

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2022.004.003

10年生杉木人工林叶片和细根功能性状 对土壤磷添加的响应

张运¹, 宋崇林¹, 陈健¹, 史作民¹, 肖文发¹,
赵广东^{1*}, 袁小平², 吴建国²

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所, 国家林业和草原局森林生态环境重点实验室, 北京 100091;

2. 中国林业科学研究院亚热带林业实验中心, 江西 分宜 336600)

摘要: [目的] 揭示 10 年生杉木人工林叶片、细根功能性状对土壤磷添加的响应, 为提高杉木人工林生产力提供科学依据。[方法] 在 10 年生杉木人工林中设置 P_0 (对照)、 P_1 、 P_2 、 P_3 、 P_4 、 P_5 共 6 个处理, 土壤施磷量分别为 0、60、120、180、240、300 $\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 进行了 3 年模拟磷沉降控制试验, 分析了叶面积 (LA)、比叶面积 (SLA)、叶组织密度 (LTD)、叶干物质含量 ($LDMC$)、比根长 (SRL)、比根表面积 (SRA)、根组织密度 (RTD)、可塑性指数 (PI) 的响应及功能性状之间的相关性。[结果] 在土壤磷缺乏情况下, 随着施磷浓度程度的增加, 杉木的 LA 、 SLA 、 SRL 、 SRA 均先增加后降低, LTD 、 $LDMC$ 、 RTD 均先减小后增加。在不同施磷处理下, 杉木叶片、细根功能性状的 PI 平均值分别为 0.21、0.16, CV 的范围为 3.9%~15.9%, 属于较弱变异。杉木叶功能性状 LTD 与 LA 、 SLA 在 P_0 、 P_2 处理下呈显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$) 负相关, LTD 与 $LDMC$ 在 P_1 处理下呈显著正相关 ($P < 0.05$); SLA 与 LA 在 P_0 、 P_3 处理下呈显著正相关 ($P < 0.05$), SLA 与 $LDMC$ 在 P_4 处理下呈极显著负相关 ($P < 0.01$)。杉木细根功能性状 SRL 与 SRA 在 P_0 、 P_3 、 P_4 、 P_5 处理下呈极显著正相关 ($P < 0.01$), SRL 与 RTD 在 P_3 、 P_4 处理下呈显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$) 负相关; RTD 与 SRA 在 P_0 、 P_2 、 P_3 、 P_4 、 P_5 处理下呈显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$) 负相关。[结论] 杉木通过协调叶片和细根功能性状的耦合关系响应不同梯度的土壤磷添加, 进而形成应对土壤磷含量变化的生存策略。本研究表明, 适当的磷添加 (P_2 、 P_3) 有利于 10 年生杉木人工林的土壤养分吸收和生长。

关键词: 杉木; 土壤磷添加; 叶片; 细根; 功能性状; 相关性

中图分类号: S791.27

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2022)04-0023-10

磷素 (P) 是仅次于氮素 (N) 的第二大限制植物生长的大量营养元素^[1]。P 在陆地生态系统中的循环模式与 N 不同, 土壤中的 P 主要是通过矿物岩石风化所得, 且随着时间的推移逐渐被风化耗尽^[2]。第四纪冰川作用使大部分温带和北部地区的新鲜基岩暴露, 而在热带地区则并未发生^[3]。生物地球化学理论表明, 受到高度风化的热带森林主要

受到 P 的限制^[1,3]。研究表明, 由于 N 和 P 的耦合关系, 随着氮的不断输入导致土壤酸化效应增强, 加快了土壤中铝氧化物对无机磷的吸附固定, 从而使土壤磷的有效性降低^[4]。在热带和亚热带地区高 N 沉降促进了 P 的循环, 加剧了 P 对植物生长的限制^[5]。

植物在外界环境发生改变时, 会通过改变自身

收稿日期: 2022-01-04 修回日期: 2022-03-22

基金项目: 国家重点研发计划课题 (2016YFD0600201)

作者简介: 张运, 硕士研究生。主要研究方向: 植物生理生态。电话: 18821670397。Email: zy18821670397@163.com

* 通讯作者: 赵广东, 博士, 副研究员。主要研究方向: 森林生态和植物生理生态。电话: 13718369652。Email: zhaogd@caf.ac.cn

功能性状以反映自身对环境变化的响应。因此,植物功能性状在研究物种生活史策略上具有重要意义^[6]。叶片和细根是植物地上和地下进行物质分配和交换的重要场所^[7]。近年来,关于土壤磷素胁迫与植物叶片、细根功能性状的相关研究已有不少。Rao等^[8]指出高磷胁迫降低了植物性状网络连通性和植物功能潜力,进而抑制植物生长。对湿地松(*Pinus elliotii* Engelman)的施磷研究表明磷添加能促进叶片生长代谢活动和叶面积增加,同时加快叶干物质含量向其他器官运输,使叶片干物质含量减少^[9]。Duan等^[10]通过欧洲油菜(*Brassica napus* Linnaeus)不同程度的施磷实验,得出磷在生长介质中的分布决定了根系统构架。林强^[11]通过研究施磷对芒萁(*Dicranopteris dichotoma* (Houttuyn) Nakaike)功能性状的影响中得出,磷添加显著提高了芒萁的叶面积、根组织密度,但对比叶面积、叶组织密度、比根长无显著影响。因此,通过研究植物功能性状对磷添加处理下的变化规律能够很好的了解植物对外界磷素添加的响应。

杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.)是我国南方主要的造林树种之一^[12]。第九次全国森林资源清查数据显示,杉木人工林的面积为990.20万hm²,蓄积量为75545.01万m³,分别占全国人工乔木林总面积和总蓄积量的17.33%和22.30%^[13]。纯林经营是目前大多数杉木人工林所采用的模式,纯林连栽使杉木人工林生产力降低、林地地力衰退以及生物多样性降低等问题日益突出^[14]。速生期阶段(7~11年生)是杉木生长的

重要时期^[15-16]。本论文以10年生杉木人工林为对象,通过设置6个不同梯度的土壤磷添加控制试验,探讨杉木叶片、细根典型功能性状对3年土壤磷添加的响应及其相关性,以期为提高杉木人工林的生产力提供科学依据。

1 研究区概况

试验地位于中国林业科学研究院亚热带林业实验中心长埠实验林场(27°33' N, 114°35' E),地处江西省分宜县境内,为亚热带低山丘陵地区,平均海拔150 m左右;属亚热带湿润气候,年平均气温18.0℃,极端高温39.9℃,极端低温-10℃,年平均降水量1600 mm,全年无霜期270 d。土壤为花岗岩发育而成的黄红壤。长埠实验林场共有山林面积1113.57 hm²,其中科研示范林206.8 hm²、经济林40 hm²;现有活立木蓄积量约7.1万m³,主要植被类型为杉木人工林、油茶(*Camellia oleifera* Abel.)林、毛竹(*Phyllostachys edulis* (Carriere) J. Houzeau)林以及针阔混交林等。

2 研究方法

2.1 试验设计

2018年6月,选择3块坡向为西坡或西北坡、坡度在25°~30°、直线距离至少60 m以上、株行距为2 m×3 m的10年生杉木人工林。一块杉木人工林为一个区组,并设置6个10 m×10 m的样方,每个样方之间间隔距离至少20 m。施肥前测定各样方不同土层深度(0~10、10~30、

表1 施肥前样方土壤基本特征(平均值±标准差)

Table 1 Basic characteristics of soil samples before P addition (mean ± SD)

土壤指标 Soil indicators	土层 Soil layer/cm					
	0~10		10~30		30~50	
	平均值 Mean	P	平均值 Mean	P	平均值 Mean	P
pH	4.27 ± 0.23	0.308	4.33 ± 0.10	0.368	4.29 ± 0.19	0.267
有机质OM/(g·kg ⁻¹)	41.64 ± 5.11	0.590	19.96 ± 7.54	0.103	14.23 ± 5.37	0.951
全氮TN/(g·kg ⁻¹)	1.69 ± 0.22	0.258	0.93 ± 0.32	0.236	0.67 ± 0.26	0.693
全磷TP/(g·kg ⁻¹)	0.28 ± 0.03	0.677	0.24 ± 0.03	0.252	0.23 ± 0.05	0.204
全钾TK/(g·kg ⁻¹)	26.66 ± 2.36	0.168	24.57 ± 3.07	0.309	24.09 ± 3.66	0.297
铵态氮NH ₄ ⁺ -N/(mg·kg ⁻¹)	6.47 ± 1.41	0.555	3.96 ± 1.57	0.178	3.13 ± 0.67	0.989
硝态氮NO ₃ ⁻ -N/(mg·kg ⁻¹)	1.06 ± 0.21	0.147	0.79 ± 0.25	0.159	0.69 ± 0.29	0.662
有效磷AP/(mg·kg ⁻¹)	0.96 ± 0.24	0.187	0.43 ± 0.15	0.397	0.29 ± 0.13	0.476

注: OM: 有机质; TN: 全氮; TP: 全磷; TK: 全钾; NH₄⁺-N: 铵态氮; NO₃⁻-N: 硝态氮; AP: 有效磷; n = 18.

Notes: OM: Organic matter; TN: Total nitrogen; TP: Total phosphorus; TK: Total potassium; NH₄⁺-N: Ammonium nitrogen; NO₃⁻-N: Nitrate nitrogen; AP: Available phosphorus; n = 18.

30~50 cm)土壤的基本特征指标,样方本底土壤调查结果(表1)表明各土壤特征指标无显著空间变异。每个区组随机分为 P_0 (对照)、 P_1 、 P_2 、 P_3 、 P_4 、 P_5 6个处理,施磷量^[17]分别为0、60、120、180、240、300 $\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。于2018年7月开始人工施磷,频率^[18]为每2个月1次。每次将 P_0 、 P_1 、 P_2 、 P_3 、 P_4 、 P_5 处理所需要添加的分析纯 $\text{NaH}_2\text{PO}_4\cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 0、0.39、0.78、1.17、1.56、1.95 kg分别溶解于20 L水里,用背带式电动喷雾器均匀喷洒到每个处理对应样方的土壤表面。

2.2 样品采集与测定

2021年7月,基于对每个样方杉木的胸径调查数据选取3株标准木,用高枝剪采集冠层中部阳面相似高度枝条1~2根,在枝条上采取当年生健康且成熟的叶片;从标准木根部的3个方位(以树干为圆心的圆的三等分线上)进行细根采集,由于林内根系错综复杂,为确保细根取样准确,采用先找树木主根,挖取3~5条完整的根系,在根系中挑选出直径 ≤ 2 mm的活细根^[19]。所采集的叶片、细根分别用于测定叶片、细根功能性状。每个样方3个重复,即每个处理共9个重复。

