DOI: 10.5846/stxb201601180124

王雁南,杜峰,隋媛媛,高艳,李伟伟,王月.黄土丘陵区撂荒群落演替序列种根系对氮素施肥方式和水平的形态响应.生态学报,2017,37(9):

Wang Y N, Du F, Sui Y Y, Gao Y, Li W W, Wang Y.Morphological responses of six successional plant species in old-fields of the Loess Plateau to the pattern and level of nitrogen application in a pot experiment. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(9): - .

黄土丘陵区撂荒群落演替序列种根系对氮素施肥方式 和水平的形态响应

王雁南1,杜峰1,2,*,隋媛媛3,高艳2,李伟伟1,王月1

- 1 西北农林科技大学, 杨凌 712100
- 2 中国科学院 水利部水土保持研究所, 杨凌 712100
- 3 中国科学院 东北地理与农业生态研究所, 长春市 130000

摘要:采用盆栽试验,研究了黄土丘陵区撂荒群落演替序列种(即,黄土丘陵区摞荒群落演替主要阶段的优势种)根系对氮素施肥方式和水平的形态响应,对了解我国氮沉降增加背景下的群落生态效应及人为施肥干扰促进植被恢复具有较好的理论和实践意义。测试并分析了6个演替序列种在不同施氮方式(匀质和异质施氮)和水平(高、低和无氮对照)条件下植株个体生物量指标(地上及地下生物量和根冠比)、根系形态指标(根长、直径、表面积、比根长和比表面积)的变化及其差异显著性;并且利用根钻法和单样本T检验比较了异质施氮方式下施氮斑块与不施氮斑块根系形态指标的差异。结果表明:1)6种演替序列种地上、地下生物量和根冠比存在种间固有差别,施氮方式和水平整体上对三者无显著影响;施氮方式和植物种类对根冠比存在显著交互作用,说明个别种的根冠比对施氮方式响应明显,其中猪毛蒿根冠比在异质施氮方式下显著高于匀质施氮。2)6种演替序列种根系塑形指标包括比根长、比表面积和直径存在种间差别,并且施氮水平对比根长影响显著,高、低施氮水平下比根长都显著低于不施氮对照。3) 狗尾草和铁杆蒿分别在异质高氮和异质低氮条件下施氮斑块根系生物量密度显著高于未施氮斑块;猪毛蒿在异质高氮条件下施氮斑块发生了更多的伸长生长,其根长、根表面积、比根长和比表面积在施氮斑块中的密度显著高于未施氮斑块;猪毛蒿和狗尾草在异质高氮条件下,以及白羊草在异质低氮条件下,其根系直径在施氮斑块显著小于未施氮斑块。从根系形态变化敏感性和施氮对促进植物生长来看,演替过程中演替序列种对施氮响应的敏感性总体上呈降低趋势,前期种对施氮响应更敏感,从施氮获利也更多,因而恢复前期进行人为干扰促进植被恢复效果也会更好。

关键词:撂荒群落;演替序列种;施氮方式;施氮水平;形态响应;敏感性

Morphological responses of six successional plant species in old-fields of the Loess Plateau to the pattern and level of nitrogen application in a pot experiment

WANG Yannan¹, DU Feng^{2,*}, SUI Yuanyuan³, GAO Yan², LI Weiwei¹, WANG Yue¹

- 1 Northwest A&F University, Yangling 712100, China
- 2 Institute of soil and water conservation, Chinese Academy of Sciences, Yangling 712100, China
- 3 Northeast Institute of geography and AGgroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130000, China

Abstract: How successional species differentially respond to nitrogen addition is of theoretical importance to understand the plant community-level consequences of China's accelerated nitrogen deposition amidst ongoing global climate change. Such research also has an immediate, practical significance for revegetation strategies through targeted fertilization. In this paper, a field potting experiment was carried out to test the biomass benefits and morphological responses of six successional seral

基金项目:国家自然科学基金项目(41271526)

收稿日期:2016-01-18; 网络出版日期:2016-00-00

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: dufeng@ ms.iswc.ac.cn

species in the Loess Hilly Region of Northern Shaanxi. The factorial experimental design had two treatments; a nitrogen fertilization pattern (i.e., homogeneous vs. heterogeneous nitrogen) and nitrogen fertilization level (i.e., high, low, and zero nitrogen [the control]). The plant response variables measured were individual biomass (i.e., aboveground and belowground biomass, and root-branch ratio) and several root morphological features (i.e., root length, diameter, and surface area; specific-root length; and specific-root surface area). These eight response variables were tested separately for treatment effects using three-way ANOVAs; in addition, improved root morphological features in the fertilized patches were compared to those in the non-fertilized patches using a simple t-test. The results showed that (1) the aboveground biomass, belowground biomass, and root/branch ratio differed significantly among the six successional seral species; this may reflect their species-specific differences, as they were largely not affected by nitrogen fertilizer pattern or its level of application. Nevertheless, a significant interactive effect between fertilizer pattern and species upon the root/branch ratio between was found. This implied that some plant species—for example, Artemisia scoparia in our case—had a significant response to nitrogen pattern in terms of its root-branch ratio whereas others did not. (2) The specific root length, specific surface area, and root diameter also differed significantly among the six successional seral species. The nitrogen fertilization level significantly affected the specific root length; it was lower both at high and low levels of nitrogen fertilization in comparison to the controls (unfertilized plants). (3) Under the treatment of heterogeneous fertilization at high level, the proliferation of root biomass of Setaria viridis in the fertilized patches was significantly higher than in the non-fertilized patches. Similarly, under heterogeneous fertilization at low level, the root biomass of Artemisia sacrorum was significantly higher than its counterparts growing in the non-fertilized patches. Artemisia scoparia under heterogeneous fertilization at high level, more elongation, root length root surface area, specific root length, and specific surface area in the fertilized patches were significantly higher than in the non-fertilized patches. However, the root diameters of Artemisia scoparia and Setaria viridis in the patches of heterogeneous fertilization at high level, and the diameter of Bothriochloa ischaemum in the patches of heterogeneous fertilization at low level, were all significantly lower than those in the non-fertilized patches. From the perspective of morphological responsive sensitivity and a biomass benefit from fertilization, both of these plant traits exhibited an overall tendency to decrease along succession. That is to say, the early-successional seral species tend to respond more actively, and to assimilate more nitrogen in their formation of biomass, than the late-successional species do. This implies that for the successful revegetation of infertile fields, they should be fertilized as early as possible once been abandoned.

