

# 紫花苜蓿与3种生活型多年生禾草混播的根系构型差异

张辉辉, 师尚礼\*, 李自立, 武蓓, 何龙, 王文娟, 刘昆昆

(甘肃农业大学草业学院, 草业生态系统教育部重点实验室, 甘肃省草业工程实验室, 中-美草地畜牧业可持续发展研究中心, 甘肃 兰州 730070)

**摘要:**【目的】探讨豆禾混播草地牧草根系构型对混播组分和比例的响应。【方法】以紫花苜蓿分别与3种生活型禾草(匍匐茎型草地早熟禾、根茎型无芒雀麦和丛生型芨芨草)以豆禾比为7:3、5:5和3:7建植的人工草地为研究对象, 以各草种单播为对照, 测定不同混播处理下各组分的根系形态和构型特征。【结果】混播改变了牧草根系形态和构型, 各草种通过增大总根长、根表面积、根体积和根尖数, 减小根直径, 优化拓扑结构, 增强空间占有能力和提高根系发达程度等生态策略来响应竞争环境, 进而使得混播草地增产。但较高比例的紫花苜蓿会阻碍芨芨草根系的生长和产量。较单播草地而言, 混播草地牧草根系分支结构均有由叉状分支向鱼尾状分支转变的趋势。混播处理下各草种根系性状变异明显, 紫花苜蓿根系性状变异主要表现在根尖数, 变异系数为51.95%, 草地早熟禾匍匐茎型根系性状变异主要表现在拓扑指数, 变异系数为81.13%, 无芒雀麦根茎型根系和芨芨草根系性状变异主要表现在根体积, 变异系数分别为52.29%和29.17%。【结论】以紫花苜蓿分别与3生活型禾草3:7混播时豆科牧草与禾本科牧草根系发育程度和混播草地增产率较高。

**关键词:**混播; 紫花苜蓿; 多年生禾草; 生活型; 根系形态与构型

**中图分类号:**S812 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-5500(2024)01-0047-11

**DOI:**10.13817/j.cnki.cycp.2024.01.006



根系是植物地下部分的主体, 是吸收土壤中水分和养分主要器官<sup>[1]</sup>。植物在土壤中获得水分和养分的空间范围以及与其他植物根系竞争资源的能力, 与根系形态、空间分布特征有关<sup>[2]</sup>, 因此, 根系的改变会明显影响植物对水分和养分的吸收效率以及对资源的竞争能力<sup>[3]</sup>。植物根系在土壤中的生长具有可塑性, 且随外界环境的变化而变化<sup>[4]</sup>, 根系构型是指植物根系在生长介质中的空间排列和分布, 是根系功能的主

要决定因素, 主要体现为根系的几何参数和拓扑参数, 几何参数主要包括根长、根直径和根表面积等, 拓扑参数主要包括拓扑指数和分形参数<sup>[5]</sup>。根系构型在一定程度上反映了植物根系对其所处环境的生态适应, 并在更大尺度上反映植被的演替和退化状况<sup>[5-6]</sup>。目前可以通过计算机扫描结合软件处理实现对根系构型参数的量化研究。混播系统中两种植物根系间的相互作用会改变根系的形态和空间分布, 根系形态和空间分布决定根系对土壤水分和矿质养分的吸收能力, 在一定程度上影响两种植物的种间关系, 进而影响群落的稳定性和生产力<sup>[7-8]</sup>。大量研究表明植物在长期进化过程中形成了辨识自我植物和非自我植物的能力<sup>[8,10-11]</sup>, 根系在识别非自我植物后会通过调节根系形态和分布来提高自身对土壤水分和养分的吸收能力, 降低竞争对手对资源的获取机会<sup>[12]</sup>, 而在识别自我植物后则会减小同种根系之间的竞争来避

**收稿日期:**2023-02-10; **修回日期:**2023-03-20

**基金项目:**甘肃旱区寒区重要草类种质资源评价筛选和功能鉴定利用(2021-DFZD-21-4); 国家现代农业产业技术体系(CARS-34)

**作者简介:**张辉辉(1995-), 男, 甘肃定西人, 硕士研究生。

E-mail:2271484220@qq.com

\*通信作者。E-mail:shishl@gsau.edu.cn

免不必要的资源投入,将光合产物用于生殖生长,促进群体繁殖<sup>[13]</sup>。

已有学者研究了植物种间互作效应对植物根系形态和构型的影响,如 Nobel 等<sup>[14]</sup>对一种沙漠丛生草的研究发现其根系很少与邻近植物发生重叠,移除邻近植物后其根系逐渐占据该空间,表明邻近植物对植物根系的分布具有调节作用,Wang 等<sup>[15]</sup>对白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)和达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)混播试验的结果显示,合适的混播比例可以增加根系生物量,增加根系的吸收能力,王世琪<sup>[16]</sup>研究发现柳枝稷(*Panicum virgatum*)和达乌里胡枝子混播会减少达乌里胡枝子细根生长,豆禾比为 4:8 时能促进二者根系生长。紫花苜蓿(*Medicago sativa*)是全球最重要的多年生优质牧草之一,是家畜获取植物性蛋白的重要来源<sup>[17]</sup>,被广泛用于混播草地的建植。目前,大量的研究从土壤理化性质<sup>[18-19]</sup>、地上植物群落<sup>[20-22]</sup>及微生物群落与组成<sup>[23-24]</sup>等方面对紫花苜蓿与禾本科牧草混播草地的稳定性机制和演替规律进行了研究,但仍缺乏对豆禾混播草地植物根系形态和分布特征的研究。在混播草地建植中,不同草种的配置影响群体结构,合理的草种配置可实现混播群落稳定性,谢开云<sup>[25]</sup>认为当直根系植物与须根系植物混播时,可减少根系重叠,达到提高根系密度,充分

利用土壤有效资源的目的,最终实现根系生态位互补。初始豆禾混播比例影响种群密度和各组分密度,造成的种间关系差异会影响群落稳定性和演替方向<sup>[26]</sup>,不同生活型植物具有独特的发育特征和生存竞争的综合适应性途径<sup>[27-28]</sup>。本研究以紫花苜蓿分别与 3 种不同生活型禾本科牧草建植的混播草地为研究对象,旨在揭示混播草种和比例对植物根系形态和分布特征的影响,为建植稳定高产的紫花苜蓿与禾本科牧草混播草地提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验区自然概况

