

## 施氮对白羊草细根形态和生长的影响

曲秋玲<sup>1</sup>, 王国梁<sup>1 2 3</sup>, 刘国彬<sup>1 2 3</sup>, 刘涛<sup>1</sup>, 曹艳春<sup>1</sup>, 袁子成<sup>1</sup>

(1. 西北农林科技大学, 陕西 杨凌 712100; 2. 中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 3. 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100)

**摘要:** 细根作为植物吸收水分和养分的重要器官, 其形态和生长也受到土壤资源有效性的影响。以多年生草本植物白羊草 (*Bothriochloa ischaemun*) 为研究对象, 通过盆栽试验和连续扫描根系的方法, 研究了 6 个施氮处理 (0, 0.02, 0.04, 0.08, 0.16 和 0.32 g/kg) 对白羊草 1—4 级根序根系形态特征的影响。结果表明: (1) 随着根序增加, 各级根序上根系的平均直径和平均根长呈显著增加趋势 ( $p < 0.05$ ), 但总根长和比根长显著下降 ( $p < 0.05$ ); (2) 除对 1 级根的平均直径没有显著影响外, 施氮增加了白羊草其它各级根序的平均根长和平均直径, 减小了比根长、总根长和生物量; (3) 施氮提高了 1—4 级根序的根系伸长速率和直径增粗速率, 且根系伸长速率和增粗速率随时间推移呈动态变化, 尤其是对 1—2 级根序的影响较大。因此, 全球氮沉降增加可能通过影响细根的平均根长、平均直径、比根长、生物量等形态特征而对草本植物地下特征产生影响, 进而影响陆地生态系统的 C、N 循环。

**关键词:** 白羊草; 细根形态; 细根生长; 施氮; 根序

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2012)02-0074-06

中图分类号: S718.55

### Effect of N Addition on Root Morphological Characteristics and Growth of *Bothriochloa Ischaemun*

QU Qiu-ling<sup>1</sup>, WANG Guo-liang<sup>1 2 3</sup>, LIU Guo-bin<sup>1 2 3</sup>, LIU Tao<sup>1</sup>, CAO Yan-chun<sup>1</sup>, YUAN Zi-cheng<sup>1</sup>

(1. Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Institute of Soil and Water

Conservation, Chinese Academy of Science and Ministry of Water Resource, Yangling, Shaanxi 712100, China;

3. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** Both the morphology and architecture of fine roots vary according to the stage of development, which directly influences their ability to absorb water and nutrients from the soil, and consequently, influences plant growth. To understand the effect of N fertilization on the fine root architecture and growth dynamics of *Bothriochloa ischaemun*, six N treatments (0, 0.02, 0.04, 0.08, 0.16, 0.32 g/kg) were carried out under greenhouse conditions. Using a scanning method we monitored root extension and radial growth dynamics. The scanned pictures were analyzed to obtain root length, diameter, and surface area. Dynamic cluster analysis was then used to sort the root orders according to the morphological factors. After scanning, we flushed the roots, and then dissected the individual roots according to the branching orders. The fine root samples were scanned to determine root length and diameter, and specific root length. The root was oven-dried at 65 °C for 48 h before being weighed. The results showed: (1) the mean fine root diameter and mean root length tended to increase ( $p < 0.05$ ) with ascending root order, while both specific root length (SRL) and total root length decreased ( $P < 0.05$ ); (2) the mean root diameter and mean root length increased with increasing N fertilization, however, the SRL, total root length and root biomass decreased with increasing N, except the diameter of the 1st order root; (3) N fertilization increased the root extension rate (RER) and increased radial growth rate (RGR). The RER and RGR for all four root orders first increased to peak levels, which then decreased, and finally held constant.

