

DOI: 10.5846/stxb201805121045

宋海燕,张静,李素慧,梁千慧,李若溪,陶建平,刘锦春.基于容器分区处理探究黑麦草生长对喀斯特不同土壤生境和水分的响应.生态学报, 2019,39(10): - .

Song H Y, Zhang J, Li S H, Liang Q H, Li R X, Tao J P, Liu J C. Growth response of *Lolium perenne* L. under different soil habitats and water conditions based on container partition in a karst area. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(10): - .

基于容器分区处理探究黑麦草生长对喀斯特不同土壤生境和水分的响应

宋海燕,张 静,李素慧,梁千慧,李若溪,陶建平,刘锦春*

三峡库区生态环境教育部重点实验室,重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室,西南大学生命科学学院,重庆 400715

摘要:为了探究不同水分条件下喀斯特地区分布不均、厚薄不一土壤小生境对禾本科草本植物生长的影响,用 3 种不同深度的容器(对照深度 CK,深土 D 和浅土 S)两两组合为 6 种复合容器(CK-CK、CK-S、CK-D、D-D、S-D 和 S-S)以实现容器分区,研究了黑麦草的根系生长、生物量积累及其分配特征。结果表明:1)在水分充足(W_0)条件下,组合了浅土容器和深土容器的处理中,黑麦草的根系生长(根长、根直径、根表面积和根生物量)均低于对照容器(CK-CK),且有浅土容器的组合处理(S-S, S-D, CK-S)受抑制程度大于有深土容器的组合处理(CK-D, D-D);当水分含量降低后,即中水(W_1)和低水(W_2)条件下,有深土容器的组合[D-D 和(或)CK-D]根系生长与对照相比显著增加,而有浅土容器的组合[S-S 和(或)CK-S]根系生长与对照相比显著降低。2)对比同一处理不同容器分区中黑麦草生长指标发现,在水分充足情况下,深土容器和浅土容器均会抑制植物生长,而当水分减少,S 区根系生长被严重抑制,但 D 区根系增长优势明显。3)水分充足条件下,根冠比未受到显著影响;当水分降低时,组合了深土容器的处理根冠比均有升高的趋势,组合了浅土容器的处理根冠比有降低趋势。由此可见,不同土壤生境带来的物理空间限制会影响植物根系生长和生物量积累与分配,但水分的减少会改变根系生长及生物量积累对不同土壤生境的响应:在水分充足时,土壤物理空间是影响根系生长和生物量积累与分配的主要因子,黑麦草主要发展浅层根系。而当水分减少时,黑麦草根系在浅层土壤中无法获取供给生长代谢活动的足量水分,更倾向于将有限的有机物分配给根,通过根系伸长、表面积和体积增大、直径增粗等策略加强水分吸收,从而增强对干旱的抗逆性,提高对土壤和水分异质性的适应。

关键词:喀斯特;土壤生境;干旱;黑麦草;生物量

Growth response of *Lolium perenne* L. under different soil habitats and water conditions based on container partition in a karst area

SONG Haiyan, ZHANG Jing, LI Suhui, LIANG Qianhui, LI Ruoxi, TAO Jianping, Liu Jinchun*

Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: Bare rock, uneven soil thickness, and drought have resulted in a harsh habitat in karst areas. Therefore, plant growth in these areas requires more advanced adaptation strategies. To explore the effect of unique soil habitats on herbaceous plant (Gramineae) growth under different water conditions in a karst area, we selected three container types [control (CK), deep (D), and shallow (S)] for six soil treatments in the following combinations: CK-CK, CK-S, CK-D, D-D, S-D, and S-S. Root growth, biomass accumulation, and root spatial distribution of *Lolium perenne* L. in different water levels (W_0 , W_1 , and W_2) were observed. The results showed 1) with sufficient water (W_0), the root length,

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31500399);教育部第 49 批留学回国人员科研启动基金资助项目

收稿日期:2018-05-12; 网络出版日期:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jinchun@swu.edu.cn

diameter, surface area, and biomass of *L. perenne* in the compound containers that contained S or D were lower than that of the control (CK-CK). The degree of inhibition of *L. perenne* in treatment combined with shallow soil containers (S-S, S-D, CK-S) was greater than that in treatment combined with deep soil containers (CK-D, D-D). The root growth in treatments containing S (S-S, S-D, CK-S) were more inhibited than those in the treatments containing D (CK-D, D-D). With reduced water content (W_1 and W_2), root growth in the compound containers that contained D (D-D and/or CK-D) was significantly higher than that of the control, whereas it was significantly lower in the containers containing S (S-S/CK-S).

2) Comparing root growth in two sides of one compound container, we found that under W_0 , both deep and shallow soil inhibited plant growth. Under W_1 and W_2 , root growth of the S sides was inhibited severely. However, root growth occurred in the D sides. 3) Under W_0 , the root-to-shoot ratio was not affected by soil space. With decrease in the water content, the root-to-shoot ratio increased in the D compound containers, whereas it decreased significantly in the S compound containers. Thus, the physical space limitation of different soil habitats affected plant root growth and biomass accumulation and distribution; however, the decrease of water content could change these responses; with sufficient water, soil physical space was the main factor affecting root growth and biomass accumulation and distribution. Correspondingly, *L. perenne* mainly developed shallow roots. However, when water was reduced, *L. perenne* roots could not obtain enough moisture in the shallow soil to supply metabolic growth activity. Therefore, *L. perenne* generally distributed limited organic matter to the roots and strengthened water absorption through root elongation, surface area and volume increase, and diameter thickening, to enhance drought resistance and improve adaptability to shallow soil and drought.

