

马尾松种源在异质养分环境中的觅养行为差异

王 剑 ,周志春* ,金国庆 ,饶龙兵 ,焦月玲 ,李因刚

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所,浙江 富阳 311400)

摘要 选择广东信宜、福建武平、广西岑溪 3 个不同磷效率特性的马尾松种源,构建同质和异质两种养分环境开展盆栽实验,研究马尾松搜寻利用异质分布养分的获取机制及不同种源觅养行为差异。结果表明,与同质营养环境相比,异质营养环境中马尾松种源具有较高的苗高、地径生长量、较强光合速率和干物质生产能力。研究证实了根系形态可塑性和生理可塑性在马尾松获取异质分布养分中的重要性。马尾松可通过在富养斑块中须侧根的大量增生、对 N、P、K 等元素的有效吸收提高其觅养能力。马尾松在拓殖富养斑块的初期主要依靠新生侧根的增加和侧根的延长,在拓殖一段时期之后则主要靠新生侧根的生成和须根数量、须根密度的增加来搜寻异质分布养分。异质养分环境中的根系具有较高的养分吸收效率主要缘由在富养斑块中对 N、P、K 大量的吸收。综合比较分析认为,在 3 个参试种源中广西岑溪和福建武平种源在异质营养环境中拓殖富养斑块和觅养能力较强,广东信宜种源拓殖和觅养能力相对较弱。

关键词 :马尾松 种源 ;异质养分环境 ;觅养行为 ;根系形态可塑性 ;根系生理可塑性

文章编号 :1000-0933 (2007)04-1350-09 中图分类号 :S722 S791.248 文献标识码 :A

Differences of foraging behavior between provenances of *Pinus massoniana* in heterogeneous nutrient environment

WANG Jian ,ZHOU Zhi-Chun* ,JIN Guo-Qing ,RAO Long-Bing ,JIAO Yue-Ling ,LI Ying-Gang

Research Institute of Subtropical Forestry ,Chinese Academy of Forestry ,Fuyang 311400 ,China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (4) 1350 ~ 1358.

Abstract : Three provenances of *Pinus massoniana* with different phosphorus using efficiency including Xinyi of Guangdong , Wuping of Fujian and Cenxi of Guangxi were selected to investigate the foraging mechanism in heterogeneous nutrient environments and foraging behavior differences among the three provenances. In heterogeneous environment , larger seedling height , greater stem diameter , enhanced photosynthesis ability and higher dry matter accumulation were observed in comparison with homogeneous environment. These results suggested that root morphological plasticity and physiological plasticity of *Pinus massoniana* play an important role in acquiring nutrients in heterogeneous environment. It was root proliferation and effective absorption of N , P , K in rich nutrient patch that increase the foraging ability of *Pinus massoniana* in heterogeneous nutrient environment. Foraging nutrient of *Pinus massoniana* in heterogeneous environment mainly depended on the proliferation and elongation of lateral roots during initial stage of root colonization in riched-nutrient patch , and then depend on increase of new lateral roots and amount and density of fibrous root. Higher efficiency of nutrient acquisition of root in heterogeneous nutrient environment mainly attributed to large absorption of N , P , K in rich nutrient

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (30571482 30371179) ;国家林业局 948 资助项目 (2006-4-59)

收稿日期 2006-02-22 ;修订日期 2006-07-26

作者简介 王剑 (1980 ~) ,男 ,山东泰安人 ,硕士 ,主要从事林木遗传育种研究. E-mail : wangjiang8023@163. com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail : zczhou@fy. hz. zj. cn

Foundation item : The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30571482 30371179) 948 Program of State Forestry Administration (2006-04-59)

Received date 2006-02-22 ; **Accepted date** 2006-07-26

Biography : WANG Jian , Master , mainly engaged in forest genetics and tree breeding. E-mail : wangjiang8023@163. com

patch. Based on synthetical comparing analysis, Cenxi of Guangxi and Wuping of Fujian were superior to Xinyi of Guangdong with higher foraging ability and competitive advantage in heterogeneous environment.

Key Words: *Pinus massoniana* lamb; provenance; heterogeneous nutrient environment; foraging behavior; root morphological plasticity; root physiological plasticity

自然土壤尤其是森林土壤的营养空间分布是高度异质的^[1]。森林土壤的养分含量在数米甚至数厘米的距离内就会有很大的变化,其养分在量上呈斑块分布。如 Farley 等研究了英国阔叶林地中土壤资源的空间变化,发现土壤硝态氮、铵态氮、磷酸根浓度在 2m 尺度上存在显著差异,在 20cm 的小尺度上养分浓度差异也很大,硝酸根、铵离子浓度差异达 2~5 倍^[2]。森林土壤养分空间异质性产生的原因主要包括母岩矿物学特性、微地形因素、土壤动物活动、不同凋落物类型、根吸收及周转、与树冠分布有关的现象如降雨分布、树干流、干扰因子如林火及营林措施^[3-4]。

