

干旱胁迫下紫花苜蓿根系形态变化及 与水分利用的关系

李文尧^{1,2}, 张岁岐^{2,*}, 丁圣彦¹, 山 仑^{1,2}

(1. 河南大学生命科学学院, 生态科学与技术研究所, 开封 475004;

2. 西北农林科技大学 中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100)

摘要: 采用盆栽实验方法研究了紫花苜蓿(品种: 陇东和阿尔冈金)根系形态、生物量、蒸腾耗水量等对持续干旱的反应及与水分利用效率(*WUE*)间的关系, 以期揭示紫花苜蓿对干旱胁迫的适应机制。结果表明: 干旱胁迫使得紫花苜蓿根系形态特征在年季间、茬次间和品种间发生了显著变化, 主要表现为主根伸长生长受到抑制、主根直径变细、侧根和根系总长度伸长生长则被促进、根系表面积和直径 ≥ 1 mm 的侧根数目显著增加、根系生物量下降, 这是紫花苜蓿对干旱逆境的适应策略, 但这种适应性存在限度。另一方面, 干旱胁迫条件下紫花苜蓿草产量和蒸腾耗水量也因生长年限、茬次和品种的不同而呈现不同程度的降低。紫花苜蓿根系形态性状(总根长、根系生物量与根冠比)与植株水分利用效率间具有显著的相关性, 其中根重对水分效率的影响是第一位的。*WUE* 在根系形态与冠层水分消耗的协同变化下得到有限提高。对干旱的耐性最终表现为第 2 年 > 第 1 年、第 1 茬和第 2 茬 > 第 3 茬、陇东 > 阿尔冈金。

关键词: 干旱胁迫; 紫花苜蓿; 根系形态; 水分利用

Root morphological variation and water use in alfalfa under drought stress

LI Wenrao^{1,2}, ZHANG Suiqi^{2,*}, DING Shengyan¹, SHAN Lun^{1,2}

1 College of Life Sciences, Institute of Ecological Science and Technology, Henan University, Kaifeng 475004, China

2 Northwest Science and Technology University of Agriculture and Forestry, State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farmings on Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation Chinese Academy of Sciences and Ministry of Education, Yangling 712100, China

Abstract: Great challenge in agricultural production is how to harvest more with less water consumption. Improvement of water use efficiency (*WUE*) for plant itself becomes increasingly more important. Root system is essential to uptake water from soil for plant growth. However, it is still a divergent topic about the regulating mechanism between root morphological variations and shoots water consumption.

To clarify a relationship between *WUE* change and root morphological characteristics further under water deficit and understand the adaptive traits to drought stress of root morphological components, the response of biomass, water dissipation and root morphology, including root length, root surface-area, root volume, basal diameter of main root to the continual drought stress conditions were studied in potted one- and two-year old alfalfa (cultivars: Long-Dong and Algonquin). Three levels of soil moisture including $(75 \pm 5)\%$, $(55 \pm 5)\%$ and $(35 \pm 5)\%$ of field capacity were controlled with weighing method. The plants grown in rain-proof shed were irrigated by using tap water. Tests were carried out at branching and anthesis stages of one- and two-year old alfalfa plants.

The results show that root morphology of alfalfa changed remarkably among plant age, harvest times and cultivars under water stress. The inhibition of main root elongation and the enhancement of lateral roots and total root elongation were stimulated by drought stress, demonstrated by enlarged root surface area and increased numbers of lateral roots (≥ 1 mm),

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2009CB118604); 国际自然科学基金项目(40671175); 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室开放基金项目(10501234); 省部共建河南大学科研课题项目(SBGJ090405)

收稿日期: 2010-02-06; 修订日期: 2010-06-25

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

with thinner main root and declined root biomass. All these root morphological changes, which differ among different seasons, harvest times or cultivars, increasing in adaptation to drought conditions is limited. On the other hand, the biomass and water dissipation amounts declined and differed with the change of season, biomass harvesting or cultivar when subjected to drought stress. Moreover, there was a significant positive correlation between root morphological characteristics and *WUE*, which indicated that root weight had largely effected on *WUE*. Therefore, the increase of *WUE* under water stress depended on the root morphology, including total root length, root biomass and root/shoot ratio etc., and canopy water consumption. Alfalfa tolerance to drought stress was stronger compared with two-year old plants than one-year old ones, with the first harvest and the second than third harvest, with Long-Dong than Algonquin. The adaptive changes of root morphology are the main strategies to endure drought stress in alfalfa. In general, this study explored the adaptive mechanism to drought and improvement of *WUE* in alfalfa.

Key Words: drought stress; alfalfa; root morphology; water use

人口增长、城市扩张、经济发展和气候变化带来的水资源短缺使得农业生产中迫切需要解决如何在获得植物性产品高产的同时尽可能减少水分消耗^[1-2]。根系是植物吸水的主要器官,干旱来临时其最先感知,迅速产生化学信号向上传递来促使气孔关闭,以减少水分散失^[3],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。然而目前关于干旱条件下植株根系形态与地上部用水调控机制方面的研究结论并不一致:一方面认为干旱会同时抑制根系扩展和地上部水分利用^[4],另一方面则认为虽然干旱导致地上部生长受抑制,但会促进根系伸长生长,增大根冠比,提高水分利用效率(water use efficiency, *WUE*)^[5],这种分异性可能与植物自身的生物学特性和试验条件有关,但排除生物物种差异外的其它生理生态研究仍需深入,以进一步明确植物 *WUE* 变化与其根系形态特征变化间的关系。

紫花苜蓿是(*Medicago sativa* L)世界上广泛栽培的豆科牧草之一,具有较好的社会、经济和生态效益。干旱是紫花苜蓿出苗及成苗的限制因子之一^[6],季节性干旱更是影响其正常生长的主要环境要素。紫花苜蓿根系具有强大的直根系统,随土壤水分减少其根系生长深度有时可达 7—9m 或更深^[7-9],且根系直径逐渐变细,以利于吸收利用土壤深层水分,被认为是其抗旱的主要原因之一^[10]。但紫花苜蓿根系形态特征有多个组分,这些组分对干旱胁迫的适应性应答是趋同还是分异,目前尚不明晰。另有研究证实紫花苜蓿为高耗水植物^[11],因此研究其根系形态变化与 *WUE* 间的关系,探求提高其 *WUE* 的策略更具有深刻的理论价值和生产实践意义^[12]。然而目前对紫花苜蓿 *WUE* 的研究多集中在个体的生理反映方面,即蒸腾速率和光合速率的关系方面,而在实际生长中紫花苜蓿的水分消耗要更多,因为紫花苜蓿叶片气孔、冠层蒸腾和地表蒸发均会因为环境水分条件的改变而发生显著变化,这些变化势必影响紫花苜蓿生长过程中的水分消耗,并且目前其定量关系并不十分清楚;同时,*WUE* 的变化亦可反应紫花苜蓿耐旱性问题^[10, 12]。因此,本文拟对干旱逆境下紫花苜蓿根系阶段性形态变化及与水分利用之间的关系予以阐述,以期进一步揭示干旱逆境下紫花苜蓿水分吸收与利用的适应机制和它的耐旱能力。

