

雌雄青杨土壤微生物遗产对川滇柳形态、生长和光合能力的影响

鲜婷¹, 刘俊雁^{1,2}, 文小梅¹, 胥晓^{1,2}, 董廷发^{1,2,3,*}

¹西华师范大学生命科学学院, 四川南充637009

²西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 四川南充637009

³四川省环境科学与生物多样性保护重点实验室, 西华师范大学西南山地特色植物种质适应与利用研究所, 四川南充637009

*通信作者(dongfar@163.com; dongtf@aliyun.com)

摘要: 植物土壤微生物遗产效应近年来开始受到关注, 这种效应是否与植株的性别有关还不得而知。本文以同域分布的青杨(*Populus cathayana*)和川滇柳(*Salix rehderiana*)为研究对象, 利用雌雄青杨土壤在未灭菌和灭菌条件下种植川滇柳, 比较川滇柳幼苗形态、生长、光合能力、叶氮含量对不同性别青杨的土壤及其灭菌条件的响应差异。结果显示: (1)种植于未灭菌雌性青杨土中的川滇柳生物量、光饱和光合速率(A)、光系统II有效光化学量子产量(Φ)、相对电子传递速率(ETR)、光合氮利用效率(PNUE)显著低于雄性青杨土中的川滇柳; 在灭菌的青杨土壤中, 川滇柳的上述性状对雌雄青杨的响应无显著差异。(2)种植于青杨未灭菌土中的川滇柳高度、基茎、生物量、比根长、根比表面积和光合能力(A 、气孔导度、蒸腾速率、 Φ 、ETR、PNUE和叶绿素含量)比种植于青杨灭菌土中的川滇柳更低。这些结果表明雌雄青杨土壤的微生物遗产对川滇柳有不同的影响, 雌株的土壤遗产对川滇柳的生长和光合能力的抑制效应比雄株大。该结果从植物性别的角度认识植株土壤微生物遗产的效应, 为分析植物种间关系机理提供新的视角。

关键词: 土壤微生物遗产效应; 生长; 光合能力; 雌雄异株; 川滇柳; 青杨

Effects of soil microbial legacy of female and male *Populus cathayana* on morphology, growth and photosynthesis of *Salix rehderiana*

XIAN Ting¹, LIU Junyan^{1,2}, WEN Xiaomei¹, XU Xiao^{1,2}, DONG Tingfa^{1,2,3,*}

¹School of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637009, China

²Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation (Ministry of Education), Nanchong, Sichuan 637009, China

³Key Laboratory of Environmental Science and Biodiversity Conservation (Sichuan Province), Institute of Plant Adaptation and Utilization in Southwest Mountains, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637009, China

*Corresponding author (dongfar@163.com; dongtf@aliyun.com)

Abstract: In recent years, more attention has been paid to the effects of soil microbial legacy on plant-plant interactions. However, it remains unclear how sexual differences may impact these effects. In this

收稿 2020-06-24 修定 2020-12-02

资助 四川省科学技术厅重点研发项目(2019YFS0464)。

致谢 美国莱斯大学(Rice University)的Joshua Fowler博士对英文写作的帮助。

study, we cultivated *Salix rehderiana* cuttings in the soils of female and male *Populus cathayana* with and without soil sterilization. We investigated the morphology, growth, photosynthesis and leaf nitrogen content of *S. rehderiana* in response to the different sex-based soil legacies of *P. cathayana*. The results show that: (1) biomass accumulation, light-saturated photosynthetic rate (A), effective photochemical quantum yield of photosystem II (Φ), relative photosynthetic electron transfer rate (ETR), and photosynthetic nitrogen utilization efficiency (PNUE) of *S. rehderiana* cultivated in non-sterilized soil from female *P. cathayana* were lower, respectively, than those grown in male-associated soil. While there is no significant difference in above indices between *S. rehderiana* cultivated in female and male *P. cathayana* sterilized soils. (2) Compared to *S. rehderiana* grown in sterilized soil, those cultivated in non-sterilized soil had lower height, basal diameter, biomass accumulation, specific root length, specific root surface area and photosynthetic capacities (A , stomatal conductance, transpiration rate, Φ , ETR, PNUE, and chlorophyll content). Our results indicate that there is a sexual different effect of soil microbial legacy of *P. cathayana* on *S. rehderiana*, and the growth and photosynthesis of *S. rehderiana* suffer greater suppression when affected by the microbial soil legacy of female *P. cathayana* than male. These results provide new insights on the mechanism of interspecific plant interactions by investigating plant sex-related soil microbial legacy effect.

