

红砂幼苗根系形态特征和水分利用效率对土壤水分变化的响应

单立山¹, 李毅^{1*}, 段雅楠¹, 耿东梅¹, 李真银¹, 张荣¹,
段桂芳¹, Жигунов Анатолий Васильевич²

(1 甘肃农业大学 林学院, 兰州 730070; 2 圣彼得堡林业科学研究院, 圣彼得堡 190121)

摘要:为探讨干旱与半干旱区受损红砂种群幼苗适宜生长的土壤水分条件, 采用盆栽方法, 研究了红砂幼苗在充分灌溉(FI)、适度灌溉(MI)、干旱处理(DT)3个水分处理下根系形态和水分利用效率的变化特征。结果表明: (1) 红砂幼苗根系形态因水分条件和根序的不同而各异; 随灌溉量的减少红砂幼苗根系直径和根体积均表现为 FI>MI>DT, 但干旱处理促进了根系的伸长生长和比表面积和比根长增加, 根系形态的可塑性是红砂幼苗获取水分适应干旱环境的重要策略之一。 (2) 随根序的升高, 各处理水平下红砂幼苗根长、比根长均显著减少, 而其根直径和体积却显著增加, 表明红砂幼苗根系内部具有高度的形态异质性。 (3) 与 FI 处理相比, MI 和 DT 处理下红砂幼苗根系总生物量分别增加了 50.00%、19.23%, 但 MI 和 DT 处理却显著降低了红砂幼苗地上生物量, 特别是叶片生物量下降幅度最大, 分别降低了 62.15%、83.28%, 导致根冠比随灌溉量的减少而逐渐增加。 (4) 干旱处理显著提高了红砂幼苗的水分利用效率。研究认为, 在灌溉量减少的情况下, 红砂幼苗可通过根长、根系表面积和体积、直径等形态变化来优化其空间分布构型, 以调节植株对水分的利用, 提高水分利用效率。

关键词: 红砂; 根长; 根表面积; 比根长; 比表面积; 根系生物量; 水分利用效率

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Response of Root Morphology and Water Use Efficiency of *Reaumuria soongorica* to Soil Water Change

SHAN Lishan¹, LI Yi^{1*}, DUAN Yanan¹, GENG Dongmei¹, LI Zhenyin¹,
ZHANG Rong¹, DUAN Guifang¹, Жигунов Анатолий Васильевич²

(1 College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2 St. Petersburg Academy of Forestry, St. Petersburg 190121, Russia)

Abstract: *Reaumuria soongorica* population is facing a serious degradation at arid and semi-arid region of Northwest. Deficient water conditions impose restrictions on seedling establishment and survival of *R. soongorica*. In order to study root morphology and water use efficiency of *R. soongorica* seedlings to provide suggestions for rehabilitating degraded ecosystem, we studied the root morphology and water use efficiency of *R. soongorica* seedling under different water conditions (full irrigation, FI; moderate irrigation, MI; drought treatment, DT) by pot experiment. The results showed that: (1) *R. soongorica* seedling root morphology demonstrated great variations under different water gradient and root order. With the decrease of

收稿日期: 2013-12-24; 修改稿收到日期: 2014-04-18

基金项目: 国家自然科学基金(41361100, 31360205); 甘肃省科技支撑计划项目(1204NKCA084); 国家国际科技合作专项(2012DFR30830); 教育部博士点基金(20116202120001)

作者简介: 单立山(1975—), 男, 博士, 讲师, 主要从事荒漠植物生理生态方面研究。E-mail: shanls@gsau.edu.cn

* 通信作者: 李毅, 教授, 主要从事荒漠植物林木遗传育种研究。E-mail: liyi@gsau.edu.cn

irrigation amounts, *R. soongorica* root diameter and root volume were $FI > MI > DT$, but drought treatment promoted the elongation growth of root and increased its specific surface area and specific root length, which indicated that *R. soongorica* seedling through the changes of morphological characteristics such as root elongation growth, root surface area increase, root volume and root diameter decrease to adapt to drought stress. (2) With increasing of root orders, the root length and specific root length significantly decreased in different soil water conditions. However, the root with higher order had greater root diameter and volume, these phenomena indicated the highly morphological variation of fine root system of *R. soongorica*. (3) Compared with full irrigation, moderate irrigation and drought treatment made the total root biomass and lateral root biomass of *R. soongorica* seedling increased 50.00% and 19.23%, respectively. However, the above ground growths of *R. soongorica* were depressed with the decrease of soil water, especially the leaves biomass reduced at maximum, which decreased 62.15% and 83.28%, respectively, which resulted in the root shoot ratio increased with the reduced of irrigation amounts. (4) Drought treatment significantly increased the *R. soongorica* seedling water use efficiency. We conclude that *R. soongorica* seedling through the changes of morphological characteristics such as root length, root surface area and volume, and diameter to optimize the spatial distribution of configurations in order to adjust the plant to improve water use efficiency.