植物在长期进化过程中为最大限度地获取土壤资源,对高度的土壤养分空间异质性形成了不同的觅养机制,产生了不同的可塑性反应,包括形态可塑性(morphological plasticity)、生理可塑性(physiological plasticity)和菌根可塑性(mycorrhizal plasticity)等,其反应方式和程度各异^[5-7]。养分空间异质性及植物根系反应差异影响植物的生长发育和相对竞争能力,进而影响群落的拓殖、组成、结构和生产力。植物对土壤养分空间异质性的反应和觅养机制已成为生态学研究热点之一。已有研究多从植物对异质营养环境的反应来阐述其群落拓殖和演替等生态学问题^[5-7],而忽视不同植物和品种觅养行为、能力和机制遗传差异的研究和利用。较之于草本和作物,林木在生长中遭遇的斑块更多,感知的尺度更大,获取异质分布养分的能力在种间和种内的遗传差异应更大。通过研究林木在高度异质森林土壤环境中的觅养机制和对策,培育觅养效率高的林木新品种,提出配合提高林木觅养能力和林分生产力的营林技术措施,将为人工林持续高产提供了一个新的突破口。

马尾松(*Pinus massoniana*)是我国南方主要乡土造林和工业原料树种,分布广泛、适应性强、生长迅速。针对纸浆材培育目标,已取得了多项重大技术成果,为不同地理区域选育出一批速生优质的新品种^[8]。鉴于南方森林土壤有效磷含量缺乏是影响马尾松生长的主要限制因子,本项目组率先开展了马尾松磷效率的育种,筛选了一批高磷效率的优良种源和家系^[9,10]。然而马尾松磷效率育种未考虑到南方森林土壤养分空间的高度异质性。本文选择 3 个不同磷效率的马尾松优良种源,旨在研究和阐明马尾松搜寻利用异质分布养分的获取机制,揭示不同种源在异质养分环境中的觅养行为差异,从而为培育开拓利用异质分布养分的林木高效新品种提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 材料来源

选择 2 个耐低磷型(广东信宜和福建武平)和 1 个磷肥敏感型(广西岑溪)马尾松优良种源,构建异质和同质两个养分环境开展盆栽实验。盆栽基质取自亚林所虎山的贫瘠酸性红壤,其有机质含量为 $6.11\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$,全 N 和全 P 含量分别为 0.34 、 $0.33\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$,水解 N、有效 K 和有效 P 含量分别 30.97 、 $220.68\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 和 $5.25\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, pH4.47。

1.2 试验设计和测定方法

1.2.1 异质/同异营养环境构建

利用风干过筛后贫瘠酸性森林土壤,按质量比 3:1 与珍珠岩混合作为构建异质/同质养分环境的配比基质。选用上端内径 21cm、下端内径 15.5cm、高 22.5cm 的营养杯作为盆栽容器。在盆栽容器上端填充 5cm 厚的上述配比基质为缓冲土壤区,作为栽植苗木用,而盆栽容器下部则分成相等的两部分。在构建异质营养环境时,一侧装入富养土壤(在每 1kg 上述配比基质加入硝酸氮 0.285 7g,过磷酸钙 2.016 1g,氯化钾 0.286 5g,以使 N、P、K 的浓度分别为 100 、 $250\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 和 $150\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$),另一侧为上述配比基质的贫养土壤;在构建同质

营养环境时,两侧加入养分后 N、P、K 的浓度均为 50 、 $125\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 和 $75\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。这里要指出的是,不管是异质还是同质养分环境,加入的 N、P、K 养分总量相同,营养杯下部两侧分别用薄膜袋装土,以避免养分在两侧间交流。

1.2.2 盆栽试验

盆栽试验设置在亚林所试验大棚内。3 个马尾松种源于 2004 年 3 月 10 日播种 4 月 17 日芽苗移栽。每盆移植芽苗 1 株,栽植在盆栽容器正中,每种源 25 盆(也即重复 25 次)。2 个养分环境 3 个种源共计 150 盆。苗木按正常管理直至采收。

1.2.3 试验采收

试验分 2004 年 11 月中旬和 2005 年 8 月中旬两期采收。每期采收时,不同养分环境中每种源随机选取 10 株生长正常的苗木,测量苗高、地径和盆栽容器下部两侧的侧根数量、侧根长度、须根密度、须根数量等根系参数,其中须根密度以调查侧根 3cm 根段内的须根数表示,并换算成侧根总长中的须根数目作为须根总数。然后将幼苗分成根、茎、叶 3 部分,经 105°C 杀青 30min 80°C 烘干至恒重,测定各部分干物质质量,其中异质养分环境中生长在富养和贫养斑块中的根系分开测定。最后测定针叶、富养和贫养斑块中根系 N、P、K 浓度和含量。分别用浓 H_2SO_4 - H_2O_2 消煮-钼锑抗比色法、凯氏定氮法和原子吸收分光光度法测定每株苗木根、叶各部分的含 P 量、含 N 量和含 K 量^[11]。