Key Words: abandoned community; successional seral species; nitrogen application pattern; nitrogen application level; root morphological response; sensitivity

植物对施肥的响应是植物对土壤养分环境变化的一种适应性反应。这种适应性反应是基于养分变化后植物通过响应而获得的能量及物质与用于响应所需要付出的能量及物质的比较效率[1-3]决定的,包括生理上的和形态上的变化。较高的比较效率,植物通常会作出比较积极的响应,这是植物进化适应的结果。生理上的养分利用效率[4-5]变化,形态上的整株构型及根系构型[6]响应、增殖响应[7],都会使得植物可以更加有效地利用土壤养分,提高植株在群落中的适合度[8]。其中生理响应是对环境变化的快速但持续时间较短的响应[9-11];而形态响应被认为是植物对环境变化适应和固化的主要方式[12]。根据比较效率,植物对土壤养分生境变化的响应方式和程度取决于土壤养分变化类型、变化幅度、变化持续时间、植物的资源利用策略和植株大小等[13]。一般来说,植物对土壤养分变化类型的响应主要表现为植物对限制性养分变化较为敏感,而对非限制性养分的变化就较为迟钝甚至没有响应[14];土壤养分类型也关系到其在土壤介质中的运移与扩散方式、及淋移与挥发速度[15-18],关系到了土壤养分变化持续时间及空间异质养分高低肥斑块间对比度[19-20],进而决定了植物根系与其接触时间与作出响应的速度与方式。土壤养分的变化幅度与持续时间决定了植物与其接触

并刺激植物根据比较效率原则而作出响应的强度与时间^[21-22]。植物的资源利用策略决定了植物对养分变化响应的快慢和方式^[23-25],如1年生、2年生植物等定居机会主义者对土壤养分具有快速定居与利用的能力,对土壤养分的变化响应较快^[26]。植株大小主要是根系大小,与异质生境响应有关,根系大小决定了其与养分斑块的接触机会及与觅养准确度有关^[27-29]。在异质生境中,植物的响应还与异质生境的差异程度有关^[19,30]。在异质生境中,植物的形态响应主要有高肥斑块相对于低肥斑块根系生物量的增加,直径的减小,伸长生长的增加,比根长及比表面积的增加^[31-32],分根方式(二岐分根和鲱鱼型分根)和分根角度的变化等^[28,33-37]。

在黄土区,因黄土母质土壤氮营养较为缺乏,土壤氮通常是限制植物生长的主要因素之一^[38]。本研究通过氮素施肥方式和水平的变化,建立不同氮水平的匀质、异质施肥处理。选取黄土区次生演替主要阶段的优势种,即演替序列种为对象,主要研究目的:1)演替序列种对土壤氮在根际范围内分布及水平的响应,为阐明植被演替的生理生态机制,即群落共存种和序列种在养分响应上的差别与演替方向间的关系;2)为人为促进植被恢复演替提供理论依据,具体来说,就是群落共存种和序列种演替前后期植物对区域限制性养分施用方式和水平在生长上的差异性响应。选取的演替序列种为:狗尾草、猪毛蒿、铁杆蒿、茭蒿、达乌里胡枝子和白羊草。其中达乌里胡枝子为豆科植物,与白羊草同为黄土区草本-小灌木次生演替阶段后期优势植物;铁杆蒿和茭蒿为演替中期优势种(茭蒿在水分环境较好的阴坡也可能成为演替后期优势种);狗尾草与猪毛蒿为1年生、2年生,演替前期优势种。这几种演替序列种虽然在不同演替阶段为优势种,但在演替中期群落中也会共存^[3942],即选取的植物既为演替序列种,又为群落共存种。根据竞争-定居权衡法则^[43],及豆科植物对氮素响应较为迟钝^[4445],本文预测:1)演替前期植物较后期植物具有快速利用土壤养分的能力,因而可能对氮肥响应较为敏感,反映在整株构型如根冠比上会随施氮有所增加。2)在异质生境中,为了高效地寻址获取高肥斑块中的养分,施肥斑块根系会具有较大的伸长生长,直径会较小,即具有较大的比根长、比表面积和较小的直径。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

盆栽试验是在陕西杨凌中科院水土保持研究所人工干旱环境气候室内进行的。该地区属于半湿润地区,暖温带大陆性季风气候,试验用盆栽土壤为杨凌区特有塿土。其物理化学性状为土壤凋萎湿度 3%-4%;土壤总氮、磷和钾分别为 51.22、7.61 mg/kg 和 150.06 mg/kg。年辐射总量达 475.6×107 J/m²,年均温 12.9%,年极端最高和最低温度分别为 42% 和-19.4%,无霜期 221 d,>0% 积温达 4903%,>10% 积温达 4185%。该地区年均降雨量 651 mm,主要集中在植被的生长季。试验期为 2014 年 4-10 月,试验初期温室内温度变化范围 15-30%,相对湿度控制在 80%左右。试验后期将盆栽转移到温室外试验棚内。

1.2 试验设计

试验处理有植物种类、施氮方式和施氮水平 3 个因素,以测试不同植物对施氮方式和施氮水平的响应。植物种类为黄土丘陵区摞荒群落演替主要阶段的优势种,即演替序列种,按演替顺序排列分别有禾本科的狗尾草(Setaria viridis)、菊科的猪毛蒿(Artemisia scoparia)、铁杆蒿(Artemisia gmelinii)和茭蒿(Artemisia giraldii)、豆科的达乌里胡枝子(Lespedeza dahurica)、禾本科的白羊草(Bothriochloa ischaemum)。施氮方式设匀质施肥和异质施肥两种方式(图 1)。匀质施肥为盆栽试验用土均匀施肥;异质施肥为盆栽试验用土一侧施肥,另一侧不施肥隔板(图 1)。施氮水平设高、低两个水平。试验所用肥料为缓释氮肥(亚甲基尿素,其中纯氮含量为32%)。试验所用施肥量跨度为当地土壤本底含氮量的一位左右,即 100 mg/kg。匀质施肥方式下,高肥为每千克风干土拌入 0.2 gN,低肥为 0.1 gN(相当于每公顷施用量约 540 kg);异质施肥方式下,高肥水平施肥一侧为 0.4 gN/kg 干土和低肥 0.2 gN/kg 干土。盆栽试验所用为塑料盆。规格为盆高 27 cm,下底直径 23 cm,上口直径 30 cm。每盆装过筛风干土 15 kg。因此,每盆施肥量分别为 7.5 g 缓释氮肥/盆和 3.75 g 肥/盆。两种施氮方式、两个施氮水平和 6 种植物设计 24 个处理,两个重复,计 48 盆;另设不施氮对照,6 种植物,两个重复,

