

模拟氮沉降对低磷胁迫下马尾松无性系细根形态和氮磷效率的影响

宋 平¹ 张 蕊^{1*} 张 一² 周志春¹ 丰忠平³

¹中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 国家林业局马尾松工程技术研究中心, 浙江省林木育种技术研究重点实验室, 杭州 311400; ²西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100; ³浙江省淳安县姥山林场, 浙江淳安 311700

摘 要 根系是植物吸收土壤营养的关键部位, 不同径级根系的形态和功能差异不仅与植株自身的遗传因素有关, 而且受到土壤中营养元素分布和水平的影响。在我国亚热带高氮沉降和酸性红壤磷匮乏及不均一的土壤环境下, 研究林木不同径级根系对外界营养环境变化的响应有利于深入了解林木根系的觅养机制及规律。该文以马尾松(*Pinus massoniana*)无性系19-5 (高磷效率)和21-3 (低磷效率)为材料, 在同质低磷和异质低磷两种盆栽处理下, 设置3个氮水平(对照、中氮和高氮)的模拟氮沉降实验。结果表明: 1)马尾松无性系苗木的生长受磷环境、氮水平和无性系三因素共同影响, 模拟氮沉降显著促进了异质低磷下马尾松苗高和整株干物质量的增加, 而在同质低磷下氮效应不显著; 在异质低磷、高氮下, 无性系19-5的苗高和整株干物质量分别是无性系21-3的1.1倍和1.6倍。2)马尾松各径级细根长度和表面积随径级增大而减小, 模拟氮沉降促进了直径 ≤ 1.5 mm的细根的增生发育, 直径1.5–2.0 mm的细根和 > 2.0 mm的较粗根无明显变化; 另外, 直径 ≤ 1.5 mm的细根长度占总根长的比例保持在90.4%–92.8%范围内, 受氮影响较小。3)模拟氮沉降显著提高了异质低磷下无性系19-5 ≤ 1.5 mm的细根长度和表面积, 同时, 其根系氮、磷吸收效率较对照分别高出93.3%和148.4%; 无性系21-3的根系氮、磷吸收效率受氮影响较小; 根系氮、磷利用效率均无显著变化。上述结果表明, ≤ 1.5 mm的细根的增生发育和氮、磷吸收效率的提高可能是磷高效马尾松无性系应对高氮低磷环境的重要响应机制。

关键词 无性系; 细根; 氮沉降; 低磷胁迫; 马尾松

引用格式: 宋平, 张蕊, 张一, 周志春, 丰忠平 (2016). 模拟氮沉降对低磷胁迫下马尾松无性系细根形态和氮磷效率的影响. 植物生态学报, 40, 1136–1144. doi: 10.17521/cjpe.2016.0109

Effects of simulated nitrogen deposition on fine root morphology, nitrogen and phosphorus efficiency of *Pinus massoniana* clone under phosphorus deficiency

SONG Ping¹, ZHANG Rui^{1*}, ZHANG Yi², ZHOU Zhi-Chun¹, and FENG Zhong-Ping³

¹Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry; State Forestry Administration Engineering Research Center of Masson Pine; Zhejiang Provincial Key Laboratory of Tree Breeding, Hangzhou 311400, China; ²College of Forestry, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling, Shaanxi 712100, China; and ³Laoshan Forest Farm, Chun'an, Zhejiang 311700, China

Abstract

Aims In forest ecosystems with phosphorus (P) deficiency, the impact of atmospheric nitrogen (N) deposition on nutritional traits related to N and P uptake potentially affect plant growth and vegetation productivity. The objective of this study was to explore the effects of simulated N deposition on fine root morphological characteristics and efficiency of N and P absorption in *Pinus massoniana* under low P stress.

Methods Two clones of *P. massoniana* seedling with different P efficiency (high P efficiency 19-5 vs. low P efficiency 21-3) were used. A two-year pot experiment was applied with treatments of two P conditions, (i.e. homogeneous low P availability vs. heterogeneous low P availability) and three N deposition levels (0, 30 and 120 kg N·hm⁻²·a⁻¹; i.e., N0, N30, or N120, respectively).

Important findings 1) The growth of *P. massoniana* seedling was interactively affected the three factors: simulated N deposition, P condition and genotypes. Simulated N deposition increased the seedling height and dry mass under heterogeneous P deficiency, but did not significantly affect those traits under homogeneous P deficiency. Under heterogeneous P deficiency and N120 treatment, the seedling height and dry mass of clone 19-5 were 1.1 times and 1.6 times higher than that of clone 21-3, respectively. 2) Fine root length and surface area decreased as

收稿日期Received: 2016-03-24 接受日期Accepted: 2016-07-23

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: rui0218@126.com)

root diameter increased. N deposition significantly stimulated proliferation of fine root with diameter ≤ 1.5 mm, while roots with diameters ranged from 1.5 to 2.0 mm and over 2.0 mm were not influenced. The length of fine root ≤ 1.5 mm in diameter accounted for 90.4%–92.8% of the total root length and was not affected by N deposition. 3) Under the heterogeneous low P condition, clone 19-5 was found to respond to the simulated N deposition with increased root length and surface area in fine-root diameter class of ≤ 1.5 mm. Additionally, in compared with control, its N and P absorption efficiency were significantly enhanced 93.3% and 148.4%, respectively under N120 treatment. However, the N and P absorption efficiency of clone 21-3 was less affected by the simulated N deposition. The N and P use efficiency had no notable variation. Finally, we found that the proliferation of fine-root ≤ 1.5 mm in diameter and high N (P) absorption efficiency maybe the adaptive mechanisms of *P. massoniana* responding to atmospheric N deposition under P deficiency.

