

旱后复水条件下磷添加对白羊草根系形态及氮磷累积的影响

康继月^{1,3}, 王世琪², 刘金彪², 李敏², 王智^{1,2}, 徐炳成^{1,2}

(1.中国科学院水利部水土保持研究所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;

2.西北农林科技大学水土保持研究所,陕西 杨凌 712100;3.中国科学院大学,北京 100049)

摘要: 植物生长及养分利用特征可揭示半干旱区植物对多变水肥环境条件的适应策略。在白羊草分蘖期设置2个供水条件(正常供水和干旱胁迫21天后复水)和2个磷添加水平(复水当日1 kg干土添加0, 0.2 g P_2O_5)。2周后测定其根冠生物量、根系形态以及氮磷含量。结果表明,旱后复水条件下,磷添加后白羊草根冠生物量、总生物量和根冠比无显著变化,总根长和根表面积显著增加27.1%和24.1%,比根长和比根面积分别显著增加18.3%和15.9%,根系平均直径显著降低1.3%;白羊草地上部、根系和整株磷含量分别显著增加61.1%, 35.8%和49.6%,磷累积量分别显著增加68.6%, 52.0%和61.3%,氮磷比显著降低。除地上部氮累积量外,各水分和磷处理下白羊草地上部、根系和整株氮磷累积量与总根长和根表面积呈显著正相关关系。本研究表明,根长和根表面积增加是白羊草响应水肥环境条件改善的主要策略。

关键词: 白羊草; 旱后复水; 根冠比; 根系形态; 氮磷含量

中图分类号:S541

文献标识码:A

文章编号:1009-2242(2019)06-0273-07

DOI:10.13870/j.cnki.stbcbx.2019.06.038

Effects of Phosphorus Addition on Root Morphology, Nitrogen and Phosphorus Accumulation of Old World Bluestems Under Re-watering After Drought

KANG Jiyue^{1,3}, WANG Shiqi², LIU Jinbiao², LI Min², WANG Zhi^{1,2}, XU Bingcheng^{1,2}

(1.State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100; 2.Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100;3.University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049)

Abstract: To identify the adaptation strategies of plants in semi-arid areas to periodical changes of water and nutrient supply, a pot experiment was conducted to investigate plant growth, root morphological characteristics, N and P concentration under two soil moisture conditions (well-watered and post-drought rehydration) and two phosphorus (P) addition levels (0 and 0.2 g P_2O_5 per kg dry soil) of Old World bluestems at its jointing stage. Results showed that under re-watering after drought, effect of P addition on shoot and root biomass, total biomass, and root/shoot ratio of Old World bluestems have no significant difference, while total root length and root surface area increase 27.1% and 24.1%, specific root length and specific root area increase 18.3% and 15.9%, and root average diameter decrease 1.3%. P concentration in shoot, root and whole plant of Old World bluestems significantly increased 61.1%, 35.8% and 49.6%, respectively, and P accumulation significantly increased 68.6%, 52.0% and 61.3%, respectively, and, N : P ratio decreased significantly. In addition to N accumulation in shoot, N and P accumulation in shoot, root, and whole plant of Old World bluestems under different water and phosphorus treatments showed significant positive correlation with total root length and root surface area. The present study suggested that increases in root length and root surface area were the main adaptation strategies of Old World bluestems in response to periodical changes of water supply and phosphorus addition.

Keywords: Old World bluestems; re-watering after drought; root/shoot ratio; root morphology; N and P contents

收稿日期:2019-07-04

资助项目:国家自然科学基金项目(41371509,41771553)

第一作者:康继月(1993—),女,硕士研究生,主要从事水土保持植被研究。E-mail:jiyuekang@163.com

通信作者:王智(1985—),男,博士,助理研究员,主要从事牧草耐旱生理研究。E-mail:wangzhi712@nwfau.edu.cn

徐炳成(1973—),男,博士,研究员,主要从事草地建设与植被恢复研究。E-mail:Bcxu@ms.iswc.ac.cn

降水是黄土丘陵半干旱区土壤水分的主要来源,由于降水的季节分布不均和不可预测性,该区实际田间环境可以概括为“多变低水”^[1]。植物在阶段适度干旱复水(如降雨、灌溉)后具有不同的生长和形态适应策略,这些将在很大程度上决定其最终生物量或作物产量^[2]。根系形态的适应性变化是植物高效利用土壤水分的重要策略,良好的根系性状有助于提高干旱条件下植物的养分吸收效率和效益^[3]。干旱胁迫导致植物的根系生物量减少,总根长和比根长降低^[4],这些将影响旱后复水期间植物生长和其对水分养分的吸收^[5]。研究植物根系形态特征可更好地了解根系在植物旱后恢复生长过程中的作用,以及揭示植物对多变水环境的适应策略。

在黄土丘陵半干旱区,植物生长和生物量形成受到磷有效性的限制^[6]。磷是植物生长发育必需元素之一,其参与核酸、磷脂和腺嘌呤核苷三磷酸(ATP)等化合物的组成以及植物光合作用、呼吸作用、能量转化和信号传导等多种代谢过程^[7]。当磷素供应不足时,植物会降低对氮素的吸收利用。土壤干旱会限制土壤中磷素的迁移和有效性以及植物对磷的吸收利用^[5]。适当施磷可增强干旱条件下植物的氮代谢效率,维持植物较高的硝酸还原酶活性和蛋白质水平^[8]。低磷条件下,植物通过抑制初生根系生长、增加侧根的形成以及根毛的生长和产生来适应磷缺乏,这些都促进了根系表层土壤觅食^[9]。施磷后植物根系形态的变化因品种而异^[10]。研究表明,干旱期间适当提高土壤有效磷含量有利于增强旱后复水植物的生长^[8]。

