

# 低磷胁迫对红豆草根系构型的影响

陈洁,南丽丽,汪堃,夏静,马彪,姚宇恒,何海鹏

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

**摘要:**为研究低磷胁迫对红豆草根系构型的影响,本试验采用营养液沙培法,对生长80 d的5份红豆草材料进行常规磷(1.00 mmol·L<sup>-1</sup> KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, NP)和低磷胁迫处理(0.01 mmol·L<sup>-1</sup> KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, LP),分别在处理后0、12 d和24 d采样分析根系平面几何构型和立体几何构型的差异。结果表明,低磷胁迫下,供试红豆草根长增大,磷敏感红豆草6在胁迫12 d和24 d时增幅最大,分别较胁迫0 d增加了25.60%、35.06%,而其根表面积、根体积、根平均直径和根尖数的增长明显受到抑制,且随胁迫天数增加,抑制效果显著。随胁迫天数的增加,供试材料的最长根系通道内部连接总数增加,根系外部连接总数减少,胁迫24 d时,耐低磷红豆草5的外部连接总数降幅最大,较胁迫0 d下降了26.49%;供试材料的拓扑指数均较小,接近0.5,根系构型接近叉状分支,随胁迫时间的延长,拓扑指数增大,根系构型有向鱼尾形过渡的趋势,胁迫24 d时,与NP相比,耐低磷红豆草5和10295的拓扑指数增幅最大,分别为12.85%和12.91%;各材料分形维数随着胁迫天数的增加而增大,分形丰度则降低,胁迫24 d时,耐低磷红豆草5的分形维数增幅最大,分形丰度降幅最小,分别较胁迫0 d增加5.71%和降低4.69%。表明耐低磷红豆草5通过改变根系构型适应逆境条件的能力更强。

**关键词:**红豆草;根系构型;低磷胁迫;拓扑指数;分形维数

**中图分类号:**S541<sup>+</sup>.4;S365;Q945.78 **文献标志码:**A

## Effects of low phosphorus stress on root architecture of sainfoin

CHEN Jie, NAN Lili, WANG Kun, XIA Jing, MA Biao, YAO Yuheng, HE Haipeng

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

**Abstract:** To study the effects of low phosphorus stress on the root architecture of sainfoin, five sainfoin materials grown for 80 days were treated with constant normal phosphorus (1.00 mmol·L<sup>-1</sup> KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, NP) and low phosphorus stress (0.01 mmol·L<sup>-1</sup> KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, LP) by nutrient solution sand culture method. Samples were taken at 0, 12 days and 24 days respectively, and the planar and three-dimensional geometric architecture of roots were studied. The results showed that under low phosphorus stress, the root length increased, and the phosphorus sensitive sainfoin 6 had the largest increase at 12 d and 24 d of stress, by 25.60% and 35.06%, respectively. However, the root surface area, root volume, root average diameter and root tip numbers were significantly inhibited, and with the increase of stress days, the inhibitory effect became more significant. The total number of internal connections of the longest root system channel of the tested material increased, while the total number of external connections of the root channel decreased. At 24 d of coercion, the low-phosphorus tolerant sainfoin 5 had the largest decrease, with a decrease of 26.49%. The topological index of the tested materials were all small, close to 0.5, and the root architecture was close to dichotomous branching, which increased with the extension of stress time, and had a transition to herringbone branching. At 24 d of stress, the topological index of low-phosphorus tolerant sainfoin 5 and 10295 increased the most, 12.85% and 12.91% respectively. The fractal dimension of each material increased with the increase of stress days, while the fractal abundance decreased. At 24 days of stress, the increase of fractal di-

收稿日期:2022-04-04

修回日期:2022-07-06

基金项目:甘肃省科技计划(22YF7NA112);国家自然科学基金(32160327);财政部和农业农村部:国家现代农业产业技术体系(CARS-34)

作者简介:陈洁(1998-),女,回族,甘肃天水人,硕士研究生,研究方向为牧草栽培。E-mail: 748722517@qq.com

通信作者:南丽丽(1979-),女,甘肃天水人,教授,博士,主要从事牧草栽培与育种研究。E-mail: nanll@gsau.edu.cn

mension of low-phosphorus tolerant sainfoin 5 was the largest, and the decrease of fractal abundance was the smallest, which was 5.71% and 4.69% higher than that at 0 days of stress, respectively. Indicating that low-phosphorus tolerant sainfoin 5 had a stronger ability to adapt to the stress conditions by changing the root architecture.

**Keywords:** sainfoin; root architecture; low phosphorus stress; topological index; fractal dimension

磷是植物生长发育必需的三大营养元素之一,参与植物体内多种生理生化过程和代谢途径,对其生长起重要作用<sup>[1]</sup>。土壤中磷酸盐离子易与金属离子结合形成难溶性化合物,固定在土壤中,引起土壤酸碱失衡和生态污染等环境问题,使土壤中有效磷含量降低,导致磷利用率低于 25%,严重限制了作物和牧草的生长及产量增加<sup>[2-3]</sup>。红豆草(*Onobrychis viciaefolia*)是豆科驴食草属多年生草本植物,营养丰富,具有抗旱、固氮、耐寒、适口性好等优点,常用于青饲,或加工草粉、晒制青干草等多种草产品,且其富含单宁,可防止反刍家畜在青饲或放牧时发生膨胀病<sup>[4-5]</sup>。而土壤中磷素缺乏是限制红豆草稳产、增产、优质的因素之一。

根系是植物体与土壤环境直接接触并进行养分吸收和支撑地上部分的关键器官,既为植株的生长和发育提供能量,也为植株激素、氨基酸等微量成分的合成与转化提供场所,对作物果实的形成有重要作用<sup>[6]</sup>。在不利环境条件下,根系的敏感性或耐受性与根发育调控基因和相应的胁迫响应策略高度相关。因根系的复杂性和不可见性,为更全面更精确地探究根系对不同生境条件的响应策略与适应状况,Fitter 等<sup>[7]</sup>和 Bouma 等<sup>[8]</sup>提出了两种极端的根系拓扑结构类型,即叉状分支模式和鱼尾形分支模式,用精确的数字化来体现根系的适应过程。根系构型是植物与环境异质性资源相互适应的结果<sup>[9]</sup>,在一定程度上体现了植物对环境的适应性及植被的退化和演替状况<sup>[10]</sup>。植物根系构型分平面几何构型和立体几何构型,能反映土壤中的物质与能量吸收和利用及其转化效率<sup>[11]</sup>,其中平面几何构型参数主要反映植物根系的形态和功能<sup>[12-13]</sup>,立体几何构型参数主要描述根系在土壤中的连接数量和空间分布,决定了植株吸收水分和固定养分的能力,影响侧根对矿质养分的竞争能力,通过提高植株生理和形态的稳定性,并做出相应调整以更好适应逆境胁迫<sup>[11, 14-16]</sup>。吕爽等<sup>[17]</sup>通过研究土壤水分对胡杨(*Populus euphratica*)幼苗根系生长与构型的影响表明,胡杨幼苗根系分支模式接近鱼尾形分支,且次级分支少;单立山等<sup>[18]</sup>对河西走廊两种荒漠植物根系构型特性的研究发现红砂(*Reaumuria*

