

遮光和施氮对暗紫贝母形态特征和生物量分配的影响

郭海霞^{1,2}, 徐波², 石福孙², 吴彦^{2,①}

(1. 成都师范学院, 四川 成都 611130; 2. 中国科学院成都生物研究所 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 四川 成都 610041)

Effects of shading and applying nitrogen on morphological characteristics and biomass allocation of *Fritillaria unibracteata* GUO Haixia^{1,2}, XU Bo², SHI Fusun², WU Yan^{2,①} (1. Chengdu Normal University, Chengdu 611130, China; 2. Ecological Restoration and Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2016, 25(3): 118-120

Abstract: Changes in morphological characteristics and biomass allocation of *Fritillaria unibracteata* P. K. Hsiao et K. C. Hsia under conditions of shading and applying nitrogen were studied. The results show that leaf area, specific leaf area, specific root length, ratio of dry weight of above-ground part to that of under-ground part (R_1), ratio of dry weight of leaf to that of root (R_2) and ratio of dry weight of leaf to that of whole plant (R_4) of *F. unibracteata* under condition of shading have extremely significant differences with those of the control ($P < 0.01$), but root surface area and ratio of dry weight of root to that of whole plant (R_3) have no significant differences with those of the control. Under condition of applying nitrogen, specific leaf area and R_4 have extremely significant differences with those of the control, R_1 has significant difference with that of the control ($P < 0.05$), but leaf area, root surface area, specific root length, R_2 and R_3 have no significant differences with those of the control. Comprehensive analysis result shows that treatments of shading and applying nitrogen have some effects on morphological characteristics and biomass allocation of *F. unibracteata*, but response of root to shading and applying nitrogen are weaker than those of leaf.

关键词: 暗紫贝母; 遮光; 施氮; 生物量分配; 形态特征

Key words: *Fritillaria unibracteata* P. K. Hsiao et K. C. Hsia; shading; applying nitrogen; biomass allocation; morphological characteristics

中图分类号: Q945.3; Q949.95 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2016)03-0118-03

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2016.03.16

根据最优分配理论(optimal partitioning theory, OPT),在自然环境中,由于地上和地下资源在空间上的分离,陆生植物需要调整其地上和地下部分的生物量分配以平衡对资源的吸收。研究结果^[1-2]显示:在植物地上资源严重受限时,叶片的生物量分配相对增加;而地下资源严重受限时,根的生物量分配相对增加。然而,植物的生物量分配对资源的响应较为复杂。首先,除了生物量分配,形态变化也是植物调节资源吸收的重要手段,例如,植物通过增加比叶面积提高对光照的吸收,通过调整比根长响应土壤养分的变化^[3-4];并且,一些植物甚至以形态响应为主,生物量分配的变化并不明显^[3,5]。此外,某些植物还有一些特殊的资源平衡方式,例如,克隆植物通过构件之间的养分传输平衡资源在空间上的分配不均^[6];拥有特化储藏器官的植物可依靠大量储藏物质来平衡资源在时间上的分配不均^[7]。植物所具有的丰富的资源响应方式决定了其多样的资源策略。

暗紫贝母(*Fritillaria unibracteata* P. K. Hsiao et K. C. Hsia)为百合科(Liliaceae)贝母属(*Fritillaria* Linn.)多年生草本

植物,是药材“川贝母”的主要来源之一,也是一种珍贵的保护植物^[8]。暗紫贝母生长于海拔3 200~4 500 m的草甸和灌丛中,是一种典型的高山植物^[9]。与其他多年生高山草本植物相似,暗紫贝母将大量的物质储藏在地下器官鳞茎中。Kleijn等^[7]认为:特化储藏器官的存在可能使植物对资源的响应策略不同于“最优分配理论”。但目前对暗紫贝母平衡资源吸收的策略尚未见相关的研究报道。

光照和氮素是影响植物生长的2个关键因子,为探讨暗紫贝母响应资源变化的策略,作者对遮光和施氮条件下暗紫贝母形态特征和生物量分配变化进行了初步研究。

1 材料和方法

1.1 实验地概况和实验材料

供试材料为种植于四川省阿坝藏族羌族自治州松潘县实验地的3年生暗紫贝母。实验地的坐标为东经103°42'45"、北纬32°56'18";年均温2.7℃,最低月均温-7.6℃,最高月均温

收稿日期: 2015-12-07

基金项目: 四川省教育厅自然科学重点项目(16ZA0366); 国家科学技术部国际合作项目(2013DFR90670)

作者简介: 郭海霞(1986—),女,四川蓬溪人,博士,讲师,主要从事高山植物生态方面的研究。

①通信作者 E-mail: 260763666@qq.com

11.7 °C; 年均降水量 717.7 mm, 且降水量的 80% 集中在 5 月份至 10 月份。

2013 年 5 月初取大田土, 过筛后装入塑料盆(长 0.45 m、宽 0.35 m、高 0.20 m)中, 备用; 选取田间大小一致的 3 年生暗紫贝母植株, 移栽到塑料盆内; 每盆 12 株, 株距 10 cm。