白羊草(*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng)系禾本科孔颖草属植物,是黄土丘陵区天然草地群落的典型优势种,其根系发达,固土保水能力强,对控制水土流失有着重要作用^[11]。目前,关于白羊草水分调控和养分添加的研究主要集中在根系形态^[12]和氮添加^[6]等方面,就土壤水分阶段变化下其生长和养分利用与磷素供应关系的研究尚未见报道。本文采用盆栽控制试验,通过阶段旱后复水后每 1 kg 干土添加 0, 0.2 g P_2O_5 , 研究水分条件改善下磷肥供应对白羊草生长特征及养分累积的影响,探讨氮磷累积量与根系形态间的关系,以期揭示白羊草对半干旱区环境条件的适应策略提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

白羊草种子采自陕西安塞农田生态系统国家野外观测研究站山地试验场天然草地(36°51′30″N, 109°19′23″E),

海拔 1 068~1 309 m, 晒干后自然状态下储藏。发芽试验表明,播种前白羊草种子发芽率为 93%。试验土壤为黄绵土,采自陕北天然草地耕层(0—30 cm)。土壤全氮(N)、全磷(P)和有机质含量分别为 0.28, 0.67, 2.60 g/kg, 速效 N、P 含量分别为 19.62, 50.78 mg/kg。土壤田间最大持水量为 20%,凋萎系数为 4%。

1.2 试验方法

试验盆钵为高 16 cm、内径 20 cm 且封底的 PVC 管。每盆装干土 3.5 kg,装土时盆底铺碎石,沿内壁设一根内径 2 cm、长 25 cm 的 PVC 管为灌水管。2018 年 4 月 1 日采用穴播播种,每盆 12 粒种子。4 月 11 日幼苗出齐后间苗 2 次,每盆定苗 6 株。苗期土壤含水量维持在 80% FC 以上。试验设置 2 个水分条件(正常供水, WW; 旱后复水, RW)和 2 个磷添加水平(P_0 : 0 g; P_1 : 0.2 g, 以 P_2O_5 g/kg 干土计), 磷肥为过磷酸钙(P_2O_5 含量为 15%)。每个处理 6 个重复,共 24 盆。随机挑选 12 盆进行自然干旱(6 月 18 日),另 12 盆充分供水。当自然干旱植株的土壤含水量在 7 天后(6 月 24 日)降至 $(20 \pm 5)\%$ FC 时,保持该土壤水分 14 天,从正常供水和干旱处理中各随机挑选 6 盆,于干旱处理结束时(7 月 8 日)将磷肥溶于水后一次灌入,所有干旱处理均复水至 $(80 \pm 5)\%$ FC,维持 14 天。土壤含水量采用称重法测定与控制,于每日 18:00 进行。

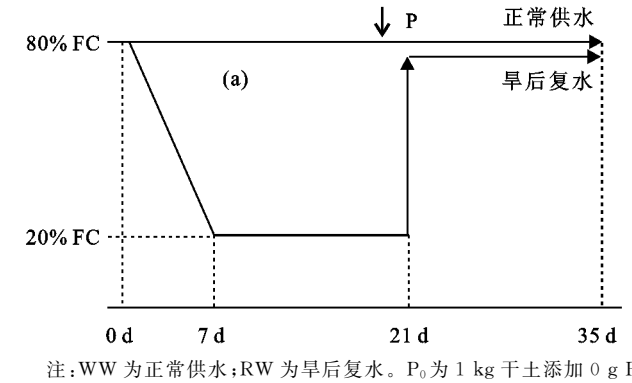
试验于 2018 年 6 月 18 日(白羊草处于分蘖期)至 7 月 22 日(白羊草处于拔节期)在黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室的人工气候室(AGC)内进行。昼夜温度为 25/22 °C,湿度为 55%,光照时间为 7:00—19:00,光照强度为 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。水分处理时间和试验流程见图 1。

1.3 测定指标

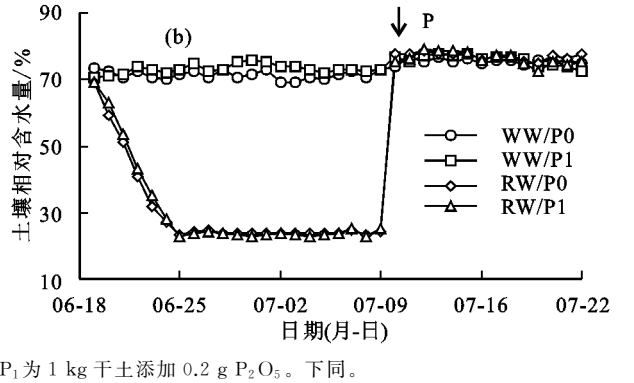
1.3.1 生物量 2018 年 7 月 22 日试验结束时,分别收集地上部和根系。将收获的地上部装入纸袋后, 105 °C 下杀青 15 min, 80 °C 烘干至恒重,得到地上生物量(SB, g)。将所有根系在 80 目的孔筛中用自来水冲洗干净,用吸水纸吸干水分,扫描获取形态特征后装入纸袋, 80 °C 烘干至恒重得到根系生物量(RB, g)。总生物量(TB, g)为地上生物量与根系生物量之和。根冠比(RSR)为根系生物量与地上生物量的比值,即: $RSR = RB/SB$ 。

1.3.2 根系形态 将每桶冲洗干净且擦干水分的所有白羊草的根系平铺在透明胶片上,利用 EPSON 扫描仪(Perfection V700 Photo, China)进行扫描,采用 WinRHIZO 根系分析软件(Regent Instruments Inc., Quebec, Canada)对图像进行分析,得到总根长(TRL,

m)、根表面积(RSA, m²)和根系平均直径(RAD, mm)^[2]。比根长(SRL, m/g)和比根面积(SRA, m²/g)