试验地位于甘肃农业大学兰州牧草实训基地,地理位置 105°41' E, 34°05' N,地处黄土高原西端向青藏高原过度地带,海拔 1 595 m,属温带半干旱大陆性气候,年平均气温 10.3 °C,年平均日照时数 2 374 h,无霜期 172 d,年降水量 300 mm 左右,集中分布于 6~9 月,年均蒸发量 1 664 mm。土壤为黄绵土,肥力均匀,有机质含量为 0.96%,碱解氮含量为 65.92 mg/kg,速效钾含量为 104.21 mg/kg,速效磷含量为 10.06 mg/kg。

### 1.2 供试材料

供试材料基本信息见表 1。

表 1 供试材料

Table 1 Experimental materials

供试材料	品种	生活型	发芽率/%	来源
紫花苜蓿( <i>M. sativa</i> )	清水	—	86.67	甘肃农业大学教育部草业生态系统重点实验室
草地早熟禾( <i>Poa pratensis</i> )	盖世	匍匐茎型	85.56	甘肃创绿草业科技有限公司
无芒雀麦( <i>Bromus inermis</i> )	原野	根茎型	81.11	北京正道草业有限公司
苇状羊茅( <i>Festuca arundinacea</i> )	雨姿	丛生型	82.22	甘肃创绿草业科技有限公司

### 1.3 试验设计

试验设 3 个混播组合,每组合设 3 个混播比例(混播播种量按占单播量比例计算),另设置各草种单播处理作为对照(表 2),共 5 个处理。小区面积 15 m<sup>2</sup> (5 m×3 m),重复 3 次,总共 15 个小区,随机区组排列,小区间距 0.4 m,行距 0.2 m,采用同行条播的播种方式,播种深度 2 cm。播种时间 2020 年 5 月 25 日,底肥施用量:磷酸二铵(P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>≥46%) 120 kg/hm<sup>2</sup>;尿素(总氮≥46%) 80 kg/hm<sup>2</sup>;硫酸钾(K<sub>2</sub>O≥51%)

50 kg/hm<sup>2</sup>,底肥播种前均匀撒布于地表,翻耕入土,整地种植。生长期不追肥,采用人工除草,滴灌。2020 年 5 月 25 日播种,2020 年 10 月 22 日取根系并测定指标。

### 1.4 测定内容与方法

1.4.1 根系构型 根系的挖掘:在距选定样株 50 cm 处挖一条 0.6 m×0.4 m×0.6 m 的壕沟,用小铲和毛刷逐渐清除样株周围的土壤到壕沟,直至苜蓿大于 2 mm、禾草大于 1 mm 的根系完全暴露,拍俯视图照片,

表 2 试验处理  
Table 2 Experimental treatments

混播组合	混播比例	播种量/(kg·hm <sup>-2</sup> )	
		紫花苜蓿	禾本科
紫花苜蓿+草地早熟禾 (M+P)	10:0	15.0	0
	7:3	10.5	4.5
	5:5	7.5	7.5
	3:7	4.5	10.5
	0:10	0	15.0
紫花苜蓿+无芒雀麦 (M+B)	10:0	15.0	0
	7:3	10.5	9.0
	5:5	7.5	15.0
	3:7	4.5	21.0
	0:10	0	30.0
紫花苜蓿+苇状羊茅 (M+F)	10:0	15.0	0
	7:3	10.5	6.0
	5:5	7.5	10.0
	3:7	4.5	14.0
	0:10	0	20.0

再将整株根系带回,3次重复。

根系参数的测定:将根系用蒸馏水冲洗干净后放进装有清水的玻璃槽内完全展开,用根系扫描仪(EPSON)扫描得到根系图片,然后利用 The Win-RHIZO 软件对根系图片进行数字化处理,并测量分析根系的总根长、根表面积、根直径、根体积和根尖数等形态特征,并根据下列公式计算拓扑指数(TI)、分形维数(FD)和分形丰度(FA)等根系构型参数。

$$TI = \log A / \log M$$

TI代表根系拓扑指数,A代表最长根系通道内部连接总数,M代表根系所有外部连接总数。植物根系TI处于叉状分支和鱼尾状分支之间,TI越接近1.0,根系越接近鱼尾形分支,TI等于1.0时根系表现为典型的鱼尾状;TI越接近0.5,根系越接近叉形分支,TI等于0.5时根系表现为典型的叉状分支。

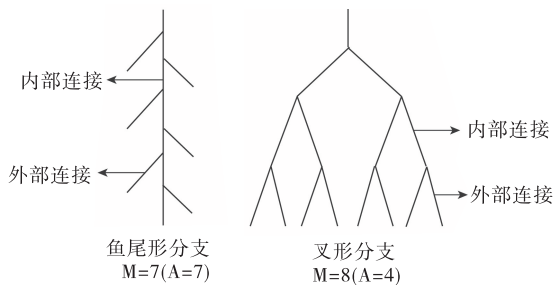


图 1 根系拓扑形态示意图

Fig. 1 Schematic diagram of root topological structure

分形维数(FD)、分形丰度(FA)采用计盒维数法。参考张杨等<sup>[29]</sup>的方法,将根系俯视图照片导入 Adobe Photoshop CC 2018 软件,使用裁剪工具将图片尺寸裁剪为 18.4 cm×18.4 cm,再将其分割为  $r=18.4/2n$  ( $n=0\sim5$ )的正方形,统计根系所截获的正方形数量  $Nr$ ,得到不同水平  $R$  值所对应的  $Nr$  值,根据根系  $Nr$  和  $r$  值作回归方程  $\log Nr = -D \lg r + \lg K$ ,回归曲线的斜率的负数  $D$  值即为根系的分形维数(FD),其值介于 1~2,FD 值越大,说明根系越发达。 $\lg K$  称为 FA,FA 值越大,说明根系在土壤中所占体积的范围越大。

1.4.2 产量 于紫花苜蓿 20% 开花期取样测定混播草产量。单播区每小区取 3 个 1 m 样段,称鲜重,然后每个样段取 500 g 鲜样;混播区每小区取 3 个 1 m 样段,取样后豆禾分开称鲜重,每个样段豆禾各取鲜样 500 g;鲜样带回实验室后于 105 °C 下杀青 20 min,80 °C 下烘干至恒重,3 个样段取平均值,通过测产面积和草样干鲜比换算获得混播草地产量。根据产量计算增产率(YIR)。

某组分增产率=

$$\frac{Y_{ij} - Y_i P_i}{Y_i P_i} \times 100\% \text{ 或 } \frac{Y_{ij} - Y_j P_j}{Y_j P_j} \times 100\%$$

混播系统增产率=

$$\frac{(Y_{ij} + Y_{ij}) - (Y_i P_i + Y_j P_j)}{(Y_i P_i + Y_j P_j)} \times 100\%$$

