

DOI: 10.5846/stxb201709191673

赵雅洁, 李周, 宋海燕, 张静, 梁千慧, 李素慧, 刘锦春. 不同种植方式下两种草本营养元素对土壤厚度和水分减少的响应. 生态学报, 2018, 38(19):

Zhao Y J, Li Z, Song H Y, Zhang J, Liang Q H, Li S H, Liu J C. Responses of nutrient elements of two grasses to the decline of soil thickness and/or water under different planting patterns. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(19):

不同种植方式下两种草本营养元素对土壤厚度和水分减少的响应

赵雅洁, 李周, 宋海燕, 张静, 梁千慧, 李素慧, 刘锦春*

三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 西南大学生命科学学院, 重庆 400715

摘要:为了探究不同种植方式下草本植物对喀斯特“土层浅薄”和“岩溶干旱”生境的养分调节响应,选择苇状羊茅(*Festuca arundinacea*)和黑麦草(*Lolium perenne*)为研究材料,在盆栽水分控制条件下设置了 2 种土壤厚度[对照土壤厚度(T_{CK})和浅土(T_S)]、2 种水分处理[对照水分(W_{CK})和干旱(W_D)]和 2 种植方式(单种和混种),研究土壤厚度和水分减少对混种下两种草本植物元素含量、积累和分配的影响。结果表明:(1)与对照组($CK:T_{CK}W_{CK}$)相比,在浅土组($S:T_SW_{CK}$)、干旱组($D:T_{CK}W_D$)和浅土+干旱组($SD:T_SW_D$),苇状羊茅和黑麦草的地上和根系 C 和 N 含量在单种和混种下(浅土除外)显著增加,P 含量和各部分元素积累量显著降低;而苇状羊茅的根系各元素分配比在三种低资源水平下(S、D、SD)由单种时增加转为混种时降低,而黑麦草的根系营养元素分配比在浅土中增加,但在干旱处理下减少。(2)在对照资源水平下(CK),混种后苇状羊茅的地上部分 C 含量、根系 P 含量、地上、地下和总的元素积累量和根系元素分配比显著高于单种,而在 3 种低资源水平下达到各参数在单种和混种下无显著差异。(3)在各资源水平下,混种后黑麦草各部分 C、N、P 的含量、积累量和根系元素分配比大体上与单种无显著差异。结果表明,在低资源水平下,苇状羊茅和黑麦草通过增加 C 和 N 元素含量表现出较强的资源获取和防御能力。在混种条件下,苇状羊茅能够通过调节自身元素的积累和分配来提高竞争力,而黑麦草保持相对恒定的策略来响应竞争。

关键词:土层浅薄化;岩溶干旱;营养元素积累和分配;种植方式;苇状羊茅;黑麦草

Responses of nutrient elements of two grasses to the decline of soil thickness and/or water under different planting patterns

ZHAO Yajie, LI Zhou, SONG Haiyan, ZHANG Jing, LIANG Qianhui, LI Suhui, LIU Jinchun*

Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: The karst ecosystems in southwest China are extremely fragile and vulnerable. The phenomenon of rocky desertification has become more serious, which causes karst soil to be scarcer and shallower. In addition, under the change of global rainfall pattern, the climate in SW China appears to have the trend of high temperature, low rainfall, and frequent occurrence of the continuous extreme drought events, which exacerbates the frequency and intensity of karst drought. Plants in karst regions have strong morphological plasticity and physiological regulation ability to minimize the impact of adverse environmental factors, such as shallow soil and drought. Meanwhile, in order to maximize the use of limited resources, plants in karst regions may have some ecological niche differentiation to reduce the inhibition of resource limitation on co-existence species. The nutritional characteristics play an important role in plant growth and physiological regulation, and

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31500399);教育部第 49 批留学回国人员科研启动基金资助项目

收稿日期:2017-09-19; **网络出版日期:**2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jinchun@swu.edu.cn

might reveal clues about the adaptive and competitive mechanisms of plants in karst habit with shallow soil and karst drought. The gramineous perennial grass, *Festuca arundinacea*, is a deep-rooted plant as the root can be up to 40 cm depth in soil, while *Lolium perenne*, with root depth up to 25 cm, is a shallow-rooted plant. These two species are both introduced as pioneer grasses for re-vegetation in karst regions due to their high drought resistance, barren-tolerance, strong ecological adaptability, high yield and good economic benefit. They effectively improve the local ecological environment and help to alleviate rural poverty. Therefore, we chose these two species to study the effects of decline of soil thickness and/or water on the nutrient element contents, accumulation and distribution under different planting patterns. In our study, three factors, namely soil thickness (T_{CK} : 15 cm, and T_S : 5 cm), water (W_{CK} : 120 mL/3 d and W_D : 36 mL/3 d), and planting pattern (monoculture and mixture) were designed in a full three-way randomized block design. The results showed that: (1) Compared with control group ($CK: T_{CK} W_{CK}$), the C and N contents in aboveground part, root, and whole plant of both species increased (except in shallow soil group, $S: T_S W_{CK}$), while the P contents and their accumulations decreased in the shallow soil group ($S: T_S W_{CK}$), drought group ($D: T_{CK} W_D$), and shallow soil plus drought group ($SD: T_S W_D$) both in monoculture and in mixture. The root nutrient distribution ratio of *F. arundinacea* increased in monoculture but decreased in mixture at three low resource levels (S, D, SD). The root nutrient distribution ratio of *L. perenne* increased in the shallow soil group, but decreased in the drought group. (2) The C content in aboveground part, P content in root, and their accumulations of each part and root nutrient distribution ratio of *F. arundinacea* were significantly higher in mixture than in monoculture at control resource level (CK), while there was no-significant difference between mixture and monoculture for above traits of *F. arundinacea* at low resources levels. (3) At all resource levels, there was no significant difference between monoculture and mixture for all the above traits of *L. perenne*. The results indicated that both species had higher absorbing-resource and defense abilities by increasing C and N contents at low resource levels. In mixed planting, *F. arundinacea* could improve its competitiveness by adjusting element accumulation and distribution, while *L. perenne* might maintain a constant strategy of nutrient regulation in response to competition.

Key Words: shallow soil; karst drought; nutrient accumulation and distribution; planting pattern; *Festuca arundinacea*; *Lolium perenne*

碳(C)是植物各种生理生化过程的底物和能量来源,植物主要通过光合作用同化空气中的 CO_2 获取生长所需的 C;而氮(N)和磷(P)是蛋白质和核酸等生物分子的重要组成元素,植物主要通过根系从土壤中吸收生长所需的 N 和 P^[1-2]。三种元素作为植物生长发育过程中所必需的营养元素和细胞结构物质中重要的组成元素,在植物的生长和生理生化调节机能中发挥着重要的作用^[3-4]。研究表明,植物可以通过调节 C、N、P 的代谢和循环,改变元素的吸收、积累和分配来响应和适应环境的变化^[1,5]。如在干旱环境下,由于植物吸收和运输养分能力降低,植物 N 和 P 含量和积累量显著降低,植物体内营养元素在不同器官中的分配也发生变化^[6-8];而土壤浅薄或土壤厚度的减少使得土壤中所含的养分总量降低,同时浅薄土壤保水能力差,水分蒸发更快,可能进一步加重干旱胁迫,因而可能也会导致植物对营养元素的积累量降低,元素分配比发生改变^[9-10]。

在我国西南喀斯特地区,岩溶干旱和“土层厚薄不均”是限制植物生长的两个关键生态因子^[11-12]。面对水分和土壤资源的缺乏及分布不均,喀斯特地区的植物具有较强的形态可塑性和生理调节能力,最大程度地减少不利环境因素的影响,提高自身的适应能力和竞争力^[13-15]。例如,喀斯特地区的适生物种通常具有较厚的角质层或蜡质层,发达的表皮毛和根系,较高的根冠比和水分利用效率以及较高的渗透调节能力和抗氧化保护能力^[14-15]。但另一方面,为了更大程度地利用有限的资源,喀斯特地区的植物可能存在一定的生态位分化,通过生态位互补减少资源缺乏对共存物种的抑制作用^[16-18]。我们的前期研究表明,在喀斯特土壤上混种深根植物芨芨草和浅根植物黑麦草,确实发现两者的总生物量和地上生物量并没有受到影响,也就是说两