Key words: *Reaumuria soongorica*; root length; root surface area; specific root length (SRL); specific root surface area (SRA); root biomass; water use efficiency

水分是干旱区植物生存和生长的主要限制因子^[1],水分变化对其生长发育具有显著的影响。根系是植物水分和养分吸收的主要器官,水分变化其最先感知,并通过自身形态和生理生化特征的调整适应变化后的水分环境^[2]。植物根系的形态结构是一个“感知系统”,面对各种生物因素和非生物因素的影响,表现出惊人的可塑性^[3-4],且其形态特征在不同程度上会影响到植物的水分和养分的吸收及利用效率。土壤水分状况对植物根系生长和形态发育有重大影响^[5],然而就土壤水分变化植物根系形态及与地上部用水调控机制的研究结论并不一致。有研究发现土壤水分胁迫会同时抑制根系扩展和地上部水分利用^[6];然而大多数研究认为虽然土壤水分胁迫导致地上部生长受抑制,但促进了根系伸长生长,增大了根冠比,提高了水分利用效率^[7]。可见,不同植物根系形态随土壤水分变化所表现出来的差异性可能与其自身的生物学特性和试验条件有关。因此,应加强不同水分条件下植物根系形态变化和水分利用效率的研究,以进一步明确根系生长对水分变化的响应机制。

红砂 (*Reaumuria soongorica*) 为典型荒漠植物,在中国西北干旱半干旱区广泛分布,是其建群种和优势种^[8]。对于特定的生态系统类型来说,优势植物根系形态结构在很大程度上决定了该生态系统的碳过程、水分平衡以及矿质元素的生物地球化学循环。在古尔班通古特沙漠南缘红砂为浅根植物,主要利用 0~80 cm 土壤水分,对水分变化响应极为

显著^[9];在黑河中游红砂可通过根系伸长生长利用 185 cm 以下土壤水分维持其生命活动^[10]。可见,在不同生境条件下红砂可调节根系形态特征而利用不同水源来适应其胁迫环境。然而,土壤水分胁迫红砂幼苗根系对逆境的内在响应机制尚不清楚,因此,本研究通过人工模拟水分梯度进行室内盆栽试验,对不同土壤水分条件下红砂幼苗形态学指标、生物量分配以及水分利用效率进行比较分析,探讨红砂幼苗根系对土壤水分变化响应机制,以期为红砂人工植被水分管理提供理论支撑和数据支持。

1 材料和方法

1.1 试验材料及培养

供试材料为 2 年生红砂实生苗。土壤为黄绵土,中等肥力,土壤田间持水量为 20.12%。土壤取回后过筛,去除杂质后备用。试验用塑料桶盆底部直径 13.0 cm,上部直径 18.0 cm,盆深 15 cm。试验于 2012 年 4 月 15 日开始在甘肃农业大学校内试验基地进行,每盆栽植 1 株 2 年生的红砂实生苗,栽植后进行水分管理,保证苗木存活,苗木成活后于 6 月 2 日进行水分控制。

1.2 试验设计

试验共设 3 个水分梯度,分别为:①充分灌溉 (FI);②适度灌溉 (MI);③干旱处理 (DT);各处理土壤水分含量分别维持在土壤田间持水量的 (80±5)%、(50±5)% 和 (30±5)%。为保障苗木的成活控水前各处理实行正常灌溉,成活后各处理让其自

然干旱到田间持水量的 $(80\pm 5)\%$ 、 $(50\pm 5)\%$ 和 $(30\pm 5)\%$,此后采用称重法控制水分梯度^[7],使各处理一直维持该含水量,同时记录水分耗用量。另外每水分处理设计空白对照,每个处理均设3次重复,测定该土壤水分条件下的土面蒸发,植物蒸腾耗水量则等于每处理测定的总体蒸散与土面蒸发的差值。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 根系采样与处理 在实验室采用流水将根系冲洗干净后,用吸水纸吸干根系表面水分,对所冲洗的根系根据 Berntson^[11]方法确定根序,即在根冠层内,由外及内确定枝序,外层的第一根为第一级,两个第一级相遇为第二级,两个第二级相遇后则为第三级,依此类推,如有不同根级相遇,相遇后则取较高的作为根级。