*songarica*)和白刺(*Nitraria tangutorum*)的根系拓扑指数均较小,根系分支模式接近为叉状分支,结构复杂,次级分支多,具有较好的分形特征;何广志等<sup>[19]</sup>通过研究干旱对柽柳(*Tamarix chinensis*)根系构型的影响发现 1 a 生柽柳分支模式接近鱼尾形分支,4 a 生柽柳接近叉状分支,为适应水分胁迫,1 a 生柽柳会降低根系分支。目前有关低磷胁迫对红豆草根系构型的研究还鲜有报道。因此,本研究以耐低磷和磷敏感红豆草为供试材料,对低磷胁迫下不同胁迫天数处理红豆草的根系平面、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耐低磷、磷敏感红豆草对低磷生境的适应策略,为红豆草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

以前期试验筛选出来的耐低磷红豆草 5(5)、10295、甘肃红豆草(*O. viciaefolia* ‘Gansu’,地方品种,GS)和磷敏感红豆草 6(6)、磷敏感红豆草 1(1)为试验材料,其中 6、5、1 和 10295 为农业部全国畜牧兽医总站牧草种质资源搜集保护项目协作组从俄罗斯斯瓦维洛夫植物基因库引进,甘肃红豆草种子由甘肃农业大学草业学院提供<sup>[20]</sup>。

### 1.2 试验设计

试验于 2021 年 3 月 24 日在甘肃农业大学植物生长室进行,选用消毒(121℃,高温灭菌 12 h)后的河沙 1 000 g 装入花盆中(外口径、内口径、高和底径分别为 13.2、12、14 cm 和 9.2 cm),将消毒(HgCl<sub>2</sub>溶液)后的种子均匀撒播于花盆,并覆沙 3~4 cm,出苗后间苗,每盆保留生长一致、分布均匀的幼苗 15 株,每隔 2 d 浇灌 150 mL Hoagland 营养液,生长至第 80 天进行胁迫处理,胁迫处理的营养液中以 KCl 替换原营养液中的 KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>以实现低磷条件并平衡 K<sup>+</sup>浓度。试验采用两因素设计,因素 A 为 5 份红豆草材料,因素 B 为磷胁迫处理,即常规磷(1.00 mmol · L<sup>-1</sup> KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, NP)和低磷处理(0.01 mmol · L<sup>-1</sup> KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, LP)<sup>[21]</sup>,在处理 0、12 d 和 24 d 分别采集红豆草根系测定各项形态指标,每个处理重复 3 次。

### 1.3 测定方法

1.3.1 平面几何构型参数 采用台式扫描仪 Epson Expression 1200XL 对根系进行扫描,采用分析系统软件(WinRHIZO 2003)对扫描后的根系图片进行分析,获得总根长(Root length)、根总表面积(Root surface area)、根平均直径(Average root diameter)、根体积(Root volume)和根尖数(Root tip number)等相关参数。

1.3.2 立体几何构型参数 Bouma 等<sup>[8]</sup>和 Fitter 等<sup>[7]</sup>提出根系拓扑系数(Topological index,  $TI$ ),计算公式如下:

$$TI = \lg A / \lg M \quad (1)$$

式中, $A$ 表示最长根系通道内部连接数,也称为等级; $M$ 表示根系所有外部连接数; $TI$ 值介于0.5~1.0,其趋近于0.5根系为叉状分支,反之则为鱼尾形分支。根系拓扑结构见图1。

Oppelt 等<sup>[22]</sup>基于 Fitter 模型提出了修正拓扑指数模型,用来说明根系分支模式的过渡形式,修正值 $q_a$ 、 $q_b$ 计算公式如下:

$$q_a = \frac{a - 1 - lbv_0}{v_0 - 1 - lbv_0} \quad (2)$$

$$q_b = \frac{a - 1 - lbv_0}{v_0 - 1 - lbv_0} \quad (3)$$

$$lbv_0 = \ln v_0 / \ln 2 \quad (4)$$

式中, $q_a$ 、 $q_b$ 分别表示对 $a$ 和 $b$ 进行线性转化的修正值,修正 $TI$ ;  $a$ 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, $b = Pe/v_0$ , $Pe$ 为从基部到根终端连接数总和; $v_0$ 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 $q_a = q_b = 0$ 。

1.3.3 根系分形维数的计算 采用盒维数法计算分形维数(Fractal dimension,  $FD$ )。将根系扫描后同比例的图片导入 Adobe Photoshop CS5 中裁剪为边长为18.4 cm的正方形,依次按边长 $r = 18.4/2^n$  ( $n$ 为0~5)划分正方形,将有根系穿过的所有正方形数目记为 $Nr$ ,以 $\lg r$ 为横坐标, $\lg Nr$ 为纵坐标做回归方程:

$$\lg Nr = -D \lg r + \lg K \quad (5)$$

式中, $D$ 值的相反数为 $FD$ ,范围是1~2, $FD$ 越大,表明分根数越多,根系越发达; $\lg K$ 为分形丰度(Fractal abundance,  $FA$ ),其值越大,表明根系在土壤中的扩展能力和营养物质吸收能力更强<sup>[23-24]</sup>。

### 1.4 数据统计分析

用 Excel 2019 处理数据,用 SPSS 16.0 软件进行数据方差分析和相关性分析。

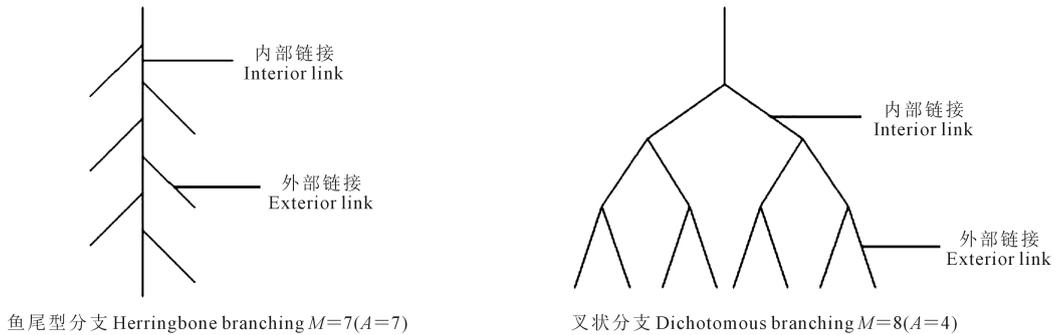


图1 根系拓扑结构示意图

Fig.1 Schematic diagram of topological structure of root system

## 2 结果与分析

### 2.1 低磷胁迫对红豆草根系平面几何构型的影响

由表1可知,低磷胁迫下,随着胁迫天数的增加,供试红豆草根长、根表面积和根体积均不同程度增加。与0 d相比,材料6、5、1、10295、GS的根长在胁迫12 d和24 d时增幅分别为25.60%、35.97%、16.97%、19.00%、5.21%和35.06%、24.15%、34.18%、16.27%、6.29%;在胁迫24 d时,GS根表面积增幅最大,增幅为5.62%,材料1的增幅最小,增幅为