收稿日期: 2012-01-06

修回日期: 2012-02-13

资助项目: 国家自然科学基金重点项目“黄土丘陵区土壤侵蚀对植被恢复过程的干扰与植物的抗侵蚀特性研究”(41030532); 中国科学院战略性先导科技专项“退耕还林(草)工程固碳速率和潜力研究”(XDA05060300)

作者简介: 曲秋玲(1987—),女(汉族),河南省唐河县人,硕士研究生,主要从事植物生理生态学研究。E-mail: quling18@126.com。

通信作者: 刘国彬(1956—),男(汉族),陕西省榆林市人,研究员,博士生导师,主要从事流域治理和恢复生态学研究。E-mail: gbliu@ms.iswc.ac.cn。

**Keywords:** *Bothriochloa ischaemun*; fine root morphology; fine root growth; N addition, root order

人类活动使氮沉降迅速增加,全球每年沉降到陆地生态系统的活性氮达  $4.35 \times 10^{10}$  kg<sup>[1]</sup>,而氮沉降对陆地和海洋生态系统有着广泛而深刻的影响<sup>[2]</sup>。细根是植物吸收水分和养分的主要器官,其形态特征对植物的生长和分布具有重要的指示作用,并且能承载一定的环境变化信息<sup>[3]</sup>。土壤有效氮的增加对木本植物的细根具有重要影响,但表现十分复杂。如有效 N 的增加可能促进细根生长<sup>[4-5]</sup>,也可能抑制细根生长<sup>[6]</sup>;使细根直径增加<sup>[7-8]</sup>,也可能对细根直径没有显著影响<sup>[9]</sup>;可能使细根生物量增加<sup>[6-7]</sup>,也可能没有显著影响<sup>[10]</sup>或使细根生物量降低<sup>[8,11-12]</sup>。Prigitzer 等<sup>[5]</sup>认为,植物根系对土壤有效 N 变化的不同响应可能与植物种类<sup>[13-14]</sup>、施 N 前土壤中有有效 N 的浓度<sup>[13]</sup>以及施 N 水平和施 N 时间等因素有关。

关于细根形态和生长的研究多集中在木本植物上,对草本植物的研究较少,且多以径级法为主<sup>[15-16]</sup>。根序法能够较大限度地降低根样品内部形态、化学组成和生理方面的异质性,提高估计精度<sup>[9,17-18]</sup>。草本植物根系相对较细,根系组成主要以细根为主,目前,关于氮沉降对草本植物根系形态和生长特征的影响以及提高细根形态特征研究的精度方面,需要进一步的探讨。

黄土高原土壤有效 N 含量相对较低,氮沉降增加的潜力较大,因此,关于氮沉降对草本植物根系生长特征影响的研究十分必要。根据投资收益原则,当土壤有效 N 增加时,细根吸收 N 的投资相对减少。因此,本研究以黄土丘陵区地带性草本物种——白羊草(*Bothriochloa ischaemun*)为对象,通过盆栽试验,采用动态扫描根系的方法研究施氮处理对白羊草不同根序根系形态指标(直径、根长、比根长、总根长、生物量、根系伸长速率和直径增粗速率)的影响,以测试上述假设是否成立,并评价全球氮沉降增加对黄土高原地区地带性草本群落地下特征的潜在影响。

## 1 材料和方法

### 1.1 盆栽试验设计

以白羊草为试验材料,试验用种子和土壤均取自位于黄土丘陵区的延安市安塞县(109°14'E,36°92'N)。采用有机玻璃盆(55 cm × 35 cm × 5.5 cm)种植,铝箔纸包裹遮光。盆栽用土过 2 mm 筛后均匀混合尿素,每盆装土 10 kg。黄绵土土壤有机质含量为 4.125 g/kg,全氮含量为 0.212 g/kg,速效氮含量为

11.55 mg/kg,土壤养分含量较差,因此试验设 6 个施 N(纯 N)处理:0 g/kg(CK),0.02 g/kg(N<sub>1</sub>),0.04 g/kg(N<sub>2</sub>),0.08 g/kg(N<sub>3</sub>),0.16 g/kg(N<sub>4</sub>)和 0.32 g/kg(N<sub>5</sub>),每个处理设 3 个重复,于 2010 年 11 月 1 日播种。靠近盆壁两侧 2 cm 处依次点种,共 6 穴,每穴 5 粒种子,出苗长势稳定后间苗,每盆留苗 6 株。试验在中国科学院水土保持研究所人工模拟气候室中进行。设置气候室内湿度为 45%,温度为 27 °C,光照模拟外界光照变化,早上 7:00—11:30,光强 300 μmol/(m<sup>2</sup>·s),11:30—14:30,光强 800 μmol/(m<sup>2</sup>·s),14:30—18:30,光强 300 μmol/(m<sup>2</sup>·s),18:30—次日 7:00 光强为 0。根据植物不同阶段的生长状态,每盆植株隔 3~4 d 浇水 1 000~2 000 ml。