Key Words: karst; soil habitat; drought; *Lolium perenne* L; biomass

喀斯特地区岩石裸露,岩溶强烈发育,地表岩溶裂隙、溶洞、漏斗与地下岩溶管道构成立体渗漏型水文网,导致地表蓄水、保水条件极差而地下水深埋,形成该地区特有的“岩溶干旱”现象^[1-3]。同时,由于特殊的地貌地质结构,喀斯特地区造壤能力很低,成土慢而流失快,土层浅薄、分布不连续,异质性强^[4-5]。土壤的浅薄和强烈异质性也进一步加剧了喀斯特地区的“岩溶干旱”^[6-7]。因此,土壤厚薄(或多少)以及所能涵养的水分共同作用,是该地区植物生长发育和繁殖的关键因素。

土壤为植物提供营养和水分,也为植物根系提供“生长空间”,对植物的生长发育起着至关重要的作用。在相同条件下,土体越厚,容积越大,土壤保水保肥能力越强,为植物提供的生长空间也越大,因而有利于植物的生长和生物量的积累^[8-11];相反,浅薄土层中,土壤本身贮水能力较弱,蒸发量大,土壤养分也极易流失,因而生长在浅土中的植物容易受到缺水缺肥的负面影响^[12-13]。同时,浅层土壤因无法为植物根系提供足够的生长空间而限制根系向深层土壤的纵向拓展,从而最终影响植物整株水平的生长^[14-15]。因此,有研究者认为,植物的生长空间对植物根系的影响在一定范围内甚至超过土壤资源条件对植物的影响^[16]。Pooter 等^[17]研究中也发现,当植物生物量(干重)与根系可拓展空间的比值大于 2 g/L 时,植物生长将受到严重影响。

目前,已有大量研究关注了喀斯特地区岩溶干旱对植物的影响,也有研究者逐渐关注土被厚薄不一对植被立地的影响和植物生长的影响^[9,18-19]。但喀斯特石面、石洞等小生境带来的土壤分布高度异质既会造成土层厚度的不一,也会形成不同形状的可拓展空间,这对植物根系拓展是否会产生影响?尤其是当植物面临土壤资源总量相等但土层厚度不一且可拓展空间不一致时,根系会如何“觅食”?结合该地区降雨背景,水分条件的改变又是否会影响根系对不同土壤生境的响应?根系在面临不同土壤生境时,通常生理可塑性先出现,并可能作为局部土壤资源改变的信号,引发产生新根,促进或抑制根系生长,表现出形态可塑性^[20],且产生形态可塑性的可以是一部分根。当同株植物根系分布于不同土壤小生境中时,根系形态可能会表现出一定差异。由此,我们选择根系发达,具有适应性广、抗逆性强特点的黑麦草(*Lolium perenne* L.)作为试验材料^[21],通过模拟上述生境所构成的不同土壤厚度和根系可拓展空间,以分区容器种植实现分根的方法,探讨不同水分条件下,土壤厚度、根系拓展空间对植物根系生长的影响,以验证以下假设:

1) 物理空间、土层厚度会影响植物根系生长,且根系会更倾向于在所提供的更深容器中生长。

2) 水分条件会影响植物根系对物理空间的响应,且水分条件越接近干旱胁迫,根系在较深容器中优势越明显。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为多年生黑麦草(*L. perenne*)。供试土壤为黄色石灰土,取自重庆市沙坪坝区中梁山。土壤基本理化性质为:pH 值为 7.57,有机质(0.273±0.06)%,全氮(0.283±0.00)g/kg,速效钾(111±10)mg/kg,有效磷(0.002±0.00)g/kg,全钾(19.61±0.99)g/kg,全磷(0.871±0.02)g/kg,田间持水量为(38.7±0.01)%(质量含水量)。

1.2 研究方法

实验采用土层深度和水分处理的双因素随机区组试验。不同的土层深度由三种不同规格的纸箱容器实现,分别为对照 CK(长×宽×高,下同):10 cm×10 cm×15 cm,浅层土 S:22.3 cm×22.3 cm×3 cm,深层土 D:

5 cm×5 cm×60 cm。容器两两并列组合为六种处理(CK-CK,CK-S,CK-D,D-D,S-D,S-S,组合容器时使开口面中心保持在同一直线上,容器底部不齐的处理用纸箱垫高使容器开口面保持同一水平上,每个处理填充干土共 3000 g(每个分区各 1500 g)。水分处理设置为高水对照(W_0),中水处理(W_1)及低水处理(W_2)。重庆市沙坪坝区 30 年内 4—6 月的月平均降雨量 119.58 mm,按对照容器规格计算出的平均每日降雨量作为对照日浇水量(120 mL),每 3 天浇水一次。即每次水分处理中高水对照 W_0 浇水量为 360 mL,中水 W_1 浇水量为对照 W_0 的 50%,即 180 mL,低水 W_2 浇水量为对照的 20%,即 72 mL。组合容器两区等量浇水。通过对土壤含水量的跟踪测定,3 种浇水量分别符合 Hisao^[22]对水分程度划分的水分饱和、中度干旱和重度干旱。

2015 年 1 月 14 日,于西南大学生态园阳光棚内播种。2015 年 3 月 25 日,挑选生长良好且长势相近的植株单株种植于组合容器交界处,根系均分于组合容器两个分区。待移栽苗全部存活且适应生长一段时间后,于 2015 年 4 月 13 日开始水分处理。实验共设 8 个重复,处理时间为 60 d,于 2015 年 6 月 11 日收获并测定指标。

