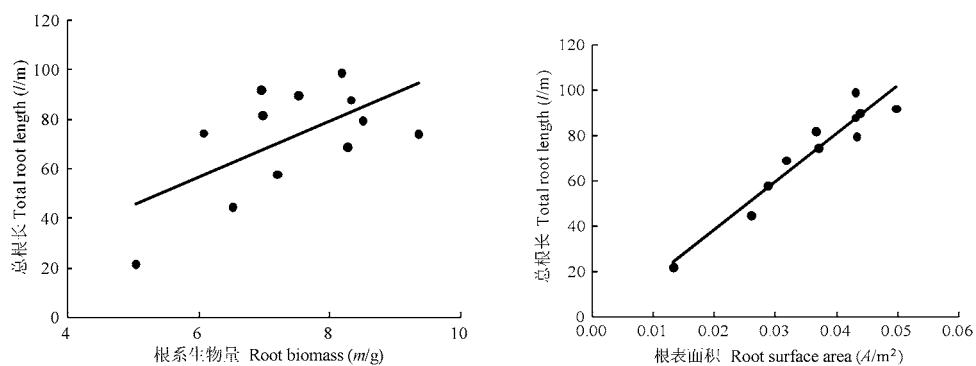


图3 达乌里胡枝子根系生物量和表面积与总根长之间的相互关系.

Fig. 3 Relationships of root biomass and root surface area with total root length of *L. davurica*.

培利用及其提高生产力奠定基础。本研究中，在3种恒定水分供应条件(HW、MW和LW)下，达乌里胡枝子的根系生物量随土壤水分条件的改善显著增加($P < 0.05$)，表明水分是限制其根系生长与生物量形成的主要因子(表1)。阶段提水处理下的结果表明：第1次低水分别提高到高水和中水下根系生物量均显著高于中水提高到高水，第2次和第3次提水结果正好相反，说明在达乌里胡枝子生长初期短期严重干旱胁迫后复水，或在经历长期适度水分胁迫的中后期提水有利于促进其根系生长。

总根长和根表面积是表征根系吸收效率的重要指标，反映植物对土壤水分和养分的获取能力^[26]。本研究中，不同水分处理后，达乌里胡枝子的总根长以HW和MW处理下显著最高，LW处理下的显著低于其余各种水分处理，表明长期的严重水分胁迫限制了达乌里胡枝子的根系伸长生长。水分供应阶段改善后，由低水提高到高水下达乌里胡枝子的总根长均显著高于中水提高到高水，表明在经历短期严重干旱胁迫后，土壤水分条件改善能促进根系伸长生长^[27]。相比之下，第1次和第2次低水提高到中水下总根长均显著高于低水提高到高水，而第3次却相反，说明水分阶段性提高对根系伸长生长的效应不仅与水分提高幅度有关，也与植物生长阶段密切相关。根表面积表征根系与环境介质直接接触界面范围，是反映根系吸收能力大小的重要参数之一。在MW处理下，达乌里胡枝子根表面积显著最高，表明适度水分胁迫有利于提高达乌里胡枝子的吸收能力^[28]。在长期严重水分胁迫下(LW处理)下根表面积最低，水分条件的阶段改善均可显著提高达乌里胡枝子根表面积，总体以低水提高到高水处理较为明显(表3)。根系平均直径是反映植物根系形态和结构特征的重要参数^[29-30]。除第1次中水提高到高水下的平均直径显著最高外，其他各阶段水分处理下根系平均直径差异不显著，说明水分短期变化对根系平均直径的影响较小，这说明达乌里胡枝子根系平均直径对水分阶段改变具有较强的遗传稳定性^[31]。

比根长和比根面积是表征根系形态与生理功能的一个重要指标^[32-33]。根长、根表面积与比根长、比根面积不同的变化趋势不同，主要是因为前两项是以根系生物量为基础的，是全部根系的总体效果，其大小直接受根系生物量的影响，而后两项指标剔去了根系生物量的作用，更能直接反映

