

DOI: 10.20103/j.stxb.202404190880

李亚超, 王讷敏, 张慧, 林文奖, 马祥庆, 吴鹏飞. 基于¹³C 标记的低磷胁迫杉木根系亲缘识别分析. 生态学报, 2024, 44(23): 10827-10837.

Li Y C, Wang N M, Zhang H, Lin W J, Ma X Q, Wu P F. Analysis of root kin recognition ability of Chinese fir in low phosphorus environments based on ¹³C labeling. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(23): 10827-10837.

基于¹³C 标记的低磷胁迫杉木根系亲缘识别分析

李亚超^{1,2}, 王讷敏^{1,3}, 张 慧^{1,4}, 林文奖⁵, 马祥庆^{1,2}, 吴鹏飞^{1,2,*}

1 福建农林大学林学院, 福州 350002

2 国家林业草原杉木工程技术研究中心, 福州 350002

3 江苏省水文水资源勘测局盐城分局, 盐城 224001

4 福建省马尾闽江河口湿地省级自然保护区管理处, 福州 350002

5 福建省漳平五一国有林场, 龙岩 364400

摘要:为了探究低磷(P)胁迫下不同亲缘关系邻株对杉木生长的影响规律,验证杉木根系是否具有亲缘识别行为,采用室内盆栽控制试验,选择 2 个杉木半同胞家系(No.32、No.28)为试验材料,利用¹³C 同位素标记方法,分别在不同供 P 水平条件下(1.0 mmol/L KH₂PO₄, P₁和 0 mmol/L KH₂PO₄, P₀),构建亲缘组(No.32+No.32*, *为进行¹³C 同位素标记的植株)、非亲缘组(No.28+No.32*) 2 种亲缘邻株栽植模式,以杉木单株栽植(No.32*)为对照处理(CK),分别对不同处理中 No.32 杉木幼苗的地上部进行¹³C 同位素标记,测定不同亲缘邻株下的杉木根长、根表面积、根体积、根平均直径等生长指标,以及邻株参试苗木叶、茎、根的¹³C 丰度的差异性。No.32* 的邻株植物在未标记¹³C 的情况下检测出¹³C 丰度发生显著变化。在不供 P 处理下发现非亲缘组 No.28 的全株总¹³C 丰度显著高于亲缘组 No.32,表明低 P 胁迫促进杉木与非亲缘邻株的 C 交流。不供 P 处理下非亲缘组 No.32* 杉木全株生物量比亲缘组 No.32* 低了 31.3%,供 P 水平显著改变了杉木与邻株的相处生长模式,与非亲缘植株相邻的杉木全株生物量减少,根冠比降低,生长发育减弱。不供 P 处理下,非亲缘组 No.32* 比 CK 组提高 46.0%根表面积,降低 74.7%根体积。不供 P 处理下,非亲缘邻株促进杉木根表面积增加,提高 P 获取能力,增强杉木地下部分竞争力。不供 P 处理下,非亲缘组 No.32* 全株 P 含量与 CK 组没有显著差异,而亲缘组显著低于 CK 组,非亲缘组 No.32* 全株 P 利用效率(PUE)显著低于亲缘组,可见,在低 P 胁迫下亲缘邻株可促进杉木 PUE 的提高,缓解杉木的低 P 胁迫,维持逆境中杉木的正常生长发育。本研究发现杉木与邻株存在基于¹³C 交流的亲缘识别,低 P 胁迫下杉木面对亲缘植物表现出提高相互响应度,提高 PUE,面对非亲缘植物则表现出较强竞争力。养分匮乏下,杉木面对不同的亲缘邻株做不同的应对策略,这为优化杉木人工林种内或种间混交经营管理提供了理论依据。

关键词:杉木;根系亲缘识别;¹³C 同位素标记;低磷胁迫;邻株竞争

Analysis of root kin recognition ability of Chinese fir in low phosphorus environments based on ¹³C labeling

LI Yachao^{1,2}, WANG Nemin^{1,3}, ZHANG Hui^{1,4}, LIN Wenjiang⁵, MA Xiangqing^{1,2}, WU Pengfei^{1,2,*}

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

2 National Forestry Grassland Engineering and Technology Research Center of Chinese Fir, Fuzhou 350002, China

3 Yancheng Branch, Jiangsu Bureau of Hydrology and Water Resources Survey, Yancheng 224001, China

4 Mawei Minjiang Estuary Wetland Provincial Nature Reserve Management Office, Fuzhou 350002, China

5 Wuyi State-owned Forest Farm, Zhangping, Fujian Province, Longyan 364400, China

Abstract: To investigate the impact of kinship on the growth of Chinese fir under conditions of low phosphorus (P)

基金项目:国家自然科学基金项目(31870614);福建农林大学科技创新专项基金项目(KFB23051)

收稿日期:2024-04-19; **采用日期:**2024-10-08

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

availability and determine if kin recognition behavior exists Chinese fir roots, an indoor controlled pot experiment was conducted. Two half-sib families (No.32 and No.28) of Chinese fir were selected as the experimental subjects. Using the ^{13}C isotope labeling technique, plants from both the kin (No.32+No.32*, * labeled with ^{13}C isotope) and non-kin (No.28+No.32*) groups were established under different levels of P supply (1.0 mmol/L KH_2PO_4 , P_1 and 0 mmol/L KH_2PO_4 , P_0). A single planting of Chinese fir (No.32*) served as the control (CK). In the different treatments, the aboveground parts of Chinese fir (No.32*) seedlings were isotopically labeled with ^{13}C . Growth parameters, including root length, surface area, volume, and average diameter, were measured for Chinese fir seedlings under different kinship neighboring trees. Additionally, the differential patterns in ^{13}C abundance were determined for roots, stems, and leaves of neighboring seedlings of No.32*. The ^{13}C abundance in neighboring plants of different kin of No.32* exhibited significant heterogeneity. Under P-deficient conditions, the ^{13}C abundance in the non-kin group (No.28) was significantly higher than in the kin group (No.32), indicating that low P stress facilitates carbon exchange between unrelated individuals of Chinese fir. Conversely, under low P stress, the total biomass of the non-kin group (No.32*) was 31.3% lower than that of the kin group. Varying levels of P supply significantly altered the growth pattern of Chinese fir and its neighboring plants. The total biomass of Chinese fir adjacent to non-kin neighboring plants decreased, accompanied by a reduction in root-to-shoot ratio and weakened growth and development. Under low P stress, the non-kin group (No.32*) exhibited a 46.0% increase in root surface area compared to the CK group (No.32*), while experiencing a 74.7% decrease in root volume. Under low P stress, non-kin neighboring plants promoted an increase in Chinese fir root surface area, enhancing P acquisition capability and strengthening its competitive ability in the underground environment. The total P content of No.32* in the non-kin group was not significantly different from that in the CK group (No.32*), while that in the kin group was significantly lower. The total P use efficiency (PUE) of No.32* in the non-kin group decreased by 35.6% compared to that of the kin group (No.32*). Therefore, under P-deficient conditions, kin neighboring plants promoted an increase in Chinese fir's PUE, alleviated its P deficiency stress, and helped maintain its normal growth and development under adverse conditions. This study provided evidence of kin recognition in Chinese fir and its neighboring plants based on ^{13}C exchange. Under low P stress, Chinese fir exhibited increased mutual responsiveness and enhanced PUE when faced with kin plants while demonstrating stronger competitiveness against non-kin plants. The study demonstrates that under nutrient deficiency, Chinese fir adopts different response strategies depending on the kinship of neighboring plants, thus providing a theoretical basis for improving the management of Chinese fir plantations, whether intraspecific or interspecific.