3.66%,表明低磷胁迫对材料1的根系表面积影响较大;在胁迫24 d时,材料5和10295根体积的增幅最大,分别为53.75%和52.59%,表明与其他材料相比,低磷胁迫对材料5的根表面积和根体积影响较小。供试红豆草材料的根系平均直径和根尖数均随胁迫天数的增加而下降。与0 d相比,材料6、5、1、10295、GS的根系平均直径在胁迫12 d和24 d时分别下降了6.94%、7.31%、2.73%、6.21%、7.01%和11.70%、9.58%、9.06%、10.32%、17.10%,GS的降幅最大;在胁迫12 d时,材料6的根尖数降幅最大,

为 11.47%，胁迫 24 d 时，材料 5 的根尖数降幅最大，为 26.49%。与 NP 相比，LP 胁迫显著抑制供试红豆草材料根系平均直径、根系表面积、根体积和根尖数的增长。

## 2.2 低磷胁迫对红豆草根系分形参数的影响

由图 2 可知，在 LP 胁迫下，各材料分形锥数 ( $FD$ ) 均随着胁迫天数的增加而增大，在 24 d 时，材料 5 的  $FD$  最大，表明材料 5 较其他供试材料的根系分支多。分形丰度 ( $FA$ ) 的变化趋势与  $FD$  相反，与 0 d 相比，胁迫 24 d 时，材料 6、5、1、10295 和 GS 的  $FA$  分别降低了 9.35%、4.69%、8.00%、7.20% 和 6.48%，表明低磷胁迫显著降低植株在空间中的拓展能力。

## 2.3 低磷胁迫对红豆草根系立体几何构型参数的影响

由表 2 可知，LP 胁迫下，供试红豆草材料的最长通道内部连接总数 ( $A$ ) 随着胁迫天数的增加表现

为增大趋势，与 0 d 相比，胁迫 12 d 和 24 d 时，各材料 (6、5、1、10295 和 GS) 增幅分别是 2.38%、16.67%、7.50%、15.56%、9.26% 和 14.29%、32.29%、23.75%、36.67%、13.89%；外部连接总数 ( $M$ ) 随着胁迫天数的增加表现为下降趋势，与胁迫 0 d 相较，胁迫 12 d 时材料 6 的降幅最大，降低了 12.96%，胁迫 24 d 时，材料 5 的降幅最大，下降了 26.49%。与 NP 相较，LP 胁迫显著抑制了  $M$  的增加，促进了  $A$  的增加。不同材料的拓扑指数 ( $TI$ ) 均接近 0.5，表明不同胁迫天数下红豆草材料根系分支模式均接近于叉状分支。LP 胁迫下，随着胁迫天数的增加，各材料  $TI$  均增大，在胁迫 12 d 和 24 d 时，材料 6、5、1、10295 和 GS 的增幅分别是 2.7%、6.35%、4.08%、6.23%、4.46% 和 7.3%、14.61%、10.42%、13.65%、7.4%。与 NP 相比，LP 胁迫 12 d 时，材料 5 的  $TI$  增幅最大，增加了 5.55%；胁迫 24 d 时，材料 5 和 10295 的  $TI$  增幅最大，分别为 12.85% 和 12.91%，表

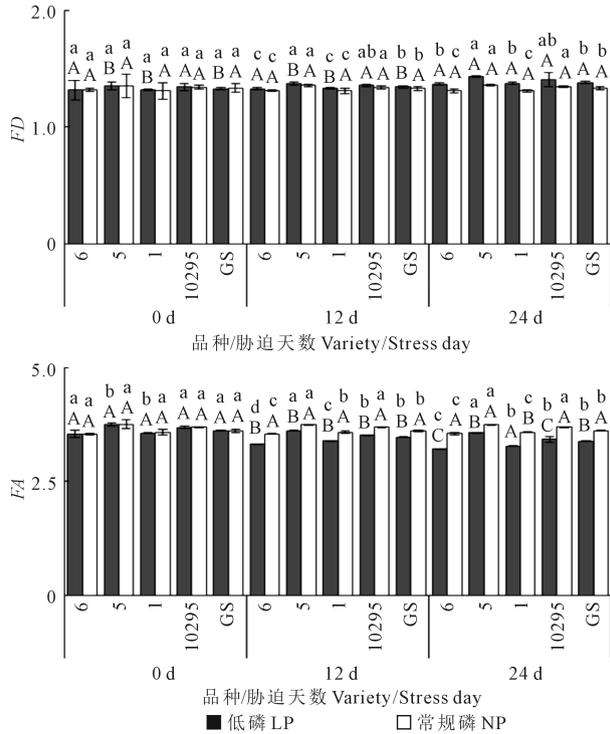
表 1 低磷胁迫下不同红豆草材料根系平面几何构型参数

Table 1 Effects of low phosphorus stress on root plane geometry architecture of different sainfoin materials

材料 Material	胁迫天数/d Stress day	处理 Treatment	根长/cm Root length	根体积/cm <sup>3</sup> Root volume	根表面积/cm <sup>2</sup> Surface area	根系平均直径/mm Average diameter	根尖数 Root tip number
6	0	LP	188.60±8.59bB	0.33±0.03aA	13.52±0.78abA	0.24±0.03bB	412±29.51bcA
		NP	186.51±2.91bB	0.32±0.01aB	13.74±1.00bB	0.24±0.01bC	392±16.79cB
	12	LP	236.90±14.15bA	0.31±0.02abA	13.82±0.62bcA	0.27±0.03bB	365±8.19bB
		NP	195.26±7.51bAB	0.33±0.01bAB	15.18±1.33abB	0.38±0.03cdB	453±22.9bA
	24	LP	254.74±10.41bcA	0.29±0.01aA	14.14±1.07abA	0.32±0.02cA	350±12.66bB
		NP	202.76±7.59bA	0.34±0.01cA	17.84±1.30aA	0.51±0.02cA	467±24.25bA
5	0	LP	194.01±18.60bC	0.30±0.02aA	14.36±1.14abA	0.38±0.08aB	430±29.31bA
		NP	197.43±19.37bA	0.30±0.02aB	13.69±0.45bC	0.38±0.05aC	421±28.27bcC
	12	LP	263.80±5.66aA	0.28±0.02bA	14.83±0.75abA	0.45±0.02aB	394±15.78bB
		NP	203.94±9.53bA	0.31±0.01bAB	15.21±0.72abB	0.58±0.07aB	467±13.23abB
	24	LP	240.88±12.67dB	0.27±0.01bA	15.14±0.61abA	0.58±0.06aA	316±16.80cC
		NP	211.69±7.56bA	0.33±0.01bA	18.85±0.96aA	0.77±0.05aA	530±27.54aA
1	0	LP	200.20±6.49bC	0.32±0.03aA	13.23±0.43bA	0.22±0.02bB	420±8.54bA
		NP	197.04±16.86bB	0.32±0.07aA	13.46±0.15bC	0.21±0.01bC	444±16.32bA
	12	LP	234.18±14.25bB	0.31±0.04abA	13.46±0.42cA	0.28±0.06bAB	381±18.15bAB
		NP	206.83±3.98bAB	0.32±0.02bA	14.65±0.48bB	0.35±0.03dB	454±36.72bA
	24	LP	268.65±3.58abA	0.29±0.00aA	13.72±1.10bA	0.31±0.02cA	351±15.59bB
		NP	221.58±5.81bA	0.33±0.01cA	17.69±0.99aA	0.49±0.02cA	484±47.79bA
10295	0	LP	189.13±16.21bB	0.32±0.03aA	14.16±0.74abA	0.34±0.04aB	382±9.91cA
		NP	193.26±25.09bA	0.33±0.02aA	13.76±0.45bC	0.34±0.03aC	413±23.57bcB
	12	LP	225.08±13.28bA	0.30±0.02abA	14.69±0.86abA	0.40±0.08aB	356±27.78bB
		NP	201.85±6.06bA	0.34±0.01aA	15.17±0.36abB	0.48±0.03bB	423±27.38bB
	24	LP	219.91±7.73cA	0.29±0.02aA	14.94±0.48abA	0.52±0.03bA	318±28.25cC
		NP	213.61±6.86bA	0.36±0.01aA	18.65±0.26aA	0.63±0.03bA	543±15.29aA
GS	0	LP	259.20±14.63aA	0.35±0.06aA	14.63±0.85aA	0.37±0.02aB	486±13.65aA
		NP	259.20±11.00aA	0.35±0.02aA	15.18±0.95aB	0.36±0.02aB	495±25.65aB
	12	LP	272.70±11.22aA	0.33±0.02aA	15.02±0.67aA	0.40±0.03aB	441±21.18aB
		NP	263.58±25.29aA	0.36±0.01aA	16.31±0.53aB	0.46±0.1bcAB	513±36.93aAB
	24	LP	275.50±9.72aA	0.29±0.02aA	15.45±1.12aA	0.49±0.02bA	401±10.10aC
		NP	266.83±23.65aA	0.36±0.00aA	19.00±0.97aA	0.56±0.10bcA	558±6.61aA