Key words clone; fine root; nitrogen deposition; phosphorus deficiency; *Pinus massoniana*

Citation: Song P, Zhang R, Zhang Y, Zhou ZC, Feng ZP (2016). Effects of simulated nitrogen deposition on fine root morphology, nitrogen and phosphorus efficiency of *Pinus massoniana* clone under phosphorus deficiency. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1136–1144. doi: 10.17521/cjpe.2016.0109

根系是植物的主要器官,它不仅使植物锚定在土壤中起固定作用,更重要的是通过其吸收土壤中的水肥来保障植物的正常生长,尤其是细根在植物营养吸收过程中起关键作用(Wells *et al.*, 2002)。例如,直径 ≤ 1.5 mm的根系占总根长和总根表面积的80%以上,是吸收水分和养分的重要功能组分,而直径 > 1.5 mm的根系所占比例相对较小,主要起运输和支撑作用(Eissenstat & Yanai, 2002; 刘莹等, 2010; 张蕊等, 2013)。已有研究证实,糖槭(*Acer saccharum*)、美国白蜡(*Fraxinus americana*)、湿地松(*Pinus elliottii*)和多脂松(*Pinus resinosa*)等幼苗吸收营养的根系主要集中在占总根长75%以上的短且细的细根(≤ 0.5 mm)部分(Pregitzer *et al.*, 1997, 2002)。

细根对土壤资源有效性表现出一定的塑性反应,主要包括形态塑性和生理塑性,并在一定条件下影响植物的生长(Wang *et al.*, 2006; Mou *et al.*, 2013)。研究表明,当土壤资源有效性增加时,细根会改变根系形态特征来提高对土壤养分的吸收能力(Burton *et al.*, 2000; Zhang *et al.*, 2013)。一般认为局部磷(P)供应提高时,植物能够快速调整细根的形态结构和生理功能,以便在富P斑块中获得有限且有效的养分,维持自身的生理功能(He *et al.*, 2003; Miller *et al.*, 2003; Henry *et al.*, 2009)。氮(N)对细根结构同样有重要影响,土壤N有效性增加可以促进植物细根生长,改变细根形态,如长度和表面积增加(程云环等, 2005; Meinen *et al.*, 2009),但也有相反说法(刘金梁等, 2009)。然而,许多研究仅关注N或P的单独作用,没有考虑二者对植物细根形态的共同影响,限制了对细根功能的了解(于立忠等, 2007)。因此,探究细根对

土壤资源变化的响应策略,对于充分挖掘林木高效利用土壤有限养分的潜力意义较大。

马尾松(*Pinus massoniana*)广泛分布于我国的亚热带地区,是重要的材用、脂用和造林树种(国家林业局, 2014)。其分布区土壤多为有效P极为匮乏的酸性红壤,严重限制了马尾松人工林的高产经营。近年来大气N沉降加剧,土壤N浓度增加,造成原有效P水平相对更低,这不仅扰乱了土壤的养分平衡,也使得土壤中营养元素的分布更加复杂(Holland *et al.*, 2004),更不利于马尾松对营养元素的吸收。目前,在马尾松适应不同类型低P胁迫及响应N沉降的生物学机制方面已取得重要研究进展,揭示了在P呈斑块分布的异质低P环境下,马尾松通过根构型的适应性变化适应异质低P胁迫、提高P营养效率的形态机制及遗传差异(周志春等, 2003; 杨青等, 2011; Zhang *et al.*, 2013a, 2013b),证实了模拟N沉降促进了异质低P环境下马尾松的生长及根系发育(庞丽等, 2014)。但是,前期研究均是以根系的长度、表面积和体积等整体根系为研究对象,较少考虑到细根(≤ 2 mm)和粗根(> 2 mm)在形态和功能上的差异。鉴于此,本文选择两个不同P效率马尾松无性系为研究对象,分析两个无性系细根发育对不同N-P处理的差异响应,进而探讨其生长表现与细根发育及N、P效率之间的关系,以揭示马尾松无性系高效觅养的可能机制。

1 材料和方法

1.1 供试材料

试验在浙江省淳安县姥山林场的苗圃(120.20°

E, 30.30° N, 海拔130 m)地的半开放温室大棚内进行。棚内温度与外界温度相当, 年平均气温17.5 °C, 相对湿度为40%–60%。试验材料来源于马尾松二代育种群体内控制授粉产生的全同孢子代中选择的无性系19-5 (高P效率)和无性系21-3 (低P效率), 经过扦插繁育的一年生幼苗, 苗高为8.0 cm, 基径为4.0 mm。盆栽容器采用定制的直径为20 cm、高36 cm的无纺布植树袋。盆栽基质来自浙江省淳安县姥山林场的贫瘠酸性红壤, 其全N和全P含量分别为0.41 g·kg⁻¹和0.35 g·kg⁻¹, 水解N、速效K和有效P含量分别为46.2 mg·kg⁻¹、37.9 mg·kg⁻¹和1.08 mg·kg⁻¹, pH 5.06, 有机质含量为6.40 g·kg⁻¹。

1.2 试验设计

设置为期2年的盆栽试验。于2012年3月开始, 采用2×3×2三因素析因设计(2个P水平、3个模拟N沉降水平、2个无性系)。P处理包括同质低P (Homo-LP)和异质低P (Hetero-LP)两个水平。其中Homo-LP处理土壤均采用有效P含量极低(1.08 mg·kg⁻¹)的贫瘠酸性红壤作为盆栽基质, 该处理可有效模拟森林土壤中P极为匮乏的针叶林立地环境。在Hetero-LP处理中, 按照底层(12 cm)、中层(12 cm)、表层(12 cm)的顺序依次填装土壤基质, 底层直接用有效P含量极低(1.08 mg·kg⁻¹)的贫瘠酸性红壤, 表层和中层用Ca(H₂PO₄)₂与酸性红壤基质混匀后依次添加, Ca(H₂PO₄)₂的用量分别为1.0和0.10 g·kg⁻¹ (相当于有效P含量约80和8 mg·kg⁻¹)。盆栽基质由上而下有效P含量逐渐降低的异质营养环境可模拟立地条件较好、表层营养丰富的针阔混交林或阔叶林土壤环境。

试验以向全株喷施NH₄NO₃溶液来模拟N沉降处理。共设置对照(N0)、中N (N30)和高N (N120) 3个水平。每年分别在马尾松生长旺盛的4–9月每月中旬向盆栽无性系苗木全株喷施NH₄NO₃溶液。N120和N30处理每次喷施的NH₄NO₃量分别为2.0 g·m⁻²和0.5 g·m⁻², 年喷施总量相当于120 kg·hm⁻²·a⁻¹和30 kg·hm⁻²·a⁻¹, 即2年生长长期内喷施总量分别为240 kg·hm⁻²和60 kg·hm⁻²。每个N-P处理设6次重复, 单株小区, 共计72株马尾松无性系幼苗。