式中:YIR表示混播系统增产率, $Y_{ij}$ 和 $Y_{ji}$ 分别表示混播系统中豆科牧草和禾本科牧草的产量, $Y_i$ 和 $Y_j$ 分别表示豆科牧草和禾本科牧草的单播产量, $P_i$ 和 $P_j$ 分别表示豆科牧草和禾本科牧草的混播比例,且 $P_i+P_j=1$ 。

### 1.5 数据分析

采用Excel2010进行数据统计并计算变异系数,Spss19.0进行数据单因素方差分析,并用Duncan法对各测定数据进行多重比较。

$$CV(\text{变异系数})=(S/\bar{X})\times 100\%$$

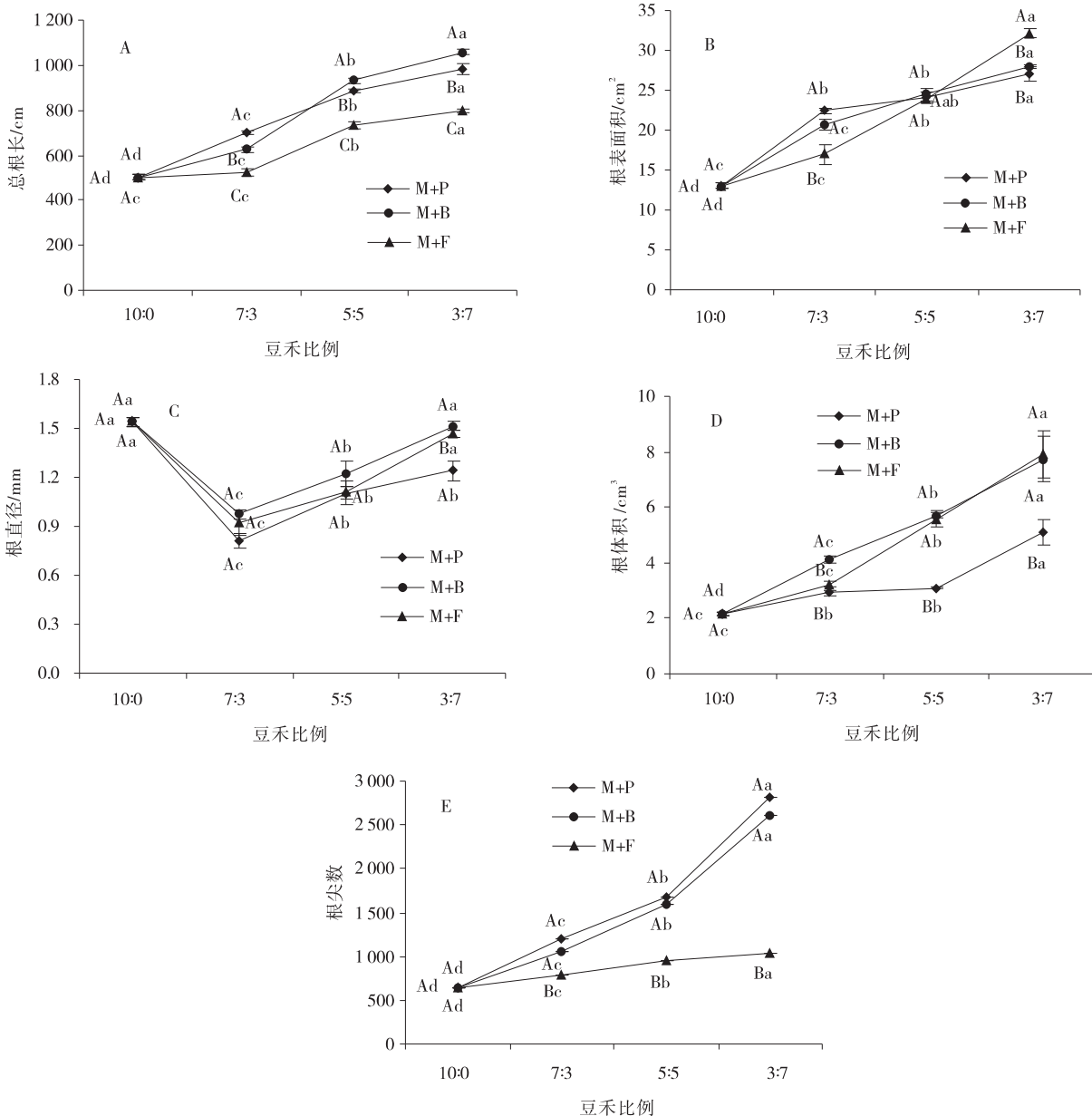


图2 不同混播处理对紫花苜蓿根系形态的影响

Fig. 2 Effect of different mixed sowing treatment on root morphology of alfalfa

注:不同大写字母表示在不同混播组合同一混播比例下差异显著( $P<0.05$ );不同小写字母表示同一混播处理不同混播比例差异显著( $P<0.05$ ),下同。

式中:LCV为变异系数,S为测定指标标准偏差, $\bar{X}$ 为测定指标平均值。

## 2 结果与分析

### 2.1 混播草种和比例对牧草根系形态的影响

分别与3种生活型禾草混播时紫花苜蓿根系形态如图2所示,混播草种和比例影响混播草地牧草根系形态。混播对牧草总根长、根表面积、根体积和根尖数表现出正向促进作用,根直径较单播处理减小。随着苜蓿混播比例的下降和禾草混播比例的上升,紫花

苜蓿总根长、根表面积、根直径、根体积和根尖数呈增大的趋势。在豆禾比为 7:3 时与匍匐茎型草地早熟禾混播时紫花苜蓿总根长、根表面积和根尖数最大,与根茎型无芒雀麦混播时紫花苜蓿根直径和根体积最大;豆禾比为 5:5 时,与根茎型无芒雀麦混播的紫花苜蓿总根长、根表面积、根直径和根体积最大,与匍匐茎型草地早熟禾混播的紫花苜蓿根尖数最大;豆禾比为 3:7 时与根茎型无芒雀麦混播对紫花苜蓿总根长、根直径和根体积最大,与丛生型苇状羊茅混播的紫花苜蓿根

体积最大,与匍匐茎型草地早熟禾混播时根尖数最大。

与紫花苜蓿混播时 3 种生活型禾草根系形态均发生改变(图 3)。较不同生活型禾草单播而言,与紫花苜蓿混播时 3 种生活型禾草总根长、根表面积、根体积和根尖数均增大,根直径减小;随紫花苜蓿混播比例的下降和禾草混播比例的上升,草地早熟禾和无芒雀麦总根长、根表面积、根直径、根体积和根尖数均呈增加的趋势,苇状羊茅总根长、根表面积、根直径、根体积和根尖数均呈先增后减的趋势。