注：不同小写字母表示不同材料同一胁迫天数下于  $P<0.05$  水平差异显著，不同大写字母表示同一材料不同胁迫天数下于  $P<0.05$  水平差异显著。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences at  $P<0.05$  level for different materials under the same stress day, different capital letters indicate significant differences at  $P<0.05$  level under different days of stress of the same material. The same below.



注:不同小写字母表示不同材料同一胁迫天数下于  $P < 0.05$  水平差异显著,不同大写字母表示同一材料不同胁迫天数下于  $P < 0.05$  水平差异显著。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences at  $P < 0.05$  level for different materials under the same stress day, different capital letters indicate significant differences at  $P < 0.05$  level under different days of stress of the same material.

图 2 低磷胁迫下不同红豆草材料根系分形特征

Fig.2 Fractal characteristics of roots of different sainfoin materials under low phosphorus stress

明随着胁迫天数的增加,各材料根系分支模式由叉状分支向鱼尾形分支过渡。供试红豆草材料在不同胁迫天数下拓扑修正指数  $q_a$  和  $q_b$  的变化较小,其范围为 0~0.13,表明各供试材料在胁迫条件下分支较多,接近叉状分支。

#### 2.4 低磷胁迫对红豆草根系构型相关性分析

由表 3 可知,根长与  $TI$ 、 $A$ 、 $q_a$  呈极显著正相关,与  $FA$  呈极显著负相关;根系直径与根尖数和  $Pe$  呈极显著正相关,与  $TI$ 、 $q_a$ 、 $q_b$ 、 $FD$  呈极显著负相关;根表面积与根体积和根尖数呈极显著正相关,与  $q_b$  呈极显著负相关;根体积与  $A$  呈极显著正相关;根尖数与  $q_a$ 、 $q_b$  和  $FD$  呈极显著负相关; $TI$  与  $A$ 、 $q_a$ 、 $q_b$  和  $FD$  呈正相关; $A$  与  $q_a$  和  $FD$  呈极显著正相关; $b$  与  $Pe$  和  $q_b$  呈极显著正相关, $q_a$  与  $q_b$ 、 $FD$  呈极显著正相关。

### 3 讨论

#### 3.1 低磷胁迫对红豆草根系平面几何构型的影响

根系是植物吸收水分和养分的重要器官,直接影响植株地上部分以及整个植株的生长和发育<sup>[16]</sup>。

有研究表明,植物为适应低磷胁迫会通过扩大根系分布范围、促进侧根伸长以及增加根毛密度来改变根系形态和根系构型<sup>[16]</sup>。杨春婷等<sup>[25]</sup>对苦荞(*Fagopyrum tataricum*)的研究表明,在低磷胁迫下,植株主根伸长、根体积、根表面积、根系平均直径均下降;其他研究也表明,在低磷胁迫下,南瓜(*Cucurbita moschata*)<sup>[26]</sup>、大豆(*Glycine max*)<sup>[27]</sup>、宽叶雀稗(*Paspalum wetsteinii*)<sup>[28]</sup>等植物均表现为总根长增加,以此来增大根系与土壤的接触面积,提高植株对土壤磷的利用效率。崔航等<sup>[29]</sup>研究表明,根系的分支角度在一定程度上影响植株对磷的吸收效率。潘新雅等<sup>[1]</sup>对苜蓿的研究发现,低磷使根系的生长受到一定限制,如根长、根表面积、根直径等均显著下降。在本研究中,各供试材料的总根长、根表面积和根体积均随着胁迫时间的延长而增加,根系平均直径和根尖数呈下降趋势;与 NP 相比,LP 显著抑制根表面积、根体积、根系平均直径和根尖数的增加,却促进了根长的增加,这与马若囡等<sup>[30]</sup>研究结果一致,表明供试材料的根系形态与其对磷素的吸收有密切关系,植株通过根系下扎、伸长来协调对磷素的吸收利用,促进根系的生长、扩大根系吸收空间<sup>[31]</sup>,且在胁迫 24 d 时,与 0 d 相比,供试材料的根长、根系平均直径、根体积、根表面积和根尖数在 NP 和 LP 处理下差异均最显著,这可能是因为胁迫时间越长,植物自身体内所有的磷元素含量越少,需要从外界吸取更多的养分来维持自身生长发育。与 0 d 相比,在 LP 胁迫 24 d 时,材料 5 和 10295 的根表面积和根体积增幅最大,表明这两个材料较其他材料更适应缺磷环境,能合理吸收利用磷元素,以更加有效地满足自身需求。