2.2.1 叶片功能性状的测定 从每株标准木选择30片当年生健康完整且成熟的新鲜叶片,用精度为0.01 mm的电子游标卡尺在叶片的非叶脉前、中、末端分别测量叶片厚度,取算术平均值为该叶片的厚度(LT);用Epson Perfection V370 Photo扫描仪扫描每个叶片,并用ImageJ V1.52(National Institutes of Health, USA)计算叶面积(LA);测量完后将叶片样品浸泡在清水中至恒质量,然后用吸水纸吸去叶片表面多余的水分,利用电子天平(0.01 g精度)称量饱和鲜质量(LSFW),随后将样品放入烘箱中,在65 $^{\circ}\text{C}$ 下将叶片样品烘干至恒质量后称量干质量(LDW)。叶片功能性状的计算公式^[20]:

$$SLA = LA/LDW$$

$$LTD = LDW/(LA \times LT)$$

$$LDMC = LDW/LSFW$$

式中:SLA为比叶面积;LTD为叶组织密度;LDMC为叶干物质含量。

2.2.2 细根功能性状测定 用Epson Perfection V370 Photo扫描仪扫描直径 ≤ 2 mm的细根,并使用RhizoVision explorer v2.0.3(Noble Research

Institute, LLC, USA)根系构型分析软件处理图像,获取细根的根长(RL)、细根表面积(RA)、细根体积(RV)等数据。扫描后的根系在65 $^{\circ}\text{C}$ 下烘干至恒质量后称干质量(RDW)。细根功能性状的计算公式^[19]如下:

$$SRL = RL/RDW$$

$$SRA = RA/RDW$$

$$RTD = RDW/RV$$

式中:SRL为比根长;SRA为比根表面积;RTD为细根组织密度。

各个功能性状的可塑性指数(PI)参考Valladares等^[21]的方法计算,公式如下:

$$PI = (\max(i) - \min(i))/\max(i)$$

式中: $\max(i)$ 为功能性状在某处理下的最大值, $\min(i)$ 为功能性状在某处理下的最小值。

变异系数(CV)的计算公式为:

$$CV = SD/\text{mean} \times 100\%$$

式中:SD为功能性状在不同处理下的标准差,mean为功能性状在不同处理下的平均值。

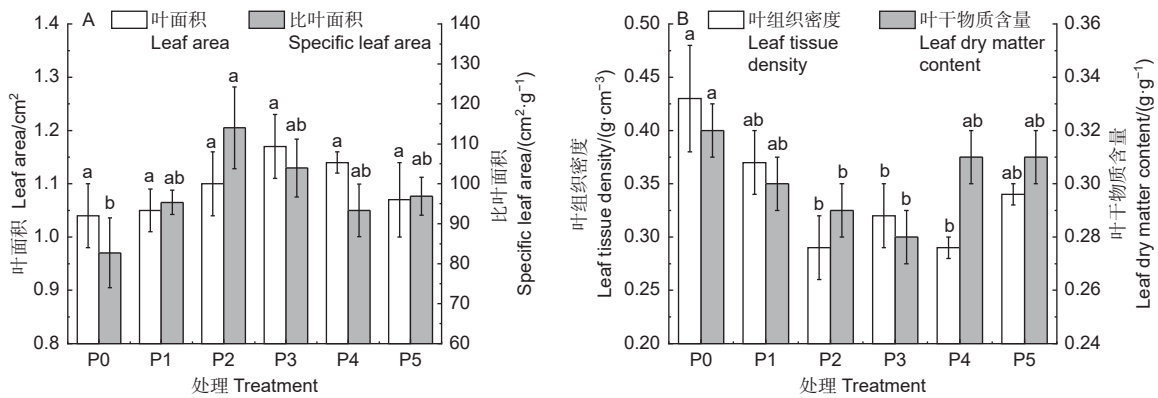
2.3 数据处理与统计分析

采用Microsoft Excel 2016和SPSS 19.0软件(SPSS Inc., Chicago, IL, USA)对数据进行统计分析,利用Origin 2019(OriginLab Corporation, Northampton, MA, USA)软件作图。土壤不同梯度P添加下杉木叶片和细根功能性状的差异采用SPSS 19.0软件的单因素方差分析(one way ANOVA)检验,并进行Duncan多重比较法进行不同处理之间差异性检验分析($P < 0.05$),用Pearson相关分析检验土壤不同梯度P添加下各功能性状的相关性。

3 结果与分析

3.1 杉木叶片功能性状对土壤磷添加的响应

由图1A可知:随着施P量的增加,杉木叶面积(LA)、比叶面积(SLA)均先增大后减小,其中, P_3 处理的LA最大(1.17 cm^2), P_2 处理的SLA最大,除 P_2 处理的SLA外,P添加处理的LA、SLA均与其它处理差异不显著。由图1B可知:随着施P量的增加,杉木叶组织密度(LDT)、叶干物质含量(LDMC)均呈先降低后升高的趋势。 P_2 、 P_3 、 P_4 处理的LTD比 P_0 分别显著降低了33.3%、25.7%、



注: P₀、P₁、P₂、P₃、P₄、P₅ 分别为 0、60、120、180、240、300 kg·hm⁻²·a⁻¹。不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Notes: P₀, P₁, P₂, P₃, P₄, P₅ were 0, 60, 120, 180, 240, 300 kg·hm⁻²·a⁻¹, respectively. Different small letters meant significant difference under different treatments at 0.05 level. The same below.

