

DOI: 10.5846/stxb201803230577

许静静, 李琦, 吴文景, Rashid Muhammad Haroon U, 马祥庆, 吴鹏飞. 垂直方向磷素竞争对杉木根系生长及生物量分配的影响. 生态学报, 2019, 39(6): - .

Xu J J, Li Q, Wu W J, Rashid Muhammad Haroon U, Ma X Q, Wu P F. Effects of vertical phosphorus competition on root growth and biomass distribution of Chinese fir seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(6): - .

垂直方向磷素竞争对杉木根系生长及生物量分配的影响

许静静^{1,2}, 李琦³, 吴文景^{1,2}, Rashid Muhammad Haroon U^{1,2}, 马祥庆^{1,2}, 吴鹏飞^{1,2,*}

1 福建农林大学林学院, 福州 350002

2 国家林业局杉木工程技术研究中心, 福州 350002

3 驻马店水土保持监测中心, 驻马店 463000

摘要:针对自然环境中有效磷养分主要分布于土壤表层而容易导致植物根系激烈竞争的问题,选择同一杉木(*Cunninghamia lanceolata*)无性系幼苗为研究对象,采用水平方向空间狭小而垂直方向空间大的室内盆栽模拟装置,以单株种植为对照,构建双株种植的竞争处理,通过设置 3 个供磷水平:不供磷处理(0 mg/kg KH_2PO_4)、低磷处理(6 mg/kg KH_2PO_4)和正常供磷处理(12 mg/kg KH_2PO_4),采用破坏性试验方式收获,分别在试验的前期(50 d)、中期(100 d)和后期(150 d)测定不同处理条件下杉木幼苗根系生物量与根系形态的变化,研究邻株杉木根系在垂直方向上对有限磷资源的竞争策略。结果表明:竞争处理和供磷水平对杉木幼苗根系长度、平均直径等形态指标的影响存在交互作用($P < 0.05$),对杉木幼苗生物量分配、比根长等指标的影响均不存在明显的交互作用($P > 0.05$)。竞争处理中杉木根系形态增量均明显高于非竞争处理的单株幼苗,且随着胁迫时间的增加,根系形态增量均呈现显著的上升趋势,其中在胁迫中期和后期的增量明显高于前期,且邻株竞争处理明显提高了杉木的比根长,提升了根系觅磷的能力;随着供磷水平的提高,根表面积和根体积增量大体上呈现先上升后下降的趋势。与非竞争处理相比,竞争条件下杉木地上部生物积累量差异不明显,而根系生物量、根冠比均低于非竞争处理的单株幼苗。

关键词:杉木;竞争策略;低磷胁迫;根系形态;生物量

Effects of vertical phosphorus competition on root growth and biomass distribution of Chinese fir seedlings

XU Jingjing^{1,2}, LI Qi^{1,2}, WU Wenjing^{1,2}, RASHID Muhammad Haroon U^{1,2}, MA Xiangqing^{1,2}, WU Pengfei^{1,2,*}

1 College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

2 State Forestry Administration Engineering Research Center of Chinese fir, Fuzhou 350002, China

3 Soil and water conservation monitoring center of Zhumadian, Zhumadian 463000, China

Abstract: This study was conducted to solve the problem of available phosphorus, which is mainly distributed on the soil surface and easily leads to the severe P competition of plant roots in natural environments. The morphological competition strategy of limited P resources in the vertical direction of adjacent Chinese fir roots was studied by measuring the changes in the root biomass and morphology of Chinese fir seedlings under different treatment conditions. The experiment was performed in a greenhouse at Fujian Agriculture and Forestry University using a Chinese fir clone "YANG-020." Specially designed glass pots 10 cm long, 10 cm wide, and 40 cm high were prepared for the P stress and competition simulation. Two

基金项目:国家自然科学基金(U1405211, 31370531);福州市科技计划项目(2017-N-35);福建农林大学科技创新专项基金项目(CXZX2016059)

收稿日期:2018-03-23; **网络出版日期:**2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fjuwupengfei@126.com

seedlings were planted in each pot, except for the control which contained a single seedling in the center of all the pot. All the treatments were performed using three P treatment levels, i.e., no, low, and normal P treatment (0, 6, and 12 mg/kg KH_2PO_4 , respectively). The seedlings of each treatment were harvested separately at the prime, interim, and last stages (September 9, October 30, and December 19, 2013, respectively) to determine the shoot biomass, root: shoot ratio, and root biomass, after determining the root length, surface area, mean diameter, and volume increment over the entire experimental period. According to the results, obvious effects of the interactions between the competitive and P treatments were observed on the root morphology ($P < 0.05$), root length, and the average diameter of root morphology of Chinese fir seedlings. However, no apparent effects of the interactions between the competitive treatment and P supply on the biomass allocation were observed ($P > 0.05$) in the specific root length of Chinese fir seedlings. Competition in processing Chinese fir root morphology and growth was significantly higher than that of non-competition processing in single plant seedlings, and with increasing stress time, the growth and root morphology tended to increase significantly. In the early stage of stress, the growth at the period at the middle and cessation was obviously higher than that at the onset. Moreover, the competitive treatment of adjacent plants significantly improved the specific root length of the Chinese fir and improved their ability to actively seek P in the root system. The root surface area and volume increment generally increased and then tended to decrease with increasing P level in the soil. Compared with non-competition treatment, the biomass accumulation of Chinese fir was not obvious, whereas the root biomass and root: shoot ratio were lower than that of non-competitive single seedlings were.

Key Words: *Cunninghamia lanceolata*; competitive strategy; phosphorus deficiency stress; root morphology; biomass

磷作为植物生长发育过程中所必须的矿质元素,常以多种方式参与植物代谢过程^[1]。但我国大部分农用地严重缺磷,这极易限制植物正常生长^[2]。加之,磷在土壤中移动速率慢,多集中于土壤表层^[3],导致大部分植物根系分布于土壤表层,从而加剧了邻株根系之间对有限磷素资源的竞争,这种竞争甚至比地上部分对光的竞争更为激烈^[4-7]。然而,植物根系可通过改变其空间分布,迅速占领养分竞争区域,或退出竞争区域,以维持自身正常生长^[8]。罗维成等^[9]研究确证,当有竞争植物存在时,疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)与竞争植物的根系会优先占有靠近它们“共有”空间这一侧,即便是自己另一侧与竞争植物拥有同样大小的空间;但苦豆子(*Sophora alopecuroides*)会诱导根系向具有丰富养分资源的区域生长,以避免邻株根系对有限资源的激烈竞争^[10]。还有植物可通过根系错位来避免同种基因型植物的竞争^[11]。邻株竞争引起的这种根系空间重叠或错位分布的应对策略对植物生长具有重要意义^[12-14]。因此,有关邻株植物根系对地下共有资源的竞争已成为当前研究热点。

杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook)作为我国南方重要的速生造林树种,长期以来多代连栽人工林栽培制度及南方红壤有效磷匮乏现象已导致杉木人工林产量下降日趋明显^[15]。马祥庆等^[16-20]突破传统上利用施肥提高杉木林生产力的营林措施,从杉木高效率利用磷素的角度出发,筛选出了一系列高效利用土壤磷的杉木家系和无性系,同时,初步揭示出在低磷胁迫环境中,磷素高效利用杉木基因型的形态生理学适应机制。特别地,有些杉木基因型可通过根系的大量增生以寻觅更多有效性的磷源来满足植株生长需求^[21]。邹显花等^[21]在研究杉木根系对不同磷斑块浓度觅磷效率中发现,在表层低磷情况下通过根系的增生提高觅磷效率。韦如萍等^[22]也发现缺磷胁迫下杉木根系表面积和根尖数量明显增多。然而,这些研究结果多以杉木单株为研究对象,未能考虑实际林分中杉木邻株之间对共有资源的竞争情况,特别是在杉木人工林首次抚育间伐(9—10年生)之前,邻株杉木根系之间难免发生竞争现象。李琦等^[23]研究报道:杉木地径和根长等根系形态指标在不同竞争强度和供磷水平中均明显增加。当邻株杉木根系在水平方向生长空间充裕,但垂直方向空间受限的情况下,低磷处理促进了根长度、体积、表面积、平均直径的增生,以有利于根系在水平生长空间内的觅磷效率^[20]。那么,在土壤表层非常拥挤的环境下,根系是否会改变其生长趋向性,向下觅磷生长而在垂

直方向引起竞争呢?

鉴于此,本文拟通过设置在一个在水平方向上极度拥挤的空间中,分析杉木在垂直方向磷素竞争对邻株杉木幼苗根系生长的影响。试验以同一杉木无性系幼苗为研究对象,设计竞争处理和3个供磷水平的室内沙培模拟试验,采用破坏性的方式收获幼苗,分别在苗木种植的前期(50 d)、中期(100 d)和后期(150 d)测定不同竞争与不同供磷水平条件下杉木根系的生物量、根冠比、比根长、根表面积、根直径、根体积等指标的变化规律,旨在揭示出低磷环境中杉木根系对土壤表层生长空间极度拥挤的响应策略,为提高南方红壤林区杉木林生产力提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

研究对象选择福建省洋口国有林场培育的杉木无性系“洋020”,该无性系具有侧枝短、冠幅窄、树冠稀松、生长快、材质好等特点,适合密植的造林方式,目前造林初始密度3600—3900株/hm²^[24]。参与试验材料为18个月大、高度(19.8±0.4)cm、地径(3.5±0.1)mm,且生长健壮、长势均一的杉木幼苗。

1.2 试验设计

于2013年7月—12月在福建农林大学植物园温室大棚,采用长10cm、宽10cm、高40cm的自制玻璃装置进行沙培盆栽试验(图1)。为构建邻株竞争环境试验,以每盆栽植2株根基距离2.5cm(平均1/2冠幅的宽度)的杉木幼苗,并以单株栽植的幼苗为对照组,即无竞争处理。选用洗净河沙(总磷含量(0.11±0.004)mg/kg,有效磷为痕量)为培养基质,每盆沙子的重量为4.6kg,并设计3个不同的供磷水平:不供磷处理(P₀, 0 mg/kg KH₂PO₄)、低磷处理(P₆, 6 mg/kg KH₂PO₄)和正常供磷处理(P₁₂, 12 mg/kg KH₂PO₄),每个处理组12盆。选用特定的吸水树脂(water-absorbent resin, 该树脂具有不含磷素、吸附性强、缓慢释放养分、植物根系可穿透等特点^[25]),在吸附KH₂PO₄之后与洗净的河沙混合均匀后用于盆栽试验,以尽量模拟自然土壤环境中磷素的分布状况,从而突破传统试验中不断从培养基质表层供磷的施磷方法,有效避免了外施磷素在杉木幼苗生长基质表层不断累积的现象。为保证试验期间杉木幼苗的正常生长,每隔3d浇一次不含磷素的Hoagland营养液^[26],每盆每次浇50mL。为平衡不同供磷处理间K⁺含量的差异,选择用KCl来替代。每天傍晚浇纯水50mL。

采取破坏性试验方式进行参试苗木的收获,即分别在试验盆栽50d、100d、150d后,每次收获4盆。苗木进行收获时,用水不断冲洗杉木根系沙土,加速其从盆栽容器底部圆孔流走,以保持幼苗根系的完整性。待根系和培养基质完全分离后,进行杉木幼苗根系取样及形态生长指标的测定。

1.3 测定方法

1.3.1 根系形态参数测定

分别在试验盆栽前、盆栽后第50d、100d和150d,利用根系图像分析系统软件WinRHIZO™(version4.0b, Regent Instruments Inc., Canada)进行杉木幼苗根系总长度、总表面积、平均直径和总体积等形态指标的

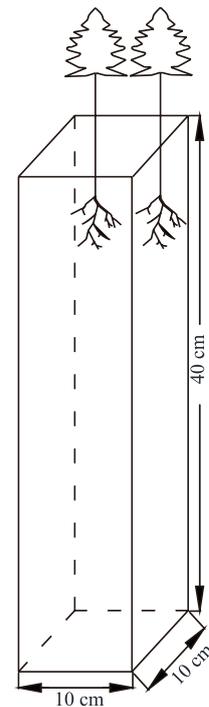


图1 邻株竞争处理盆栽示意图

Fig.1 Experimental design to study adjacent plants competition

测定。

1.3.2 生物量测定

将收获后的杉木幼苗分为根系和地上部分,经 108℃ 杀青 30 min,再由 80℃ 烘干至恒重,分别称量测定每株各部分干物质质量^[27]。分别计算根冠比及比根长(specific root length),其中比根长作为单位质量根系的长度,可以表征根系生理与形态功能的一个重要指标^[28]。