Key Words: *Cunninghamia lanceolata*; root kin recognition; ^{13}C isotope labeling; phosphorus deficiency stress; neighbor competition

磷(Phosphorus, P)是植物生长发育的基本元素,参与多种代谢过程和关键物质的合成,在植物的生长发育过程中起着至关重要的作用^[1-2]。杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国南方重要的优质造林树种,然而,随着其栽植代数的增加,土壤有效 P 匮乏已成为限制其长期生产力的重要因素^[3]。为满足杉木生长需求,传统上采用施肥的方法,但施肥无法长期可持续满足杉木生长并对环境造成严重危害^[4]。近年来,有学者研究挖掘出了能够高效利用土壤 P 的优良杉木基因型(包括家系、无性系或品种),这些 P 高效利用杉木基因型可通过改变根系长度、根系表面积,提高有机酸分泌等方式应对低 P 胁迫^[5-7]。杉木在较长生长周期过程中难免遭遇同种或种间林木的营养竞争,林木间的竞争是导致杉木生物量减少的主要原因之一^[8]。在杉木与木荷(*Schima superba*)混交林中发现种间的竞争对植物根系生长具有显著影响^[9],这说明种间竞争与杉木根系重塑有着紧密的联系。那么,在土壤供 P 不足的逆境中,这种种间或种内竞争关系是否会被调节,特别是 P 高效利用杉木基因型的耐 P 机制是否会发生改变还是继续维持?

植物不能选择或离开它的邻居,如何确定邻株植物之间竞争关系类型(积极、中性和消极)的影响因素尤

为重要,其中个体间的亲缘关系愈受关注^[10-11]。植物与动物一样,在生长发育过程中会表现出亲缘识别与选择的现象,即植株会辨识周围植物与自己的亲缘性,并根据亲缘关系的远近来调整自己与周围植株的竞争策略^[12]。因此,在杉木人工培育过程中,通过选择不同亲缘关系造林树种构建合理的种内或种间关系对于林分可持续经营具有重要意义。目前关于植物亲缘识别的研究报道集中在营养物质供给充足的条件下开展相关试验,而当土壤中的营养物质有限时,植物亲缘识别行为的竞争成本可能超过其获得实际收益,那么植物识别行为与环境条件之间有着怎样的协调关系^[13]? 仅仅基于比较不同亲缘邻株之间的竞争试验还不足以验证杉木与邻株之间存在亲缘识别,而且根系生长在地下,原位观测及取样比较困难,邻株植物与杉木根际之间复杂的互作关系更是增加研究难度。已有研究表明,可以通过标记植物光合作用同化到体内的碳(C)来研究植物地下根系相互作用后的传输路径即利用 ^{13}C 同位素示踪法,以阐明植物通过根系进行化学通讯的过程^[14]。

鉴于此,采用室内盆栽控制试验,利用 ^{13}C 同位素示踪法,选择 2 个杉木半同胞家系 (No.32、No.28) 为试验材料,构建低 P 胁迫下亲缘组 (No.32+No.32*, * 为进行 ^{13}C 同位素标记的植株) 和非亲缘组 (No.28+No.32*) 2 种不同亲缘邻株栽植模式,以杉木单株栽植 (No.32*) 为对照处理,测定不同亲缘关系下的杉木幼苗根长、根表面积、根体积、根直径等生理指标,以及邻株参试苗木 ^{13}C 丰度的差异性。阐明杉木幼苗根系是否能够感知不同亲缘邻株的存在? 进一步验证低 P 胁迫能否会改变杉木幼苗根系的这种亲缘识别能力? 为优化杉木人工林种内或种间混交经营管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选取福建省漳平五一国有林场单系采种的半同胞家系 No.28 和 No.32 一年生,且长势均一的杉木幼苗为试验对象^[15]。

1.2 试验设计

选择杉木幼苗生长旺盛期(5 月份)开始在福建农林大学林学院温室大棚内进行盆栽控制试验,2 个月之后进行参试幼苗的收获处理。采用长 50 cm、宽 25 cm 和高 25 cm 自主设计亲缘识别行为试验装置开展研究^[16],该装置由玻璃材质制作,其地上部用玻璃罩隔离,根系生长环境互通,种植间距 30 cm,苗木种植和收获时邻株根系之间未见物理接触(图 1—图 2)。

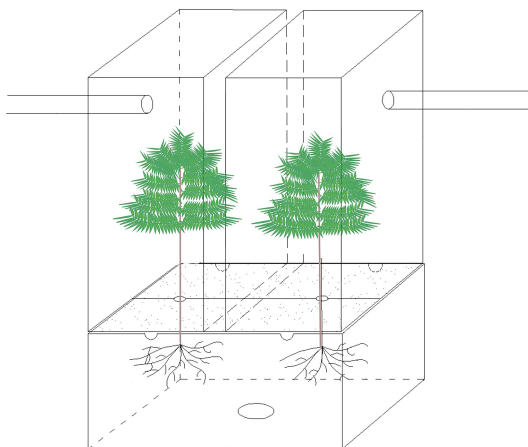


图 1 亲缘识别行为试验装置

Fig.1 Experimental device for kin recognition behavior testing



图 2 室内盆栽控制试验

Fig.2 Indoor experiment with pot plantings

利用 2 个杉木家系 (No.28 和 No.32) 和 2 个供 P 水平,共设置 6 个处理(表 1)。其中,2 个供 P 水平分别为正常供 P ($1.0 \text{ mmol/L KH}_2\text{PO}_4$, P_1) 和不供 P ($0 \text{ mmol/L KH}_2\text{PO}_4$, P_0),不供 P 处理中的 K^+ 由 KCl 平衡,其

余营养元素:5.0 mmol/L KNO₃,2.0 mmol/L MgSO₄ · 7H₂O,5.0 mmol/L Ca (NO₃)₂ · 4H₂O,1.0 ml/L FeEDTA,46.3 μmol/L H₃BO₃,0.3 μmol/L CuSO₄ · 5H₂O,0.8 μmol/L ZnSO₄ · 7H₂O,9.1 μmol/L MnCl₂ · 4H₂O,0.4 μmol/L H₂MO · 4H₂O^[17]。2 个亲缘关系分别为亲缘组(No.32+No.32*,* 为进行¹³C 同位素标记的植株)和非亲缘组(No.28+No.32*)的不同亲缘邻株,以 No.32* 杉木家系单株幼苗作为对照组(CK)。每个处理进行 5 个重复。