图 1 杉木叶片功能性状对土壤不同梯度磷添加的响应 (平均值 ± 标准误)

Fig. 1 Response of leaf functional traits to soil different gradient phosphorus addition in *Cunninghamia lanceolata* (mean ± SE)

32.2% ($P < 0.05$), P₁、P₅ 处理的 LTD 与 P₀ 差异不显著; P₂、P₃ 处理的 LDMC 比 P₀ 分别显著降低了 7.6%、10.4% ($P < 0.05$); 而 P₁、P₄、P₅ 处理下的 LDMC 与 P₀ 差异不显著; P₁、P₂、P₃、P₄、P₅ 处理间的 LTD、LDMC 均差异不显著 ($P > 0.05$)。

3.2 杉木细根功能性状对土壤磷添加的响应

杉木比根长 (SRL) 随施 P 量的增加呈先增大后减小的趋势, 但不同处理间差异不显著 (图 2A)。杉木根组织密度 (RTD) 随施 P 量的增加呈先降低后增大的趋势, 不同梯度 P 添加处理的 RTD 与

P₀ 相比均差异不显著 ($P > 0.05$); P₂、P₃ 处理的 RTD 显著低于 P₅ 处理 ($P < 0.05$); P₁、P₄ 处理下的 RTD 与 P₂、P₃、P₅ 处理间均差异不显著 (图 2B)。杉木比根面积 (SRA) 随施 P 量的增加呈先增加后降低的趋势, 不同 P 添加处理的 SRA 与 P₀ 均差异不显著 ($P > 0.05$); P₃ 处理的 SRA 最大, 为 183.95 ± 7.39 cm²·g⁻¹, 显著高于 P₄、P₅ 处理的 SRA ($P < 0.05$); P₂ 处理的 SRA 显著高于 P₄ 处理的 ($P < 0.05$); P₁ 处理下的 SRA 与 P₂、P₃、P₄、P₅ 处理的均差异不显著 (图 2C)。

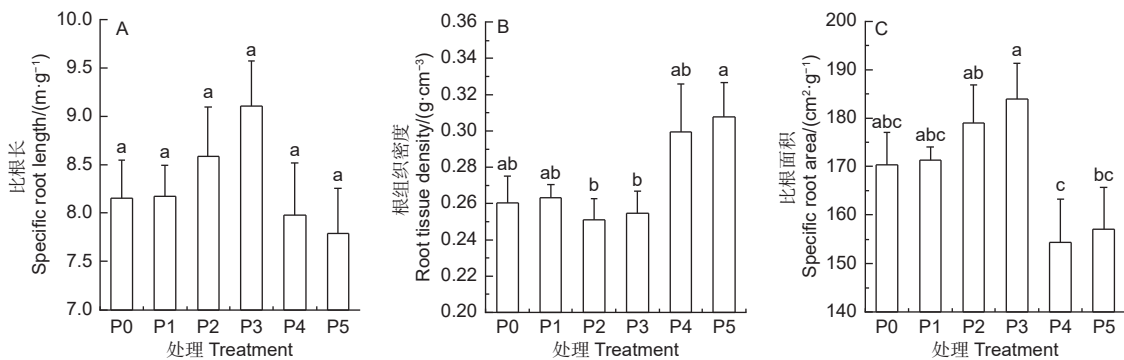


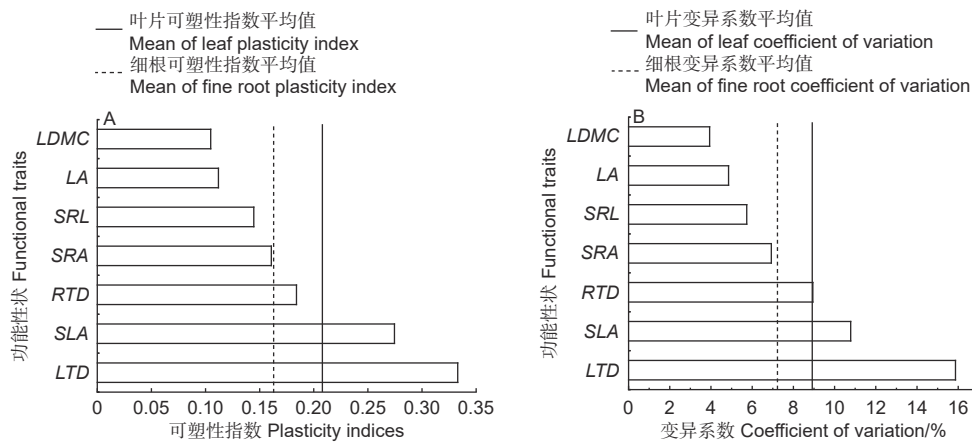
图 2 杉木细根功能性状对土壤不同梯度磷添加的响应 (平均值 ± 标准误)

Fig. 2 Response of root functional traits to soil different gradient phosphorus addition in *Cunninghamia lanceolata* (mean ± SE)

3.3 杉木叶片和细根功能性状可塑性对土壤磷添加的响应

可塑性指数 (PI) 计算结果显示: 叶片功能性状的可塑性指数平均为 0.21, 其中, LTD 的 PI 最大, 为 0.33, 其次依次为 SLA、LA、LDMC, 其

PI 值分别是 0.27、0.11、0.10; 细根功能性状的可塑性指数平均为 0.16, 其中, RTD 的 PI 最大, 为 0.18, 其次为 SRA 和 SRL, PI 值分别为 0.16、0.14 (图 3A)。叶片和细根功能性状的变异系数 (CV) 大小排序与 PI 一致, 叶片功能性状的变异



注: LA: 叶面积; LTD: 叶组织密度; SLA: 比叶面积; LDMC: 叶干物质含量; SRL: 比根长; RTD: 根组织密度; SRA: 比根面积。下同。

Notes: LA: Leaf area; LTD: Leaf tissue density; SLA: Specific leaf area; LDMC: Leaf dry matter content; SRL: Specific root length; RTD: Root tissue density; SRA: Specific root area. The same below.