Key words: soil microbial legacy effect; growth; photosynthetic capacity; dioecy; *Salix rehderiana*; *Populus cathayana*

植物与土壤生态关系是影响植物种群或群落的结构与动态的关键因素,也是植物生态学的研究热点(Siefert等2018; Chen等2019; Jia等2020)。植物生长过程中通过根系分泌、组织脱落等方式向土壤释放有机化合物,这些化合物会改变土壤的生物群落特征。植株遗留的土壤对下一代生物的影响称为土壤遗产效应(soil legacy effect; Cuddington 2011; van de Voorde等2011)。土壤遗产效应对种内和种间关系的影响及其调控机制,近年来开始受到生态学家的关注(van der Putten等2013; Heinen等2020)。已有研究发现植物土壤遗产往往会抑制后来植物的生长(van der Putten等2013)和防御表现(Kostenko等2012),进而影响植物的种间竞争关系(Meisner等2013; Kaisermann等2017)以及群落的结构(Heinen等2020)和动态(van de Voorde等2011);而且这种遗产的效应往往与植物的种类有关(Heinen等2020)。目前针对植物土壤遗产效应的研究主要是基于雌雄同株植物,而对雌雄异株植物的土壤遗产效应还鲜有报道。

在整个被子植物中,雌雄异株植物有15 000多种(Renner 2014)。作为森林生态系统的先锋树种,杨柳科(Salicaceae)植物是典型的雌雄异株植物,对植

被演替乃至生态系统稳定和森林生态恢复起着至关重要的作用。由于雌雄植株之间的繁殖投入不一致,杨柳科植物在生长、生理等方面常常具有性别差异(胥晓和董廷发2017; Hultine等2016; Lei等2017; Liao等2020)。青杨(*Populus cathayana*)是我国华北、西北、西南地区广泛分布的树种,具有生长快、抗逆性强等特点,因此是植被恢复、森林生产、园林绿化等方面常用树种(胥晓和董廷发2017)。近年来我们的研究显示青杨的根系形态(高文童等2019)、分泌物的种类和含量(曾贞2016)、凋落物的分解(苏国岩等2019)均有性别差异,这些性别间的差异往往会改变土壤的生物特性(Orwin等2010)。然而土壤微生物遗产效应是否与植物性别有关还未见报道。因此,本研究以青杨及同域分布的川滇柳(*Salix rehderiana*)作为研究模式材料,通过将川滇柳种植在未灭菌和灭菌的雌雄青杨土壤中,比较不同性别青杨的土壤对川滇柳幼苗的形态、生长和光合生理的影响差异,试图回答:(1)雌青杨土壤和雄青杨土壤对川滇柳的形态、生物量积累和光合能力的影响是否有显著差异?(2)青杨土壤微生物在土壤遗产效应方面是否扮演关键角色?研究结果拟为探究杨柳科植物种间关系提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料和实验设计

于2018年3月收集四川卧龙自然保护区青杨(*Populus cathayana* Rehd.)植株一年生枝条, 雌雄植株各收集30枝。剪取大小一致(长度15 cm, 直径0.5 cm)的扦插条扦插于盛有8 kg土壤的花盆中, 每盆1株, 种植于西华师范大学试验基地(30.80°N 106.07°E, 海拔276 m)。土壤来源于实验地周围的表层(0~20 cm)土, 并与河沙按体积比1:1充分混匀。花盆间距维持40 cm。种植1年后, 分别收集雌雄青杨的土壤(去除所有肉眼可见的根系), 并把每个性别植株的土壤随机各取一半用蒸汽灭菌(100°C, 2 h)2次。灭菌对青杨土壤的主要养分含量均无显著影响($P>0.05$): 雌株未灭菌土壤的全N、全P、全K平

均含量分别为 $0.88 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、 $0.76 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、 $70.12 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 灭菌后分别为 $0.83 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、 $0.82 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、 $73.54 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$; 雄株未灭菌土壤的全N、全P、全K平均含量分别为 $0.94 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、 $0.86 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、 $78.94 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 灭菌后分别为 $1.08 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、 $0.97 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、 $81.56 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