1.3.2 根系形态指标及生物量测定 待根系的分级处理好之后,对不同根序的根系相关形态指标进行测定。主要是用数字化扫描仪 Espon scanner 对各处理不同根序的根系分别进行扫描,扫描完成后运用 Win-RHIZO 2008a 根系图像分析软件对扫描后的根系图像进行形态指标的分析。根系扫描后的数量、根长、根表面积、直径以及体积可以通过图片分析直接获得。扫描完成后,不同级别根系进行称量,得到不同处理各级根序的湿重,然后将所有样品分别放入 65 ℃ 的烘箱 48 h 烘至恒重,得到不同处理各个序级的根干重。

1.3.3 根系形态指标计算 根据细根分析软件 (Win-RHIZO 2008a) 可以直接得出各土壤水分处理下各序级根系的总根长、总根表面积、平均根直径、总根体积等数据。根据根系生物量可以计算出各土壤水分处理各序级根系的比根长(SRL)、比表面积(SRA)等参数。具体计算公式如下:

$$\text{根长} = \frac{\text{总根长}}{\text{细根数量}}$$

$$\text{比根长}/(\text{m/g}) = \frac{\text{根长}}{\text{根系生物量}}$$

$$\text{比表面积}/(\text{cm}^2/\text{g}) = \frac{\text{细根表面积}}{\text{根系生物量}}$$

1.3.4 地上生物量 进行根系取样时直接从盆栽桶内剪取,剪取后立即称重地上部分,得鲜重;然后将枝、叶进行分离,并分别在 105 ℃ 杀青 30 min,在 80 ℃ 下烘至恒重,即可得地上部不同构件干重。

1.3.5 水分利用效率 红砂水分利用效率用每盆地上干物质重量与同期蒸腾耗水量之比来表示;即 $WUE = Y/ET(\text{g/kg})$, Y 为地上生物干重(g), ET 为蒸腾耗水量(kg)。

1.4 数据统计分析

所有数据分析采用 SPSS 16.0 软件 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) 完成数据处理及方差等统计学分析。不同土壤水分条件下红砂根系的形态指标是否具有显著差异,将通过单因素方差分析 (ANOVA) 来完成。如果有显著性差异,进一步进行多重比较。文中数据以 3 次重复的平均值及其标准误(SE)表示,检验水平为 5%。

2 结果与分析

2.1 不同水分条件下红砂根系形态结构参数比较

2.1.1 根长 从表 1 可以看出,随着灌溉量的减少总根长和各序级根长均逐渐增加,干旱处理的根长达到最大值,分别比充分灌溉和适度灌溉增加了 46.96%、16.13%,表明红砂幼苗根系在干旱处理下表现出良好的正向水性,根系生长明显变快。从表 1 还可以看出,随根序的增加同一灌溉量条件下红砂幼苗根长逐渐减少;方差分析表明,各灌溉量条件下 1 级根和 2 级根根长均显著大于 3 级根根长,表明红砂幼苗在其发育过程中主要是增加低级侧根根长,扩大横向吸水面积,获取更多的水分。双因子方差分析表明,灌溉量之间对根长影响不显著,灌溉量和根序的交互作用之间对根长的影响也不显著,但不同根序之间根长的差异为极显著水平(表 2)。

2.1.2 根表面积 从表 3 可以看出,随灌溉量的减少总根表面积和各序级根表面积均逐渐增加,干旱处理总根表面积和各序级根表面积均最大,分别比

表 1 不同灌溉量条件下红砂幼苗根长

Table 1 Root length of *R. soongorica* in different irrigation amounts

根长 Root length/m	FI	MI	DT
1 级侧根 The first-order lateral root	16.84±4.28 a	24.04±6.97 a	26.30±2.27 a
2 级侧根 The second-order lateral root	13.57±2.16 a	14.78±6.51 b	18.79±0.17 a
3 级侧根 The third-order lateral root	3.59±0.45 b	4.38±1.59 c	5.07±0.59 b
总根长 Total root length	34.01±6.75	43.20±15.06	50.17±2.56

注:FI,MI,DT 分别表示充分灌溉、适度灌溉、干旱处理;同列不同字母表示根序间在 0.05 水平下存在显著差异;下同。

Note:FI, MI and DT stand for full irrigation, moderate irrigation and drought treatment, respectively; The different letters in the same column indicate significant difference among root branch order at 0.05 level; The same as below.

表 2 根序和灌溉量对根系形态参数影响的方差分析

Table 2 Effects of irrigation amount and fine root branch order on root morphology parameters

变异来源 Source of variation	根长 Root length	总根表面积 Total root surface area	比根长 SRL	比表面积 SRA	平均直径 Root diameter	根体积 Root volume
灌溉量×根序 Irrigation amount×Root order	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	<0.05*
灌溉量 Irrigation amount	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	<0.05*
根序 Root order	<0.000 1**	<0.05*	<0.05*	<0.05*	<0.05*	<0.05*

注:*.显著($P<0.05$);** .极显著($P<0.01$)。
Note:*. Significant at 0.05 level; ** . Highly significant at 0.01 level.