1 材料与方法

1.1 试验材料及处理

选用阿尔冈金和陇东苜蓿为试验材料。采用盆栽方式,盆口直径为 29 cm,深度 40 cm。盆栽用土为黄土高原区黄绵土,土壤全氮、全磷和有机质含量分别为 0.032%、0.108% 和 0.335%,田间饱和持水量 20.12%,风干土土壤含水量为 5.5%。每盆装粉碎过筛的风干土 11.3 Kg,将尿素 4.4 g、硫酸钾 4.4 g、过磷酸钙 17.2 g 和腐熟有机肥 200 g,作为底肥与过筛风干土混匀后装盆。

试验在干旱棚内完成,设 3 个土壤水分处理:正常供水(为对照,CK)、中度水分胁迫(Moderate stress, MS)和重度水分胁迫处理(Serious stress, SS),其土壤水分含量分别维持在土壤田间持水量的(75 ± 5)%、(55 ± 5)% 和(35 ± 5)%。每处理设置 8 个重复。称重法控制土壤水分,同时记录水分耗用量。分别于 2005 年 10

月 18 日(秋播,生长 2a)和翌年 4 月 30 日播种(春播,生长 1a)。每盆 10 穴,每穴 2 粒,子叶展开后定苗,每盆 5 株。秋播苜蓿在冬前正常供水,返青后(翌年 2 月 21 起)开始控水(让其自然干旱到田间持水量的 $(55 \pm 5)\%$ 和 $(35 \pm 5)\%$,此后一直维持该含水量)。春播苜蓿在幼苗第 7—8 片真叶完全展开时始控水,之前正常供水,方法同秋播苜蓿。另设置空白试验对照 8 盆(春播与秋播各 4 盆),测定对应条件下的土面蒸发,总体蒸散与土面蒸发的差值即为植株蒸腾耗水量。

试验期间,于紫花苜蓿初花期(达到 50% 开花量)刈割。秋播苜蓿共刈割 3 次,时间分别为 2006 年 5 月 23 日—6 月 3 日、7 月 13—27 日和 9 月 20 日—10 月 6 日;春播苜蓿于 9 月 18—10 月 3 日刈割 1 次。每次齐地收割,不留茬。秋播苜蓿每次刈割后恢复供水到对照水平,以保证下茬萌发。秋播苜蓿于第 1 茬和第 3 茬刈割后、春播苜蓿于分枝期(达到控水要求 30 d 左右)和刈割后做根系形态分析处理。

1.2 实验方法及测定指标

地上生物量 于刈割后立即称重地上部分,得鲜草产量;之后在 105°C 下杀青 30min,再在 80°C 下烘至衡重,得地上部干重。

地下生物量 用冲根器将根系冲洗干净后,用吸水纸吸干根系表面水分,称得鲜重;地下部干重获得方法同地上生物量。

根系形态指标 冲根器冲洗干净后,用吸水纸吸干根系表面水分,用 CI-400 型根系图象分析系统得出根表面积和根系长度,其中主根长度用直尺测得;主根直径用游标卡尺测得;根体积用排水法测得。

水分利用效率(water use efficiency, WUE): 紫花苜蓿 WUE 用每盆干草产量与同期蒸腾耗水量之比来表示;即 $WUE = Y/ET(\text{g/kg})$, Y 为干草产量(g), ET 为蒸腾耗水量(kg)。

2 结果

2.1 干旱胁迫下紫花苜蓿根系长度的变化

2.1.1 主根长度的变化

干旱胁迫下,不同生育时期和不同生长年限紫花苜蓿的主根伸长生长均受到了抑制,即正常供水(CK) > 中度干旱胁迫处理(moderate stress, MS) > 重度干旱胁迫处理(serious stress, SS)(图 1),且在生长第 1 年更为明显($P < 0.05$)。同时,随着增长年限的增加,苜蓿主根伸长生长的受抑程度逐渐减弱;但同一生长年限随着生育时期的推进,主根受抑程度有所增强。生长第 1 年和第 2 年,胁迫处理紫花苜蓿主根长度分别较 CK 下降了 9.21%—26.32% 和 6.24%—20.63%。第 2 年刈割 3 茬后,陇东和阿尔冈金 CK、MS 和 SS 主根长度分别比第 1 茬相应处理的增长了 45.72%、38.66%、30.04% 和 26.68%、10.05%、19.46%。另外还可看出,

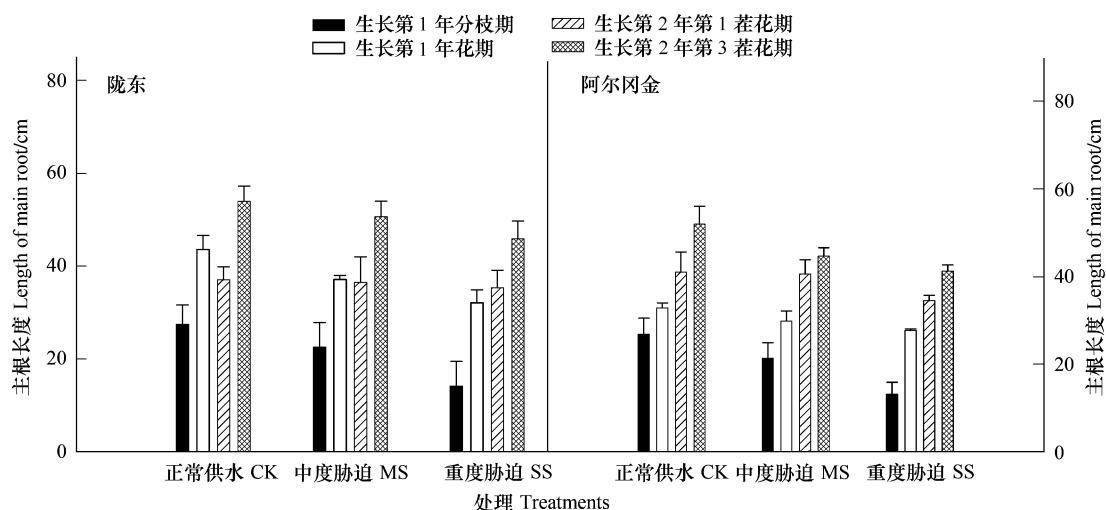


图 1 干旱胁迫对紫花苜蓿主根长度的影响

Fig. 1 Effect of drought stress on the length of main root in alfalfa

生长第2年,陇东主根的伸长生长速率明显大于阿尔冈金的($P < 0.05$)。

2.1.2 侧根长度的变化

对不同水分处理、不同生育时期紫花苜蓿一级和二级侧根长度的测定表明:持续干旱胁迫促进了其(2年生)侧根的伸长生长,即侧根长度表现为 $MS > SS > CK$ (生长1a的陇东分枝期)或 $SS > MS > CK$ (图2, $P < 0.05$)。生长第1年陇东和阿尔冈金在花期,CK、MS和SS侧根长度分别比分枝期相应处理增长了50.79%、7.33%、49.70%和62.11%、17.38%、28.24%;生长第2年刈割3茬后,陇东和阿尔冈金CK、MS和SS侧根长度分别比刈割第1茬后增长了18.54%、24.91%、47.29%和17.18%、25.02%、31.83%。可以看出,干旱处理对紫花苜蓿侧根生长的促进程度在第2年随生育时期的推进而增大,但土壤干旱限制了紫花苜蓿第1年侧根的生长发育,即不同生长年限苜蓿侧根发育对干旱胁迫的耐性存在差异。供试品种间侧根长度变化差异不明显。