于2019年3月初在原材料同区域采集成年川滇柳(*Salix rehderiana* Schneid.)一年生枝条, 剪成10 cm长的扦插条, 用70%酒精表面消毒, 之后放入快速生根粉(柏斯特, 郑州市睿智益农生物科技有限公司)溶液(10 g生根粉溶于1 500 mL水中)中浸泡约15 s, 再扦插到盛有5 kg灭菌或未灭菌的雌雄青杨土壤中(即未灭菌雌性青杨土、灭菌雌性青杨土、未灭菌雄性青杨土、灭菌雄性青杨土; 实验设计如图1所示)。共4种处理, 每种处理10个重复,

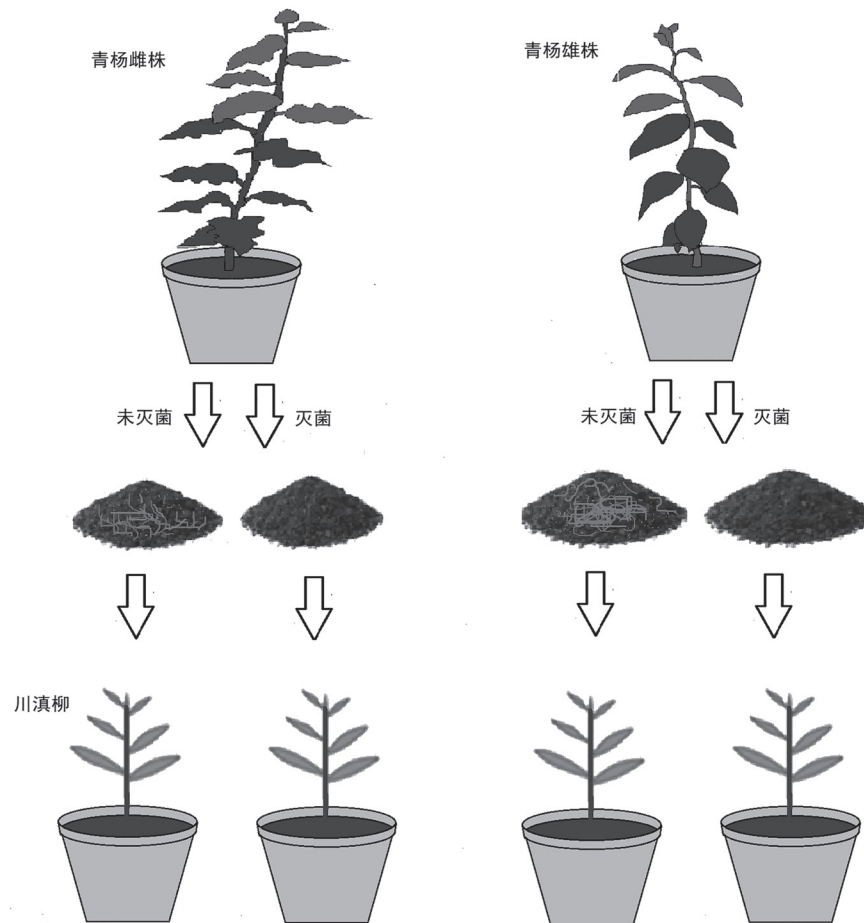


图1 实验设计

Fig. 1 Experimental designing

共40株植物。花盆间距50 cm, 每隔1 d浇无菌水500 mL。生长4个月后, 各处理随机选取5个植株进行相关测量。

1.2 测定指标

1.2.1 植株形态和生物量

实验结束前, 测量植株的高度和基径, 并破坏性采收植株的根、茎、叶进行根系形态、生物量及生理生化指标的测定。根系洗净后, 擦干表面水分, 称量鲜重。之后分为2部分, 一部分存放于 -80°C 冰箱, 另一部分用于根系形态测量。用WinRHIZO根系分析系统(Regent Instrument, 加拿大)测量各植株的总根长、根直径和总根表面积。用CanoScan LiDE 120扫描仪(佳能, 日本)扫描叶片, 用ImageJ软件(National Institutes of Health, 美国)计算总叶面积。最后将部分根系、茎、叶放入DHG-9625A干燥箱(上海一恒科学仪器有限公司)中 70°C 烘干至恒重, 随后用FA2004N电子天平(上海菁海仪器有限公司)称量各部分干重。比根长为根长与根干重之比, 根比表面积为根表面积与根干重之比。