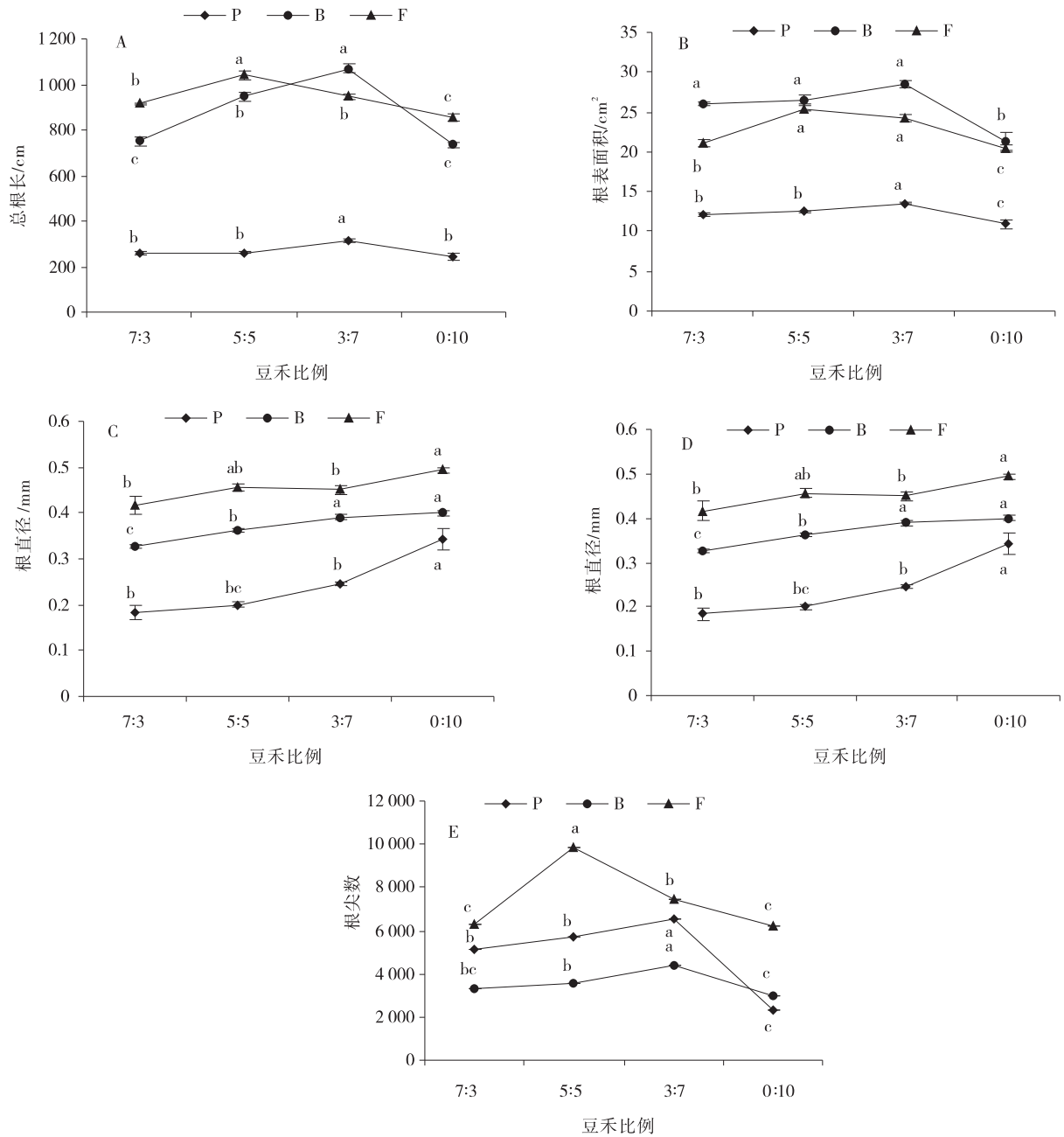


图 3 不同混播处理对禾草根系形态的影响

Fig. 1 Effect of different mixed sowing treatment on root morphology of gramineous forage



## 2.2 混播草种和比例对牧草根系构型的影响

不同草种组合和混播比例改变了紫花苜蓿和禾草根系的拓扑指数(TI)、分形维数(FD)和分形丰度(FA)(表3)。分别与3种生活型禾草混播时紫花苜蓿根系TI值、FD值和FA值均较紫花苜蓿单播处理显著提高( $P<0.05$ ),说明混播促进紫花苜蓿根系发育,增加其在土壤中所占体积,且TI值均接近于0.5,属于叉状分支。在3种混播组合中,随着紫花苜蓿混播比例的下降和禾草比例的上升,紫花苜蓿根系TI值、

FD值和FA值均有增大的趋势,紫花苜蓿根系发育程度增加,根系在土壤中所占体积增大,根系分支结构有由叉状分支向鱼尾状分支转变的趋势;混播处理的3种生活型禾草TI值、FD值和FA均显著大于单播处理( $P<0.05$ ),说明混播促进3种生活型禾草根系发育,增加其在土壤中所占体积,根系分支结构有由叉状分支向鱼尾状分支转变的趋势;混播苇状羊茅根系TI值、FD值和FA值先增加后减少。

表3 不同混播处理对牧草根系构型的影响

Table 3 Effect of different mixed sowing treatment on root architecture of forage