1.4 数据统计

苗木根系生长指标采用其增量,即收获时与盆栽前根系总长度、总表面积、平均直径、总体积的差值进行分析,邻株栽植数据表示同一测定指标的平均值。利用 SPSS (19.0) 进行竞争处理和供磷水平双因素方差分析(Two-way ANOVA)。若两个因素无显著交互作用($P>0.05$),则进行单个因素的方差分析,利用 LSD 多重比较方法进行检验($P=0.05$)。采用 Origin Pro 8.5 软件将所有数据结果以平均值±标准误差表示,* 和不同字母分别代表不同处理间有显著差异($P<0.05$)。

2 结果与分析

2.1 垂直方向磷素竞争对邻株杉木根系生物量的影响

3 个不同试验阶段中,竞争处理和供磷水平对杉木幼苗地上部生物量、根系生物量和根冠比的影响均不存在显著的交互作用($P>0.05$,表 1)。从单个因素上来看,试验初期(50 d)时,竞争处理对 3 个生物量指标的影响均未达显著水平,表现为杉木地上部生物量与非竞争处理的单株幼苗地上部生物量基本持平,而根系生物量、根冠比均低于非竞争处理的单株幼苗(图 2 中 50 d 所示);至试验末期(150 d)时,竞争处理对根系生物量和根冠比的影响达显著水平($P<0.05$),竞争与非竞争条件下生物量指标均增加,且呈上升趋势(图 2),地上部生物量随胁迫时间的延长未达显著水平,但呈上升趋势(图 2)。供磷水平对杉木幼苗地上部生物量、根系生物量、根冠比的影响均未达显著水平(表 1)。在胁迫时间的影响下,地上部生物量、根系生物量和根冠比仍呈增加趋势(图 3),其中地上部生物量随着供磷水平的增加呈下降的趋势(图 3)。根系生物量和根冠比则在前期和中期随着供磷量增加而下降,而在后期上升,且增量远多于前期和中期(图 3)。

表 1 不同试验时期竞争处理和供磷水平对杉木幼苗生物量的影响情况分析

Table 1 Effects of competition treatment and phosphorus supply level on the biomass of Chinese fir seedlings

	自由度 <i>df</i>	<i>F</i> 值 <i>F value</i>								
		地上部生物量 Shoot biomass/g			根系生物量 Root biomass/g			根冠比 Root: shoot ratio		
		50d	100d	150d	50d	100d	150d	50d	100d	150d
竞争处理(A) Competition treatment	1	0.34 ^{ns}	2.55 ^{ns}	0.43 ^{ns}	0.25 ^{ns}	5.50 [*]	17.42 [*]	2.53 ^{ns}	2.98 ^{ns}	15.30 [*]
供磷水平(B) Phosphorus supply level	2	0.81 ^{ns}	1.04 ^{ns}	1.13 ^{ns}	1.45 ^{ns}	0.50 ^{ns}	0.42 ^{ns}	0.86 ^{ns}	0.97 ^{ns}	0.90 ^{ns}
A×B	2	1.05 ^{ns}	0.33 ^{ns}	1.26 ^{ns}	0.35 ^{ns}	0.52 ^{ns}	1.36 ^{ns}	2.46 ^{ns}	2.90 ^{ns}	0.19 ^{ns}

* , $P < 0.05$; ns, $P \geq 0.05$; 50 d、100 d 和 150 d 表示试验过程中分别在 3 个收获阶段所测定的生物量指标

2.2 垂直方向磷素竞争对杉木幼苗根系形态生长的影响

双因素方差分析结果(表 2)表明,竞争处理和供磷水平对杉木幼苗根长增量、根平均直径增量指标的影响存在明显的交互作用($P>0.05$),而对根表面积增量、根体积增量的影响存在不明显的交互作用($P>0.05$),竞争处理对根系形态指标的影响均达显著水平,但供磷水平对根系形态指标的影响部分达显著水平(表 2)。竞争处理中杉木根系形态增量均明显高于非竞争处理的单株幼苗,且随着胁迫时间的增加,根系形态增量均表现为显著上升趋势,其中在胁迫中期和后期的增量明显高于前期(图 4,图 5)。随着供磷水平的提高,根表面积和根体积增量大体上呈先上升后下降的趋势(图 5),而根长和根平均直径增量分别在中期和后期也才呈现此趋势(图 4)。

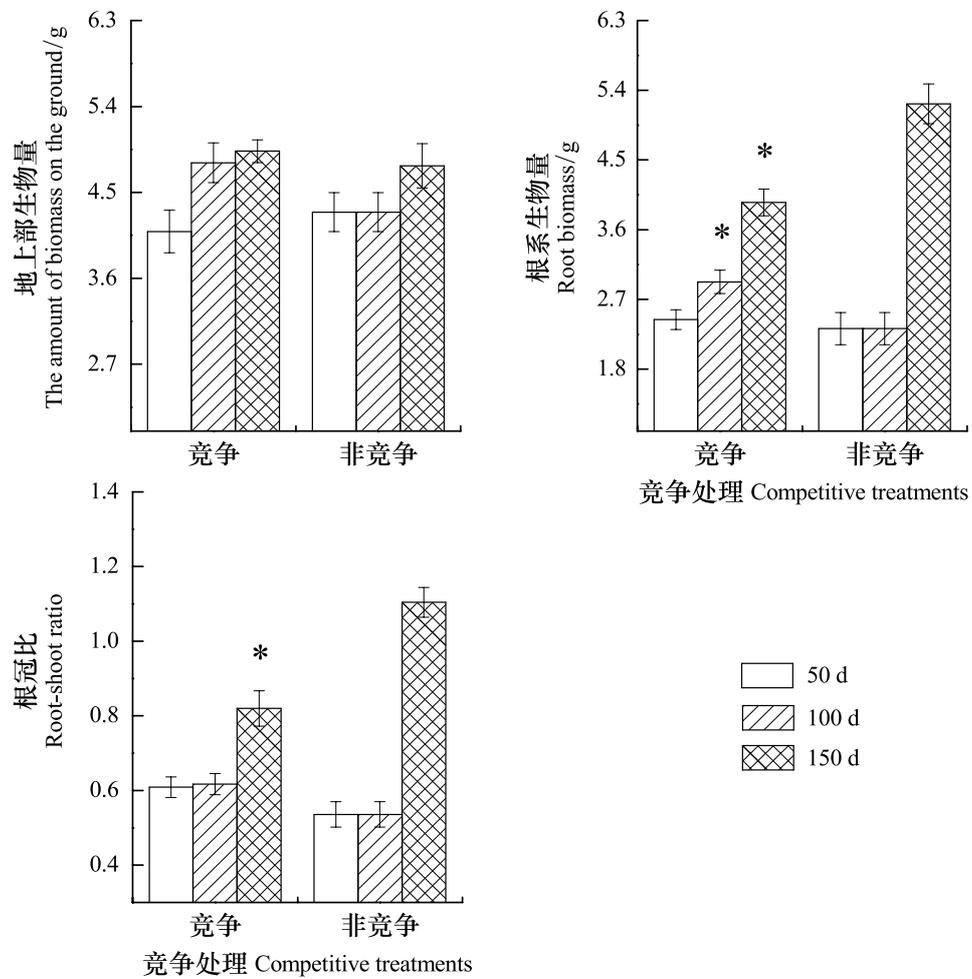


图 2 竞争处理对杉木幼苗生物量的分配

Fig.2 Biomass distribution pattern of Chinese fir seedlings during competitive treatments