结合 2005 年 8 月中旬的第 2 次采收,还测定了光合速率、叶绿素含量、可溶性蛋白含量等生理指标。叶绿素 a、b 含量用 80% 丙酮溶液提取后采用分光光度法测定^[12];可溶性蛋白含量用考马斯亮蓝染料结合法测定^[11];光合速率测定用 CI-310 型便携式光合仪在室外自然光条件下采用开放式气路测定苗木光合作用 CO_2 的变化。光合速率以单位时间 (s) 单位干质量 (g) 所消耗的 CO_2 量 (μg) 表示,即 $\mu\text{gCO}_2\cdot\text{g}^{-1}\text{DWs}^{-1}$ 。测定时间选择在晴天的 10:00 至 14:00,以保证光合作用测定时光照强度和温度基本一致。

2 结果与分析

2.1 异质养分环境中根系形态可塑性与种源觅养行为差异

2.1.1 异质与同质养分环境中马尾松种源生长表现和根系形态差异

盆栽实验表明(表 1),马尾松 3 个参试种源在异质养分环境中较同质养分环境具有较高的高径生长量和较强的干物质生产能力。与同质养分环境相比,异质养分环境中 1 年生马尾松种源的平均苗高、地径和干物质积累量分别增加了 23.58%、36.71% 和 44.53%。2 年生时分别增加了 11.87%、17.30% 和 41.21%。方差分析表明,异质和同质养分环境下马尾松根冠比差异较小,说明异质养分环境未改变马尾松种源干物质地上和地下的分配格局。比较发现,广西岑溪和福建武平两种源在异质养分环境中的生长表现远较在同质养分环境中突出。如广西岑溪种源在异质环境中 1 年生苗高和干物质积累量分别较同质环境高 28.5% 和 61.8%, 2 年生苗高和干物质积累量分别高 15.4% 和 69.8%;异质环境中福建武平种源 1 年生苗高和干物质积累量分别较同质环境高 54.1% 和 71.2%, 2 年生苗高和干物质积累量分别高 28.1% 和 67.3%;然而,广东信宜种源在异质和同质营养环境中的生长表现却较为一致。

马尾松种源在异质养分环境中具有较高的高径生长量和较强的干物质积累量,这与其在异质环境中具有发达的须侧根有关。研究发现,马尾松种源的根系参数在异质与同质养分环境间存在显著的差异。如 1 年生时,异质环境中侧根总数、侧根总长和须根总数平均值分别 14.4 条、89.7cm 和 384.6 条,分别较同质环境高 63.6%、49.7% 和 56.9%。2 年生时,异质环境中侧根总数、侧根总长和须根总数平均值分别 16.9 条、149.6cm 和 748.8 条,分别较同质环境高 62.3%、88.8% 和 87.7%。异质和同质环境中根系参数差异以广西岑溪和广东信宜种源最大,福建武平种源次之。同须侧根总数和侧根总长相比,马尾松种源的须根密度在不同养分环境间差异相对较小。在盆栽实验当年,因苗木幼小,种源须根密度在养分环境间差异不显著,但到 2 年生时,异质环境中种源须根密度平均值较同质环境高 24.9%。无论是侧根数、侧根总长的增加,还是须根数、须根密度的增加,本质都是在于增大根系与土壤接触的面积以提高养分吸收能力,这是马尾松适应异质营养环境

而采取的觅养对策。

表 1 异质和同质营养环境下马尾松种源生长表现差异

Table 1 Growth differences between the heterogeneous and homogeneous nutrient environments for provenances tested

养分环境 Nutrient environment	种源 Provenance	1 年生 One-year-old				2 年生 Two-years-old			
		苗高 Seedling height (cm)	地径 Root collar diameter (cm)	根冠比 Root-shoot ratio	干物质积累量 Dry matter accumulation (g)	苗高 Seedling height (cm)	地径 Root collar diameter (cm)	根冠比 Root-shoot ratio	干物质积累量 Dry matter accumulation (g)
异质 Heterogeneity	广东信宜 Xinyi ,GD	14.1	0.164	0.217	0.490	30.9	0.373	0.239	8.35
	福建武平 Wuping ,FJ	15.1	0.154	0.204	0.428	25.1	0.344	0.275	6.96
	广西岑溪 Cenxi ,GX	18.5	0.181	0.168	0.596	34.5	0.388	0.256	9.12
同质 Homogeneity	广东信宜 Xinyi ,GD	14.4	0.123	0.161	0.429	31.4	0.344	0.244	7.77
	福建武平 Wuping ,FJ	9.8	0.116	0.199	0.250	19.6	0.289	0.306	4.16
	广西岑溪 Cenxi ,GX	14.4	0.126	0.188	0.368	29.9	0.309	0.236	5.37
<i>p</i>		0.041 8	<0.000 1	0.701 4	0.000 4	0.019 8	<0.000 1	0.833 4	0.000 5