牧草种类	混播处理	拓扑指数	分形维数	分形丰度		
苜蓿	M+P	10:0	0.432 6±0.030 2 <sup>d</sup>	1.023 3±0.005 2 <sup>e</sup>	3.994 4±0.248 9 <sup>e</sup>	
		7:3	0.512 2±0.013 5 <sup>c</sup>	1.346 0±0.008 5 <sup>d</sup>	3.753 2±0.040 3 <sup>cd</sup>	
		5:5	0.540 7±0.018 6 <sup>ab</sup>	1.444 3±0.007 9 <sup>c</sup>	3.882 7±0.103 9 <sup>bc</sup>	
		3:7	0.647 1±0.011 9 <sup>a</sup>	1.661 7±0.045 6 <sup>ab</sup>	4.280 8±0.054 8 <sup>a</sup>	
	M+B	7:3	0.446 9±0.042 0 <sup>d</sup>	1.423 5±0.016 7 <sup>c</sup>	3.816 0±0.097 5 <sup>c</sup>	
		5:5	0.552 4±0.009 7 <sup>bc</sup>	1.639 9±0.042 6 <sup>b</sup>	3.996 7±0.076 2 <sup>b</sup>	
		3:7	0.630 6±0.008 0 <sup>a</sup>	1.723 3±0.027 4 <sup>a</sup>	4.285 8±0.092 2 <sup>a</sup>	
	M+F	7:3	0.551 6±0.015 6 <sup>bc</sup>	1.441 6±0.038 1 <sup>c</sup>	3.622 6±0.053 3 <sup>d</sup>	
		5:5	0.564 5±0.039 4 <sup>b</sup>	1.607 5±0.074 4 <sup>b</sup>	4.018 5±0.127 7 <sup>b</sup>	
		3:7	0.587 2±0.031 1 <sup>b</sup>	1.7069 ±0.027 4 <sup>a</sup>	4.293 0±0.034 7 <sup>a</sup>	
	草地早熟禾	M+P	7:3	0.504 0±0.004 7 <sup>b</sup>	1.044 2±0.014 3 <sup>c</sup>	3.865 9±0.004 4 <sup>b</sup>
			5:5	0.553 4±0.013 2 <sup>a</sup>	1.209 4±0.007 1 <sup>b</sup>	3.935 1±0.087 7 <sup>b</sup>
3:7			0.569 3±0.014 8 <sup>a</sup>	1.376 3±0.016 9 <sup>a</sup>	4.188 1±0.074 2 <sup>a</sup>	
0:10		0.477 4±0.004 5 <sup>c</sup>	1.028 9±0.002 8 <sup>c</sup>	3.849 8±0.043 7 <sup>b</sup>		
无芒雀麦	M+B	7:3	0.4483 ±0.009 8 <sup>b</sup>	1.148 5±0.082 9 <sup>b</sup>	3.591 6±0.115 6 <sup>c</sup>	
		5:5	0.463 3±0.017 4 <sup>ab</sup>	1.199 9±0.082 8 <sup>b</sup>	4.002 8±0.052 9 <sup>b</sup>	
		3:7	0.487 3±0.007 0 <sup>a</sup>	1.379 2±0.037 0 <sup>a</sup>	4.281 8±0.577 3 <sup>a</sup>	
		0:10	0.440 8±0.019 2 <sup>b</sup>	1.113 7±0.006 2 <sup>b</sup>	3.283 5±0.055 2 <sup>d</sup>	
苇状羊茅	M+F	7:3	0.430 7±0.003 1 <sup>c</sup>	1.385 5±0.092 9 <sup>bc</sup>	4.309 0±0.095 6 <sup>bc</sup>	
		5:5	0.474 9±0.005 3 <sup>a</sup>	1.498 5±0.036 5 <sup>a</sup>	4.690 1±0.056 1 <sup>a</sup>	
		3:7	0.453 7±0.004 7 <sup>b</sup>	1.439 0±0.025 8 <sup>ab</sup>	4.429 4±0.080 4 <sup>b</sup>	
		0:10	0.422 6±0.005 1 <sup>c</sup>	1.330 9±0.031 7 <sup>c</sup>	4.199 5±0.059 2 <sup>c</sup>	

## 2.3 混播草种和比例对牧草产量的影响

混播草地产量均较单播草地提高(表4)。随紫花苜蓿混播比例的下降和禾草混播比例的上升,紫花苜蓿产量下降,禾草产量上升,混播草地总产量下降。不同混播处理的草地各组分增产率和混播系统增产率均为正值,较单播草地增产;随紫花苜蓿混播比例的下降和禾草混播比例的上升,分别与3种生活型禾草混播的紫花苜蓿增产率呈下降趋势,匍匐茎型草地早熟禾和根茎型无芒雀麦增产率呈上升趋势,丛生型

苇状羊茅增产率呈先增后减趋势,混播系统增产率呈上升趋势。

## 2.4 不同混播处理的牧草根系形态与构型指标差异性分析

对不同混播处理的紫花苜蓿根系性状进行差异性分析表明(表5),与3种生活型禾草混播的紫花苜蓿根系性状的变异系数为7.46%(分形丰度)~51.95%(根尖数),根据变异系数可知,不同混播处理对紫花苜蓿根系性状指标的影响顺序为根尖数>根体积>

表4 不同混播处理对牧草产量的影响

Table 4 Effect of different mixed sowing treatment on yield of forage

混播组合	豆禾比	产量			增产率		
		紫花苜蓿	禾草	总产量	紫花苜蓿	禾草	混播系统增产率
M+P	10:0	6.03±0.04 <sup>c</sup>	—	6.03±0.04 <sup>c</sup>	—	—	—
	7:3	6.50±0.13 <sup>b</sup>	0.56±0.03 <sup>d</sup>	7.07±0.16 <sup>d</sup>	0.54	0.16	0.50
	5:5	5.98±0.22 <sup>c</sup>	0.96±0.06 <sup>c</sup>	6.95±0.26 <sup>d</sup>	0.98	0.97	0.81
	3:7	5.44±0.27 <sup>de</sup>	1.38±0.07 <sup>b</sup>	6.82±0.31 <sup>d</sup>	2.01	1.70	1.32
	0:10	—	1.62±0.10 <sup>a</sup>	1.62±0.10 <sup>h</sup>	—	—	—
M+B	10:0	6.03±0.04 <sup>c</sup>	—	6.03±0.04 <sup>c</sup>	—	—	—
	7:3	5.65±0.14 <sup>d</sup>	0.72±0.12 <sup>d</sup>	6.37±0.13 <sup>e</sup>	0.34	0.06	0.30
	5:5	4.87±0.07 <sup>f</sup>	1.30±0.07 <sup>c</sup>	6.17±0.11 <sup>e</sup>	0.61	0.15	0.49
	3:7	4.2±0.15 <sup>g</sup>	1.95±0.05 <sup>b</sup>	6.15±0.10 <sup>e</sup>	1.32	0.23	0.81
	0:10	—	2.27±0.10 <sup>a</sup>	2.27±0.10 <sup>g</sup>	—	—	—
M+F	10:0	6.03±0.04 <sup>c</sup>	—	6.03±0.04 <sup>c</sup>	—	—	—
	7:3	7.23±0.12 <sup>a</sup>	1.58±0.25 <sup>c</sup>	8.81±0.31 <sup>c</sup>	0.71	0.24	0.60
	5:5	6.38±0.21 <sup>b</sup>	3.32±0.10 <sup>b</sup>	9.70±0.26 <sup>a</sup>	1.12	0.55	0.88
	3:7	5.27±0.34 <sup>e</sup>	3.97±0.10 <sup>a</sup>	9.24±0.39 <sup>b</sup>	1.91	0.33	0.93
	0:10	—	4.27±0.09 <sup>a</sup>	4.27±0.09 <sup>f</sup>	—	—	—