计 12 盆。试验共计 60 盆。施肥时按以上施用量将缓释氮肥按以上设计重量拌入风干土。对于异质性施肥处理,装盆时使用隔板从中隔开,并对盆两侧做高、低和无施肥标记,装盆后将隔板取下。

试验用土装盆于 4 月中旬前完成。试验用植物移栽自陕西省安塞县高桥乡,于 2014 年 4 月 22 日按种挖取同一生境、大小一致的上述 6 种演替序列种幼苗备用。移栽时间为 4 月 23 日—25 日,移栽选取同一种植物高度和基径一致的个体在每盆中移栽 3 株(狗尾草、猪毛蒿、铁杆蒿、茭蒿、达乌里胡枝子和白羊草高度分别为 10、8、8、8、6、12 cm;重量分别为 8、6、6、6、3、3 g)。移栽后的一个月为保苗时间,该段时间浇水至试验用土田间持水量的 80%左右,于 5 月 25 日将每盆定植为一株。

1.3 植物地上/地下生物量及根系形态的测定

于 10 月 1 日使用土钻(直径 10 cm)在异质性施肥土壤两侧钻取含根土样,钻取位置为距植物主干 6 cm 处,清洗后使用具有透扫功能的专业根系扫描仪进行土钻根系扫描,以分析植物对高、低肥斑块的形态响应差别。于试验期末(10 月 15 日)首先进行植物地上生物量的测定。于盆栽土壤表面齐地剪下植物地上部分,分种分盆号装入纸袋,烘干称重(105℃杀青 5 min,然后于 65℃烘干至衡重)。植物地上部分收获后进行地下生物量根系形态分析和生物量测定。于 10 月 18 日进行洗根,首先分种分盆对植物根系进行图像扫描,之后烘干称重。植物种根系生物量为现次根系生物量与打钻土样根系生物量之和。扫描后的图像使用根系图像分析软件(WinRHIZO, 2013),分种分盆号分析植物根系长度、直径和表面积,并计算比根长和比表面积。比根长和比表面积分别为根系总长度和总表面积与相应根系生物量的比值。

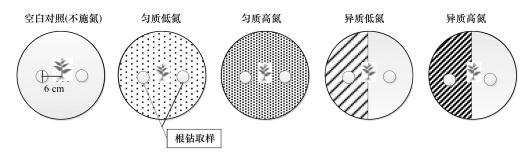


图 1 试验设计及根钻取样采取示意图

Fig.1 Experimental design and root driller sampling positions were showed

图中 A、B、C、D 和 E 分别代表空白对照(不施氮), 匀质低氮, 匀质高氮, 异质低氮和异质高氮等氮素施肥方式和水平

1.4 数据处理与分析

为了分析各演替序列种对施氮方式和水平的生长表现和形态响应差别,分别以地上、地下生物量,根冠比,根系长度、直径和表面积,比根长和比表面积为因变量,以植物种类、氮素分布和氮素水平为自变量,进行通用多元方差分析,并对影响显著的自变量及其交互影响进行 LSD 多重比较。此外,通过计算上述形态指标的变异系数来比较 6 种序列种在群落演替过程中对氮素水平响应的敏感度^[46],其中不同物种的各项形态指标变异系数为因变量,演替生态位置^[47]为自变量。对异质施氮两侧根钻获得的根系形态指标,计算施肥区相对于未施肥区的变化百分比。这些指标包括根系生物量、根长、根表面积、比根长、比表面积和根长加权直径在土体中的密度,进行单样本 T 检验。其中零假设为施肥区与未施肥区无差别,变化百分比为 0。使用 DPS 7.05 进行统计分析,Origin 8.5 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 6种演替序列种生物量和根冠比对氮肥施用方式和水平的响应

6种演替序列种的地上生物量及地下生物量存在种间固有的差别(表1)。白羊草的地上生物量显著高于其它5个序列种。白羊草、铁杆蒿的地下生物量也较高(图2-A)。尽管6种演替序列种没有因氮素施肥方式和水平的影响而发生显著变化,但总的来说异质性施氮条件下6种序列种平均地上生物量(6.14g)、地下

生物量(1.82 g)较匀质施氮地上(5.59 g)、地下生物量(1.31 g)有一定程度的提高。6 种演替序列种高、低施氮水平和对照的地上生物量分别为 4.54、5.65 g 和 3.39 g;地下生物量 1.24、1.59 g 和 0.91 g。施氮方式、水平和序列种间的互作对地上生物量和地下生物量都没有影响(表 1)。

同样的,6种序列种的根冠比差异也主要是种间差别固有的,施氮方式和水平对其无显著影响(表 1)。6种演替序列种的平均根冠比在异质施氮方式下为 0.38, 匀质施氮为 0.29。平均根冠比在高氮、低氮和不施氮对照条件下为 0.33、0.31 和 0.33。不过施氮方式和植物种类的互作对根冠比存在显著影响,说明不同植物对施氮方式的响应还是存在显著差别的(表 1)。对施氮的差异响应主要是如猪毛蒿,其在异质和匀质施氮条件下根冠比差异显著(图 2-B)。

表 1 6 种演替序列种地上/地下生物量对氮素施肥方式和水平的响应

Table 1 Responses of aboveground biomass, belowground biomass and ratio of root and branch of six successional seral species to nitrogen application pattern and level (A three-way ANOVA results were showed)

		地上	生物量	地下	生物量	根冠比 Ratio of root and branch	
变异来源	自由度	Abovegrou	and biomass	Belowgrou	and biomass		
Sources	Df	F値 Fvalue	显著水平 P	F值 Fvalue	显著水平 P	F値 F value	显著水平 P
氮素分布 Spatial pattern	1	0.017	0.896	0.330	0.570	3.798	0.061
氮素水平 Nitrogen level	2	1.517	0.236	1.181	0.321	0.765	0.474
植物种类 Plant species	5	4.923	0.002	2.815	0.034	3.698	0.010
氮素分布×氮素水平 Pattern × level	1	0.113	0.740	0.701	0.409	0.492	0.488
氮素分布×植物种类 Pattern × species	5	0.137	0.983	0.766	0.582	3.139	0.021
氮素水平×植物种类 Level × species	10	0.437	0.916	0.339	0.963	1.651	0.140
氮素分布×氮素水平×植物种类 Pattern× level× species	5	0.522	0.757	0.785	0.569	1.642	0.179