表 2 异质与同质营养环境中马尾松种源根系参数差异

Table 2 Root parameter differences between heterogeneous and homogeneous nutrient environments for provenances tested

养分环境 Nutrient environment	种源 Provenance	1 年生 One-year-old			2 年生 Two-year-old				
		侧根数 Number of lateral roots (No.)	侧根总长 Total length of lateral roots (cm)	须根密度 Density of fibrous roots (No./3cm ⁻¹)	侧根数 Number of fibrous roots (No.)	侧根数 Number of lateral roots (No.)	侧根总长 Total length of lateral roots (cm)	须根密度 Density of fibrous roots (No./3cm ⁻¹)	侧根数 Number of fibrous roots (No.)
异质 Heterogeneity	广东信宜 Xinyi ,GD	15.3	88.1	12.7	376.3	18.5	167.8	9.2	681.4
	福建武平 Wuping ,FJ	13.7	83.8	11.3	311.3	15.2	134.7	10.1	761.0
	广西岑溪 Cenxi ,GX	14.3	97.2	13.1	466.3	17.1	146.4	10.8	804.1
同质 Homogeneity	广东信宜 Xinyi ,GD	8.6	55.7	9.8	277.7	11.0	83.5	7.6	357.0
	福建武平 Wuping ,FJ	9.7	65.5	13.3	214.3	11.3	86.6	9.2	505.7
	广西岑溪 Cenxi ,GX	8.0	58.5	14.6	243.3	9.0	67.7	7.3	334.4
<i>p</i>		<0.000 1	0.000 7	0.148 5	0.000 3	<0.000 1	<0.000 1	0.000 9	<0.000 1

2.1.2 异质养分环境之富养和贫养斑块中马尾松种源根系形态参数差异

马尾松种源在异质养分环境生长表现突出,不仅与其有发达的须侧根有关,而且还与其根系在富养斑块的增生有关。对比分析研究表明,3个参试种源在同质养分环境的两侧,不管是其根系干物质积累量还是须侧根的主要形态学参数差异较小。在异质养分环境中,马尾松种源根系较多地分布于富养斑块中,须侧根在富养斑块中大量增生(表3)。相对于贫养斑块,1年生时富养斑块中马尾松种源侧根数、侧根总长、须根数和根系干物质积累量平均值增加了1倍以上,但须根密度在富养和贫养斑块中差异很小。说明马尾松种源在拓殖初期主要依靠新生侧根数量的增加和侧根的延长,须根数的增多则是由于侧根数增加和侧根延长造成的。

2 年生时, 苗木侧根总长和根系干物质积累量在富养和贫养斑块间差异不显著, 而侧根数 ($p < 0.0001$)、须根密度 ($p = 0.0083$) 和须根数 ($p = 0.0291$) 则存在显著差异。表明在盆栽实验条件下, 马尾松种源根系经过一段时间拓殖, 侧根总长度在富养和贫养斑块间差异较小, 而在富养斑块中新的侧根不断长出, 须根密度和须根数量大量增生则是这一时期根系拓殖的主要特征。然而不同种源在异质养分环境中的根系拓殖表现差异很大。广西岑溪和福建武平种源的须侧根形态参数在富养和贫养斑块间差异最大, 说明这 2 个种源可通过在富养斑块中须侧根的大量增生来提高觅养能力, 根系形态可塑性的改变是提高其搜寻利用异质分布养分能力的重要机制之一。虽然广东信宜种源在异质养分环境中的须侧根参数远大于同质环境, 但未表现出在异质环境之富养斑块中根系大量增生的现象, 在异质环境中觅养能力相对较弱, 这可初步解释广东信宜种源在异质和同质养分环境中生长表现为什么如此一致。

表 3 异质养分环境中富养和贫养斑块间根系形态参数差异

Table 3 Root morphological parameter differences between rich and poor-nutrient patch of heterogeneous nutrient environments for provenances tested