* 表示竞争处理与对照(非竞争处理)之间的差异达显著水平 ($P < 0.05$)

总的来说,竞争处理下的杉木幼苗根长、根表面积、根平均直径、根体积增量远大于对照处理下幼苗的增量,随着胁迫时间的延长表现为显著上升趋势。4 个形态指标中均呈现出随着供磷水平的增加,大体呈现先上升后下降的趋势;随着胁迫时间的延长表现为显著的上升趋势。

表 2 竞争处理和供磷水平对杉木幼苗根系形态生长的影响

Table 2 Effects of competition and phosphorus level on root morphology growth of Chinese fir seedlings

自由度 <i>df</i>		<i>F</i> 值 <i>F</i> value											
		根长增量 Root length increment/cm			根表面积增量 Root surface area increment/cm ²			根平均直径增量 Root average diameter increment/mm			根体积增量 Root volume increment/cm ³		
		50d	100d	150d	50d	100d	150d	50d	100d	150d	50d	100d	150d
竞争处理(A) Competition treatment	1	46.7 *	802.4 *	314.8 *	2.5 ^{ns}	37.8 *	68.1 *	6.2 *	597.8 *	578.2 *	119.1 *	918.1 *	396.8 *
供磷水平(B) Phosphorus supply level	2	0.9 ^{ns}	18.5 *	1.2 ^{ns}	2.9 ^{ns}	1.0 ^{ns}	1.1 ^{ns}	23.8 *	9.3 *	7.4 *	8.5 *	9.8 *	5.9 *
A×B	2	6.3 *	1.2 ^{ns}	20.2 *	3.9 ^{ns}	2.8 ^{ns}	0.9 ^{ns}	4.2 *	4.0 *	5.1 *	0.9 ^{ns}	0.5 ^{ns}	0.5 ^{ns}

* , $P < 0.05$; ns, $P \geq 0.05$ 。50 d、100 d 和 150 d 表示试验过程中在 3 个收获阶段所测定的根系形态生长指标

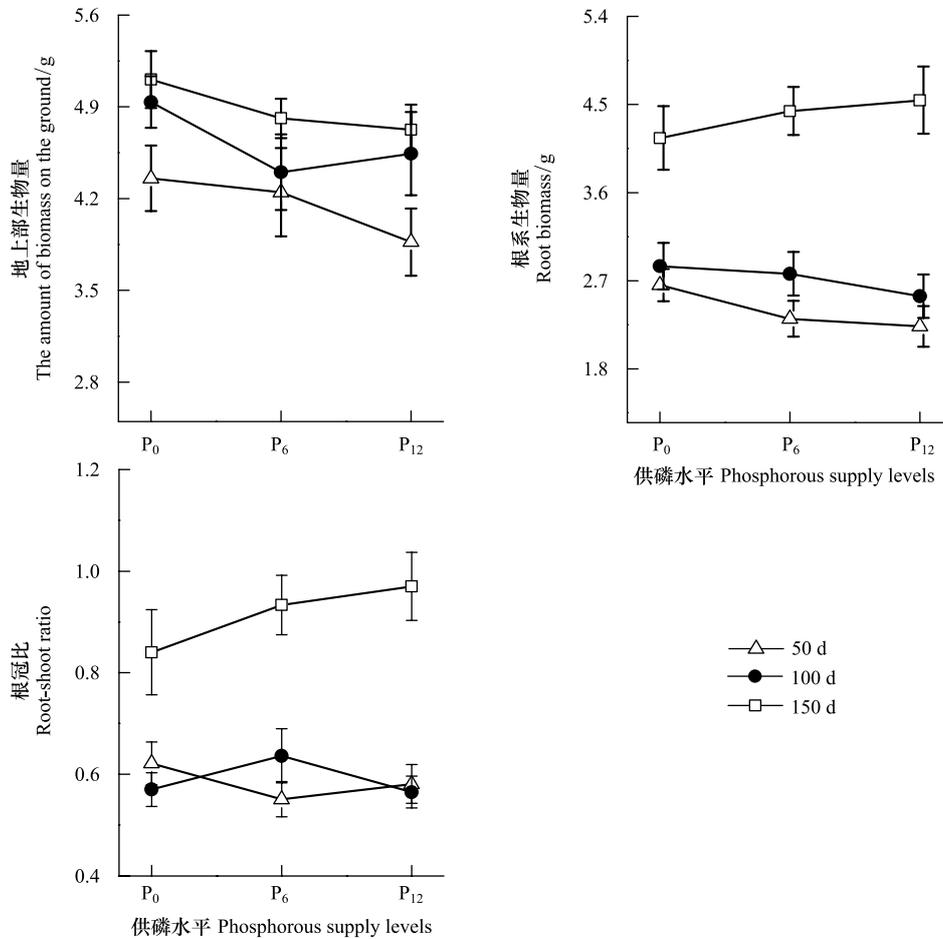


图3 不同供磷水平对杉木幼苗生物量的分配

Fig.3 Biomass distribution pattern of Chinese fir seedlings under different phosphorous supply levels

P₀: 不供磷处理, no phosphorus treatment; P₆: 低磷处理, low phosphorus treatment; P₁₂: 正常供磷处理, normal phosphorus treatment

2.3 垂直方向磷素竞争对杉木幼苗比根长的影响

竞争处理和供磷水平对杉木幼苗比根长的影响不存在明显的交互作用 ($P > 0.05$), 从单因素方差分析可以看出, 竞争处理对比根长的影响均达到差异显著 ($P < 0.05$, 表 3)。在竞争处理中, 比根长明显高于非竞争处理单株幼苗, 且随着胁迫时间的延长, 竞争处理和对照组的幼苗出现先升后降的趋势 (图 6)。而供磷水平对杉木幼苗比根长的影响不显著 ($P > 0.05$), 整体随着供磷水平的增加呈现先升后降的趋势, 随着胁迫时间的延长, 比根长中期和后期明显高于前期增量 (图 6)。