分别为总根长和根表面积与根系生物量的比值,即: SRL=TRL/RB 和 SRA=RSA/RB^[13]。



1.3.3 氮、磷含量 由于本试验周期较短,试验结束时白羊草仍处于拔节期,正常供水的白羊草地上部主要为叶片(约占 70.8%)。有研究^[14]表明,水分限制导致白羊草叶茎比增加,因此在分析养分含量时未对茎叶进一步细分。将烘干的地上部和根系分别采用研磨仪(FS-11)研磨成粉末。采用全自动凯氏定氮仪(Kjektec 2300, Foss, Sweden)和紫外分光光度法(6505 UV/Vis, Jenway, Staffordshire, UK)分别测定地上部和根系的氮含量(N_i , mg/g DW)和磷含量(P_i , mg/g DW)^[15]。植物体氮、磷累积量(N_a , P_a , mg/plant)分别为地上部和根系的干重(DW)与各自氮磷含量(N_i , P_i)的积的和^[16]。地上部、根系以及植物体的氮磷比(N:P)分别为对应的各部分总氮量与总磷量的比值。

1.4 数据整理与分析

运用 SPSS 22.0 软件对不同水分和磷处理下各指标均值的差异显著性进行分析。相同水分条件下不同磷处理间以及相同磷处理下不同水分条件间的差异显著性均选用 t 检验法(t -test)进行检验($P=0.05$)。运用 Sigma Plot 12.0 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 不同水分和磷处理下白羊草生物量

WW 条件下, P_1 较 P_0 处理的根系生物量、总生物量和根冠比分别显著增加了 38.5%,24.0%和 22.7% ($P<0.05$),地上生物量无显著差异($P>0.05$);RW 条件下, P_0 与 P_1 处理的地上生物量、根系生物量、总生物量和根冠比均无显著差异(表 1)。 P_0 处理下,RW 较 WW 条件下的地上生物量、根系生物量、总生物量和根冠比分别显著减少了 12.0%,36.9%,23.9%和 29.8% ($P<0.05$); P_1 处理下,RW 较 WW 条件分别显著减少了 17.1%,48.9%,34.1%和 39.0% ($P<0.05$)。水分、磷处理及其二者交互作用对根系生物量和总生物量有显著影响(表 2)。

表 1 不同水分和磷处理下白羊草生物量和根冠比

磷处理	水分	地上生物量 SB/g	根系生物量 RB/g	总生物量 TB/g	根冠比 RSR
P_0	正常供水	2.1±0.1Aa	2.0±0.2Ba	4.1±0.1Ba	0.9±0.1Ba
	旱后复水	1.9±0.1Ab	1.2±0.0Ab	3.1±0.1Ab	0.7±0.0Ab
P_1	正常供水	2.4±0.1Aa	2.7±0.1Aa	5.1±0.2Aa	1.2±0.1Aa
	旱后复水	2.0±0.0Ab	1.4±0.1Ab	3.3±0.2Ab	0.7±0.1Ab

注:表中数据为平均值±标准差;不同大写字母表示相同水分条件下磷处理间差异显著($P<0.05$);同行不同小写字母表示相同磷处理下水分条件间差异显著($P<0.05$)。下同。

2.2 不同水分和磷处理下白羊草根系形态特征

WW 条件下, P_1 较 P_0 处理的总根长和根表面积分别显著增加 77.9%和 78.6% ($P<0.05$);RW 条件下, P_1 较 P_0 处理分别显著增加 27.1%和 24.1% ($P<0.05$)(表 3)。WW 条件下, P_0 与 P_1 处理的根系平均直径无显著差异;RW 条件下, P_1 较 P_0 处理的根系平均直径显著减少 1.3% ($P<0.05$)(表 3)。 P_0 处理下,WW 与 RW 条件下的总根长、根表面积和根系平均直径均无显著差异; P_1 处理下,WW 条件下的总根长、根表面积和根系平均直径均显著大于 RW ($P<0.05$)。磷处理及其与水分的交互作用对总根长和根表面积有显著影响,水分、磷处理及其二者交互作用对根系平均直径均无显著影响(表 2)。

WW 条件下, P_1 较 P_0 处理的比根长和比根面积分别显著增加 27.8%和 28.2% ($P<0.05$);RW 条件下, P_1 较 P_0 处理分别显著增加 18.3%和 15.9% ($P<0.05$)(表 3)。 P_0 处理下,RW 较 WW 条件的比根长增加 75.1%,比根面积增加 80.6%; P_1 处理下,RW 较 WW 条件的比根长增加 62.1%,比根面积增加 63.3%,差异均达显著水平($P<0.05$)。水分对比根长和比根面积有显著影响,磷处理及其与水分的交互作用对比根长和比根面积无显著影响(表 2)。

2.3 不同水分和磷处理下白羊草氮磷含量

WW 条件下, P_1 较 P_0 处理的地上部、根系和整株磷含量分别显著增加 71.9%,51.5%和 61.6% ($P<$

0.05);RW 条件下, P_1 较 P_0 处理分别显著增加 61.1%, 35.8% 和 49.6% ($P<0.05$) (图 2)。2 个水分条件下, P_0 与 P_1 处理的各部位氮含量无显著差异 (图 2)。除根系氮含量外, 不论添加磷与否, RW 较 WW 条件的地上部、根系和整株水平的氮或磷含量均显著增加 ($P<0.05$)。水分、磷处理对地上部、根系和整株磷含量以及整株氮含量均有显著影响, 二者交互作用对其无显著影响 (表 4)。