养分斑块 Nutrient patch	种源 Provenance	1 年生 One-year-old				
		侧根数 Number of lateral roots (No.)	侧根总长 Total length of lateral roots (cm)	须根密度 Density of fibrous roots (No. / 3cm^{-1})	须根数 Number of fibrous roots (No.)	根系干重 Dry weight of root (g)
富养斑块 Rich patch	广东信宜 Xinyi ,GD	6.8	47.8	13.6	206.0	0.052
	福建武平 Wuping ,FJ	7.9	60.3	11.5	304.0	0.052
	广西岑溪 Cenxi ,GX	7.3	60.6	14.1	248.6	0.062
贫养斑块 Poor patch	广东信宜 Xinyi ,GD	4.2	26.2	11.8	120.3	0.036
	福建武平 Wuping ,FJ	2.9	13.9	11.0	140.4	0.021
	广西岑溪 Cenxi ,GX	2.9	24.8	12.0	109.1	0.022
<i>p</i>		0.0001	0.0001	0.7999	<0.0001	<0.1075
养分斑块 Nutrient patch	种源 Provenance	2 年生 Two-years-old				
		侧根数 Number of lateral roots (No.)	侧根总长 Total length of lateral roots (cm)	须根密度 Density of fibrous roots (No. / 3cm^{-1})	须根数 Number of fibrous roots (No.)	根系干重 Dry weight of root (g)
富养斑块 Rich patch	广东信宜 Xinyi ,GD	8.7	75.7	12.1	417.1	0.65
	福建武平 Wuping ,FJ	8.4	77.2	11.0	460.3	1.12
	广西岑溪 Cenxi ,GX	10.5	84.7	13.1	479.3	0.91
贫养斑块 Poor patch	广东信宜 Xinyi ,GD	9.8	92.1	6.3	264.3	0.99
	福建武平 Wuping ,FJ	6.8	57.5	9.2	300.7	0.57
	广西岑溪 Cenxi ,GX	6.6	61.7	8.5	324.9	0.60
<i>p</i>		<0.0001	0.5222	0.0083	0.0291	0.1908

2.2 异质养分环境中种源生理可塑性及对异质分布养分的获取

2.2.1 异质和同质养分环境中马尾松种源生理指标差异

表 4 列出了异质和同质养分环境中马尾松种源叶绿素、可溶性蛋白含量和光合速率的差异。结果表明, 马尾松种源叶绿素含量 ($p = 0.1011$) 和可溶性蛋白含量 ($p = 0.2342$) 在异质和同质养分环境中差异不显著, 而光合速率 ($p < 0.0001$) 则表现出极显著的差异。较同质养分环境, 异质营养环境中马尾松种源光合速率提高了 50.59% ~ 355.23%, 尤其是广西岑溪种源在异同质养分环境中差异最为显著, 这与种源苗木生长表现和干物质生产能力是相对应的。

2.2.2 异质和同质养分环境中马尾松种源针叶和根系对 N、P、K 的吸收

上述已证实, 马尾松可通过须侧根在富养斑块中的大量增生来搜寻利用高度异质分布的养分, 那么根系生理可塑性与马尾松觅养关系如何呢? 在异质和同质两种养分环境中, 研究未观察到马尾松 3 个参试种源

(1 年生)的针叶 N、P、K 吸收效率存在显著差异(表 5),而其根系 N、P、K 吸收效率却与养分环境有关。相对于同质环境,马尾松种源在异质养分环境中根系 N、P、K 吸收效率显著增加,分别较同质环境高出 122.4%、122.1% 和 68.7%,其中以广西岑溪和福建武平两种源获取异质分布养分的能力最强。

表 4 异质和同质养分环境中马尾松种源叶绿素、可溶性蛋白含量和光合速率差异

Table 4 Differences of chlorophyll, soluble protein content and photosynthetic rate between heterogeneous and homogeneous nutrient environments for provenances tested

养分环境 Nutrient environment	种源 Provenance	叶绿素含量 Chlorophyll content ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$)	可溶性蛋白 Soluble protein ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$)	光合速率 Photosynthetic rate ($\mu\text{gCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{FW} \cdot \text{s}^{-1}$)
异质 Heterogeneity	广东信宜 Xinyi ,GD	2.056	11.91	114.56
	福建武平 Wuping ,FJ	2.174	9.92	102.04
	广西岑溪 Cenxi ,GX	2.243	8.99	206.54
同质 Homogeneity	广东信宜 Xinyi ,GD	2.307	10.27	44.30
	福建武平 Wuping ,FJ	2.420	12.51	67.76
	广西岑溪 Cenxi ,GX	2.235	10.90	45.34
<i>p</i>		0.101 1	<0.000 1	0.234 2

表 5 异质和同质营养环境中 1 年生马尾松种源针叶和根系的 N、P、K 吸收效率

Table 5 N、P、K absorption efficiency of one-year-old leaf and root in heterogeneous and homogeneous nutrient environments for provenances tested