1.3 栽培、收获和分析测定

盆栽试验在半开放的温室大棚内进行, 配置自动喷灌系统, 以保证马尾松无性系苗木正常生长的需水量。植株于2014年5月收获, 剔除生长异常植株,

每处理选定4株测定苗高和地径, 然后小心地将根系与土壤分开, 用去离子水清洗干净。用根系扫描仪对根系进行扫描成像, 利用图像分析软件WinRHIZO Pro STD1600+ (Regent Instruments Canada, Orlawa, Canada)进行分析, 以得到根总长度(RL)、根表面积(RSA)及各径级根系的长度、表面积等数据, 径级依次为径级1 (d1)、径级2 (d2)……径级5 (d5) (d1: 0–0.5, d2: 0.5–1.0, d3: 1.0–1.5, d4: 1.5–2.0, d5: >2.0, 单位: mm) (刘莹等, 2010)。将根、茎、叶三部分放在105 °C的烘箱中杀青30 min, 然后79 °C下至恒质量, 得到各部分的生物量。称取0.1 g左右的根, 用H₂SO₄-H₂O₂消煮后, 取消煮液用钼锑抗比色法测定根系中的P含量 (Anderson & Ingram, 1993), 用FOSS定氮仪 (Foss Sossanalytical a.s., Ahleroe, Denmark)测定N含量 (Bremner & Mulvaney, 1982)。

1.4 数据分析

元素吸收效率=整株吸收量(mg·plant⁻¹); 元素利用效率=干物质质量积累量/元素吸收量(g·mg⁻¹) (曹靖和张福锁, 2000)。盆栽幼苗的生长性状、根系参数和N、P吸收及利用效率等使用SAS的ANOVA程序进行三因素方差分析(P水平×N水平×无性系)和多重比较(LSD)以及*t*检验。

2 结果和分析

2.1 不同N-P处理对无性系幼苗生长和根系总体形态的影响

经过两个生长季, 在两种低P环境下, 随着N浓度的增加, 2个无性系的苗高和整株干物质质量均表现出增长趋势, 且在Hetero-LP下, 两无性系间差异显著(*p* < 0.05), 无性系19-5的苗高和整株干物质质量对模拟N沉降的正响应比无性系21-3更为敏感(图1)。在Hetero-LP-N120下, 无性系19-5表现出较强的生长势, 其苗高和整株干物质质量分别较Hetero-LP-N0高出33.9%和146.1% (图1A, 1B), 这种生长势显著高于同水平下无性系21-3, 如在Hetero-LP-N120水平下, 无性系19-5的苗高和整株干物质质量分别是无性系21-3的1.1倍和1.6倍。而在Homo-LP条件下, 两无性系的苗高和整株干物质质量差异不明显。

在两种低P环境下, 模拟N沉降刺激了两无性系根系的增生发育。由表1可以看出, 与对照相比, 在N增加条件下, 两无性系根干物质质量、根长及根

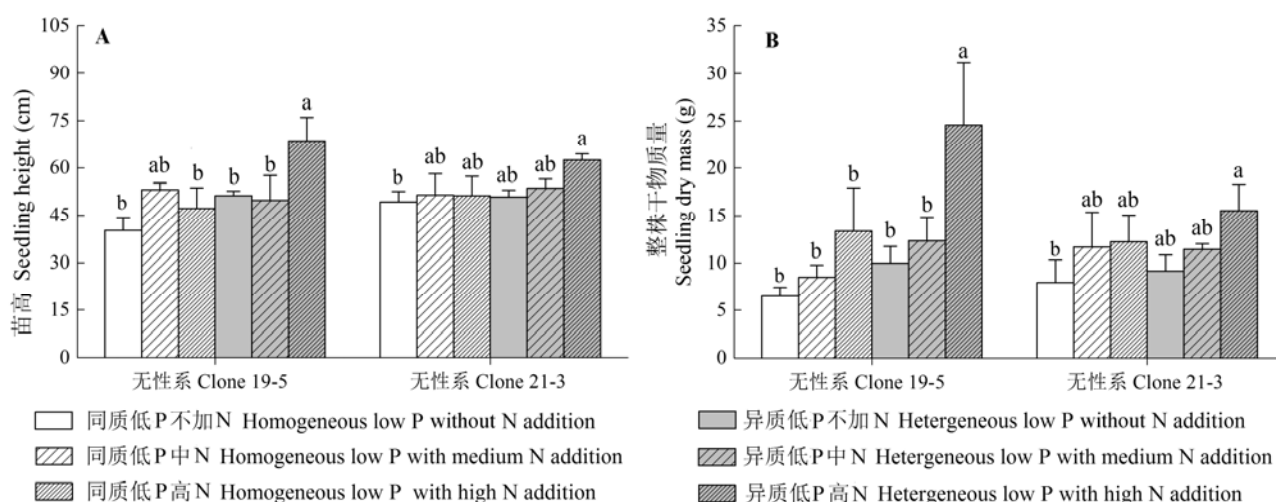


图1 不同N-P处理下马尾松无性系幼苗苗高和干物质质量(平均值±标准误差)。**A**, 苗高。**B**, 整株干物质质量。不同小写字母表示同一无性系下不同N-P处理之间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Seedling height and dry mass of *Pinus massoniana* clones under different N and P conditions (mean ± SE). **A**, Seedling height. **B**, Seedling dry mass. Different lowercase letters indicate significant differences among different nutrient treatments under the same clone ($p < 0.05$).

