

土壤水分梯度对白三叶 (*Trifolium repens*) 光合作用和根系分布的影响

韩建秋¹, 王秀峰¹, 张志国^{2,*}

(1. 山东农业大学园艺科学与工程学院, 泰安 271018; 2. 山东农业大学资源与环境学院, 泰安 271018)

摘要:通过对两个品种白三叶 *Trifolium repens* cv. Haifa (海发) 和 *Trifolium repens* cv. Rivendel (瑞文德) 盆栽试验, 模拟 3 种不同的土壤水分状况 (无水分胁迫: 保持植株良好的水分供应; 轻度胁迫: 表层 0 ~ 20cm 土壤处于干旱状态; 重度胁迫: 表层 0 ~ 20cm 土壤处于极干旱状态, 20 ~ 40cm 土壤处于干旱状态) 对白三叶光合作用和根系生长的影响。结果表明, 当植株未遭受水分胁迫时, 两个品种白三叶的光合作用和根系生长状况没有明显差异; 当表层 0 ~ 20cm 处于干旱状态时, ‘海发’ 在处理后期的净光合速率和水分利用效率升高, 根系生长量增大, 表现出促进作用, ‘瑞文德’ 受到的影响不显著; 当表层 0 ~ 20cm 处于极干旱、20 ~ 40cm 处于干旱状态时, ‘海发’ 在处理前期受到轻微影响, 随后恢复正常状态, ‘瑞文德’ 则受到较严重的影响。随着干旱程度的加深和时间的延长, 白三叶的根冠比逐渐增大。与 ‘瑞文德’ 相比, 在相同时期相同胁迫程度下, ‘海发’ 的根冠比没有显著差异, 但深根数量大大超过 ‘瑞文德’, 因而, ‘海发’ 的耐旱能力强于 ‘瑞文德’。

关键词: 土壤水分梯度; 耐旱; 水分利用效率; 根系分布; 白三叶

文章编号: 1000-0933(2008)02-0493-07 中图分类号: Q142, Q945, Q948, S541+.2 文献标识码: A

Effects of soil water gradient on photosynthesis and root spatial distribution in two *Trifolium repens* cultivars

HAN Jian-Qiu¹, WANG Xiu-Feng¹, ZHANG Zhi-Guo^{2,*}

1 Horticulture Science and Engineering College, Shandong Agricultural University, Tai'an, 271018, China

2 Resources and Environment College, Shandong Agricultural University, Tai'an, 271018, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(2): 0493 ~ 0499.

Abstract: The plant drought tolerance is one of the important parameters for selecting sustainable landscape plants. In this paper *Trifolium repens* Cultivars, ‘Haifa’ and ‘Rivendel’, were studied for their photosynthesis and root spatial distribution under different drought stresses. These two varieties were grown separately in the 15cm diam, 60cm deep pots, and irrigated for 81d. Pots were then either irrigated or subjected to water deficit (CK; no water stress; LS; the up 20 cm soil was under the state of drought; HS; the up 20 cm soil was under the state of extreme drought, and the 20—40 cm soil was under the state of drought). The results showed that there were no differences in plant photosynthesis or root growth between the two cultivars under adequate water supply. Net photosynthetic rates and water use efficiency increased, and the root growth was

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30471187); 山东省三零工程资助项目 (30175)

收稿日期: 2006-12-06; **修订日期:** 2007-04-29

作者简介: 韩建秋 (1968 ~), 男, 山东枣庄人, 博士生, 高级工程师, 主要从事园林植物利用研究. E-mail: jianqiuhan@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zzg@sdau.edu.cn

致谢: 美国俄勒冈州立大学草业科学教授 William C Young 博士对本文写作给予帮助, 特此致谢!