1.2 方法

实验采取完全随机设计。设置对照(CK)、遮光和施氮共 3 个处理组, 每组 45 盆植株。利用遮阳网进行遮光处理, 遮阳网固定铺设在高 0.75 m 的遮阳棚上方, 相对透光率约为 30%。用 NH_4NO_3 进行施氮处理, 实验期间共施氮 2 次, 分别在移栽 1 周后和第 2 年春天土壤解冻时进行, 每次施用量为 $40 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。

于第 2 年生长旺盛期(2014 年 6 月)采样。在各处理组的 45 盆植株中随机采集 50 株样株, 迅速清洗干净, 并分成叶片、茎、鳞茎和根 4 个部分; 用 EPSON EXPRESSION 10000XL 根系扫描系统和 Canon Lide 220 扫描仪分别对根和叶片进行扫描; 然后将各部分置于烘箱内, 于 75 °C 烘干至恒质量, 冷却后称量各部分的干质量。

1.3 数据处理和分析

分别利用根系扫描分析系统 WinRHIZO TRON MF(美国 CID)和 MAT LAB 软件对根表面积、根长和叶面积进行分析;

利用 SPSS 16.0 和 Origin 9.0 对其他实验数据进行分析 and 图片处理; 使用独立样本 t 检验进行显著性分析。

2 结果和分析

2.1 遮光和施氮对暗紫贝母形态指标的影响

遮光和施氮对暗紫贝母叶面积、根表面积、比叶面积和比根长的影响见表 1。结果表明: 在遮光条件下暗紫贝母的叶面积积极显著高于对照($P < 0.01$), 但施氮后其叶面积与对照无显著差异($P > 0.05$); 遮光和施氮条件下暗紫贝母根表面积与对照均无显著差异。在遮光和施氮条件下比叶面积均积极显著高于对照; 而比根长则在遮光条件下极显著高于对照, 在施氮条件下与对照无显著差异。

2.2 遮光和施氮对暗紫贝母不同部位干物质分配的影响

遮光和施氮对暗紫贝母不同部位干质量比值的影响见表 2。结果表明: 遮光和施氮条件下暗紫贝母不同部位的干质量比值有明显改变。遮光条件下, 地上部分干质量与地下部分干质量的比值(R_1)、叶片干质量与根干质量的比值(R_2)、叶片干质量与全株干质量的比值(R_4)均极显著高于对照($P < 0.01$), 而根干质量与全株干质量的比值(R_3)与对照无显著差异。施氮条件下, R_1 与对照差异显著($P < 0.05$), R_4 与对照有

表 1 遮光和施氮对暗紫贝母叶片和根形态特征的影响($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

Table 1 Effects of shading and applying nitrogen on morphological characteristics of leaf and root of *Fritillaria unibracteata* P. K. Hsiao et K. C. Hsia ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

| 处理 Treatment | 叶面积/cm ² Leaf area | 根表面积/cm ² Root surface area | 比叶面积/cm ² · g ⁻¹ Specific leaf area | 比根长/cm · g ⁻¹ Specific root length |
|----------------------|----------------------------------|---|--|--|
| 对照 The control | 7.39±0.17 | 6.30±0.05 | 175.95±15.22 | 7.66±0.66 |
| 遮光 Shading | 12.04±0.16** | 6.09±0.05 | 357.85±7.12** | 19.15±2.67** |
| 施氮 Applying nitrogen | 8.53±0.13 | 6.72±0.06 | 239.06±18.04** | 11.27±1.81 |

¹⁾ **: 与对照差异极显著($P < 0.01$) Extremely significant difference with the control ($P < 0.01$).

表 2 遮光和施氮对暗紫贝母不同部位的干质量比值的影响($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

Table 2 Effects of shading and applying nitrogen on ratio of dry weight of different parts of *Fritillaria unibracteata* P. K. Hsiao et K. C. Hsia ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

| 处理 Treatment | R_1 | R_2 | R_3 | R_4 |
|----------------------|-------------|--------------|-----------|-------------|
| 对照 The control | 0.27±0.01 | 8.46±0.96 | 0.03±0.00 | 0.20±0.01 |
| 遮光 Shading | 0.76±0.04** | 18.77±3.26** | 0.04±0.01 | 0.40±0.01** |
| 施氮 Applying nitrogen | 0.34±0.01* | 10.17±2.28 | 0.04±0.00 | 0.23±0.01** |

¹⁾ R_1 : 地上部分干质量与地下部分干质量的比值 Ratio of dry weight of above-ground part to that of under-ground part; R_2 : 叶片干质量与根干质量的比值 Ratio of dry weight of leaf to that of root; R_3 : 根干质量与全株干质量的比值 Ratio of dry weight of root to that of whole plant; R_4 : 叶片干质量与全株干质量的比值 Ratio of dry weight of leaf to that of whole plant. *: 与对照差异显著($P < 0.05$) Significant difference with the control ($P < 0.05$); **: 与对照差异极显著($P < 0.01$) Extremely significant difference with the control ($P < 0.01$).