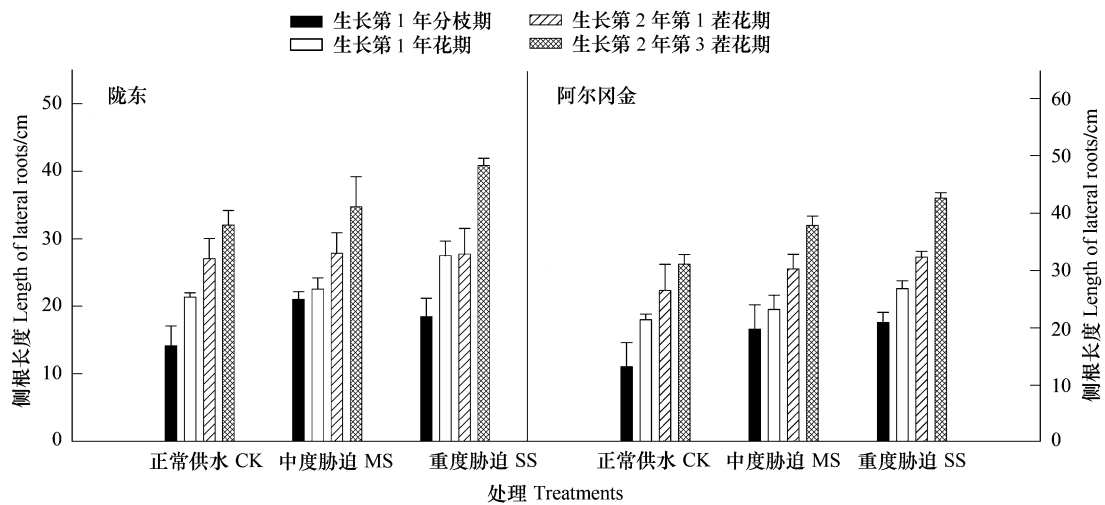


图2 干旱胁迫对紫花苜蓿侧根长度的影响

Fig.2 Effect of drought stress on the length of lateral roots in alfalfa

2.1.3 根系总长度的变化

由于侧根长度的增长和侧根数量的增加,干旱胁迫最终促进了2年生紫花苜蓿根系总长度的增加:生长2a后,陇东和阿尔冈金MS、SS根系总长度分别达到CK的2.07、1.90倍和1.51、1.17倍(图3)。生长1a的紫花苜蓿,其不同水分处理间根系总长度变化差异不明显(尤其是阿尔冈金);生长第2年苜蓿根系总长度的

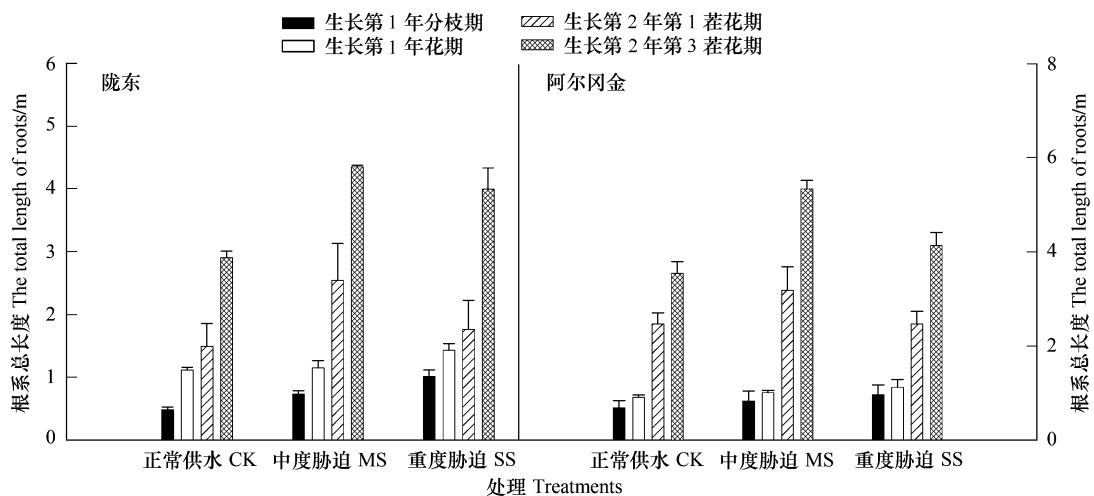


图3 干旱胁迫对紫花苜蓿根系总长度的影响

Fig.3 Effect of drought stress on the total length of roots in alfalfa

增长量则明显大于第 1 年的 ($P < 0.01$), 生长 1a 后, 陇东 MS 和 SS 根系总长度仅分别达到 CK 的 1.03、1.28 倍, 阿尔冈金的分别达到了 1.11、1.23 倍。品种间, 陇东根系总长度的变化更明显于阿尔冈金 ($P < 0.05$)。

2.2 干旱胁迫下紫花苜蓿主根粗度、侧根数目(直径 ≥ 1 mm)和根系表面积的变化

紫花苜蓿根系表面积和直径 ≥ 1 mm 的侧根数目在受到干旱胁迫后显著增加, 主根粗度则明显减小 ($P < 0.01$) (表 1); 同时, 生长 2a 的紫花苜蓿侧根数目和根系表面积的增长幅度均显著大于生长 1a 的, 而主根粗度的下降幅度则小于生长 1a 的, 表现在: 侧根数目、根系表面积生长第 1 年分别增长了 9.38%—31.25% 和 8.01%—40.08%, 生长第 2 年则分别增长了 16.98%—70.37% 和 23.75%—82.83%; 主根粗度在生长第 1 年下降了 9.39%—31.76%, 生长第 2 年则下降了 6.97%—21.70%。另外, 同一生长年限内, 随着生育时期的推进, 侧根数目、根系表面积和主根粗度的增长或下降的幅度增大。品种间, 无论在何种干旱胁迫处理条件下, 陇东相应指标的变化幅度均大于阿尔冈金的 ($P < 0.05$)。

表 1 干旱胁迫对紫花苜蓿侧根数量、主根粗度和根系表面积的影响

Table 1 Effect of drought stress on the number of lateral roots, width of main root and root surface-area in alfalfa