表 3 不同试验时期竞争处理与供磷水平对杉木幼苗比根长的影响情况分析

Table 3 Effects of competition treatment and phosphorous supply levels of specific root length of Chinese fir seedlings

	自由度 <i>df</i>	<i>F</i> 值 <i>F</i> value		
		比根长 Specific root length		
		50d	100d	150d
竞争处理(A) Competition treatment	1	0.72 ^{ns}	25.15 [*]	41.74 [*]
供磷水平(B) Phosphorus supply level	2	1.03 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.43 ^{ns}
A×B	2	0.08 ^{ns}	0.09 ^{ns}	0.13 ^{ns}

^{*}, $P < 0.05$; ^{ns}, $P \geq 0.05$ 。50 d、100 d 和 150 d 表示试验过程中在 3 个收获阶段所测定的生物量指标

3 讨论

竞争是植物群落中普遍存在的现象, 在植物生长发育过程中, 与相邻个体会不断竞争水分、光照和养

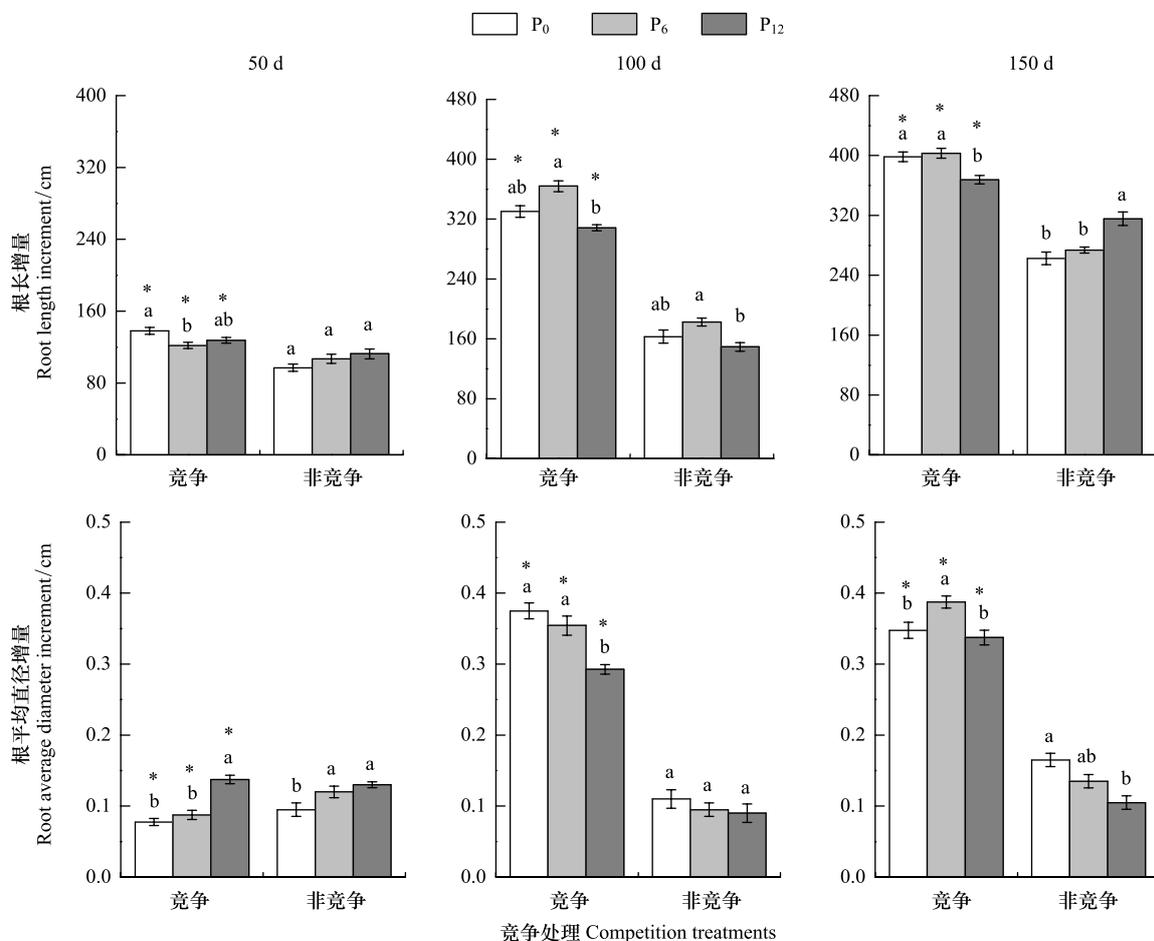


图 4 竞争处理和供磷水平下杉木幼苗根系长度与平均直径的增量

Fig.4 Increments of root length and average diameter respectively of Chinese fir seedlings under competition treatments and phosphorous supply levels

* 表示竞争处理与对照(非竞争处理)之间的差异达显著水平($P < 0.05$);不同小写字母表示不同供磷水平差异显著($P < 0.05$)

分^[29]。尤其当植物根系遭受邻株竞争时,会通过调整根系生长趋向及空间分布格局,包括增加或减少根系长度^[30-31],以主动寻找非竞争区域的资源^[8],或有意避开竞争区域。许华森等^[14]在对大豆(*Glycine max*)和核桃(*Juglans Regia*)的研究中发现,其根系在垂直和水平方向上的竞争强度有所差别。Novoplansky 等^[32]通过建立竞争模型认为根系空间结构的差异性使植物吸收不同深度的养分。本文通过模拟根系在水平生长空间受限的条件下,研究发现:邻株竞争处理和供磷水平对杉木幼苗地上部生物量、根系生物量和根冠比的影响均不存在显著的交互作用。但从单个因素上来看,竞争处理对杉木地上部生物量的影响未达显著水平(图 2),但根系生物量与根冠比均明显低于对照非竞争处理(图 2),这与马雪红等^[33]在马尾松(*Pinus massoniana*)邻株竞争的研究结论一致,即植株干物质显著地低于单株种植处理。