#### 3.2 低磷胁迫对红豆草根系分形参数的影响

根系构型是植物长期适应环境进化的结果,短时间内的生境改变也能使具有可塑性的根系结构发生改变<sup>[32]</sup>。分形维数( $FD$ )反映根系主根与侧根之间的复杂程度,分形丰度( $FA$ )体现根系拓展能力的强弱,这两个指标是根系分形结构的重要参数,可表明植物根系发育情况及其对胁迫环境的适应性<sup>[18,33]</sup>,综合体现了植物的营养吸收、传输、资源利用能力及碳消耗特点<sup>[10]</sup>。李雪萍等<sup>[34]</sup>对尕斯库勒湿地不同密度下垂穗披碱草(*Elymus nutans*)的研究发现,垂穗披碱草种群密度下降,根系  $FD$  随之减小,而  $FA$  逐渐增大,根系  $FD$  和  $FA$  之间存在“此消彼长”的平衡关系。宋清华等<sup>[35]</sup>对甘肃臭草(*Melicaprzewalskyi*)的坡向差异性研究表明在北坡生长的甘肃臭草  $FD$  增大、 $FA$  减小,趋向于构建密集型根系

构型;南坡生长的甘肃臭草 *FD* 和 *FA* 变化规律与之相反,趋向于构建扩散型根系构型。本研究中,在 LP 胁迫下,*FD* 随胁迫天数的增加而增加,胁迫 24 d 时,LP 和 NP 之间差异最大,表明供试材料在低磷胁迫下根系侧根分支增多,侧根相对发育程度较高;材料 5 的 *FD* 最大,表明该材料更有利于吸收水分和营养物质,与其他材料相比,能更好地在胁迫环境中生长。分形丰度是体现根系在土壤空间中的分布范围、密度以及资源竞争力等的重要指标<sup>[36]</sup>,其值越大,表明植物根系在土壤中的分布范围越广<sup>[18]</sup>。在本研究中,各供试材料 *FA* 均随着胁迫天数的增加而下降,与 0 d 相比,胁迫 24 d 时,材料 6 和 1 降幅最大,表明 LP 胁迫下材料 6 和 1 在土壤中的拓展和伸长能力被明显抑制。

### 3.3 低磷胁迫对红豆草根系立体几何构型拓扑参数的影响

前人研究发现,根系构型的变化受自身遗传和外界环境等多种因素的影响<sup>[37-38]</sup>,变化趋势也不尽相同<sup>[24]</sup>。彭广伟等<sup>[39]</sup>研究表明,随地下水矿化程度的加深,怪柳根系的 *TI* 接近于 1,即根系由叉状分支向鱼尾形分支过渡。丁晓雪等<sup>[40]</sup>对胡杨的研究表明,在沙壤中,随着水埋深度的增加,根系平均拓扑长度增加且根系构型由叉状向鱼尾形分支过渡。李金航等<sup>[41]</sup>对养分胁迫下黄栌(*Cotinus coggygria*)幼苗根系构型的研究发现,根系构型随土壤中养分含量的减少由鱼尾形分支模式向叉状分支结构过渡。不同根系构型模式都是根系长期适应环境的最佳结果,拓扑结构主要影响侧根对植物养分

表 2 低磷胁迫下不同红豆草材料根系立体几何构型拓扑参数

Table 3 Topological parameters of the root systems of different sainfoin materials under low phosphorus stress

材料 Material	胁迫天数 Stress day/d	处理 Treatment	<i>A</i>	<i>M</i>	<i>TI</i>	$q_a$	$q_b$	<i>Pe</i>	<i>b</i>
6	0	LP	21±1.41cB	412±29.51bcA	0.50±0.02bcB	0.03±0.01abB	0.08±0.01aA	3515±385.41aA	8.53±1.95aA
		NP	20±1.46cA	392±16.79cB	0.50±0.03bcA	0.03±0.01abA	0.1±0.01aA	4017±245.84aA	10.28±0.97aA
	12	LP	22±1.38cAB	365±8.18bB	0.51±0.02bAB	0.03±0.01bB	0.09±0.01bA	3134±317.89abA	9.01±1.49abA
		NP	21±1.63cA	453±22.89bA	0.49±0.02bA	0.03±0.00bA	0.06±0.01abB	2406±151.4bB	5.22±0.66bB
	24	LP	24±1.15bA	350±12.66bB	0.54±0.01cA	0.04±0.00bA	0.1±0.02bA	3134±317.89abA	9.01±1.49abA
		NP	22±1.71bA	467±24.25bA	0.50±0.02bA	0.03±0.00bA	0.06±0.01aB	2406±151.4bB	5.22±0.66bB
5	0	LP	24±1.41abC	430±29.30bA	0.52±0.01abC	0.03±0.00aC	0.08±0.01aB	3388±424.57aA	7.87±0.74aA
		NP	24±1.63bA	421±28.26bcC	0.52±0.02abA	0.04±0.01aA	0.08±0.03aA	3186±246.46aB	7.7±0.51aA
	12	LP	28±2.05abB	394±15.77bB	0.55±0.02aB	0.05±0.01aB	0.09±0.00bA	2167±251.16bB	7.83±0.66bA
		NP	26±1.50abA	467±13.22abB	0.52±0.01aA	0.03±0.00aA	0.05±0.01bA	5184±114.28aA	9.84±1.30aA
	24	LP	32±2.22aA	316±16.80cC	0.60±0.02aA	0.07±0.01aA	0.1±0.02bA	2167±251.16bB	7.83±0.66bA
		NP	28±1.50aA	530±27.54aA	0.53±0.01aA	0.03±0.00aA	0.07±0.01aA	5184±114.28aA	9.84±1.30aA
1	0	LP	20±1.41bcB	420±8.54bA	0.49±0.01cC	0.03±0.00bC	0.09±0.01aA	4476±276.33aA	10.68±0.78aA
		NP	20±1.83cA	444±16.31bA	0.49±0.02cA	0.02±0.00bA	0.08±0.02aA	4049±197.23aA	9.2±0.63aA
	12	LP	22±1.29cB	381±18.15bAB	0.51±0.01bB	0.03±0.00bB	0.10±0.02abA	2970±275.13abB	8.47±1.76bA
		NP	21±1.71cA	454±36.72bA	0.49±0.01bA	0.03±0.00bA	0.07±0.01abA	4182±293.68aA	8.63±0.02abA
	24	LP	25±0.96bA	351±15.58bB	0.54±0.01cA	0.04±0.00bA	0.10±0.01bA	2970±275.13abB	8.47±1.76bA
		NP	22±1.50bA	484±27.79bA	0.50±0.02bA	0.03±0.01bA	0.07±0.02aA	4182±293.68aA	8.63±0.02abA
10295	0	LP	23±2.65bcB	382±9.91cA	0.52±0.02abB	0.03±0.01aB	0.10±0.04aA	4081±254.19aA	9.28±1.18aA
		NP	23±1.50bcB	413±23.56bcB	0.51±0.01abcA	0.03±0.00abA	0.09±0.02aA	4247±199.09aA	10.35±1.71aA
	12	LP	26±0.82bB	356±27.78bB	0.55±0.01aB	0.05±0.01aB	0.12±0.03aA	3793±280.87aA	11.88±1.29aA
		NP	25±2.08bB	423±27.37bB	0.52±0.01aA	0.04±0.00aA	0.07±0.02abAB	4227±123.20aA	7.83±0.30abA
	24	LP	31±2.40aA	318±28.24cC	0.59±0.03abA	0.07±0.02aA	0.13±0.01aA	3793±280.87aA	11.88±1.29aA
		NP	28±1.29aA	543±15.28aA	0.52±0.01aA	0.03±0.00abA	0.06±0.01aB	4227±123.20aA	7.83±0.30abA
GS	0	LP	27±2.04aB	486±13.64aA	0.53±0.02aB	0.04±0.01aC	0.07±0.01aA	4446±129.49aA	9.17±1.20aA
		NP	28±2.16aA	495±25.64aB	0.53±0.01aA	0.04±0.01aA	0.08±0.00aA	5069±239.68aA	10.25±0.21aA
	12	LP	30±1.29aAB	441±21.18aB	0.55±0.00aA	0.05±0.00aB	0.08±0.01bA	3090±134.81abB	7.70±0.73bA
		NP	29±2.65aA	513±36.92aAB	0.53±0.02aA	0.04±0.01aA	0.09±0.04aA	4569±490.72aA	8.20±0.97abA
	24	LP	31±1.71aA	401±10.10aC	0.57±0.01bA	0.05±0.00bA	0.08±0.00bA	3090±134.81abB	7.70±0.73bA
		NP	30±2.38aA	558±6.60aA	0.53±0.01aA	0.04±0.00aA	0.06±0.00aA	4569±490.72aA	8.20±0.97abA