1.3 测定方法与数据处理

形态指标测定:植物根系采用冲洗法,用流水对整株植物进行冲洗,以保存根系的完整性。使用数字化扫描仪(STD1600Epson USA)扫描植物根系及植物部分叶片,保存图像,用 win. Rhzo(Version 410B)根系分析系统软件(Regent Instmment Inc, Canada)对植物叶片表面积,根系总面积,根系长度,根体积等进行定量分析。

生物量测定:将植物根系及地上部分放入信封中,于 105℃ 杀青 15 min,80℃ 烘干至恒重。称取各部分干重,获得根生物量、地上生物量,计算总生物量及根冠比。

采用 SPSS(SPSS 20.0 for windows, SPSS Inc Chicago, USA)进行双因素方差分析(Two-way ANOVA)分析土层深度和水分条件对黑麦草生长指标及生物量的影响。

2 研究结果

2.1 黑麦草根系在不同容器组合及其分区中的生长

2.1.1 根长、根直径、根表面积

在高水对照条件下,当容器处理中组合了浅土或深土容器时,根系生长指标(根长、根系直径、根表面积)与对照(CK-CK)相比,均受到不同程度的抑制,且有浅土容器的组合处理(S-S,S-D,CK-S)受抑制程度大于有深土容器的组合处理(CK-D,D-D)。然而,当水分含量降低后(即中水和低水条件下),有深土容器的组合[D-D 和(或)CK-D]根系生长指标与对照相比显著增加,而有浅土容器的组合[S-S 和(或)CK-S]根系生长指标与对照相比显著降低(图 1)。双因素方差分析表明容器规格和水分处理对植物根系生长指标具有显著的交互作用(表 1)。

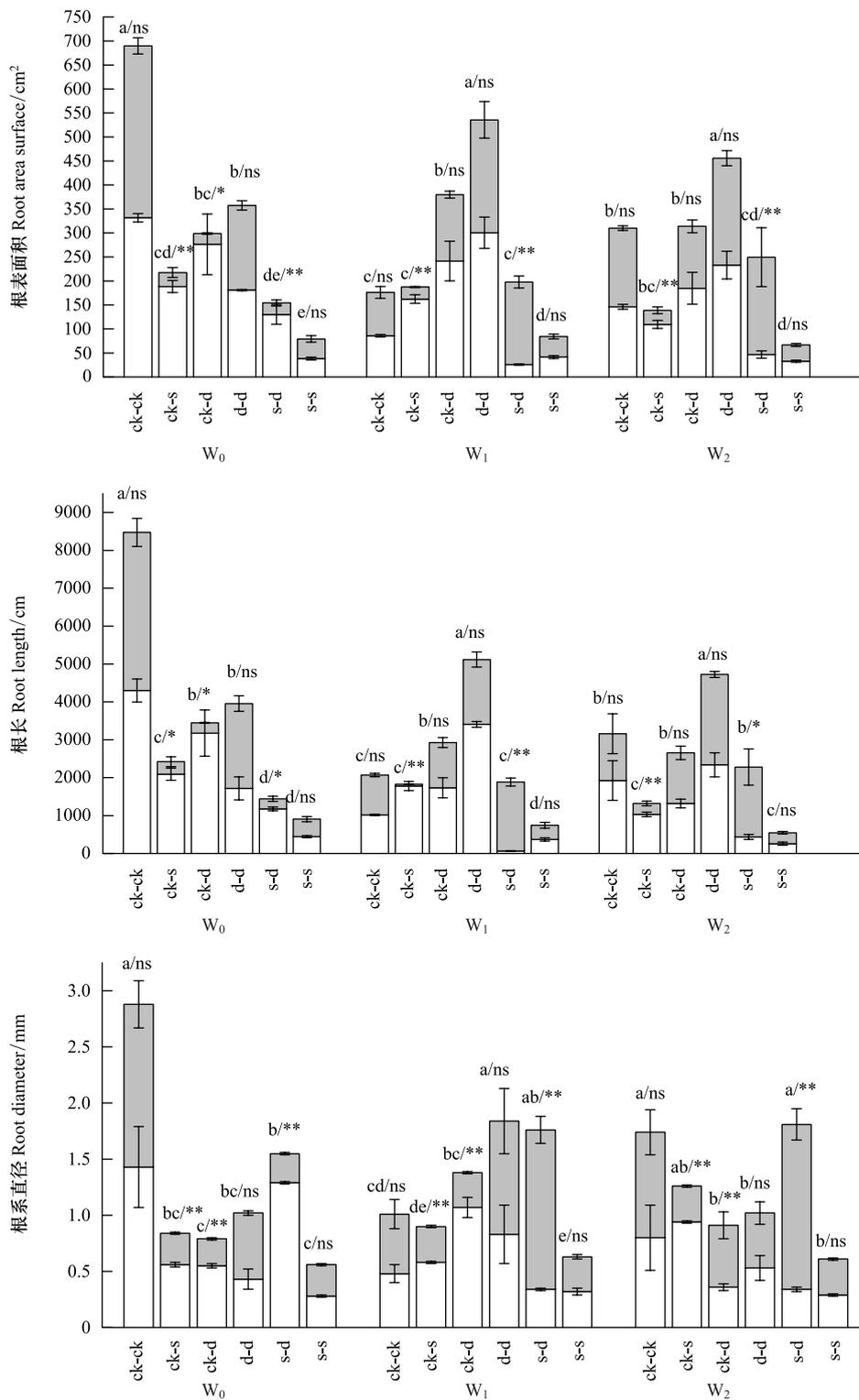


图1 不同水分条件下不同深度容器处理对黑麦草根长、根表面积、根系直径的影响

Fig.1 The influences of different depth of container treatment on root length and root area surface and root diameter of *L. perenne* under different water conditions