然而,随着竞争胁迫时间的增加,至胁迫后期(150 d),根系生物量与根冠比明显增大,说明较长时间竞争处理可促使杉木通过调整各器官的生物量分配格局,以维持自身将受限的资源最大化地吸收^[3],激发植物竞争能力^[35],尤其地下部分对资源的竞争表现主导地位^[36]。范高华等^[35]在研究密度对尖头叶藜(*Chenopodium acuminatum*)生物量分配格局的影响时发现,尖头叶藜的生存空间因密度的加剧而遭受限制时,这种拥挤的竞争环境使其生物量的分配发生了改变,即减少地上生物量的分配量,而增加根系生物量,导致根冠比增大,这与本研究有相似之处。但与 Watt 等^[37]对辐射松(*Pinus radiata*)和汪金松等^[38]对臭冷杉(*Abies nephrolepis*)在竞争条件下生物量分配的研究结果不同,即存在林木竞争时,杉木根冠比并未发生变化,根冠比与竞争指数之

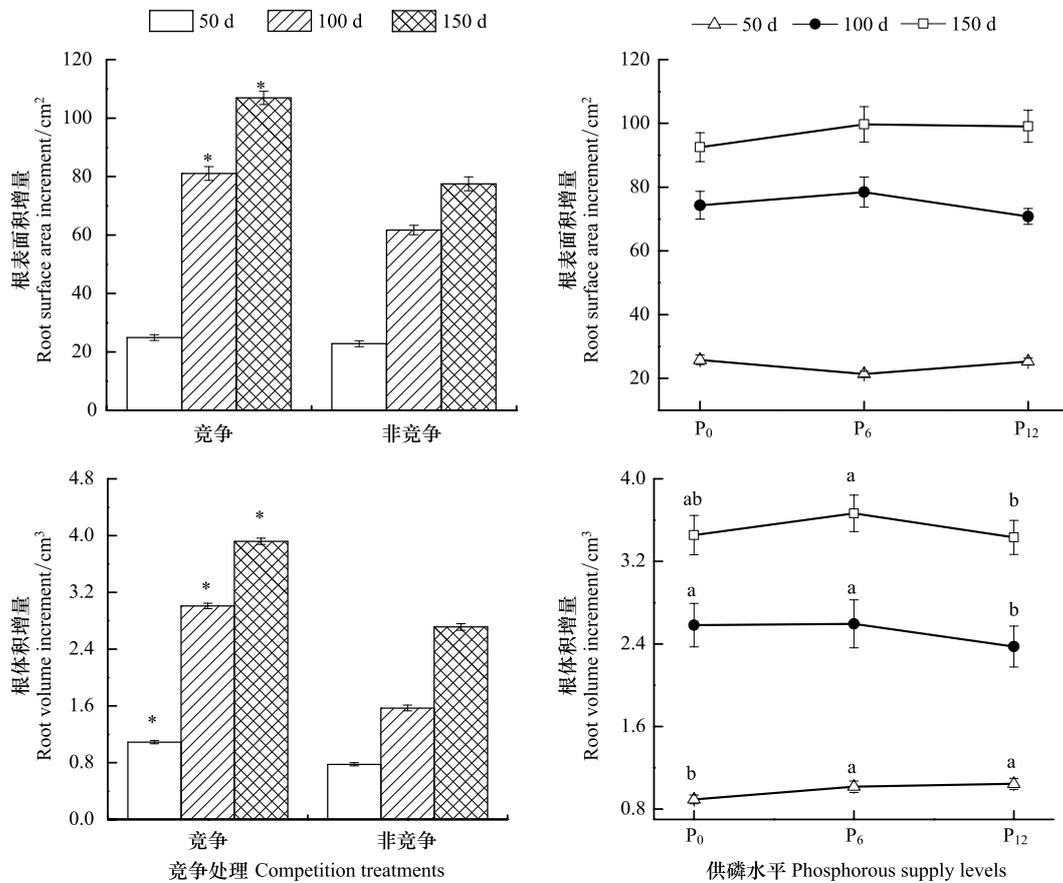


图5 竞争处理和供磷水平下杉木幼苗根系形态的增量

Fig.5 Increments of root surface area and volume respectively of Chinese fir seedlings under competition treatments and phosphorous supply levels

* 表示竞争处理与对照(非竞争处理)之间的差异达显著水平($P < 0.05$);不同小写字母表示不同供磷水平差异显著($P < 0.05$)

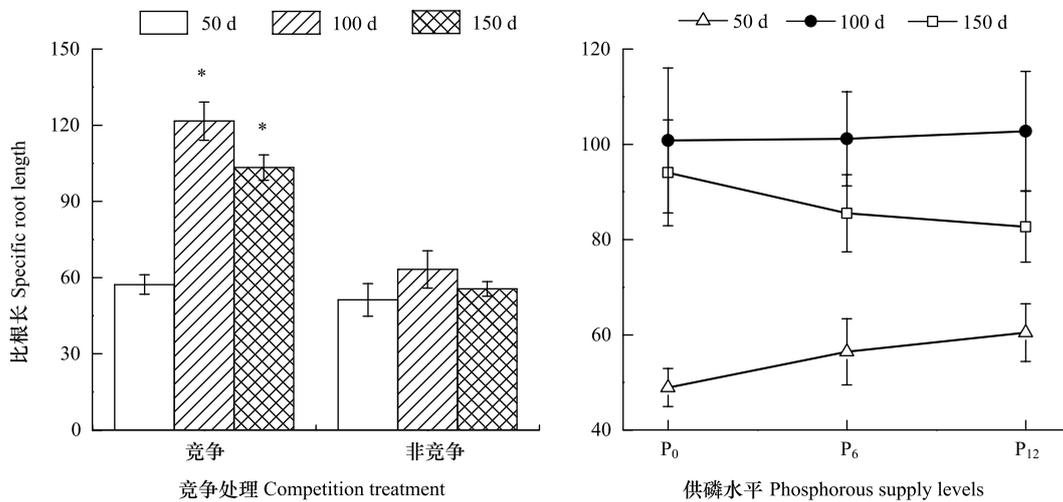


图6 竞争处理和供磷水平下杉木幼苗比根长的增量

Fig.6 The increment of specific root length of Chinese fir seedlings under the competition treatments and phosphorous supply levels

* 表示竞争处理与对照(非竞争处理)之间的差异达显著水平($P < 0.05$);不同小写字母表示不同供磷水平差异显著($P < 0.05$)

间存在相对较低的相关性。本研究中杉木根冠比受邻株竞争的影响显著,杉木将更多的生物量分配到根系的激烈竞争中,这可能与本研究垂直方向竞争的生长环境有关,这是杉木应对狭小空间竞争的一种适应策略。另有研究报道:植物通常会根据养分胁迫程度对根系分配的生物量进行调整,以保证植物体内部养分平衡和磷素吸收能力^[39]。廉满红等^[40]研究发现,不论低磷胁迫时期多长,熊猫豆(*Phaseolus coccineus*)的根系生物量和根冠比明显增加,这与本文研究结果相一致(图3)。