1.2.2 叶片生理生化指标

叶片气体交换测定: 在植株收获前1周选择晴朗的天气, 于上午(8:00~11:00)使用带LED红蓝光叶室的LI-6400XT便携式光合作用仪(LI-COR, 美国)测定向阳成熟叶片的气体交换参数。测量条件: 温度为 28°C , CO_2 浓度为 $(400\pm 5) \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 光照强度为 $1\ 200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 相对空气湿度为55%~60%。据预实验所知, 该光照强度已达到川滇柳的光饱和强度, 其他条件设置与当地环境条件相近。一旦参数稳定, 记录净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率。水分利用效率为净光合速率与气孔导度之比, 光合氮利用效率为净光合速率与叶氮含量之比。

选取测定了光合参数的叶片, 每个叶片暗处理30 min后, 用调制叶绿素荧光仪(Junior-PAM, 德国)测定叶绿素荧光参数, 测量过程如Liu等(2020)所述。叶绿素含量的相对值用SPAD-502 Plus叶绿素仪(Spectrum, 美国)测定。叶片氮含量测定: 叶片烘干至恒重, 研磨, 过筛(60目); 锡箔纸包裹100 mg样品, 使用VarioTOC碳氮分析仪(Elementar, 德国)测定。

1.3 数据分析

双因素方差分析(two-way analysis of variance)用于比较不同性别、不同灭菌条件土壤及其交互作用对川滇柳形态、生长和生理的影响, 不同处理间性状的差异采用Duncan检验进行多重比较, 所有分析显著性水平设为 $\alpha=0.05$ 。所有分析利用SPSS 22.0 (IBM, 美国)软件进行。

2 实验结果

2.1 雌雄青杨土壤对川滇柳形态和生物量的影响

由表1可见, 川滇柳幼苗的高度、基茎、生物量、根冠比、根平均直径、比根长、根比表面积均受到土壤灭菌的极显著影响($P<0.001$), 而这些性状中除根平均直径外均不受青杨性别的显著影响, 但川滇柳生物量(包括根、茎、叶生物量)受到土壤灭菌与青杨性别交互作用的影响。与灭菌的土壤相比, 未灭菌的土壤中川滇柳幼苗的高度、基茎、生物量、比根长、根比表面积更小, 而根冠比和根平均直径更大(表2)。种植在灭菌后的雌雄青杨土壤中的川滇柳幼苗形态和生物量均无显著差异, 但种植在雌青杨未灭菌土壤中的川滇柳幼苗的总生物量、叶生物量、根生物量显著小于在雄青杨未灭菌土壤中的川滇柳幼苗(表2)。

2.2 雌雄青杨土壤对川滇柳气体交换的影响

川滇柳幼苗的气体交换参数受到土壤灭菌的显著影响, 且光饱和光合速率还受到青杨性别的显著影响(表1)。相比灭菌的土壤, 种植于青杨未灭菌土壤中的川滇柳光饱和光合速率、气孔导度和蒸腾速率更低, 而其胞间 CO_2 浓度更高(图2)。生长于雌青杨未灭菌土壤中的川滇柳幼苗光饱和光合速率显著低于雄青杨, 但在雌雄青杨灭菌土壤间无显著差异。不论土壤灭菌与否, 川滇柳幼苗的气孔导度和蒸腾速率在雌雄青杨土壤间无显著差异。

2.3 雌雄青杨土壤对川滇柳叶绿素荧光参数的影响

光系统II有效光化学量子产量(Φ)和相对电子传递速率(ETR)均受到土壤灭菌和性别的显著影响(表1)。土壤灭菌显著增加了川滇柳幼苗的 Φ 和ETR (除雄青杨土壤中的 Φ 以外)。未灭菌条件下, 雌青杨土壤中川滇柳幼苗的 Φ 和ETR均显著低于雄青杨土壤中的幼苗; 而在灭菌土壤中这些性状

表1 青杨性别和土壤灭菌情况对川滇柳幼苗形态、生物量、生理性状影响的方差分析
Table 1 Analysis of variance of the effects of *P. cathayana* gender and soil sterilization conditions on morphology, biomasses and physiological traits of *S. rehderiana* seedlings