不同小写字母表示各容器处理间的差异显著性 ($P < 0.05$); * * 表示处理间有极显著性差异 ($P < 0.01$), ns 表示处理间无显著性差异; 图中白色柱状图代表容器组合命名中的下边分区, 阴影部分代表上边分区; w₀: 高水对照, sufficient water control; w₁: 中水处理, medium water treatment; w₂: 低水处理, low water treatment; CK-CK: 对照容器-对照容器, control container-control container; CK-S: 对照容器-浅土容器, control container-shallow container; CK-D: 对照容器-深土容器, control container-deep container; D-D: 深土容器-深土容器, deep container-deep container; S-D: 浅土容器-深土容器, shallow container-deep container; S-S: 浅土容器-浅土容器, shallow container-shallow container

表 1 黑麦草根长、根表面积及根直径的双因素方差分析

Table 1 Results of two-way ANOVA on the root length, root area surface and root diameter for *L. perenne*

方差来源 Sources of variation	F		
	根长 Root length	根表面积 Root surface area	根直径 Root diameter
容器 Container	123.083 **	66.556 **	10.231 **
水分 Water	34.168 **	3.662 *	0.056 ^{ns}
容器×水分 Container×water	34.620 **	18.590 **	5.325 **

** 表示处理间有极显著性差异 ($P < 0.01$), ns 表示处理间无显著性差异

对比同一处理不同容器分区中黑麦草生长情况发现,任何水分处理下,黑麦草根系生长指标(根长、根系直径、根表面积)在 CK-CK, D-D 和 S-S 处理的左右分区内没有显著差异,两区内基本维持在总量的 50% 左右,但在 CK-S, CK-D 和 S-D 处理的左右分区内差异显著。当 CK 与浅土 S 容器组合时,在 3 种水分条件下 S 区根系生长均受到严重抑制;当 CK 与深土 D 容器组合时,在高水对照条件下 D 区生长受到抑制,但在水量减少至胁迫时, D 区的根系增长优势显著;当浅土 S 和深土 D 容器组合时,在高水对照条件下,浅土 S 区根系生长占优势,深土 D 区受到抑制,但当水分减少至胁迫时, D 区根系生长占显著优势, S 区抑制严重(图 2, 表 2)。

2.1.2 根生物量

在任何水分处理下,当容器处理中组合了浅土或深土容器时,根生物量与对照(CK-CK)相比,均有不同程度的下降。但有深土容器的组合处理(CK-D, D-D)下降幅度低于有浅土容器的组合处理(S-S, S-D, CK-S)。相同容器处理下,随着水分含量的降低,根系生物量有增加的趋势(图 2)。

在任何水分处理下,黑麦草的根系生物量在 CK-CK, D-D 和 S-S 处理的左右分区内基本维持在总量的 50% 左右。但在 CK-S, CK-D 和 S-D 处理的左右分区内差异显著。CK-S 处理中,任何水分条件下 S 区的根系均受到抑制,其根生物量分别占两区总量的 16%、18% 和 27%。CK-D 处理中,高水对照条件下 D 区根系明显受到抑制,其根生物量只占两区总量的 9%,随着水分降低至胁迫时, D 区根系受到的抑制逐渐减轻,在低水条件下抑制解除,其根系生物量占比达 51%。S-D 处理中,高水对照条件下 D 区根系受到抑制,其根系生物量占比为 33%,但当水分减少至胁迫时, D 区根生物量显著增加,在中水和低水条件下分别增至 82%、78%(表 2)。

表 2 各深度容器处理下各分区根长、根生物量占总量的百分比/%

Table 2 The percentage of pot size treating at each district accounted for the root length and root biomass

指标 Index	处理 Treatment	CK-CK		D-D		S-S		CK-S		CK-D		S-D	
		CK	CK	D	D	S	S	CK	S	CK	D	S	D
根长 Root length	W ₀	51	49	43	57	49	51	86	14	92	8	81	19
	W ₁	49	51	54	46	49	51	97	3	59	41	4	96
	W ₂	61	39	50	50	47	53	78	22	50	50	19	81
根生物量 Root biomass	W ₀	45	55	51	49	53	47	84	16	91	9	67	33
	W ₁	49	51	50	50	39	61	82	18	68	32	18	82
	W ₂	48	52	57	43	44	56	73	27	49	51	22	78

w₀: 高水对照, sufficient water control; w₁: 中水处理, medium water treatment; w₂: 低水处理, low water treatment; CK: 对照容器, control container; D: 深土容器, deep container; S: 浅土容器, shallow container; CK-CK: 对照容器-对照容器, control container-control container; CK-S: 对照容器-浅土容器, control container-shallow container; CK-D: 对照容器-深土容器, control container-deep container; D-D: 深土容器-深土容器, deep container-deep container; S-D: 浅土容器-深土容器, shallow container-deep container; S-S: 浅土容器-浅土容器, shallow container-shallow container