注:*A*:等级;*M*:外部连接;*TI*:拓扑指数; $q_a$ :修正拓扑指数 $q_a$ ; $q_b$ :修正拓扑指数 $q_b$ ;*Pe*:总连接数;*b*:平均拓扑长度。

Note: *A*: Level *A*; *M*: Exterior link; *TI*: Topological index;  $q_a$ : Corrected topological index  $q_a$ ;  $q_b$ : Corrected topological index  $q_b$ ; *Pe*: Link number; *b*: Average link length.

表 3 低磷胁迫下不同红豆草材料根系构型相关性分析

Table 3 Correlation analysis of root architecture of different sainfoin materials under low phosphorus stress

指标 Index	X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8	X9	X10	X11	X12	X13
X1	1.000												
X2	-0.052	1.000											
X3	0.180	0.443 *	1.000										
X4	0.163	0.090	0.831 **	1.000									
X5	0.021	0.793 **	0.693 **	0.412 *	1.000								
X6	0.584 **	-0.476 **	0.078	0.436 *	-0.409 *	1.000							
X7	0.662 **	-0.084	0.434 *	0.672 **	0.077	0.874 **	1.000						
X8	0.228	-0.008	-0.182	-0.216	-0.181	0.230	0.150	1.000					
X9	0.218	0.470 **	0.207	0.004	0.420 *	-0.060	0.154	0.804 **	1.000				
X10	0.488 **	-0.573 **	-0.016	0.353	-0.538 **	0.979 **	0.782 **	0.231	-0.139	1.000			
X11	0.111	-0.529 **	-0.506 **	-0.331	-0.782 **	0.467 **	0.094	0.734 **	0.206	0.556 **	1.000		
X12	0.363 *	-0.663 **	-0.016	0.426 *	-0.513 **	0.917 **	0.718 **	0.109	-0.223	0.925 **	0.459 *	1.000	
X13	-0.480 **	0.343	0.298	0.389 *	0.547 **	-0.225	0.030	-0.158	0.184	-0.282	-0.449 *	-0.151	1.000

注: \*\* :在  $P < 0.01$  水平极显著相关, \* :在  $P < 0.05$  水平显著相关。X1:根系总长度;X2:根系平均直径;X3:根系总表面积;X4:根体积;X5:根尖数;X6:拓扑指数;X7:等级 A;X8:平均拓扑长度;X9:总连接数;X10:拓扑修正指数  $q_a$ ;X11:拓扑修正指数  $q_b$ ;X12:分形维数;X13:分形丰度

Note: \*\* : Significantly correlated at  $P < 0.01$  level, \* : Significantly correlated at  $P < 0.05$  level. X1: Root length, X2: Average root diameter; X3: Total root surface area; X4: Root volume; X5: Root tip number; X6: Topological index; X7: Level A; X8: Average link length; X9: Link number; X10: Corrected topological index  $q_a$ ; X11: Corrected topological index  $q_b$ ; X12: Fractal dimension; X13: Fractal abundance.

的竞争,叉状分支次级分支较多,重叠多,内部竞争较大,而鱼尾形分支次级分支简单,重叠少,根系内部竞争较少<sup>[42]</sup>。在干旱、养分、重金属等胁迫下根系构型的适应策略与分支模式由生境中的气候、地形、土壤质地、养分、水分以及自身遗传条件等众多因素共同决定<sup>[43]</sup>,因此前人对不同植物根系构型的研究发现不同的适应策略。本研究发现,不同供试红豆草材料的  $TI$  均较小,接近 0.5,说明各材料根系分支接近叉状分支模式,且结构较复杂、次级分支较多<sup>[44]</sup>;各供试材料在 LP 胁迫下,随着胁迫天数的增加,拓扑指数变化显著 ( $P < 0.05$ ),且均呈增大趋势,由叉状分支向鱼尾形分支过渡,这可能是因为随着胁迫时间的延长,根系次级分支和重叠部分增多,内部竞争大,根系通过向鱼尾形分支过渡来减少侧根之间对养分的竞争力,以便更有效利用空间营养,获取资源<sup>[18,23]</sup>。各供试材料在胁迫 12 d 和 24 d 时,LP 的拓扑指数均大于 NP,且两者之间差异较大,表明在低磷胁迫下植物根系会采取策略(如减少分支、增加根系连接长度等)以寻求更多的水分和养分来维持自身生存和生长<sup>[45]</sup>。

## 4 结 论

低磷胁迫显著抑制了供试 5 个材料植株根表面积、根体积、根系平均直径和根尖数的增长,而促进根长的伸长;低磷胁迫处理下,各材料拓扑指数均

随着胁迫天数的增加而增大,根系分支模式表现为从叉状分支向鱼尾形分支模式过渡,分形维数增加,而分形丰度下降,以应对低磷胁迫对植物的不良影响。低磷胁迫下,材料 5 的拓扑指数和分形维数增幅最大,分形丰度降幅最小,表明其适应低磷胁迫能力更强。

## 参 考 文 献:

- [1] 潘新雅,李军保,陈阳,等. 6 个紫花苜蓿品种根系形态结构对低磷胁迫的响应[J]. 草地学报, 2021, 29(11): 2494-2504.  
PAN X Y, LI J B, CHEN Y, et al. Response of root morphology and anatomical structure of six alfalfa cultivars to phosphorus deficiency [J]. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(11): 2494-2504.
- [2] 张文献,李增强,胡亚丽,等. 不同浓度磷胁迫对大豆幼苗生长及根系 DNA 甲基化水平的影响[J]. 中国农业大学学报, 2020, 25(12): 9-18.  
ZHANG W X, LI Z Q, HU Y L, et al. Effects of different concentrations of phosphorus stresses on soybean (*Glycine max* L.) seedling growth and DNA methylation in root system[J]. Journal of China Agricultural University, 2020, 25(12): 9-18.
- [3] 肖如武,黄楚龙,宗钊辉,等. 低磷胁迫对烤烟根系有机酸含量及土壤磷酸酶活性的影响[J]. 广东农业科学, 2021, 48(8): 74-82.  
XIAO R W, HUANG C L, ZONG Z H, et al. Effects of low phosphorus stress on root organic acid content and soil phosphatase activity of flue-cured tobacco [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2021, 48(8): 74-82.
- [4] 伍国强,李辉,雷彩荣,等. 添加 KCl 对高盐胁迫下红豆草生长及生理特性的影响[J]. 草业学报, 2019, 28(6): 45-55.  
WU G Q, LI H, LEI C R, et al. Effects of additional KCl on growth