### 1.2 根系扫描、图片处理和形态测量

播种后 90 d,植物开始进入快速生长阶段,玻璃壁上出现根系,此后每隔 5 d 两面扫描盆壁(Epson 4490 扫描仪,EPSON Inc),持续 50 d。扫描结束后,剪掉地上部分,采用冲根浸泡的方法取出完整根系,依据 Prigitzer 等的根序分级方法将根系分级,根系使用甲基蓝染色后平铺在透明胶片上扫描(Epson 4490 扫描仪,EPSON Inc)。图片采用 CIAS 2.0 图像分析系统(CID, Inc. USA)和 Winrhizo 图像分析软件(Win RHIZO TRON 2008 年,Regent Instruments, Canada)逐根统计根长、直径、根表面积和根体积等指标。所有扫描后的根样品在 65 °C 下烘干至恒重,测生物量。

### 1.3 数据分析

以前后两次扫描白羊草根系所得到的细根直径、长度增长量、根体积和根表面积作为聚类分析的 6 个指标,通过动态聚类分析的方法,结合根形态所得的细根形态指标,区分 1—4 级根序。计算得出各氮处理下每一级根序细根的平均伸长速率和直径的增粗值。同一施 N 水平下,不同根序上根系形态指标的差异显著性采用单因素方差分析,同一根序,不同施 N 处理下根系形态指标的差异也采用单因素方差分析。聚类分析采用动态聚类分析方法。试验数据的统计分析在 SAS 8.0 统计分析软件上进行。

## 2 结果分析

### 2.1 不同施氮水平下不同根序根系的形态特征

图 1 表明,随着根序增加,不同施 N 处理下的白羊草根系平均直径和平均根长均呈增加趋势,比根长和总根长呈显著减小( $p < 0.05$ )趋势。但也有例外,如 1 级和 2 级根序的平均直径无显著差异( $p >$