2.2 容器组合处理对黑麦草生物量积累和分配的影响

2.2.1 总生物量

在任何水分处理下,当容器处理中组合了浅土或深土容器时,黑麦草总生物量与对照(CK-CK)相比,均有不同程度的下降。但组合了深土容器的组合处理(CK-D, D-D)下降幅度低于组合了浅土容器的组合处理(S-S, S-D, CK-S)。双因素方差分析表明容器规格和水分处理均对总生物量有显著交互作用(表 3)。

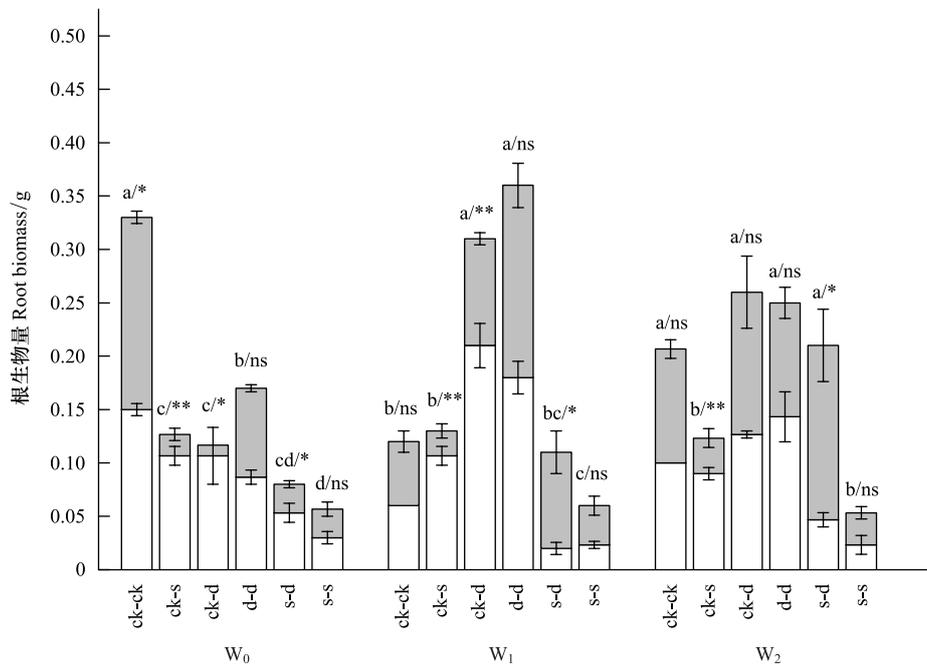


图 2 不同水分条件下不同深度容器处理对黑麦草根生物量的影响

Fig.2 The influences of different depth of container treatment on root biomass of *L. perenne* under different water conditions

不同小写字母表示各容器处理间的差异显著性($P<0.05$); ** 表示处理间有极显著性差异($P<0.01$), ns 表示处理间无显著性差异

在高水条件(W_0)下,黑麦草的总生物量在组合了浅土和深土容器的处理中显著降低($P<0.05$),其降低顺序表现为 $S-S>S-D>CK-S>CK-D>D-D$,降低幅度分别为 80%、77%、64%、46%和 36%。并且,有浅土容器组合的处理($S-S$ 、 $S-D$ 、 $CK-S$)中黑麦草总生物量显著低于有深土容器组合处理的值;水分降低为中水条件(W_1)时,组合了深土 D 容器的处理($CK-D$ 、 $D-D$)中黑麦草总生物量显著高于有浅土 S 容器的组合($CK-S$ 、 $S-D$ 、 $S-S$)。且 $CK-D$ 处理下总生物量相比对照组显著增加了 167% ($P<0.05$),而组合了浅土 S 容器的组合($S-D$ 、 $S-S$)总生物量显著低于对照,其降低幅度分别为 48%和 71%;低水条件(W_2)下, $S-D$ 处理下的总生物量显著高于对照($P<0.05$),其增加幅度达 101%,但 $S-S$ 容器处理中黑麦草总生物量显著降低了 66%。 $D-D$ 、 $CK-D$ 和 $CK-S$ 处理下的总生物量与对照组相比无显著差异(图 3)。双因素方差分析表明容器深度处理、水分处理以及二者的交互作用对植物总生物量的影响均具有显著性(表 3)。

表 3 黑麦草生物量及生物量分配的双因素方差分析

Table 3 Results of two-way ANOVA on the biomass and biomass distribution *L. perenne*

方差来源 Sources of variation	F		
	地上生物量 Shoots biomass	总生物量 Total biomass	根冠比 Root shoot ratio
容器 Container	38.652 **	47.923 **	4.689 **
水分 Water	7.037 **	8.685 **	0.881 **
容器×水分 Container×water	27.477 **	26.358 **	12.262 **

** 表示处理间有极显著性差异($P<0.01$), ns 表示处理间无显著性差异

2.2.2 根冠比

在高水条件(W_0)下,除 $CK-D$ 处理下黑麦草的根冠比显著降低外,其余容器处理中的根冠比均未受到显著影响($P<0.05$);在中水条件(W_1)下,组合了深土容器的处理根冠比均有升高的趋势,其中 $D-D$ 容器处理中的根冠比比对照水平显著增加了 88% ($P<0.05$),而其他容器处理中的根冠比未受到水分降低带来的影响;在低水条件(W_2)时,具有浅土容器的处理 $S-D$ 、 $CK-S$ 、 $S-S$ 中黑麦草的根冠比均显著降低($P<0.05$),其降低幅度