注: 氮素分布有匀质和异质两种变异来源, 其中不施氮对照在氮素分布上也为匀质; 氮素水平有无(不施氮对照)、低氮和高氮 3 个变异来源

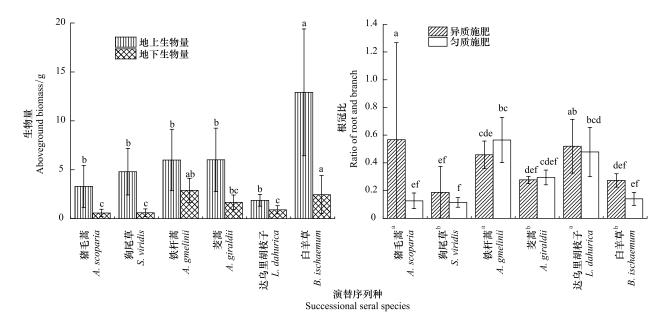


图 2 6 种摞荒演替序列种地上/地下生物量和根冠比对氮素施肥方式(匀质与异质施肥)和水平的响应

Fig. 2 Responses of aboveground biomass, belowground biomass and ratio of root and branch to nitrogen application pattern (heterogeneous and homogeneous application) and level

图 2-A 标示地上/地下生物量的种间差异,图中多重比较标识是对地上和地下生物量的种间差别的分别标识;图 2-B 为根冠比的响应,图中多重比较标识包括根冠比的种间差异及施肥方式与植物互作效应

2.2 6种演替序列种根系形态对氮素施肥方式和水平的响应

从试验植物盆内总的根长和根表面积来看,施氮方式和水平对这两项根系形态指标的影响不显著,且 6 种演替序列种间也无显著差别(表 2)。异质施氮平均根长(53033.21 mm)较匀质施氮(40115.38 mm)有一定程度的增加。高、低及对照不施氮情况下 6 种序列种总根长平均值分别为 34732.54、55197.86 mm 和 46551.76 mm,施氮水平较高时平均根长反而有所下降。6 种序列种中白羊草的总根长最大,为 100327.12 mm,达乌里胡枝子的总根长最小,为 11855.10 mm。其它 4 个序列种猪毛蒿、狗尾草、铁杆蒿和茭蒿的平均总根长分别为 12409.24、42386.11、68519.35 mm 和 36197.36 mm。施氮方式、水平和植物种类间三者及两两之间也无互作效应,说明 6 种演替序列种对施氮方式和/或水平的响应也无种间差别。

施氮水平对 6 种演替序列种在盆栽中总的比根长影响显著(表 2 和图 3-A),在高、低施氮和不施氮对照情况下总的比根长平均值分别为 5552.00、1230.67 mm/g 和 1600.47 mm/g。尽管施氮方式对盆栽中总的比根长影响不显著,但异质施氮方式较匀质施氮方式下总的比根长平均值还有较大程度的增加,平均值分别为 7075.33 mm/g 和 3671.69 mm/g。另外 6 种演替序列种在盆栽中总的比根长也存在显著种间差异(表 2 和图 3 -A)。猪毛蒿、狗尾草、铁杆蒿、茭蒿、达乌里胡枝子和白羊草在盆栽中总的比根长平均值分别为:8925.20、6127.07、1876.65、7791.77、3471.75 mm/g 和 8006.44 mm/g,其中铁杆蒿和达乌里胡枝子的比根长相对较小。

6 种演替序列种在根系总的比表面积上也存在显著种间差异, 狗尾草的比表面积最大, 平均为 153085.58 mm^2/g , 而达乌里胡枝子最小, 平均为 40791.39 mm^2/g ; 其它 4 种植物猪毛蒿、铁杆蒿、茭蒿和白羊草无显著差别(表 2 和图 3-B), 其平均值分别为 91392.66、79293.91、77583.58 mm^2/g 和 10948.00 mm^2/g 。施氮方式和水平对 6 种演替序列种在盆栽中总的比表面积影响都不显著。

6种演替序列种在根系加权直径上同样存在显著种间差异。施氮方式和水平对6种演替序列种的根系加权直径无显著影响,且无互作效应(表2和图3-C)。也就是说这些序列种的直径基本上只与种本身的根系形态特性有关,它们的直径基本上可以分3个等级,其中铁杆蒿和茭蒿的直径较大,平均为1.12 mm 和1.35 mm;而猪毛蒿和狗尾草的根系直径总体较小,平均为0.71 mm 和0.77 mm;达乌里胡枝子和白羊草的直径介于二者之间,平均为0.90 mm 和0.87 mm(图3-C)。

表 2 6 种演替序列种根系形态对氮素施肥方式和水平的响应

Table 2 Root morphological responses of six successional seral species to nitrogen application pattern and level (A three-way ANOVA results were showed)

变异来源 Sources	自由度 Df -	根长 Root length		根表面积 Root surface area		比根长 Specific root length		比表面积 Specific root surface area		加权直径 Length weighted diameter	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
氮素分布 Spatial pattern		0.039	0.844	2.31×10 ⁻³	0.963	0.222	0.641	2.107	0.157	0.098	0.756
氮素水平 Nitrogen level		1.226	0.308	1.965	0.158	3.323	0.049	2.27	0.121	0.561	0.577
植物种类 Plant species		1.989	0.109	2.446	0.057	17.128	9.999×	$10^{-5} 8.716$	9.999×10	⁻⁵ 6.145	4.946×10 ⁻²
氮素分布×氮素水平 Pattern × level		0.854	0.363	0.424	0.520	0.015	0.903	0.562	0.459	2.438	0.129
氮素分布×植物种类 Pattern × species		0.531	0.751	0.715	0.617	1.24	0.315	1.163	0.35	0.512	0.765
氮素水平×植物种类 Level × species		0.151	0.998	0.278	0.982	2.075	0.059	0.737	0.685	0.917	0.531
氮素分布×氮素水平× 植物种类 Pattern×level×species		0.171	0.972	0.217	0.953	0.818	0.547	0.593	0.706	0.625	0.682

