

DOI: 10.5846/stxb202109042504

汪堃, 南丽丽, 郭全恩, 姚宇恒, 何海鹏, 夏静, 马彪. 干旱胁迫对不同根型苜蓿根系构型的影响. 生态学报, 2022, 42(20): 8365-8373.

Wang K, Nan L L, Guo Q E, Yao Y H, He H P, Xia J, Ma B. Effects of drought stress on root architecture of different root-type alfalfa. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(20): 8365-8373.

干旱胁迫对不同根型苜蓿根系构型的影响

汪 堃¹, 南丽丽^{1,*}, 郭全恩², 姚宇恒¹, 何海鹏¹, 夏 静¹, 马 彪¹

1 甘肃农业大学草业学院/草业生态系统教育部重点实验室, 兰州 730070

2 甘肃省农业科学院土壤肥料与节水农业研究所, 兰州 730070

摘要: 采用盆栽试验, 比较播种当年及生长第 2 年对照、中度、重度干旱胁迫下根茎型、直根型、根蘖型苜蓿根系平面、立体几何构型和分形特征差异, 以探究不同根型苜蓿对干旱的适应策略。结果表明: 随干旱胁迫增加, 各根型苜蓿根系总长度、总表面积、总体积和平均直径均减小; 各根型苜蓿的根系拓扑指数较小, 根系分支模式为叉状分支结构; 各根型苜蓿的根系具有较好的分形特征, 其分形维数较小, 而分形丰度和平均连接长度均较大, 表明其根系分支相对简单, 但空间拓展能力强, 有利于对营养空间的占有; 各根型苜蓿的总分支较小, 逐级分支率较大, 有助于资源的快速获取和促进主根的向下生长。对根系构型参数进行主成分分析, 根系总表面积、分形丰度、根长、根体积、分形维数和比根长 6 个根系构型参数能较好反映不同根型苜蓿根系构型特征。重度胁迫下, 根茎型、根蘖型苜蓿的根系总长度、总表面积、总体积、比根长、比表面积、平均连接长度均大于直根型苜蓿, 表明根茎型、根蘖型苜蓿适应干旱环境的能力强于直根型苜蓿。

关键词: 苜蓿; 干旱胁迫; 根型; 拓扑指数; 分形维数

Effects of drought stress on root architecture of different root-type alfalfa

WANG Kun¹, NAN Lili^{1,*}, GUO Quanen², YAO Yuheng¹, HE Haipeng¹, XIA Jing¹, MA Biao¹

1 College of Pratacultural Science, Gansu Agricultural University/Key Laboratory of Grassland Ecosystem, Ministry of Education, Lanzhou 730070, China

2 Soil Fertilizer and Water-Saving Institute, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China

Abstract: To investigate the ecological adaptation strategies of drought stress on root plane and stereo geometry architecture and fractal characteristics, pot experiment using three root types of alfalfa (rhizomatous rooted *Medicago sativa* 'Qingshui', tap rooted *M. sativa* 'Longdong', creeping rooted *M. varia* Martin. 'Gongnong' No.4) as the experimental materials was conducted to set up the drought treatment experiments. The results showed that the total root length, total surface area, total root volume and root average diameter of different root-type alfalfa decreased with increasing of drought concentration. The root topological indices of different root-type alfalfa were small, and the root branching patterns were herring-bone-like. The roots of different root-type alfalfa had obviously fractal characteristics, and the fractal dimension was small, while the fractal abundance and the average link length were large, which indicated that they had simple root architecture and high ability to expand living space. Smaller branching ratio and larger stepwise branching rate of different root-type alfalfa were helpful to speed resource acquisition and promote taproot growth downward. Root architecture parameters were analyzed by the principal component analysis. The parameters of total surface area, fractal abundance, total root length, total root volume, fractal dimension, and specific root length could well present the root architecture characteristics of different root-type alfalfa. Under severe stress, the total root length, total surface area, total root volume, specific root length, and specific surface area of rhizomatous rooted and creeping rooted alfalfa were higher than tap rooted alfalfa, which showed that the

基金项目: 国家自然科学基金(32160327); 甘肃省重点研发计划项目(20YF3FA011)

收稿日期: 2021-09-04; 网络出版日期: 2022-04-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nanll@gsau.edu.cn

adaptation to drought environment of rhizomatous rooted and creeping rooted alfalfa were stronger than that of tap rooted alfalfa.

Key Words: alfalfa; drought stress; root type; topological index; fractal dimension

苜蓿 (*Medicago sativa*) 是畜牧业生产中不可或缺的植物蛋白资源,也是我国当前草地农业和生态建设工程中应用最为广泛的草种^[1]。据不完全统计,仅 2019 年全国新增苜蓿种植面积为 8×10^{10} hm^2 ,主要集中在西北地区甘肃河西走廊、内蒙古阿鲁科尔沁、宁夏河套灌区等^[2]。然而,干旱对西北地区苜蓿的种植面积和产量构成了严重威胁,成为限制苜蓿生长和分布的重要因素之一^[3]。

根系是植物与外界环境进行物质和能量交换的关键器官之一^[4],其在土壤中的分布特征主要表现为根系构型^[5],具有可塑性,由遗传和许多环境因子调控,其可塑性是表征植物对生长环境适应能力的重要指标。根系构型包括平面几何构型和立体几何构型^[6],其平面几何构型主要包括根系总根长、总体积、总表面积、平均直径、根尖数、根干重、比根长、比表面积等,主要反映根系的形态和功能^[7];根系立体几何构型通过根系拓扑构型反映,包括两种极端模式,即鱼尾形分支和叉状分支^[8]。通常叉状根系次级分支多,根系密集,内部竞争强,其分布范围小于鱼尾形分支,不利于营养空间的占有,而鱼尾形分支则相反,其更适应干旱贫瘠的生境^[9]。分形维数和分形丰度是根系分形结构的两个重要参数,分形维数反映植物根系的发育程度和对胁迫环境的适应策略,分形丰度反映根系分布范围、密度及资源竞争力等^[10],二者密切相关。拓扑结构和分形特征能够反映根系的分支模式和功能特点,二者结合能更准确的反映根系构型特征和生态适应策略。