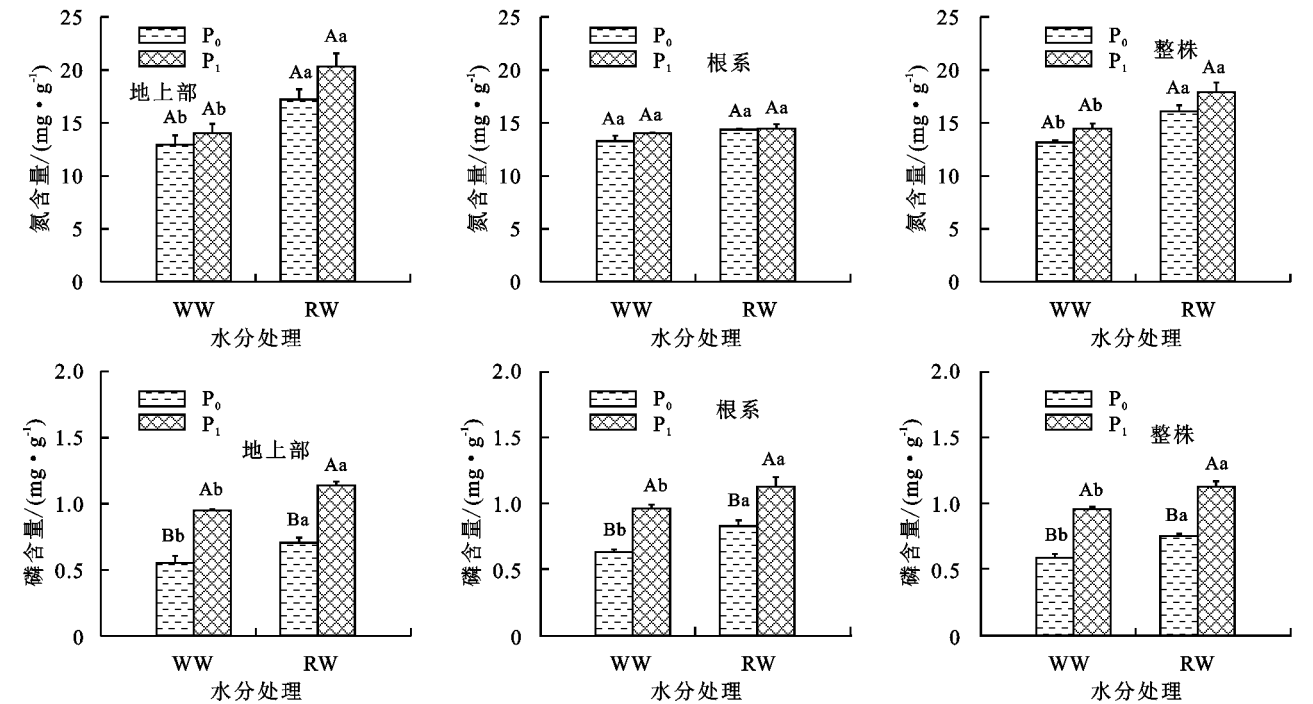
表 2 土壤水分和磷处理及其二者的交互作用对生物量和根系形态特征的影响

测定指标	土壤水分		磷处理		土壤水分×磷处理	
	F	P	F	P	F	P
地上生物量 SB/g	12.84	0.01**	2.77	0.14	0.63	0.45
根系生物量 RB/g	92.12	0**	18.20	0**	7.97	0.02*
总生物量 TB/g	82.12	0**	16.63	0**	6.32	0.04*
根冠比 RSR	34.89	0**	4.46	0.07	1.86	0.21
总根长 TRL/m	1.45	0.26	26.01	0**	5.09	0.05*
根表面积 RSA/m ²	0.90	0.37	23.20	0**	5.33	0.05*
根直径 RAD/mm	3.52	0.10	2.52	0.15	0.19	0.68
比根长 SRL/(m·g ⁻¹)	16.59	0**	2.49	0.15	0.01	0.91
比根面积 SRA/(m ² ·g ⁻¹)	16.54	0**	2.04	0.19	0.00	0.99

注: * 表示在 0.05 水平上差异性显著 ($P<0.05$); ** 表示在 0.01 水平上差异性显著 ($P<0.01$)。下同。

表 3 不同水分和磷处理下白羊草根系形态特征

磷处理	水分	总根长	根表面积	根系平均直径	比根长 SRL/	比根面积 SRA/
		TRL/m	RSA/m ²	RAD/mm	(m·g ⁻¹)	(m ² ·g ⁻¹)
P_0	正常供水	280.5±35.4Ba	0.3±0Ba	0.4±0Aa	145.4±5.9Bb	0.2±0Bb
	旱后复水	311.8±20.8Ba	0.4±0Ba	0.4±0Aa	254.6±19.0Ba	0.3±0Ba
P_1	正常供水	498.9±24.2Aa	0.6±0Aa	0.4±0Aa	185.9±4.8Ab	0.2±0Ab
	旱后复水	396.3±35.4Ab	0.5±0Ab	0.4±0Bb	301.2±51.2Aa	0.4±0.1Aa



注: 不同大写字母表示相同水分条件下磷处理间差异显著 ($P<0.05$); 不同小写字母表示相同磷处理下水分条件间差异显著 ($P<0.05$)。下同。

图 2 不同水分和磷处理下白羊草地上部、根系和整株氮磷含量

WW 条件下, P_1 较 P_0 处理的根系和整株氮累积量分别显著增加 55.9% 和 36.6% ($P<0.05$), 地上部氮累积量无显著差异, 地上部、根系和整株磷累积量分别显著增加 0.9, 1.1, 1.0 倍 ($P<0.05$); RW 条件下, P_0 与 P_1 处理的地上部、根系和整株氮累积量均无显著差异, P_1 较 P_0 处理的地上部、根系和整株磷累积量分别显著增加 68.6%, 52.0% 和 61.3% ($P<0.05$) (图 3)。不论磷添加与否, RW 较 WW 的根系氮磷累积量显著减少 ($P<$

0.05)(图 3)。除地上部氮累积量外,各水分和磷处理下地上部、根系和整株氮磷累积量与总根长和根表面积呈显著正相关关系($P<0.05$)(图 4)。2 个水分条件下, P_1 处理的地上部、根系或整株氮磷比均较 P_0 处理显著减少($P<0.05$)(图 5)。水分、磷处理对地上