分别对不同处理中 No.32 杉木幼苗的地上部进行¹³C 同位素标记,每次向标记室内植株喂养 0.10 g 含 99%的 Na₂¹³CO₃(上海赛弗生物科技有限公司),利用注射器向烧杯内加入 2 mol/L HCl 溶液,通过化学反应释放出¹³CO₂,不同供 P 处理两天后进行¹³C 喂养,之后每隔 10 d 进行一次,共进行 5 次¹³C 同位素喂养。试验期间,每 7 d 浇一次营养液,每盆每次浇 400 mL。选用洗净、灭菌河沙为栽培基质,基质中有效 P 含量 0.034 ± 0.007 mg/kg^[18],使用前对基质进行高温高压灭菌,避免基质中微生物对试验的影响。温室大棚室内温度为 26—30 ℃,湿度 75%,光照时间 14 h/d。

表 1 不同供 P 水平下杉木与不同亲缘邻株混植的试验设计

Table 1 Experimental design of Chinese fir seedlings mixed planting with different neighboring kinships under different P supply level conditions

供 P 水平 P supply level	处理 Treatment	标记同位素 ¹³ C Labeled isotope ¹³ C	未标记同位素 ¹³ C Unlabeled isotope ¹³ C
正常供 P 处理 Normal phosphorus supply treatment(P ₁)	对照组(CK)	No.32*	—
	亲缘组(K)	No.32*	No.32
	非亲缘组(NK)	No.32*	No.28
不供 P 处理 No phosphorus supply treatment(P ₀)	对照组(CK)	No.32*	—
	亲缘组(K)	No.32*	No.32
	非亲缘组(NK)	No.32*	No.28

P:磷 Phosphorus;P₁:正常供磷处理 Normal phosphorus supply treatment;P₀:不供磷处理 No phosphorus supply treatment;CK:对照组 Control check;K:亲缘组 Kin group;NK:非亲缘组 Non-kin group

1.3 试验方法

1.3.1 生长指标测定

盆栽试验开始和收获时分别测得参试幼苗的苗高、地径,分别记为初始值和终值,计算苗高和地径增量。

1.3.2 根系形态及生物量测定

盆栽试验开始和收获时分别利用根系扫描仪 Epson(Expression 11000XL)进行根系形态指标的测定,采用 2013 版 WinRHizo 定量分析根系的长度、表面积、体积和平均直径,各根系生长指标均使用增量表示。将杉木植株分成叶、茎和根,置于 105 ℃烘箱内杀青 30 min、后置于 80 ℃烘箱烘干至恒重,称重并粉碎。

1.3.3 P 含量及利用情况的测定

采用 H₂SO₄-HClO₄法(国家标准:GB/T1.1—1993)对样品进行消解,使用电感耦合等离子体发射光谱仪(Optima 8000)测定 P 含量;利用公式计算 P 累积量和 P 利用效率(P use efficiency,PUE),P 累积量=干重×P 含量,PUE=干重/(干重×P 含量)^[19]。

1.3.4 叶、茎、根¹³C 丰度的测定

使用同位素质谱联用仪(EA-IRMS)对样品中¹³C 丰度进行检测。碳同位素测量采用样品与标准物质相比较的方法^[20],δ¹³C=(R_{sa}/R_{PDB}-1)×1000‰,其中 R_{sa} 为样品的碳同位素比值,R_{sa}=¹³C/¹²C_{sa};R_{PDB} 为标准样品的碳同位素比值,R_{PDB}=¹³C/¹²C,为 0.0112372。标记植物一般采用 Atom(‰)来表示,Atom(‰)和 δ¹³C(‰)换公式如下:Atom‰¹³C=[(δ¹³C+1000)×R_{PDB}]/[(δ¹³C+1000)×R_{PDB}+1000]×1000‰。为排除幼苗自身¹³C 含量对试验的影响,对未进行¹³C 标记的 No.32 的邻株(No.32 和 No.28)中¹³C 丰度进行了检测,其中,在正常供 P 处理下,亲缘组(No.32)叶、茎、根¹³C 平均丰度分别为:(10.828±0.007)‰、(10.818±0.007)‰、

(10.818±0.004)‰,非亲缘组(No.28)叶、茎、根¹³C 平均丰度分别为:(10.818±0.002)‰、(10.824±0.002)‰、(10.828±0.010)‰,在不供P 处理下,亲缘组(No.32)叶、茎、根¹³C 平均丰度分别为:(10.818±0.007)‰、(10.832±0.008)‰、(10.822±0.009)‰,非亲缘组(No.28)叶、茎、根¹³C 平均丰度分别为:(10.832±0.006)‰、(10.840±0.003)‰、(10.820±0.006)‰,对比No.32 和No.28 叶、茎、根中¹³C 丰度,无显著差异存在,且供P 水平对此无显著影响。

1.4 数据统计与分析

使用SPSS 19.0 软件的ANOVA 进行双因素方差分析(因素:供P 水平和亲缘关系)和单因素方差分析,应用Tukey 多重比较法分析($P<0.05$),文中所有数据均用平均值±标准误表示,柱状图均用Graphpad prism 9 绘制。

2 结果与分析

2.1 供P 水平和亲缘关系对杉木邻株C 交流的影响分析

双因素方差结果表明(表2),供P 水平和亲缘关系这两个因素对No.32* 邻株(No.32、No.28)的茎¹³C 富集的影响存在显著的交互作用($P<0.05$)。非亲缘组No.28 叶¹³C 丰度显著高于亲缘组No.32(图3),在不供P 处理下非亲缘组No.28 茎和全株¹³C 含量显著高于亲缘组No.32,但非亲缘组No.28 根¹³C 含量显著低于亲缘组No.32(图3),说明低P 胁迫可显著促进杉木与非亲缘邻株之间通过C 化合物进行通讯交流。

表2 供P 水平和亲缘关系对No.32* 杉木相邻植株不同营养器官¹³C 丰度的双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVA of P supply level and kinship on ¹³C abundance in different organs of the adjacent plants of No.32* Chinese fir seedlings

因素 Factor	F			
	叶	茎	根	全株
供P 水平(A) P supply level	2.273 ^{ns}	0.125 ^{ns}	0.222 ^{ns}	1.149 ^{ns}
亲缘关系(B) Kinship	26.273 *	15.125 *	2.000 ^{ns}	8.170 *
A×B	0.818 ^{ns}	6.125 *	3.200 ^{ns}	2.043 ^{ns}