苜蓿的根系类型可划分为直根型、侧根型、根蘖型和根茎型 4 类^[11]。直根型苜蓿基因源主要来自于紫花苜蓿,根茎型、侧根型和根蘖型苜蓿都不同程度地具有野生黄花苜蓿的基因,其对干旱、严寒的抵抗力较强^[12]。干旱胁迫对羊草 (*Leymus chinensis*) 和大针茅 (*Stipa grandis*)^[4]、多年生黑麦草 (*Lolium perenne*)^[13]、红砂 (*Reaumuria songarica*) 和白刺 (*Nitraria tangutorum*)^[14]、杉木 (*Cunninghamia lanceolata*)^[15]、糙毛以礼草 (*Kengyilia hirsuta*)^[16]、直根型紫花苜蓿^[17] 等植物根系构型的影响已有研究,有关干旱胁迫对不同根型苜蓿根系构型的影响少见报道。本研究以根茎型清水紫花苜蓿、直根型陇东紫花苜蓿和根蘖型工农 4 号杂花苜蓿为供试材料,对干旱胁迫下播种当年和生长第 2 年 3 种根型苜蓿的根系平面、立体几何构型及拓扑结构进行研究,从根系构型特征方面揭示各根型苜蓿对干旱生境的适应策略,为苜蓿抗逆育种提供新思路和实践指导。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试苜蓿为根茎型“清水”紫花苜蓿 (rhizomatous rooted *M. sativa* ‘Qingshui’, QS)、直根型“陇东”紫花苜蓿 (tap rooted *M. sativa* ‘Longdong’, LD)、根蘖型“工农 4 号”杂花苜蓿 (creeping rooted *M. varia* Martin ‘Gongnong’ No.4, GN), 其中 GN 的种子由吉林省农科院提供, QS 和 LD 的种子由甘肃农业大学草业学院提供^[18]。

1.2 试验设计

采用沙培盆栽试验,选用 40 cm(高)×20 cm(盆底直径)塑料盆为试验用盆,每盆装用去离子水洗净后的沙子 10 kg(以便于取全根和对根系进行平面、立体几何构型的测定),播种饱满、无病虫害的苜蓿种子,播种后每 2 d 浇灌 650 mL Hoagland 营养液,待长出两片真叶时进行间苗。试验采用两因素完全随机设计,因素 A 为 3 个不同根型苜蓿品种;因素 B 为不同水分处理,分别为对照、中度和重度水分胁迫,3 个处理的土壤含水量分别为河沙最大持水量(经反复多次试验得出,每桶浇灌 650 mL 营养液可使河沙含水量达到最大持水量)的 65%—75%、45%—55% 和 25%—35%,通过称重法每天补充水分使每桶含水量在相应的胁迫范围内,每个处理重复 4 次。播种当年(2020)、生长第 2 年(2021)待各根型苜蓿生长至分枝期(株高 45 cm 左右)时分别

进行干旱胁迫处理,播种当年、生长第 2 年分别处理 20 d、30 d 后采集各根型苜蓿根系,用蒸馏水冲洗干净,用于各项指标测定。

1.3 测定方法

1.3.1 根系平面几何构型参数

用台式扫描仪(型号:Epson Expression 1200XL,产地:中国上海)对各根型苜蓿根系进行扫描并将图像存入电脑,用 WinRHIZO 根系分析系统软件分析根系总体积(Root volume, RV)、总表面积(Total root surface area, RSA)、平均直径(Root average diameter, AD)、总长度(Total root length, TRL)等根系平面几何构型参数^[18]。

采用烘干法测定根系干物质量,计算根系比根长(Specific root length, SRL)、比表面积(Specific root surface, SRS),其中 $SRL(\text{cm/g}) = \text{TRL}/\text{根系生物量}$, $SRS(\text{cm}^2/\text{g}) = \text{RSA}/\text{根系生物量}$ 。

1.3.2 根系立体几何构型参数

Fitter^[19]指出,根系拓扑系数(Topological index, TI)

$$TI = \frac{\lg A}{\lg M} \quad (1)$$

式中 A 为最长通道(连接最多的通道)的内部连接数, M 为外部连接总数。若 $TI \approx 0.5$,表明根系存在相对更多的外部连接,根系近似为叉状分支;若 $TI \approx 1$,表明 A 和 M 近似相等,即根系分支较少,根系近似为鱼尾形分支。

Oppelt 等^[20]为说明根系拓扑结构的中间过渡形式,提出新拓扑参数。

$$q_a = \frac{a-1-lbv_0}{v_0-1-lbv_0}$$

$$q_b = \frac{b-1-lbv_0}{(v_0+1)/2-v_0^{-1}-lbv_0} \quad (2)$$

式中, q_a 、 q_b 分别表示 a 和 b 的修正值; a 为最长通道内部连接总数,其值与公式①中的 A 相等; b 为平均拓扑长度(为从基部到根终端连接数量); $lbv_0 = \frac{\ln v_0}{\ln 2}$, 其中 v_0 为外部连接总数,等同于公式①的 M ,若为鱼尾形分支,其修正值 $q_a = q_b = 1$;若为叉状分支,其修正值 $q_a = q_b = 0$,根系拓扑结构见图 1。

1.3.3 根系分支率

采用 Berntson^[21]和 Strahler^[22]方法确定根系总分支率和逐步分支率(图 2)。在根冠层内,由根尖向根基部,最外层的无其他侧根的小根定义为 1 级根,若等级

形同(i 级)的两根相遇,则表示为($i+1$)级根,记录每级根的数量(N_i),依此类推(如有不同根级相遇,取较高的作为根级);以 $\lg N_i$ 为纵坐标、 i 为横坐标作图,其回归直线斜率的逆对数为根系总分支率;逐步分支率(R_i ; R_{i+1})为某级根系(R_i)与下级根系(R_{i+1})分支数的数量之比^[23]。

1.3.4 分形参数

分形参数采用盒维数法确定。在根系俯视图上绘制正方形,其边长为 18.4 cm,依次将其分成边长为 $r = 18.4/2n$ (n 为 0—5)的正方形,将每个边长下根系穿过的正方形数目记为 Nr , Nr 和 r 存在对应关系。以 $\lg Nr$ 为纵坐标、 $\lg r$ 为横坐标做图,其回归方程为 $\lg Nr = -D \lg r + \lg K$, $-D$ 值即为分形维数(Fractal dimension, FD), $1 < FD < 2$,其 FD 越大,根系越发达; $\lg K$ 表示分形丰度(Fractal abundance, FA),其值越大,表示在土壤中扩展的体