氮素分布有匀质和异质两种变异来源,其中不施氮对照在氮素分布上也为匀质;氮素水平有无(不施氮对照)、低氮和高氮 3 个变异来源

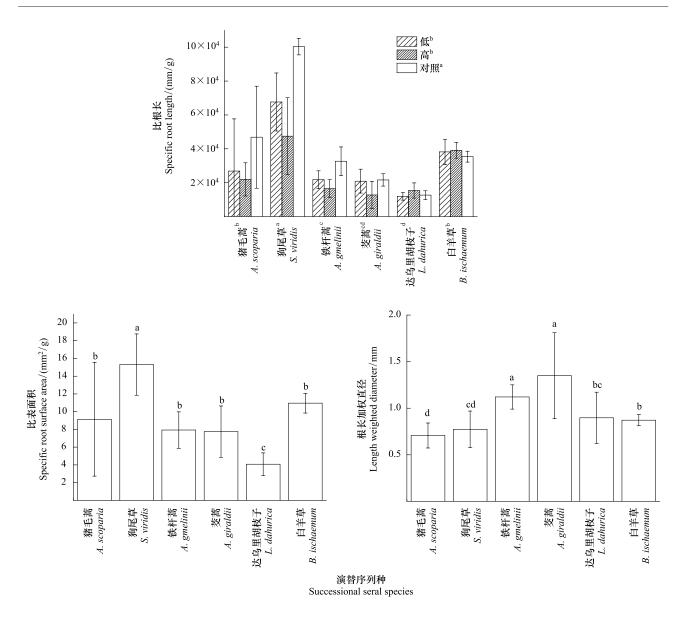


图 3 6 种摞荒演替序列种比根长、比表面积及根长加权直径对氮素施肥方式(匀质与异质施肥)和水平的响应

Fig.3 Responses of specific root length, specific root surface area and length weighted root diameter to nitrogen application pattern (heterogeneous and homogeneous application) and level

图 3-A 中施肥水平与植物种类在比根长上的显著差异分别标注在图例和横坐标上;图 3-B 和图 3-C 中植物间在比表面积和根长加权直径上的显著差异标注在各图图柱上

2.3 施肥斑块与未施肥斑块两侧演替序列种根系形态差异

从施氮斑块与未施氮斑块两侧土芯中根系生物量、根长和根表面积这些绝对量指标来看,狗尾草在异质高氮施氮斑块一侧、铁杆蒿在异质低氮施氮斑块一侧土体中根系生物量密度较大(图 4-A)。猪毛蒿在异质高氮施肥一侧土体具有较大的根长(图 4-B)。猪毛蒿异质高氮施肥一侧具有较大的根系表面积(图 4-C)。

从施氮斑块与未施氮斑块两侧土芯中比根长、比表面积和加权直径这些根系弹性指标来看,猪毛蒿在异质高肥施氮一侧具有较大的比根长(图 4-D)和比表面积(图 4-E)。猪毛蒿、狗尾草在异质高肥不施氮一侧具有较大的根长加权直径;白羊草在异质低肥未施氮一侧具较大的加权直径(4-F)。

3 讨论

3.1 6种演替序列种对施氮响应的差异

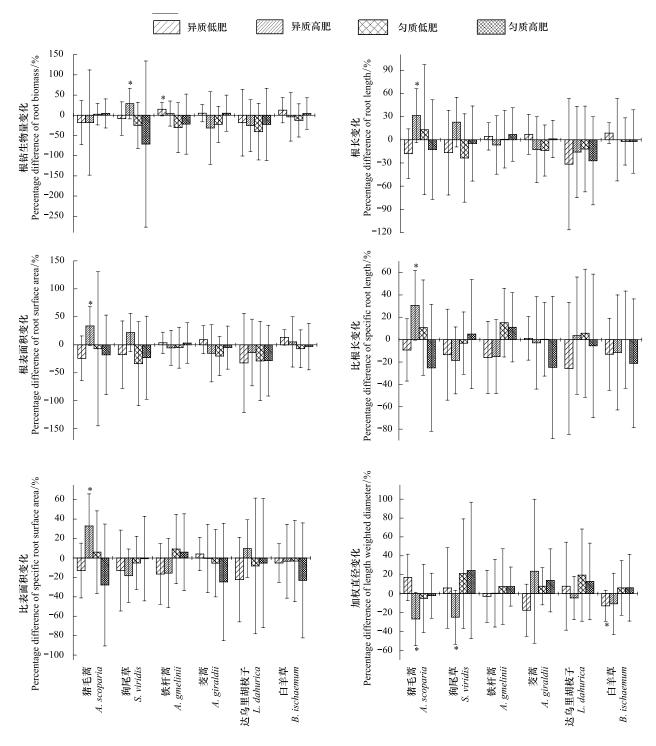


图 4 6 种演替序列种对高低肥斑块生境的形态响应差异

Fig.4 Percentage differences in the morphological responses of six successional seral species to patchy habitat

图 4-A,4-B,4-C,4-D,4-E 和 4-F 分别代表高、低肥斑块与对照分根区在土芯根系生物量、根长、根表面积、比根长、比表面积和根长加权直径上的差异百分比及相应的单样本 T 检验结果; T 检验排除零假设显著性标示: *<0.05

3.1.1 6种演替序列种的施氮获利

匀质施氮条件下,植物从施氮获利在一定程度上体现了其对氮素养分变化的吸收利用能力。本文中6种序列种生物量施氮获利情况(较不施氮对照)为: 狗尾草(59.08%)、铁杆蒿(22.72%)、达乌里胡枝子(21.72%)、白羊草(17.04%)、猪毛蒿(14.92%)和茭蒿(13.17%)。土壤养分的变化也会影响到生物量分配,

在土壤养分充足的情况下,较少的根系即可以满足植物的生长;在养分相对贫瘠情况下,植物会促进根系的伸长生长,增加根长及表面积,使得根冠比增大^[48]。马卫平等^[49]用氮素指数施肥法对连香树幼苗进行不同施氮量处理,结果表明,随着施氮量的增大,连香树幼苗的根、茎、叶生物量和总生物量总体呈先增后降,根冠比随施氮量的增加而降低。孟凡枝^[50]和杨鹏鸣等^[51]对不同施肥条件下三色堇和南瓜的根冠比进行研究发现施用氮肥后与对照相比,三色堇和南瓜的根冠比均显著变小,而微肥施用后显著增加了根冠比值。在根茎生物量分配上,施氮后6种序列种根茎比较不施氮发生如下变化:猪毛蒿和白羊草的根茎比增加了2.79和1.12倍;狗尾草、铁杆蒿、茭蒿和达乌里胡枝子根茎比减小了9.88%、15.26%、17.50%和24.92%。