“*”表示 $P < 0.05$,“ns”表示 $P > 0.05$

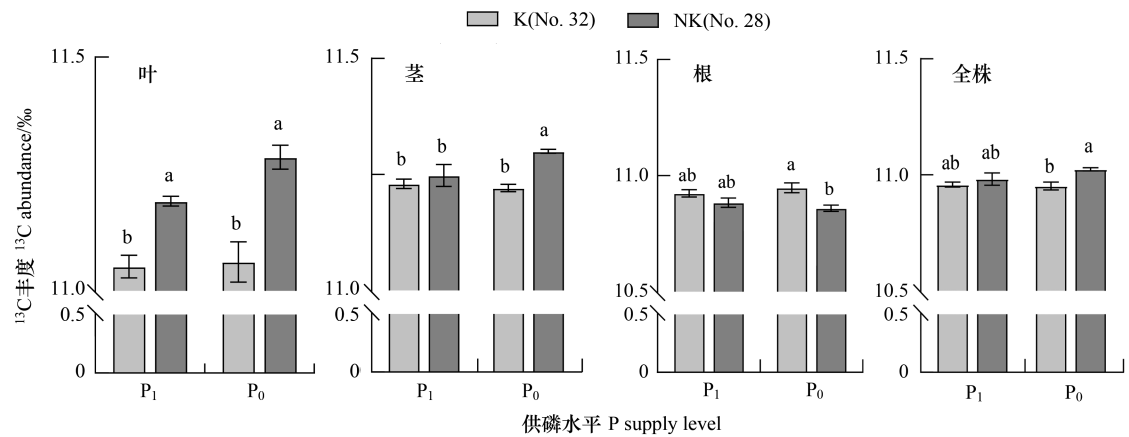


图3 不同供P 水平下No.32* 杉木相邻植株不同营养器官¹³C 丰度的比较

Fig.3 Comparison of ¹³C abundance in different organs of the adjacent plants of No.32* Chinese fir seedlings under different P supply level conditions

不同小写字母表示各处理在 $P<0.05$ 水平上差异显著;P₁:正常供磷处理 Normal phosphorus supply treatment,P₀:不供磷处理 No phosphorus supply treatment;K(No.32):亲缘组 No.32 No.32 of kin group,NK(No.28):非亲缘组 No.28 No.28 of non-kin group

2.2 供 P 水平和亲缘关系对杉木根系形态的影响分析

表 3 中,供 P 水平和亲缘关系对 No.32* 根表面积存在明显的交互作用($P < 0.05$)。在正常供 P 处理下非亲缘组 No.32* 根系长度是 CK 组的 1.8 倍($P < 0.05$),但在不供 P 处理下二者无显著差异(图 4);相比于 CK 组,非亲缘组 No.32* 在不供 P 处理下提高了 46.0%的根系表面积和降低了 74.7%的根系体积($P < 0.05$),而亲缘组 No.32* 在不供 P 处理下显著提高了根系长度,表面积和体积无显著变化(图 4);根系直径在不同供 P 水平下不同亲缘关系中无显著差异(图 4);不供 P 处理下,相比于亲缘邻株,非亲缘邻株促进杉木根系表面积增加,根系体积降低,从而提高杉木 P 的获取能力,改变了杉木根系构型及生长方式,增强杉木地下部分竞争力。从图 5 也可以看出,与亲缘组 No.32* 相比,非亲缘组杉木根系生长更加旺盛并积极朝向公共地域生长,亲缘组杉木根系则朝非公共地域生长。

表 3 供 P 水平和亲缘关系对 No.32* 杉木根系形态指标的双因素方差分析
Table 3 Two-way ANOVA of P supply level and kinship on root morphology traits of No.32* Chinese fir seedlings

因素 Factor	F			
	根长增量	根表面积增量	根体积增量	根直径增量
供 P 水平(A) P supply level	0.930 ^{ns}	123.736 *	0.151 ^{ns}	0.089 ^{ns}
亲缘关系(B) Kinship	19.214 *	6.259 *	10.324 *	3.243 ^{ns}
A×B	0.686 ^{ns}	5.402 *	2.296 ^{ns}	0.295 ^{ns}

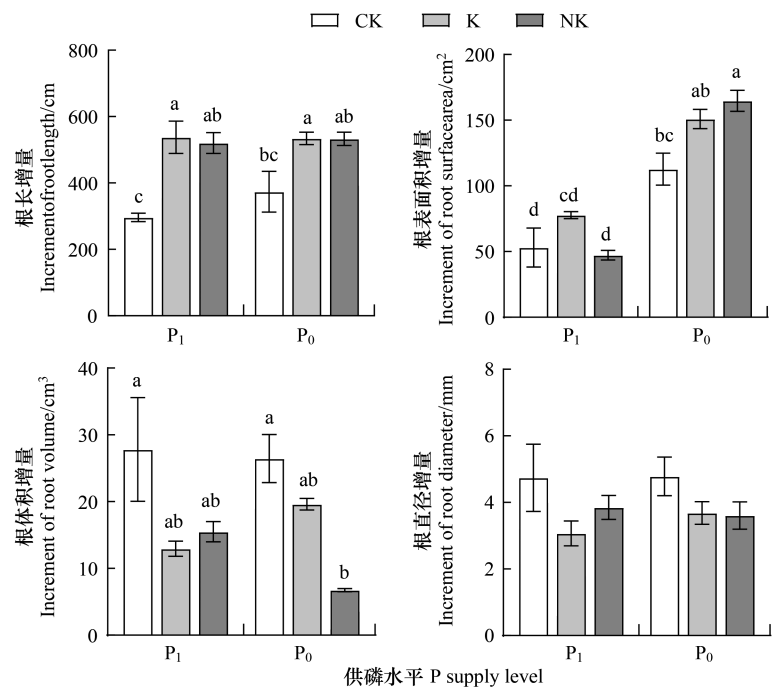


图 4 不同供 P 水平和亲缘关系条件下 No.32* 杉木根系形态指标的比较

Fig.4 Comparison of root morphology traits of No.32* Chinese fir seedlings among different P supply level and kinship treatments

不同小写字母表示各处理在 $P < 0.05$ 水平上差异显著; P₁: 正常供磷处理 Normal phosphorus supply treatment; P₀: 不供磷处理 No phosphorus supply treatment; CK: 对照组 Control check; K: 亲缘组 Kin group; NK: 非亲缘组 Non-kin group

2.3 供 P 水平和亲缘关系对杉木生长及生物量分配的影响分析

以供 P 水平和亲缘关系因素对 No.32* 的杉木生长指标进行双因素分析,结果表明(表 4),杉木叶、茎、根和全株生物量以及根冠比在双因素交互上存在显著效应($P < 0.05$),相反,杉木苗高不受邻株亲缘关系及供 P 水平的影响(图 6)。相比于非亲缘邻株,亲缘邻株更能促进杉木地径增长(图 6);邻株的存在导致中杉木叶

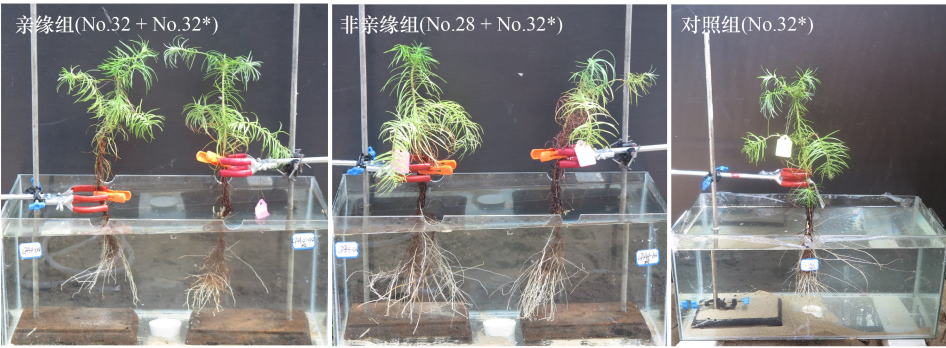


图 5 亲缘组、非亲缘组和对照组邻株根系生长情况的观测

Fig.5 Observation of root growth in different experiment treatments of kin group, non-kin group and CK group