种源 Provenance		广东信宜 Xinyi ,GD		福建武平 Wuping ,FJ		广西岑溪 Cenxi ,GX	
		异质	同质	异质	同质	异质	同质
		Heterogeneity	Homogeneity	Heterogeneity	Homogeneity	Heterogeneity	Homogeneity
叶子	N ($\text{mg} \cdot \text{ind.}^{-1}$)	9.540 2	8.053 6	11.1511	10.2838	10.2837	11.1511
Leaves	P ($\text{mg} \cdot \text{ind.}^{-1}$)	0.1819	0.2272	0.2506	0.2272	0.1030	0.2341
	K ($\text{mg} \cdot \text{ind.}^{-1}$)	0.5619	0.5994	0.4894	0.5398	0.5399	0.5826
根系	N ($\text{mg} \cdot \text{ind.}^{-1}$)	9.9121	4.2126	13.0095	4.9589	9.0447	5.2034
Roots	P ($\text{mg} \cdot \text{ind.}^{-1}$)	0.2591	0.1125	0.4187	0.1599	0.2412	0.1413
	K ($\text{mg} \cdot \text{ind.}^{-1}$)	0.1834	0.2009	0.6077	0.2983	0.4245	0.2213

2.2.3 异质养分环境之富养和贫养斑块中马尾松种源根系对 N、P、K 的吸收

在异质环境中,马尾松种源根系在富养和贫养斑块中的养分吸收效率显著不同(表 6)。1 年生时种源根系对 N、P、K 元素吸收效率的平均值在富养和贫养斑块间比值分别为 2.04、1.67 和 1.32,2 年生时其比值则分别为 1.17、1.56 和 1.64。马尾松在异质养分环境具有较高养分吸收效率是由于其在富养斑块中对 N、P、K 大量吸收之故,但不同的种源其根系生理可塑性不同。1 年生时除广东信宜种源对 K 素的吸收外,马尾松参试种源在异质养分环境的富养斑块中对 N、P、K 的吸收效率都大大地高于贫养斑块,2 年生时广东信宜种源根系在富养和贫养斑块间对 N、P、K 的吸收效率差异较小,但广西岑溪和福建武平种源在富养斑块中的养分吸收效率较高,对 P、K 的吸收尤其如此。

植物组织中的元素含量是指示该元素盈缺的一个直接指标。研究发现,在异质养分环境之富养和贫养斑块间马尾松种源根系 N、P、K 含量存在较大的差异(表 7)。1 年生时,富养斑块中根系 N、P、K 含量分别较贫养斑块增加 6.7%~17.5%、4.4%~44.2% 和 17.9%~30.6%,富养斑块中由于根系对 N、P、K 的大量吸收其含量较高。随着时间推移至 2 年生,富养斑块中根系 P 和 K 素含量仍处在较高的水平。对于移动性较差的 P 素,虽然富养和贫养斑块间根系 P 素含量未达到统计学上显著水平($p=0.1697$),但富养斑块却高出贫养斑块 3.09%~25.40%,这可解释为什么根系在富养斑块中拓殖的好处。对移动性强的 N 和 K 素,其表现结果相反。富养斑块中根系 K 含量高出于贫养斑块 14.75%~22.34%,而根系 N 素含量在富养和贫养斑块间

差异则不显著 ($p=0.5622$)。比较分析发现,广东岑溪种源在异质养分环境之富养斑块中其根系 P、K 含量远高于贫养斑块,说明其根系生理可塑性较强。

表 6 马尾松种源在富养斑块和贫养斑块中根系 N、P、K 吸收效率

Table 6 Absorption efficiency of N, P, K of root in rich and poor nutrient patch of heterogeneous nutrient environments for provenances tested

种源 Provenance	N ($\text{mg} \cdot \text{ind.}^{-1}$)			P ($\text{mg} \cdot \text{ind.}^{-1}$)			K ($\text{mg} \cdot \text{ind.}^{-1}$)			
	富养 Rich nutrient patch	贫养 Poor nutrient patch	富养/贫养 Rich/Poor	富养 Rich nutrient patch	贫养 Poor nutrient patch	富养/贫养 Rich/Poor	富养 Rich nutrient patch	贫养 Poor nutrient patch	富养/贫养 Rich/Poor	
1 年生 One- years- old	广东信宜 Xinyi ,GD	6.8145	3.0975	2.20	0.1585	0.1006	1.58	0.0307	0.1527	0.20
	福建武平 Wuping ,FJ	8.5491	4.4604	1.92	0.2506	0.1681	1.49	0.3857	0.2220	1.74
	广西岑溪 Cenxi ,GX	6.0712	2.9736	2.04	0.1654	0.0758	2.18	0.2759	0.1486	1.86
	平均 Mean	7.1449	3.5105	2.04	0.1915	0.1148	1.67	0.2308	0.1744	1.32
2 年生 Two- years- old	广东信宜 Xinyi ,GD	184.08	217.008	0.85	1213.42	1624.788	0.75	390.975	518.958	0.75
	福建武平 Wuping ,FJ	233.296	131.043	1.78	1496.32	738.72	2.03	633.808	275.025	2.30
	广西岑溪 Cenxi ,GX	139.412	160.680	0.87	1737.19	913.38	1.90	612.885	330.300	1.86
	平均 Mean	185.596	169.577	1.17	1482.31	1092.296	1.56	545.889	374.761	1.64