充分灌溉和适度灌溉增加了 42.22%、39.09%，这说明在水分减少情况下红砂可通过增加根系表面积来提高对水分和养分的吸收机会，以抵抗土壤干旱逆境。从表 3 还可以看出，各灌溉量条件下根表面积均随根序的增加呈现出先增加后减少的变化趋势，其中 1 级和 2 级根表面积占总表面积的比例较大，各处理均达到 80% 以上，表明红砂幼苗在其发育过程中主要通过 1 级根和 2 级根表面积的增加扩大横向吸水面积，较低级根在吸收水分的过程中起主导作用。双因子方差分析表明，灌溉量之间以及灌溉量和根序的交互作用之间对总根表面积的影响不显著，但根序之间总根表面积的差异达到极显著水平(表 2)。

2.1.3 比根长和比表面积 由表 4 可知，随灌溉量的减少总比根长、各序级比根长、总比表面积和各序级根比表面积均表现出增加的变化趋势，表明水分减少诱导红砂产生更多数量的、活力较强的新生侧根，从而使比表面积、比根长增加。这一现象说明，随水分的减少，红砂并不是被动忍受逆境胁迫，而是主动调节其根系生长以提高对水分和养分的吸收能力，减缓逆境伤害。从表 4 也可以看出，同一灌溉量条件下随根序的增加其比根长和比表面积表现出不同的变化趋势，比根长随根序的增加而逐渐减少，而比表面积随根序的增加呈先增加后减少的变化趋势，但较低级根(1 级和 2 级)比根长和比表面积占

总比根长和总比表面积的比例较大，其中 1 级和 2 级比根长占总比根长在 79.33%~85.49%之间，比表面积占总比表面积在 67.89%~77.52%之间。双因子方差分析表明，灌溉量之间以及灌溉量和根序的交互作用之间对比根长和比表面积的影响不显著，但根序之间的比根长和比表面积差异显著(表 2)。

2.1.4 直径和体积 从表 5 可以看出，随着灌溉量的减少红砂根系平均直径呈减少的变化趋势，表明干旱处理有使红砂根系形态呈现出变细的趋势。根系分级后，各序级侧根直径随土壤水分变化趋势略有不同，其中 2 级和 3 级侧根直径也随灌溉量的增加而呈减少的变化趋势，而 1 级侧根在干旱处理下

表 3 不同灌溉量条件下红砂幼苗根表面积

Table 3 Root surface area of *R. soongorica* in different irrigation amounts

根表面积 Root surface area/cm ²	FI	MI	DT
1 级侧根 The first-order lateral root	88.82±27.49 b	126.41±38.18 a	138.96±23.18 a
2 级侧根 The second-order lateral root	179.80±33.03 a	156.08±66.16 a	251.69±50.84 a
3 级侧根 The third-order lateral root	67.14±9.17 b	69.81±16.04 b	86.88±9.87 b
总表面积 Total root surface area	335.76±69.15	343.31±120.34	477.52±33.94

表 4 不同灌溉量条件下红砂幼苗总比根长和总比表面积

Table 4 Total SRL and Total SRA of *R. soongorica* in different irrigation amounts

项目 Item		FI	MI	DT
比根长 SRL/(m/g)	1 级侧根 The first-order lateral root	39.42±2.38 a	53.92±19.62 a	60.90±4.63 a
	2 级侧根 The second-order lateral root	37.41±9.73a	49.57±10.15 a	53.09±5.21a
	3 级侧根 The third-order lateral root	12.74±1.81b	26.98±5.42 b	24.69±8.99 b
	总比根长 Total SRL	89.57±13.90	130.46±22.52	138.67±12.58
比表面积 SRA/(cm ² /g)	1 级侧根 The first-order lateral root	203.13±19.73 b	282.54±106.92 b	320.77±51.81 b
	2 级侧根 The second-order lateral root	496.17±133.75 a	538.37±131.89 a	694.91±105.89 a
	3 级侧根 The third-order lateral root	237.57±35.08 b	388.28±48.03 b	411.87±131.77 b
	总比表面积 Total SRA	936.87±179.85	1 209.20±175.53	1 427.55±101.82

根系直径略有增加,但差异不显著(表 5)。从表 5 中还可以看出,在充分灌溉量条件下红砂 3 级根根系直径最大,为 1.60 cm;干旱处理红砂根系平均直径最小,比充分灌溉减少了 21%。对同一灌溉量条件下不同根序的直径进行了比较分析,发现各灌溉量条件下红砂幼苗侧根平均直径均随根序升高而逐渐增粗,这也符合植物生长的客观规律。双因子方差分析表明,灌溉量之间以及灌溉量和根序的交互作用之间对根直径的影响不显著,但根序之间根直径的差异为显著水平(表 2)。