参试苗木收获后,将盆栽装置内的沙子置换为清水,以观察根系生长状况;* 为进行¹³C 同位素标记的植株

生物量在正常供 P 处理下显著低于 CK 组(图 6),但在不供 P 处理下未见显著差异($P > 0.05$);不供 P 处理下亲缘组和非亲缘组 No.32* 茎、根、全株生物量及根冠比显著低于 CK 组(图 6),并且非亲缘组 No.32* 杉木全株生物量显著低于亲缘组 No.32*,不供 P 处理显著影响了杉木与邻株的相处生长模式,显著降低了邻株种植中杉木全株生物量,并下调杉木根冠比,限制邻株种植中杉木的生长发育,特别是有非亲缘邻株的杉木。

表 4 供 P 水平和亲缘关系对 No.32* 杉木生长指标的双因素方差分析

Table 4 Two-way ANOVA of P supply level and kinship on growth traits of No.32* Chinese fir seedlings

因素 Factor	F						
	苗高增量	地径增量	叶生物量	茎生物量	根生物量	全株生物量	根冠比
供 P 水平(A) P supply level	0.248 ^{ns}	6.018 *	9.742 *	45.368 *	6.979 *	8.625 *	49.084 *
亲缘关系(B) Kinship	1.280 ^{ns}	15.272 *	7.371 *	4.366 *	13.092 *	11.084 *	13.603 *
A×B	0.141 ^{ns}	0.190 ^{ns}	13.728 *	28.710 *	37.048 *	35.012 *	25.826 *

2.4 供 P 水平和亲缘关系对杉木 P 含量及利用效率的影响分析

双因素方差结果表明(表 5),不同供 P 水平和亲缘关系对杉木 P 吸收、利用及分布均具有较大影响,特别是对不同营养器官 P 累积量具有显著影响($P < 0.05$)。

表 5 供 P 水平和亲缘关系对 No.32* 杉木 P 利用能力指标的双因素方差分析

Table 5 Two-way ANOVA of P supply level and kinship on the traits of P use ability of No.32* Chinese fir seedlings

因素 Factor	F											
	P 含量				P 累积量				PUE			
	叶	茎	根	全株	叶	茎	根	全株	叶	茎	根	全株
供 P 水平(A) P supply level	1.560 ^{ns}	3.380 ^{ns}	43.466 *	68.418 *	24.128 *	6.665 *	59.988 *	17.335 *	1.995 ^{ns}	4.601 *	39.666 *	44.931 *
亲缘关系(B) Kinship	4.378 *	8.679 *	5.321 *	12.662 *	14.435 *	12.726 *	16.610 *	15.655 *	2.406 ^{ns}	9.184 *	5.516 *	12.163 *
A×B	20.934 *	0.736 ^{ns}	3.915 *	3.318 ^{ns}	50.334 *	26.892 *	46.910 *	57.474 *	13.913 *	0.638 ^{ns}	4.884 *	8.613 *

PUE:磷利用效率 Phosphorus use efficiency

非亲缘组 No.32* 叶 P 含量在正常供 P 处理下显著低于 CK 组,但在不供 P 处理下显著高于 CK 组(图 7);亲缘组 No.32* 茎 P 含量在不供 P 处理下显著低于 CK 组,同时不供 P 处理导致亲缘组和 CK 组 No.32* 根 P 含量下降,分别下降 44.3%和 49.7%(图 7);从全株 P 含量来看,不供 P 处理下非亲缘组 No.32* 与 CK 组没有显著差异,亲缘组 No.32* 显著低于 CK 组(图 7),亲缘邻株降低杉木全株 P 含量;不供 P 处理显著降低 CK 组 No.32* 叶 P 累积量,但对有邻株的杉木无显著影响(图 7),不供 P 处理下邻株的存在导致杉木茎、根和全

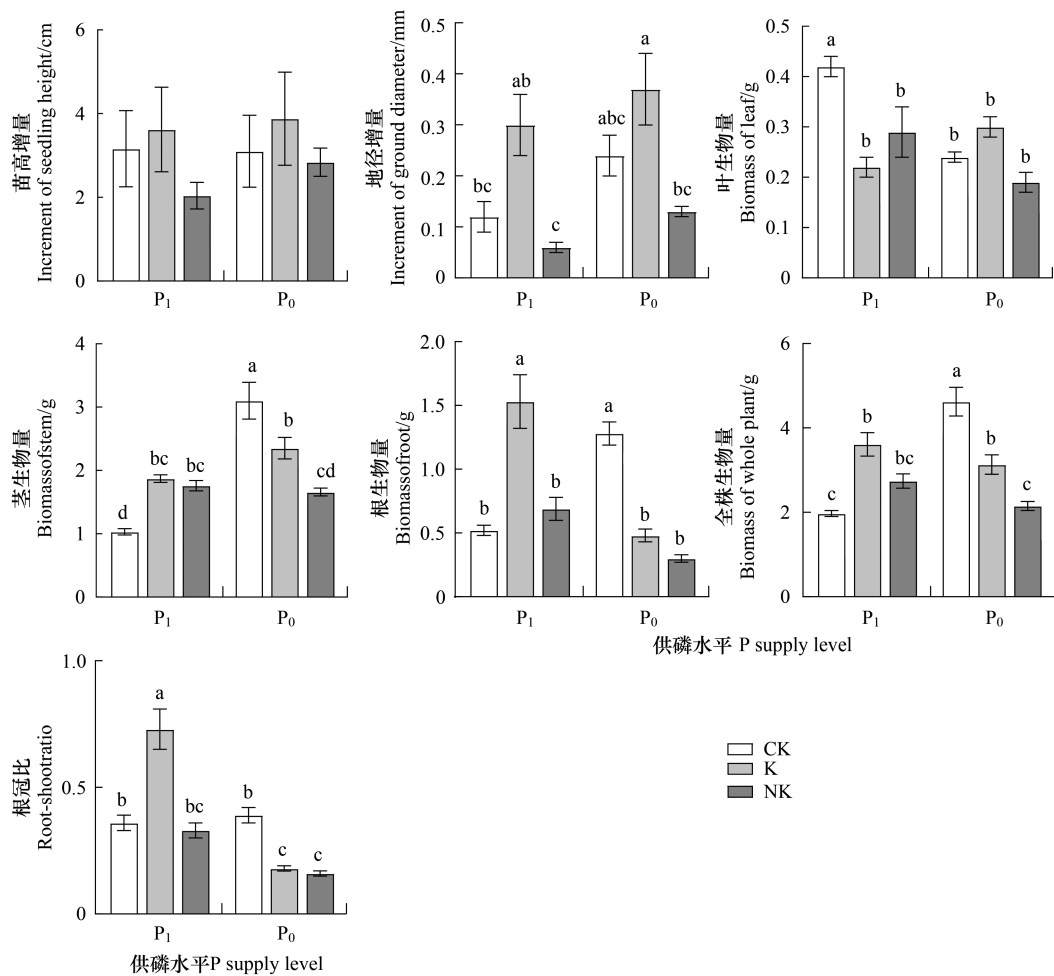


图6 不同供P水平和亲缘关系条件下No.32*杉木生长指标的比较

Fig.6 Comparison of growth traits of No.32* Chinese fir seedlings among different P supply level and kinship treatments