者之间的竞争效应不明显^[11];同时,两者的光合作用受资源减少的抑制作用也均得到缓解^[12]。然而,土壤和水分双重资源的减少还是加剧了苇状羊茅和黑麦草的地下竞争,但两者能够通过不同的生长策略(根系生长、生物量分配)和生理策略(光合调节、水分利用)来适应不利环境。

目前,国内外学者开展了大量关于喀斯特植物营养元素对于干旱生境的适应性研究,但有关土壤资源的匮乏对该地区植物营养元素特征的影响较少,而土层浅薄和岩溶干旱双重胁迫共同对该地区植物营养元素的影响研究更少。因此,在以“岩溶干旱”和“土层浅薄化”为特征的喀斯特生境下,深根植物苇状羊茅(*Festuca arundinacea* Schreb.)和浅根植物黑麦草(*Lolium perenne* L.)的营养元素将受到怎样的影响?两者混种后分别采取何种元素调节策略提高各自的适应和竞争能力?因此,本研究在前期研究的基础上,继续以深根植物苇状羊茅和浅根植物黑麦草为研究对象,通过模拟控制实验,探讨:1)土壤厚度和/或水分减少对苇状羊茅和黑麦草叶片、根系 C、N 和 P 元素含量、积累和分配特征的影响;2)两者混种后营养元素的积累和分配策略。以期更深入而全面地了解喀斯特地区植物对环境的适应,从而为该地区的植被恢复和重建提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验设计

本试验选择深根植物苇状羊茅和浅根植物黑麦草为研究对象。供试土壤是取自重庆市沙坪坝区海石公园黄色石灰土,基本理化性状:pH 为 7.4,有机质为 0.34%,全氮为 0.28 g/kg,全磷为 0.39 g/kg,全钾为 23.7 g/kg,田间持水量为 39.8%^[12]。试验采用土壤厚度、水分和种植方式三因素完全随机区组设计。土壤厚度(T)包括对照土壤厚度(15 cm, T_{CK})和浅土(5 cm, T_s),以自制的两种相同底面积(100 cm²)不同深度的长方体栽培容器实现,分别依次装入 1500 g 和 500 g 的干土,以上两种土壤厚度是基于野外实地考察和前期预实验而设计的。于 2015 年 4 月 4 日选取长势和大小基本一致的幼苗(株高为 20 cm 左右)移栽到容器中,放置在西南大学生态园透明雨棚下(29°49'N, 106°30'E, 海拔 249 m)。种植方式(P_p)分为单种和混种,每盆 2 株。

待幼苗全部存活并适应生长一段时间后,于 2015 年 4 月 14 日进行水分处理。根据重庆地区 1981—2011 这 30 年间 4—6 月降雨量和本试验具体的容器规格计算出日平均降雨量 40 mL,以 40 mL 作为对照水分处理(120 mL/3 天, W_{CK})。基于预实验,本研究以在对照的水平上减少 70%(12 mL)的水分处理作为干旱处理(36 mL/3 天, W_D),此时水分胁迫为中度干旱胁迫^[19]。水分处理历时 69 d,每 3 天浇一次水(共浇水 22 次),每个处理 5 个重复。

同时,每种土壤厚度和水分处理设置 3 个无植物生长的空白处理,进行同步的水分处理,用于测定土壤含水量。每次水分处理前,通过五点取样的方法进行土样的采集,使用称重法进行土壤含水量的测定,其中对照组($CK:T_{CK} W_{CK}$)和浅土组($S:T_s W_{CK}$)的土壤含水量为 21.3%和 20.3%,均属于偏湿生境,干旱组($D:T_{CK} W_D$)和浅土+干旱组($SD:T_s W_D$)的土壤含水量分别为 9.1%和 7.3%,均属于中旱生境^[19]。

1.2 指标测定

于 2015 年 6 月 22 日,对地上部分和地下部分进行收获,将植物地上部分和根系于 80℃烘箱中烘干后,用球磨仪进行研磨,干燥箱中备用。同时每一处理下选取 5 株植株,测量植株的生长状况,用直尺测量株高,用数字化扫描仪(STD1600Epson USA)和 WinRhizo 根系分析系统(Regent Instrument Inc., Canada)对叶面积和总根长进行测定。

(1) C 和 N 元素:称取 0.005 g 样品粉末,用锡舟包好,使用元素分析仪(Vario EL cube, Elementar, GER)测定 C 和 N 百分比含量,经过换算得出 C、N 元素含量(mg/g)。

(2) P 元素:称取 0.05 g 样品粉末于消解罐中,并加入 2 mL 双氧水和 6 mL 硝酸,用微波消解仪(SeepWave MWS-4, Berghof, GER)消解后,转移并定容到 50 mL 离心管中,再用 iCAP6300 电感耦合等离子体发射光谱仪(ICP-OES, Thermo Fisher, UK)测定出 P 元素浓度(mg/L),经换算得 P 元素含量为(mg/g)。

(3) 器官营养元素积累量=各器官营养元素含量×各器官对应的生物量;根系营养元素分配比=根系营养

元素积累量/(地上部分营养元素积累量+根系营养元素积累量)。

1.3 统计处理

利用双因素方差分析(Two-way ANOVA)揭示土壤厚度和种植方式、水分和种植方式、土壤厚度+水分和种植方式对两物种 C、N、P 元素含量、积累及分配的影响。采用独立样本 T 检验(Independent-samples *T* test)分析相同土壤厚度和水分处理下同一物种各个指标在不同种植方式下的差异显著性。本实验中的数据分析均利用 SPSS 22.0 软件完成。采用 Origin 8.6 软件制图。

2 结果与分析

2.1 生长状况

无论单种还是混种,与对照组相比(CK),苇状羊茅和黑麦草的株高、叶面积、总根长在浅土(S)、干旱(D)和浅土+干旱(SD)处理下均不同程度的降低(表1)。

在各资源水平下(CK、S、D、SD),两物种的株高和叶面积在单种和混种下无显著差异。混种后苇状羊茅的总根长在对照水平下(CK)显著高于单种,而在3种低资源水平下(S、D和SD)显著低于或与单种无显著差异。黑麦草的总根长在各资源水平下在单种和混种间均无显著差异(表1)。

表1 苇状羊茅和黑麦草植株的生长状况

Table 1 The growth situations of *F. arundinacea* and *L. perenne*

物种 Species	资源水平 Resource level	株高 Plant height/cm		叶面积 Leaf area/cm ²		总根长 Total root length/m	
		单种 M ₀	混种 M ₁	单种 M ₀	混种 M ₁	单种 M ₀	混种 M ₁
苇状羊茅 <i>F. arundinacea</i>	CK	56.4±2.5a/ns	47.4±1.0a/ns	657.1±109.3a/ns	576.7±58.4a/ns	26.6±5.8a/*	65.2±10.5a/*
	S	27.9±2.7c/ns	30.9±2.3b/ns	226.7±25.7b/ns	225.5±34.7b/ns	29.4±0.8a/ns	29.2±5.9b/ns
	D	40.5±4.2b/ns	40.2±4.0ab/ns	354.0±76.3b/ns	277.0±61.1b/ns	28.0±5.1a/ns	21.5±2.5b/ns
	SD	38.3±3.9b/ns	38.5±3.6ab/ns	233.42±39.4b/ns	190.2±26.0b/ns	15.3±2.3b/ns	18.7±1.3b/ns
黑麦草 <i>L. perenne</i>	CK	28.2±1.7a/ns	31.9±2.9a/ns	523.4±41.2a/ns	470.8±73.3a/ns	53.5±13.7a/ns	50.0±11.6a/ns
	S	20.7±2.0ab/ns	18.0±0.8b/ns	118.8±16.1c/ns	163.6±31.7b/ns	45.7±3.4ab/ns	42.7±10.8ab/ns
	D	28.0±4.2a/ns	32.0±4.7a/ns	314.8±66.1b/ns	257.6±68.3b/ns	31.6±3.1bc/ns	23.7±2.6bc/ns
	SD	17.2±3.1b/ns	21.2±1.5b/ns	129.0±46.5c/ns	140.0±34.7b/ns	8.7±1.1c/ns	11.8±1.7c/ns