不同灌溉量条件下总根系体积与各级根系体积变化有所差异。由表 5 可以看出,随着灌溉量的减少红砂幼苗根系总体积和 2 级和 3 级根体积均呈下降趋势,但 1 级根体积随灌溉量的增强呈增加趋势,但差异不显著。根系分级后,同一灌溉量条件下红砂侧根体积均表现为随根序的升高呈现出先增加后减少的变化趋势,其 2 级侧根的根体积最大(表 5)。双因子方差分析表明,灌溉量之间、灌溉量和根序的交互作用之间以及根序之间对根体积的影响差异达显著水平(表 2)。

2.2 不同水分条件下红砂幼苗不同构件生物量的比较

如表 6 所示,与充分灌溉相比,适度灌溉和干旱处理使红砂根系生物量分别增加了 50.00%、

19.23%,方差分析表明各处理间无显著差异;而随灌溉量的减少红砂幼苗地上生物量明显下降,特别是叶片生物量随灌溉量的减少而大幅度下降。与充分灌溉相比,适度灌溉和干旱处理地上总生物量分别降低了 43.09%和 63.68%,其中枝条生物量分别降低了 26.45%和 46.83%,而叶片生物量分别降低了 62.15%和 83.28%。这说明干旱处理显著抑制了植物地上部分生长特别是叶片生长,这可能是因为红砂为复苏植物,在干旱处理下红砂具有休眠或落叶特性,从而导致了其叶片生物量锐减。

随灌溉量的减少根冠比逐渐增大,表明随灌溉量的减少红砂也将更多的物质能量转移到地下,从而促进了根系的生物量累积。然而,红砂叶片生物量的锐减对根冠比增加也有较大贡献,这说明红砂作为复苏植物,在水分减少情况下可通过叶片脱落来增大根冠比适应干旱胁迫。

2.3 不同水分条件下红砂幼苗水分利用的比较

由图 1,A 可以看出,灌溉量的减少显著降低了红砂幼苗的蒸腾耗水量,具体表现为,适度灌溉和干旱处理蒸腾耗水量分别比充分灌溉降低了 50.00%、79.68%;然而,由图 1,B 可以看出,随灌溉量的减少红砂幼苗的水分利用效率呈增加的变化趋势,干旱处理和适度灌溉水分利用效率分别比充分灌溉提高了 78.82%和 13.82%。

表 5 不同灌溉量条件下红砂幼苗平均直径和总体积

Table 5 Mean root diameter and total root volume of *R. soongorica* in different irrigation amounts

项目 Item		FI	MI	DT
平均直径 Mean root diameter/cm	1 级侧根 The first-order lateral root	0.65±0.09 b	0.66±0.18 b	0.88±0.12 b
	2 级侧根 The second-order lateral root	1.33±0.15 a	1.04±0.04 a	0.91±0.11 b
	3 级侧根 The third-order lateral root	1.60±0.31 a	1.16±0.20 a	1.04±0.10 a
	平均直径 Mean root diameter	1.19±0.16	0.95±0.11	0.94±0.06
总体积 Total volume /cm ³	1 级侧根 The first-order lateral root	0.44±0.11 b	0.53±0.18 b	0.68±0.06 b
	2 级侧根 The second-order lateral root	1.76±0.27 a	0.96±0.18 a	0.78±0.03 a
	3 级侧根 The third-order lateral root	1.20±0.38 a	0.69±0.12 a	0.62±0.11b
	总体积 Total volume	3.40±0.68	2.18±0.46	2.09±0.13

表 6 不同灌溉量条件下红砂幼苗生物量

Table 6 Biomass in *R. soongorica* seedling in different irrigation amounts

处理 Treatment	生物量 Biomass/g						根冠比 Root/shoot ratio
	侧根 Lateral root	主根 Tap root	总根系 Total root	枝 Branches	叶 Leaf	总地上 Total aboveground	
FI	1.11±0.18 a	0.44±0.25a	1.56±0.20 a	3.63±2.44 a	3.17±2.13 a	6.80±4.54 a	0.46±0.11 b
MI	1.57±0.75 a	0.77±0.52 a	2.34±1.28 a	2.67±1.12 a	1.20±0.55 b	3.87±1.67 b	0.66±0.13 a
DT	1.36±0.23 a	0.50±0.15 a	1.86±0.33 a	1.93±0.43 a	0.53±0.03 c	2.47±0.42 b	0.71±0.29 a

注:同列不同字母表示处理间在 0.05 水平下存在显著性差异。
Note: The different letters in the same column indicate significant difference among treatments at 0.05 level.