表1 不同N-P处理下马尾松无性系幼苗根系总体情况(平均值±标准误差)

Table 1 Root parameters of *Pinus massoniana* clones under different N and P conditions (mean ± SE)

无性系 Clone	性状 Trait	同质低P Homogeneous low P			异质低P Heterogeneous low P		
		对照 Control	中N Medium N	高N High N	对照 Control	中N Medium N	高N High N
		0 kg·hm ⁻² ·a ⁻¹	30 kg·hm ⁻² ·a ⁻¹	120 kg·hm ⁻² ·a ⁻¹	0 kg·hm ⁻² ·a ⁻¹	30 kg·hm ⁻² ·a ⁻¹	120 kg·hm ⁻² ·a ⁻¹
19-5	根生物量 Root biomass (g)	1.27 ± 0.24 ^a	1.86 ± 0.50 ^a	3.15 ± 1.33 ^a	2.53 ± 0.27 ^B	2.57 ± 0.70 ^B	6.22 ± 2.16 ^A
	根长 Root length (cm)	217.9 ± 77.6 ^a	507.1 ± 184.9 ^a	517.3 ± 164.8 ^a	362.1 ± 64.7 ^B	722.0 ± 133.2 ^{AB}	1 300.9 ± 426.0 ^A
	根表面积 Root surface area (cm ²)	55.4 ± 16.3 ^a	108.9 ± 38.0 ^a	118.2 ± 47.8 ^a	89.1 ± 23.5 ^B	160.1 ± 25.6 ^{AB}	301.9 ± 143.9 ^A
21-3	根生物量 Root biomass (g)	2.08 ± 0.92 ^a	2.74 ± 0.79 ^a	3.30 ± 0.87 ^a	2.17 ± 0.45 ^A	3.09 ± 0.66 ^A	3.89 ± 0.61 ^A
	根长 Root length (cm)	491.8 ± 163.0 ^a	607.8 ± 174.5 ^a	709.1 ± 218.7 ^a	601.0 ± 202.0 ^A	712.1 ± 97.5 ^A	716.3 ± 148.6 ^A
	根表面积 Root surface area (cm ²)	122.1 ± 49.1 ^a	153.1 ± 46.1 ^a	175.4 ± 53.2 ^a	145.5 ± 40.5 ^A	182.0 ± 33.3 ^A	186.0 ± 28.5 ^A

不同小(大)写字母表示同质(异质)低P下不同N处理之间差异显著($p < 0.05$)。

Different lowercase (uppercase) letters indicate significant differences of every trait among different levels of N application treatments under the homogeneous (heterogeneous) low P ($p < 0.05$).

表面积均呈增长趋势。但是两无性系根系生长受模拟N沉降影响的程度存在明显差异,其中无性系19-5根干物质质量和根长度在Hetero-LP-N120下分别较对照增长了145.8%和259.3% ($p < 0.05$);无性系21-3仅分别增加了79.3%和19.2%。两无性系根表面积也表现出相似的增长规律。

2.2 不同N-P处理对无性系幼苗不同径级根系形态的影响

由图2可知,不同径级根系对土壤P环境及N浓度增加的响应程度差异明显。Homo-LP下,各径级根系的长度和表面积受N浓度水平的影响较小,而在Hetero-LP下,不同无性系细根的生长受N水平的影响表现不同。在Hetero-LP下,N浓度的增加显著提

高了无性系19-5直径为0–0.5、0.5–1.0和1.0–1.5 mm的细根长度,其在高N处理下较对照处理增幅分别达到159.8%、214.7%和170.0%,相对应径级细根的面积也表现出类似的增长趋势,增幅165.9%–215.4%;直径为1.5–2.0的细根和>2.0 mm的较粗根,其长度和表面积在不同处理水平之间无显著差异。无性系21-3的细根(≤2.0 mm)和较粗根(>2.0 mm)的根长和表面积对N的响应也表现为增长趋势,但各径级细根的长度和表面积在不同模拟N沉降水平间差异却不显著。这说明N在增加土壤养分有效性的同时,也促进了更小径级根系的增生发育。*t*检验结果表明,Hetero-LP-N120水平下,直径为0–0.5、0.5–1.0和1.0–1.5 mm的细根长度和表面积在无性系

doi: 10.17521/cjpe.2016.0109

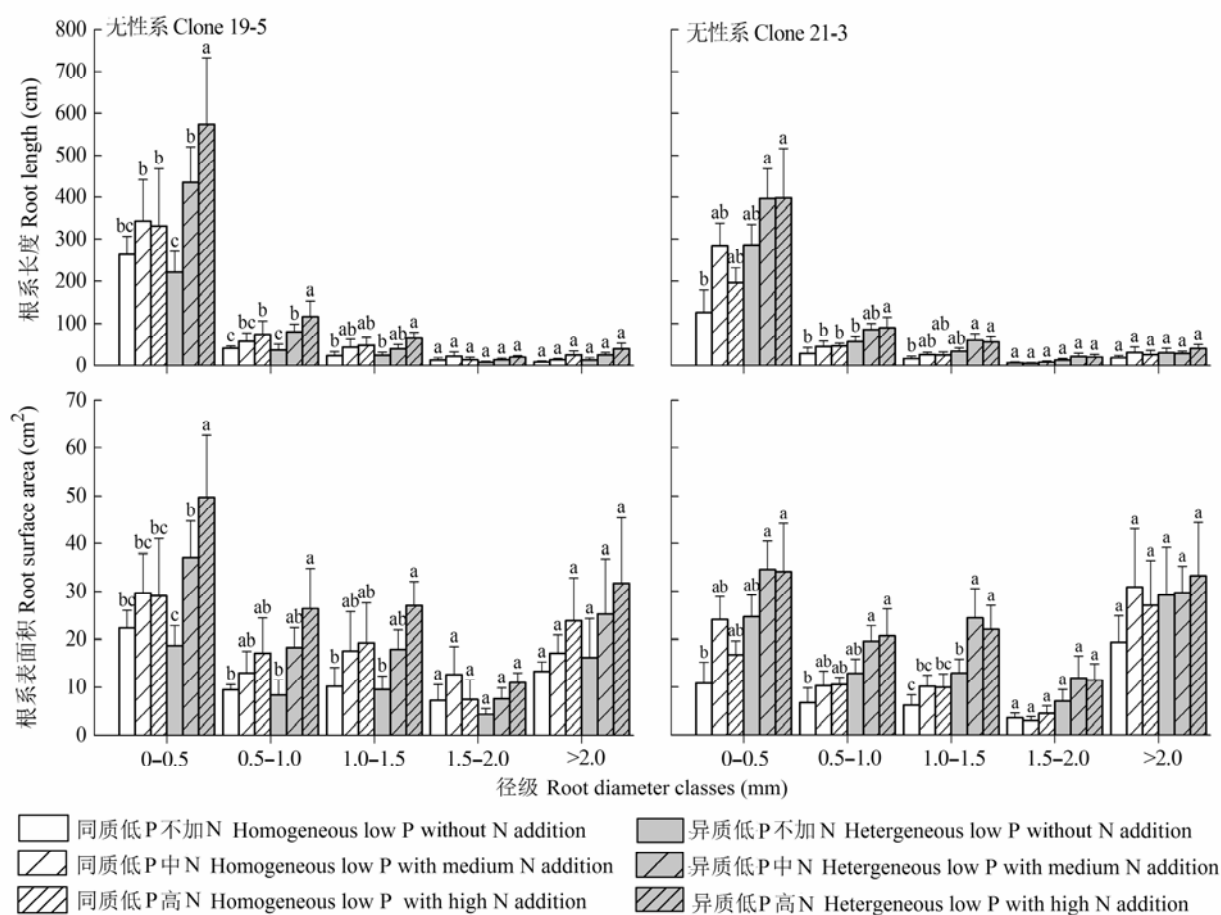


图2 不同N-P处理下马尾松无性系各径级细根长度和表面积(平均值±标准误差)。不同小写字母表示不同处理之间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Fine root length and surface area of each diameter classification of *Pinus massoniana* clones under different N-P conditions (mean \pm SE). Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($p < 0.05$).