图3 杉木叶片和细根功能性状在土壤不同梯度磷添加下的可塑性指数 (PI) 和变异系数 (CV)

Fig. 3 Plasticity index (PI) and coefficient of variation (CV) of functional traits in leaf and fine root of *Cunninghamia lanceolata* under soil different gradient phosphorus addition

系数平均为 8.9%, LTD、SLA、LA、LDMC 的 CV 分别为 15.9%、10.8%、4.9%、3.9%; 细根功能性状的变异系数平均为 7.2%, 其中, RTD 的 CV 最大, 为 8.9%, 其次为 SRA 和 SRL, CV 分别为 6.9%、5.7% (图 3B)。

3.4 杉木叶片和细根功能性状在土壤不同梯度磷添加下的相关性

由表 2 可知: 杉木叶片、细根功能性状间的相关性在土壤不同梯度 P 添加下的响应不同。在 P_0 处理下, LTD 与 LA、SLA 呈显著负相关 ($P < 0.05$); LA 与 SLA 呈显著正相关 ($P < 0.05$); SRA 与 SRL 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 RTD 呈显著负相关 ($P < 0.05$)。在 P_1 处理下, 除 LDMC 与 LTD 呈显著正相关 ($P < 0.05$) 外, 其它功能性状间无显著相关性。在 P_2 处理下, LTD 与 LA 呈显著负相关 ($P < 0.05$), 与 SLA 呈极显著负相关 ($P < 0.01$); SRA 与 RTD 呈极显著负相关 ($P < 0.01$)。在 P_3 处理下, SLA 与 LA 呈显著正相关 ($P < 0.05$); RTD 与 SRL、SRA 呈极显著负相关 ($P < 0.01$); SRA 与 SRL 呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。在 P_4 处理下, SLA 与 LDMC 呈极显著负相关 ($P < 0.01$); SRA 与 SRL 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 RTD 呈极显著负相关 ($P < 0.01$); RTD 与 SRL 呈显著负相关 ($P < 0.05$); 在 P_5 处理下, SRA 与 SRL 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 RTD 呈极显著负相关 ($P < 0.01$)。

4 讨论

4.1 杉木叶片功能性状对土壤不同梯度磷添加的响应

植物对生境资源的利用效率经常用比叶面积 (SLA) 进行衡量^[22], SLA 越大, 表明植物叶片能够吸收更多的光能量, 进而提高植物光合作用效率, 使植物体内的资源流动速率加快^[23], 有利于提高植物的相对生长速率以促进植物对外界资源的获取。本研究中, 在 P_0 和 P_1 处理下, 杉木的生长主要受土壤 P 有效性的限制, 较小的叶面积 (LA)、比叶面积 (SLA) 能够减少植物蒸腾、降低植物的光合作用效率, 使植物体内的资源流动速率变慢, 从而降低了植物的相对生长速率, 植物体内的养分大多数用来维持其基础生理活动。在 P_2 处理下, 杉木的 SLA 显著高于 P_0 , 因为在中磷水平处理下土壤养分逐渐改善, 提高了土壤中可利用 P 的含量, 促进了杉木对土壤 P 的高效利用, 从而有利于杉木的生长发育, 其 LA、SLA 的增大促使杉木针叶捕捉光资源能力提高, 光合作用增强, 这与贾婷等^[9] 对针叶树种湿地松的 P 添加研究结果一致; 而在高 P 处理下, 杉木的 LA、SLA 呈现出减小的趋势, 说明杉木的生长受到了一定程度的胁迫。

叶干物质含量 (LDMC) 的大小反映了植物积累养分元素的能力^[24]。本研究中, 杉木的叶组织密度 (LTD)、LDMC 在 P_2 、 P_3 处理下显著低于 P_0 , 在 P_4 、 P_5 处理下, LTD 和 LDMC 则呈增加趋势。

表2 功能性状间 Pearson 相关性分析
Table 2 Pearson correlation coefficients among functional traits

处理 Treatment	功能性状 Functional trait	LA	LTD	SLA	LDMC	SRL	RTD
P ₀	LTD	-0.796 [*]					
	SLA	0.726 [*]	-0.792 [*]				
	LDMC	-0.365	0.621	-0.072			
	SRL	0.397	-0.314	0.650	0.442		
	RTD	-0.325	0.195	-0.339	-0.135	-0.263	
	SRA	0.450	-0.300	0.590	0.400	0.837 ^{**}	-0.734 [*]
P ₁	LTD	0.202					
	SLA	0.033	-0.578				
	LDMC	-0.113	0.677 [*]	-0.530			
	SRL	-0.432	-0.413	0.338	-0.323		
	RTD	-0.595	0.034	-0.451	0.345	-0.204	
	SRA	0.166	-0.168	0.630	-0.087	-0.026	-0.168
P ₂	LTD	-0.713 [*]					
	SLA	0.627	-0.881 ^{**}				
	LDMC	-0.039	0.280	-0.488			
	SRL	-0.616	0.587	-0.493	0.158		
	RTD	0.261	-0.560	0.405	-0.366	0.156	
	SRA	-0.394	0.655	-0.592	0.330	-0.130	-0.874 ^{**}
P ₃	LTD	-0.337					
	SLA	0.678 [*]	-0.604				
	LDMC	-0.386	0.200	-0.536			
	SRL	-0.401	-0.046	0.000	-0.022		
	RTD	0.368	-0.138	0.095	0.013	-0.913 ^{**}	
	SRA	-0.396	0.011	-0.040	0.025	0.977 ^{**}	-0.974 ^{**}
P ₄	LTD	-0.342					
	SLA	0.558	-0.299				
	LDMC	-0.505	0.325	-0.855 ^{**}			
	SRL	-0.042	-0.036	-0.257	0.118		
	RTD	-0.125	0.234	0.297	-0.317	-0.717 [*]	
	SRA	0.020	-0.130	-0.332	0.214	0.945 ^{**}	-0.894 ^{**}
P ₅	LTD	0.220					
	SLA	-0.363	0.110				
	LDMC	0.480	-0.169	-0.314			
	SRL	-0.322	0.125	-0.113	0.176		
	RTD	-0.033	0.255	-0.001	-0.230	-0.654	
	SRA	-0.197	-0.043	-0.002	0.183	0.910 ^{**}	-0.902 ^{**}

注: Pearson相关分析, 双侧检验; **表示 $P < 0.01$, *表示 $P < 0.05$ 。

Notes: Pearson correlation analysis, two-tailed test; ** means $P < 0.01$, * means $P < 0.05$.