土壤养分的空间分布也会影响到根系和地上部分的生长与养分利用效率。马雪红等[30]选取马尾松和木 荷两种植物进行匀质和异质试验,结果表明植物根系在异质斑块中能够大量增生,生物量显著积累,并且根系 对养分的吸收效率也明显提高。同样施肥量下,植物在异质性施肥情况下单位面积生物量更高,根系在养分 异质条件下增殖更多,对养分的利用效率也更高[47,52]。李洪波[27]通过盆栽试验,研究了具有不同根系特征 的农作物的根系形态对养分斑块处理的响应,得出如下结论:养分空间异质性分布能够显著提高根系和地上 部生长,根系对于养分空间异质性分布的响应比地上部更为敏感。本试验中,狗尾草、铁杆蒿、猪毛蒿和茭蒿 的地下生物量在异质低氮条件下增幅最大,分别为各自匀质低氮条件下地下生物量的的 3.13、2.20、1.98 倍和 1.03 倍;而达乌里胡枝子和白羊草根系在异质高氮斑块中增幅较大,分别为其匀质高氮条件下根系生物量的 2.60 和 2.40 倍。异质施氮条件下,相对于不施氮对照斑块,高氮斑块中比根长和比表面积较大(如猪毛蒿,图 4-D 和图 4-E),根系生物量较大(如狗尾草,图 4-A),这与预测结果相符。即在高氮斑块中,植物发生了显 著的伸长生长(猪毛蒿)和根系增殖(狗尾草)。从异质施氮有、无施氮斑块中根系直径对比来看,猪毛蒿、狗 尾草和白羊草也有显著的伸长生长表现:对照不施氮斑块直径较大,如猪毛蒿、狗尾草在异质高肥不施氮一 侧、白羊草在异质低肥不施氮一侧具较大的加权直径(图 4-F)。至于以比根长和比表面积来表征的形态响 应指标在对以上植物进行伸长生长描述时,与根系加权直径出现的程度不一致,原因可归结为比根长与比表 面积这两个指标还与以上所述根系在施氮斑块中生物量的增殖有关。作者认为加权直径用来描述根系伸长 生长更客观,适用。

多数陆地生态系统中,植物生长受限于生境中 N 、P 等限制性养分。在养分限制生境中,植物对限制性养 分的吸收利用能力决定了其在群落中的竞争地位和生存状况[53]。因此,群落共存种的养分利用能力差异对 群落具有很强的塑造作用,甚至会决定群落的演替方向[54]。在演替序列上,演替前、后期植物具有不同的生 长型和生活型特点,及与之相关的养分利用能力和养分利用策略[23]。这是因为不同种类生物在生物与非生 物环境的长期选择压力下发展出了各自不同的与种群增长及后代能量投入相关的环境适应方式与生物学特 性,其中在环境稳定、资源丰富的选择压力下发展出了竞争能力强、个体大、生活史长等特点,具有 K 型策略; 而在环境多变、资源贫乏的选择压力下发展出的生物多具有 R 型策略,对环境变化比较敏感,具有个体小、繁 殖率高和生活史短等生物学特性[55-56]。通常演替前期序列种,如1年生、2年生植物个体较小,不具备竞争优 势,在生态策略上更多的是采取"R"型策略(R-strategy),表现在养分利用策略上为机会主义者,是"消耗 型"[56-57],为了完成繁殖需要,生物量分配(Biomass allocation)主要在地上部分[58-59],对养分需求较高,对临时 性养分响应和吸收快,具有快速利用养分(Preempt absorption)的能力,但养分在体内驻留时间(Residence time)短,利用效率(Nutrient use efficiency)低[60-61];而演替后期多年生植物因个体较大,其根际范围也较大,在 养分吸收能力上相对具备竞争优势,在生态策略上更多采取"K"型策略(K-strategy),在养分利用策略上表现 为"耐久型"[56-57],为了维持高竞争能力,生物量分配主要在地下,对养分在空间上的觅养与吸收能力 强[30,62-63],但对养分波动响应慢,养分的驻留时间长,利用效率也较高[23,64]。从元素循环角度来看,凡是决定 营养元素在植株体内驻留时间的因素都会影响到植物的养分利用能力及策略,如植物的个体大小、生长型、生 活型和生活史等。如袁志友等[65]研究结果表明较大个体植株的氮素利用效率高于较小个体植株,这是因为 小个体生活史较短。

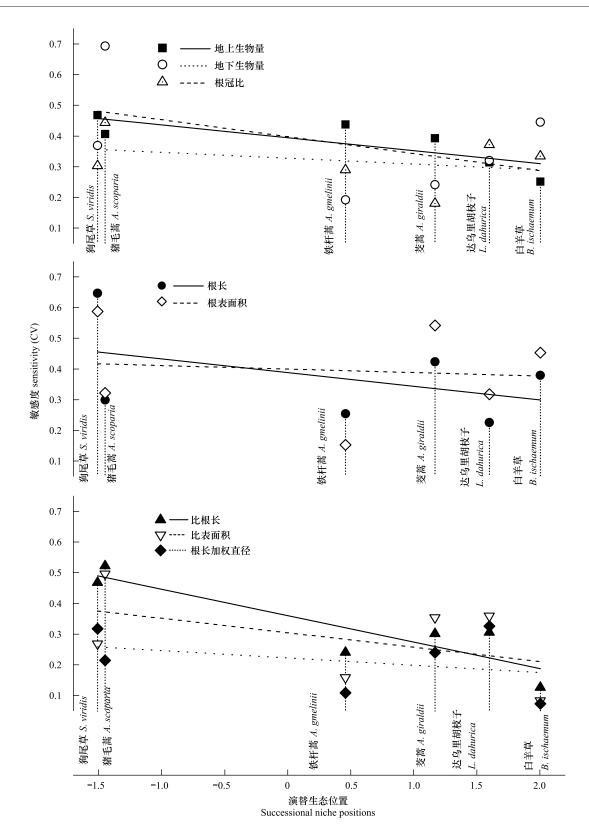


图 5 6 种演替序列种对氮素水平的形态响应敏感性及其变化趋势

Fig.5 The morphological responsive sensitivities of six successional seral species to nitrogen fertilization and its changing tendencies along succession

3.1.2 植株对施氮响应的敏感性

各种植物在生长过程中,对限制性养分变化敏感程度不同。祁瑜等^[66]试验结果表明不同植物对施氮水平的响应不同,相比豆科植物,施氮显著促进禾本科植物生物量积累,并使其生物量分配格局发生显著改变。本文中,通过根系形态特征指标的变异性表示不同植物对氮素响应的敏感性。采用的指标包括地上、地下生物量、根冠比、根长、根表面积、比根长、比表面积、根长加权直径。

结果发现演替前期植物如猪毛蒿具有快速利用土壤养分的能力,对氮肥响应较为敏感,反映在整株构型如根冠比会因异质施氮有所增加(表1和图2-B)。

在本试验中,6种演替序列种各项形态特征指标对施氮的响应敏感性总体呈降低趋势,依次为狗尾草、猪毛蒿、铁杆蒿、茭蒿、达乌里胡枝子和白羊草(图 5)。此外,6种演替序列种在高氮和低氮条件下根冠比、比根长和比表面积这些根系形态指标对匀异质不同施氮方式的响应敏感性也呈较明显的下降趋势。