根系本身的生理状况^[34]。一般认为，比根长和比根面积较大的根系，其养分与水分的吸收效率相对较高^[29, 33]。在3种恒定供水条件下，达乌里胡枝子的比根长和比根面积以MW下显著最大，表明适度水分亏缺导致根系直径降低以提高其根系吸收效率。阶段性提高水分供应水平后，低水提高到中水和低水提高到高水下比根长较LW显著增加，且低水提高到高水增加幅度较大，比根面积随水分提高幅度无明显变化趋势，但均显示自低水提高到高水显著最高，表明在经历前期阶段严重水分亏缺后，水分提高幅度高低显著影响根系吸收能力。

黄土丘陵区短期降雨与阶段干旱交替的自然条件，导致植物的生长和生存不仅取决于其对土壤水分含量相对较低干旱环境的适应能力，也决定于其对雨后土壤水分阶段改善后的响应和利用能力^[35]。本研究结果表明，达乌里胡枝子根系生长与水分供应条件密切相关，充分的水分供应有利于促进其根系生物量的形成，但适度水分胁迫有利于增强其根系的吸收能力。不同水分处理下，达乌里胡枝子根系生物量、总根长和根表面积间呈显著的正相关关系，但根系平均直径变化较小，表明在水分胁迫条件下，达乌里胡枝子根系生物量的降低是伴随着总根长和根表面积的等比例下降。达乌里胡枝子对水分阶段改变的响应不仅取决于水分供应条件改善的幅度，也与其生育期密切相关，这可能是达乌里胡枝子作为天然草地群落优势种，长期适应半干旱地区降雨特征的结果。

参考文献 [References]

- 1 马守臣, 徐炳成, 王和洲, 杨慎娇, 李凤民. 根系冗余对小麦籽粒产量和水分利用效率的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2010, 16 (3): 305-308 [Ma SC, Xu BC, Wang HZ, Yang SJ, Li FM. Effect of root redundancy on grain yield and water use efficiency [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2010, 16 (3): 305-308]
- 2 张承林, 付子轼. 水分胁迫对荔枝幼树根系与梢生长的影响[J]. 果树学报, 2005, 22 (4): 339-342 [Zhang CL, Fu ZS. Impact of water stress on the root and shoot growth of litchi seedlings [J]. J Fruit Sci, 2005, 22 (4): 339-342]
- 3 朱维琴, 吴良欢, 陶勤南. 作物根系对干旱胁迫逆境的适应性研究进展[J]. 土壤与环境, 2002, 11 (4): 430-433 [Zhu WQ, Wu LH, Tao