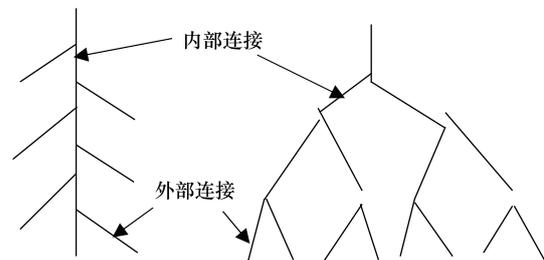


图 1 根系拓扑结构示意图

Fig.1 The schematic diagram of topological structure of root system

积越大^[23-24]。

1.4 统计分析

用 Excel 2007 对数据进行处理并作图,用 SPSS 20.0对数据进行方差分析、相关分析和主成分分析,用 Duncan 法对数据进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 根系平面几何构型

由表 1 可知,随干旱胁迫加剧,播种当年和生长第 2 年 QS、LD、GN 的 TRL、RSA、RV 和 AD 逐渐减小,重度胁迫下, QS、LD、GN 的 TRL 较 CK 下降了 15.36% 和 12.73%、19.21% 和 6.24%、18.32% 和 31.74% ($P<0.05$), RSA 较 CK 降低了 4.00% 和 4.34%、1.34% 和 11.99%、0.47% 和 23.42%, RV 较 CK 降低了 40.77% 和 43.66%、10.96% 和 25.26%、46.95% 和 28.81%, AD 较 CK 减少了 22.14% 和 10.97%、11.57% 和 8.20%、2.72% 和 23.50%, 且生长第 2 年 GN 的 TRL、RSA 和 RV 均显著大于 QS 和 LD ($P<0.05$)。

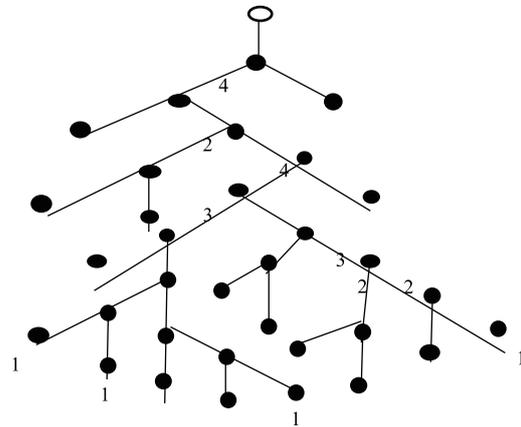


图 2 根系 Strahler 等级结构

Fig.2 Strahler ordering system of the root system

表 1 干旱胁迫对不同根型苜蓿根系平面几何构型的影响

Table 1 Effects of drought stress on root plane geometry architecture of different root-type alfalfa

处理 Treatment	第 1 年 1 st year				第 2 年 2 nd year			
	根系总长度 Total root length/cm	根系总表面积 Total root surface area/cm ²	根系总体积 Total root volume/cm ³	根系平均直径 Average root diameter/mm	根系总长度 Total root length/cm	根系总表面积 Total root surface area/cm ²	根系总体积 Total root volume/cm ³	根系平均直径 Average root diameter/mm
QS-CK	117.49±7.45ab	9.17±0.23ab	0.22±0.10ab	0.33±0.04a	480.55±12.02c	18.56±0.40c	0.92±0.04a	0.28±0.01b
QS-M	108.97±5.67bc	8.94±0.23ab	0.14±0.06b	0.30±0.01a	461.22±16.66c	18.05±1.14cd	0.63±0.25c	0.27±0.00b
QS-S	99.44±7.77c	8.80±0.39b	0.13±0.05b	0.26±0.02b	419.35±12.02d	17.76±1.16d	0.52±0.07d	0.25±0.02bc
LD-CK	121.48±4.24a	9.26±0.08a	0.19±0.01ab	0.33±0.02a	413.86±19.74d	19.44±1.03b	0.68±0.03c	0.33±0.03a
LD-M	108.95±6.13bc	9.13±0.13ab	0.19±0.09ab	0.30±0.01a	404.40±18.82de	17.88±0.90d	0.56±0.06d	0.31±0.01a
LD-S	98.14±6.31c	9.01±0.20ab	0.17±0.07ab	0.29±0.03a	388.02±14.04e	17.10±0.39d	0.51±0.03d	0.30±0.03a
GN-CK	118.97±5.71a	9.12±0.16ab	0.25±0.01a	0.31±0.00a	694.70±10.66a	24.34±1.12a	0.94±0.14a	0.31±0.01a
GN-M	100.60±8.79c	9.08±0.21ab	0.17±0.07ab	0.31±0.01a	558.61±9.40b	19.50±0.93b	0.76±0.09b	0.28±0.01b
GN-S	97.17±9.14c	8.79±0.47ab	0.13±0.03b	0.30±0.00a	474.22±5.71c	18.64±0.66c	0.66±0.06c	0.24±0.01c

QS:“清水”紫花苜蓿 *Medicago sativa* ‘Qingshui’;LD:“陇东”紫花苜蓿 *M. sativa* ‘Longdong’;GN:“工农 4 号”杂花苜蓿 *M. varia* Martin ‘Gongnong’ No.4;CK:对照 Control;M:中度胁迫 Medium stress;S:重度胁迫 Severe stress;数据为平均值±标准差 (n=3);同列不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著 ($P<0.05$)

由图 3 可知,播种当年和生长第 2 年,各根型苜蓿的 SRL、SRS 分别在 1380.66—3050.99 cm/g 和 887.48—3302.85 cm/g, 114.16—270.17 cm²/g 和 34.75—115.74 cm²/g 范围内变动,重度胁迫下, QS、GN 的 SRL、SRS 均大于 LD。

2.2 根系立体几何构型

由表 2 可知,播种当年和生长第 2 年 QS、LD、GN 的 TI 在 0.49—0.55、0.48—0.52 范围内变动,其值均较小,且 q_a 和 q_b 均接近于 0, TI 接近 0.5,表明根系分支为叉状分支结构;随干旱胁迫程度加剧 TI 逐渐减小,说明干旱胁迫下各根型苜蓿根系分支结构较 CK 更复杂,次级分支相对较多;平均连接长度 b 随干旱胁迫的增加不断增大,且同一处理下,生长第 2 年的 b 值均大于播种当年,说明干旱条件下各根型苜蓿通过 b 将根系拓展到更深远的空间去吸水。