指标	F_S	F_G	$F_{S \times G}$
高度/cm	52.73***	1.13 ^{NS}	1.57 ^{NS}
基径/mm	42.58***	0.25 ^{NS}	1.99 ^{NS}
叶生物量/g	191.04***	3.15 ^{NS}	17.04***
茎生物量/g	153.70***	0.16 ^{NS}	4.90*
根生物量/g	119.44***	0.58 ^{NS}	13.57**
总生物量/g	56.57***	3.76 ^{NS}	1.02 ^{NS}
根冠比	251.53***	1.28 ^{NS}	15.83**
根平均直径/mm	31.48***	4.88*	0.05 ^{NS}
比根长/ $m \cdot g^{-1}$	176.50***	2.80 ^{NS}	0.14 ^{NS}
根比表面积/ $m^2 \cdot g^{-1}$	69.24***	0.80 ^{NS}	0.18 ^{NS}
光饱和和光合速率/ $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	70.61***	9.31**	0.45 ^{NS}
气孔导度/ $mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	23.37***	0.04 ^{NS}	0.56 ^{NS}
胞间CO ₂ 浓度/ $\mu mol \cdot mol^{-1}$	5.40*	3.96 ^{NS}	1.51 ^{NS}
蒸腾速率/ $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	12.80**	0.19 ^{NS}	0.41 ^{NS}
水分利用效率/ $mol \cdot mol^{-1}$	6.11*	7.23*	0.01 ^{NS}
光合氮利用效率/ $nmol \cdot g^{-1} \cdot s^{-1}$	45.25***	0.39 ^{NS}	6.08*
光系统II有效光化学量子产量	13.25***	7.00*	2.62 ^{NS}
相对电子传递速率	34.14***	14.95***	5.84*
叶绿素含量(SPAD)	27.33***	0.11 ^{NS}	0.30 ^{NS}
叶氮含量/ $mg \cdot g^{-1}$	1.78 ^{NS}	1.50 ^{NS}	4.46*

F_S : 土壤灭菌效应值; F_G : 植物性别效应值; $F_{S \times G}$: 土壤灭菌和植物性别的交互效应值。同行数据用NS标识表示无显著差异($P>0.05$), 用*标识表示在 $P<0.05$ 水平上显著差异, 用**和***标识分别表示在 $P<0.01$ 水平和 $P<0.001$ 水平上极显著差异。

对于雌雄青杨无显著差异(图3)。

2.4 雌雄青杨土壤对川滇柳叶片叶绿素和氮含量以及水分和氮利用效率的影响

从表1可知, 川滇柳幼苗叶片叶绿素含量和光合氮利用效率均受土壤灭菌的显著影响, 而叶绿素含量、氮含量、水分利用效率和氮利用效率受青杨性别的影响不显著。土壤灭菌显著提高了川滇柳幼苗的叶绿素含量和氮利用效率(图4-A和C)。在未灭菌下, 尽管川滇柳幼苗叶片叶绿素含量和氮含量在雌雄青杨土壤之间无显著差异, 但其氮利用效率在雌株土壤中显著低于雄株土壤中。土壤灭菌条件下, 雌青杨土壤中栽培的川滇柳幼苗叶绿素含量和氮利用效率与雄青杨土壤中栽培的无显著差异, 但叶氮含量为雌青杨土壤中显著低于雄青杨土壤中(图4-B)。此外, 尽管水分利用效率无显著差异, 但该指标在未灭菌的雌青杨土壤

栽培的川滇柳幼苗中最低, 而在灭菌的雄青杨土壤栽培的幼苗中最高(图4-D)。

3 讨论

本研究发现雌雄青杨土壤微生物遗产对川滇柳的生长和光合能力的影响不一样, 这表明青杨土壤微生物遗产效应与植株性别有关。前人关于植物土壤遗产效应的研究报道主要基于物种水平(Meisner等2013; Heinen等2020)。本研究结果为研究植物土壤遗产效应提供了新的广度。本研究发现与灭菌土壤相比, 种植在青杨未灭菌土壤中的川滇柳幼苗形态、生长和光合能力的性状值更低。由于灭菌对青杨土壤的养分并无显著影响, 这表明对川滇柳生长和光合的抑制主要是由于青杨的土壤微生物遗产效应所致, 这与许多树种之间的遗产效应研究结果类似(Mendes等2013; Kuebbing

表2 青杨性别和土壤灭菌情况对川滇柳幼苗形态和生物量的影响差异
Table 2 Differences in the effects of *P. cathayana* gender and soil sterilization conditions on morphology and biomasses of *S. rehderiana* seedlings