- QN. Advances in the studies on crop root against drought stress [J]. *Soil Environ Sci*, 2002, **11** (4): 430-433]
- 4 洪光宇, 鲍雅静, 周延林, 李政海, 黄朔, 元征征. 退化草原羊草种群根系形态特征对水分梯度的响应[J]. 中国草地学报, 2013, **1** (35): 73-78 [Hong GY, Bao YJ, Zhou YL, Li ZH, Yuan ZZ. Response of root system of *Leymus chinensis* population to water gradient in degraded grassland [J]. *Chin J Grassland*, 2013, **1** (35): 73-78]
- 5 Ostonen I, Lohmus K, Helmisaari H, Truu J, Meel S. Fine root morphological adaptations in Scots pine, Norway spruce and silver birch along a latitudinal gradient in boreal forests [J]. *Tree Physiol*, 2007, **27**: 1627-1634
- 6 Alvarez-Uria P, Körner C. Fine root traits in adult trees of evergreen and deciduous taxa from low and high elevation in the Alps [J]. *Alp Bot*, 2011, **121**: 107-112
- 7 马廷臣, 余蓉蓉, 陈荣军, 曾汉来, 张端品. PEG-6000模拟干旱对水稻幼苗期根系的影响[J]. 中国生态农业学报, 2010, **18** (6): 1206-1211 [Ma TC, Yu RR, Chen RJ, Zeng HL, Zhang RP. Effect of drought stress simulated with PEG-6000 on root system in rice seedling [J]. *Chin J Ecol Agric*, 2010, **18** (6): 1206-1211]
- 8 Ostonen I, Püttsepp Ü, Biel C, Alberton O, Bakker MR, Löhmus K, Majdi H, Metcalfe D, Olsthoorn AFM, Pronk A, Vanguelova E, Weih M and Brunner I. Specific root length as an indicator of environmental change [J]. *Plant Biosyst*, 2007, **141** (3): 426-442
- 9 Garcia A, Gonzalez MC. Morphological markers for the early selection of drought tolerant rice varieties [J]. *Cult Trop*, 1997, **18** (2): 47-50
- 10 梁银丽. 土壤水分和氮磷营养对冬小麦根系生长及水分利用的调节[J]. 生态学报, 1996, **16** (3): 258-264 [Liang YL. The adjustment of soil water and nitrogen phosphorus nutrition on root system growth of wheat and water use [J]. *Acta Ecol Sin*, 1996, **16** (3): 258-264]
- 11 柏彦超. 不同水、氮条件对水稻生长及部分生理特征的影响[D]. 扬州: 扬州大学, 2008. 9-10 [Bo YC. Effect of different water stress and nitrogen forms on growth and physiological characteristics of rice [D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2008. 9-10]
- 12 Burton AJ, Pregitzer KS, Hendrick RL. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests [J]. *Oecologia*, 2000, **125**: 389-399
- 13 Peter S, Han O. Biomass partitioning, architecture and turnover of six herbaceous species from habitats with different nutrient supply [J]. *Plant Ecol*, 2000, **149**: 219-231
- 14 Comas LH, Eissenstat DM. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species [J]. *Funct Ecol*, 2004, **18**: 388-397
- 15 Eissenstat DM, Caldwell MM. Competitive ability is linked to rates of water extraction: a field study of two arid land tussock grasses [J]. *Oecologia*, 1989, **71**: 1-7
- 16 孙启忠, 韩建国, 桂荣, 李志勇, 刘国荣. 科尔沁沙地达乌里胡枝子生物量研究[J]. 中国草地, 2001, **23** (4): 21-26 [Sun QZ, Han JG, Gui R, Li ZY, Liu GR. Biomass in *Lespedeza davurica* [J]. *Grassland Chin*, 2001, **23** (4): 21-26]
- 17 孙启忠, 玉柱, 徐丽君, 赵淑芬, 张志茹. 尖叶胡枝子和达乌里胡枝子地上生物量累积研究[J]. 干旱区研究, 2008, **25** (1): 82-89 [Sun QZ, Yu Z, Xu LJ, Zhao SF, Zhang ZR. Study on the accumulation of aboveground biomass of *Lespedeza hedysaroides* and *L. davurica* [J]. *Arid Zone Res*, 2008, **25** (1): 82-89]
- 18 黄瑾, 姜峻, 徐炳成. 黄土丘陵区达乌里胡枝子人工草地生产力与土壤水分特征研究[J]. 中国农学通报, 2005, **21** (6): 245-248 [Huang J, Jiang J, Xu BC. Study on the aboveground biomass production and soil water of artificial *Lespedeza davurica* grasslands in loess hilly-gully region [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2005, **21** (6): 245-248]
- 19 朱志诚. 陕北森林草原地带的植物群落类型I. 疏林草原与灌木草原[J]. 中国草原, 1982, **4** (2): 1-8 [Zhu ZC. Plant community types of forest steppe zone in northern Shaanxi: steppe and shrub savanna [J]. *Chin Grassland*, 1982, **4** (2): 1-8]
- 20 张晓红, 徐炳成, 李凤民. 密度对三种豆科牧草生产力和水分利用率的影响[J]. 草地学报, 2007, **15** (6): 593-598 [Zhang XH, Xu BC, Li FM. Effect of planting density on the productivity and WUE of three legumes in highland of Loess Plateau [J]. *Acta Agric Sin*, 2007, **15** (6): 593-598]
- 21 Xu BC, Xu WZ, Huang J, Shan L, Li FM. Biomass production and relative competitiveness of a C_3 legume and a C_4 grass co-dominant in the semiarid Loess Plateau of China [J]. *Plant Soil*, 2011, **347**: 25-39
- 22 徐炳成, 山仑, 李凤民. 半干旱黄土丘陵区五种植物的生理生态学特征比较[J]. 应用生态学报, 2007, **18** (5): 992-998 [Xu BC, Shan L, Li FM. Comparison of ecophysiological characteristics of seven plant species in semiarid loess hilly-gully region [J]. *J Appl Ecol*, 2007, **18** (5): 992-998]
- 23 Saidi A, Ookawa T, Hirasawa T. Responses of root growth to moderate soil water deficit in wheat seedlings [J]. *Plant Prod Sci*, 2010, **13** (3): 261-268
- 24 Motzo R, Atenne G, Deidda M. Genotypic variation in durum wheat root systems at different stages of development in a mediterranean environment [J]. *Euphytica*, 1993, **66**: 197-206
- 25 张小全. 环境因子对树木细根生物量、生产与周转的影响[J]. 林业科学研究, 2001, **14** (5): 566-573 [Zhang XQ. Fine-root biomass, production and turnover of trees in relations to environmental conditions [J]. *For Res*, 2001, **14** (5): 566-573]
- 26 Eissenstat DM. On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: a field study using citrus root stocks [J]. *New Phytol*, 1991, **118**: 63-68
- 27 施积炎, 袁小凤, 丁贵杰. 作物水分亏缺补偿与超补偿效应的研究现状[J]. 山地农业生物学报, 2000, **19** (3): 226-233 [Shi JY, Yuan XF, Ding GJ. The reviews of study on water deficit compensation and over compensation effect for crops [J]. *Mount Agric Biol*, 2000, **19** (3): 226-233]
- 28 赵忠, 成向荣, 薛文鹏, 王迪海, 袁志发. 黄土高原不同水分生态区刺槐细根垂直分布的差异[J]. 林业科学, 2006, **42** (11): 1-7 [Zhao Z, Cheng XR, Xue WP, Wang DH, Yuan ZF. Difference of Fine Root vertical distribution of *Robinia pseudoacacia* under the different climate regions in the Loess Plateau. *Sci Silvae Sin*, 2006, **42** (11): 1-7]
- 29 于立忠, 丁国泉, 史建伟, 于水强, 朱教君, 赵连富. 施肥对日本落叶松人工林细根直径、根长和比根长的影响[J]. 应用生态学报, 2007, **5** (18): 957-962 [Yu LZ, Ding GQ, Shi JW, Yu SQ, Zhu JJ, Zhao LF.