株P累积量显著低于CK组(图7),而杉木与邻株的亲缘关系对此无显著影响;不供P处理下非亲缘邻株导致杉木叶PUE显著低于CK组,亲缘邻株导致杉木茎PUE显著高于CK组,亲缘No.32*根和全株PUE在不供P处理下显著高于非亲缘组(图7)。相比较于非亲缘邻株,亲缘邻株减少杉木P含量,提高杉木PUE。

3 讨论

3.1 低P胁迫下杉木根系亲缘识别能力分析

已有研究表明,植物可通过根系分泌物识别与邻株的亲缘关系^[21],分泌物中C含量在植物识别亲缘关系中有显著变化^[22],因此使用¹³C同位素示踪法可以清晰准确定位到¹³C的位置,确定邻株植物接受¹³C并将¹³C转移利用的情况。植物光合作用产物通过韧皮部输送到地下部分用于根系生长,其中一部分释放于土壤,因此,杉木可以通过光合作用将¹³C吸收到体内,并利用根系分泌物、根呼吸以及细根生长延伸等过程向土壤中释放带有¹³C有机碳源等物质,并被邻近植株感知并吸收^[23]。本试验结果表明,杉木No.32*与邻株根系未有物理接触的条件下,邻株内检测出¹³C的富集,不同亲缘邻株体内¹³C丰度具有显著差异(图3),因此,可证明杉木可以通过根系进行邻株亲缘关系的识别,并且这种亲缘识别受供P水平的影响,在正常供P处理下,亲缘组和非亲缘组No.32*全株¹³C丰度的差异未达显著水平,但在不供P处理下发现非亲缘组No.32*全株¹³C丰度显著高于亲缘组(图3)。根系分泌物是植物根系进行亲缘识别的信息载体,携带了关于物种身份的特异性信息,因此,杉木可能在未与邻株根系物理接触之前,即通过根系分泌物完成通讯过程,并对不同亲缘关系

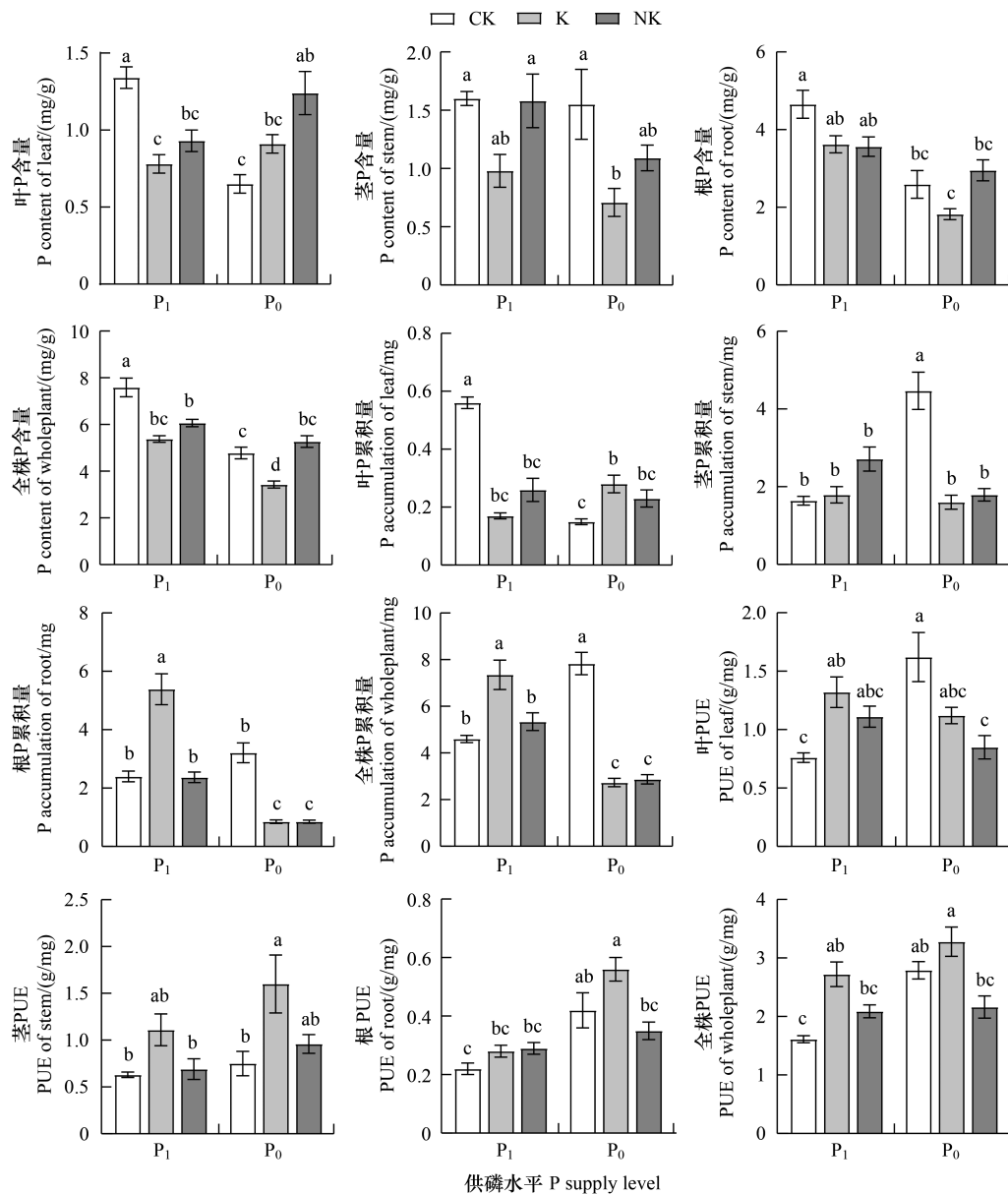


图 7 不同供 P 水平和亲缘关系条件下 No.32* 杉木利用能力指标的比较

Fig.7 Comparison of the traits of P use ability of No.32* Chinese fir seedlings among different P supply level and kinship treatments

的邻株植物产生不同的适应对策^[24]。在这个过程中杉木内生菌可能帮助杉木分解根分泌物使根系可以直接吸收利用的小分子营养物质^[25],完成基于 ^{13}C 的信息交流。