表 7 异质营养环境中富养和贫养斑块马尾松种源根系 N、P、K 含量

Table 7 N, P, K content of root in rich and poor nutrient patch of heterogeneous nutrient environments for provenances tested

处理 Treatment	种源 Provenance	1 年生 One-years-old			2 年生 Two-years-old		
		N ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	P ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	K ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	N ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	P ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	K ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)
富养斑块 Rich nutrient patch	广东信宜 Xinyi ,GD	3.896	10.323	6.263	2.832	18.668	6.015
	福建武平 Wuping ,FJ	3.997	11.586	5.901	2.083	13.360	5.659
	广西岑溪 Cenxi ,GX	3.193	10.278	6.463	1.532	19.090	6.735
贫养斑块 Poor nutrient patch	广东信宜 Xinyi ,GD	3.316	9.205	5.311	2.192	16.412	5.242
	福建武平 Wuping ,FJ	3.422	11.093	4.519	2.299	12.960	4.825
	广西岑溪 Cenxi ,GX	2.993	7.127	5.249	2.678	15.223	5.505
p		0.006 2	0.073 8	0.058 3	5.622	0.169 7	0.030 8

3 结论与讨论

人们很早就发现这样一种现象:在富养斑块中植物根系具有增生的能力,将产生更多的根系^[3]。不同物种的觅养机制和特征存在巨大遗传差异。如 Huante 等发现速生树种搜寻斑块分布养分的能力高于慢生树种,慢生树种因不能确定斑块的位置及在斑块中不能产生更多的根系而对养分斑块没有反应^[4]。Mou 等通过盆栽试验观察到施肥安排式样对胶皮糖香树 (*Liquidambar styraciflua*) 和火炬松 (*Pinus taeda*) 根系空间发育和根系形态影响强烈,但两者对土壤养分异质性的反应不同^[5]。较之火炬松,胶皮糖香树是更有效的觅养树种,其根系集中在施肥斑块。George 等研究了挪威云杉 (*Picea abies*)、欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 和花旗松 (*Pseudotsuga menziesii*) 对土壤养分异质分布的反应,发现局部施肥将导致富养斑块内根系的大量增生,但这种反应因树种而异。欧洲赤松、挪威云杉的根干重和根长在补充施肥的一侧大量增加,花旗松根生长却不受养分增施的影响^[6]。已有研究发现,速生型植物被认为是通过根系形态可塑性以应对环境异质性,包括在富养斑块中现有根系的伸长生长、新根出生速度增加或死亡速度下降等,而慢生型植物被认为主要通过根系的生理可塑性对环境异质性作出反应的,主要通过资源获取器官的生理调整,而非形态调整获取斑块资源^[7]。

本研究选择 3 个不同磷效率的马尾松优良种源,通过构建异质和同质养分环境,开展连续 2a 的盆栽实

验,以初步研究马尾松在异质养分环境中拓殖富养斑块和觅养行为的种源差异,揭示根系形态可塑性和根系生理可塑性在觅养中的作用。研究表明,异质养分环境中马尾松种源的生长表现和干物质生产能力优于同质养分环境,光合速率也较高,1年生和2年生平均干物质积累量分别增加了44.53%和41.21%。其原因是马尾松种源在异质养分环境中采取了积极的觅养策略,即根系在异质养分环境的富养斑块中大量增生和拓殖,包括根系数量、长度和干物质的增加,增大根系与土壤接触面积以搜寻利用斑块养分,这说明根系形态可塑性对马尾松种源利用异质分布养分起着重要作用。盆栽实验条件下不同拓殖阶段马尾松根系形态可塑性会发生一定的变化。拓殖斑块养分初期(1年生)主要依靠新生侧根的生成和侧根的延长,而在拓殖一段时期之后(2年生)不仅依靠新生侧根的生成,而且还依靠须根数量和须根密度增加来开拓异质养分环境。根系生理可塑性对马尾松成功开拓富养斑块也具有重要意义。研究发现,异质养分环境中马尾松种源根系N、P、K吸收效率较同质环境增加了68.7%~122.4%,异质养分环境中根系N、P、K吸收效率的提高乃是由于其在富养斑块中对养分的大量吸收。马尾松1年生和2年生苗木在富养和贫养斑块间根系养分吸收效率的比值依营养元素不同变化在1.17~2.04间。

马尾松不同种源在异质养分环境中的觅养能力和行为差异较大。研究发现马尾松3个参试种源的根系参数在异质和同质养分环境中都存在显著的差异,但其拓殖斑块养分的能力是不同的。广西岑溪和福建武平种源的须侧根形态参数在富养和贫养斑块间差异最大,而广东信宜种源却未表现出在富养斑块中根系的大量增生。同时发现,广西岑溪和福建武平种源在异质养分环境及在富养斑块中的根系养分吸收效率,尤其是P、K吸收效率较高,而广东信宜种源养分吸收效率较小。通过研究可初步认为,较广东信宜种源,广西岑溪和福建武平是更有效的觅养种源,在异质养分环境中的生长表现较好、生产力较高。