CK:对照组, Control; S:浅土组, Shallow soil group; D:干旱组, Drought group; SD:浅土+干旱组, Shallow soil + drought group; M₀:单种, monoculture; M₁:混种, mixture;不同小写字母表示同一器官下不同资源水平间差异显著($P<0.05$); ns/* ,同一资源水平下单种和混种间差异显著性(ns, $P>0.1$; *, $P<0.05$)

2.2 营养元素含量

2.2.1 C 含量

无论是单种还是混种,与对照相比,苇状羊茅的地上部分 C 含量在3种低资源水平下(S、D、SD)显著增加,而根系 C 含量无显著变化。在对照资源水平下(CK),混种后苇状羊茅的地上部分 C 含量比单种显著增加 6.66%,而根系 C 含量与单种无显著差异。而在3种低资源水平下(S、D和SD),混种后苇状羊茅的地上部分和根系 C 含量仅在干旱组显著高于单种(图1)。

在单种和混种条件下,黑麦草的地上部分 C 含量在3种低资源水平下显著低于对照组,而根系 C 含量与对照组无显著差异。在对照资源水平下,混种后黑麦草的地上 C 含量与单种无显著差异,而根系 C 含量显著高于单种,增加的幅度为 2.14%。在低资源水平下,黑麦草的地上部分和根系 C 含量在单种和混种之间无显著差异(图1)。

两因素方差分析表明,苇状羊茅地上部分 C 含量仅在 T 和 P_p 的交互作用下有显著差异,根系 C 含量仅在 W 和 P_p 的交互作用下有显著差异。黑麦草的地上部分和根系 C 含量在 T 和 P_p、W 和 P_p、T+W 和 P_p 的交互作用下均无显著差异(表2)。

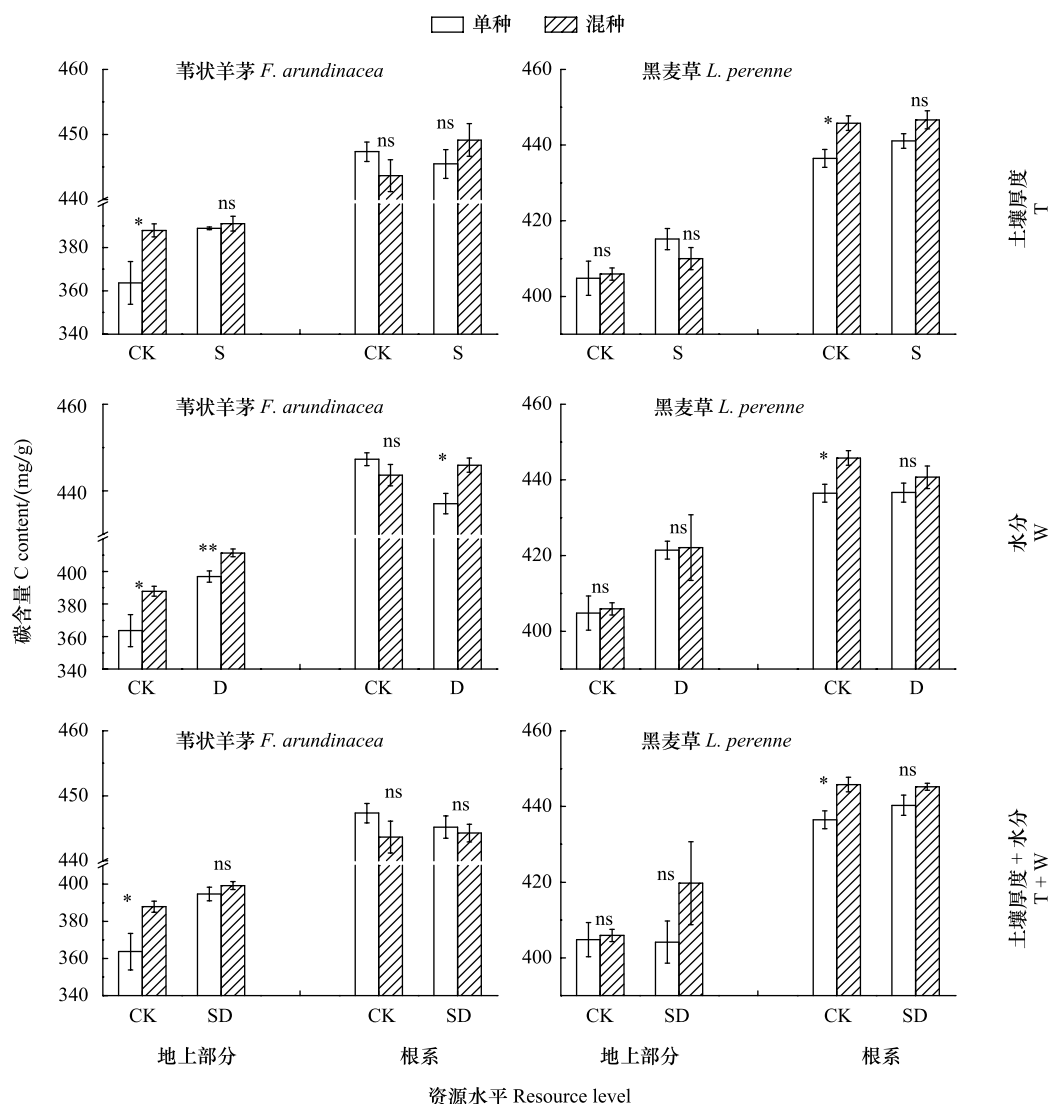


图1 土壤厚度、水分及土壤厚度+水分对不同种植方式下苇状羊茅和黑麦草 C 含量的影响(平均值±标准误)

Fig.1 Effect of soil thickness, water and soil thickness plus water on C content of *F. arundinacea* and *L. perenne* under different planting patterns (M±SE)

柱上的标注表示同一物种在相同资源水平下单种和混种间的差异; ** ($P < 0.01$) 和 *** ($P < 0.001$) 极显著水平; * 显著水平 ($P < 0.05$); + ($0.05 < P < 0.1$); ns 未达到显著水平 ($P > 0.1$)

2.2.2 N 含量

无论单种还是混种,与对照相比,在浅土处理下苇状羊茅和黑麦草的地上部分和根系 N 含量显著降低,在干旱和浅土+干旱处理下显著增加,且在各资源水平下,单种和混种之间均无显著差异(图2)。两因素方差分析表明,苇状羊茅和黑麦草的地上部分和根系 N 含量在 T 和 P_p 、W 和 P_p 、T+W 和 P_p 的交互作用下均无显著差异(表2)。

2.2.3 P 含量

无论是单种还是混种,在3种低资源水平下,苇状羊茅的地上部分和根系 P 含量相比于对照组显著降低。混种后苇状羊茅的地上部分 P 含量在各资源水平下与单种均无显著差异。苇状羊茅的根系 P 含量在对照资源水平下比单种显著增加 30.29%,而在浅土、干旱和浅土+干旱3种处理中分别比单种显著增加 70.02%、72.04%和 24.81%(图3)。

表 2 苇状羊茅和黑麦草营养元素含量和分配的双因素方差分析

Table 2 Results of Two-way ANOVA test for the effects of soil thickness and planting pattern, water and planting pattern, soil thickness plus water and planting pattern on the nutrient content and distribution ratio of *F. arundinacea* and *L. perenne*