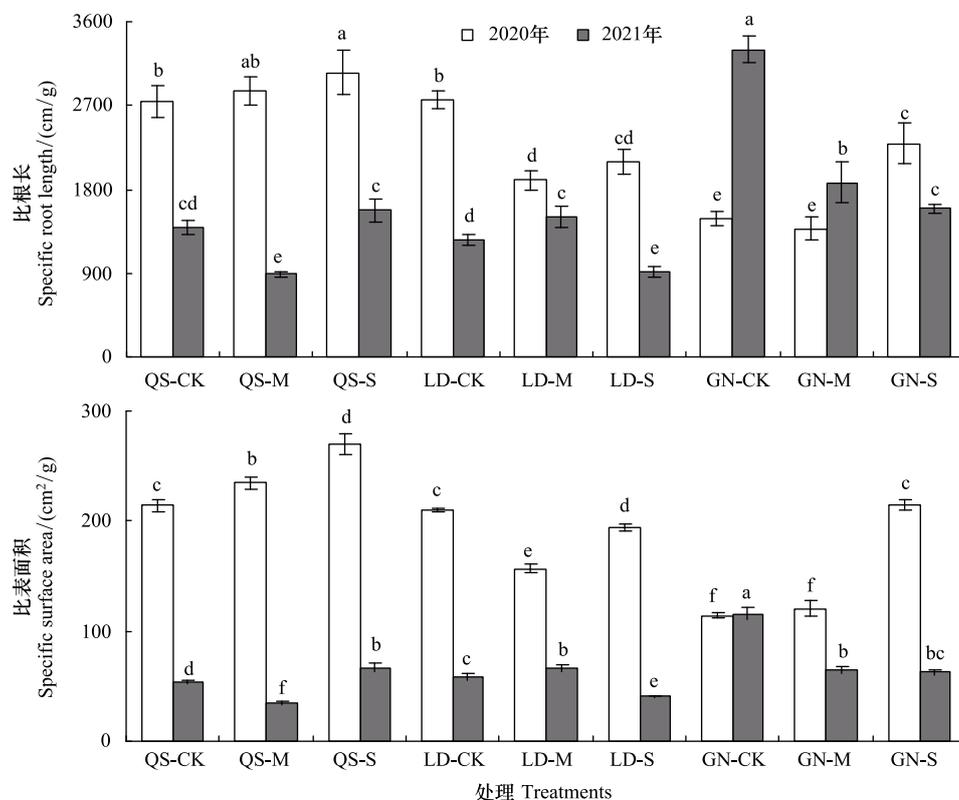


图3 干旱胁迫对不同根型苜蓿比根长和比表面积的影响

Fig.3 Effects of drought stress on specific root length and surface area of different root-type alfalfa
同柱不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著 ($P < 0.05$)

2.3 根系分支率比较

由表 3 可知,播种当年及生长第 2 年 QS、LD、GN 的逐步分支率逐渐增大,总分支率随胁迫程度加剧逐步升高,且同一处理条件下,各根型苜蓿第 2 年的总分支率均高于播种当年;重度胁迫下,各根型苜蓿的总分支率差异不显著。

2.4 根系分形特征

由表 4 可知,播种当年和生长第 2 年, QS、LD、GN 的根系具有很好的分形特征,其 FD 和 FA 分别在 1.30—1.42 和 1.34—1.45, 3.28—3.58 和 3.88—4.21 范围内变动,且二者均随干旱胁迫程度增加逐渐减小,表明干旱胁迫下,各根型苜蓿根系发育程度降低、空间拓展能力减小,但中、重度胁迫下,各根型苜蓿间 FD 和 FA 差异不显著。

2.5 相关分析

由表 5 可知, TRL 、 RSA 、 RV 、 FA 、平均连接长度两两间均呈极显著正相关,各指标与 TI 均呈极显著负相关; TI 与 AD 、 SRL 、 SRS 呈极显著或显著正相关; FD 与 RV 、 FA 呈显著或极显著正相关,与平均连接长度、 TI 、 SRL 、 SRS 呈极显著负相关; AD 与 FA 呈显著负相关; SRL 与 SRS 呈极显著正相关。

2.6 主成分分析

由表 6 可知,前 3 个主成分的特征值分别为 5.92、1.37、1.03,贡献率分别为 59.21%、13.69%、10.29%,累计贡献率为 83.19%,可见前 3 个主成分可反映根系构型的基本特征,其中第 1 主成分与 RSA 、 FA 、 TRL 和 RV 呈高度正相关,第 2 主成分与 FD 呈高度正相关,第 3 主成分与 SRL 呈高度正相关,可以认为 RSA 、 FA 、 TRL 、 RV 、 FD 和 SRL 是各根型苜蓿根系构型的主要参数。

表 2 干旱胁迫对不同根型苜蓿根系立体几何构型的影响

Table 2 Effects of drought stress on root stereo geometry architecture of different root-type alfalfa