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30471187); 30 Project of Shandong Province (No. 30175)

Received date: 2006-12-06; **Accepted date:** 2007-04-29

Biography: HAN Jian-Qiu, Ph. D. candidate, mainly engaged in garden plant use. E-mail: jianqiuhan@yahoo.com.cn

enhanced for 'Haifa' with moderate water stress in the 0—20 cm soil layer, but there was no significant change for 'Rivendel'. Under extreme drought condition in 0—20 cm soil, and drought condition in 20—40 cm soil, the cultivar 'Haifa' was affected only slightly at the first stage of the experiment and later recovered to a normal state, while 'Rivendel' was much more adversely effected. Degree and time of the moisture stress increased the root/shoot ratios gradually for plants of 'Rivendel'. Compared to 'Rivendel', the root/shoot ratio for 'Haifa' did not increase significantly given the same experiment conditions as 'Haifa', but there were more deeper roots for 'Haifa' than for 'Rivendel'. Therefore, it is believed that 'Haifa' was more drought resistant than 'Rivendel'.

Key Words: soil water gradient; drought; water use efficiency; root spatial distribution; *Trifolium repens*

在影响植物生长的诸多环境因子中,水分条件尤为重要,而水资源匮乏已成为世界性的难题,严重制约了植物的生长和发育。白三叶(*Trifolium repens* L.)是一种温带地区广泛种植的多年生牧草,因其叶色深绿,覆盖地面能力强,具有很高的水土保持和观赏价值,现已被大面积应用于城市园林绿化。白三叶是一种浅根型豆科植物,常常受到干旱胁迫。国内外对白三叶的水分管理已作了大量研究^[1~7],结果表明,水分胁迫能够降低白三叶冠层高度,减少叶面积,从而抑制营养生长^[3~8],使白三叶的产量及观赏价值降低。这些研究大多集中在全土层干旱对白三叶造成的影响,而在实际生产中,滴水灌溉普遍得到应用,由于滴灌管理设深度的影响,上层土壤得不到充足的水分供应,或在温带地区的高温季节,当上层土壤因水分迅速蒸发而变得干燥时,下层土壤依然保持较高的含水量。草本植物的根系大部分分布在土壤上层 30cm 以内的范围,更易受到上层土壤干旱的影响^[9]。植物向土层深处扎根的能力已被证实为植物是否具有良好抗旱能力的一个重要表现^[10]。由于土壤中不同层面的水分状况随着时间的迁移不断发生着变化,植物的光合作用和根系的分布情况势必发生变化^[11]。本实验通过特殊的栽培措施,旨在找到白三叶光合作用和根系的分布情况与土壤水分梯度之间的相关性,以期为该物种的生产管理提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验用白三叶品种为‘海发’(*Trifolium repens* cv. Haifa)和‘瑞文德’(*Trifolium repens* cv. Rivendel),由北京中草药业集团惠赠。

2006 年 2 月 5 日,分别选取均匀、饱满、无病虫害的白三叶种子,摆放于铺有湿滤纸的烧杯内,置于恒温培养箱(温度 25℃)内使其萌发,2d 后,将已萌发的种子植入高 60cm,直径 15cm 的 PVC 塑料管制成的种植盆中,盆底用带有小孔的塑料薄膜封扎,自盆底向上分别于 10cm、30cm、50cm 处的相对位置开两个直径为 0.5cm 的圆孔,用于通气和补水。盆内土壤采自枣庄学院生物园,基本理化性质为:最大持水量 21.76%,凋萎含水量为 6.43%,有机质含量 2.15%,全氮含量 0.14%,有效氮含量 134.5mg·kg⁻¹,有效磷含量 16.5mg·kg⁻¹,有效钾含量 79.3mg·kg⁻¹,pH 值为 5.67。盆内装土时,分别于盆底向上 20cm、40cm 处设置一隔层(用直径约 3mm 的蜡粒铺垫 0.5cm 厚,既能防止不同层面间的水分交换,又能让根系自由通过)。每盆移入小苗 4 株,放置在枣庄学院温室内培养,每 2 周用 Hoagland 全营养液施肥 1 次。

1.2 试验处理

试验设置 3 个处理:对照(CK),每日充足供水,使各层面土壤含水量从最大持水量附近自然下降;轻度胁迫(LS),表层 0~20cm 土壤控制性供水,使该层面土壤含水量维持在 10%±1%(重量含水量,下同),表层 20cm 以下土壤充足供水;重度胁迫(HS),表层 0~20cm 土壤停止供水,使该层面土壤含水量逐渐接近萎焉系数,20~40cm 土壤控制性供水,土壤含水量控制在 10%±1%,40cm 以下土壤充足供水。所有处理于 17:00~18:00 补充缺失水分(胁迫处理分层从预留小孔取土样 3~5g 测定土壤含水量并用注射器补水。为使补水均匀,应在不同点位进行等量注射)。每处理 15 盆,3 个重复,完全随机区组设计。