物种 Species	方差来源 Source of variation	分子 自由度 ndf	F								
			营养元素含量 Nutrient content						根系营养元素的分配比 Nutrient distribution ratio of root/%		
			地上部分 Aboveground part			根系 Root					
			C	N	P	C	N	P	C	N	P
苇状羊茅 <i>F. arundinacea</i>	土壤厚度 Soil thickness (T)	1	8.95 **	29.52 ***	20.21 ***	0.67ns	21.21 ***	4.78 *	14.03 **	26.02 ***	16.69 ***
	种植方式 Planting pattern (P _p)	1	7.78 *	0.08ns	0.27ns	0.00ns	0.64ns	21.31 ***	0.08ns	0.05ns	2.78ns
	土壤厚度×种植方式 T×P _p	1	5.46 *	4.24+	0.02ns	2.81ns	2.10ns	0.01ns	8.63 **	14.86 **	1.26ns
	水分 Water (W)	1	33.65 ***	14.37 **	12.77 **	3.88+	3.67+	25.10 ***	0.03ns	0.07ns	0.03ns
	种植方式 P _p	1	15.75 ***	0.04ns	0.19ns	1.63ns	0.36ns	21.09 ***	0.00ns	0.00ns	2.81ns
	水分×种植方式 W×P _p	1	0.97ns	4.14+	0.02ns	9.57 **	0.00ns	0.48ns	5.97 *	7.22 *	3.56+
	土壤厚度+水分 T+W	1	18.59 ***	23.81 ***	17.22 ***	0.18ns	7.93 *	1.62ns	0.43ns	1.26ns	0.31ns
	种植方式 P _p	1	8.55 **	0.65ns	0.00ns	1.63ns	1.24ns	12.17 **	0.37ns	0.58ns	3.18+
	(土壤厚度+水分)×种植 方式 (T+W) × P _p	1	4.02+	1.68ns	0.13ns	0.59ns	0.20ns	0.91ns	2.61ns	4.33+	4.45+
黑麦草 <i>L. perenne</i>	土壤厚度 T	1	5.23 *	14.35 **	7.10 *	1.61ns	10.15 **	12.50 **	29.44 ***	28.64 ***	20.97 ***
	种植方式 P _p	1	0.42ns	0.37ns	0.00ns	11.96 **	0.12ns	0.04ns	4.40+	5.52 *	8.55 **
	土壤厚度×种植方式 T × P _p	1	1.00ns	2.82ns	1.17ns	0.75ns	3.59+	1.25ns	9.10 **	7.99 *	10.77 **
	水分 W	1	10.38 **	23.28 ***	4.42+	1.01ns	5.90 *	0.78ns	6.42 *	10.16 **	0.64ns
	种植方式 P _p	1	0.03ns	0.14ns	0.00ns	7.42 *	2.77ns	0.20ns	0.01ns	0.03ns	0.24ns
	水分×种植方式 W×P _p	1	0.00ns	1.48ns	0.75ns	1.15ns	0.02ns	0.35ns	0.78ns	1.00ns	0.85ns
	土壤厚度+水分 T+W	1	0.86ns	23.16 ***	1.53ns	0.62ns	13.39 **	51.83 ***	3.27+	2.18ns	0.01ns
	种植方式 P _p	1	1.39ns	0.36ns	1.26ns	11.70 **	0.48ns	1.16ns	1.88ns	1.65ns	0.11ns
	(土壤厚度+水分)×种植 方式 (T+W) × P _p	1	1.04ns	0.00ns	0.02ns	1.13ns	0.26ns	0.15ns	0.56ns	0.63ns	0.00ns
分母自由度 ddf			18	18	18	18	18	18	18	18	18

ns 未达到显著水平 ($P > 0.1$); + (0.05 < $P < 0.1$); * 显著水平 ($P < 0.05$); ** ($P < 0.01$) 和 *** ($P < 0.001$) 极显著水平

对于黑麦草而言,在单种和混种条件下,其地上部分和根系 P 含量在 3 种低资源水平下与对照相比均显著的降低,且在各资源水平下,混种后苇状羊茅的地上部分和根系 P 含量与单种无显著差异(图 3)。

两因素方差分析表明,苇状羊茅和黑麦草的地上部分和根系 P 含量在 T 和 P_p、W 和 P_p、T+W 和 P_p 的交互作用下均无显著差异(表 2)。

2.3 营养元素积累量

无论是单种还是混种,总体上来说,苇状羊茅的地上、根和总 C、N 和 P 积累量在 3 种低资源水平下相比于对照显著降低或不变。在对照资源水平下,混种后苇状羊茅的根系 C、N 和 P 积累量分别比单种显著增加 117.02%, 100.88% 和 174.01%, 其余情况均无显著差异(图 4, 仅以 P 积累量为例)。

对于黑麦草而言,在 3 种低资源水平下,其地上、根和总 C、N 和 P 积累量在单种和混种下与对照相比显著降低或不变,且在各资源水平下,单种和混种间均无显著差异(图 4, 仅以 P 积累量为例)。

两因素方差分析表明,苇状羊茅仅根系 C、N 和 P 积累量在 T 和 P_p、W 和 P_p、T+W 和 P_p 的交互作用下有显著差异,黑麦草仅地上部分和总 N 和 P 积累量在 T 和 P_p 的交互作用下有或接近有显著差异(表 3)。

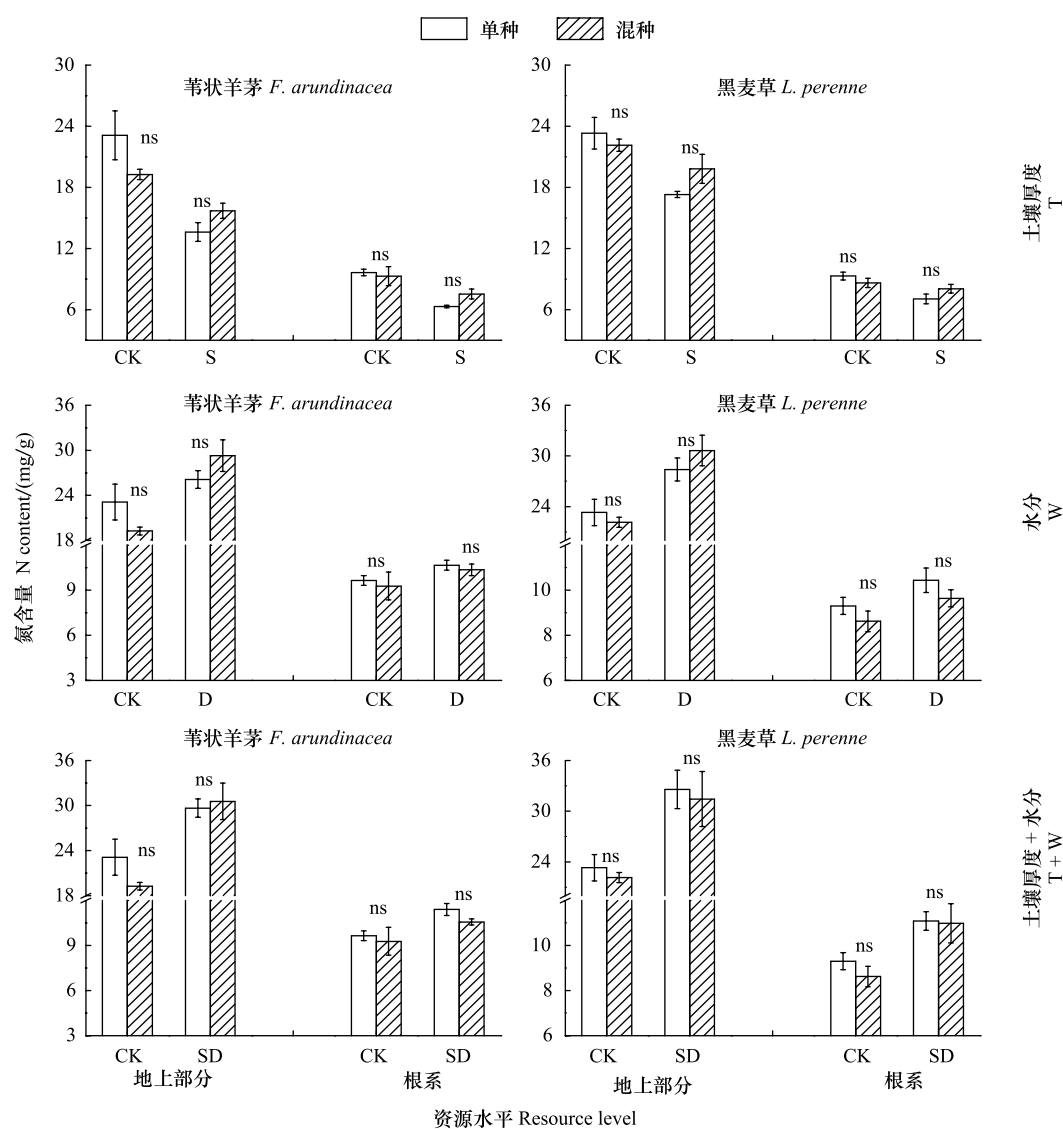


图2 土壤厚度、水分及土壤厚度+水分对不同种植方式下苇状羊茅和黑麦草 N 含量的影响 (平均值 $\pm$ 标准误)