- and physiological characteristics of sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) under high salt stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2019, 28(6): 45-55.
- [5] 南丽丽, 温素军, 魏凡, 等. 红豆草新品系的草产量及营养价值研究[J]. *草地学报*, 2020, 28(2): 383-388.  
NAN L L, WEN S J, WEI F, et al. Studies on the forage yield and nutritional value of new sainfoin lines[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2020, 28(2): 383-388.
- [6] LIU R X, ZHOU Z G, GUO W Q, et al. Effects of N fertilization on root development and activity of water-stressed cotton (*Gossypium hirsutum* L.) plants[J]. *Agricultural Water Management*, 2008, 95(11): 1261-1270.
- [7] FITTER A H, STICKLAND T R, HARVEY M L, et al. Architectural analysis of plant root systems I. Architectural correlates of exploitation efficiency[J]. *New Phytologist*, 1991, 118(3): 375-382.
- [8] BOUMA T J, NIELSEN K L, VANHAL J, et al. Root system topology and diameter distribution of species from habitats differing in inundation frequency[J]. *Functional Ecology*, 2001, 15(3): 360-369.
- [9] 郑慧玲, 赵成章, 徐婷, 等. 红砂根系分叉数和分支角度权衡关系的坡向差异[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(11): 1062-1070.  
ZHENG H L, ZHAO C Z, XU T, et al. Trade-off relationship between root forks and branch angle of *Reaumuria songarica* on different aspects of slopes[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(11): 1062-1070.
- [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[J]. *生态学报*, 2020, 40(17): 6001-6008.  
MA X Z, WANG X P. Root architecture and adaptive strategy of two desert plants in the Alxa Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(17): 6001-6008.
- [11] 李秉钧, 颜耀, 吴文景, 等. 环境因子对植物根系及其构型的影响研究进展[J]. *亚热带水土保持*, 2019, 31(3): 41-45.  
LI B J, YAN Y, WU W J, et al. Study progress on the impact of environment factor to the plant root system and configuration[J]. *Subtropical Soil and Water Conservation*, 2019, 31(3): 41-45.
- [12] 王浩, 黄晨璐, 杨方社, 等. 砂砾岩区沙棘根系的生境适应性[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(1): 157-164.  
WANG H, HUANG C L, YANG F S, et al. Root habitat flexibility of seabuckthorn in the Pisha sandstone area[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(1): 157-164.
- [13] 苗青霞, 方燕, 陈应龙. 小麦根系特征对干旱胁迫的响应[J]. *植物学报*, 2019, 54(5): 652-661.  
MIAO Q X, FANG Y, CHEN Y L. Studies in the responses of wheat root Traits to drought stress[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2019, 54(5): 652-661.
- [14] ROGERS E D, BENFEY P N. Regulation of plant root system architecture: implications for crop advancement[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2015, 32: 93-98.
- [15] BRUNEL-SALDIAS N, FERRIO J P, ELAZAB A, et al. Root architecture and functional traits of spring wheat under contrasting water regimes[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 581140.
- [16] 杨小林, 张希明, 李义玲, 等. 塔克拉玛干沙漠腹地 3 种植物根系构型及其生境适应策略[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1268-1276.  
YANG X L, ZHANG X M, LI Y L, et al. Analysis of root architecture and root adaptive strategy in the Taklimakan Desert area of China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(6): 1268-1276.
- [17] 吕爽, 张瑰慧, 张楠, 等. 胡杨幼苗根系生长与构型对土壤水分的响应[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(5): 1005-1012.  
LYU S, ZHANG X H, ZHANG N, et al. Response of root growth and architecture of *Populus euphratica* seedling on soil water[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, 35(5): 1005-1012.
- [18] 单立山, 李毅, 任伟, 等. 河西走廊中部两种荒漠植物根系构型特征[J]. *应用生态学报*, 2013, 24(1): 25-31.  
SHAN L S, LI Y, REN W, et al. Root architecture of two desert plants in central Hexi Corridor of Northwest China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(1): 25-31.
- [19] 何广志, 陈亚宁, 陈亚鹏, 等. 柽柳根系构型对干旱的适应策略[J]. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 2016, 52(3): 277-282.  
HE G Z, CHEN Y N, CHEN Y P, et al. Adaptive strategy of *Tamarix* spp root architecture in arid environment[J]. *Journal of Beijing Normal University(Natural Science)*, 2016, 52(3): 277-282.
- [20] 陈洁, 魏少萍, 梁鹏飞, 等. 不同红豆草材料耐低磷性评价及种质筛选[J]. *中国草地学报*, 2022, 44(3): 72-80.  
CHEN J, WEI S P, LIANG P F, et al. Evaluation and screening of sainfoin germplasm with low phosphorus tolerance[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2022, 44(3): 72-80.
- [21] 江海慧, 汪莹, 陈洁, 等. 低磷胁迫对红豆草新品系幼苗生长及生理特性的影响[J]. *草原与草坪*, 2020, 40(6): 95-101.  
JIANG H H, WANG K, CHEN J, et al. Effect of low-phosphorus stress on growth and physiological characteristics of new sainfoin lines at seedling stage[J]. *Grassland and Turf*, 2020, 40(6): 95-101.
- [22] OPPELT A L, KURTH W, GODBOLD D L. Contrasting rooting patterns of some arid-zone fruit tree species from Botswana - II. Coarse root distribution[J]. *Agroforestry Systems*, 2005, 64(1): 13-24.
- [23] 单立山, 李毅, 董秋莲, 等. 红砂根系构型对干旱的生态适应[J]. *中国沙漠*, 2012, 32(5): 1283-1290.  
SHAN L S, LI Y, DONG Q L, et al. Ecological adaptation of *Reaumuria songarica* root system architecture to arid environment[J]. *Journal of Desert Research*, 2012, 32(5): 1283-1290.
- [24] 杨小林, 张希明, 李义玲, 等. 塔克拉玛干沙漠腹地几种植物根系分形特征[J]. *干旱区地理*, 2009, 32(2): 249-254.  
YANG X L, ZHANG X M, LI Y L, et al. Root fractal characteristics at the hinterland of Taklimakan Desert[J]. *Arid Land Geography*, 2009, 32(2): 249-254.
- [25] 杨春婷, 张永清, 董璐, 等. 不同基因型苦荬幼苗对低磷胁迫的响应[J]. *植物科学学报*, 2018, 36(6): 859-867.  
YANG C T, ZHANG Y Q, DONG L, et al. Responses of different genotype *Fagopyrum tataricum* seedlings to low phosphorus stress[J]. *Plant Science Journal*, 2018, 36(6): 859-867.
- [26] 曹丽霞, 陈贵林, 敦惠霞, 等. 缺磷胁迫对黑籽南瓜幼苗根系生长和根系分泌物的影响[J]. *华北农学报*, 2009, 24(5): 164-169.  
CAO L X, CHEN G L, DUN H X, et al. Effect of phosphorus deficiency on root growth and root exudates of *Cucurbitaficifolia* B[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2009, 24(5): 164-169.
- [27] 吴俊江, 马凤鸣, 林浩, 等. 不同磷效基因型大豆在生长关键时期