0.05)。其中 1 级根的平均直径和平均根长最小,比根长最大;4 级根的平均直径和平均根长最大,比根长最小;前 3 级根生物量随根序增加而增加。

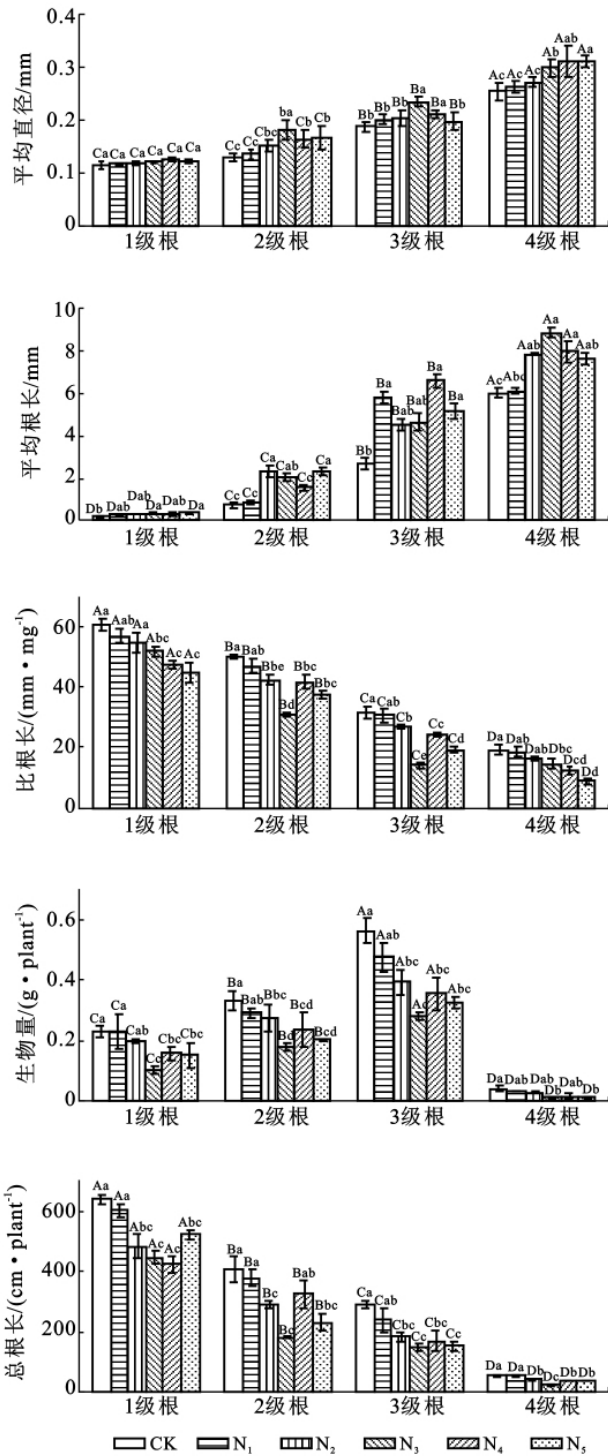


图 1 不同施 N 处理对白羊草各级根序根系平均直径、平均根长、比根长、生物量和总根长的影响

注:不同大写字母表示同一处理不同根序间根特征存在显著差异 ( $p < 0.05$ ) 不同小写字母表示同级根序不同处理间存在显著差异 ( $p < 0.05$ )。

除对 1 级根直径无显著影响 ( $p > 0.05$ ) 施氮增加了白羊草各级根序的平均根长和平均直径,减小

了比根长、总根长和生物量。施氮对  $N_3-N_5$  处理的 2 级根和 4 级根以及  $N_3$  处理的 3 级根的平均根长均有显著增加的影响 ( $p < 0.05$ ); 随着施 N 水平增加,1 级和 2 级根序平均根长在  $N_3, N_5$  以及个别处理间有显著影响外 ( $p < 0.05$ ) 其它处理间无显著影响 ( $p > 0.05$ ); 施 N 显著减小了白羊草各级根序细根的总根长、比根长和生物量。低 N 处理对 1 级根序的比根长和生物量影响较小,随着施 N 水平的增加,对高级根序的影响较显著 ( $p < 0.05$ ) 2 级根和 3 级根的  $N_2-N_5$  处理均与 CK 有显著差异。 $N_2-N_5$  处理对 3 级根和 4 级根的总根长也有显著影响 ( $p < 0.05$ )。

### 2.2 施氮对不同根序细根伸长速率的影响

由图 2 可见,在整个观测期间白羊草各级根序细根的伸长速率都呈现出先增加后减小之后趋于稳定的趋势。1 级根和 2 级根的生长高峰期出现在第 20 d 左右,此后下降;3 级根和 4 级根则分别出现在第 15 d 和第 10 d 左右。

施氮增加了白羊草各级根序细根的伸长速率。施氮的植株 1、2 级根伸长速率高于 CK,最初 20 d 的伸长速率都保持在较高水平,低中氮处理的伸长速率最大,说明 1、2 级根对土壤有效 N 增加较敏感,土壤有效 N 增加可使细根在短时间内迅速增长,这与形态分析的结果基本一致。施氮可以使 3、4 级根序在第 10—15 d 达到伸长速率最大值,且高氮处理对 3、4 级根序细根的伸长影响较小。中氮处理 3、4 级根生长最快。

### 2.3 施氮对不同根序细根直径增粗速率的影响

图 3 表明,除 4 级根外白羊草各级根序的直径增粗也呈现出先增加再降低之后匀速增长的趋势。其中 1 级根在观测最初直径生长增加迅速,扫描第 15 d 时,直径增加的值达到最大。2、3 级根的直径变化幅度较小,最大值都出现在第 20 d。4 级根在整个生长期间直径生长速率基本没有变化,保持匀速的生长。