林木在异质养分环境中的觅养行为是一个复杂的过程,不仅因树种和品种而异,而且还与环境因子有关,林木的觅养行为和能力也随斑块特性、营养元素种类及营养元素总体供应状况不同而变化^[3,4]。项目组将进一步系统研究我国南方主要造林树种在高度异质土壤营养环境中的觅养机制差异,揭示根系广布性、觅养精确性、敏感性等与觅养行为间相互的关系,研究光环境变化、邻株竞争和菌根存在等对主要造林树种觅养行为和能力改变的影响,为培育有效利用高度异质分布养分的优良林木新品种及实施以提高觅养能力为目标的持续高产经营技术提供理论基础和科学指导。

References :

- [1] Cattle S R, Koppi A J, McBratney A B. The effect of cultivation on the properties of a Rhodoxeralf from the wheat/sheep belt of New South Wales. *Geoderma*, 1994, 63 : 215 - 225.
- [2] Farley R A, Fitter A H. Temporal and spatial variation in soil resources in a deciduous woodland. *J. of Ecology*, 1999, 87 : 688 - 696.
- [3] Hodge A. The plastic plant : root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 2004, 162 : 9 - 24.
- [4] Wang Q C, Cheng Y H. Response of fine roots to soil nutrient spatial heterogeneity. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15 (6) : 1063 - 1068.
- [5] Fransen B, de Kroon H, Berendse F. Root morphological plasticity and nutrient acquisition of perennial grass species from habitats of different nutrient availability. *Oecologia*, 1998, 115 : 351 - 358.
- [6] Fransen B, Blijenberg J, de Kroon H. Root morphological and physiological plasticity of perennial grass species and the exploitation of spatial and temporal heterogeneous nutrient. *Plant and Soil*, 1999, 211 : 179 - 189.
- [7] Aanderud Z T, Bledsoe C S, Richards J H. Contribution of relative growth rate to root foraging annual and perennial grasses from California oak wood. *Oecologia*, 2003, 136 : 424 - 430.
- [8] Zhou Z C, Qin G F, Li G R, et al. Achievements, Problems and its countermeasures of genetic improvement of masson pine. *Forest Research*, 1997, 10 (4) : 435 - 442.
- [9] Zhou Z C, Xie Y R, Jin G Q, et al. Inheritance and variation of phosphorus efficiency and its related traits in families of *Pinus massoniana*. *Journal of Beijing Forestry University*, 2004, 26 (6) : 1 - 5.
- [10] Zhou Z C, Jin G Q, Xie Y R, et al. Study on phosphorus efficiency of different provenances of *Pinus massoniana*. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 40 (4) : 25 - 30.

- [11] Agriculture chemistry specialty committee , Soil Science Society of China. General analysis method of soil agriculture chemistry. Beijing : Science Press ,1983.
- [12] Zhang Z L. Guide for plant physiology experiment. Beijing : Higher Education Press ,1993.
- [13] Crick J C , Grime J P. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytologist* , 1987 , 107 : 403 - 414.
- [14] Huante P , Rincón E , Chapin F S. Foraging for nutrients , responses to changes in light , and competition in tropical deciduous tree seedlings. *Oecologia* , 1998 , 117 : 209 - 216.
- [15] Mou P , Mitchell R J , Jones R H. Root distribution of two tree species under a heterogeneous nutrient environment. *Applied Ecology* , 1997 , 34 : 645 - 656.
- [16] George E , Bettina S , Christoph S , *et al.* Response of *Picea* , *Pinus* and *Pseudotsuga* roots to heterogeneous nutrient distribution in soil. *Tree Physiology* , 1997 , 17 : 39 - 45.

参考文献 :

- [4] 王庆成,程云环. 土壤养分空间异质性与植物根系的觅食反应. *应用生态学报*, 2004, 15 (6): 1063 ~ 1068.
- [8] 周志春,秦国峰,李光荣,等. 马尾松遗传改良的成就、问题和思考. *林业科学研究*, 1997, 10 (4): 435 ~ 442.
- [9] 周志春,谢钰容,金国庆,等. 马尾松磷效率及其相关性状的家系遗传和变异. *北京林业大学学报*, 2004, 26 (6): 1 ~ 5.
- [10] 周志春,金国庆,谢钰容,等. 马尾松种源磷效率研究. *林业科学*, 2005, 40 (4): 25 ~ 30.
- [11] 中国土壤学会农业化学专业委员会编. 土壤农业化学常规分析方法. 北京: 科学出版社, 1983.
- [12] 张志良. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 1993.