处理 Treatments		侧根数量 Number of lateral roots (直径 ≥ 1 mm)		主根粗度/cm Width of main root		根系表面积/cm ² Root surface-area	
		陇东	阿尔冈金	陇东	阿尔冈金	陇东	阿尔冈金
第 1 年分枝期	CK	12 $\pm$ 1 c	12 $\pm$ 5 b	0.30 $\pm$ 0.041a	0.30 $\pm$ 0.031a	13.47 $\pm$ 2.94c	10.73 $\pm$ 1.96b
Branching stage of first-year alfalfa	MS	19 $\pm$ 7 b	13 $\pm$ 4 b	0.31 $\pm$ 0.045a	0.29 $\pm$ 0.033a	19.01 $\pm$ 2.32a	16.45 $\pm$ 2.33a
	SS	28 $\pm$ 5 a	21 $\pm$ 4 a	0.28 $\pm$ 0.034b	0.29 $\pm$ 0.054a	16.50 $\pm$ 1.63b	15.33 $\pm$ 2.45a
第 1 年花期	CK	32 $\pm$ 13 b	32 $\pm$ 4 b	0.62 $\pm$ 0.020a	0.63 $\pm$ 0.064a	24.97 $\pm$ 2.69b	32.40 $\pm$ 2.71c
Anthesis stage of first-year alfalfa	MS	40 $\pm$ 9 a	35 $\pm$ 2 b	0.49 $\pm$ 0.016b	0.57 $\pm$ 0.047b	34.98 $\pm$ 1.46a	42.11 $\pm$ 7.29a
	SS	42 $\pm$ 10 a	41 $\pm$ 4 a	0.47 $\pm$ 0.007b	0.43 $\pm$ 0.013c	26.97 $\pm$ 0.10b	37.34 $\pm$ 6.67b
第 2 年第 1 茬花期	CK	42 $\pm$ 1 b	38 $\pm$ 3 c	0.68 $\pm$ 0.110a	0.74 $\pm$ 0.102a	27.79 $\pm$ 6.75c	39.26 $\pm$ 8.89c
Anthesis stage of the first stubble of second-year alfalfa	MS	56 $\pm$ 2 a	45 $\pm$ 4 b	0.61 $\pm$ 0.103b	0.72 $\pm$ 0.065a	52.91 $\pm$ 11.06a	56.95 $\pm$ 2.04a
	SS	53 $\pm$ 3 a	48 $\pm$ 2 a	0.56 $\pm$ 0.109c	0.61 $\pm$ 0.068b	43.06 $\pm$ 11.88b	49.72 $\pm$ 9.90b
第 2 年第 3 茬花期	CK	54 $\pm$ 2 c	53 $\pm$ 6 c	0.92 $\pm$ 0.042a	0.95 $\pm$ 0.009a	39.88 $\pm$ 0.80c	46.15 $\pm$ 4.22c
Anthesis stage of the third stubble of second-year alfalfa	MS	72 $\pm$ 6 a	68 $\pm$ 4 a	0.84 $\pm$ 0.060b	0.88 $\pm$ 0.101b	73.31 $\pm$ 2.87a	77.31 $\pm$ 6.93a
	SS	64 $\pm$ 3 b	62 $\pm$ 5 b	0.71 $\pm$ 0.036c	0.86 $\pm$ 0.035b	62.26 $\pm$ 1.09b	57.11 $\pm$ 3.77b

同列有相同字母表示差异极不显著 ($P < 0.01$)

2.3 干旱胁迫对紫花苜蓿根冠生物量和根冠比的影响

2.3.1 对根系生物量的影响

如图 4 所示, 干旱胁迫后, 除生长 1a 的陇东分枝期根重外, 不同生育时期、不同品种根重均表现为: 对照 $>$ 中度胁迫 $>$ 重度胁迫 ($P < 0.05$); 且生长第 2 年陇东根重下降幅度小于生长第 1 年 ($P < 0.01$), 同一年限随生育时期的推进根重降幅减小; 品种间陇东根重下降幅度小于阿尔冈金 ($P < 0.05$)。生长 2a 的阿尔冈金和陇东 MS 和 SS 根重分别较 CK 分别下降了 12.11%、33.36% 和 3.67%、17.81%, 生长 1a 的分别下降了 9.72%、37.77% 和 10.51%、24.05%。上述结果说明, 紫花苜蓿干旱逆境下根系生物量的变化存在着年季间和品种间的差异。

2.3.2 对地上生物量的影响

受到干旱胁迫后, 紫花苜蓿干草产量明显下降 ($P < 0.01$), 并随胁迫程度增强而降幅增大, 并且同样表现出产量降低幅度生长第 1 年的明显大于第 2 年的趋势 (表 2)。具体表现在: 生长第 1 年胁迫处理干草产量比 CK 降低了 16.32%—55.03%, 生长第 2 年则比 CK 降低了 17.05%—42.19%。另一方面, 生长第 2 年各茬次相比, 干草产量逐茬递减, 其降低幅度则是第 3 茬 $>$ 第 1 茬和第 2 茬 ($P < 0.05$); 品种间则陇东降幅低于阿尔冈金, 尤其在重度胁迫处理下。

2.3.3 对根冠比的影响

干旱胁迫虽然降低了紫花苜蓿生物量, 但显著增大了其根冠比 (R/S), 并且随着胁迫程度的增加 R/S 增大; 但随着生长年限的延长, R/S 的变化程度减弱, 同时生长第 1 年的 R/S 大于生长第 2 年的; 品种间则 R/S

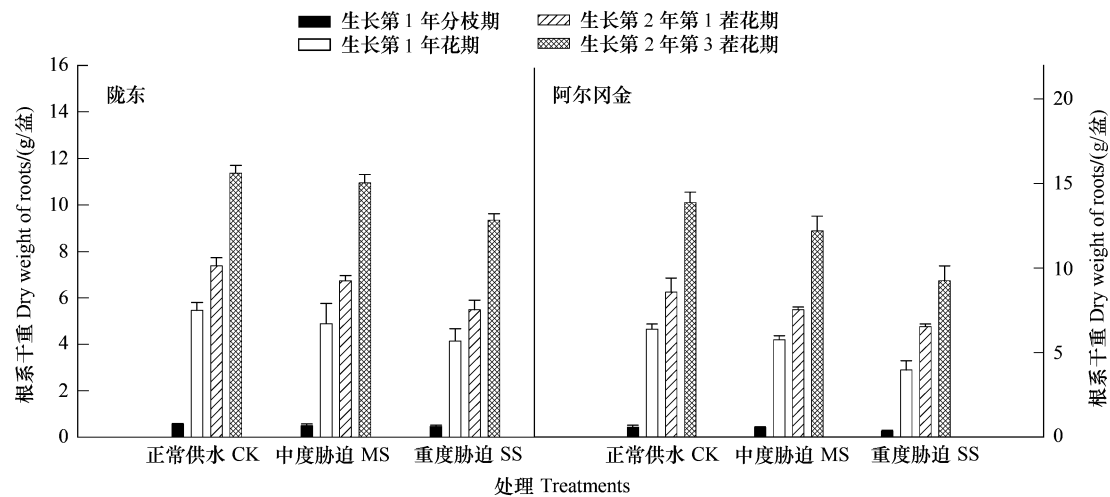


图4 干旱胁迫对紫花苜蓿地下生物量(根系干重)的影响
Fig.4 Effect of drought stress on the dry weight of roots in alfalfa