施 N 增加了白羊草各级根序的直径,与形态研究的结果一致。在最初阶段施氮对 1、2 级根增粗的促进作用比较明显,且高氮处理直径增加速率最大,但是 3、4 级根在 0—5 d  $N_5$  处理的直径增加速率最大,之后迅速降低,小于  $N_3$  和  $N_4$  处理。这说明低级根序更容易受土壤有效氮增加的影响,而随着生长期的延长,过高的土壤 N 含量对直径生长的促进作用明显减小。图 3 中显示,  $N_3, N_4$  的直径增粗速率始终高于其它处理,这与形态分析的结果基本一致。

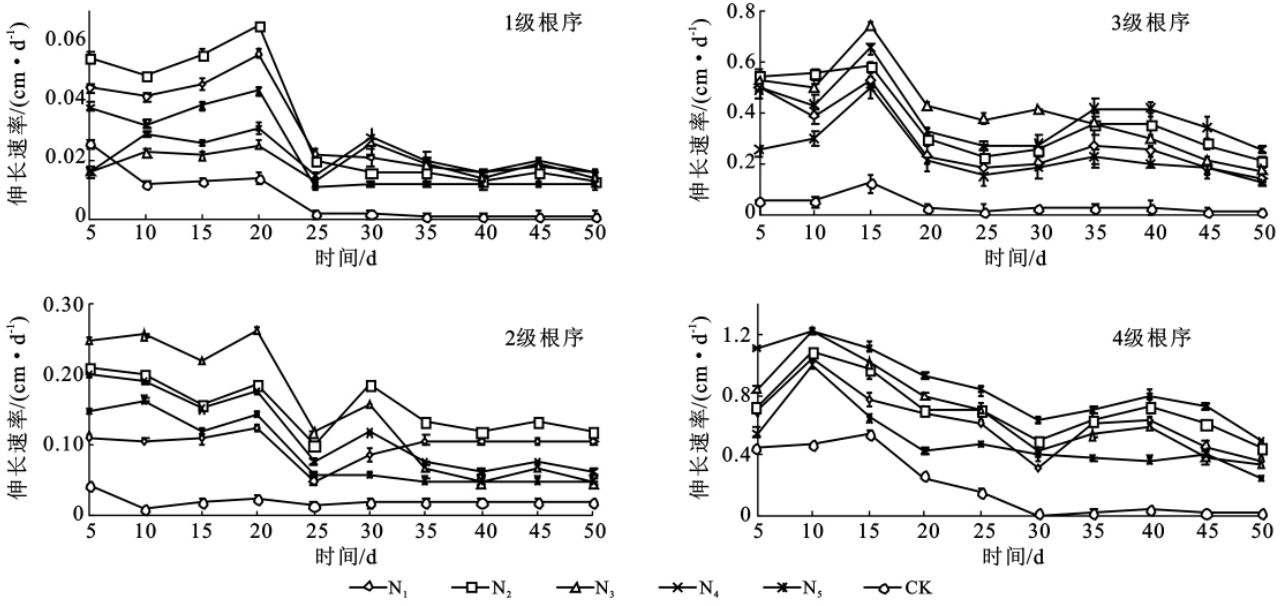


图 2 不同施 N 水平下白羊草各级根序细根伸长速率的变化

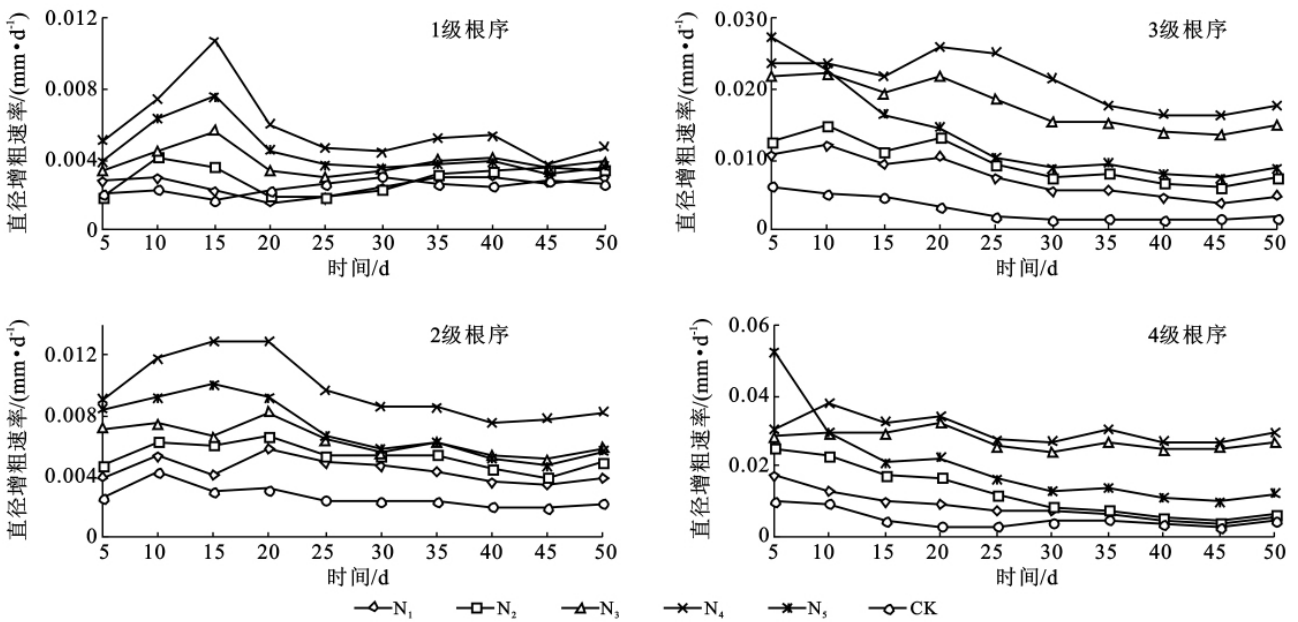


图 3 不同施 N 水平下白羊草各级根序细根直径的变化

### 3 讨论

#### 3.1 施氮对白羊草各级根序细根形态的影响

根系的形态特征从一定程度上反映其生理功能,根系形态对于土壤养分变化反应敏感,并通过调节根系形态特征来适应土壤资源的变化<sup>[19-20]</sup>。但是,根系的这种适应性变化十分复杂,关于 N 对植物的影响,研究结果并不一致。Eissenstat 等<sup>[21]</sup>认为,细根形态的变化是一系列权衡的结果。在低养分土壤中,根系的建造是为了土壤资源的吸收,因此会增加吸收根(细根)的生长和繁殖。从权衡角度上讲,这会增加根系 C 的投入,增加呼吸投入,同时减少根系寿命。