部氮累积量和整株氮、磷累积量有显著影响,二者交互作用对其无显著影响,水分、磷处理及其二者交互作用对根系氮、磷累积量均有显著影响,磷处理对地上部、根系和整株氮磷比有显著影响,水分及其与磷处理的交互作用对氮磷比无显著影响(表 4)。

表 4 土壤水分和磷处理及其二者的交互作用对氮磷含量的影响

植株部位	测定指标	土壤水分		磷处理		土壤水分×磷处理	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
地上部	氮含量 N_i	27.54	0**	4.30	0.07	1.03	0.34
	磷含量 P_i	22.23	0**	133.55	0**	0.21	0.66
	氮累积量 N_a	5.72	0.04*	6.47	0.04*	0.20	0.67
	磷累积量 P_a	0.26	0.62	70.42	0**	0.54	0.48
	氮磷比 $N:P$	1.20	0.31	15.97	0**	0.24	0.64
根系	氮含量 N_i	0.89	0.37	6.78	0.03*	5.45	0.05*
	磷含量 P_i	15.47	0**	48.27	0**	0.11	0.75
	氮累积量 N_a	61.40	0**	21.15	0**	11.10	0.01**
	磷累积量 P_a	48.27	0**	104.34	0**	19.98	0**
	氮磷比 $N:P$	6.24	0.04*	18.07	0**	0.09	0.78
整株	氮含量 N_i	27.93	0**	6.70	0.03*	0.15	0.71
	磷含量 P_i	34.70	0**	169.15	0**	0.03	0.87
	氮累积量 N_a	7.99	0.02*	23.81	0**	2.78	0.13
	磷累积量 P_a	14.12	0.01**	153.35	0**	10.26	0.01**
	氮磷比 $N:P$	0	0.99	20.20	0**	0.25	0.63

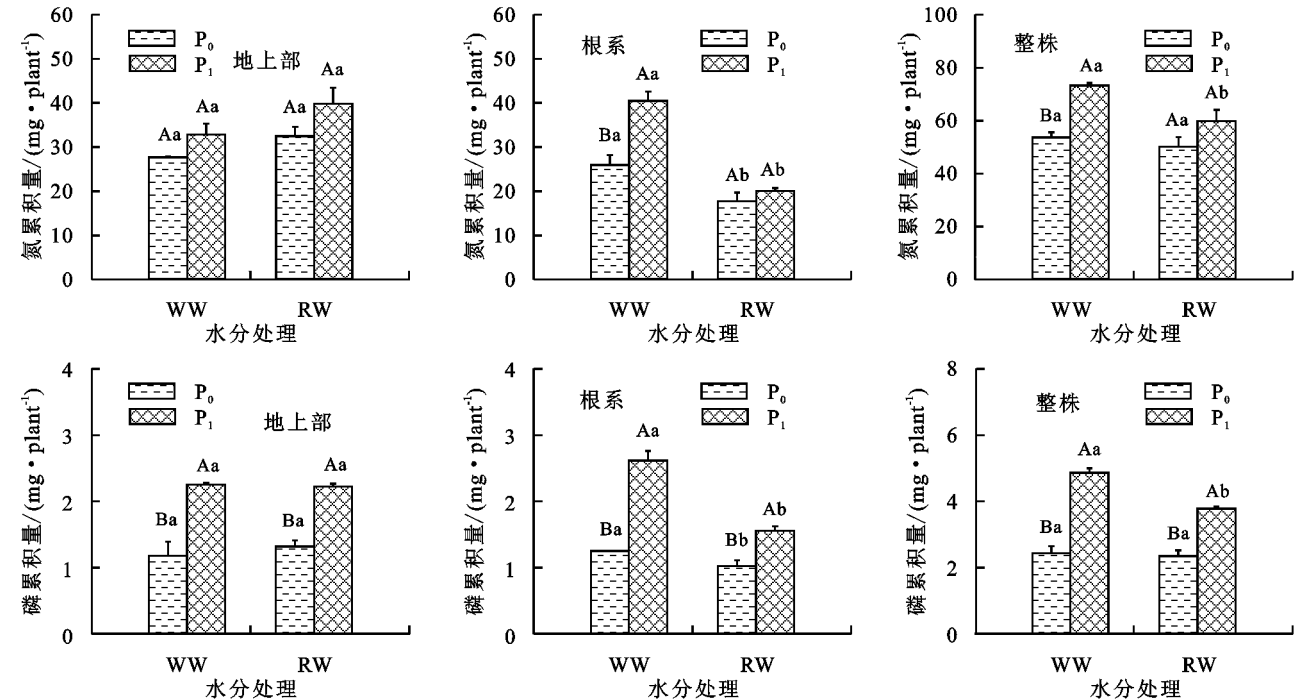


图 3 不同水分和磷处理下白羊草地上部、根系和整株氮磷累积量

3 讨论

3.1 旱后复水条件下磷添加对白羊草生物量的影响

生物量是衡量植物生长状况的重要指标,生物量的累积和分配是植物对环境最直接的响应^[1]。植物在面临干旱胁迫时主要表现为根系生物量的减少和根冠比的增加^[17]。干旱条件下,适当施磷可显著提高植物的根、茎和总生物量^[18]。本研究中,不论磷添

加与否,拔节期旱后复水后总生物量、地上和根系生物量均显著低于正常供水(表 1),表明复水前白羊草遭受了较为严重的短期干旱胁迫,也可能与复水后采样时间偏早有关,土壤水分改善后植物生物量累积的恢复偏缓^[19]。正常供水条件下,磷添加后总生物量、地上和根系生物量分别显著增加 24.0%,10.7%和 38.5%(表 1),表明充足的土壤水分条件有利于发挥