间的差异均达到显著或极显著水平, 其中无性系19-5直径 ≤ 1.5 mm的细根长度较无性系21-3高出39.1%, 细根表面积约为无性系21-3的1.3倍, 而直径为1.5–2.0 mm和 >2.0 mm的根系的长度及表面积在两无性系间无显著差异。

在同一N-P处理水平下, 两马尾松无性系各径级细根(≤ 2.0 mm)的长度和表面积均随径级的增大而减小, 但是其细根长度和表面积在各径级中的分配格局各有不同。Homo-LP下, 两无性系直径 ≤ 1.5 mm的根系长度占总根长的比例在对照、中N和高N水平下的平均值分别为92.8%、91.6%和90.4%, Hetero-LP下则分别为91.5%、92.4%和91.4%。说明在两种低P环境下, 随着模拟N沉降水平的增加, 直径 ≤ 1.5 mm的根系长度占总根长的比例维持在90%以上, 受N影响较小。细根表面积也有类似的变化趋势。这表明N的增加可能会刺激马尾松无性系细根

的增生, 但不会影响 ≤ 1.5 mm的细根在总根系中的比例(图2)。在Hetero-LP-N120水平下, 无性系19-5直径为0–0.5 mm的细根的长度和表面积占总根系的比例分别为70.0%和31.9%, 无性系21-3则分别为65.2%和26.0%, 这表明在直径 ≤ 0.5 mm的细根的增生发育方面, 无性系19-5较无性系21-3更具优势。

2.3 不同N-P处理下无性系幼苗根系N、P效率的变化

由图3可知, 在两种P环境下, 模拟N沉降不仅改变了马尾松无性系幼苗根系的形态特征, 而且影响了根系N、P营养的吸收和利用效率, 且在两无性系间差异显著。对比分析发现, 无论是在Hetero-LP还是Homo-LP下, 随着N浓度的变化, 无性系21-3的根系N、P吸收效率无明显差异, 无性系19-5则表现出明显的N促进作用, 在高N水平下, 两无性系间差异达到最大。Hetero-LP下, 高N显著促进了无性系19-5对N、P的吸收, 根系N吸收效率的增幅达到

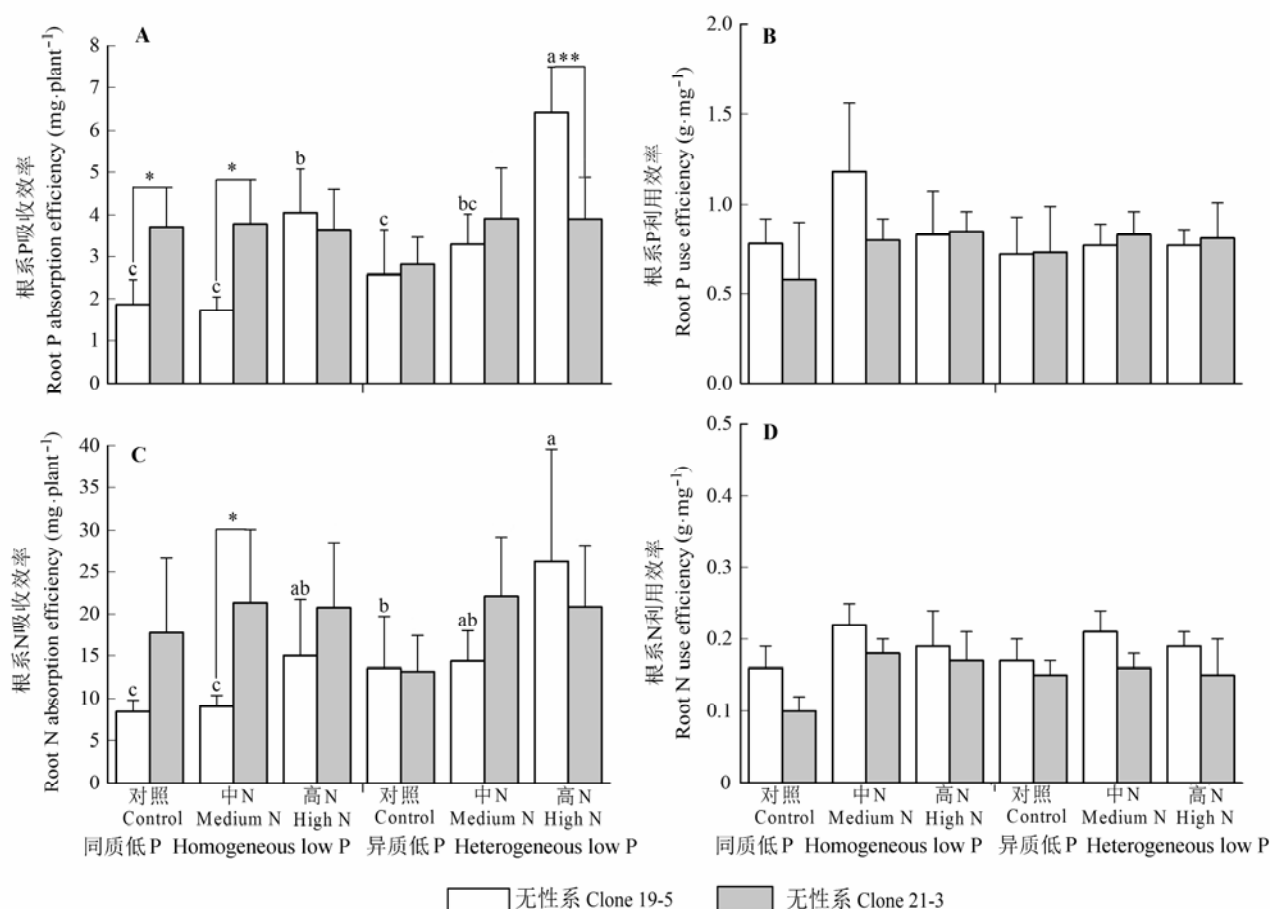


图3 不同N-P处理下马尾松无性系根系N、P效率(平均值±标准误差)。不同小写字母表示无性系19-5在不同处理间差异显著。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