灭菌情况	性别	高度/cm	基径/mm	叶生物量/g	茎生物量/g	根生物量/g	总生物量/g	根冠比	根平均直径/mm	比根长/ m·g ⁻¹	根比表面积/ m ² ·g ⁻¹
未灭菌	雌	17.50±1.86 ^b	1.95±0.24 ^b	0.18±0.02 ^c	0.13±0.02 ^b	0.13±0.01 ^c	0.44±0.04 ^c	0.43±0.01 ^a	0.46±0.03 ^a	31.57±3.98 ^b	0.04±0.00 ^b
	雄	28.45±4.67 ^b	2.16±0.21 ^b	0.48±0.04 ^b	0.35±0.02 ^b	0.32±0.02 ^b	1.15±0.07 ^b	0.39±0.03 ^a	0.41±0.02 ^a	39.69±4.34 ^b	0.05±0.00 ^b
灭菌	雌	57.75±5.40 ^a	3.81±0.20 ^a	1.11±0.03 ^a	1.36±0.06 ^a	0.73±0.05 ^a	3.21±0.14 ^a	0.30±0.01 ^b	0.35±0.02 ^b	85.87±4.14 ^a	0.09±0.01 ^a
	雄	56.85±5.92 ^a	3.36±0.28 ^a	0.99±0.09 ^a	1.21±0.15 ^a	0.61±0.06 ^a	2.81±0.23 ^a	0.28±0.01 ^b	0.31±0.00 ^b	91.03±3.38 ^a	0.09±0.00 ^a

数据表示为平均值±标准误差。同列数据用不同小写字母标识表示在P<0.05水平上显著差异。

等2016)。土壤微生物对植物种间关系的调控取决于有益微生物(如菌根真菌,其能够促进植物对养分、水分的吸收)和有害微生物(如病原菌,其会对植物的生长不利)的共同作用(Chen等2019),这暗示了对川滇柳生长而言,青杨遗产土壤中有害微生物更占优势。

土壤的生物遗产往往通过改良土壤养分的可利用性而影响下一代植物(Mendes等2013)。杨柳科植物作为森林演替的先锋树种,其中柳属(*Slix*)植物在自然演替中往往被杨属(*Populus*)植物替代,然而这种演替过程的机理依旧还不清楚(Song等2017)。先前的研究发现:对于演替早期的树种,其生长和光合能力往往受到氮的限制(Jia等2005; Song等2017)。本研究发现,在青杨灭菌土壤中川滇柳的光合能力比在未灭菌土壤中更高,这与叶绿素含量的结果一致,但其叶片总氮含量不一致,暗示了灭菌后土壤中生长的川滇柳提高了叶片氮在叶绿体中的分配,这有利于其提高对光的捕获能力。同时未灭菌土壤中的川滇柳降低了叶绿素含量,这会直接影响植株对光的获取。相比柳树林,杨树林往往郁闭度更高,这不利于提高柳树对光的竞争;同时相比叶片总氮而言,分配到叶绿素的氮的总量会直接影响光合速率的高低(Feng等2007)。种植于未灭菌土壤中的川滇柳光合速率指标也支持这一结果。灭菌土壤中川滇柳提高了生长速率且维持了叶片氮含量,这表明植物提高了体内氮的积累,这可能是由于根系对氮的吸收能力发生了变化(Miransari等2009)。本研究发现在灭菌后植物的根系直径更低、比根长和比表面积更大,这表明灭菌土壤中的川滇柳根系产生了更多的细根,这有利于植株吸收养分(Dong等2016; Liu等2020)。以上结果表明青杨的土壤微生物可能抑制了川滇柳对氮的吸收,这与在其他物种中的研究结果类似(Semchenko等2017)。先前的研究发现柳树在自然演替过程中常被杨树替代是与其竞争能力不如杨树有关(Song等2017)。本研究结果显示杨树的土壤遗产微生物对川滇柳的生长和光合能力的抑制明显,这可为解析森林演替中柳树被杨树取代的机制提供新的角度。除了演替晚期植物对早期植物的抑制,进一步的研究还需要