在低磷情况下,较高的 *LDMC*、*LTD* 能够反映出植物把合成的干物质更多的用来构建叶片,进而通过增大叶肉密度和降低叶片含水量以增加叶片内的水分向叶片表面移动的距离或阻力^[25],降低代谢速率,以维持叶片对资源的利用率和增加对营养物质的积累^[26],满足杉木在土壤低 P 状况下的正常生长。在 P₂、P₃ 处理下杉木代谢增强, *LDMC* 低,表明植物降低了对叶片构建的投入比例, *LTD* 较低,叶片内活动更强,植物通过吸收更多养分来投入到植物生长,增加了植物对养分的消耗,因此植物叶片对养分的储存能力降低,这与程雯等^[27]的研究结果一致。刘旻霞等^[28]提出,在养分充足的土壤环境下,植物光合能力较强,生长速率快,但植物本身对资源的捕捉利用能力会下降,这与本研究的结论一致;而在高 P 处理下,杉木的 *LTD*、*LDMC* 增加,进一步说明杉木在土壤高 P 条件下受到了胁迫。

4.2 杉木细根功能性状对土壤不同梯度磷添加的响应

比根长 (*SRL*) 和比根面积 (*SRA*) 是衡量细根对土壤中养分吸收效率的重要指标^[29],对根的功能都起到关键作用,并对生态系统生产力有重要影响^[30]。较低的比根组织密度 (*RTD*) 表明细根具有较高的水分和营养吸收效率^[31]。本研究结果显示,在不同梯度 P 添加处理下, *SRL* 无显著差异,说明杉木细根在环境变化中具有一定的内稳性; *RTD* 呈先减小后增大的趋势, *SRA* 则呈先增大后减小的趋势。低磷 (P₀、P₁) 水平下,较低的 *SRA* 和较高的 *RTD* 说明在低磷胁迫下杉木对土壤养分的吸收利用和运输受到抑制,这与于姣姐等^[32]研究结论一致。当土壤磷素缺乏时,磷添加会促进植株养分吸收率和生长^[33];当土壤 P 的供应充足, P 不再是植物生长发育的限制条件时,过量的 P 添加使植物功能性状的潜力下降,进而抑制器官之间的有效资源运输,并且改变了植物体内其它元素的权衡比例,导致植物代谢紊乱,促使植物呼吸作用增强,大量糖分和能量被植物消耗,抑制植物生长^[8]。本研究进一步验证了高 P 处理会抑制杉木生长的相关结论。

4.3 杉木叶片和细根功能性状在土壤不同梯度磷添加下的可塑性和变异性

植物性状的可塑性表达在植物适应环境过程中

发挥重要作用^[34],在环境变化下植物不同部位性状的可塑性响应程度不同^[35]。本研究中,杉木叶片和细根功能性状的可塑性指数 (*PI*) 范围分别为 0.10~0.33、0.14~0.18,叶片功能性状的可塑性指数平均值高于细根功能性状的相应值,说明在土壤 P 添加下,杉木通过充分利用生境资源(尤其是对光资源的捕获与吸收)以加快植物的地上部分生长,而杉木地下部分可能有自身的生物学特性,在土壤 P 添加处理下,杉木细根获取营养物质的能力比叶片相对稳定,具有较强的环境适应能力。

遗传因素和外界环境的共同影响决定了植物的功能性状^[36],而揭示植物对外部环境养分的响应和变化规律最方便的途径是通过对外部环境条件的改变来改变植物的功能性状。本研究中,土壤不同梯度 P 添加下,杉木的叶片和细根功能性状的变异系数 (*CV*) 范围为 3.9%~15.9%,存在不同程度的变异,但 *CV* 均 < 20%,属于较弱变异^[37],说明杉木叶片和细根功能性状指标存在一定的内稳性。何斌等^[38]、贾婷等^[9]研究马尾松 (*Pinus massoniana* Lambert) 人工林针叶功能性状、湿地松针叶功能性状等针叶树种中得到同样的结论。

4.4 杉木叶片和细根功能性状在土壤不同梯度磷添加下的相关性

植物对环境变化的响应不能只通过单一的性状描述,应充分考虑分析各个性状之间的耦合关系以揭示不同环境中植物对资源的分配和权衡策略^[6]。本研究中,杉木 *LTD* 与 *LA*、*SLA* 在 P₀、P₂ 处理下呈显著或极显著负相关,与 *LDMC* 在 P₁ 处理下呈显著正相关; *SLA* 与 *LA* 在 P₀、P₃ 处理下呈显著正相关,与 *LDMC* 在 P₄ 处理下呈极显著负相关, Jiang 等^[39]、Chang 等^[40]的研究中也得到过相似的结论。叶片功能性状在不同处理下的相关性规律说明在养分充足条件下,植物叶面积增大使植物接受光照的面积增大,进而增强植物对光的捕获能力,光合效率增加,加快了植物叶片的生理活动,降低叶肉密度,把更多资源投入到植物的生长中,进而降低了植物叶片对养分的积累,研究结果与贾婷等^[9]研究结果一致。杉木 *SRL* 与 *SRA* 在 P₀、P₃、P₄、P₅ 处理下呈极显著正相关,与 *RTD* 在 P₃、P₄ 处理下呈显著或极显著负相关; *RTD* 与 *SRA* 在 P₀、P₂、P₃、P₄、P₅ 处理下呈显著或极显著负相关,与 Ning 等^[41]、王钊颖等^[42]的研究结论