变化没有明显差异(图5)。说明干旱对紫花苜蓿地上生物量的抑制程度要大于对地下生物量的抑制,但紫花苜蓿对这种抑制的忍耐能力在逐渐增强。干旱促使紫花苜蓿干物质分配发生了改变,优先供应根系生长,产生更加协调的根冠关系以加强对深层土壤水分的利用,这是紫花苜蓿抵抗干旱逆境的一种适应性机制。

表2 干旱胁迫对紫花苜蓿地上生物量(干草产量 g/盆)的影响 ($P<0.01$)

Table 2 Effect of drought stress on hay yield in alfalfa/						
品种 Cultivars	处理 Treatments	第1年总量 Total yield of the first year	第2年第1茬 Yield of the first stubble	第2年第2茬 Yield of the second stubble	第2年第3茬 Yield of the third stubble	第2年总量 Total yield of the second year
陇东	CK	18.66 ± 0.60 a	30.42 ± 0.21 a	19.34 ± 0.09 a	15.28 ± 0.19 a	65.04 ± 3.49 a
	MS	14.46 ± 0.34 b	25.47 ± 0.58 b	17.20 ± 0.39 ab	11.22 ± 0.33 b	53.89 ± 4.22 b
	SS	8.42 ± 0.61 c	19.44 ± 1.29 c	14.83 ± 0.78 b	9.34 ± 0.58 c	43.61 ± 2.99 c
阿尔冈金	CK	19.41 ± 0.50 a	43.18 ± 2.12 a	27.36 ± 1.05 a	20.56 ± 0.34 a	91.10 ± 10.89 a
	MS	16.24 ± 0.99 b	36.39 ± 2.30 b	24.33 ± 0.59 b	14.85 ± 0.21 b	75.57 ± 2.02 b
	SS	8.73 ± 0.34 c	24.69 ± 2.12 c	17.03 ± 0.80 c	10.94 ± 0.91 c	52.67 ± 1.43 c

同列有相同字母表示差异极不显著($P<0.01$)

2.4 干旱胁迫对紫花苜蓿水分利用的影响

2.4.1 对蒸腾耗水量的影响

干旱胁迫处理显著降低了紫花苜蓿的蒸腾耗水量(图6, $P<0.01$)。同时,生长第1年的降幅大于第2年的;生长第2年不同茬次间蒸腾耗水量下降幅度呈现逐茬递增的趋势;供试品种间相同水分处理条件下陇东蒸腾耗水量显著小于阿尔冈金的($P<0.01$),且虽然二者生长第2年耗水总量下降幅度相差不大,但各茬次降幅均是陇东小于阿尔冈金。具体表现在:生长1a后,陇东和阿尔冈金MS和SS蒸腾耗水量分别比CK降低了44.20%和71.43%、30.26%和69.65%;生长2a后,则分别比CK降低了32.36%和50.80%、32.78%和54.63%。生长第2年第1茬、第2茬和第3茬陇东MS和SS蒸腾耗水量分别较CK下降了21.29%和46.90%、17.67%和49.45%、28.83%和57.25%;阿尔冈金的则分别较CK下降了28.65%和53.37%、30.65%和57.75%、37.01%和57.68%。

2.4.2 对水分利用效率(WUE)的影响

干旱胁迫处理也带来了紫花苜蓿WUE的显著提高(表3, $P<0.05$),且生长第1年的紫花苜蓿WUE值及受旱后的增幅均小于生长第2年的,同时,相同水分条件下,2a生紫花苜蓿不同茬次WUE均是:第1茬>第2

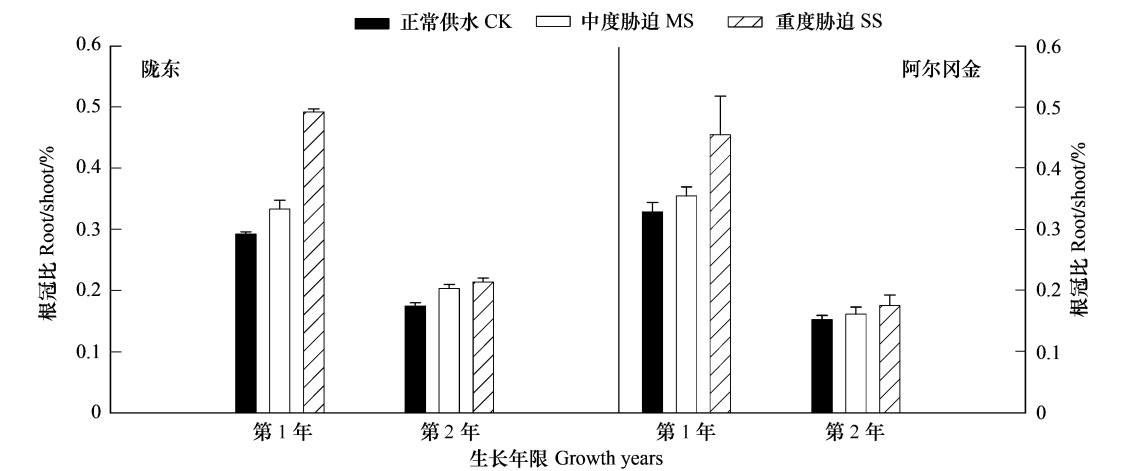


图5 干旱胁迫对紫花苜蓿根冠比的影响
Fig.5 Effect of drought stress on root/shoot ratio in alfalfa

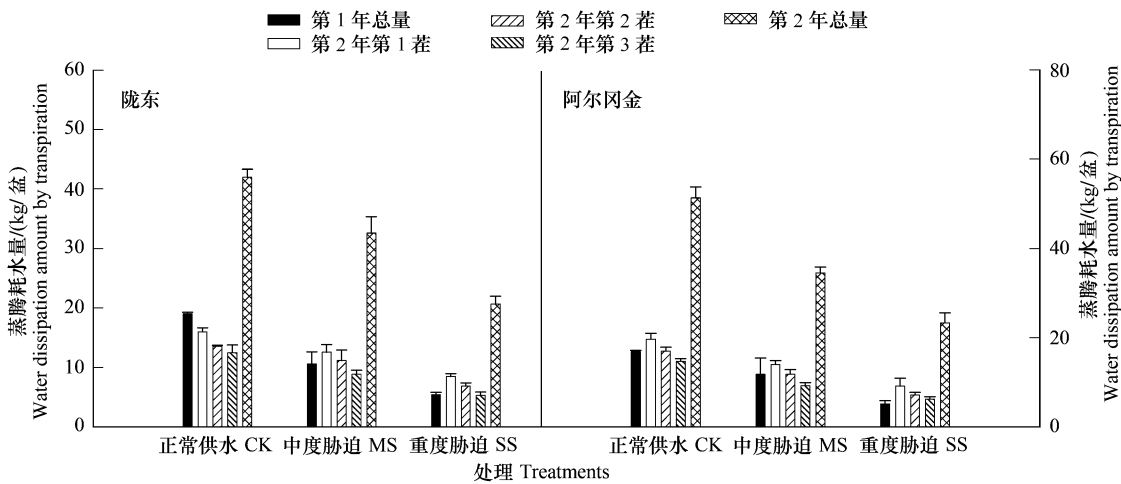


图6 干旱胁迫对苜蓿蒸腾耗水量的影响
Fig.6 Effect of drought stress on water dissipation amount by transpiration in alfalfa