1.3 测定项目和方法

干旱胁迫从移植后的第 81 天开始,处理前,每盆加入足量水分使土壤水分含量达到饱和,然后使其自然干旱逐渐达到设计水平并维持,共持续 42d。

使用 TPS-1 便携式光合测定系统分别于胁迫的第 0、7、14、21、28、35、42 天测定白三叶顶部完全展开的叶片,测定时间为 8:00 ~ 10:00,每个处理测定 5 ~ 10 片叶,取平均值。分别测定叶片的净光合速率(P_n)、呼吸速率(R)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、水分利用率($WUE = P_n/T_r$)。并分别于胁迫的第 0 天、21 天、42 天,于每个处理中随机抽取 3 盆,将 PVC 管切开,分层截取 0 ~ 20cm、20 ~ 40cm、40 ~ 60cm 的土柱进行冲根,调查各层面白三叶的根总长(收集长度大于 3mm 的细根和毛细根相加求得)。然后,将根系和植株地上部分分别烘干后称其干重,计算根冠比。将各层面根总长和根冠比折算成单株数值进行方差分析,在 $p = 0.05$ 和 $p = 0.01$ 水平上检验差异的显著性。

2 结果和分析

2.1 土壤水分梯度对白三叶光合作用的影响

测定了不同水分梯度下两个白三叶品种的气体交换参数,由于不同测定时间的天气状况不同(有时天气晴朗,阳光充足;有时阴天,阳光较少),因而测定值受到影响,但胁迫处理和对照所受影响的程度一致,表现出类似的规律,所以可不予考虑。

2.1.1 土壤水分梯度对白三叶叶片净光合速率和呼吸速率的影响

图 1 显示,轻度干旱胁迫下,‘海发’的净光合速率前期(0 ~ 14d)与对照相比无显著差异,随后逐渐升高并超过对照,处理末期时显著高于对照水平($p < 0.05$),说明轻度水分胁迫对‘海发’的光合作用不但没有抑制,一定时期后反而有促进作用;重度胁迫下,‘海发’的净光合速率前期低于对照,第 21 天达到最低点,后期又逐渐恢复到对照水平。轻度胁迫对‘瑞文德’叶片净光合速率的影响也不是很大,前期有所下降,第 21 天下降到最低水平,与对照相比差异显著($p < 0.05$),随后逐渐升高直至接近对照。重度胁迫对‘瑞文德’叶片净光合速率的影响较大,整个胁迫期间,‘瑞文德’净光合速率都低于对照水平,第 14 天显著低于对照水平($p < 0.05$),从第 21 天之后与对照相比存在极显著差异($p < 0.01$)。说明重度胁迫对‘瑞文德’的光合机构造成了严重破坏,使其光合能力受到影响。

无论在轻度胁迫还是在重度胁迫下,‘海发’的呼吸速率都低于对照水平。轻度胁迫前期,呼吸速率下降,第 21 天显著低于对照($p < 0.05$),随后上升逐渐接近对照。重度胁迫时下降的幅度较大,第 14 天达到显著水平($p < 0.05$),第 21 天、28 天达到极显著水平($p < 0.01$),处理末期也接近对照水平。‘瑞文德’叶片的呼吸速率在轻度胁迫时与对照相比没有显著差异,始终处于较高水平;重度胁迫时前期(0 ~ 28d)不断升高,第 28 天显著高于对照,之后又迅速下降,处理末期显著低于对照($p < 0.05$)(图 1)。

2.1.2 土壤水分梯度对白三叶叶片蒸腾速率和水分利用效率的影响

轻度胁迫对两个品种白三叶叶片的蒸腾速率没有显著影响;重度胁迫时,‘海发’叶片的蒸腾速率前期无变化(0 ~ 14d),之后下降,处理末期显著低于对照($p < 0.05$),对‘瑞文德’的影响无显著变化(图 2)。