Fig.2 Effect of soil thickness, water and soil thickness plus water on N content of *F. arundinacea* and *L. perenne* under different planting patterns (M $\pm$ SE)

2.4 营养元素分配-根系营养元素分配比

与对照相比,在浅土组,苇状羊茅的根系 C、N 和 P 元素分配比在单种和混种下呈增加的趋势;而在干旱组和浅土+干旱组,苇状羊茅的根系 C、N 和 P 元素分配比在单种时增加,而混种时转为降低。在对照资源水平下,混种后苇状羊茅的根系 C、N 和 P 元素分配比在混种时分别比单种显著增加 53.39%, 98.21% 和 147.55%。而在 3 种低资源水平下,仅在浅土处理下,混种后苇状羊茅的根系 C 和 N 元素分配比显著或接近显著低于单种,降低的幅度分别为 27.56% 和 31.04% (图 5)。

无论是单种还是混种,与对照组相比,黑麦草的根系 C、N 和 P 元素分配比在浅土组显著降低,在干旱组显著增加,而在浅土+干旱组无显著变化。混种后黑麦草的根系 C、N 和 P 元素分配比在浅土处理下分别比单种显著降低 31.54%, 40.21% 和 51.93%, 其余情况下单混种间均没有显著差异 (图 5)。

两因素方差分析结果表明,苇状羊茅仅根系 C、N 和 P 积累量在 T 和 P_p 、W 和 P_p 、T+W 和 P_p 的交互作用下有显著差异,黑麦草仅地上部分和总 N 和 P 积累量在 T 和 P_p 的交互作用下有或接近有显著差异 (表 2)。

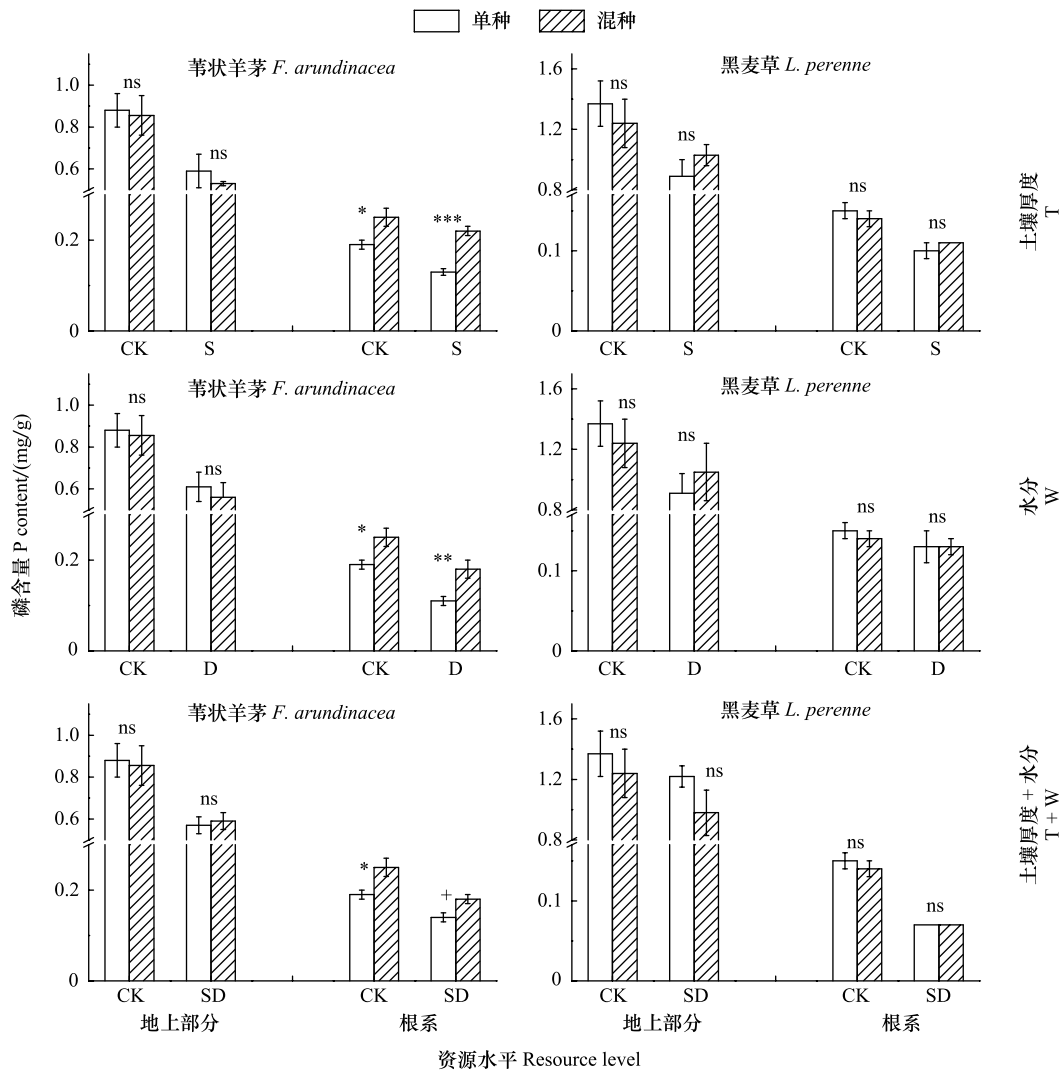


图3 土壤厚度、水分及土壤厚度+水分对不同种植方式下苇状羊茅和黑麦草P含量的影响(平均值±标准误)

Fig.3 Effect of soil thickness, water and soil thickness plus water on P content of *F. arundinacea* and *L. perenne* under different planting patterns ($M \pm SE$)

3 讨论

3.1 两物种的营养元素对土壤厚度和水分减少的响应

C、N 和 P 在植物生长发育过程中发挥着重要的作用,结构性元素 C 与功能性元素 N、P 相互作用共同调控植物生长^[20]。植物 C、N 和 P 含量能够反应植物对于干旱胁迫等不利环境的适应和防御策略^[21-22]。C 含量越高,植物对外界不利环境的防御能力越强,而 N 和 P 含量越高,植物的资源获取和利用效率越高^[21,23-24]。整体上来说,在浅土组、干旱组和浅土+干旱组,苇状羊茅和黑麦草的地上部分 C 含量相比于对照组显著增加。这表明在资源缺乏或干旱情况下,两物种地上部分通过光合作用同化空气中的 CO_2 ,合成大量富含 C 的有机化合物(如木质素或纤维素)^[6,25],使得两物种茎叶中的 C 含量增加,以增强自身防御能力来应对土壤厚度和水分资源的减少^[21]。在浅土处理下,苇状羊茅和黑麦草的地上部分和根系 N 和 P 含量较对照显著降低,因为土壤厚度的减少导致土壤中所含的营养元素总量降低,因而植物根系对 N 和 P 的吸收减少,运输至地上部分元素也减少。在干旱和浅土+干旱处理下(均属于中旱生境^[19]),两物种地上部分和根系的 N 含量显著增加。研究认为,植物的抗旱性与 N 元素有关,在干旱或半干旱地区选择更高效吸收 N 途径的植物可能