- 根系形态变化的研究[J]. 大豆科学, 2009, 28(5): 820-823, 832.
- WU J J, MA F M, LIN H, et al. Root morphology traits of soybean genotypes with different phosphorus efficiency at important growing stages[J]. Soybean Science, 2009, 28(5): 820-823, 832.
- [28] 孙小富,黄莉娟,王普昶,等. 不同供磷水平对宽叶雀稗形态及生理的影响[J]. 草业学报, 2020, 29(8): 58-69.
- SUN X F, HUANG L J, WANG P C, et al. Effects of different phosphorus supply levels on morphology and physiology of *Paspalumwetsteinii*[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2020, 29(8): 58-69.
- [29] 崔航,李立颖,谢小林,等. 不同基因型柱花草的根系构型差异及其磷效率[J]. 草业学报, 2013, 22(5): 265-271.
- CUI H, LI L Y, XIE X L, et al. Differences in root architecture of several *Stylosanthes* genotypes and their phosphorus efficiency [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2013, 22(5): 265-271.
- [30] 马若囡,刘庆,李欢,等. 缺磷胁迫对甘薯前期根系发育及养分吸收的影响[J]. 华北农学报, 2017, 32(5): 171-176.
- MA R N, LIU Q, LI H, et al. Impact of phosphorus deficiency stress on root development and nutrient absorption of sweet potato[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2017, 32(5): 171-176.
- [31] 杨瑞吉,张小红,王鹤龄,等. 不同基因型春小麦对磷胁迫适应性研究[J]. 西北植物学报, 2005, 25(11): 2314-2318.
- YANG R J, ZHANG X H, WANG H L, et al. Adaptabilities of different genotypes of spring wheat to phosphorous deficiency[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 25(11): 2314-2318.
- [32] 郭京衡,曾凡江,李芸君,等. 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[J]. 植物生态学报, 2014, 38(1): 36-44.
- GUO J H, ZENG F J, LI C J, et al. Root architecture and ecological adaptation strategies in three shelterbelt plant species in the southern-Taklimakan Desert[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 38(1): 36-44.
- [33] 周元满,黄剑坚,刘志美,等. 天然红海榄支柱根的空间连接与分形表征[J]. 林业科学研究, 2013, 26(3): 359-365.
- ZHOU Y M, HUANG J J, LIU Z M, et al. Study on spatial connection and fractal characteristics of proproots of natural *Rhizophorastyllosa*[J]. Forest Research, 2013, 26(3): 359-365.
- [34] 李雪萍,赵成章,任悦,等. 杂海湿地不同密度条件下垂穗披碱草根系分形结构[J]. 生态学报, 2018, 38(4): 1176-1182.
- LI X P, ZHAO C Z, REN Y, et al. Fractal root systems of *Elymusnutans* under different density conditions in GahaiWetland [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(4): 1176-1182.
- [35] 宋清华,赵成章,史元春,等. 高寒草地甘肃臭草根系分形结构的坡向差异性[J]. 植物生态学报, 2015, 39(8): 816-824.
- SONG Q H, ZHAO C Z, SHI Y C, et al. Fractal root system of *Melicaprwealskyi* along different aspect in degraded grassland [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(8): 816-824.
- [36] 汪莹,南丽丽,郭全恩,等. 干旱胁迫对不同根型苜蓿根系构型的影响[J]. 生态学报, 2022, 42(20): 8365-8373.
- WANG K, NAN L L, GUO Q E, et al. Effects of drought stress on root architecture of different root-type alfalfa[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(20): 8365-8373.
- [37] DE DORLODOT S, FORSTER B, PAGÈS L, et al. Root system architecture: opportunities and constraints for genetic improvement of crops[J]. Trends in Plant Science, 2007, 12(10): 474-481.
- [38] BINGHAMA I J, WU L H. Simulation of wheat growth using the 3D root architecture model SPACSYS: validation and sensitivity analysis [J]. European Journal of Agronomy, 2011, 34(3): 181-189.
- [39] 彭广伟,孙佳,赵西梅,等. 地下水矿化度对怪柳根系生长及构型的影响[J]. 西南林业大学学报:自然科学, 2022, 42(5): 64-70.
- PENG G W, SUN J, ZHAO X M, et al. The influence of groundwater salinity on the growth and architecture of *Tamarixchinensis* root system [J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 2022, 42(5): 64-70.
- [40] 丁晓雪,赵成义,曾勇,等. 地下水埋深和土壤质地对胡杨实生幼苗根系生长及构型的影响[J]. 水土保持学报, 2021, 35(5): 235-241, 248.
- DING X X, ZHAO C Y, ZENG Y, et al. Impact of groundwater depth and soil texture on root growth and architecture of *Populuseuphratica* seedlings[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2021, 35(5): 235-241, 248.
- [41] 李金航,周玫,朱济友,等. 黄栌幼苗根系构型对土壤养分胁迫环境的适应性研究[J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(3): 65-77.
- LI J H, ZHOU M, ZHU J Y, et al. Adaptability response of root architecture of *Cotinuscoggyria* seedlings to soil nutrient stress [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(3): 65-77.
- [42] 刘允熙,罗佳佳,雷健,等. 柱花草磷高效种质筛选及根系形态对低磷胁迫的响应分析[J]. 草地学报, 2021, 29(5): 876-883.
- LIU Y X, LUO J J, LEI J, et al. Screening of phosphorus efficiency germplasm and analysis of root morphology responding to phosphorus deficiency in *Stylosanthesguianensis*[J]. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(5): 876-883.
- [43] LYNCH J. Root architecture and plant productivity[J]. Plant Physiology, 1995, 109(1): 7-13.
- [44] 孙佳,夏江宝,董波涛,等. 黄河三角洲滨海滩涂不同密度怪柳林的根系形态及生长特征[J]. 生态学报, 2021, 41(10): 3775-3783.
- SUN J, XIA J B, DONG B T, et al. Root morphology and growth characteristics of *Tamarixchinensis* with different densities on the beach of the Yellow River Delta[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(10): 3775-3783.
- [45] 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[J]. 草业学报, 2020, 29(3): 60-69.
- CHEN Y J, DONG Q M, ZHOU Q P. The impact of different soil moisture and sterilization treatments on root architecture and rhizome formation of *Kengyiliahirsuta* at the seedling stage [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2020, 29(3): 60-69.