表3 干旱胁迫对苜蓿水分利用效率(WUE, g/kg)的影响(P<0.05)
Table 3 Effect of drought stress on water use efficiency(WUE, g/kg) in alfalfa

品种 Cultivars	处理 Treatments	生长第1年 The first year	秋播第1茬 The first stubble	秋播第2茬 The second stubble	秋播第3茬 The third stubble	生长第2年 The second year
陇东	CK	0.99 ± 0.032b	1.91 ± 0.013b	1.43 ± 0.007c	1.22 ± 0.015c	1.55 ± 0.062c
	MS	1.17 ± 0.032a	2.03 ± 0.046b	1.74 ± 0.035b	1.36 ± 0.037b	1.85 ± 0.038b
	SS	1.24 ± 0.167a	2.40 ± 0.052a	2.16 ± 0.113a	1.75 ± 0.108a	2.01 ± 0.145a
阿尔冈金	CK	1.15 ± 0.030b	2.20 ± 0.108b	1.61 ± 0.062c	1.40 ± 0.023b	1.77 ± 0.017b
	MS	1.27 ± 0.053ab	2.60 ± 0.164a	2.06 ± 0.050b	1.67 ± 0.022a	2.19 ± 0.059a
	SS	1.38 ± 0.070a	2.70 ± 0.231a	2.37 ± 0.111a	1.76 ± 0.146a	2.26 ± 0.061a

同列有相同字母表示差异极不显著(P<0.01)

茬>第3茬;但各茬次WUE的增幅则是:第2茬>第3茬>第1茬。生长第1年的陇东和阿尔冈金,MS和SS的WUE分别增长到CK的1.20和1.27倍、1.10和1.20倍;生长第2年的则分别提高到CK的1.19和1.29倍、1.23和1.27倍。陇东MS和SS第1茬、第2茬和第3茬WUE分别较CK增加了6.38%和25.84%、8.00%和51.73%、10.86%和43.04%;阿尔冈金分别较CK增加了18.17%和22.68%、28.21%和47.31%、

19.57% 和 25.74%。另一方面,相同水分处理条件下陇东 $WUE >$ 阿尔冈金 WUE (生长第 2 年 SS 的 WUE 增幅大于阿尔冈金,而 MS 的 WUE 增幅小于阿尔冈金,但产量降幅小于阿尔冈金, $P < 0.01$),因而认为,陇东对干旱胁迫的适应能力与节水能力强于阿尔冈金。

2.4.3 WUE 与根系形态变化间的关系

遭受干旱胁迫后,紫花苜蓿 WUE 的变化与根系形态变化在一定范围内相关(图 7)。根系总长度和根冠比与 WUE 间的正相关趋势近似相同,仅相关性大小略有差异;而根系生物量与 WUE 曲线负相关,但根重的下降对水分利用效率的贡献是第一位的。即一方面,随着根系总长度的增加、根系生物量的下降以及根冠比的增大等, WUE 得到提高;另一方面, WUE 的提高则是以地上草产量的下降为代价的,因此,干旱逆境下紫花苜蓿 WUE 的提高存在限度。

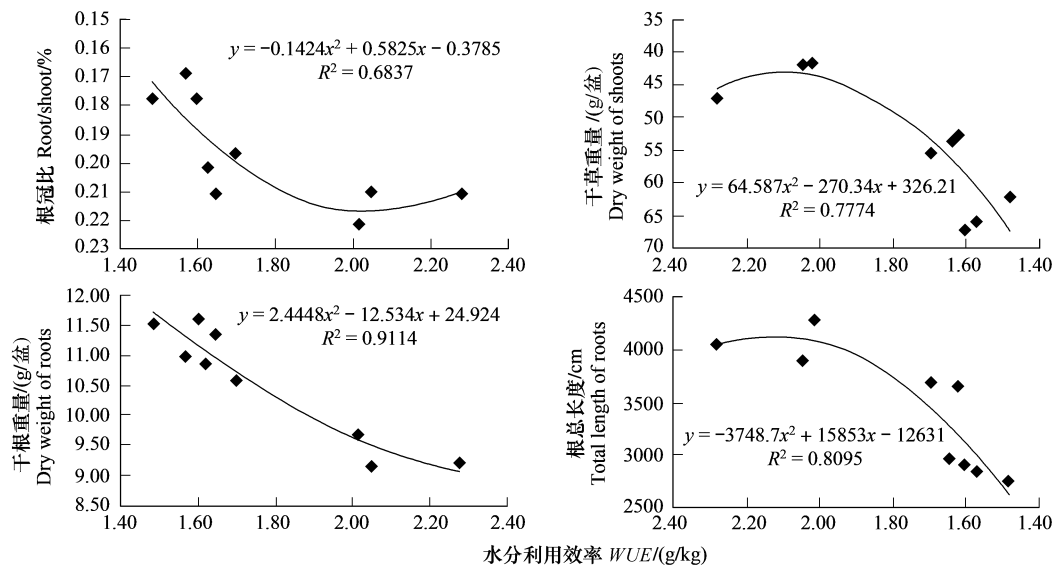


图 7 水分利用效率与根重、根总长度、根冠比和干草重量的关系(陇东)

Fig. 7 Relationship between WUE and dry weight of roots, total length of roots, R/S and dry weight of shoots in Long-Dong