如图 2 所示,两者水分利用效率受不同干旱处理的影响差别较大。轻度胁迫下,‘海发’的水分利用效率前期没有受到影响,从第 21 天开始上升,第 28 天与对照相比存在极显著差异($p < 0.01$);重度胁迫时,前期稍低于对照,处理末期又逐渐恢复。‘瑞文德’的水分利用效率在整个处理期间都呈下降的趋势,轻度胁迫时前期(0 ~ 21d)显著低于对照,后期与对照相比无显著差异。重度胁迫时,整个处理期间都显著低于对照水平($p < 0.05$)。

2.1.3 土壤水分梯度对白三叶叶片气孔导度和胞间 CO_2 浓度的影响

图 3 显示,在轻度胁迫下,两个品种白三叶的气孔导度与对照相比没有明显差异。在重度胁迫下,‘海发’的气孔导度始终低于对照,而‘瑞文德’的表现则不同,胁迫前期保持下降的趋势,第 14 天达到最低点,随后又逐渐恢复,胁迫末期接近对照。在轻度胁迫下,‘海发’的胞间 CO_2 浓度没有较大变化,‘瑞文德’始终低

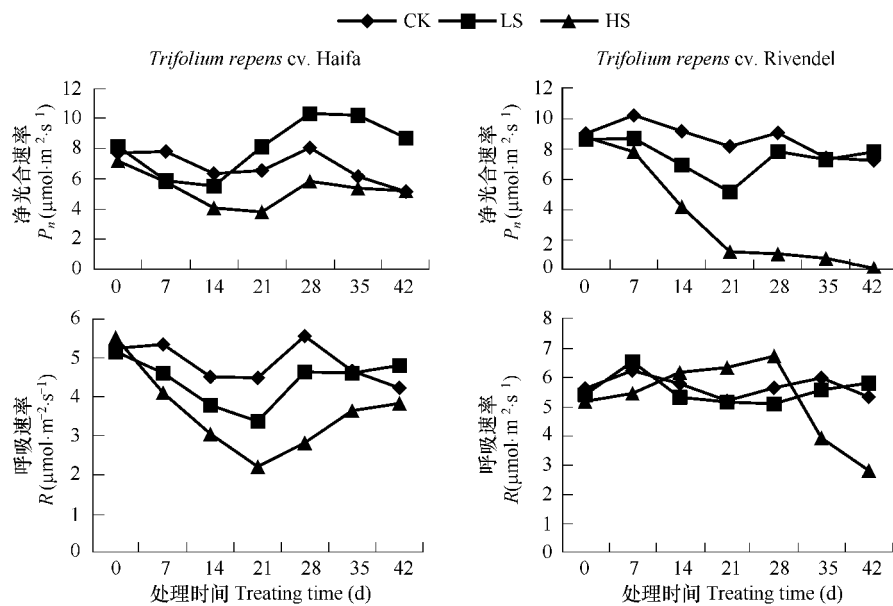


图1 土壤水分梯度对白三叶净光合速率(P_n)和呼吸速率(R)的影响

Fig. 1 Effect of soil water gradient on net photosynthetic rate(P_n) and respiration rate(R) in white clover