4 结论

黄土丘陵地区属于我国生态环境脆弱地区,土壤养分贫瘠,由于土壤侵蚀和水土流失严重,土壤养分分布不均匀,氮素成为黄土丘陵地区限制性营养元素。植物作为生态群落的组成单元,是群落演替和生态恢复的关键因素,根系对土壤中养分和水分的吸收能力与利用效率对植物生长至关重要,植物根系能够根据土壤养分情况做出形态响应,以最大限度地满足自身生长需要。根据本文结论应该在恢复前期进行施肥促进植被恢复比较合适,且施以异质性低肥预计有更好的效果。由于研究时间较短,相关研究结论还是有一定的局限性。

参考文献 (References):

- [1] Siddiqi M Y, Glass A D M. Utilization index: a modified approach to the estimation and comparison of nutrient utilization efficiency in plants. Journal of Plant Nutrition, 1981, 4(3): 289-302.
- [2] Gerendás J, Abbadi J, Sattelmacher B. Potassium efficiency of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) and sunflower (*Helianthus annuus* L.). Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2008, 171(3): 431-439.
- [3] Abbadi J, Gerendás J. Phosphorus use efficiency of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) and sunflower (*Helianthus annuus* L.). Journal of Plant Nutrition, 2015, 38(7): 1121-1142.
- [4] 曾德慧, 陈广生, 陈伏生, 赵琼, 冀小燕. 不同林龄樟子松叶片养分含量及其再吸收效率. 林业科学, 2005, 41(5): 21-27.
- [5] Abbadi J. Importance of Nutrient Supply (N, P, K) for Yield Formation and Nutrient Use Efficiency of Safflower (*Carthamus tinctorius* L.) Compared to Sunflower (*Helianthus annuus* L.) Including An Assessment to Grow Safflower Under North German Conditions. Beuren, Stuttgart: Verlag Grauer, 2007.
- [6] 梁泉,廖红,严小龙. 植物根构型的定量分析. 植物学通报, 2007, 24(6): 695-702.
- [7] Golzarfar M, Rad A H S, Delkhosh B, Bitarafan Z. Safflower (*Carthamus tinctorius* L.) response to different nitrogen and phosphorus fertilizer rates in two planting seasons. Žemdirbyste, 2012, 99(2): 159-166.
- [8] 李自珍,赵松岭,张鹏云.生态位适宜度理论及其在作物生长系统中的应用.兰州大学学报:自然科学版,1993,29(4):219-224.
- [9] Zhou X B, Zhang Y M, Ji X H, Downing A, Serpe M. Combined effects of nitrogen deposition and water stress on growth and physiological responses of two annual desert plants in northwestern China. Environmental and Experimental Botany, 2011, 74(12): 1-8.
- [10] Zhu X K, Yan L L, Zhang H L. Morphological and physiological responses of winter wheat seedlings to nitrogen and phosphorus deficiency. Journal of Plant Nutrition, 2013, 36(8): 1234-1246.
- [11] Elia A, Conversa G. Agronomic and physiological responses of a tomato crop to nitrogen input. European Journal of Agronomy, 2012, 40(3): 64-74.
- [12] 李明财, 罗天祥, 朱教君, 孔高强, 高山林线形成机理及植物相关生理生态学特性研究进展, 生态学报, 2008, 28(11): 5583-5591.
- [13] 何莹莹. 克隆植物结缕草的形态可塑性特征对生境土壤养分水平和斑块格局的生态响应[D]. 上海: 华东师范大学, 2013.
- [14] 谢添. 不同退化程度喀斯特生态系统中根际土壤的养分变化特征[D]. 南京: 南京农业大学, 2011.
- [15] 李迎春. 小麦高产施肥关键技术及养分运移规律研究[D]. 保定:河北农业大学,2006.
- [16] 姜孟辉. 小麦—玉米合理施肥技术及区域养分分布规律研究[D]. 保定:河北农业大学,2008.
- [17] 钦绳武, 刘芷宇. 土壤一根系微区养分状况的研究——Ⅲ. 水稻根际氮素的变化. 土壤学报, 1984, 21(3): 238-246.