杉木属浅根系树种,无明显主根,根系分布较浅^[41]。但在土壤养分缺乏时,根系会及时启动觅磷策略^[21],特别是由于磷素在土壤中移动性差,植物根系对磷的获取主要依赖于根系接触到土壤体积的大小及根形态可塑性变化的强度^[42-43]。已有研究表明,在低磷胁迫以及邻株竞争下植物根系会启动一些形态方面的适应性机制^[44],如通过根系的长度、表面积、直径和体积等形态学指标的增加或减少,以适应低磷胁迫对自身生长的影响,从而有助于植物更高效吸收和利用土壤磷素^[22,45]。本研究表明,竞争处理和供磷水平对杉木根系长度和平均直径增量的影响均存在明显交互作用,其中竞争处理明显促进了根长、表面积、直径和体积等指标的生长(表2),且竞争条件下根长增量明显高于非竞争处理。根系长度的显著增加,有利于根系占领较多的土壤空间和公共资源,扩大其觅养的空间范围,特别是当根系向深层拓殖时,对移动性较差的矿质离子(如磷素)的吸收表现尤其重要。而且,竞争处理明显促进比根长的增大,有利于增强根系活力,这说明邻株竞争条件下,杉木根系可能采取了主动觅养策略^[20]。

然而,竞争处理和供磷水平对杉木根系表面积和体积增量指标的影响不存在明显交互作用(表2),这可能是因为竞争处理和供磷水平的影响效应相互叠加的结果^[20]。随着供磷水平的增加,根表面积和根体积增量等形态指标呈现显著的先上升后下降趋势,即在胁迫的中期和末期,在低磷胁迫下,杉木幼苗吸收磷素能力最强。这是由于植物为最大限度的利用土壤中有限的磷素,会主动调整根系构型的变化,从而调节根系对养分的吸收^[46-47],这种适应性表现为植物大部分根系向介质表层集中,根系分枝角度变大,根向地性减弱,根系变浅^[48-49]。在本文设计的竞争条件下通过测定根系参数旨在揭示根系的生长趋向性,基于本文没有测量根系夹角、三维构型等用来反映根系构型的指标、方法,故无法准确定量的分析竞争和非竞争条件下的根系构型发生的改变,而且植物对逆境环境的表型可塑性响应是在体内生理代谢等活动的调控下完成,因此在今后的研究中应进一步加强这方面的研究,以更全面阐明杉木对低磷和竞争胁迫的响应机制,为维持杉木人工林长期生产力提供科学依据。

4 结论

竞争处理中杉木地上部生物量与非竞争对照处理基本持平,根系生物量、根冠比均低于对照处理的单株幼苗。随着胁迫时间的延长,竞争与对照条件下生物量指标均增加。与胁迫前期相比,胁迫后期杉木幼苗地上部生物量、根系生物量、根冠比均明显增大。地上部生物量和根系生物量随着供磷量的增加呈下降趋势。竞争处理下的杉木幼苗根系长度、表面积、平均直径和体积的增量均明显大于非竞争处理;而且这4个根系形态指标均随着供磷水平的增加,呈现出先上升后下降的趋势,而随着胁迫时间的延长呈明显上升趋势。竞争处理明显提高了杉木的比根长,增强根系觅磷能力。

参考文献(References):

- [1] 李永夫,金松恒,叶正钱,黄坚钦,姜培坤. 低磷胁迫对山核桃幼苗根系形态和生理特征的影响. 浙江林学院学报, 2010, 27(2): 239-245.
- [2] 李杰,陈智文,石元亮,张清,李筱琳. 磷素活化剂对红壤磷形态及有效性影响的研究. 水土保持学报, 2011, 25(3): 83-86.
- [3] Mommer L, Van Ruijven J, Jansen C, Van De Steeg H M, De Kroon H. Interactive effects of nutrient heterogeneity and competition: implications for root foraging theory? *Functional Ecology*, 2011, 26(1): 66-73.
- [4] Casper B B, Jackson R B. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1997, 28(1): 545-570.
- [5] 王鹏,牟溥,李云斌. 植物根系养分捕获塑性与根竞争. 植物生态学报, 2012, 36(11): 1184-1196.