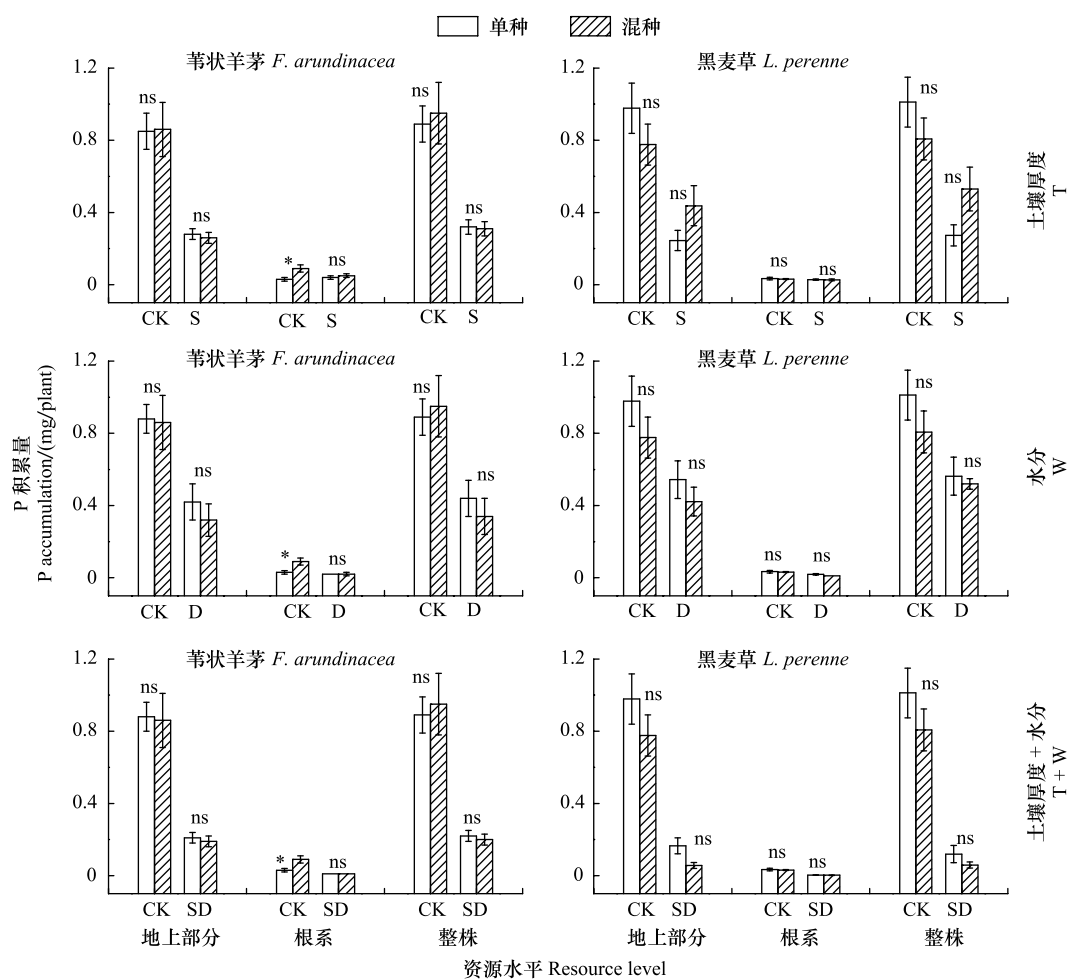


图4 土壤厚度、水分及土壤厚度+水分对对不同种植方式下苇状羊茅和黑麦草 P 积累量的影响(平均值±标准误)

Fig.4 Effect of soil thickness, water and soil thickness plus water on P accumulation of *F. arundinacea* and *L. perenne* under different planting patterns ($M \pm SE$)

是一种很好的策略^[26]。Sánchezrodríguez 等^[27]也发现,在中度干旱胁迫下,抗旱型品种 cv. Zarina 的 N 含量提高,其他品种的 N 含量均降低。可见,苇状羊茅和黑麦草在中旱生境下对资源的获取和利用效率较高,抗旱性相对较强,可优先考虑用于喀斯特地区植被恢复的工作中。相反,干旱和浅土+干旱处理下,苇状羊茅和黑麦草 P 含量与对照相比显著降低。Du 等^[28]提出,在西南喀斯特生态系统中, $N/P < 10$ 为 N 限制, $N/P > 18$ 为 P 限制。本研究中,在干旱和浅土+干旱处理下,苇状羊茅和黑麦草的 N/P 均大于 18,这表明两物种的生长确实受到 P 的限制,干旱胁迫又更加抑制土壤 P 的扩散以及植物对 P 的吸收和运输,使得两物种对 P 的吸收速率小于相对生长速率(RGR),导致自身体内的 P 元素降低^[7,28-29]。董顺德等^[30]也发现干旱胁迫使得烤烟体内的 N 含量增加,而 P 含量降低。

植物营养元素的积累量主要是由植株各组分的生物量和养分含量决定,是植物生长潜力的重要指标^[31]。本研究中,在浅土组和干旱组,苇状羊茅和黑麦草的地上部分、根系和整株的 C、N 和 P 积累量在单种和混种下较对照均显著降低,且在土壤厚度+水分双重资源减少下降降低幅度比其单种资源减少高 2 倍左右,这表明土壤厚度和水分资源的减少抑制了两物种元素积累量,且双重胁迫比两者单独胁迫抑制作用更强。尹丽^[8]和王晓君^[32]也发现,干旱胁迫降低了植株各器官中营养元素的积累量。

根茎叶中营养元素百分比反应了某元素在植物体内各器官间的迁移规律^[33]。与对照相比,在 3 种低资源水平下,苇状羊茅的根系 C、N 和 P 元素分配比在单种时呈增加的趋势,而混种时转为降低(浅土除外)。这

表 3 苇状羊茅和黑麦草营养元素积累的双因素方差分析
Table 3 Results of Two-way ANOVA test for the effects of soil thickness and planting pattern, water and planting pattern on the nutrient accumulation of *F. arundinacea* and *L. perenne*

物种 Species	方差来源 Source of variation	分子 自由度 ndf	F											
			地上部分 Aboveground part						营养元素积累量 Nutrient accumulation					
			根系 Root			整株植株 Whole plant			根系 Root			整株植株 Whole plant		
			C	N	P	C	N	P	C	N	P	C	N	P
苇状羊茅 <i>F. arundinacea</i>	土壤厚度 Soil thickness (T)	1	19.38***	20.72***	38.72***	0.09ns	3.16+	2.60ns	10.85**	29.99***	37.57***			
	种植方式 Planting pattern (P_p)	1	0.02ns	0.36ns	0.00ns	0.26ns	1.02ns	6.01*	0.01ns	0.97ns	0.00ns			
	土壤厚度×种植方式 $T \times P_p$	1	0.08ns	0.92ns	0.01ns	6.23*	4.73*	4.55*	0.62ns	1.43ns	0.01ns			
	水分 Water (W)	1	7.98*	1.23ns	18.53***	5.50*	3.53+	16.22***	9.07**	2.83ns	20.21***			
	种植方式 P_p	1	0.37ns	0.64ns	0.16ns	0.60ns	0.14ns	6.47*	0.05ns	1.27ns	0.13ns			
	水分×种植方式 $W \times P_p$	1	0.06ns	0.16ns	0.22ns	6.11*	7.25*	6.32*	1.07ns	0.23ns	0.19ns			
黑麦草 <i>L. perenne</i>	土壤厚度+水分 $T+W$	1	29.75***	10.49**	49.08***	31.74***	28.73***	57.00***	31.49***	18.97***	52.39***			
	种植方式 P_p	1	0.17ns	0.86ns	0.00ns	0.31ns	0.09ns	2.80ns	0.05ns	1.65ns	0.00ns			
	(土壤厚度+水分)×种植方式 $(T+W) \times P_p$	1	0.00ns	0.28ns	0.02ns	4.20+	5.12*	4.96*	0.51ns	0.57ns	0.02ns			
	土壤厚度 T	1	25.75***	46.34***	24.05***	0.87ns	0.02ns	1.03ns	8.25*	29.87***	20.41***			
	种植方式 P_p	1	0.22ns	0.10ns	0.00ns	0.07ns	0.01ns	0.10ns	0.28ns	0.28ns	0.05ns			
	土壤厚度×种植方式 $T \times P_p$	1	0.53ns	4.83*	3.26+	0.37ns	0.02ns	0.02ns	1.35ns	4.71*	1.19+			
	水分 W	1	1.48ns	0.31ns	11.67**	9.98**	6.72*	11.35**	4.15+	0.50ns	10.77**			
	种植方式 P_p	1	0.72ns	0.23ns	1.97ns	0.05ns	0.58ns	0.61ns	0.21ns	0.01ns	1.19ns			
	水分×种植方式 $W \times P_p$	1	0.00ns	0.26ns	0.12ns	0.40ns	0.22ns	0.09ns	0.04ns	0.87ns	0.55ns			
	土壤厚度+水分 $T+W$	1	129.11***	99.15***	51.19***	29.71***	26.23***	33.75***	132.86ns	99.02***	45.68***			
分母自由度 ddf	种植方式 P_p	1	2.15ns	4.29+	2.11ns	0.01ns	0.07ns	0.09ns	1.04ns	3.55+	1.19ns			
	(土壤厚度+水分)×种植方式 $(T+W) \times P_p$	1	0.00ns	0.01ns	0.19ns	0.08ns	0.00ns	0.02ns	0.04ns	0.01ns	0.35ns			
			18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18	18