- [18] 钦绳武,刘芷宇. 土壤—根系微区养分状况的研究——Ⅵ. 不同形态肥料氮素在根际的迁移规律. 土壤学报, 1989, 26(2): 117-123.
- [19] 彭一可,罗芳丽,李红丽,于飞海. 根状茎型植物扁秆荆三棱对土壤养分异质性尺度和对比度的生长响应. 植物生态学报, 2013, 37(4): 335-343.
- [20] 汪华,杨京平,徐伟,马维娜. 分次施氮对水稻根际土壤微生物生态效应的影响. 水土保持学报, 2006, 20(4): 123-126.
- [21] 秦瑞杰. 草本植物生长发育对土壤团聚体和养分动态变化的影响研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011.
- [22] Martinez V, Amor D, Marcelis L F M. Growth and physiological response of tomato plants to different periods of nitrogen starvation and recovery. The Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 2005, 80(1): 147-153.
- [23] 苏波, 韩兴国, 黄建辉, 渠春梅. 植物的养分利用效率(NUE)及植物对养分胁迫环境的适应策略. 生态学报, 2000, 20(2): 335-343.
- [24] Steer B T, Harrigan E K S. Rates of nitrogen supply during different developmental stages affect yield components of safflower (*Carthamus tinctorius* L.). Field Crops Research, 1986, 14(3); 221-231.
- [25] Rani B S, Muniratnam P, Gayathri N K, Padmalatha Y. Response of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) varieties to different nitrogen levels in calcareous vertisols. Journal of Research Angrau, 2014, 42(2): 74-76.
- [26] Osone Y, Yazaki K, Masaki T, Ishida A. Responses to nitrogen pulses and growth under low nitrogen availability in invasive and native tree species with differing successional status. Journal of Plant Research, 2014, 127(2): 315-328.
- [27] 李洪波. 植物响应养分空间异质性分布的动态过程及调控根系获取养分的策略研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2014.
- [28] 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.
- [29] 马雪红,周志春,金国庆,张一.竞争对马尾松和木荷觅取异质分布养分行为的影响.植物生态学报,2009,33(1):81-88.
- [30] 马雪红,周志春,张一,金国庆.马尾松苗遭遇不同养分斑块的觅养行为和生长响应. 林业科学研究, 2010, 23(5): 697-702.
- [31] Nakamura R, Kachi N, Suzuki J I. Root growth and plant biomass in *Lolium perenne* exploring a nutrient-rich patch in soil. Journal of Plant Research, 2008, 121(6): 547-557.
- [32] Nakamura R, Kachi N, Suzuki J I. Effects of the duration and inorganic nitrogen composition of a nutrient-rich patch on soil exploration by the roots of *Lolium perenne* in a heterogeneous environment. Plant Signaling & Behavior, 2010, 5(5): 543-544.
- [33] 马雪红. 不同造林树种对土壤营养异质性的适应性反应和觅养行为研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2008.
- [34] 何维明,董鸣. 异质养分环境中一年生分蘗草本黍根系的生长特征(英文). 植物学报, 2001, 43(8): 846-851.
- [35] 何维明, 董鸣. 分蘖型克隆植物黍分株和基株对异质养分环境的等级反应. 生态学报, 2002, 22(2): 169-175.
- [36] 史正军, 樊小林. 水稻根系生长及根构型对氮素供应的适应性变化. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2002, 30(6): 1-6.
- [37] 胡廷章, 胡宗利, 屈霄霄, 陈国平. 氮素供应对植物根系生长发育的影响. 生命的化学, 2009, 29(3): 391-394.
- [38] 陶武辉, 沈玉芳, 李世清. 施氮对黄土高原水蚀风蚀交错区土壤矿质氮的影响. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2009, 37(10): 103-108.
- [39] 张继义,赵哈林,张铜会,赵学勇. 科尔沁沙地植物群落恢复演替系列种群生态位动态特征. 生态学报, 2003, 23(12): 2741-2746.
- [40] 杨华斌, 韦小丽, 党伟. 黔中喀斯特植被不同演替阶段群落物种组成及多样性. 山地农业生物学报, 2009, 28(3): 203-207.
- [41] 郭利平, 姬兰柱, 王珍, 王智轩. 长白山红松阔叶林不同演替阶段优势种的变化. 应用生态学报, 2011, 22(4): 866-872.
- 「42] 杨小波. 南亚热带不同演替阶段的森林群落优势种种群动态研究. 海南大学学报: 自然科学版, 1998, 16(4): 323-329.
- [43] Tilman D, May R M, Lehman C L, Nowak M A. Habitat destruction and the extinction debt. Nature, 1994, 371(6492): 65-66.
- [44] 黄隆广. 豆科作物对氮肥施用的反应. 土壤通报, 1986, 17(1): 18-19.
- [45] Mirzakhani M, Ardakani M R, Band A A, Rejali F, Rad A H S. Response of spring safflower to co-inoculation with *Azotobacter chroococum* and *Glomus intraradices* under different levels of nitrogen and phosphorus. American Journal of Agricultural and Biological Science, 2009, 4(3): 255-261.
- [46] 陈莹莹. 江苏早熟晚粳品种稻米品质对氮肥的响应及其类型[D]. 扬州:扬州大学, 2012.
- [47] Du F, Xu X X, Zhang X C, Sui Y Y, Shao M A, Hu L J, Shan L. The relationships between aboveground biomass and Voronoi area of coexisting species in an old-field community. Polish Journal of Ecology, 2012, 60(3): 479-489.
- [48] Gower S T, Gholz H L, Nakane K, Baldwin V C. Production and carbon allocation patterns of pine forests//Gholz H L, Linder S, McMurtrie R E, eds. Environmental Constraints on the Structure and Productivity of Pine Forest Ecosystems: A Comparative Analysis. Copenhagen: Ecological Bulletins, 1994, (43): 115-135.
- [49] 马卫平,李银梅,陈静. 氮素指数施肥对连香树幼苗生长和生物量分配的影响. 甘肃农业科技, 2014, (11): 34-37.
- [50] 孟凡枝,杨鹏鸣.不同施肥水平对三色堇根冠比和壮苗指数的影响.中国农学通报,2010,26(6):216-218.
- [51] 杨鹏鸣,周修任.不同施肥水平对南瓜根冠比和壮苗指标的影响.西南农业学报,2010,23(1):115-118.
- [52] Du F, Sui Y Y, Xu X X, Zhang X C, Hao W F, Shao M A, Hu L J, Shan L. Morhpological responses of six plant species to patchy habitat with different nitrogen concentrations using in-growth core method. Polish Journal of Ecology, 2013, 61(2): 257-269.

- [53] 吕晓涛. 生物多样性、水分和氮素添加对典型草原优势植物养分利用的影响[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2010.
- [54] 赵艳云, 陆兆华, 刘京涛, 夏江宝. 海岸沙丘植物群落分布、适应性和演替研究进展. 湿地科学, 2014, 12(3): 401-408.
- [55] 孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟. 基础生态学. 北京: 高等教育出版社, 2002: 117-133.
- [56] 王迎春, 杨持. 物种生活史策略的研究现状. 内蒙古大学学报: 自然科学版, 2001, 32(1): 112-118.
- [57] 闫恩荣. 常绿阔叶林退化过程中土壤的养分库动态及植物的养分利用策略[D]. 上海: 华东师范大学, 2006.
- [58] 铃木健夫,河野清,楼程富,储瑞银.木本植物的生长与氮素的贮藏和利用.国外农学-蚕业,1986,(1):25-29.
- [59] 李德军, 莫江明, 方运霆, 李志安. 模拟氮沉降对南亚热带两种乔木幼苗生物量及其分配的影响. 植物生态学报, 2005, 29(4): 543-549.
- [60] 長山泰秀,李昌华,片桐成夫,岩坪五郎.中国南部天然常绿阔叶林的地上生物量、净初级生产力、养分分布和养分利用效率.江西林业科技,2005,(S1):17-24.
- [61] 陈新红,徐国伟,王志琴,杨建昌.结实期水分与氮素对水稻氮素利用与养分吸收的影响.干旱地区农业研究,2004,22(2):35-40.
- [62] 李洪波, 薛慕瑶, 林雅茹, 申建波. 土壤养分空间异质性与根系觅食作用: 从个体到群落. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(4): 995-1004.
- [63] 王剑,周志春,金国庆,饶龙兵,焦月玲,李因刚.马尾松种源在异质养分环境中的觅养行为差异.生态学报,2007,27(4):1350-1358.
- [64] 施宇. 延河流域植物功能性状对环境变化的响应和植物适应策略研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012.
- [65] 袁志友,李凌浩,韩兴国,姜凤河,赵明旭,林国辉. 向日葵种群中植株个体大小对其氮素利用策略的影响. 植物学报, 2004, 46(8): 889-895.
- [66] 祁瑜,黄永梅,王艳,赵杰,张景慧. 施氮对几种草地植物生物量及其分配的影响. 生态学报, 2011, 31(18): 5121-5129.