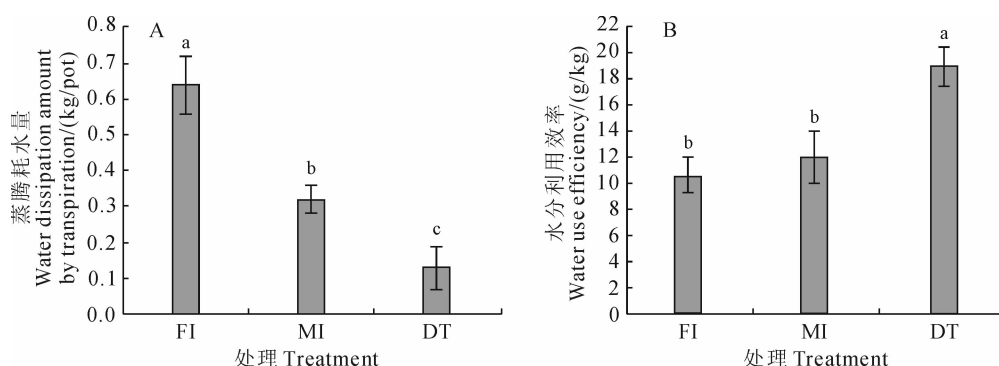


图1 不同灌溉量条件下红砂幼苗蒸腾耗水量(A)及水分利用效率(B)

不同字母表示处理间在 0.05 水平下存在显著性差异

Fig. 1 Water dissipation amount by transpiration(A) and water use efficiency(B) in *R. soongorica* seedling with different irrigation amounts

The different letters indicate significant difference among treatments at 0.05 level

3 讨论

3.1 不同水分条件下红砂幼苗根系的形态适应策略

在水分胁迫条件下,植物根系会产生形态和生理等方面的变化来适应其胁迫环境。根系一些形态特征指标,如根长、根表面积、根体积、根直径、比根长、比表面积等可以反映其健壮程度,在水分胁迫条件下可作为植物抗旱评价的指标^[12]。近年来,许多研究表明,植物通过根系增长、根表面积增加、根系直径变细、比根长和比表面积增大来表现较强的抗旱性^[13-15]。李文烧等^[16]研究表明干旱胁迫显著改变了苜蓿根系的形态特征,其中其主根伸长生长受到了抑制、主根直径变细,但侧根和总根长却呈增加趋势。蔡丽平等^[17]研究指出,干旱胁迫均使根体积和根平均直径变小,但根长和根表面积等根系形态指标在干旱胁迫条件下反而增加。本研究发现,水分变化改变了红砂幼苗根系的形态特征,但各形态指标变化并不一致,这种差异主要体现在供水量和根序上。一方面,灌溉量的减少促进了红砂幼苗各序级侧根的伸长生长,并导致了根系总长度的增加。另一方面,灌溉量的减少使根平均直径变细、根体积减少,比表面积和比根长增加,且主要是通过低级根系(1级根和2级根)来实现的。这种在干旱处理下侧根伸长,根表面积增加,根体积和根直径减少,也许是植物体内存在某种信号传导和生理调节机制^[18],表明红砂幼苗根系具有较强的抗旱协调能力。在水分减少的情况下特别是干旱处理,红砂幼苗根系为了获取水源,通过缩小根直径、减少根体积、延长侧根系长度、增加根系表面积等适应策略,增加根——土壤接触面,扩大根系吸收范围,提高吸

收能力,增强其抗旱能力。另外,研究还发现根序之间各种形态指标差异达到了显著或极显著水平,表明红砂细根内部具有高度的形态异质性,这与前人从根序的角度来研究根系的形态特征可塑性的结果一致^[19-24]。

3.2 不同水分条件下红砂幼苗生物量分配策略

在水分胁迫条件下,植物均可调节生物量的分配格局以适应逆境环境。大量研究表明,植物在土壤水分胁迫条件下,将生长中心转移到地下,使其根系生物量增多,根冠比增大^[25-26]。但也有研究指出,土壤水分胁迫使根系生物量下降^[16]。本研究发现,与对充分灌溉相比,适度灌溉和干旱处理均使红砂幼苗根系总生物量、各级侧根生物量和主根生物量增加,这可能是土壤水分亏缺促进了红砂幼苗根系生长,以扩大其营养空间适应胁迫环境。然而,灌溉量的减少使红砂幼苗地上部分生长受到了抑制,特别是叶片开始脱落,其生物量降低幅度最大,从而增大了根冠比,这与大多数抗旱植物研究结果一致^[27-28]。表明红砂幼苗有较强的抗旱性,干旱处理下能通过侧根变长、变细,以增大与土壤接触面积吸收更多的水分和养分,且通过叶片休眠或脱落降低水分消耗、避免和忍耐水分亏缺。