Fig. 3 N and P efficiency in root of *Pinus massoniana* clones under different N and P conditions (mean \pm SE). Different lowercase letters indicate significant differences among treatments in clone 19-5. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

93.3%, P吸收效率较对照高出148.4% ($p < 0.05$)。相比于Hetero-LP, 高N对Homo-LP下无性系19-5根系N、P吸收效率的促进作用相对较小(图3A、图3C)。两无性系的根系N、P利用效率受N浓度的影响较小, 在不同N-P处理水平间均未达到显著水平(图3B、3D)。同时, 两无性系间也无显著差异。

在不同N-P处理下, 两马尾松无性系的根系N、P效率和形态特征对N沉降的响应程度有所差异。无性系19-5在Hetero-LP-N120下的根系N、P吸收效率约是无性系21-3的1.3倍和1.6倍, 同时 ≤ 1.5 mm的细根的长度和表面积较无性系21-3分别高出38.8%和34.4% (图2, 图3)。在Homo-LP-N120下, 无性系19-5的P吸收效率较高, N吸收效率却低于无性系21-3, 其根系总长度、根表面积也相对低于无性系21-3, 但 ≤ 1.5 mm的细根的长度和表面积仍高于无性系21-3 (表1; 图2, 图3)。

3 讨论

植物可通过根系形态塑性和生理塑性上的适应性变化来促进其对外界营养元素的吸收利用, 加快植株的生长速率。其中, 根系形态塑性是指根系选择性地养分含量高的斑块中增殖更多的根, 包括原有根的伸长和新根的产生等(王鹏等, 2012)。研究发现, 马尾松两无性系幼苗的根系对不同N-P处理水平的形态反应差异显著。与无性系21-3相比, 无性系19-5的根系生长发育对土壤P环境及外界N的变化更为敏感, 尤其是直径较小的细根。本文根据直径进一步将根系划分为0–0.5、0.5–1.0、1.0–1.5、1.5–2.0和 >2.0 mm 5个级别, 分析得出, 在Hetero-LP土壤条件下, 无性系19-5直径为0–0.5、0.5–1.0、1.0–1.5 mm的细根表现出显著的N添加效应, 其长度和表面积随着N的增加而显著增大, 植株整体生

长旺盛,说明N的增加更有利于无性系19-5更小径级根系的生长发育。另外,马尾松无性系幼苗直径 ≤ 1.5 mm的根系长度占总根长的90.4%–92.8%。刘莹等(2010)在研究不同分类系统下油松幼苗根系特征的差异与联系时发现,油松幼苗前3级根序或直径 ≤ 1.5 mm的根系是水分和养分生理功能的执行者,占总根长的93.8%。因此,我们认为直径 ≤ 1.5 mm的根系在马尾松幼苗营养吸收上更为重要。同时,在本研究中模拟N沉降显著刺激了Hetero-LP下马尾松无性系幼苗 ≤ 1.5 mm的细根的长度和表面积,对直径为1.5–2.0 mm的细根和 >2.0 mm的较粗根影响不明显,这说明模拟N沉降对不同径级根系长度和表面积的影响不同。这一结果与苗宇等(2013)研究施肥对台湾桤木(*Alnus formosana*)细根生长发育影响的结果一致。首先,这可能是由于直径较小的细根其木质化程度较低(Eissenstat & Yanai, 2002; 于立忠等, 2007),对土壤资源有效性更为敏感,与直径相对较大的粗根相比,其形态特征(长度和表面积)更容易对外界养分环境变化产生可塑性反应(Mou *et al.*, 2013);其次,前3级根系(≤ 1.5 mm)主要由分生区、伸长区或根毛结构组成,是养分吸收的主要部位,而4、5级根系中并未发现与养分吸收相应的解剖结构(严小龙等, 2007; Guo *et al.*, 2008; Band & Bennett, 2013);另外,有研究表明,根系吸收养分的主要功能单位与根尖区密切相关(Kanno *et al.*, 2016)。

植物根系的生理塑性是指在不同的环境条件下植物单位细根(长度或质量)对养分离子吸收速率的变化。通过生理塑性,植物根系能够快速对土壤养分做出反应(王鹏等, 2012)。Jackson和Caldwell(1996)认为植物根系通过在高养分区域的生长和养分吸收的塑性反应,对N和P的吸收提高了28%–70%,说明植物的养分捕获塑性对植物的生存意义重大。本研究中,马尾松两无性系间的N、P吸收效率差异较大。在Hetero-LP条件下,高N不仅显著提高了无性系19-5根系的N吸收效率,也显著增加了P吸收效率,且N、P吸收效率存在互作效应,共同促进了高N下马尾松幼苗整株干物质质量的积累;Homo-LP下,这种N、P吸收效率的耦合效应则不明显。说明无性系19-5对N(P)的吸收显著受到土壤中P(N)浓度或空间分布的影响(图3)(Saito *et al.*, 2008; Agren *et al.*, 2012; 庞丽等, 2014)。

植物在养分捕获过程中,其塑性表现并不是非此即彼的,可能是几个塑性共同作用的结果(Hodge, 2004)。一般认为根系形态塑性对于植物吸收 PO_4^{3-} 等在土壤中低移动性的离子来说可能是重要的,而根系的生理塑性对于增强对土壤中高移动性的离子比如 NO_3^- 的吸收更重要(Robinson, 1994; Tinker & Nye, 2000)。对比分析得出,无性系19-5在Hetero-LP-N120下不仅具有较高的N、P吸收效率,同时在各径级根系的增生发育方面均占据优势;在Homo-LP-N120下,无性系19-5根系的P吸收效率较高,N吸收效率较低,其前3级根系(≤ 1.5 mm)的长度和表面积较高,但4、5级根系并无优势。这一研究结果表明,在N相对充足、P匮乏的情况下,马尾松无性系可能主要通过根系的形态塑性提高根系对土壤中P的捕获能力;在P较为充足的情况下(如Hetero-LP),其根系的生理塑性与形态塑性同时影响植株对养分的吸收利用能力。