3 讨论

研究证实,植物根系可根据土壤水分状况做出适应性反应,并成为调控植物高效用水的关键环节之一^[13-15]。

3.1 根系形态的变化是紫花苜蓿对干旱环境的适应策略,但这种适应能力存在限度。

当水分成为限制植物生长的条件时,根系会产生形态、生理等方面的变化来维持其功能行为^[16]。对紫花苜蓿的研究发现,持续干旱胁迫使得紫花苜蓿根系形态特征发生了改变,且各个组分的变化趋势并不一致,这些变化在一定程度上存在着胁迫程度、生长年限、生育时期和品种间的差异。一方面,干旱胁迫显著抑制了紫花苜蓿主根的伸长生长,但同时促进了侧根的伸长生长并带来了根系总长度的增加,并随着胁迫程度的加剧受影响程度加大,而相同水分条件下,这种对主根生长的抑制程度随着生长年限的增加而减弱,但对侧根生长的促进程度则表现为增强。张喜英^[15]曾报道,干旱来临时,根系会通过增加在土壤中所占的体积和根长密度等手段来提高土壤水分的供应能力;冯广龙等^[13]也指出,干旱条件下尽管大根系不会保证高产但有助于避免由于水分供应不足而造成的产量下降。白文明等^[9]对紫花苜蓿的研究也得出土壤水分的减少会促进根系纵深生长的结论。更有研究指出,植物的干旱耐性与根系的纵向分布相关^[10]。另一方面,干旱胁迫还显著增加了根系表面积和直径 ≥ 1 mm 的侧根数目,并使得主根变细、根系生物量下降,这些变化的幅度也随生长年限的增长而减弱。Matthias 等^[17]亦曾发现受旱后紫花苜蓿根系表面积增大的现象,但同时他们也发现停止灌溉会带来根系的增大。干旱胁迫对紫花苜蓿根系产生的另一影响就是根冠比的增大,这是干旱条件下根系生长

速率相比冠部受到更小影响的缘故^[18-20]。

因此,干旱逆境下,紫花苜蓿将更大比例的分配有限的、逐渐减少的光合产物到新根中,通过促进根系变长、变细,增大与土壤接触面积等来扩大水分吸收范围,加强对深层土壤水分的利用,这是紫花苜蓿降低水分消耗、避免和忍耐水分亏缺的适应策略。随着生育时期的推进,根系生物量受到的影响程度逐渐减弱,又可以说明这种适应随着生长发育进程的延续在趋向于与环境的更加协调。有研究认为,“大根系”不利于干旱逆境下植物的生存与发展^[5,21],干旱胁迫下紫花苜蓿主根受抑制、侧根受促进、生物量亦下降等形态上的变化虽然趋势不一,但彼此相互协调一方面维系了根系的吸水功能而另一方面减弱了“大根系”冗余消耗养分的弊端,因此干旱条件下紫花苜蓿根系形态上的变化比冠层的变化在其对环境的适应中可能起到更大的作用。但根系生物量的下降又表明,严厉的干旱对紫花苜蓿根系形态的影响更趋向于对其生长发育的限制,紫花苜蓿对于干旱胁迫的适应性阶段性渐强,但这种适应与忍耐能力仍存在限度。

3.2 干旱胁迫下紫花苜蓿根系形态的变化与 *WUE* 曲线相关,使其在一定范围内得到提高

冠层是水分散失的通道,*WUE* 则是水分散失价值与植物耐旱性的衡量标准之一^[12]。经历持续干旱胁迫后的紫花苜蓿,其草产量和蒸腾耗水量显著下降但 *WUE* 显著提高,研究表明,紫花苜蓿冠层水分利用方面的变化与根系形态的变化密切相关,并同样存在着胁迫程度间、生长年限间、生育时期间和品种间的差异。

干旱逆境下,紫花苜蓿根系形态的改变是一种“开源”策略;而蒸腾耗水量的下降以及 *WUE* 的提高则是“节流”的一种表现。“开源”体现在干旱逆境下根系形态的适应性变化上:以保证在干旱逆境下捕获最大限度的水源并用最少量的水分消耗而获得最高的产量^[5]。这些形态特征如根系总长度、根冠比、根系生物量等与 *WUE* 之间呈现二次曲线相关,与 *WUE* 间的变化趋势基本相同,它们的适应性变化更带来了 *WUE* 随生育年限和生育时期增长而增加,虽然这种提高是有限度的。Hund 等^[10]在对玉米的研究上也发现了“开源”趋势,即根系纵向生长,更明显的物种 *WUE* 的有限提高。“节流”则主要体现在紫花苜蓿草产量、蒸腾耗水量在受到干旱胁迫后减小、并随着生长年限的增加降幅逐渐减弱、同一年内第 3 茬降幅最大等方面上,“节流”亦带来了 *WUE* 的有限提高。对玉米、高粱等多个物种的研究也表明干旱胁迫可以适度提高植株的 *WUE*^[10,12]。Bauder^[22]、Grimes 等^[23]和 Otman 等^[24]对紫花苜蓿的研究也都显示,适度干旱处理可以提高其 *WUE*,但以产量的小幅度下降作为代价;但 Saeed 等^[25]则认为,生长在半干旱地区的紫花苜蓿给予适度的水分灌溉,会获得更高的产量和 *WUE*。因此,干旱逆境下紫花苜蓿“开源”与“节流”并进,而根系形态方面产生的适应性变化,比单纯改变植株生物产量等对维持高的水分利用效率可能更有意义。冠层草产量及蒸腾耗水量产生的年季间、茬次间的变化则主要与各茬次生育时期长短、生长期天气状况(第 3 茬生长期炎热高温天气最多)、光合与气体交换能力受影响程度以及不同茬次对干旱逆境抵制能力的不同有关^[26-27]。

3.3 干旱逆境下根系形态及水分利用方面的变化表明,陇东苜蓿具有更好的干旱耐性

品种间,受到干旱胁迫后,陇东主根和总根系伸长生长速率较同期阿尔冈金的(尤其生长第 2 年)更快、主根长度受抑程度更小、侧根增长速度和数量以及根系表面积增长幅度和主根粗度的下降幅度更大;相同水分处理条件下,阿尔冈金草产量和各茬次蒸腾耗水量降幅、根系干重下降幅度均显著大于陇东($P < 0.01$),即受旱后陇东减产幅度小于阿尔冈金,因此,品种间存在根系形态发育和对干旱忍耐能力上的差异,相比陇东具有更好的干旱耐性。

综合上述,随着生育时期的推进,持续干旱使得紫花苜蓿根系形态、地上和地下生物量、水分消耗和 *WUE* 均产生了适应性变化,这些变化存在年季间、茬次间和品种间的差异。面对干旱,根系形态的适应性变化是其忍耐干旱的主要机制。从根系形态、产量和 *WUE* 的变化程度看来:不同生长年限、同一年限不同茬次紫花苜蓿对于干旱胁迫的忍耐能力为:第 2 年 > 第 1 年,第 1 茬和第 2 茬 > 第 3 茬;品种间为陇东 > 阿尔冈金。

References:

- [1] Morison J I, Baker N R, Mullineaux P M, Davies W J. Improving water use in crop production. *Philosophical Transactions of The Royal Society B-*