磷素的有效性^[20]。旱后复水条件下,磷添加后总生物量、地上和根系生物量较无磷添加处理分别增加 7.4%,4.2%和 12.3%,但均未达到显著水平(表 1),可能是因为复水时间太短,短期内磷素添加对植物生长的作用不明显^[21],也说明旱后复水条件下适当施

磷可促进植物生长^[8]。与无磷添加相比,旱后复水条件下磷素添加后根冠比无显著变化(表 1),这与前期研究结果一致,表明阶段土壤水分变化和磷素有效性改善下,白羊草可通过保持根系的稳定投入以应对土壤水肥条件的改善^[20]。

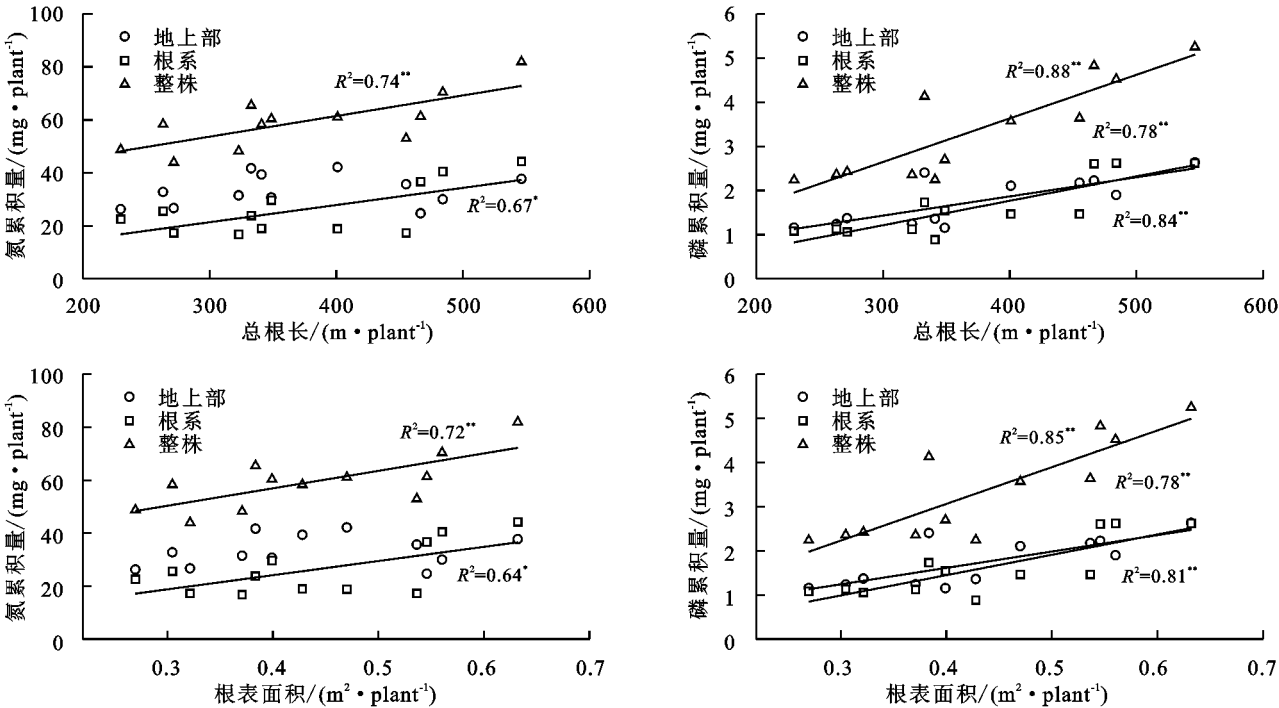


图 4 不同水分和磷处理下白羊草氮和磷累积量与总根长和根表面积的关系

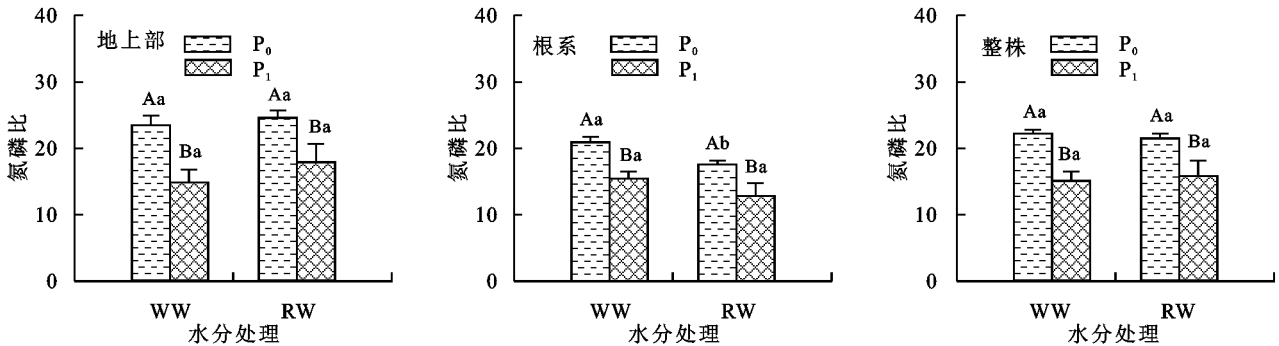


图 5 不同水分和磷处理下白羊草地上部、根系和整株氮磷比

3.2 旱后复水条件下磷添加对白羊草根系形态特征的影响

根系形态特征是评价植物适应胁迫环境的重要指标^[18]。总根长和根表面积是土壤水分环境变化下根系响应机制的关键组成部分,也是反映植物根系获取和吸收水分和养分的重要指标^[16]。土壤水分充足供应条件下,适量施磷有利于提高总根长和根表面积^[18]。本研究中,2 个水分条件下,磷添加后总根长和根表面积较无磷添加处理均显著增加(表 3),说明磷添加可增强白羊草根系伸长生长和扩大根系与土壤接触界面,提高植物水分和养分吸收^[10]。根系平均直径是评价植物适应性的重要根系性状,其减小是