- [6] López-Arredondo D L, Leyva-González M A, González-Morales S I, López-Bucio J, Herrera-Estrella L. Phosphate nutrition: improving low phosphate tolerance in crops. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65(1): 95-123.
- [7] Zhang Y, Zhou Z C, Yang Q. Genetic variations in root morphology and phosphorus efficiency of *Pinus massoniana* under heterogeneous and homogeneous low phosphorus conditions. *Plant and Soil*, 2013, 364(1/2): 93-104.
- [8] De Kroon H. How do roots interact? *Science*, 2007, 318(5856): 1562-1563.
- [9] 罗维成, 曾凡江, 刘波, 张利刚, 宋聪, 彭守兰, Arndt S K. 疏叶骆驼刺根系对土壤异质性和种间竞争的反应. *植物生态学报*, 2012, 36(10): 1015-1023.
- [10] 郝鹏, 李景文, 丛日春, 张楠, 井家林, 黄晶晶. 苦豆子根系对土壤异质性和竞争者的响应. *北京林业大学学报*, 2012, 34(5): 94-99.
- [11] 陈伟, 薛立. 根系间的相互作用——竞争与互利. *生态学报*, 2004, 24(6): 1243-1251.
- [12] Fang S Q, Gao X, Deng Y, Chen X P, Liao H. Crop root behavior coordinates phosphorus status and neighbors: from field studies to three-dimensional in situ reconstruction of root system architecture. *Plant Physiology*, 2011, 155(3): 1277-1285.
- [13] Fang S Q, Clark R T, Zheng Y, Iyer-Pascuzzi A S, Weitz J S, Kochian L V, Edelsbrunner H, Liao H, Benfey P N. Genotypic recognition and spatial responses by rice roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(7): 2670-2675.
- [14] 许华森, 云雷, 毕华兴, 高路博, 鲍彪. 核桃-大豆间作系统细根分布及地下竞争. *生态学杂志*, 2012, 31(7): 1612-1616.
- [15] 吴鹏飞, 马祥庆, 陈友力, 林文奖, 黄诗云, 刘露奇. 杉木无性系测定林磷素利用效率的比较. *福建农林大学学报: 自然科学版*, 2012, 41(1): 40-45.
- [16] 马祥庆, 梁霞. 植物高效利用磷机制的研究进展. *应用生态学报*, 2004, 15(4): 712-716.
- [17] 马祥庆, 范少辉, 刘爱琴, 陈绍栓, 林上杰. 不同栽植代数杉木人工林土壤肥力的比较研究. *林业科学研究*, 2000, 13(6): 577-582.
- [18] 范少辉, 马祥庆, 陈绍栓, 林上杰. 多代杉木人工林生长发育效应的研究. *林业科学*, 2000, 36(4): 9-15.
- [19] 马祥庆, 范少辉, 陈绍栓, 林上杰. 杉木人工林连作生物生产力的研究. *林业科学*, 2003, 39(2): 78-83.
- [20] Wu P F, Wang G Y, Farooq T H, Li Q, Zou X H, Ma X Q. Low phosphorus and competition affect Chinese fir cutting growth and root organic acid content: does neighboring root activity aggravate P nutrient deficiency? *Journal of Soils and Sediments*, 2017, 17(12): 2775-2785.
- [21] 邹显花, 吴鹏飞, 贾亚运, 马静, 马祥庆. 杉木根系对不同磷斑块浓度与异质分布的阶段性响应. *植物营养与肥料学报*, 2016, 22(4): 1056-1063.
- [22] 韦如萍, 胡德活, 晏姝, 郑会全, 王润辉. 不同供磷浓度对杉木苗根系和盆栽土壤的影响. *华南农业大学学报*, 2016, 37(6): 77-83.
- [23] 李琦, 吴鹏飞, 陈智裕, 邹显花. 邻株低磷竞争处理对杉木幼苗生长的影响. *信阳师范学院学报: 自然科学版*, 2014, 27(3): 351-354.
- [24] 李林源, 连华萍, 许鲁平. 杉木种子园良种与优良无性系造林试验. *林业科技开发*, 2015, 29(1): 30-32.
- [25] Downie H, Holden N, Otten W, Spiers A J, Valentine T A, Dupuy L X. Transparent soil for imaging the rhizosphere. *PLoS One*, 2012, 7(9): e44276.
- [26] Wu P F, Ma X Q, Tigabu M, Wang C, Liu A Q, Odén P C. Root morphological plasticity and biomass production of two Chinese fir clones with high phosphorus efficiency under low phosphorus stress. *Canadian Journal of Forest Research*, 2011, 41(2): 228-234.
- [27] 中华人民共和国农业部. NY/T2017—2011 植物中氮、磷、钾的测定. 北京: 中华人民共和国农业部, 2011.
- [28] Pregitzer K S, DeForest J L, Burton A J, Allen M F, Ruess R W, Hendrick R L. Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 2002, 72(2): 293-309.
- [29] 汪金松, 范秀华, 范娟, 张春雨, 夏富才. 地上竞争对林下红松生物量分配的影响. *生态学报*, 2012, 32(8): 2447-2457.
- [30] Karban R. Plant behaviour and communication. *Ecology Letters*, 2008, 11(7): 727-739.
- [31] Hodge A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 2004, 162(1): 9-24.
- [32] Novoplansky A, Goldberg D E. Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. *Journal of Vegetation Science*, 2001, 12(2): 199-208.
- [33] 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.
- [34] Casper B B, Cahill J F, Hyatt L A. Above-ground competition does not alter biomass allocated to roots in *Abutilon theophrasti*. *New Phytologist*, 1998, 140(2): 231-238.
- [35] 范高华, 崔桢, 张金伟, 黄迎新, 神祥金, 赵学勇. 密度对尖头叶藜生物量分配格局及异速生长的影响. *生态学报*, 2017, 37(15): 5080-5090.
- [36] 黎磊, 周道玮, 盛连喜. 密度制约决定的植物生物量分配格局. *生态学杂志*, 2011, 30(8): 1579-1589.
- [37] Watt M S, Whitehead D, Mason E G, Richardson B, Kimberley M O. The influence of weed competition for light and water on growth and dry matter partitioning of young *Pinus radiata*, at a dryland site. *Forest Ecology and Management*, 2003, 183(1/3): 363-376.
- [38] 汪金松, 范秀华, 范娟, 张春雨, 夏富才. 林木竞争对臭冷杉生物量分配的影响. *林业科学*, 2012, 48(4): 14-20.
- [39] 曹翠玲, 毛圆辉, 曹朋涛, 刘建朝, 杨向娜. 低磷胁迫对豇豆幼苗叶片光合特性及根系生理特性的影响. *植物营养与肥料学报*, 2010, 16

(6): 1373-1378.

- [40] 廉满红, 田宵鸿, 曹翠玲. 低磷条件下熊猫豆光合特性及碳水化合物累积变化研究. 干旱地区农业研究, 2011, 29(5): 87-93, 99-99.
- [41] 叶镜中, 姜志林. 苏南丘陵区杉木根系的生态特性. 南京林业大学学报(自然科学版), 1980, 4(1): 43-51.
- [42] 张东梅, 宋鑫, 张丽静, 胡晓炜, 陈晓龙, 张燕慧. 不同供磷水平对紫穗槐生长及根系形态的影响. 草业科学, 2014, 31(9): 1767-1773.
- [43] Mommer L, Visser E J W, Van Ruijven J, De Caluwe H, Pierik R, De Kroon H. Contrasting root behaviour in two grass species: a test of functionality in dynamic heterogeneous conditions. *Plant and Soil*, 2011, 344(1/2): 347-360.
- [44] Lynch J P. Root phenes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture. *Plant, Cell and Environment*, 2015, 38(9): 1775-1784.
- [45] 梅莉, 王政权, 韩有志, 谷加存, 王向荣, 程云环, 张秀娟. 水曲柳根系生物量、比根长和根长密度的分布格局. *应用生态学报*, 2006, 17(1): 1-4.
- [46] 刘灵, 廖红, 王秀荣, 严小龙. 不同根构型大豆对低磷的适应性变化及其与磷效率的关系. *中国农业科学*, 2008, 41(4): 1089-1099.
- [47] 陈苏英. 不同家系杉木根系三维构型的差异及其对养分胁迫的响应研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2014.
- [48] 廖红, 严小龙. 菜豆根构型对低磷胁迫的适应性变化及基因型差异. *植物学报*, 2000, 42(2): 158-163.
- [49] 朱同林, 方素琴, 李志垣, 刘玉涛, 廖红, 严小龙. 基于图像重建的根系三维构型定量分析及其在大豆磷吸收研究中的应用. *科学通报*, 2006, 51(16): 1885-1893.