总根长>总根表面积>根直径>分形维数>拓扑指数>分形丰度;对匍匐茎型草地早熟禾根系性状差异性分析结果表明,草地早熟禾根系性状的变异系数为4.04%(分形丰度)~81.13%(拓扑指数),根据变异系数可知,不同混播处理对草地早熟禾根系性状指标的影响顺序为拓扑指数>根体积>根尖数>根直径>分形维数>总根长>根表面积>分形丰度;对根茎型无芒雀麦根系性状差异性分析结果表明,无芒雀麦根系性状的变异系数为4.70%(拓扑指数)~52.29%

(根体积),根据变异系数可知,不同混播处理对无芒雀麦根系性状指标的影响顺序为根体积>总根长>根尖数>根表面积>分形丰度>分形维数>根直径>拓扑指数;对丛生型苇状羊茅根系性状差异性分析结果表明,苇状羊茅根系性状的变异系数为2.17%(根直径)~29.17%(根体积),根据变异系数可知,不同混播处理对苇状羊茅根系性状指标的影响顺序为根体积>根尖数>根表面积>总根长>分形维数>分形丰度>拓扑指数>根直径。

表5 不同混播处理的牧草根系性状统计分析

Table 5 Statistical analysis of root traits of forage under different mixed sowing treatments

指标	变异系数/%			
	紫花苜蓿	草地早熟禾	无芒雀麦	苇状羊茅
总根长/cm	24.69	11.46	18.36	4.12
根表面积/cm <sup>2</sup>	23.52	8.87	11.94	5.22
根直径/mm	21.85	29.17	8.55	2.17
根体积/cm <sup>3</sup>	42.32	58.33	52.29	16.96
根尖数	51.95	37.54	17.59	11.38
拓扑指数(TI)	12.73	81.13	4.70	2.27
分形维数	14.67	13.68	9.42	2.82
分形丰度	7.36	4.04	11.65	2.49

### 3 讨论

植物根系是植物吸收水分和矿质营养的重要器官,是植物与土壤连接的纽带<sup>[30]</sup>,多草种草地生态系统种间对水分和养分的竞争比光热资源的竞争更加

复杂激烈<sup>[31]</sup>,因此,对豆禾混播植物根系的研究能进一步推进种间竞争及互作效应的探究。植物的形态和构型特征都对植物从土壤中吸收水分和矿质营养有重要作用,为保持正常的生长需要,植物会通过调整形态和构型特征来充分利用土壤水分和矿质营养,

即产生可塑性变化<sup>[32]</sup>。Casper等<sup>[33]</sup>研究发现为了适应竞争环境,提高对水分和矿质营养的竞争效率,植物根系会出现明显的可塑性变化,根的密度、表面积等性状会改变。Joslin等<sup>[34]</sup>研究发现根系的空间分布显著影响植物利用土壤中水分和矿质营养的范围,根系空间分布广的植物利用水分和矿质营养的范围较广,从而生长发育更好。本研究发现,较单播而言,混播对两种牧草的根系形态和拓扑结构均有影响,其中对总根长、根表面积、根体积、根尖数、拓扑指数、分形维数和分形丰度均表现为正向促进作用,减小了混播牧草的根直径,混播草地产量较单播处理提高,说明混播刺激了植物根系的生长,提高了根系的养分吸收能力和吸收效率,扩大了根系在土壤中的分布范围,促进了根系的发达程度。因为直根系的紫花苜蓿与须根系的3种生活型禾草占据不同的地下生态位,减少根系重叠,可以充分利用土壤养分,同时直根系紫花苜蓿可以疏松土壤,为禾草提供氮素,促进禾草根系的生长<sup>[25-35]</sup>,并且在混播系统中,当植物识别非自我植物后促进了根系向高效吸收资源的方向生长,以降低竞争物种的资源获取机会<sup>[12]</sup>,同时竞争使植物向根系分配氮素,使根变细变长来增加比表面积,以缩短养分扩散到植物的距离,增加根系与土壤的接触面积来增加养分竞争力<sup>[36]</sup>,混播牧草通过促进根系总根长、根表面积、根体积、根尖数、拓扑指数、分形维数和分形丰度,减小根直径使得根系对资源吸收和利用能力增强,进而促进地上生物量的累计<sup>[37]</sup>。

已有研究表明混播草地种间关系主要取决于混播组合初始混播比例,混播组合和初始比例决定了混播草地的种间关系,进而影响群落结构<sup>[38]</sup>,盛亚萍等<sup>[39]</sup>通过调节燕麦(*Avena sativa*)和毛苕子(*Viciavillosa*)混播比例优化了混播系统的根系结构。在本研究中,随着紫花苜蓿混播比例的下降和禾草混播比例的上升,紫花苜蓿的总根长、根表面积、根直径、根体积、根尖数、拓扑指数、分形维数和分形丰度均呈增大趋势,同时,紫花苜蓿增产率增大,是因为自我植物比例的下降减小了种内对水分和矿质营养的竞争,植物可获得更多的资源<sup>[40]</sup>,同时,非自我植物比例的上升促进种间对水分和矿质营养的竞争,刺激了植物根系的生长,提高了根系的养分吸收能力和吸收效率,增

大了根系在土壤中的分布范围,促进了根系的发达程度,以增大竞争资源获取机会,提高牧草生物量<sup>[12]</sup>。随着紫花苜蓿混播比例的下降和禾草混播比例的上升,草地早熟禾和无芒雀麦的总根长、根表面积、根直径、根体积、根尖数、拓扑指数、分形维数和分形丰度均呈增大趋势,两种牧草增产率也增大,可能是因为识别非自我植物后禾草根系向高效吸收资源方法生长,以提高根系的竞争力<sup>[41]</sup>,进而使得牧草增产率提高。苇状羊茅总根长、根表面积、根直径、根体积、根尖数、拓扑指数、分形维数和分形丰度呈先增后减的趋势,增产率也先增后减,说明较高的紫花苜蓿比例使得紫花苜蓿根系占据了大部分土壤空间,阻碍了苇状羊茅根系的生长,早期生长较快的植物可迅速占领土壤空间,阻碍生长较慢植物的生长<sup>[42]</sup>,与王世琪<sup>[16]</sup>研究发现的较高的白羊草比例会抑制胡枝子根系生长的结果一致。