反映植物适应干旱胁迫的重要特征之一^[20]。比根长和比根面积则用于根系形态变化与土壤养分水平和含水量的研究,二者反映了单位根体积产生的吸收表面和根系整体结构^[13]。本研究结果显示,旱后复水条件下,磷添加后根系平均直径显著降低,比根长和比根面积显著增加(表 3),表明阶段土壤水分改善后适当添加磷肥可降低白羊草的根系平均直径,增大比根长和比根面积,提高其对水分和养分吸收能力^[3],同时也表明,阶段土壤水分改善后磷素供应的增加可使白羊草以更低的碳成本促成其根系形态建成^[21]。

3.3 旱后复水条件下磷添加对白羊草氮磷含量的影响

植物体养分含量特征与土壤水肥关系可反映植物的环境适应性和资源利用策略^[22]。充足的土壤水

分有利于植物对氮、磷养分的吸收和积累^[23]。本研究中,不论磷添加与否,旱后复水条件下地上部、根系和整株磷含量均显著高于正常供水(图 2),表明阶段胁迫后水分条件的改善更利于白羊草对磷素的吸收利用^[21]。2 种水分条件下,磷添加后地上部、根系和整株磷含量、磷累积量均显著增加(图 2,图 3),表明施磷可改善土壤中磷素有效性,促进植物磷吸收^[20]。有研究^[18]表明,磷添加后地上部氮累积量的增加可间接表明干旱胁迫下磷素添加对植物氮累积量的促进作用。本研究中,正常供水条件下,磷添加后地上部、根系和整株氮累积量分别增加 18.6%,55.9%和 36.6%,旱后复水条件下分别增加 22.6%,13.1%和 19.2%(图 3),旱后复水条件下地上部氮累积量明显增加,表明磷素供应的改善可促进植株氮代谢等快速恢复,增加植株对氮素的需求量,从而提高植株对氮素的吸收和同化^[8]。较高的土壤磷有效性可促进根系形态发展,良好的根系形态有利于植物对养分的吸收^[24]。本研究中,除地上部氮累积量外,各水分和磷处理下地上部、根系和整株氮磷累积量与总根长和根表面积均呈显著正相关关系(图 4),表明白羊草可通过增大总根长和根表面积响应土壤水肥条件改善,提高其对氮磷养分的吸收能力^[18]。

氮磷比是判断植物是否存在氮或磷限制的一个重要指标。土壤水肥条件的变化会影响植物体氮磷养分的平衡。一般认为,当氮磷比小于 14 时植物存在氮限制,大于 16 时受到磷限制,在此期间为均不限制或共同限制^[15]。本研究中,2 种水分条件下,磷添加后各部位的氮磷比均显著低于无磷添加处理(图 5),说明磷添加可降低白羊草各部位生长所受的磷限制^[6]。

4 结论

(1)白羊草总生物量、地上和根系生物量均有增加,根冠比无差异,说明土壤水分改善后适当添加磷肥可促进白羊草根冠生长,白羊草在应对水肥条件变化时具有一定的维持根冠分配的能力。

(2)白羊草总根长、根表面积、比根长和比根面积显著增加,根系平均直径显著降低,说明土壤水分改善后适当添加磷肥可显著增加白羊草的根系伸长和根表面积,同时降低根系碳成本。

(3)白羊草地上部、根系和整株磷含量和磷累积量显著增加,地上部氮累积量明显增加;除地上部氮累积量外,地上部、根系和整株氮、磷累积量与总根长和根表面积呈显著正相关,表明在旱后复水与适当磷添加下,白羊草通过增加总根长和根表面积提高氮磷吸收。

参考文献:

[1] 山仑,陈国良.黄土高原旱地农业的理论与实践[M].北

京:科学出版社,1993.

- [2] Wang Z, Xu W Z, Chen Z F, et al. Soil moisture availability at early growth stages strongly affected root growth of *Bothriochloa ischaemum* when mixed with *Lespedeza davurica* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018,9:1050-1060.
- [3] Waddell H A, Simpson R, Ryan M, et al. Root morphology and its contribution to a large root system for phosphorus uptake by *Rytidosperma* species (wallaby grass)[J]. *Plant and Soil*, 2017,412(1/2):7-19.
- [4] Zhou G Y, Zhou X H, Nie Y Y, et al. Drought-induced changes in root biomass largely result from altered root morphological traits: Evidence from a synthesis of global field trials[J]. *Plant Cell and Environment*, 2018, 41(11):1-11.
- [5] Suriyagoda L D B, Ryan M H, Renton M, et al. Plant responses to limited moisture and phosphorus availability: A meta-analysis[J]. *Advances in Agronomy*, 2014, 124:143-200.
- [6] 安卓,牛得草,文海燕,等.氮素添加对黄土高原典型草原长芒草氮磷重吸收率及 C : N : P 化学计量特征的影响[J]. *植物生态学报*, 2011,35(8):801-807.
- [7] Raghothama K G, Karthikeyan A S. Phosphate Acquisition[J]. *Plant and Soil*, 2005,274(1/2):37-49.
- [8] Burman U, Garg U K, Kathju S. Effect of phosphorus application on clusterbean under different intensities of water stress[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2009,32(4):668-680.
- [9] Péret B, Clément M, Nussaume L, et al. Root development adaptation to phosphate starvation: Better safe than sorry[J]. *Trends in Plant Science*, 2011,16(8):442-450.
- [10] 陈磊,王盛锋,刘荣乐,等.不同磷供应水平下小麦根系形态及根际过程的变化特征[J]. *植物营养与肥料学报*, 2012,18(2):324-331.
- [11] 徐朗然,张继敏.黄土高原白羊草草原的基本特征及其地理学意义[J]. *西北植物学报*, 1997,17(1):88-93.
- [12] 李帅,赵国靖,徐伟洲,等.白羊草根系形态特征对土壤水分阶段变化的响应[J]. *草业学报*, 2016,25(2):169-177.
- [13] Saidi A. Responses of root growth to moderate soil water deficit in wheat seedlings[J]. *Plant Production Science*, 2010,13(3):261-268.
- [14] Philipp D, Allen V G, Mitchell R, et al. Forage nutritive value and morphology of three Old World bluestems under a range of irrigation levels[J]. *Crop Science*, 2005,45(6):2258-2268.
- [15] Xu B C, Gao Z J, Wang J, et al. N : P ratio of the grass *Bothriochloa ischaemum* mixed with the legume *Lespedeza davurica* under varying water and fertilizer supplies[J]. *Plant and Soil*, 2016,400(1/2):67-79.