反之,会减少这些根的生长和繁殖,减少根系 C 的投入和呼吸投入,延长根系寿命。本研究发现,施 N 对细根形态具有显著影响,主要通过增加白羊草各级根序细根的平均根长和平均直径,降低比根长,总根长和生物量来影响根系的生长。

直径作为反映细根形态变化的一个重要指标,能够影响植物的吸收功能。以往对乔木的研究<sup>[4-5,11]</sup>结果表明,施氮对不同根序等级的细根直径影响不显著。本研究中施氮显著增加了白羊草 2~4 级根的直径,可能是由于土壤 N 有效性的增加使根系的生长策略发生改变,植物可能通过根系增粗来提高养分和水分的运输效率<sup>[8]</sup>。

细根的根长对于细根有效的获取养分和水分具有直接影响<sup>[22]</sup>。与对照相比,中高施 N 处理增加了白羊草各级根序细根的平均根长,这与以往<sup>[5,11,22]</sup>施肥减小根系长度的研究结果不同,这可能是由于白羊草属草本植物根系为典型须根系,根系较细,周转相对较快,为了便于吸收土壤养分,分布一般较浅,可能 1、2 级根序都参与养分和水分摄取,并且主要通过增加根系长度来提高对养分的吸收。施氮降低了白羊草各级根序的总根长,但增加了各级根序细根的平均根长,这是因为施氮减少了各级根序细根的数量。