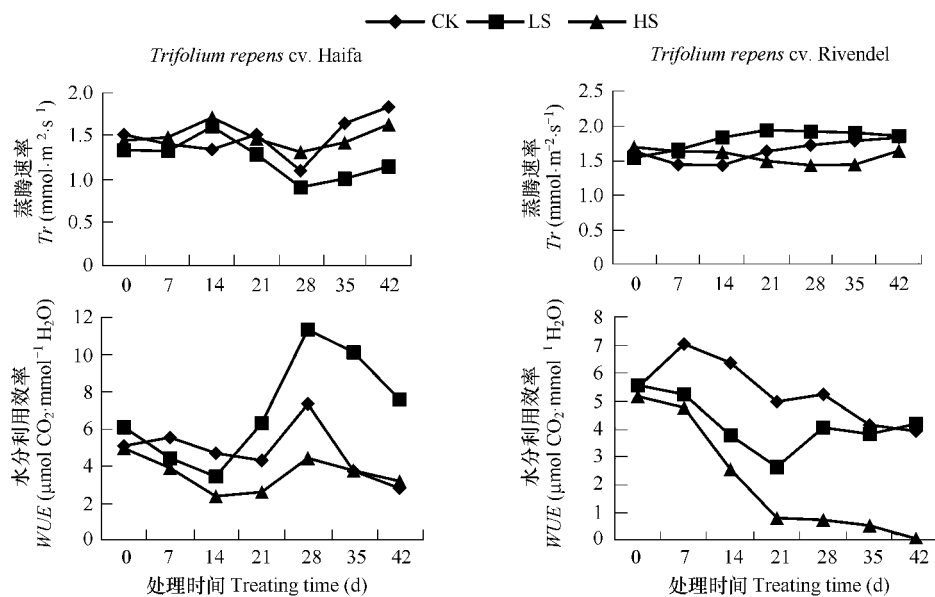


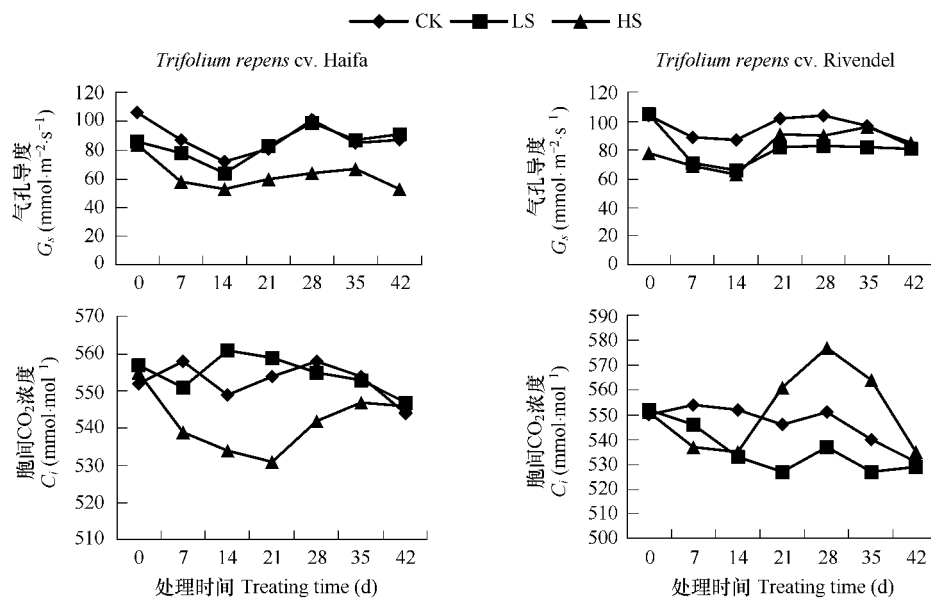
图2 土壤水分梯度对白三叶蒸腾速率(Tr)和水分利用效率(WUE)的影响

Fig. 2 Effect of soil water gradient on transpiration rate(Tr) and Water utilization efficiency(WUE) in white clover

于对照水平。重度胁迫下,‘海发’在胁迫期间显著低于对照($p < 0.05$),而‘瑞文德’前期下降,后期又不断升高,直至超过对照。

2.2 土壤水分梯度对白三叶根系分布的影响

通过两因素(品种和干旱处理)方差分析,可以看出(表1),在干旱胁迫初期(0d),两个白三叶品种的总根长差别不明显,在各土层中的分布情况也没有明显差异。在胁迫中期(21d),不同于干旱处理下,‘海发’在0~20cm土层中根总长与对照相比没有显著差异,而在20~40cm中的根总长显著高于对照,分别是对照的2.29倍(轻度)和2.34倍(重度);重度胁迫时在40~60cm土层中的根总长又显著高于轻度胁迫和对照。‘瑞文德’各处理在0~20cm中的根总长显著高于‘海发’的各个处理,而品种内各处理间无差异;在20~

图3 土壤水分梯度对白三叶气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)的影响Fig.3 Effect of soil water gradient on stomatal conductance(G_s) and Interceular CO_2 concentration(C_i) in white clover