处理	第 1 年 ^{1st} year										第 2 年 ^{2nd} year										
	A	b	Pe	V ₀	q _a	q _b	TI	A	b	Pe	V ₀	q _a	q _b	TI	A	b	Pe	V ₀	q _a	q _b	TI
QS-CK	29±3.41b	3.40±0.16d	1993±47.21c	584±17.25b	0.03±0.01b	0.03±0.00d	0.52±0.02a	77±1.82a	7.46±0.39d	23846±64.80a	3198±92.38a	0.02±0.00a	0.01±0.00c	0.50±0.01b	77±1.82a	7.46±0.39d	23846±64.80a	3198±92.38a	0.02±0.00a	0.01±0.00c	0.50±0.01b
QS-M	26±2.88b	3.62±0.14d	1778±73.83c	490±33.68d	0.02±0.01c	0.04±0.00c	0.50±0.01a	58±2.08c	8.15±0.42c	21098±45.64a	2591±20.11b	0.01±0.00b	0.01±0.00c	0.49±0.01b	58±2.08c	8.15±0.42c	21098±45.64a	2591±20.11b	0.01±0.00b	0.01±0.00c	0.49±0.01b
QS-S	22±2.50c	3.97±0.42c	2422±44.85b	611±31.79b	0.02±0.01c	0.04±0.00c	0.49±0.02b	46±2.16d	11.90±0.83a	18008±64.76b	1507±80.83de	0.02±0.00a	0.02±0.00b	0.49±0.01b	46±2.16d	11.90±0.83a	18008±64.76b	1507±80.83de	0.02±0.00a	0.02±0.00b	0.49±0.01b
LD-CK	34±1.82a	3.70±0.31c	2244±84.60b	608±47.06b	0.03±0.00b	0.03±0.00d	0.53±0.00a	77±4.69a	4.32±0.29f	14810±43.36c	3430±44.01a	0.01±0.00b	0.00±0.00d	0.50±0.01b	77±4.69a	4.32±0.29f	14810±43.36c	3430±44.01a	0.01±0.00b	0.00±0.00d	0.50±0.01b
LD-M	34±1.89a	3.85±0.58c	2512±32.95b	654±61.08a	0.03±0.00b	0.03±0.00d	0.54±0.01a	57±1.41c	5.62±0.58e	12400±60.85d	2222±25.02bc	0.02±0.00a	0.01±0.00c	0.49±0.01b	57±1.41c	5.62±0.58e	12400±60.85d	2222±25.02bc	0.02±0.00a	0.01±0.00c	0.49±0.01b
LD-S	29±4.04b	3.91±0.48c	2740±73.99b	700±39.37a	0.03±0.01b	0.04±0.00c	0.52±0.01a	46±6.05d	9.07±0.80b	11211±83.95d	1241±35.16e	0.02±0.01a	0.03±0.00a	0.49±0.01b	46±6.05d	9.07±0.80b	11211±83.95d	1241±35.16e	0.02±0.01a	0.03±0.00a	0.49±0.01b
GN-CK	29±3.55b	6.20±0.63b	3490±31.07a	563±30.01b	0.03±0.00b	0.05±0.00b	0.55±0.02a	77±4.16a	7.76±1.42c	15852±35.99c	2041±31.16c	0.02±0.00a	0.01±0.00c	0.52±0.01a	77±4.16a	7.76±1.42c	15852±35.99c	2041±31.16c	0.02±0.00a	0.01±0.00c	0.52±0.01a
GN-M	31±3.10ab	6.31±0.62b	3264±32.15a	517±34.33c	0.04±0.00a	0.05±0.00b	0.54±0.01a	64±2.38b	8.58±0.98c	14092±56.98c	1642±30.21d	0.02±0.00a	0.01±0.00c	0.50±0.01b	64±2.38b	8.58±0.98c	14092±56.98c	1642±30.21d	0.02±0.00a	0.01±0.00c	0.50±0.01b
GN-S	28±1.50b	7.96±0.69a	3188±14.80a	403±47.37e	0.04±0.01a	0.08±0.01a	0.53±0.01a	44±1.91d	9.94±0.67b	23455±72.74a	2362±22.28b	0.02±0.00a	0.02±0.00b	0.48±0.00b	44±1.91d	9.94±0.67b	23455±72.74a	2362±22.28b	0.02±0.00a	0.02±0.00b	0.48±0.00b

A: 等级 A Level A; b: 平均连接长度 Average link length; Pe: 连接数 Link number; V₀: 外部连接总和 Exterior link V₀; q_a: 修正拓扑指数 q_a; q_b: 修正拓扑指数 q_b; TI: 拓扑指数 Topological index

表 3 干旱胁迫下不同根型苜蓿根系总分支率和逐步分支率

Table 3 Branching ratio and stepwise branching ratio of different root-type alfalfa under drought stress