豆禾混播系统的氮水平与混播草种和比例有关<sup>[43]</sup>,豆科牧草具有固氮作用,与禾本科混播能减小体积土壤含氮量,促进豆科植物固氮能力<sup>[44]</sup>。当混播体系达到一定氮水平时,两种植物生态位会发生分离,达到协同效应<sup>[45]</sup>,本研究发现紫花苜蓿与匍匐茎型草地早熟禾以3:7混播、紫花苜蓿与根茎型无芒雀麦以3:7混播时对紫花苜蓿与禾本科牧草根系的总根长、根尖数、总根表面积、根体积、根尖数、拓扑指数、分形维数和分形丰度等指标的促进达到最大,紫花苜蓿、草地早熟禾和无芒雀麦增产率和混播系统增产率最大;紫花苜蓿与丛生型苇状羊茅以5:5混播对苇状羊茅根系的总根长、根尖数、总根表面积、根体积、根尖数、拓扑指数、分形维数和分形丰度等指标的促进达到最大,苇状羊茅增产率最大,紫花苜蓿与苇状羊茅以3:7混播同时对紫花苜蓿的总根长、根尖数、总根表面积、根体积、根尖数、拓扑指数、分形维数和分形丰度等指标促进作用最大,紫花苜蓿增产率和混播系统增产率最大,说明紫花苜蓿与草地早熟禾以3:7混播,与无芒雀麦以3:7混播,与苇状羊茅以5:5和3:7混播时禾草促进了紫花苜蓿固氮能力,混播系统氮水平较高,两种牧草生态位发生分离,混播系统具有明显的协同优势<sup>[46]</sup>。

本研究分别对不同混播处理的紫花苜蓿和3种不



同生活型禾草的根系性状进行差异性分析,结果显示混播处理下紫花苜蓿和禾草根系变异明显,为豆禾混播协同材料和比例的筛选提供了可能。不同混播处理的紫花苜蓿根系性状变异主要表现在根尖数,较单播处理增幅为22.02%~353.30%,变异系数达到51.95%,说明混播紫花苜蓿根系主要通过提高根尖数以增加根密度来提高养分吸收利用效率的生态策略来响应种间地下竞争关系<sup>[47]</sup>;混播处理的草地早熟禾根系性状变异主要表现在拓扑指数,较单播处理增幅为5.58%~19.25%,变异系数为81.13%,说明混播草地早熟禾根系主要增大根系范围和单位碳投入的养分吸收量来提高竞争优势<sup>[48]</sup>;混播处理的无芒雀麦和苇状羊茅根系性状变异主要表现在根体积,分别较单播增幅为4.51%~169.17%和2.97%~95.97%,变异系数分别为52.29%和29.17%,说明混播无芒雀麦和苇状羊茅主要通过增大根体积来提高根系抗逆能力的生态策略来响应种间地下竞争关系<sup>[49]</sup>。

#### 4 结论

混播草种组合和比例的变化改变了混播草地的地下竞争环境,混播系统通过增大牧草的总根长、根表面积、根体积和根尖数,减小根直径,优化拓扑结构(叉状分支向鱼尾状分支转变),增加了根系空间占有能力和根系发达程度,通过高效利用水分养分和拓展空间的生态适应策略来响应竞争环境的变化,进而使得混播草地各组分及混播系统增产。整体考虑混播系统根系协同效果和混播草地增产效果,以紫花苜蓿分别与3种生活型禾草均以3:7混播较好。

#### 参考文献:

- [1] 强胜. 植物学[M]. 北京:高等教育出版社,2006:82-83.
- [2] 张志勇,王素芳,汤菊香,等. 植物根系形态建成研究进展[J]. 江苏农业科学,2009(3):14-15+27.
- [3] 郭焱,李保国. 虚拟植物的研究进展[J]. 科学通报,2001(4):273-280.
- [4] 严小龙,廖红,戈振扬,等. 植物根构型特性与磷吸收效率[J]. 植物学通报,2000(6):511-519.
- [5] Lynch J. Root architecture and plant productivity[J]. Plant Physiology,1995,109(1):7-13.
- [6] 周艳松,王立群. 星毛委陵菜根系构型对草原退化的生态适应[J]. 植物生态学报,2011,35(5):490-499.
- [7] Li H B, Liu B T, McCormack M L, *et al.* Diverse below-ground resource strategies underlie plant species coexistence and spatial distribution in three grasslands along a precipitation gradient[J]. New Phytologist,2017,216(4):1140-1150.
- [8] Zhao Y, Li Z, Zhang J, *et al.* Do shallow soil, low water availability, or their combination increase the competition between grasses with different root systems in karst soil? [J]. Environmental Science and Pollution Research,2017,24(11):10640-10651.
- [9] de Kroon H. How Do Roots Interact? [J]. Science,2007,318(5856):1562-1563.
- [10] Falik O, de Kroon H, Novoplansky. A Physiologically-mediated self/non-self root discrimination in trifoliumrepens has mixed effects on plant performance [J]. Plant Signaling & Behavior,2006,1(3):116-121.
- [11] Semchenko M, John E A, Hutchings M J. Effects of physical connection and genetic identity of neighbour-ingramets on root-placement patterns in two clonal species[J]. New Phytologist,2007,176(3):644-654.
- [12] Shu W W, Shen X X, Lei P F, *et al.* Temporal changes of fine root overyielding and foraging strategies in planted monoculture and mixed forests[J]. BMC Ecology,2018,18(4):71-89.
- [13] Dudley S A, File A L. Kin recognition in an annual plant [J]. Biology Letters,2007,3(4):435-438.
- [14] Nobel. Annual root growth and intraspecific competition for a desert bunchgrass[J]. Journal of Ecology,1986,74(4):1119-1126.
- [15] Wang Z, Xu W Z, Chen Z F, *et al.* Soil moisture availability at early growth stages strongly affected root growth of *Bothriochloaischaemum* when mixed with *Lespedeza davurica* [J]. Frontiers in Plant Science,2018,9:1050-1060.
- [16] 王世琪. 水分和磷对混播下柳枝稷和达乌里胡枝子根系生长及形态特征的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2019.
- [17] 孙启忠,柳茜,李峰,等. 苜蓿的起源与传播考述[J]. 草业学报,2019,28(6):204-212.
- [18] 郑伟,加娜尔古丽,唐高溶,朱进忠. 混播种类与混播比例对豆禾混播草地浅层土壤养分的影响[J]. 草业科学,