40cm 土层中品种内各处理间无差异,却极显著低于‘海发’的胁迫处理;在 40~60cm 土层中,只有‘海发’的重度胁迫处理显著高于其他处理。末期(42d),‘海发’的胁迫处理在 0~20cm 的根总长极显著低于其他处理,品种内两胁迫处理间无差异;在 20~40cm 土层中极显著高于其他处理,品种内两胁迫处理间亦无差异;在 40~60cm 土层中极显著高于其他处理,重度胁迫处理又极显著高于轻度胁迫处理。轻度胁迫时,‘瑞文德’在 0~20cm 和 20~40cm 中的根总长显著升高,在 40~60cm 中无明显变化;重度胁迫时,在 0~20cm 中下降,在 20~40cm 中升高,但幅度不大,在 40~60cm 中变化不明显。

表1 干旱胁迫对白三叶根系分布和根冠比的影响

Table 1 Effects of drought stress on root spatial distribution and Root/shoot of white clover

品种 Varieties	处理 Treatment	根总长 Root length(m)									根冠比 Root/shoot		
		土层深度 Root depth											
		0 ~ 20cm			20 ~ 40cm			40 ~ 60cm					
		处理时间 Treatment time											
		0d	21d	42d	0d	21d	42d	0d	21d	42d	0d	21d	42d
海法 Haifa	CK	15.05	19.77	24.95	6.57	7.28	11.78	1.95	2.47	2.49	0.32	0.36	0.33
		aA	aA	aA	aA	aA	aA	aA	aA	aA	aA	aA	aA
	LS	12.47	18.95	10.43	7.95	16.71	24.39	1.34	4.13	14.91	0.36	0.54	0.59
		aA	aA	bB	aA	bB	bB	aA	aA	bB	aA	bA	bA
	HS	13.66	18.46	8.91	7.74	17.07	22.43	2.12	9.54	23.58	0.33	0.61	0.79
		aA	aA	bB	aA	bB	bB	aA	bB	cC	aA	bA	bA
瑞文德 Rivendedl	CK	18.20	26.39	27.64	5.24	8.11	9.94	0.78	1.82	2.01	0.27	0.30	0.29
		aA	bB	aA	aA	aA	aA	aA	aA	aA	aA	aA	aA
	LS	16.95	27.83	32.77	4.43	8.34	13.07	1.09	2.03	3.74	0.29	0.46	0.54
		aA	bB	aA	aA	aA	aA	aA	aA	aA	aA	aA	bA
	HS	16.96	30.44	23.48	3.92	9.37	14.55	0.61	1.99	4.57	0.31	0.53	0.68
		aA	bB	aA	aA	aA	aA	aA	aA	aA	aA	bA	bA

每一列小写字母不同表示在 0.05 水平上差异显著;大写字母不同表示在 0.01 水平上差异极显著 Different small letters within same column showed difference at 0.05 level; Different capital letters within same column showed very difference at 0.01 level

2.3 土壤水分梯度对白三叶根冠比的影响

表 1 显示,随着胁迫时间的延长,白三叶根冠比都大幅提高。在轻度胁迫中期(21d)和末期(42d)‘海发’比对照分别增加了 50% 和 78%,‘瑞文德’比对照分别增加了 53% 和 86%;在重度胁迫中期(21d)和末期(42d)‘海发’比对照分别增加了 69% 和 139%,‘瑞文德’比对照分别增加了 77% 和 134%。然而,从表 1 还可以看出,在相同胁迫处理的同一时期,不同品种白三叶的根冠比没有显著差异,这似乎与根冠比的大小在一定程度上代表植物耐旱能力高低的论点有抵触,但通过进一步分析发现,这一结果是两个白三叶品种根冠比增加的渠道不同造成的,‘海发’主要通过根系增生使根冠比增大,而‘瑞文德’根冠比增大则有两个方面的原因:一是根量增加;二是叶片的干枯死亡。由此可见,根冠比的增大并不代表植物根量同比例增大,更不能说明植物耐旱能力提高。