- Effects of fertilization on fine root diameter, root length and specific root length in *Larix kaempferi* plantation [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2007, **5** (18): 957-962]
- 30 van der Weele CM, Spollen WG, Sharp RE and Baskin TI. Growth of *Arabidopsis thaliana* seedlings under water deficit studied by control of water potential in nutrient agar media [J]. *J Exp Bot*, 2000, **51**: 1555-1562
- 31 Zamora DS, Jose S, Nair PKR. Morphological plasticity of cotton roots in response to interspecific competition with pecan in an alleycropping system in the southern United States [J]. *Agrofor Syst*, 2007, **69**: 107-116
- 32 Eissenstat DM. Costs and benefits of constructing roots of small diameter [J]. *J Plant Nutr*, 1992, **15**: 763-782
- 33 Pregitzer KS, De Forest JL, Burton AJ, Allen MF, Ruess RW, Hendrick RL. Fine root architecture of nine North American trees [J]. *Ecol Monogr*, 2002, **72**: 293-309
- 34 杨罗锦, 陶洪斌, 王璞. 种植密度对不同株型玉米生长及根系形态特征的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2012, **18** (6): 1009-1013 [Yang LJ, Tao HB, Wang P. Effect of planting density on plant growth and root morphology of maize [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2012, **18** (6): 1009-1013]
- 35 Weltzin JF, Loik ME, Schwinning S, Williams DG, Fay PA, Haddad BM, Harte J, Huxman TE, Knapp AK, Liu GG, Pockman WT, Shaw MR, Small EE, Smith MD, Smith SD, Tissue DT, Zak J. Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation [J]. *BioScience*, 2003, **53**: 941-952.