3.3 不同水分条件下红砂幼苗水分利用策略

在水分胁迫条件下植物可提高水分利用效率而适应逆境胁迫。大量研究表明,干旱胁迫可以适度提高植物的水分利用效率^[29]。Bauder^[30]、Grimes等^[31]和 Otman 等^[32]研究发现在适度干旱胁迫下提高了苜蓿的水分利用效率,但是其产量有所降低;然而,Saeed 等^[33]研究指出,适度的水分灌溉会同时获得产量和提高苜蓿的水分利用效率。本研究发现,

干旱处理红砂幼苗地上生物量和蒸腾耗水量虽然最低,但水分利用效率却最高。说明干旱处理红砂幼苗有较强的节水能力和较高的水分生产力,这与许多植物在干旱胁迫可以提高其水分利用效率的结果一致^[34-35]。干旱处理红砂幼苗可通过侧根伸长生长、直径变细等形态特征来适应干旱胁迫,即通过

“开源”策略来适应干旱胁迫;而干旱处理红砂幼苗蒸腾耗水降低到最小而水分利用效率却大幅度提高,则是通过“节流”策略来适应干旱胁迫。可见,干旱处理红砂幼苗通过“开源”与“节流”并进来适应干旱胁迫,这也是红砂能在西北干旱半干旱区广泛分布的主要原因。

参考文献:

- [1] GUTIERREZ J R, WHITFORD W G. Chihuahuan desert annuals: importance of water and nitrogen[J]. *Ecology*, 1987, 68: 2 032—2 045.
- [2] JIA W S, ZHANG J H. Stomatal movements and long-distance signaling in plants[J]. *Plant Signaling and Behavior*, 2008, 3(10): 772—777.
- [3] REN Y ZH(任永哲), XU Y H(徐艳花), DING J P(丁锦平), *et al.* Regulation of abiotic factors on the plasticity of plant root development[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*(中国农学通报), 2011, 27(9): 34—38(in Chinese).
- [4] DE DORLODOT S, FORSTER B, PAGÈS L, *et al.* Root system architecture: opportunities and constraints for genetic improvement of crops[J]. *Trends in Plant Science*, 2007, 12(10): 474—481.
- [5] DING H(丁 红), ZHANG ZH M(张智猛), DAI L X(戴良香), *et al.* Responses of root morphology of peanut varieties differing in drought tolerance to water deficient stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2013, 33(17): 5 169—5 176(in Chinese).
- [6] YAMAUCHI A, PARADALES J J R, KONO Y. Root system structure and its relation to stress tolerance[M]//ITO O, KATAYAMA K, JOHANSEN J V D K., *Root and Nitrogen in Cropping Systems of the Semiarid Tropics*. Tsukuba, Japan: Cultio Corporation, 1996: 211—233.
- [7] MU Z X(慕自新), ZHANG S Q(张岁岐), HAO W F(郝文芳), *et al.* The effect of root morphological traits and spatial distribution on WUE in maize[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2005, 25(11): 2 895—2 900(in Chinese).
- [8] LIU Y B, ZHANG T G, LI X R, *et al.* Protective mechanism of desiccation tolerance in *Reaumuria soongorica*: leaf abscission and sucrose accumulation in the stem[J]. *Science in China*(Series C), 2007, 50(1): 15—21.
- [9] XU H, LI Y. Water use strategy of three central Asian desert shrubs and their responses to rain pulse events[J]. *Plant and Soil*, 2006, 285: 5—17.
- [10] YU SH W(余绍文), SUN Z Y(孙自永), ZHOU A G(周爱国), *et al.* Determination of water sources of Gobi plants by D and ¹⁸O stable isotopes in middle reaches of the Heihe River[J]. *Journal of Desert Research*(中国沙漠), 2012, 32(3): 717—723(in Chinese).
- [11] BERNTSON G M. The Characterization of topology: a comparison of four topological indices for rooted binary trees[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1995, 177: 271—281.
- [12] MA T CH(马廷臣), YU R R(余蓉蓉), CHEN R J(陈荣军), *et al.* Effect of drought stress simulated with PEG-6000 on root system in rice seedling[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*(中国生态农业学报), 2010, 18(6): 1 206—1 211(in Chinese).
- [13] JONGRUNGLANG N, TOOMSAN B, VORASOOT N, *et al.* Rooting traits of peanut genotypes with different yield responses to pre-flowering drought stress[J]. *Field Crops Research*, 2011, 120: 262—270.
- [14] WANG H, SIOPONGCO J, WADE L J, *et al.* Fractal analysis on root systems of rice plants in response to drought stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 65: 338—344.
- [15] HAN D L(韩德梁), WANG Y R(王彦荣). Adaptability of *Medicago sativa* under water stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*(草业学报), 2005, 14(6): 7—13(in Chinese).
- [16] LI W R(李文烧), ZHANG S Q(张岁岐), DING SH Y(丁圣彦), *et al.* Root morphological variation and water use in alfalfa under drought stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2010, 30(19): 5 140—5 150(in Chinese).
- [17] CAI L P(蔡丽平), WU P F(吴鹏飞), HOU X L(侯晓龙), *et al.* Morphological response to different drought stress in the roots of *Neyraudia reynaudiana*[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*(中国农学通报), 2012, 28(28): 44—48(in Chinese).
- [18] LOU CH H(娄成后). Signal transport and integral behavior in maintaining water economy in higher plant[J]. *Chinese Bulletin of Botany*(植物学通报), 2000, 17(5): 475—477(in Chinese).
- [19] PREGITZER K S, DEFOREST J L, BURTON A J, *et al.* Fine root architecture of nine North American trees[J]. *Ecological Monographs*, 2002, 72: 293—309.