- 2015,32(3):329-339.
- [19] 来幸樑,师尚礼,吴芳,等. 紫花苜蓿与3种多年生禾草混播草地的土壤养分特征[J]. 草业科学,2020,37(1):52-64.
- [20] 黎松松,王宁欣,郑伟,等. 一年生和多年生豆禾混播草地超产与多样性效应的比较[J]. 植物生态学报,2021,45(1):23-37.
- [21] 姚泽英,李军,宋连昭,等. 垂穗披碱草与紫花苜蓿不同时期交叉混播效果研究[J]. 草地学报,2020,28(5):1454-1459.
- [22] 张永亮,高凯,于铁峰,等. 禾草种类与混播比例对苜蓿-禾草混播系统生产力及种间关系的影响[J]. 中国草地学报,2020,42(2):47-57.
- [23] 尤菲菲. 紫花苜蓿和无芒雀麦混播草地凋落物分解的时间动态及其调控机制[D]. 兰州:兰州大学,2020.
- [24] 李硕,聂中南,姜哲浩,等. 鸭茅与伴生种不同混播比例对土壤微生物和酶活性的影响[J]. 草原与草坪,2017,37(2):12-19.
- [25] 谢开云,赵云,李向林,等. 2013. 豆-禾混播草地种间关系研究进展[J]. 草业学报,2013,22(3):284-296.
- [26] 苟文龙,李平,肖冰雪,等. 禾豆牧草混播增产增效研究进展[J]. 草学,2020(3):16-23.
- [27] 李建东. 东北草原草本植物基本生活型的探讨[J]. 东北师大学报(自然科学版),1979,(2):143-155.
- [28] 张慧荣. 不同生活型草原植物环境适应特征研究[D]. 呼和浩特:内蒙古大学,2008.
- [29] 张扬,李程远,韩少杰,等. 典型黑土区主要树种根系构型特征及其对固土能力的影响[J]. 应用生态学报,2021,32(5):1726-1734.
- [30] McCormack M L, Dickie I A, Eissenstat D M, *et al.* Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes [J]. *The New phytologist*, 2015, 207 (3) : 505-518.
- [31] 吕越. 玉米/大豆种内与种间作物的资源竞争[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2014.
- [32] 左元梅,王贺,李晓林,等. 石灰性土壤上玉米/花生间作对花生根系形态变化和生理反应的影响[J]. 作物学报,1998(5):558-563+644.
- [33] Casper B B, Jackson R B. Plant competition underground[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1997,28(1):545-570.
- [34] Joslin J D, Wolfe M H, Hanson P J. Effects of altered water regimes on forest root systems[J]. *New Phytologist*, 2000,147(1):117-129.
- [35] 赵思金,韩烈保,宋桂龙,等. 不同人工灌木与草混播群落中4种灌木根系分布的研究[J]. 西北植物学报,2008(4):4799-4804.
- [36] Joseph M. C. Competition for Nutrients and Optimal Root Allocation [J]. *Plant and Soil*, 2006, 285 (1-2) : 171-185.
- [37] 王小林,张盼盼,纪晓玲,等. 黄土塬区施肥策略对大豆生物量分配及转化积累的影响[J]. 中国农学通报,2021,37(33):23-29.
- [38] Kong X P, Zhang M L, de Smet I, *et al.* Designer crops: Optimal root system architecture for nutrient acquisition [J]. *Trends in Biotechnology*, 2014, 32(12):597-598.
- [39] 盛亚萍,赵成章,张静,等. 高寒山区混播草地燕麦和毛茛子根长密度分布格局[J]. 生态学杂志,2013,32(2):279-284.
- [40] 王平,周道玮,张宝田. 禾-豆混播草地种间竞争与共存 [J]. 生态学报,2009,29(5):2560-2567.
- [41] Maina J, Brown J S, Gersani M. Intra-plant versus Inter-plant Root Competition in Beans: avoidance, resource matching or tragedy of the commons [J]. *Plant Ecology*, 2002, 160(2):235-247.
- [42] 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 - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 2015, 149 (2):298-306.
- [43] 吴爱姣. 黄土丘陵区两种乡土草混播下光合生理及根系特征研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2015.
- [44] Li B, Li YY, Wu HM, *et al.* Root exudates drive interspecific facilitation by enhancing nodulation and N<sub>2</sub> fixation. [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113 (23) : 6496-6501.
- [45] Stebbins G L. Population biology of plants [J]. *Environmental Conservation*, 1978, 5(2):157-158.
- [46] 朱亚琼,关正翮,郑伟,等. 混播种类和群体结构对豆禾牧草混播系统氮素利用效率的影响[J]. 草业学报,2018,27(10):1-14.
- [47] 刘斯莉,王长庭,张昌兵,等. 川西北高原3种禾本科牧草根系特征比较研究[J]. 草业学报,2021,30(3):

41–53.

[48] Bouma T J, Nielsen K L, Halj V, *et al.* Root System Topology and diameter distribution of species from habitats differing in inundation frequency[J]. *Functional Ecology*,

2001, 15(3):360–369.

[49] 杜明新. 不同株龄紫穗槐根系分布特征与空间异质性研究[D]. 兰州:兰州大学, 2013.

## Difference in root configurations of different combinations of alfalfa and three different life-type perennial grasses after mixed sowing

ZHANG Hui-hui, SHI Shang-li\*, LI Zi-li, WU Bei, HE Long, WANG Wen-juan,  
LIU Chan-chan

(College of Grassland Science, Gansu Agricultural University, Key Laboratory for Grassland Ecosystem, Ministry of Education, Grassland Engineering Laboratory of Gansu Province, Sino-U. S. Centers for Grazing Land Ecosystem Sustainability, Lanzhou 730070, China)

**Abstract:** 【Objective】 The experiment is carried out in order to explore the response of root configuration of legume-grass mixed pasture to mixed sowing components and proportions. 【Method】 The artificial pasture constructed by alfalfa and three life forms gramineous forage (stolon type-*Poa pratensis*, rhizome type-*Bromus inermis* and bush type-*Festuca arundinacea*) with mixed sowing ratios of 7:3, 5:5 and 3:7 was selected as the research objects, and the monoculture of each forage was chosen as the control to determine the root morphology and configuration characteristics of each component under different mixed sowing treatments. 【Result】 Mixed sowing changed the morphology and configuration of forages roots. The forages responded to the competitive environment by increasing the total root length, root surface area, root volume and root tip number, reducing root diameter, optimizing topological structure, enhancing spatial occupancy and improving root development. As a result, the mixed sowing pasture yield increased. However, the exorbitant proportion of alfalfa would hinder the growth of *F. arundinacea* roots. Compared with the monoculture pasture, the root branch structure of forage in the mixed pasture had the trend of changing from fork branch to fishtail branch. Under the mixed sowing treatment, the variation of root traits of each grass species was obvious. The variation of alfalfa was mainly in the number of root tips, and the coefficient of variation was 51.95%. The variation of *P. pratensis* was mainly in the topological index, and the coefficient of variation was 81.13%. The variation of *B. inermis* and *F. arundinacea* was mainly in root volume, and the coefficient of variation was 52.29% and 29.17% respectively. 【Conclusion】 When alfalfa was mixed with *P. pratensis* at 3:7, with *B. inermis* at 3:7, and with *F. arundinacea* at 3:7, the root system developed and the rate of increases were high. .

**Key words:** mixed sowing; alfalfa; perennial gramineous forage; life forms; root morphology and configuration

(责任编辑 靳奇峰)