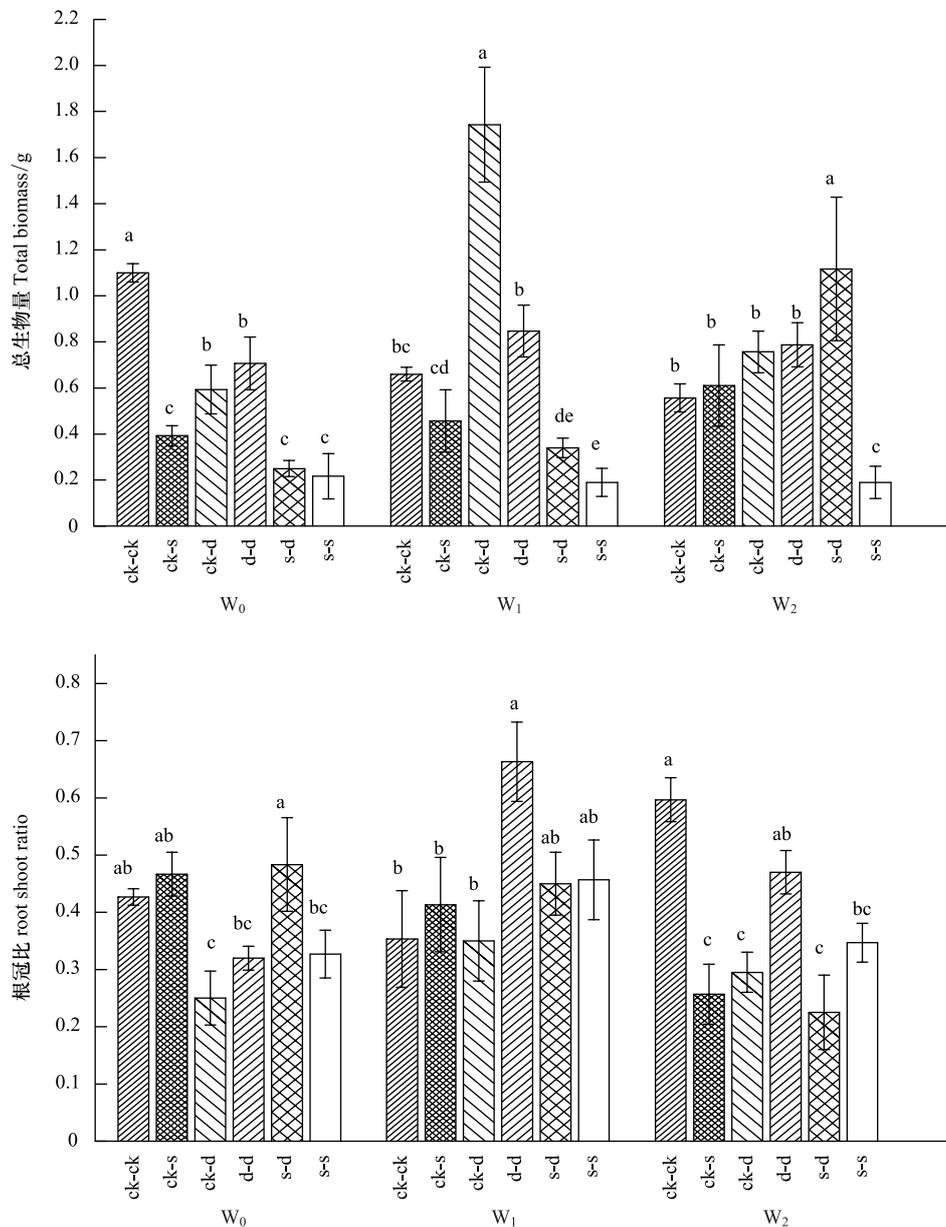


图3 不同水分条件下不同深度容器处理对黑麦草总生物量和根冠比的影响

Fig.3 The influences of different depth of container treatment on total biomass and root shoot ratio of *L. perenne* under different water conditions

不同小写字母表示各容器处理间的差异显著性($P < 0.05$)

分别达到了62%、57%和42%(图3)。双因素方差分析表明,容器处理及水分与容器处理的交互作用对植物根冠比的影响具有极显著性(表3)。

3 讨论与结论

在对照水分条件下,无论容器处理中组合浅土容器还是深土容器,黑麦草的根系生长(根长、根直径、根表面积)均受到一定程度的抑制,但组合了浅土容器的处理受抑制程度大于组合了深土容器的处理。这表明在水分资源充足情况下,根系拓展空间是影响黑麦草根系生长的主要限制因子。研究表明,黑麦草的根系生长和生物量积累在0—15 cm的土层中表现较好^[23]。浅土容器土层浅薄,不利于根系的纵向拓展,而深土容器太窄不利于根系的横向拓展,因而,浅土和深土容器相对于对照容器,均成为了限制性的容器,不利于根系

的生长。

在水分减少条件下,有浅土容器组合的处理根系生长依然受到抑制,但有深土容器组合的处理其根系生长发生了变化,即受到促进。由于水分减少,各厚度土层的土壤水分状况既受到外部供水的制约,也受到自身水分贮藏能力的影响。浅土贮水能力低,蒸发面积大,而深土相反,水分贮藏能力更大却有极小的蒸发面积,因而造成浅土容器的干旱胁迫程度会明显高于对照容器和深土容器。一般认为,适度的干旱会诱导植物根系伸长生长,但严重干旱时,根系生长会受到抑制^[24-26]。因此,外部供水减少、自身水分贮藏能力不够使得浅土容器对黑麦草造成了严重干旱,再加上空间限制,导致黑麦草根在浅土容器组合中受到严重抑制,而深土容器却因为较高的水分贮藏能力和较低的水分蒸腾散失使其土壤水分保持在“适度”范围内,从而诱导了根系的生长。