4 结论

研究表明,模拟N沉降对根系发育的影响是受到外界N浓度、土壤P环境和内在遗传因素的影响。N作为外界信号,传递到马尾松无性系根际,根系做出相应响应,从而调节根系形态的变化,促进根系对土壤N、P的吸收,其中直径 ≤ 1.5 mm的细根是根系吸收营养的关键部位。P环境在一定程度上影响了N对根系发育的调控,Hetero-LP的P环境更有利于无性系幼苗的生长。不同无性系对外界N-P变化的响应有所不同,无性系19-5的生长和根系发育受模拟N沉降的促进作用更为明显。研究结果从形态学和生理学两个方面揭示了马尾松无性系幼苗根系的生长状况,在一定程度上揭示了马尾松根系觅养的变异规律,但在激素水平和基因层面深入探讨N对马尾松根系生长及发育的调控机制有待进一步的研究。

基金项目 “十二五”国家科技支撑计划项目(2012BAD01B02)、国家自然科学基金(31370671)和浙江省农业新品种选育重大科技专项(2012C129-08-12)。

参考文献

- Agren GI, Wetterstedt JÅM, Billberger MFK (2012). Nutrient limitation on terrestrial plant growth-modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. *New Phytologist*,

- 194, 953–960.
- Anderson JM, Ingram JSI (1933). *Tropical Soil Biology and Fertility: A Handbook of Methods*. 2th edn. CAB International Press, Wallingford, USA. 157.
- Band LR, Bennett MJ (2013). Mapping the site of action of the Green Revolution hormone gibberellin. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 110, 4443–4444.
- Bremner JM, Mulvaney CS (1982). Nitrogen-total. In: Page AL, Miller RH, Keeney DR eds. *Methods of Soil Analysis. Part 2: Chemical and Microbial Properties, Agronomy Monograph 9*. Agronomy Society of America, Madison, USA. 595–624.
- Burton AJ, Pregitzer KS, Hendrick RL (2000). Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. *Oecologia*, 125, 389–399.
- Cao J, Zhang FS (2000). Phosphorus uptake and utilization efficiency in seedlings of different wheat genotypes as influenced by water supply at low soil phosphorus availability. *Acta Phytoecologica Sinica*, 24, 731–735. (in Chinese with English abstract) [曹靖, 张福锁 (2000). 低磷条件下不同基因型小麦幼苗对磷的吸收和利用效率及水分的影响. 植物生态学报, 24, 731–735.]
- Cheng YH, Han YZ, Wang QC, Wang ZQ (2005). Seasonal dynamics of fine root biomass, root length density, specific root length and soil resource availability in a *Larix gmelini* plantation. *Acta Phytoecologica Sinica*, 29, 403–410. (in Chinese with English abstract) [程云环, 韩有志, 王庆成, 王政权 (2005). 落叶松人工林细根动态与土壤资源有效性关系研究. 植物生态学报, 29, 403–410.]
- Eissenstat DM, Yanni RD (2002). Root lifespan, efficiency and turnover. In: Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U eds. *Plant Roots: The Hidden Half*. 3rd edn. Dekker, New York. 221–238.
- Guo DL, Li H, Mitchell RJ, Han WX, Hendricks JJ, Fahey TJ, Hendrick RL (2008). Heterogeneity by root branch order: Exploring the discrepancy in root longevity and turnover estimates between minirhizotron and C isotope methods. *New Phytologist*, 177, 443–456.
- He Y, Liao H, Yan XL (2003). Localized supply of phosphorus induces root morphological and architectural changes of rice in split and stratified soil cultures. *Plant and Soil*, 248, 247–256.
- Henry A, Kleinman PJ, Lynch JP (2009). Phosphorus runoff from a phosphorus deficient soil under common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and soybean (*Glycine max* L.) genotypes with contrasting root architecture. *Plant and Soil*, 317, 1–16.
- Hodge (2004). The plastic plant: Root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 162, 9–24.
- Holland EA, Braswell BH, Sulzman J (2004). Nitrogen Deposition onto the United States and Western Europe: Synthesis of observations and models. *Ecological Applications*, 15, 38–57.
- Jackson RB, Caldwell MM (1996). Integrating resource heterogeneity and plant plasticity: Modelling nitrate and phosphate uptake in a patchy soil environment. *Journal of Ecology*, 84, 891–903.
- Kanno S, Arrighi JF, Chiarenza S, Bayle V, Berthom R, Peret B, Javot H, Delannoy E, Marin E, Nakanishi TM, Thibaud MC, Nussanme L (2016). A novel role for the root cap in phosphate uptake and homeostasis. *Plant Biology*, 5, e14577. doi: 10.7554/eLife.14577.
- Liu JL, Mei L, Gu JC, Quan XK, Wang ZQ (2009). Effects of nitrogen fertilization on fine root biomass and morphology of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*: A study with in-growth core approach. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 1–6. (in Chinese with English abstract) [刘金梁, 梅莉, 谷加存, 全先奎, 王政权 (2009). 内生长法研究施氮肥对水曲柳和落叶松细根生物量和形态的影响. 生态学杂志, 28, 1–6.]
- Liu Y, Wang GL, Liu GB, Qu QL, Yuan ZC (2010). Difference and inherent linkage of root characteristics in different root classification of *Pinus tabulaeformis* seedlings. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1386–1393. (in Chinese with English abstract) [刘莹, 王国梁, 刘国彬, 曲秋玲, 袁子成 (2010). 不同分类系统下油松幼苗根系特征的差异与联系. 植物生态学报, 34, 1386–1393.]
- Meinen C, Hertel D, Leuschner C (2009). Biomass and morphology of fine roots in temperate broad-leaved forests differing in tree species diversity: Is there evidence of below-ground over yielding? *Oecologia*, 161, 99–111.
- Miao Y, Chen YL, Li XW, Fan C, Liu YK, Yang ZJ, Zhang J, Cai XL (2013). Effects of fertilization on *Alnus formosana* fine root morphological characteristics, biomass and issue content of C, N under A. *formosana*-*Hemarthria compressa* compound mode. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 674–683. (in Chinese with English abstract) [苗宇, 陈栋霖, 李贤伟, 范川, 刘运科, 杨正菊, 张军, 蔡新莉 (2013). 施肥对台湾桤木-扁穗牛鞭草复合模式下桤木细根形态特征、生物量及组织碳氮含量的影响. 植物生态学报, 37, 674–683.]
- Miller CR, Ochoa I, Nielsen KL, Beck D, Lynch JP (2003). Genetic variation for adventitious rooting in response to low phosphorus availability: Potential utility for phosphorus acquisition from stratified soils. *Functional Plant Biology*, 30, 973–985.
- Mou P, Robert HJ, Tan ZQ, Bao Z, Chen HM (2013). Morphological and physiological plasticity of plant roots when nutrients are both spatially and temporally heterogeneous. *Plant and Soil*, 364, 373–384.
- Pang L, Zhang Y, Zhou ZC, Feng ZP, Chu DY (2014). Effects