比根长是根长和生物量的比值,可以表征根系投资与收益之间的关系。与丁国泉<sup>[22]</sup>和 Pregitzer<sup>[5]</sup>等的研究一致,随着根序等级的增加白羊草各级根序细根的比根长呈现下降的规律。但是施氮对比根长的影响却不尽相同。对日本落叶松的研究<sup>[11,22]</sup>认为施氮增加了根系的比根长,且对 1 级根的影响最大。而 Wang 等<sup>[19]</sup>对草莓根系的研究与本研究的結果一致,施氮降低了各级根序的比根长,草莓和白羊草同是多年生草本植物,须根发达,这或许能从某种程度上说明比根长与物种类型及物种自身的遗传性有关。但是也有对乔木的研究<sup>[8]</sup>结果显示施肥降低了根系的比根长。施肥降低了白羊草各级根序的生物量,这可能是由于草本植物的根系周转相对较快,施肥增加了土壤 N 有效性,土壤中的养分充足,足够植物对养分的需求,投入的碳主要用于根系的呼吸和养分的吸收运输等环节,因而向根系分配的 C 用于生长的量减少,最终导致生物量降低。

### 3.2 施氮对白羊草各级根序细根生长的影响

施氮提高了白羊草各级根序细根伸长和增粗的速率,且始终高于对照,生长速率呈现出先增加后减小的趋势。这和刘金梁等的研究结果相同,是因为一定量的氮肥对根系的生长发育及形态建立具有促进作用。但和于立忠与 Pregitzer 等的研究结果不同,这可能是因为在土壤养分变化的情况下,许多植物能够通过调整根的形态和生理变化来获得有限的必要资源<sup>[13]</sup>。植物体内的氮素营养状况会影响植物根系的生长速率。一定量的氮素营养的提高会相应的提高植物的光合速率,从而使分配给根系的光合产物增多,以促进根系的生长。同时直径的增粗为地上部分的生长提供支撑,并且增加养分的吸收和储藏,为植株短期胁迫环境提供养分。同时也表明,根长、根平均直径也是体现根系吸收效率及能力的重要指标。

### 3.3 根序法在研究草本植物细根方面的优势

根据传统的径级法研究,通常将细根按 0~0.5, 0.5~1, 1~1.5, 1.5~2 mm 或者 0~1, 1~2, 2~5

mm 等不同的直径等级<sup>[16,23-24]</sup>分级。显然,这一分级对白羊草的研究是不合适的。因为白羊草的细根平均直径范围为 0.114~0.253 mm,低于 0.5 mm。按照传统的径级分类方法,会把白羊草的各级根序细根分在同一个径级内进行研究,这将忽略不同根序上根系对施 N 响应的差异,从而导致结果分析的精确性降低。而采用根序法研究草本植物的根系,有助于揭示土壤有效性的变化对不同着生位置细根的影响,同时,在估算根系周转和寿命时也会减小由根系内部结构和功能异质性带来的误差。

## 4 结论

白羊草各级根序的形态特征具有显著的差异。白羊草细根的平均直径和平均根长随根序等级的增加而显著增加,比根长和总根长则显著下降。平均直径分布范围为 0.114~0.312 mm,比根长的分布范围为 8.85~60.42 mm/mg,3 级根的生物量最大(0.560 g/株),4 级根的生物量最小(0.013 g/株)。施氮除对 1 级根的平均直径没有显著影响外,对白羊草其它各级根序的平均根长,比根长、总根长和生物量均具有显著影响。

施氮明显促进了白羊草的生长。在根系快速生长阶段,白羊草各个氮处理下各级根序细根的伸长速率和直径变化都呈现出先增加再减小之后趋于稳定的趋势,其中,1、2 级根序对土壤 N 有效性增加较敏感。土壤有效 N 在细根生长初期对直径和根长的影响较大。