极显著差异, 而 R_2 和 R_3 与对照均无显著差异。综合分析结果表明: 在遮光和施氮条件下根干质量与全株干质量的比值变化幅度均较小, 而叶片干质量与全株干质量的比值均有显著变化, 表明遮光和施氮均能显著影响叶片的生物量分配, 对根的生物量分配无明显影响。

3 讨 论

生物量分配是植物响应资源变化的重要手段, 植物通过调节地上部分与地下部分的生物量分配来平衡资源吸收^[10],

但对植物如何调整生物量分配则存在不同的观点^[6,11]。本研究结果显示:遮光和施氮均可不同程度增加暗紫贝母地上生物量的分配,这与“最优分配理论”相符。遮光条件下光照是植物生长的限制因子,而施氮条件下碳则成为相对限制因子,在这2种情况下,暗紫贝母植株都需要增加地上部分生物量的分配比例,以达到对地上和地下资源的吸收平衡。

形态调整也是植物适应环境的重要策略之一^[3-4]。比叶面积是表征植物光资源获取能力最重要的形态指标^[12],并受许多因素的影响,养分浓度升高或者光照强度降低均能导致植物的比叶面积升高^[13],这与本研究结果一致。此外,比根长也是一个重要的形态指标,表征了植物根系对养分的吸收能力。本研究中,比根长对施氮的响应不明显,这可能与本实验未设置连续施肥过程有关,导致土壤中N含量随时间推移呈递减趋势,使N对根系的影响逐渐减弱^[14]。根据养分平衡原理,植物根系对土壤养分的吸收量应与叶片对碳的同化量保持平衡^[1],因此,植物根系对遮光的响应在一定程度上取决于遮光处理对植物起促进还是抑制作用^[15-16]。

综上所述,为了应对环境中光照和氮素的改变,暗紫贝母的生物量分配和形态特征均有一定的变化。遮光和施氮条件下,暗紫贝母植株以“最优分配”策略应对资源的不平衡,但与叶片相比,其根系对光照和氮素的变化无明显响应。

参考文献:

- [1] IWASA Y, ROUGHGARDEN J. Shoot/root balance of plants: optimal growth of a system with many vegetative organs [J]. *Theoretical Population Biology*, 1984, 25(1): 78-105.
- [2] DAVIDSON R L. Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover [J]. *Annals of Botany*, 1969, 33(3): 561-569.
- [3] POORTER H, NIKLAS K J, REICH P B, et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control [J]. *New Phytologist*, 2012, 193(1): 30-50.
- [4] HODGE A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients [J]. *New Phytologist*, 2004, 162(1): 9-24.
- [5] AERTS R, CALUWE H D, KONINGS H. Seasonal allocation of biomass and nitrogen in four *Carex* species from mesotrophic and eutrophic fens as affected by nitrogen supply [J]. *Journal of Ecology*, 1992, 80: 653-664.
- [6] IKEGAMI M, WHIGHAM D F, WERGER M J A. Optimal biomass allocation in heterogeneous environments in a clonal plant: spatial division of labor [J]. *Ecological Modelling*, 2008, 213(2): 156-164.
- [7] KLEIJN D, TREIER U A, MÜLLER-SCHÄRER H. The importance of nitrogen and carbohydrate storage for plant growth of the alpine herb *Veratrum album* [J]. *New Phytologist*, 2005, 166(2): 565-575.
- [8] 韩鸿萍, 陈 志. 暗紫贝母研究现状 [J]. *青海师范大学学报 (自然科学版)*, 2016, 32(1): 29-34.
- [9] 中国科学院中国植物志编辑委员会. *中国植物志: 第十四卷* [M]. 北京: 科学出版社, 1980: 109.
- [10] KOBE R K, IYER M, WALTERS M B. Optimal partitioning theory revisited: nonstructural carbohydrates dominate root mass responses to nitrogen [J]. *Ecology*, 2010, 91(1): 166-179.
- [11] MCCARTHY M C, ENQUIST B J. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation [J]. *Functional Ecology*, 2007, 21(4): 713-720.
- [12] 李玉霖, 崔建垣, 苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较 [J]. *生态学报*, 2005, 25(2): 304-311.
- [13] REICH P B, TJOELKER M G, WALTERS M B, et al. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light [J]. *Functional Ecology*, 1998, 12(3): 327-338.
- [14] FRANSEN B, KROON H D, BERENDSE F. Root morphological plasticity and nutrient acquisition of perennial grass species from habitats of different nutrient availability [J]. *Oecologia*, 1998, 115(3): 351-358.
- [15] BILBROUGH C J, CALDWELL M M. The effects of shading and N status on root proliferation in nutrient patches by the perennial grass *Agropyron desertorum* in the field [J]. *Oecologia*, 1995, 103(1): 10-16.
- [16] QUIGLEY M F, MULHALL S. Effects of variable shading in a greenhouse study on rhizome weight, root length, and bud proliferation in goldenseal [J]. *HortTechnology*, 2002, 12(4): 717-720.

(责任编辑: 郭严冬)