- of simulated nitrogen deposition on growth and phosphorus efficiency of *Pinus massoniana* under low phosphorus stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 1275–1282. (in Chinese with English abstract) [庞丽, 张一, 周志春, 丰忠平, 储德裕 (2014). 模拟氮沉降对低磷胁迫下马尾松生长和磷效率的影响. 应用生态学报, 25, 1275–1282.]
- Pregitzer KS, DeForest JL, Burton AJ, Allen MF, Ruess RW, Hendrick RL (2002). Fine root architecture of nine north American trees. *Ecological Monographs*, 72, 293–309.
- Pregitzer KS, Kubiske ME, Yu CK, Hendrick RL (1997). Relationships among root branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species. *Oecologia*, 111, 302–308.
- Robinson D (1994). The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. *New Phytologist*, 127, 635–674.
- Saito MA, Goepfert TJ, Riit JT (2008). Some thoughts on the concept of colimitation: Three definitions and the importance of bioavailability. *Limnology & Oceanography*, 53, 276–290.
- State Academy of Forestry Administration (2014). The Report of Eighth Survey about Resources of Forestry in China (2009–2013). (in Chinese) [国家林业局 (2014). 国家林业局第八次全国森林资源清查报告(2009–2013).] <http://www.forestry.gov.cn/main/65/content-659670.html>. Cited: 2014-02-25.
- Tinker PB, Nye PH (2000). *Solute Movement in the Rhizosphere*. Oxford University Press, Oxford. 444.
- Wang L, Mou PP, Jones RH (2006). Nutrient foraging via physiological and morphological plasticity in three plant species. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 164–173.
- Wang P, Mou P, Li YB (2012). Review of root nutrient foraging plasticity and root competition of plants. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1184–1196. (in Chinese with English abstract) [王鹏, 牟溥, 李云斌 (2012). 植物根系养分捕获塑性与根竞争. 植物生态学报, 36, 1184–1196.]
- Wells CE, Glenn DM, Eissenstat DM (2002). Changes in the risk of fine-root mortality with age: A case study in peach, *Prunus persica* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 89, 79–87.
- Yan XL, Liao H, Nian H (2007). *Plant Root Biology*. Science Press, Beijing. 43. (in Chinese) [严小龙, 廖红, 年海 (2007). 根系生物学. 科学出版社, 北京. 43.]
- Yang Q, Zhang Y, Zhou ZC, Ma XH, Liu WH, Feng ZP (2011). Genetic variation in root architecture and phosphorus efficiency in response to heterogeneous phosphorus deficiency in *Pinus massoniana* families. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1226–1235. (in Chinese with English abstract) [杨青, 张一, 周志春, 马雪红, 刘伟宏, 丰忠平 (2011). 异质低磷胁迫下马尾松家系根构型和磷效率的遗传变异. 植物生态学报, 35, 1226–1235.]
- Yu LZ, Ding GQ, Shi JW, Yu SQ, Zhu JJ, Zhao LF (2007). Effects of fertilization on fine root diameter, root length and specific root length in *Larix kaempferi* plantation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 957–962. (in Chinese with English abstract) [于立忠, 丁国泉, 史建伟, 于水强, 朱教君, 赵连富 (2007). 施肥对日本落叶松人工林细根直径、根长和比根长的影响. 应用生态学报, 18, 957–962.]
- Zhang R, Wang Y, Jin GQ, Zhou ZC, Feng ZP (2013). Nitrogen addition affects root growth, phosphorus and nitrogen efficiency of three provenances of *Schima superba* in barren soil. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 3611–3621. (in Chinese with English abstract) [张蕊, 王艺, 金国庆, 周志春, 丰忠平 (2013). 施氮对木荷3个种源幼苗根系发育和氮磷效率的影响. 生态学报, 33, 3611–3621.]
- Zhang R, Zhou ZC, Luo WJ, Wang Y, Feng ZP (2013). Effects of nitrogen deposition on growth and phosphate efficiency of *Schima superba* of different provenances grown in phosphorus-barren soil. *Plant and Soil*, 370, 435–445.
- Zhang Y, Zhou ZC, Yang Q (2013a). Genetic variations in root morphology and phosphorus efficiency of *Pinus massoniana* under heterogeneous and homogeneous low phosphorus conditions. *Plant and Soil*, 364, 93–104.
- Zhang Y, Zhou ZC, Yang Q (2013b). Deposition impacts seedling growth of *Pinus massoniana* via N:P ratio effects and the modulation of adaptive responses to low P (phosphorus). *PLOS ONE*, 8, e79229. doi: 10.1371/journal.Pone.0079229.
- Zhou ZC, Xie YR, Jin GQ, Wu JF, Wu JF, Chen Y (2003). Genetic response of *Pinus massoniana* provenances to phosphorus supply and nutrient characteristics of their rhizosphere soil. *Scientia Silvae Sinicae*, 39(6), 62–67. (in Chinese with English abstract) [周志春, 谢钰容, 金国庆, 吴吉富, 陈跃 (2003). 马尾松种源对磷肥的遗传反应及根际土壤营养差异. 林业科学, 39(6), 62–67.]

特邀编委: 方运霆 责任编辑: 王 薇



植物生态学报官网

微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览