在异质生境中,植物根系主动向水分充足的地方生长以维持自身需求,是根系典型的向水性运动^[27-28]。在对照水分条件下,尽管施水量一致,但由于容器规格的不同,不同容器中的含水量也存在一定的差异,造成组合容器左右分区的“异质性生境”。浅土容器贮水能力弱,蒸腾耗散强,其土壤含水量与对照相比,属于“偏旱”生境;而深土贮水能力强,蒸腾耗散弱,属于“偏湿”生境。对照容器 CK 与浅土容器 S 组合,S 区根系生长受到抑制。可见,黑麦草根确实发生了向水性生长,即将更多的根系生长投放在土壤水分更多的 CK 区;然而,当对照容器 CK 或浅土容器 S 与深土容器 D 组合时,深土容器 D 区根系生长却受到抑制,根系并没有向着“偏湿”的深土生境发展,这时“空间限制”比水分对根系的影响更大。但在水分含量降低后,对照容器 CK 与浅土容器 S 组合,S 区根系生长仍然受到抑制,表明 S 区根系生长受到“干旱”和“生长空间”双重限制,根系向水性生长更加显著。当对照容器 CK 或浅土容器 S 与深土容器 D 组合时,深土 D 区根系由受抑制转为占据显著优势。当水分充足时,植物可以获取到足够的水分和养分,因此不需要额外增加根系投入,从而更偏向于较浅的土壤;当处于干旱胁迫下,伸长根系至较深的土壤以获取更多的水分和养分资源成为生存必要,根系的向水性生长的特性也就凸显出来。这与我们的假设一致,在水分条件越接近胁迫时,根系生长在深土中更有优势。植物这种可以促进根系在较深土层中继续生长的能力是适应干旱环境的重要特性^[29-30]。

植株地上部冠层和地下部根系是相互作用共同有机体,土壤异质性和水分胁迫作为影响植物生长发育的主要因素,影响植物的生长生理过程,最终以植物各部分生物量的积累体现出来^[31]。本实验中,生物量积累与根系生长表现为相同趋势,即在水分条件较好时,深土或浅土容器带来的物理空间限制显著抑制了黑麦草生物量积累,这与陈斐等^[19]人对春小麦的研究结果相符,再一次证明了“生长空间限制”的负面影响。

在水分减少的条件下,组合了浅土容器的生物量积累依然受到抑制,但具有深土处理的容器组合会对黑麦草生物量积累产生促进作用。水分胁迫发生时,深土容器具备的储水能力优势逐渐体现出来,植物将大量的同化产物运往根系,以调整根系结构,改善其功能从而增大水分的吸收量,缓解植株由于缺水造成的损失,这也是组合了深土容器的处理在水分减少时,根系生物量有增加趋势的原因。而浅土容器中,植物根系无法获得充足的水分,因此生物量积累明显降低。这与冬小麦在不同土壤水分下的表现一致^[32],表明在水分减少的情况下,水分条件已经替代土壤物理空间成为限制植物生长的主要因子。与深土容器相比,浅土容器因其较大蒸发面积、较小贮水能力又加剧了生境干旱,而深土容器在能够提供更多水分条件的基础上,又给予根系纵向生长空间,因而更利于植物根系生长和生物量积累。

根、冠关系是植物受遗传和环境因素表现出的互作综合效应。在水分条件充足时,物理空间并未对根冠比产生显著影响。但当水分条件降低,具有深土容器组合的处理其根冠比有升高的趋势,这表明植物受到水分胁迫,会协调根、冠分配比例,将更多的同化物投资到根系,促进根系伸长以获取水分。一方面,在较深的土壤中,植物的根系会快速的深入土层以获取更多的水分和养分,从而促进植物生长;另一方面,在土层浅薄不一时,植物的水平延展性会收缩^[33],且植物会优先分配更多的资源到较深土层的根系,加速生长以抵抗干旱胁迫,因此,S-D 容器组合中的生物量在水分较少时反而会增加更多。而组合了浅土容器的处理中,物理空间限制了根系的纵向生长,当水分条件减少时,浅土容器又将加剧生境干旱,植物根系生长和生物量积累均受到

显著抑制,植物不得不将有限的同化物更多地分配给地上,尽量保证植物存活。

总之,物理空间、土层厚度的改变影响了植物的根系生长和生物量的积累与分配,这种影响在不同水分条件下又会产生不同的效应。当水分条件较好时,黑麦草主要发展浅层根系,在浅层土壤中就能获得足够的水分。但当干旱胁迫存在时,黑麦草根系在浅层土壤中无法获取供给生长代谢活动的足量水分,更倾向于将有限的有机物分配给根,通过根系伸长、表面积和体积增大、直径增粗等策略加强水分的吸收,从而增强对干旱的抗逆性,提高对土壤和水分异质性的适应。

参考文献 (References):