- Biological Sciences, 2008, (363): 639-658.
- [2] Shan L. Is possible to save large irrigation water? ——The situation and prospect of water-saving agriculture in china. Resources Environment and Development, 2006, (1): 1-4.
- [3] Jia W S, Zhang J H. Stomatal movements and long-distance signaling in plants. Plant Signaling and Behavior, 2008, 3(10): 772-777.
- [4] Yamauchi A, Paradales Jr J R, Kono Y. Root system structure and its relation to stress tolerance//Ito O, Katayama K, Johansen J V D K, Kumar Rao J J eds. Root and Nitrogen in Cropping Systems of the Semiarid Tropics. Tsukuba, Japan: Cultio Corporation, 1996; 211-233.
- [5] Mu Z X, Zhang S Q, Hao W F, Liang A H, Liang Z S. The effect of root morphological traits and spatial distribution on WUE in maize. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(11): 2895-2900.
- [6] Li W R, Zhang S Q, Shang L. Seeds germination characteristics and drought-tolerance of alfalfa and sorghum seedling under water stress. Acta Ecologica Sinica, 2009, (6): 3066-3074.
- [7] Guo Z G, Zhang Z H, Xiao J Y, Hou F J, Lu N. Root system development ability of several alfalfa cultivars in the hilly and valley regions of Loess Plateau. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002, 13(8): 1007-1012.
- [8] Wan S M, Hu J H, Hu S L, Hang Q H, Wang L C, Wang X X. The study on water use efficiency of alfalfa cultivars in weibei high plateau. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2004, 13(2): 133-137.
- [9] Bai W M, Zuo Q, Huang Y F, Li B G. Effect of water supply on root growth and water uptake of alfalfa in wulanbuhe sandy region. Acta Phytocologica Sinica, 2001, 25(1): 25-31.
- [10] Hund A, Ruta N, Liedgens M. Rooting depth and water use efficiency of tropical maize inbred lines, differing in drought tolerance. Plant and Soil, 2009, (318): 311-325.
- [11] Jia Yu, Xu B C, Wang X L, Sun G J, Xu J Z, Li F M. 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. Acta Phytocologica Sinica, 2007, 31(3): 470-475.
- [12] Luo Y Y, Zhao X Y, Huang Y X, Su N, Feng J. Research progress on plant water use efficiency and its measuring methods. Journal of Desert Research, 2009, 29(4): 648-655.
- [13] Feng G L, Liu C M, Wang L. Roles of soil water in regulating root growth and distribution. Eco-agricultural Research, 1996, 4(3): 5-9.
- [14] Wei S, Ren S M, Yang P L, Yan M J. Soil Moisture Dynamic and Root Growth of Alfalfa in Weichang Region. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2006, 22(5): 448-451.
- [15] Zhang X Y. characters and dynamic model of sorghum root growth and development. Chinese Journal of Ecology, 1999, 18(5): 65-67.
- [16] Pierret A, Doussan C, Capowiez Y, Bastardie F, Pagès Loïc. Root functional architecture: A framework for modeling the interplay between roots and soil. Vadose Zone Journal, 2007, (6): 269-281.
- [17] Matthias W, Smith S E. Morphological and physiological characteristics associated with tolerance to summer irrigation termination in alfalfa. Crop Science, 1997, (37): 704-711.
- [18] Hoogenboom, Huck G M G, Peterson C M. Root growth rate of soybean as affected by drought stress. Agronomy Journal. 1987, (79): 607-614.
- [19] Hudak C M, Patterson R P. Root distribution and soil moisture depletion pattern of a drought-resistant soybean plant introduction. Agronomy Journal, 1996, (88): 78-80.
- [20] Benjamin J G, Nielsen D C. Water deficit effects on root distribution of soybean, field pea and chickpea. Field Crops Research, 2006, (97): 248-253.
- [21] Blum A, Sullivan C Y. The effect of plant size on wheat response to agents of drought stress I. Root drying. Australian Journal of Plant Physiology, 1997, (24): 35-41.
- [22] Bauder J W. Alfalfa water use and production on dry land and irrigated sandy loam. Agronomy Journal, 1978, (70): 75-99.
- [23] Grimes D W, Wiley P L, Sheesley W R. Alfalfa yield and plant water relations with variable irrigation. Crop Science, 1992, (32): 1381-1387.
- [24] Otman M J, Tickes B R, Roth R L. Alfalfa yield and stand response to irrigation termination in an acid environment. Agronomy Journal, 1996, (88): 44-48.
- [25] Saeed I A M, El-Nadi A H. Irrigation effects on the growth, yield and water use efficiency of alfalfa. Irrigation, 1997, 17(2): 63-68.
- [26] Sun J H, Wang Y R, Yu L. Growth characteristics and their correlation with the yield of *Medicago sativa*. Acta Pratacultural Science, 2004, 13(4): 80-86.
- [27] Zhang M C, Zhao M L, Wang N Z, Yang M, Huang B, Guo H Y, Wang W T. The analysis of alfalfa aboveground biomass and water use efficiency in Longdong. Pratacultural Science, 2006, 23(1): 55-58.

参考文献:

- [2] 山仑. 能否实现大量节约灌溉用水? ——我国节水农业现状与展望. 资源环境与发展, 2006, (1): 1-4.
- [5] 慕自新, 张岁岐, 郝文芳, 梁爱华, 梁宗锁. 玉米根系形态性状和空间分布对水分利用效率的调控. 生态学报, 2005, 25(11): 2895-2900.
- [6] 李文尧, 张岁岐, 山仑. 水分胁迫下紫花苜蓿和高粱种子萌发特性及幼苗耐旱性. 生态学报, 2009, 29(6): 3066-3074.
- [7] 郭正刚, 张自和, 肖金玉, 侯扶江, 陆妮. 黄土高原丘陵和坡地几个苜蓿品种根系发育能力研究. 应用生态学报, 2002, 13(8): 1007-1012.
- [8] 万素梅, 胡建宏, 胡守林, 黄庆辉, 王龙昌, 王秀学. 不同紫花苜蓿品种水分利用效率研究. 西北农业学报, 2004, 13(2): 133-137.
- [9] 白文明, 左强, 黄元仿, 李保国. 乌兰布和沙区紫花苜蓿根系生长及吸水规律的研究. 植物生态学报, 2001, 25(1): 25-31.
- [11] 贾宇, 徐炳成, 王晓凌, 孙国均, 徐进章, 李凤民. 半干旱黄土丘陵区垄沟集雨对紫花苜蓿人工草地土壤水分和产草量的影响. 植物生态学报, 2007, 31(3): 470-475.
- [12] 罗亚勇, 赵学勇, 黄迎新, 苏娜, 冯静. 植物水分利用效率及其测定方法研究进展. 中国沙漠, 2009, 29(4): 648-655.
- [13] 冯广龙, 刘昌明, 王立. 土壤水分对作物根系生长及分布的调控作用. 生态农业研究, 1996, 4(3): 5-9.
- [14] 魏飒, 任树梅, 杨培岭, 闫美俊. 围场地区紫花苜蓿土壤水分动态变化与根系分布状况研究. 中国农学通报, 2006, 22(5): 448-451.
- [15] 张喜英. 高粱根系生长发育规律及动态模拟. 生态学杂志, 1999, 18(5): 65-67.
- [26] 孙建华, 王彦荣, 余玲. 紫花苜蓿生长特性及产量性状相关性研究. 草业学报, 2004, 13(4): 80-86.
- [27] 张谋草, 赵满来, 王宁珍, 杨民, 黄斌, 郭海英, 王位泰. 陇东紫花苜蓿地上生物量及水分利用率分析. 草业科学, 2006, 23(1): 55-58.