(下转第 287 页)

- 报,2014,20(5):1151-1160.
- [26] Yang Z P, Zheng S X, Nie J, et al. Effects of long-term winter planted green manure on distribution and storage of organic carbon and nitrogen in water-stable aggregates of reddish paddy soil under a double-rice cropping system[J]. Journal Integrative Agriculture, 2014,13(8):1772-1781.
- [27] 周萍,宋国茵,潘根兴,等.南方三种典型水稻土长期试验下有机碳积累机制研究 I.团聚体物理保护作用[J].土壤学报,2008,45(6):1063-1071.
- [28] Garcia-Franco N, Albaladejo J, Almagro M, et al. Beneficial effects of reduced tillage and green manure on soil aggregation and stabilization of organic carbon in a Mediterranean agroecosystem[J]. Soil and Tillage Research, 2015,153:66-75.
- [29] 霍莲杰,纪雄辉,吴家梅,等.不同外源有机碳对稻田甲烷排放和易氧化有机碳的影响[J].农业现代化研究,2013,34(4):496-501.
- [30] 彭少兵,黄见良,钟旭华,等.提高中国稻田氮肥利用率的研究策略[J].中国农业科学,2002,35(9):1095-1103.
- [31] 朱兆良.农田中氮肥的损失与对策[J].土壤与环境,2000,9(1):1-6.
- [32] 李荣刚,夏源陵,吴安之,等.太湖地区水稻节水灌溉与氮素淋失[J].河海大学学报,2001,29(2):21-25.
- [33] 廖育林,鲁艳红,聂军,等.长期施肥稻田土壤基础地力和养分利用效率变化特征[J].植物营养与肥料学报,2016,22(5):1249-1258.
- [34] 王玲玲,董春华,罗尊长,等.湘东稻—油轮作区氮磷利用效率对化肥减施的响应[J].核农学报,2018,32(2):353-361.
- [35] 朱相成,张振平,张俊,等.增密减氮对东北水稻产量、氮肥利用效率及温室效应的影响[J].应用生态学报,2016,27(2):453-461.
- [36] 高菊生,曹卫东,董春华,等.长期稻—稻—绿肥轮作对水稻产量的影响[J].中国水稻科学,2010,24(6):672-676.
- [37] 高嵩涓,曹卫东,白金顺,等.长期冬种绿肥改变红壤稻田土壤微生物生物量特性[J].土壤学报,2015,52(4):902-910.
- [38] Zhu B, Yi L X, Hu Y G, et al. Nitrogen release from incorporated ¹⁵N-labelled Chinese milk vetch (*Astragalus sinicus* L.) residue and its dynamics in a double rice cropping system[J]. Plant and Soil, 2014,374(1/2):331-344.
- [39] 袁嫚嫚,刘勤,张少磊,等.太湖地区稻田绿肥固氮量及绿肥还田对水稻产量和稻田土壤氮素特征的影响[J].土壤学报,2011,48(4):797-803.
- (上接第 279 页)
- [16] Fan J W, Du Y L, Turner N C, et al. Changes in root morphology and physiology to limited phosphorus and moisture in a locally-selected cultivar and an introduced cultivar of *Medicago sativa* L. growing in alkaline soil [J]. Plant and Soil, 2015,392(1/2):215-226.
- [17] Liu Y, Li P, Xu G C, et al. Growth, morphological, and physiological responses to drought stress in *Bothriochloa ischaemum* [J]. Frontiers in Plant Science, 2017,8:230-243.
- [18] He J, Jin Y, Du Y L, et al. Genotypic variation in yield, yield components, root morphology and architecture, in soybean in relation to water and phosphorus supply[J]. Frontiers in Plant Science, 2017,8(5):1499-1509.
- [19] Abid M, Tian Z W, Ata-u-l-karim S T, et al. Adaption to and recovery from drought stress at vegetative stages in wheat (*Triticum aestivum*) cultivars[J]. Functional Plant Biology, 2016,43(12):1159-1169.
- [20] Xu B, Gao Z, Wang J, et al. Morphological changes in roots of *Bothriochloa ischaemum* intercropped with *Lespedeza davurica* following phosphorus application and water stress[J]. Plant Biosystems, 2015,149(2):298-306.
- [21] Liu C G, Wang Y J, Pan K W, et al. Effects of phosphorus application on photosynthetic carbon and nitrogen metabolism, water use efficiency and growth of dwarf bamboo (*Fargesia rufa*) subjected to water deficit[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2015,96:20-28.
- [22] Yang X, Tang Z Y, Ji C J, et al. Scaling of nitrogen and phosphorus across plant organs in shrub land biomes across Northern China[J]. Science Reports, 2014,4:5448-5455.
- [23] 汤宏,曾掌权,李向阳,等.水磷耦合烤烟养分吸收分配规律研究[J].水土保持学报,2019,33(2):294-302.
- [24] Hong J T, Wang X D, Wu J B. Effects of soil fertility on the N : P stoichiometry of herbaceous plants on a nutrient-limited alpine steppe on the northern Tibetan Plateau[J]. Plant and Soil, 2015,391(1/2):179-194.