- [1] 刘长成,刘玉国,郭柯. 四种不同生活型植物幼苗对喀斯特生境干旱的生理生态适应性. 植物生态学报, 2011, 35(10): 1070-1082.
- [2] 陈洪松,聂云鹏,王克林. 岩溶山区水分时空异质性及植物适应机理研究进展. 生态学报, 2013, 33(02): 317-326.
- [3] 张信宝,王世杰,曹建华,王克林,孟天友,白晓永. 西南喀斯特山地水土流失特点及有关石漠化的几个科学问题. 中国岩溶, 2010, 29(03): 274-279.
- [4] 李阳兵,侯建筠,谢德体. 中国西南岩溶生态研究进展. 地理科学, 2002, 22(3): 365-370.
- [5] 李阳兵,王世杰,谭秋,龙健. 喀斯特石漠化的研究现状与存在的问题. 地球与环境, 2006, 34(3): 9-14.
- [6] 凡非得,王克林,熊鹰,宣勇,张伟,岳跃民. 西南喀斯特区域水土流失敏感性评价及其空间分异特征. 生态学报, 2011, 31(21): 6353-6362.
- [7] 张信宝,王世杰,白晓永,陈伟燕,张思屹. 贵州石漠化空间分布与喀斯特地貌、岩性、降水和人口密度的关系. 地球与环境, 2013, 41(1): 1-6.
- [8] 杨喜田,董惠英,刘明强,汪泽军. 太行山荒地土壤厚度与植被类型关系的研究. 河南农业大学学报, 1999, 33(S1): 8-11.
- [9] 石岩,林琪,位东斌. 不同土层厚度条件下旱地小麦花后根系干重及产量变化. 干旱地区农业研究, 2000, 18(2): 61-64.
- [10] 王志强,刘宝元,海春兴. 土壤厚度对天然草地植被盖度和生物量的影响. 水土保持学报, 2007, 21(4): 164-167.
- [11] 周运超,罗美. 喀斯特小流域土壤厚度的影响因素. 山地农业生物学报, 2017, 36(3): 1-5.
- [12] 欧芷阳,庞世龙,蒙芳,谭长强,郑威,曹艳云,申文辉. 模拟喀斯特生境土壤干旱胁迫对岷木苗木的影响. 东北林业大学学报, 2017, 45(12): 16-21.
- [13] 张川,陈洪松,聂云鹏,张伟,冯腾,王克林. 喀斯特地区洼地剖面土壤含水率的动态变化规律. 中国生态农业学报, 2013, 21(10): 1225-1232.
- [14] 郭柯,刘长成,董鸣. 我国西南喀斯特植物生态适应性与石漠化治理. 植物生态学报, 2011, 35(10): 991-999.
- [15] 吴竞仑,李永丰,张志勇,刘丽萍. 土层深度对稻田杂草种子出苗及生长的影响. 江苏农业学报, 2003, 19(3): 170-173.
- [16] Hess L, de Kroon H. Effects of rooting volume and nutrient availability as an alternative explanation for root self/non-self discrimination. *Journal of Ecology*, 2007, 95(2): 241-251.
- [17] Poorter H, Böhler J, van Dusschoten D, Climent J, Postma J A. Pot size matters: a meta-analysis of the effects of rooting volume on plant growth. *Functional Plant Biology*, 2012, 39(11): 839-850.
- [18] 牛素贞,宋勤飞,樊卫国,陈正武. 干旱胁迫对喀斯特地区野生茶树幼苗生理特性及根系生长的影响. 生态学报, 2017, 37(21): 7333-7341.
- [19] 陈斐,王润元,王鹤龄,赵鸿,张凯,赵福年. 干旱胁迫下春小麦干物质积累和分配及其模拟. 干旱区研究, 2017, 34(6): 1418-1425.
- [20] Hodge A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 2004, 162(1): 9-24.
- [21] 张芸兰,吴少菊. 黑麦草的生产性能和发展前景. 江西畜牧兽医杂志, 1990, (2): 49-51.
- [22] Hsiao T C. Plant Responses to Water Stress. *Ann. Rev. Plantphysiology*, 1973, 24: 519-570.
- [23] 翟桂玉. 优质饲草生产与利用技术. 济南: 山东科学技术出版社, 2013.
- [24] 张爱良,苗果园,王建平. 作物根系与水分的关系. 作物研究, 1997, (2): 4-6.
- [25] 李洁. 植物干旱胁迫适应机制研究进展. 广东农业科学, 2014, 41(19): 154-159.
- [26] 惠宏杉. 干旱胁迫对大麦幼苗根系的影响及其与抗旱性关系的研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2016.
- [27] Takahashi H. Hydrotropism: the current state of our knowledge. *Journal of Plant Research*, 1997, 110(2): 163-169.
- [28] 张吴平,刘建宁,李保国. 结构与功能反馈机制下根系生长向性模拟. 农业工程学报, 2009, 25(S2): 110-117.
- [29] Dreesen D R, Fenchel G A. Deep-planting techniques to establish riparian vegetation in arid and semiarid regions. *Native Plants Journal*, 2010, 11(1): 15-22.
- [30] Oliet J A, Artero F, Cuadros S, Puértolas J, Luna L, Grau J M. Deep planting with shelters improves performance of different stocktype sizes under arid Mediterranean conditions. *New Forests*, 2012, 43(5/6): 925-939.
- [31] 杨建设,许育彬. 论冬小麦抗旱丰产的根区调控问题. 干旱地区农业研究, 1997, 15(1): 50-57.
- [32] 杨贵羽. 土壤水变动下冬小麦根/冠生长动态模型的建立及根/冠动态特性分析[D]. 北京: 中国农业大学, 2003.
- [33] von Felten S, Schmid B. Complementarity among species in horizontal versus vertical rooting space. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 1(1): 33-41.