处理	第 1 年 ^{1st} year										第 2 年 ^{2nd} year																	
	R1:R2	R2:R3	R3:R4	R4:R5	R5:R6	BR	R1:R2	R2:R3	R3:R4	R4:R5	R5:R6	BR	R1:R2	R2:R3	R3:R4	R4:R5	R5:R6	R6:R7	R7:R8	BR								
QS-CK	0.89±0.08c	1.53±0.33b	2.22±0.52b	3.36±0.89b	4.82±2.72b	1.98±0.08ab	1.05±0.06c	1.39±0.21c	1.60±0.57c	2.07±0.07c	2.50±0.38c	2.80±0.58b	3.33±0.98b	2.60±0.09b	0.89±0.08c	1.53±0.33b	2.22±0.52b	3.36±0.89b	4.82±2.72b	1.98±0.08ab	1.05±0.06c	1.39±0.21c	1.60±0.57c	2.07±0.07c	2.50±0.38c	2.80±0.58b	3.33±0.98b	2.60±0.09b
QS-M	0.95±0.09c	1.62±0.55b	2.85±1.88a	3.85±1.47ab	3.24±1.61c	2.10±0.76ab	1.43±0.49b	1.79±1.69b	2.14±1.19b	2.37±0.33b	2.47±0.44c	2.76±0.70b	3.10±0.82b	2.96±0.28a	0.95±0.09c	1.62±0.55b	2.85±1.88a	3.85±1.47ab	3.24±1.61c	2.10±0.76ab	1.43±0.49b	1.79±1.69b	2.14±1.19b	2.37±0.33b	2.47±0.44c	2.76±0.70b	3.10±0.82b	2.96±0.28a
QS-S	1.04±0.07bc	1.70±0.44b	2.62±1.12a	4.10±2.04a	4.32±0.82b	2.06±0.63ab	1.65±0.29a	1.74±0.31b	2.05±0.50b	2.14±0.13c	2.37±0.18c	2.78±0.55b	3.14±0.96b	3.15±0.20a	1.04±0.07bc	1.70±0.44b	2.62±1.12a	4.10±2.04a	4.32±0.82b	2.06±0.63ab	1.65±0.29a	1.74±0.31b	2.05±0.50b	2.14±0.13c	2.37±0.18c	2.78±0.55b	3.14±0.96b	3.15±0.20a
LD-CK	0.89±0.02c	1.68±0.39b	2.35±0.32ab	3.13±0.56b	4.53±0.35b	1.66±0.14c	1.02±0.20c	1.54±0.27bc	2.00±1.78b	2.37±0.78b	3.28±0.54a	3.77±0.68a	4.03±0.48a	2.64±0.07b	0.89±0.02c	1.68±0.39b	2.35±0.32ab	3.13±0.56b	4.53±0.35b	1.66±0.14c	1.02±0.20c	1.54±0.27bc	2.00±1.78b	2.37±0.78b	3.28±0.54a	3.77±0.68a	4.03±0.48a	2.64±0.07b
LD-M	1.41±0.13a	2.37±0.29a	3.06±0.57a	3.13±1.60b	3.28±0.33c	1.84±0.18bc	1.08±0.24c	1.44±0.08c	2.44±0.38a	2.44±0.62b	2.85±1.12bc	3.30±0.70a	4.83±0.36a	2.69±0.03b	1.41±0.13a	2.37±0.29a	3.06±0.57a	3.13±1.60b	3.28±0.33c	1.84±0.18bc	1.08±0.24c	1.44±0.08c	2.44±0.38a	2.44±0.62b	2.85±1.12bc	3.30±0.70a	4.83±0.36a	2.69±0.03b
LD-S	0.89±0.02c	1.51±0.24b	2.02±0.12b	2.61±0.43c	4.29±1.31b	2.45±0.27a	1.49±0.20b	2.25±1.77a	2.56±1.23a	2.88±1.74a	3.07±0.88b	3.15±0.19a	2.86±0.06ab	2.86±0.06ab	0.89±0.02c	1.51±0.24b	2.02±0.12b	2.61±0.43c	4.29±1.31b	2.45±0.27a	1.49±0.20b	2.25±1.77a	2.56±1.23a	2.88±1.74a	3.07±0.88b	3.15±0.19a	2.86±0.06ab	2.86±0.06ab
GN-CK	0.92±0.04c	1.69±0.18b	2.82±0.66a	3.13±0.08b	8.47±6.07a	1.86±0.17bc	1.44±0.59b	1.76±0.71b	2.05±0.66b	2.44±3.68b	2.52±1.36c	3.10±0.90a	3.52±0.66b	2.50±0.07b	0.92±0.04c	1.69±0.18b	2.82±0.66a	3.13±0.08b	8.47±6.07a	1.86±0.17bc	1.44±0.59b	1.76±0.71b	2.05±0.66b	2.44±3.68b	2.52±1.36c	3.10±0.90a	3.52±0.66b	2.50±0.07b
GN-M	1.22±0.23b	1.59±0.31b	2.20±0.36b	3.33±0.58b	4.87±1.19b	1.93±0.33ab	1.02±0.07c	1.42±0.12c	2.03±0.14b	2.30±0.39b	2.50±0.20c	2.68±0.91b	3.10±0.46b	2.64±0.08b	1.22±0.23b	1.59±0.31b	2.20±0.36b	3.33±0.58b	4.87±1.19b	1.93±0.33ab	1.02±0.07c	1.42±0.12c	2.03±0.14b	2.30±0.39b	2.50±0.20c	2.68±0.91b	3.10±0.46b	2.64±0.08b
GN-S	1.25±0.17ab	2.22±0.35a	3.10±0.15a	4.19±0.31a	3.66±0.92c	2.60±0.23a	1.59±0.16a	2.17±0.22a	2.35±0.36a	2.38±0.88b	2.46±0.69c	2.71±0.95b	2.83±0.26c	2.97±0.02a	1.25±0.17ab	2.22±0.35a	3.10±0.15a	4.19±0.31a	3.66±0.92c	2.60±0.23a	1.59±0.16a	2.17±0.22a	2.35±0.36a	2.38±0.88b	2.46±0.69c	2.71±0.95b	2.83±0.26c	2.97±0.02a

BR: 总分支率 Branching ratio

表 4 干旱胁迫下不同根型苜蓿根系分形特征

Table 4 Fractal characteristics of different root-type alfalfa under drought stress

处理 Treatment	第 1 年 ^{1st year}		第 2 年 ^{2nd year}	
	分形维数 Fractal dimension	分形丰度 Fractal abundance	分形维数 Fractal dimension	分形丰度 Fractal abundance
QS-CK	1.42±0.04a	3.58±0.03a	1.43±0.03a	4.21±0.10a
QS-M	1.39±0.01ab	3.30±0.07bc	1.37±0.02b	4.10±0.07a
QS-S	1.37±0.01b	3.28±0.03c	1.34±0.07c	3.88±0.15b
LD-CK	1.39±0.05ab	3.46±0.16ab	1.45±0.03a	4.07±0.19a
LD-M	1.35±0.04b	3.43±0.10ab	1.38±0.03b	4.01±0.18a
LD-S	1.32±0.04b	3.35±0.09bc	1.35±0.04c	3.96±0.07b
GN-CK	1.34±0.06b	3.47±0.07ab	1.40±0.02ab	4.11±0.16a
GN-M	1.32±0.05b	3.46±0.12ab	1.39±0.07b	4.09±0.13a
GN-S	1.30±0.08b	3.36±0.09bc	1.34±0.08c	4.00±0.19ab

表 5 干旱胁迫下根系特征相关性分析

Table 5 Correlation analysis of root characteristics under drought stress

指标 Indices	x1	x2	x3	x4	x5	x6	x7	x8	x9	x10
x2	0.982**	1.000								
x3	-0.207	-0.185	1.000							
x4	0.922**	0.917**	-0.133	1.000						
x5	0.619**	0.595**	-0.462**	0.523**	1.000					
x6	0.180	0.210	0.182	0.289*	-0.321*	1.000				
x7	0.871**	0.893**	-0.234*	0.873**	0.572**	0.281*	1.000			
x8	-0.550**	-0.570**	0.339**	-0.492**	-0.378**	-0.172	-0.528**	1.000		
x9	-0.235*	-0.283*	0.166	-0.297*	-0.431**	0.042	-0.481**	0.285*	1.000	
x10	-0.755**	-0.771**	0.191	-0.747**	-0.651**	-0.060	-0.835**	0.472**	0.789**	1.000

x1: 根系总长度 Total root length; x2: 根系总表面积 Total root surface area; x3: 根系平均直径 Average root diameter; x4: 根系总体积 Total root volume; x5: 平均连接长度 Average link length; x6: 分形维数 Fractal dimension; x7: 分形丰度 Fractal abundance; x8: 拓扑指数 Topological index; x9: 比根长 Specific root length; x10: 比表面积 Specific surface area