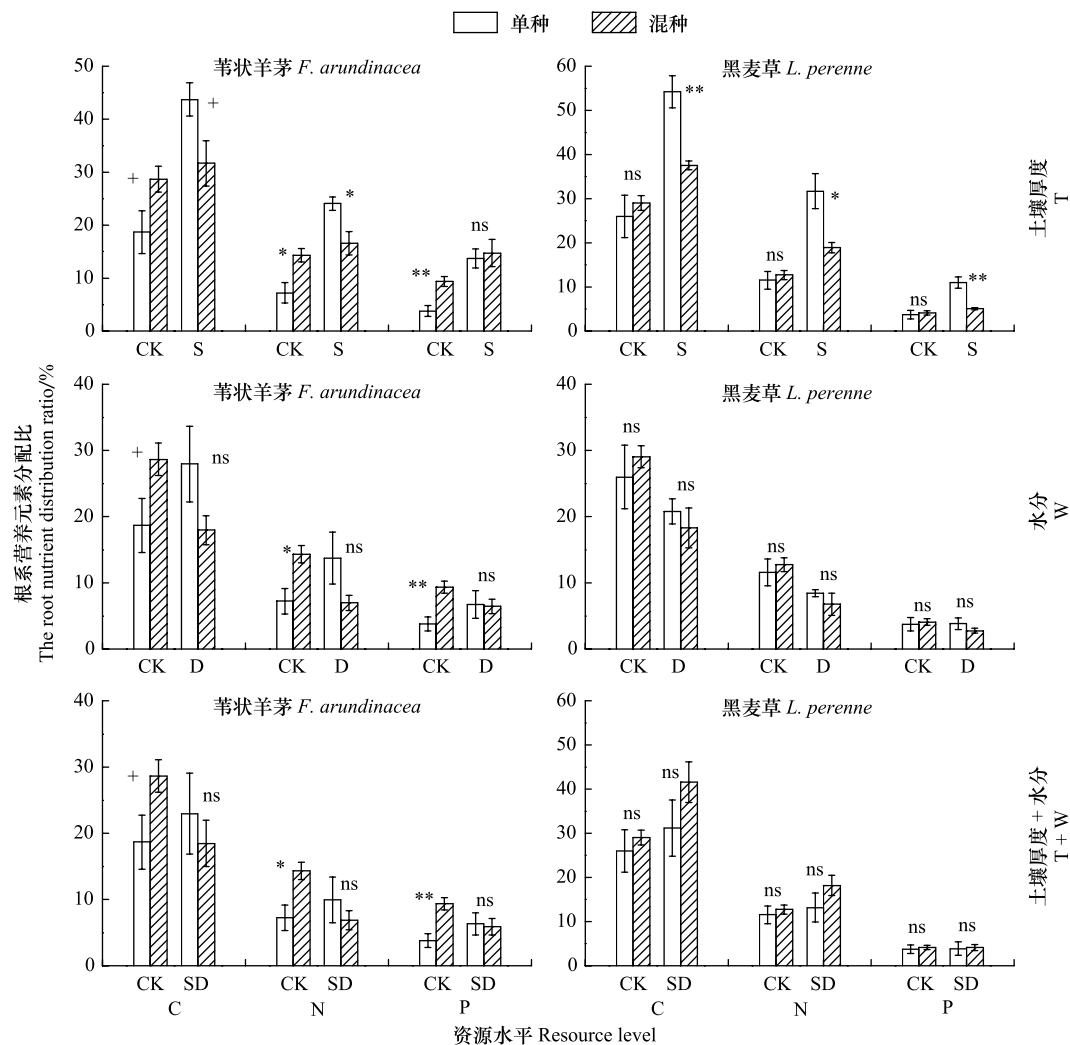


图5 土壤厚度、水分及土壤厚度+水分对不同种植方式下苇状羊茅和黑麦草根系营养元素分配比的影响(平均值±标准误)

Fig.5 Effect of soil thickness, water and soil thickness plus water on root nutrient distribution ratio of *F. arundinacea* and *L. perenne* under different planting patterns ($M \pm SE$)

表明在低资源水平下,苇状羊茅在单种时趋向于将更多营养元素分配到根系中,以促进根系的生长来获取更多的水分和养分来抵御干旱胁迫,而在混种时通过减少根系营养元素的分配来减少根系生长,以小根系来应对土壤资源匮乏和加剧的竞争。同时,小根系形态可塑性强、C资源投资少,在贫瘠的土壤中可以迅速占领水分和养分充足的斑块,具有较强的竞争力^[34-35]。对于黑麦草而言,与对照相比,在单种和混种下其根系C、N和P元素分配比在浅土处理下显著增加,而在干旱处理下显著降低。这表明单种和混种后的黑麦草在浅土处理下通过增加对根系营养元素的分配来促进根系生长以获取更多土壤资源,而在干旱处理下通过减少对根系营养元素的分配以较少的根系资源投入来使自身在干旱胁迫下生长和生存。

3.2 两物种的营养元素对不同种植方式的响应

在对照资源水平下,混种后苇状羊茅的地上部分C含量显著高于单种。这表明在对照资源水平下由于生态位分化^[12,16-17],混种后深根植物苇状羊茅能够吸收和利用更多的水分和养分,进而提高植物光合作用C固定,增加体内有机化合物含量,来提高自身防御环境胁迫的能力^[21]。对于黑麦草而言,其根系C含量在混种时显著高于单种,这表明浅根植物黑麦草在与深根植物竞争时,为了吸收更多的水分和养分资源,将叶片固定的C更多分配给根系,来促进根系生长,以吸收更多的水分和养分。而在3种低资源水平下,混种后苇状羊茅和黑麦草的地上部分和根系C含量与单种无显著差异。这可能是因为在低资源水平下,土壤水分和养分

缺乏,无论是单种还是混种,植物吸收的水分和养分有限,导致单、混种差异小。在各资源水平下,仅混种后苇状羊茅根系 P 含量显著高于单种,而 N 含量与单种无显著差异。根系作为接受土壤水分和养分的先锋器官,其生产和更新最先受到土壤资源的影响。由于生态位互补,在土壤 P 缺乏的环境下,混种后深根植物苇状羊茅受到的 P 亏缺的抑制作用要低于单种,根系通过吸收更多 P 来增加其生物量的积累,延长根系生长以吸收更多的资源,进而提高自身对资源获取和竞争能力^[21]。