### [参 考 文 献]

- [1] Holland E A, Dentener F J, Braswell B H, et. al. Contemporary and pre-industrial global reactive nitrogen budgets [J]. *Biogeochemistry*, 1999, 46(3): 7-43.
- [2] Vitousek P M, Aber J D, Howarth R W, et. al. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences [J]. *Ecological Applications*, 1997, 7(3): 737-750.
- [3] Farrish K. Spatial and temporal fine-root distribution in three Louisiana forest soils [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1991, 55(6): 1752-1757.
- [4] 王向荣, 王政权, 韩有志, 等. 水曲柳和落叶松不同根序之间细根直径的变异研究 [J]. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 871-877.
- [5] Pregitzer K S, Hendrick R, Fogel R. The demography of fine roots in response to patches of water and nitrogen [J]. *New Phytologist*, 1993, 125(3): 575-580.
- [6] Majdi H. Changes in fine root production and longevity in relation to water and nutrient availability in a Norway

- spruce stand in Northern Sweden [J]. *Tree Physiology*, 2001, 21(14): 1057-1061.
- [7] Kern C C, Friend A L, Johnson J M F, et al. Fine root dynamics in a developing *Populus deltoides* plantation [J]. *Tree Physiology*, 2004, 24(6): 651-660.
- [8] 刘金梁, 梅莉, 谷加存, 等. 内生长法研究施氮肥对水曲柳和落叶松细根生物量和形态的影响 [J]. *生态学杂志*, 2009, 28(1): 1-6.
- [9] Pregitzer K S, Deforest J L, Burton A J, et al. Fine root architecture of nine north American trees [J]. *Ecological Monographs*, 2002, 72(2): 293-309.
- [10] Lee K H, Jose S. Soil respiration, fine root production, and microbial biomass in cottonwood and loblolly pine plantations along a nitrogen fertilization gradient [J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, 185(3): 263-273.
- [11] 于立忠, 丁国泉, 史建伟, 等. 施肥对日本落叶松人工林细根直径、根长和比根长的影响 [J]. *应用生态学报*, 2007, 18(5): 957-962.
- [12] Son Y, Hwang J H. Fine root biomass, production and turnover in a fertilized *Larix leptolepis* plantation in central Korea [J]. *Ecological Research*, 2003, 18(3): 339-346.
- [13] 史建伟, 王孟本, 于立忠, 等. 土壤有效氮及其相关因素对植物细根的影响 [J]. *生态学杂志*, 2007, 26(10): 1634-1639.
- [14] Gill R A, Jackson R B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems [J]. *New Phytologist*, 2002, 147(1): 13-31.
- [15] 韦兰英, 上官周平. 黄土高原白羊草、沙棘和辽东栎细根比根长特性 [J]. *生态学报*, 2006, 26(12): 4164-4170.
- [16] 王国梁, 周东. 黄土丘陵区退耕地先锋群落演替过程中细根特征的变化 [J]. *西北植物学报*, 2009, 29(2): 356-364.
- [17] Vanguelova E I, Nortcliff S, Moffat M J, et al. Morphology, biomass and nutrient status of fine roots of Scots pine (*Pinus sylvestris*) as influenced by seasonal fluctuations in soil moisture and soil solution chemistry [J]. *Plant and soil*, 2005, 270(1): 233-247.
- [18] Hendricks J J, Hendrick R L, Wilson C A, et al. Assessing the patterns and controls of fine root dynamics: An empirical test and methodological review [J]. *Journal of Ecology*, 2006, 94(1): 40-57.
- [19] Wang Bo, Lai Tao, Huang Qiwei, et al. Effect of N fertilizers on root growth and endogenous hormones in strawberry [J]. *Pedosphere*, 2009, 19(1): 86-95.
- [20] Nibau C, Gibbs D J, Coates J C. Branching out in new directions: The control of root architecture by lateral root formation [J]. *New Phytologist*, 2008, 179(3): 595-614.
- [21] Eissenstat D M. On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: A field study using citrus rootstocks [J]. *New Phytologist*, 1991, 118(1): 63-68.
- [22] 丁国泉, 于立忠, 王政权. 施肥对日本落叶松细根形态的影响 [J]. *东北林业大学学报*, 2010, 38(5): 16-19.
- [23] 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(1): 79-87.
- [24] 程云环, 韩有志, 王庆成, 等. 落叶松人工林细根动态与土壤资源有效性关系研究 [J]. *植物生态学报*, 2005, 29(3): 403-410.