相似。细根功能性状在不同 P 添加处理下的相关性规律说明当植物把养分更多的用于加速植物生长时,植物会增大细根长度和表面积来提高对土壤养分的高效率吸收,并降低细根组织密度来加快水分和营养的流动速率,这与李淑英^[19]的研究结果一致。杉木叶片、细根功能性状间的相关性表明植物会通过各性状间的耦合关系来合理的对资源进行分配和权衡,以形成适应当前生境的形态指标组合。

5 结论

在土壤不同梯度 P 添加处理下,杉木通过协调自身叶片和细根功能性状的耦合关系,以响应不同的环境。在土壤 P 缺乏和 P 过量条件下,杉木在自身结构性状方面通过减小 LA、SLA、SRL、SRA,增加 LTD、LDMC、RTD 保证有效的利用资源进而适应逆境条件;当土壤的有效 P 达到一个充足的状态时,杉木通过增加 LA、SLA 以提高针叶捕捉光资源的能力;增加 SRL、SRA 来高效吸收土壤养分,使杉木在养分充足的条件下更好生长。因此,土壤施磷量在 P₂、P₃ 处理下时有利于 10 年生杉木人工林的生长,为提高杉木人工林的生产力提供一定的科学参考。

参考文献:

- [1] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, *et al.* Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions[J]. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 5-15.
- [2] Rittenberg K C. The Global Phosphorus Cycle[J]. *Treatise on Geochemistry*, 2003, 8(2): 585-643.
- [3] Vitousek P M. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests[J]. *Ecology*, 1984, 65(1): 285-298.
- [4] Townsend A R, Cleveland C C, Houlton B Z, *et al.* Multi-element regulation of the tropical forest carbon cycle[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2011, 9(1): 9-17.
- [5] Gress S E, Nichols T D, Northcraft C C, *et al.* Nutrient limitation in soils exhibiting differing nitrogen availabilities: what lies beyond nitrogen saturation?[J]. *Ecology*, 2007, 88(1): 119-130.
- [6] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展[J]. *中国科学:生命科学*, 2015, 45(4): 325-339.
- [7] 欧阳园丽, 张参参, 林小凡, 等. 中国亚热带不同菌根树种的根叶形态学性状特征与生长差异: 以江西新岗山为例[J]. *生物多样性*, 2021, 29(6): 746-758.
- [8] Rao Q Y, Su H J, Ruan L W, *et al.* Phosphorus enrichment affects trait network topologies and the growth of submerged macrophytes[J]. *Environmental Pollution*, 2022, 292: 118331.
- [9] 贾婷, 宋武云, 关新贤, 等. 湿地松针叶功能性状及其对磷添加的响应[J]. *南京林业大学学报:自然科学版*, 2021, 45(6): 65-71.
- [10] Duan X J, Wang X H, Jin K M, *et al.* Genetic dissection of root angle of *Brassica napus* in response to low phosphorus[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 697872.
- [11] 林强. 磷添加对芒萁功能性状的影响[J]. *中国水土保持科学*, 2020, 18(4): 130-138.
- [12] 陈竣, 李贻铨, 陈道东, 等. 杉木人工林土壤磷素形态及其有效性研究[J]. *林业科学研究*, 1996, 9(2): 121-126.
- [13] 国家林业和草原局. 中国森林资源报告(2014-2018)[M]. 北京: 中国林业出版社, 2019: 29.
- [14] 盛炜彤. 关于我国人工林长期生产力的保持[J]. *林业科学研究*, 2018, 31(1): 1-14.
- [15] 闫文德, 田大伦, 项文化, 等. 速生阶段第二代杉木人工林生物地球化学循环动态[J]. *中南林业学院学报*, 2002, 22(3): 20-23.
- [16] 田大伦, 沈燕, 康文星, 等. 连栽第1和第2代杉木人工林养分循环的比较[J]. *生态学报*, 2011, 31(17): 5025-5032.
- [17] 洪慧滨, 林成芳, 彭建勤, 等. 磷添加对中亚热带米槠和杉木细根分解及其酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2017, 37(1): 136-146.
- [18] Mo Q F, Wang W J, Chen Y Q, *et al.* Response of foliar functional traits to experimental N and P addition among overstory and understory species in a tropical secondary forest[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 23: e01109.
- [19] 李淑英. 混交模式对闽楠和杉木叶片、细根功能性状的影响[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2019.
- [20] 王楚楚, 钟全林, 程栋梁, 等. 引种期同质园翅荚木主要叶功能性状与种源地环境关系[J]. *生态学报*, 2019, 39(13): 4892-4899.
- [21] Valladares F, Wright S J, Lasso E, *et al.* Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest[J]. *Ecology*, 2000, 81(7): 1925-1936.
- [22] Vendramini F, Díaz S, Gurvich D E, *et al.* Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species[J]. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 147-157.
- [23] Niinemets Ü. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30(9): 1052-1071.
- [24] 祁建, 马克明, 张育新. 北京东灵山不同坡位辽东栎(*Quercus liaotungensis*)叶属性的比较[J]. *生态学报*, 2008, 28(1): 122-128.
- [25] 王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 等. 气孔特征与叶片功能性状之间关联性沿海拔梯度的变化规律——以长白山为例[J]. *生态学报*, 2016, 36(8): 2175-2184.
- [26] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies[J]. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 155-162.