供 P 水平对不同亲缘邻株间之间 ^{13}C 的传输具有重要影响,本研究发现,不供 P 处理下,非亲缘组杉木 No.28 叶和茎 ^{13}C 丰度显著高于亲缘组 No.32,而根中显著低于亲缘组 No.32(图 3)。通过对低 P 胁迫下番茄 (*Solanum lycopersicum*) 的研究发现,植物可以重新将分泌出的根系分泌物重新吸收^[26]。因此,推测带有 ^{13}C 标记的根系分泌物也可能被邻株植物吸收并利用转化成自身成份。杉木与非亲缘邻株植物 C 交流能力比亲缘邻株更强,低 P 胁迫同样也加强了这种交流。后续应筛选相关根系分泌物进行研究,探究在亲缘识别过程中,哪种根系分泌物在相邻植物间交流中发挥重要作用。

3.2 根系亲缘识别行为对杉木抵抗低 P 胁迫的影响分析

自然界生态位竞争的现象普遍存在,当植物遭遇养分资源限制时,会利用叶、茎、根生物量等生长性状的

可塑性适应逆境,这些形状不仅是影响邻株生长,表现出竞争力,同时也可能是亲缘识别的性状^[27-28]。植物各器官生物量水平可以反映出植物生长状况^[29]。不供 P 处理下邻株植物的存在相对提高杉木叶生物量(图 6),因此,邻株植物的存在导致杉木增加光竞争,说明低 P 胁迫使杉木增强与邻株植物的地上竞争^[30],但不会增加地下部分的竞争。营养匮乏时,避免与亲缘邻株竞争,可以使植物通过回避竞争行为降低根系生长造成的竞争成本,相应地调整资源配置^[31],而根系生物量减少通常代表地下部分竞争力的减弱,降低与邻株植物的竞争,避免抢占公共资源^[32]。不供 P 处理导致亲缘组 No.32* 根系生物量显著下降,非亲缘组 No.32* 没有显著变化(图 6),相比于非亲缘邻株,亲缘邻株降低杉木地下竞争力。不供 P 处理显著降低亲缘组 No.32* 根冠比,而对非亲缘组没有显著影响(图 6),因此,低 P 胁迫变化改变杉木应对亲缘邻株的策略,不供 P 处理下,杉木面对非亲缘植物提高全株竞争力,杉木面对亲缘植物时,降低地下部分投入,优先对地上部分进行发育。

土壤中养分的有效性和分布是根系发育的线索,植物能够从环境中整合关于“邻居身份”和营养可用性的信息,与个体性状和可塑性结合,形成整体根系的生长模式^[33]。Hess 等发现,营养条件影响相邻植物之间的相互作用^[34]。亲缘邻株植物的存在显著提高杉木根系长度,表明杉木识别亲缘植物后,改变根系生长模式。根系表面积的增加,有助于根系吸收 P 的吸收^[35-36]。不供 P 处理下,非亲缘邻株的存在显著提高了杉木根系表面积(图 4),表明杉木面对非亲缘植物时表现出更强获取 P 的能力,同时也意味着在营养缺乏下,杉木选择提高自身竞争力,提高与邻株植物对 P 的竞争。杉木在低 P 胁迫下与非亲缘邻株相邻表现出根系表面积增加、根系体积减少,提高了杉木对 P 吸收的能力。

P 参与植物体内各种代谢过程,低 P 胁迫下 P 含量及利用情况对植物生长发育具有重要影响^[37]。那么不同亲缘邻株对杉木 P 含量及利用有怎样影响? 不供 P 处理下,亲缘组 No.32* 全株 P 含量显著低于 CK 组,而非亲缘组 No.32* 全株 P 含量与 CK 组没有显著差异(图 7),亲缘组 No.32* 全株生物量却显著高于非亲缘组(图 6),营养元素减少而生物量增加,表明养分利用效率的提高^[38],同时 PUE 的结果也验证这个推测,不供 P 处理下亲缘组 No.32* 全株 PUE 显著高于非亲缘组(图 7)。在不供 P 处理下,与亲缘植物相邻的杉木比非亲缘植物相邻的杉木具有更多的生物量、更少的 P 含量以及更高的 PUE,缓解杉木低 P 胁迫,并维持低 P 胁迫下杉木幼苗的正常生长发育,表明营养匮乏时,杉木选择与亲缘植物进行合作,而对非亲缘植物表现出更强竞争力,展开资源的抢夺。

4 结论

通过检测邻株¹³C 丰度可证明杉木可能通过根系分泌物等物质对邻株进行亲缘识别。低 P 胁迫下,非亲缘邻株使杉木根系表面积增加,根系体积减少,改变根构型,提高 P 获取能力,亲缘邻株使杉木生物量增加,P 含量减少,PUE 升高,提高杉木在低 P 胁迫下的 PUE。因此,低 P 胁迫下,杉木面对亲缘植物表现出互助,面对非亲缘植物表现出竞争。在今后应当开展外源根系分泌物对低 P 胁迫下杉木生长的影响的研究,进一步研究杉木在根系分泌物处理下的形态及生理的适应性变化,以探索低 P 胁迫下杉木应答机制,为提高杉木人工林生产及可持续发展奠定基础提供新的研究方向及理论基础。

参考文献(References):

- [1] Li H Y, Xu L T, Li J X, Lyu X C, Li S, Wang C, Wang X L, Ma C M, Yan C. Multi-omics analysis of the regulatory effects of low-phosphorus stress on phosphorus transport in soybean roots. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 992036.
- [2] Rawat P, Das S, Shankhdhar D, Shankhdhar S C. Phosphate-solubilizing microorganisms: mechanism and their role in phosphate solubilization and uptake. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2021, 21(1): 49-68.
- [3] Chen X T, Zhao G Y, Li Y L, Wei S M, Dong Y H, Jiao R Z. Close-to-Nature management shifts soil phosphorus availability and P-cycling genes in Chinese fir systems. *Plant and Soil*, 2024; 10.1007/s11104-024-06629-3.
- [4] 熊楚雯, 郭智滨, 周强华, 程艳波, 马启彬, 蔡占东, 年海. 大豆转录因子 NAC1 耐低磷胁迫的功能研究. *中国农业科学*, 2024, 57(3): 442-453.
- [5] Zou X H, Wei D, Wu P F, Zhang Y, Hu Y N, Chen S T, Ma X Q. Strategies of organic acid production and exudation in response to low-phosphorus stress in Chinese fir genotypes differing in phosphorus-use efficiencies. *Trees*, 2018, 32(3): 897-912.
- [6] Li J H, Luo D W, Ma G F, Jia L C, Xu J L, Huang H H, Tong Z K, Lu Y Q. Response of Chinese fir seedlings to low phosphorus stress and