3 讨论

目前,大量关于水分胁迫与植物关系的研究涌现出来,这为充分认识植物生理特性,为节水灌溉措施的选择提供了大量可资利用的资料^[13]。植株的生长状况是自身的遗传特性和众多环境因素共同作用的结果,任何时期、任何环境因素的变化均能引起植株生长的改变,体现出如光合特性、物质积累、根系分布等方面的差异。白三叶根系较小,对于干旱胁迫更敏感,体现在生长及生理生化特征变化的程度更明显^[12~14]。有研究成果表明,土壤水分不足是目前影响白三叶生长的主要因素,土壤水分胁迫发生的程度和作用范围对白三叶根、冠生物量累积的影响存在明显差异^[14]。土壤干旱梯度是在生产管理中普遍存在的现象,如高温蒸发使土壤表层水分迅速散失、中耕措施破坏表层的毛细现象、滴灌管的埋设使水分下渗等,这一现象的存在使白三叶的生长受到不同程度的影响。本试验通过对这一现象的模拟旨在找到土壤水分梯度与白三叶光合特性及根系生长之间的关系。多数报道指出,中度及比其程度更严重的干旱限制了植物的生长,导致光合速率降低, WUE 升高^[15,16]。本试验结果表明,在轻度干旱的前期,白三叶的光合作用受到了影响,但程度不十分严重,而且随后又恢复或超过胁迫前的状态,说明轻度干旱胁迫对白三叶的生长不仅没有抑制作用,有时还具有促进作用,这与山仑等的研究结论基本一致^[17]。重度干旱时,只是对‘瑞文德’产生了较为严重的影响。干旱时呼吸速率的降低有利于植物在低 P_n 条件下保持碳平衡,维持生长^[18]。由试验结果可知,‘海发’的这种能力明显高于‘瑞文德’,这也是‘海发’能够忍受重度干旱的原因之一。干旱胁迫下,‘海发’的蒸腾速率下降的较为明显,而水分利用效率增幅也较大;‘瑞文德’在轻度胁迫下的表现与‘海发’大体相似,但在重度胁迫下却表现出相反的趋势。从气孔导度和胞间 CO_2 浓度来看,轻度胁迫对‘海发’的影响不大,却使‘瑞文德’降低,说明‘瑞文德’对于干旱更敏感。重度胁迫时‘海发’的表现与轻度胁迫下的‘瑞文德’表现相似,但‘瑞文德’的气孔导度没有下降,而胞间 CO_2 却显著升高。以上结果说明白三叶受干旱胁迫危害较轻时气孔因素起主要作用,而在干旱胁迫危害较重时非气孔因素起主要作用。Herppich 和 Peckmann 以露草(*Aptenia cordifolia*)为材料研究证明,尽管植物受到干旱胁迫时通常气孔会关闭,但在某些情况下(如严重干旱),相比较而言,光合作用受叶绿体固定 CO_2 能力的控制程度大于受不断增加的 CO_2 扩散阻力的控制程度,即非气孔限制超过气孔限制^[19],本试验的结果与该结论一致。

根冠比的大小能够在一定程度上反映植株的抗旱能力^[20],但不能准确说明抗旱能力的高低。有人认为,向土壤深层扎根的能力是抗旱植物的重要特征^[21,22]。试验结果说明,干旱胁迫发生时,白三叶能够通过根系增生,提高根冠比来增强对干旱的抵御能力,但这种能力因不同品种的根系在不同土层中分布状况而存在明显差异,‘瑞文德’的根冠比虽然增加,但增生的根系主要分布在土壤上层,深根数量很少,因而,当上层土壤出现干旱状况,它没有能力吸收土壤深层的水分,因而受到干旱伤害,继而出现叶片的干枯死亡。这是该品种根冠比增加造成耐旱能力提高假象的根本原因。‘海发’根冠比增加主要是由根系增生贡献的,尤其是当上层土壤出现干旱时,该品种的深根数量显著增加,提高了对深层水分的吸收能力,从而避免了干旱伤害。这可能是‘海发’的耐旱能力高于‘瑞文德’的原因之一。

4 结论

当土壤出现干旱梯度时,上层 0~20cm 干旱对白三叶的生长没有影响或影响很小,一定时期后反而有促

进作用,使之根系增生,光合能力增加,水分利用效率提高。0~40cm 干旱对‘海发’的影响不大,但对‘瑞文德’造成了伤害,说明‘海发’的耐旱能力超过‘瑞文德’。

References:

- [1] Aparicio-Fejo P M, Sanchez- Diaz M F, Pena J I. Nitrogen fixation, Stomatal response and transpiration in *Medicago sativa*, *Trifolium repens*, and *Trifolium subterraneum* under water stress and recovery. *Physiol Plant*, 1980,48:1—4.
- [2] Burch G J, Johns G G. Root absorption of water and physiological responses to water deficits by *Festuca arundinacea* Schreb. and *Trifolium repens* L. *Aust. J. Plant Physiol*, 1978, 5:859—871.
- [3] Clifford P T P. Interaction between leaf and seed production in white clover (*Trifolium repens* L.). *Journal of Applied Seed Production*, 1986,4:37—43.
- [4] Oliva R N, Steiner J J, Young W C. White clover seed production I. Crop water requirements and irrigation timing. *Crop Science*, 1994,34:762—767.
- [5] Oliva R N, Steiner J J, Young W C. White clover seed production II. soil and plant water status on yield and yield components. *Crop Science*, 1994,34:768—774.
- [6] Christine B B, Alexander A C, Athole H M, *et al.* Reproductive development of white clover (*Trifolium repens* L.) is not impaired by a moderate water deficit that reduces vegetative growth I. inflorescence, floret and ovule production. *Crop Science*, 2002,42:406—414.
- [7] Christine B B, Alexander A C, Athole H M, *et al.* Reproductive development of white clover (*Trifolium repens* L.) is not impaired by a moderate water deficit that reduces vegetative growth II. fertilization efficiency and seed set. *Crop Science*, 2002,42:414—422.
- [8] Carrow R N. Drought resistance aspects of turfgrasses in the southeast: Root-shoot responses. *Crop Science*, 1996,36:687—694.
- [9] Hays K L, Barber J F, Kenna M P, *et al.* Drought avoidance mechanisms of selected bermudagrass genotypes. *Houtscience*, 1991,26:180—182.
- [10] Marcum K B, Engelke M C, Morton S J, *et al.* Rooting characteristics and associated drought resistance of zoysiagrass. *Agronomy Journal*, 1995, 87:534—538.
- [11] Smucker A J M, Ritchie J T. Plant physiological responses to the soil-discussion. *International Journal of Crop Science*, 1993,1:747—748.
- [12] Guobin L, D R Kemp. Water stress affects the productivity, growth components, competitiveness and water relations of phalaris and white clover growing in a mixed pasture. *Aust. J. Agric. Res.* 1992,43:659—672.
- [13] Thomas H. Effects of drought on growth and competitive ability of perennial ryegrass and white clover. *J. Appl. Ecol.*, 1984,21:591—602.
- [14] Whitehead D C. The influence of frequent defoliation and of drought on nitrogen and sulphur in the roots of perennial ryegrass and white clover. *Ann. Bot.*, 1983,52:931—934.
- [15] Xu Z Z, Zhou G S. The study progress on the responses of terrestrial plant to global change. *Progress in Natural Science*, 2003,13:113—120.
- [16] Morgan J A, D R Legain, A R Mosier *et al.* Elevated CO₂ enhances water relations and productivity and affects gas exchange in C3 and C4 grasses of the Colorado shortgrass steppe. *Global Change Biology*, 2001,7:451—466.
- [17] Shan L, Xu M. Water saving agriculture and its physioecological bases. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1991,2(1):70—76.
- [18] Holmgren M. Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation? *Oikos*, 2000,90:67—78.
- [19] Herppich W B, Peckmann K. Influence of drought on mitochondrial activity, photosynthesis, nocturnal acid accumulation and water relations in the CAM plants *Prekia sladeniana* and *Crassula lycopodioides*. *Annals of Botany*, 2000,86:611—620.
- [20] Joslin J D, Henderson G S, The determination of percentages of living tissue in woody fine root samples using Triphenyltetra-Zolium Chloride. *Forest Science*, 1984,30:965—970.
- [21] Carrow R N. Drought avoidance characteristics of diverse tall fescue cultivars. *Crop Science*, 1996,36:371—377.
- [22] White R H, Engelke M C, Morton S J *et al.* Irrigation water requirement of zoysiagrass. *International Turfgrass Society Research Journal*, 1993,7, 587—593.

参考文献:

- [15] 许振柱,周广胜. 陆生植物对全球变化的适应性研究进展. *自然科学进展*,2003,13:113~120.
- [17] 山仑,徐萌. 节水农业及其生理生态基础. *应用生态学报*,1991,2(1):70~76.