- [20] PREGITZER K S, KUBISKE M E, YU C K, *et al.* Relationships among root branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species [J]. *Oecologia*, 1997, 111: 302—308.
- [21] WELLS C E, GLENN D M, EISSENSTAT D M. Changes in the risk of fine-root mortality with age: a case study in peach, *Prunus persica* (Rosaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 2002, 89: 79—87.
- [22] GUO D L, MITCHELL R J, HENDRICKS J J. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest [J]. *Oecologia*, 2004, 140: 450—457.
- [23] WITHINGTON J M, REICH P B, OLEKSYN J, *et al.* Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees [J]. *Ecological Monographs*, 2006, 76: 381—397.
- [24] WANG Z Q, GUO D L, WANG X R, *et al.* Fine root architecture, morphology, and biomass of different branch orders of two Chinese temperate tree species [J]. *Plant and Soil*, 2006, 288: 155—171.
- [25] QI W (齐伟), ZHANG J W (张吉旺), WANG K J (王空军), *et al.* Effects of drought stress on the grain yield and root physiological traits of maize varieties with different drought tolerance [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, 21(1): 48—52 (in Chinese).
- [26] WANG Q J (王秋菊), LI M X (李明贤), ZHAO H L (赵宏亮), *et al.* Study of the effect of control irrigation on the growth of rice root [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 2008, 24(8): 206—208 (in Chinese).
- [27] SHAN L S, ZHANG X M, WANG Y K, *et al.* Influence of moisture on the growth and biomass allocation in *Haloxylon ammodendron* and *Tamaracks ramosissima* seedling in the shelterbelt along the Tarim Desert Highway, Xinjiang, China [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2008, 53: 93—101.
- [28] WEI L L (韦莉莉), ZHANG X Q (张小全), HOU ZH H (侯振宏), *et al.* Effects of water stress on photosynthesis and carbon allocation in *Cunninghamia lanceolata* seedlings [J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 2005, 29(3): 394—402 (in Chinese).
- [29] HUND A, RUTA N, LIEDGENS M. Rooting depth and water use efficiency of tropical maize in bred lines, differing in drought tolerance [J]. *Plant and Soil*, 2009, 318: 311—325.
- [30] BAUDER J W. Alfalfa water use and production on dry land and irrigated sandy loam [J]. *Agronomy Journal*, 1978, 70: 75—99.
- [31] GRIMES D W, WILEY P L, SHEESLEY W R. Alfalfa yield and plant water relations with variable irrigation [J]. *Crop Science*, 1992, 32: 1 381—1 387.
- [32] OTMAN M J, TICKES B R, ROTH R L. Alfalfa yield and stand response to irrigation termination in an acid environment [J]. *Agronomy Journal*, 1996, 88: 44—48.
- [33] SAEED I A M, EINADI A H. Irrigation effects on the growth, yield and water use efficiency of alfalfa [J]. *Irrigation*, 1997, 17: 63—68.
- [34] JIA Y (贾宇), XU B CH (徐炳成), WANG X L (王晓凌), *et al.* Effect of ridge and furrow micro-catchment on soil water in seeded *Medicago sativa* grassland in the semiarid loess hill and gully region of Northwestern China [J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 2007, 31(3): 470—475 (in Chinese).
- [35] KONG X Y (孔祥悦), WANG Y Q (王永泉), SUI X L (睢晓蕾), *et al.* Effects of irrigation on roots distribution and water use efficiency of own-rooted and grafted cucumber in solar greenhouse [J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2012, 39(10): 1 928—1 936 (in Chinese).