- analysis of gene expression differences. *Journal of Forestry Research*, 2019, 30(1): 183-192.
- [7] 邹显花, 胡亚楠, 韦丹, 陈思同, 吴鹏飞, 马祥庆. 磷高效利用杉木对低磷胁迫的适应性与内源激素的相关性. *植物生态学报*, 2019, 43(2): 139-151.
- [8] Farooq T H, Wu W J, Tigabu M, Ma X Q, He Z M, Rashid M H U, Gilani M M, Wu P F. Growth, biomass production and root development of Chinese fir in relation to initial planting density. *Forests*, 2019, 10(3): 236.
- [9] 姚甲宝, 楚秀丽, 周志春, 童建设, 王晖, 余家中. 不同养分环境下木荷种源生长和根系发育对邻株竞争响应的差异. *应用生态学报*, 2017, 28(4): 1087-1093.
- [10] Anten N P R, Chen B J W. Detect thy family: Mechanisms, ecology and agricultural aspects of kin recognition in plants. *Plant Cell and Environment*, 2021, 44(4): 1059-1071.
- [11] Ehlers B K, Bilde T. Inclusive fitness, asymmetric competition and kin selection in plants. *Oikos*, 2019, 128(6): 765-774.
- [12] 赵元辰, 李雪枫, 王俐媛, 许超. 根系分隔方式对‘热研 5 号’圭亚那柱花草亲缘识别与选择的影响. *草业科学*, 2023, 40(2): 491-501.
- [13] Fan Y L, Zhang R C, Zhang Y L, Yue M. The effects of genetic distance, nutrient conditions, and recognition ways on outcomes of kin recognition in *Glechoma longituba*. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 950758.
- [14] Zhang C Y, Zhu J, Liu G, Huang Y Y, Huang G Q, Xu X. The sexual dimorphism displayed by the roots of mulberry (*Morus alba*) saplings depends on the sex of the neighboring plants. *Journal of Plant Ecology*, 2021, 14(6): 1037-1046.
- [15] 陈苏英, 马祥庆, 吴鹏飞, 林文奖, 陈友力, 邹显花, 陈奶莲. 1.5 代杉木种子园不同无性系生长和结实性状的评价. *热带亚热带植物学报*, 2014, 22(3): 281-291.
- [16] 吴鹏飞, 王讷敏, 高塔姆·纳拉扬·普拉萨德, 刘爱琴, 蔡丽平. 用于研究根系亲缘识别的试验装置及其工作方法. 福建省, CN201810772761.7, 2023-09-08.
- [17] 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.
- [18] Lai H Y, Wu K, Wang N M, Wu W J, Zou X H, Ma X Q, Wu P F. Relationship between volatile organic compounds released and growth of *Cunninghamia lanceolata* roots under low-phosphorus conditions. *Forest-Biogeosciences and Forestry*, 2018, 11: 713-720.
- [19] 于钦民, 徐福利, 王渭玲. 氮、磷肥对杉木幼苗生物量及养分分配的影响. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(1): 118-128.
- [20] 于晓燕, 池丽娟, 毛艳玲. 应用脉冲标记法对杉木富集¹³C 技术的初步研究. *核农学报*, 2014, 28(8): 1473-1477.
- [21] Semchenko M, Saar S, Lepik A. Plant root exudates mediate neighbour recognition and trigger complex behavioural changes. *The New Phytologist*, 2014, 204(3): 631-637.
- [22] Li J, Li W L, Xu X L. Root exudates induce rhizosphere effect benefits for plant N use efficiency and fitness of relatives for *Glycine max*. *Plant and Soil*, 2021, 469: 243-258.
- [23] 孙昭安, 陈清, 韩笑, 吴文良, 孟凡乔. ¹³C 脉冲标记法定量冬小麦光合碳分配及其向地下的输入. *环境科学*, 2018, 39(6): 2837-2844.
- [24] Wang N Q, Kong C H, Wang P, Meiners S J. Root exudate signals in plant-plant interactions. *Plant, Cell and Environment*, 2021, 44(4): 1044-1058.
- [25] Berthelot C, Leyval C, Foulon J, Chalot M, Blaudez D. Plant growth promotion, metabolite production and metal tolerance of dark septate endophytes isolated from metal-polluted poplar phytomanagement sites. *FEMS Microbiology Ecology*, 2016, 92(10): fiw144.
- [26] Tiziani R, Pii Y, Celletti S, Cesco S, Mimmo T. Phosphorus deficiency changes carbon isotope fractionation and triggers exudate reacquisition in tomato plants. *Scientific Reports*, 2020, 10(1): 15970.
- [27] Murphy G P, Dudley S A. Kin recognition: Competition and cooperation in *Impatiens* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany*, 2009, 96(11): 1990-1996.
- [28] File A L, Murphy G P, Dudley S A. Fitness consequences of plants growing with siblings: reconciling kin selection, niche partitioning and competitive ability. *Proceedings Biological Sciences*, 2012, 279(1727): 209-218.
- [29] 张潭, 唐达, 李思思, 李倩, 张震中, 王池宇, 谢守忠, 贺康宁. 盐碱胁迫对枸杞幼苗生物量积累和光合作用的影响. *西北植物学报*, 2017, 37(12): 2474-2482.
- [30] 李洁, 庞蕊, 徐兴良, 梁涛. 高粱对不同身份邻居的形态学与生理学响应. *应用与环境生物学报*, 2017, 23(5): 800-805.
- [31] Tomiolo S, Thomas C, Jespersen M K, Damgaard C F, Ehlers B K. Intraspecific interactions in the annual legume *Medicago minima* are shaped by both genetic variation for competitive ability and reduced competition among kin. *Basic and Applied Ecology*, 2021, 53: 49-61.
- [32] Dudley S A, File A L. Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters*, 2007, 3(4): 435-438.
- [33] Garlick K, Drew R E, Rajaniemi T K. Root responses to neighbors depend on neighbor identity and resource distribution. *Plant and Soil*, 2021, 467(1): 227-237.
- [34] Hess L, De kroon H. Effects of rooting volume and nutrient availability as an alternative explanation for root self/non-self discrimination. *Journal of Ecology*, 2007, 95(2): 241-251.
- [35] Deng Y P, Men C B, Qiao S F, Wang W J, Gu J F, Liu L J, Zhang Z J, Zhang H, Wang Z Q, Yang J C. Tolerance to low phosphorus in rice varieties is conferred by regulation of root growth. *The Crop Journal*, 2020, 8(4): 534-547.
- [36] Tshewang S, Rengel Z, Siddique K H, Solaiman Z M. Microbial consortium inoculant increases pasture grasses yield in low-phosphorus soil by influencing root morphology, rhizosphere carboxylate exudation and mycorrhizal colonisation. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2022, 102(2): 540-549.
- [37] 江瑞熠, 朱梦恬, 杨靖, 韩永振, 何天友, 荣俊冬, 郑郁善, 陈礼光. 低磷胁迫对麻竹幼苗叶片非结构性碳水化合物及抗氧化保护酶系统的影响. *福建农林大学学报: 自然科学版*, 2024, 53(1): 56-61.
- [38] Li J, Xu X L, Liu Y R. Kin recognition in plants with distinct lifestyles: implications of biomass and nutrient niches. *Plant Growth Regulation*, 2018, 84(2): 333-339.