表 6 各综合指标特征根及贡献率

Table 6 The eigenvalue and contribution of each comprehensive index

指标 Indices	x1	x2	x3	x4	x5	x6	x7	x8	x9	x10	E	CCR/%	
主成分	1	0.93	0.95	-0.24	0.93	0.67	0.27	0.95	-0.64	-0.51	-0.88	5.92	59.21
Principal	2	0.11	0.11	0.63	0.19	-0.53	0.71	0.02	0.15	0.52	0.27	1.37	72.89
component	3	0.18	0.14	-0.59	0.06	0.19	-0.02	-0.03	-0.36	0.62	0.34	1.03	83.19

E: 特征值 Eigenvalue; CCR: 累计贡献率 Cumulative contribution ratio

3 讨论

3.1 根系平面几何构型

干旱胁迫下,植物通过改变根系构型形态以适应逆境,这与植物本身的避逆性有关^[25],其机制可能与干旱胁迫导致根系可塑性变化不断去适应环境的改变而有关^[26]。SRL 和 SRS 是决定根系吸收水分和养分能力的重要形态结构,其值与养分吸收效率成正比^[27]。本研究显示,与对照相比,随胁迫程度加剧,播种当年及生长第 2 年各根型苜蓿的 TRL、RSA、RV、AD 均有一定程度的减少,这与李振松等研究结论一致^[17],干旱胁迫使部分吸收根木栓化或干枯死亡,伴随光合同化产物积累的减少,很大程度限制了根系的生长;生长第 2 年,重度胁迫下,根茎型、根蘖型苜蓿的 TRL、RSA、RV、SRL 和 SRS 均高于直根型苜蓿。研究表明^[28-31],干旱胁迫下

TRL、RV、RSA、SRL、SRS 与品种抗旱能力呈显著正相关,说明根茎型、根蘖型苜蓿较直根型苜蓿抗旱能力强。

3.2 根系立体几何构型

根系立体几何结构与其对营养物质的竞争力密切相关。本研究表明,各根型苜蓿 TI 均较小,根系分支趋向于叉状分支结构,其次级分支较多,能快速占领大量土壤空间,增加在土壤中吸收和竞争水分、营养的能力,且叉状分支对碳投入的要求相对较少,更多的碳投入到地上部分进行光合作用,使植物快速生长^[32]。根系连接长度关系到植物对资源的获取能力^[33]。播种当年及生长第 2 年,随干旱胁迫程度加剧,各根型苜蓿根系连接长度均增大,以提高根系在土层中的分布范围,避免根系重叠和对资源的竞争,使各根型苜蓿有足够资源以满足生存需求,这与红砂、白刺^[14,23]、毛竹(*Phyllostachys edulis*)^[33]根系适应干旱胁迫环境的生态策略一致。

3.3 根系分支率及分形特征

根系分支率能直接反映根系的分支能力和对空间的利用程度^[34]。本研究显示,播种当年及生长第 2 年各根型苜蓿的总分支率均较小,并随干旱胁迫加剧逐渐增大,且重度胁迫下,各根型苜蓿的总分支率差异不显著,但逐级分支率差异显著,总分支率较小而逐级根系分支率较大,有助于资源的快速获取和促进主根的向下生长^[35]。同一处理下,生长第 2 年各根型苜蓿的总分支和根级数均大于播种当年,表明各根型苜蓿的适应能力和资源需求均增加。

分形维数和丰度能对根系分支的复杂程度及其在土壤中的扩展能力做定量研究^[36]。 FD 越大,根系越发达,分支越多, FD 值越小表明根系的分生能力越弱^[24,37];根系 FA 越大,表明根系在土壤中所占体积范围越大^[38]。本研究显示,播种当年及生长第 2 年各根型苜蓿根系 FD 较小、 FA 较大,各根型苜蓿通过简单的分形结构来适应干旱胁迫生境。相关分析表明, FD 与根系长度和面积的关系不明显,这与 Tatsumi 报道一致^[39]。

4 结论

干旱胁迫下,播种当年及生长第 2 年,直根型、根茎型、根蘖型苜蓿的根系总长度、总表面积、总体积及平均直径均减小;各根型苜蓿根系均趋向于叉状分支结构,使根系内部对水分和养分资源的竞争增强;各根型苜蓿根系总分支较小、逐级分支率较大,有助于资源的快速获取和促进主根的向下生长;长的连接长度可避免根系重叠和对资源的竞争;各根型苜蓿根系较低的分形维数和较高的分形丰度,说明其根系发育程度较低,但空间拓展能力较强,有利于对营养空间的占有,且重度胁迫下,根茎型、根蘖型苜蓿的根系总长度、总表面积、总体积、比根长、比表面积及平均连接长度均优于直根型苜蓿,表明根茎型、根蘖型苜蓿对于干旱生境的适应能力强于直根型苜蓿。

参考文献(References):

- [1] 南丽丽, 师尚礼, 郭全恩, 白小明. 甘肃荒漠灌区播量和行距对紫花苜蓿营养价值的影响. 草业学报, 2019, 28(1): 108-119.
- [2] 臧真凤, 白婕, 刘丛, 咎看卓, 龙明秀, 何树斌. 紫花苜蓿形态和生理指标响应干旱胁迫的品种特异性. 草业学报, 2021, 30(6): 73-81.
- [3] Huang Z, Liu Y, Cui Z, Fang Y, e H H, Liu B R, Wu G L. Soil water storage deficit of alfalfa (*Medicago sativa*) grasslands along ages in arid area (China). Field Crops Research, 2018, 221: 1-6.
- [4] 鲍雅静, 曹明, 李政海, 郭鹏, 张靖, 秦洁. 羊草与大针茅根系构型对水分梯度响应的比较研究. 生态学报, 2019, 39(3): 1063-1070.
- [5] Lynch J. Root architecture and plant productivity. Plant Physiology, 1995, 109(1): 7-13.
- [6] 苗青霞, 方燕, 陈应龙. 小麦根系特征对干旱胁迫的响应. 植物学报, 2019, 54(5): 652-661.
- [7] 王浩, 黄晨璐, 杨方社, 李怀恩. 砒砂岩区沙棘根系的生境适应性. 应用生态学报, 2019, 30(1): 157-164.
- [8] Fitter A H. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. New Phytologist, 1987, 106(S1): 61-77.
- [9] Bouma T J, Nielsen K L, Van Hal J, Hal J V, Koutstaal B. Root system topology and diameter distribution of species from habitats differing in inundation frequency. Functional Ecology, 2001, 15(3): 360-369.
- [10] 马雄忠, 王新平. 阿拉善高原 2 种荒漠植物根系构型及生态适应性特征. 生态学报, 2020, 40(17): 6001-6008.
- [11] 南丽丽, 师尚礼, 张建华. 不同根型苜蓿根系发育能力研究. 草业学报, 2014, 23(2): 117-124.
- [12] 李冰月, 南丽丽, 温素军, 张亚楠, 陈洁, 朱海花. 刈割强度对不同根型苜蓿主要非结构性碳水化合物含量的影响. 干旱地区农业研究,