在对照资源水平下,混种后苇状羊茅的根系 C、N 和 P 积累量和根系元素分配比显著高于单种。这表明由于生态位分化,混种促进深根植物苇状羊茅的根系营养元素的积累。同时,混种后苇状羊茅将更多的营养元素分配到根系中,以促进根系对外界环境的防御能力和对土壤水分和养分的获取和利用效率,进而提高自身的竞争力。而在 3 种低资源水平下,混种后苇状羊茅的各部分的营养元素积累量和根系营养元素分配比显著低于或与单种无显著差异。这表明在低资源水平下,由于两物种间的竞争加剧^[11],混种后苇状羊茅通过减少根系养分元素的积累和分配来转换策略,采取低根系养分资源的投入(小根系)来避免加剧的竞争以更好共存。对于黑麦草而言,仅在浅土处理下,其根系 C、N 和 P 元素分配比在混种时显著低于单种,其它情况下其元素积累和分配在单混种间均无显著差异。这表明混种后黑麦草在某些低资源水平下还是通过减少其根系元素的分配以小根系来避免竞争。另一方面也表明,混种后黑麦草采取相对恒定的营养元素积累和分配来响应竞争。

4 结论

苇状羊茅和黑麦草能够通过增加部分营养元素的含量,降低营养元素的积累量,减少根系营养元素的分配以小根系应对土壤厚度和水分资源的减少,并在低资源水平下表现较强的资源获取和防御能力。在对照资源水平下,混种后苇状羊茅通过提高营养元素的含量、积累和分配来提高自身对资源获取和竞争能力;而在低资源水平下,面对加剧的竞争,混种后苇状羊茅通过减少其营养元素在单混种间的差异以求更好共存。在各资源水平下,黑麦草采取相对恒定的营养元素的积累和分配来响应竞争。

参考文献(References):

- [1] 周欣, 左小安, 赵学勇, 刘川, 罗永清, 岳祥飞, 吕朋. 科尔沁沙地不同生境植物及叶片的 C、N 元素计量特征. 干旱区地理, 2015, 38(3): 565-575.
- [2] 杨惠敏, 王冬梅. 草-环境系统植物碳氮磷生态化学计量学及其对环境因子的响应研究进展. 草业学报, 2011, 20(2): 244-252.
- [3] 梁千慧. 不同水分条件下黑麦草对喀斯特土壤深度的生长与生理响应[D]. 重庆: 西南大学, 2016.
- [4] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J. The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: a review and perspectives. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2012, 14(1): 33-47.
- [5] 王振南, 杨惠敏. 植物碳氮磷生态化学计量对非生物因子的响应. 草业科学, 2013, 30(6): 927-934.
- [6] Jordi S, Josep P, Roma O. Drought-induced changes in C and N stoichiometry in a *Quercus ilex* Mediterranean forest. Forest Science, 2008, 54(5): 513-522.
- [7] He M Z, Dijkstra F A. Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: a meta-analysis. New Phytologist, 2014, 204(4): 924-931.
- [8] 尹丽. 麻疯树幼苗对干旱胁迫及施氮的生理生态响应[D]. 成都: 四川农业大学, 2011.
- [9] Tschaplinski T J, Blake T J. Effects of root restriction on growth correlations, water relations and senescence of alder seedlings. Physiologia Plantarum, 1985, 64(2): 167-176.
- [10] Poorter H, Böhler J, Van Dusschoten D, Climent J, Postma J A. Pot size matters: a meta-analysis of the effects of rooting volume on plant growth. Functional Plant Biology, 2012, 39(11): 839-850.
- [11] Zhao Y J, Li Z, Zhang J, Song H Y, Liang Q H, Tao J P, Cornelissen J H C, Liu J C. Do shallow soil, low water availability, or their combination increase the competition between grasses with different root systems in karst soil? Environmental Science and Pollution Research International, 2017, 24(11): 10640-10651.
- [12] 赵雅洁, 李周, 宋海燕, 张静, 梁千慧, 刘锦春. 喀斯特地区土壤厚度降低和水分减少对两种草本植物混种后光合的影响. 草业科学, 2017, 34(7): 1475-1486.

- [13] 郭柯, 刘长成, 董鸣. 我国西南喀斯特植物生态适应性与石漠化治理. 植物生态学报, 2011, 35(10): 991-999.
- [14] 刘长成, 刘玉国, 郭柯. 四种不同生活型植物幼苗对喀斯特生境干旱的生理生态适应性. 植物生态学报, 2011, 35(10): 1070-1082.
- [15] 李周, 赵雅洁, 宋海燕, 张静, 陶建平, 刘锦春. 不同水分处理下喀斯特土层厚度异质性对两种草本叶片解剖结构和光合特性的影响. 生态学报, 2018, 38(2): 721-732.
- [16] Mueller K E, Tilman D, Fornara D A, Hobbie S E. Root depth distribution and the diversity-productivity relationship in a long-term grassland experiment. Ecology, 2013, 94(4): 787-793.
- [17] Bakker L M, Mommer L, van Ruijven J. Can root trait diversity explain complementarity effects in a grassland biodiversity experiment? Journal of Plant Ecology, 2016, doi:10.1093/jpe/rtw111.
- [18] Jose S, Williams R, Zamora D. Belowground ecological interactions in mixed-species forest plantations. Forest Ecology and Management, 2006, 233(2/3): 231-239.
- [19] 中国水利水电科学研究院. SL 424-2008 旱情等级标准. 北京: 中国水利水电出版社, 2009.
- [20] 胡培雷, 王克林, 曾昭霞, 张浩, 李莎莎, 宋希娟. 喀斯特石漠化地区不同退耕年限下桂牧1号杂交象草植物-土壤-微生物生态化学计量特征. 生态学报, 2017, 37(3): 896-905.
- [21] 戚德辉, 温仲明, 王红霞, 郭茹, 杨士梭. 黄土丘陵区不同功能群植物碳氮磷生态化学计量特征及其对微地形的响应. 生态学报, 2016, 36(20): 6420-6430.
- [22] 王凯博, 上官周平. 黄土丘陵区燕沟流域典型植物叶片 C、N、P 化学计量特征季节变化. 生态学报, 2011, 31(17): 4985-4991.
- [23] Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. Ecology, 2006, 87(7): 1733-1743.
- [24] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.
- [25] Donaldson L A. Abnormal lignin distribution in wood from severely drought stressed *Pinus radiata* trees. Iowa Journal, 2002, 23(2): 161-178.
- [26] Banziger M, Edmeades G O, Lafitte H R. Physiological mechanisms contributing to the increased N stress tolerance of tropical maize selected for drought tolerance. Field Crops Research, 2002, 75(2/3): 223-233.
- [27] Sánchez-Rodríguez E, del Mar Rubio-Wilhelmi M, Cervilla L M, Blasco B, Rios J J, Leyva R, Romero L, Ruiz J M. Study of the ionome and uptake fluxes in cherry tomato plants under moderate water stress conditions. Plant and Soil, 2010, 335(1/2): 339-347.
- [28] Du Y X, Pan G X, Li L Q, Hu Z L, Wang X Z. Leaf N/P ratio and nutrient reuse between dominant species and stands: predicting phosphorus deficiencies in Karst ecosystems, southwestern China. Environmental Earth Sciences, 2011, 64(2): 299-309.
- [29] Lambers H, Chapin III F S, Pons T L. Plant Physiological Ecology. 2th ed. New York: Springer-Verlag, 2008.
- [30] 董顺德, 张延春, 孙德梅, 汪耀富. 干旱胁迫下烤烟矿质养分含量与烟叶产、质量的关系. 烟草科技, 2005(2): 30-34.
- [31] 吴福忠, 鲁叶江, 杨万勤, 王开运, 乔匀周, 张春娜. 缺苞箭竹密度对养分元素贮量、积累与分配动态的影响. 生态学报, 2005, 25(7): 1663-1669.
- [32] 王晓君. 干旱胁迫对大豆吸收营养物质、产量及相关酶的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2015.
- [33] 徐菲, 李建明, 吴普特, 张大龙, 赵志华, 李俊. 亚低温下水分对番茄幼苗干物质积累与养分吸收的影响. 中国农业科学, 2013, 46(15): 3293-3304.
- [34] 刘锦春, 钟章成. 水分胁迫和复水对石灰岩地区柏木幼苗根系生长的影响. 生态学报, 2009, 29(12): 6439-6445.
- [35] Berntson G M. Modelling root architecture: are there tradeoffs between efficiency and potential of resource acquisition? New Phytologist, 1994, 127(3): 483-493.