- [27] 程雯, 喻阳华, 熊康宁, 等. 喀斯特高原峡谷优势种叶片功能性状分析[J]. 广西植物, 2019, 39(8): 1039-1049.
- [28] 刘旻霞, 马建祖. 阴阳坡植物功能性状与环境因子的变化特征[J]. 水土保持研究, 2013, 20(1): 102-106.
- [29] Xiang W H, Wu W, Tong J, *et al.* Differences in fine root traits between early and late-successional tree species in a Chinese subtropical forest[J]. *Forestry*, 2013, 86(3): 343-351.
- [30] Comas L H, Mueller K E, Taylor L L, *et al.* Evolutionary patterns and biogeochemical significance of angiosperm root traits[J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2012, 173(6): 584-595.
- [31] 许立. 亚热带20个树种细根功能性状研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2021.
- [32] 于姣姐, 李莹, 殷丹阳, 等. 杉木对低磷胁迫的响应和生理适应机制[J]. 林业科学研究, 2017, 30(4): 566-575.
- [33] 黄盛怡, 吴统贵, 楚秀丽, 等. 磷添加和接种菌根菌对马尾松不同家系容器苗的生长及磷素利用效应[J]. 林业科学研究, 2021, 34(5): 142-151.
- [34] Bradshaw A D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants[J]. *Advances in Genetics*, 1965, 13(1): 115-155.
- [35] Li W, Wang P, Qi Q G, *et al.* Phenotypic diversity and variation of *Lonicera caerulea* populations in the Changbai Mountain alongside the elevation gradient[J]. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2021, 30(1): 705-716.
- [36] 尧婷婷, 孟婷婷, 倪健, 等. 新疆准噶尔荒漠植物叶片功能性状的进化和环境驱动机制初探[J]. 生物多样性, 2010, 18(2): 201-211.
- [37] 秦娟, 孔海燕, 刘华. 马尾松不同林型土壤C、N、P、K的化学计量特征[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版, 2016, 44(2): 68-76.
- [38] 何斌, 李青, 冯图, 等. 不同林龄马尾松人工林针叶功能性状及其与土壤养分的关系[J]. 南京林业大学学报:自然科学版, 2020, 44(2): 181-190.
- [39] Jiang X Y, Jia X, Gao S J, *et al.* Plant nutrient contents rather than physical traits are coordinated between leaves and roots in a desert shrubland[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 734775.
- [40] Chang Y N, Xu C B, Yang H, *et al.* Leaf structural traits vary with plant size in even-aged stands of *Sapindus mukorossi*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 692484.
- [41] Ning Z Y, Li Y L, Zhao X Y, *et al.* Comparison of leaf and fine root traits between annuals and perennials, implicating the mechanism of species changes in desertified grasslands[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 12: 778547.
- [42] 王钊颖, 程林, 王满堂, 等. 武夷山落叶林木本植物细根性状研究[J]. 生态学报, 2018, 38(22): 8088-8097.

Leaf and Fine Root Functional Traits Response of 10-Year-Old *Cunninghamia lanceolata* Plantations to Soil Phosphorus Addition

ZHANG Yun¹, SONG Chong-lin¹, CHEN Jian¹, SHI Zuo-min¹, XIAO Wen-fa¹,
ZHAO Guang-dong¹, YUAN Xiao-ping², WU Jian-guo²

(1. Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2. Experimental Center of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fenyi 336600, Jiangxi, China)

Abstract: [Objective] To reveal the response of leaf and fine root functional traits of 10-year-old *Cunninghamia lanceolata* plantation to soil phosphorus (P) addition so as to provide scientific basis for its productivity improvement. [Method] Six treatment of P₀ (control), P₁, P₂, P₃, P₄ and P₅ were set up in the 10-year-old *C. lanceolata* plantations. Soil P addition amount was 0, 60, 120, 180, 240 and 300 kg·hm⁻²·a⁻¹ respectively, and simulated P deposition experiment was carried out for three years to analyze changes of functional traits, phenotypic plasticity index (PI), coefficient of variation (CV) and the correlation between functional traits including leaf area (LA), specific leaf area (SLA), leaf tissue density (LTD), leaf dry matter content (LDMC), specific root length (SRL), specific root surface area (SRA), root tissue density (RTD). [Result] In the condition of soil P limitation, with the increase of P addition amount, LA, SLA, SRL and SRA of *C. lanceolata* increased firstly and then decreased, whereas LTD, LDMC, RTD decreased firstly and then increased. Under different soil P addition treatments, the average PI values of leaf and fine root functional traits of *C. lanceolata* were 0.21 and 0.16 respectively; The range of CV was 3.9%-15.9%, which showed a weak variation; The LTD of *C. lanceolata* was negatively correlated with LA and SLA under P₀ and P₂ treatments ($P < 0.01$), and LTD was positively correlated with LDMC under P₁ treatment ($P < 0.05$). SLA was positively correlated with LA under P₀ and P₃ treatment ($P < 0.05$), and SLA was negatively correlated with LDMC under P₄ treatment ($P < 0.01$). The SRL of *C. lanceolata* was positively correlated with SRA under P₀, P₃, P₄, and P₅ treatments, and SRL was negatively correlated with RTD under P₃ and P₄ treatments ($P < 0.01$); RTD was negatively correlated with SRA under P₀, P₂, P₃, P₄, and P₅ treatments ($P < 0.01$). [Conclusion] *Cunninghamia lanceolata* developed a survival strategy to cope with changes in soil P content by coordinating the coupling correlation between leaf and fine root functional traits. This research showed that appropriate P addition (P₂, P₃) was beneficial to soil nutrient absorption and growth of 10-year-old Chinese fir plantation.

Keywords: *Cunninghamia lanceolata*; soil phosphorus addition; leaf; fine root; functional trait; correlation

(责任编辑: 徐玉秀)