- 2021, 39(2): 172-177, 210-210.
- [13] 郝春莲, 王贞升, 田静瑶, 陈鹏, 狄小琳, 王竞红. 多年生黑麦草根系构型对不同降水量的响应. 东北林业大学学报, 2020, 48(1): 18-22.
- [14] 单立山, 李毅, 任伟, 苏世平, 董秋莲, 耿东梅. 河西走廊中部两种荒漠植物根系构型特征. 应用生态学报, 2013, 24(1): 25-31.
- [15] 杨振亚, 周本智, 陈庆标, 葛晓改, 王小明, 曹永慧, 童冉, 石洋. 干旱对杉木幼苗根系构型及非结构性碳水化合物的影响. 生态学报, 2018, 38(18): 6729-6740.
- [16] 陈有军, 董全民, 周青平. 不同水分和土壤处理对糙毛以礼草苗期根系构型和根鞘形成的影响. 草业学报, 2020, 29(3): 60-69.
- [17] 李振松, 万里强, 李硕, 李向林. 苜蓿根系构型及生理特性对干旱复水的响应. 草业学报, 2021, 30(1): 189-196.
- [18] 汪堃, 南丽丽, 师尚礼, 郭全恩. 干旱胁迫对不同根型苜蓿根系生长及根际土壤细菌的影响. 生态学报, 2021, 41(19): 7735-7742.
- [19] Fitter A H. The topology and geometry of plant root systems; influence of watering rate on root system topology in *Trifolium pratense*. *Annals of Botany*, 1986, 58(1): 91-101.
- [20] Oppelt A L, Kurth W, Godbold D L. Topology, scaling relations and Leonardo's rule in root systems from African tree species. *Tree Physiology*, 2001, 21(2/3): 117-128.
- [21] Bertson G M. The characterization of topology: a comparison of four topological indices for rooted binary trees. *Journal of Theoretical Biology*, 1995, 177(3): 271-281.
- [22] Strahler A N. Hypsometric (area-altitude) analysis of erosional topography. *GSA Bulletin*, 1952, 63(11): 1117-1142.
- [23] 单立山. 西北典型荒漠植物根系形态结构和功能及抗旱生理研究. 兰州: 甘肃农业大学, 2013.
- [24] Ketipearachchi KW, Tatsumi J. Local fractal dimensions and multifractal analysis of the root system of legumes. *Plant Production Science*, 2000, 3(3): 289-295.
- [25] 张鋆鋆, 刘冰洋, 王一凡, 许志文, 张小全. 植物根系研究进展. 天津农业科学, 2016, 22(11): 11-18.
- [26] 李秉钧, 颜耀, 吴文景, 吴鹏飞, 邹显花, 马祥庆. 环境因子对植物根系及其构型的影响研究进展. 亚热带水土保持, 2019, 31(3): 41-45.
- [27] Bauhus J, Khanna P K, Menden N. Aboveground and belowground interactions in mixed plantations of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, 30(12): 1886-1894.
- [28] 厉广辉, 万勇善, 刘凤珍, 张昆. 不同抗旱性花生品种根系形态及生理特性. 作物学报, 2014, 40(3): 531-541.
- [29] Pirmajmedin F, Majidi M M, Gheysari M. Root and physiological characteristics associated with drought tolerance in Iranian tall fescue. *Euphytica*, 2015, 202(1): 141-155.
- [30] 丁红, 张智猛, 戴良香, 宋文武, 康涛, 慈敦伟. 不同抗旱性花生品种的根系形态发育及其对干旱胁迫的响应. 生态学报, 2013, 33(17): 5169-5176.
- [31] 张翠梅, 师尚礼, 刘珍, 杨帆, 张振科. 干旱胁迫对不同抗旱性苜蓿品种根系形态及解剖结构的影响. 草业学报, 2019, 28(5): 79-89.
- [32] 郭京衡, 曾凡江, 李尝君, 张波. 塔克拉玛干沙漠南缘三种防护林植物根系构型及其生态适应策略. 植物生态学报, 2014, 38(1): 36-44.
- [33] 沈蕊, 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 王楠, 温国胜, 陈娟. 毛竹种群向针阔林扩张的根系形态可塑性. 生态学报, 2016, 36(2): 326-334.
- [34] 杨小林, 张希民, 李义玲, 解婷婷, 王伟华. 塔克拉玛干沙漠腹地几种植物根系分形特征. 干旱区地理, 2009, 32(2): 249-254.
- [35] 何广志, 陈亚宁, 陈亚鹏, 王日照. 柽柳根系构型对干旱的适应策略. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2016, 52(3): 277-282.
- [36] Nielsen K L, Miller C R, Beck D, Lynch J P. Fractal geometry of root systems; field observations of contrasting genotypes of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) grown under different phosphorus regimes. *Plant and Soil*, 1999, 206(2): 181-190.
- [37] 汪洪, 金继运, 山内章. 以盒维数法分形分析水稻根系形态特征及初探其与锌吸收积累的关系. 作物学报, 2008, 34(9): 1637-1643.
- [38] Quijano-Guerta C, Kirk G J D, Portugal A M, Bartolome V I, McLaren G C. Tolerance of rice germplasm to zinc deficiency. *Field Crops Research*, 2002, 76(2/3): 123-130.
- [39] Tatsumi J. Fractal geometry in root systems; quantitative evaluation of distribution pattern. *Japanese Journal of Crop Science*, 1995, 64(1): 50-57.