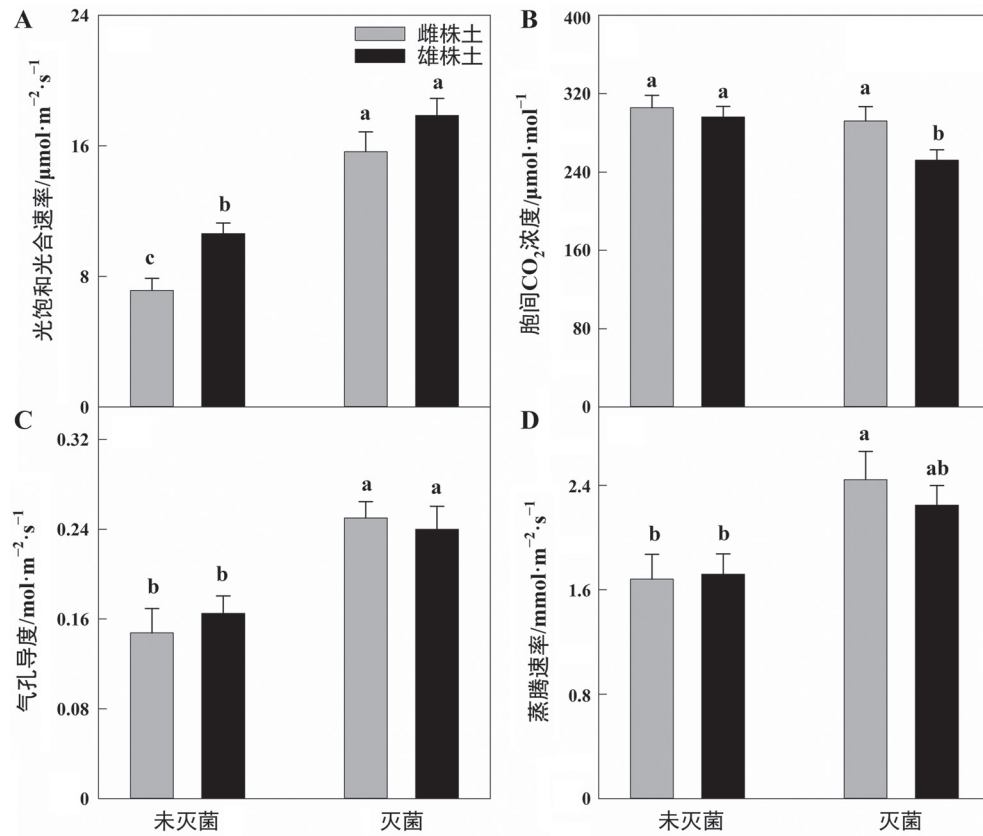


图2 青杨性别和土壤灭菌情况对川滇柳幼苗叶片气体交换的影响差异

Fig. 2 Differences in the effects of *P. cathayana* gender and soil sterilization conditions on leaf gas exchange of *S. rehderiana* seedlings

数据表示为平均值 $\pm$ 标准误; 各柱形上用不同小写字母标识表示在 $P < 0.05$ 水平上显著差异。图3和4同。

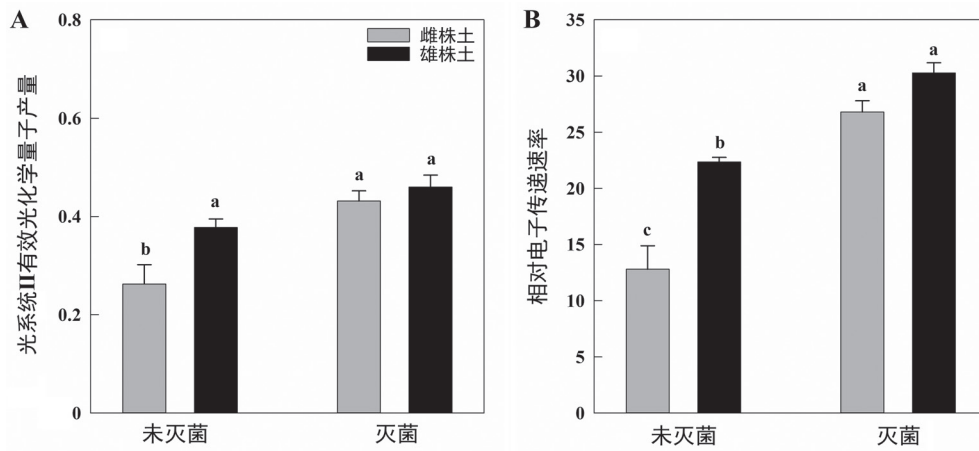


图3 青杨性别和土壤灭菌情况对川滇柳幼苗叶绿素荧光参数的影响差异

Fig. 3 Differences in the effects of *P. cathayana* gender and soil sterilization conditions on chlorophyll fluorescence parameters of *S. rehderiana* seedlings

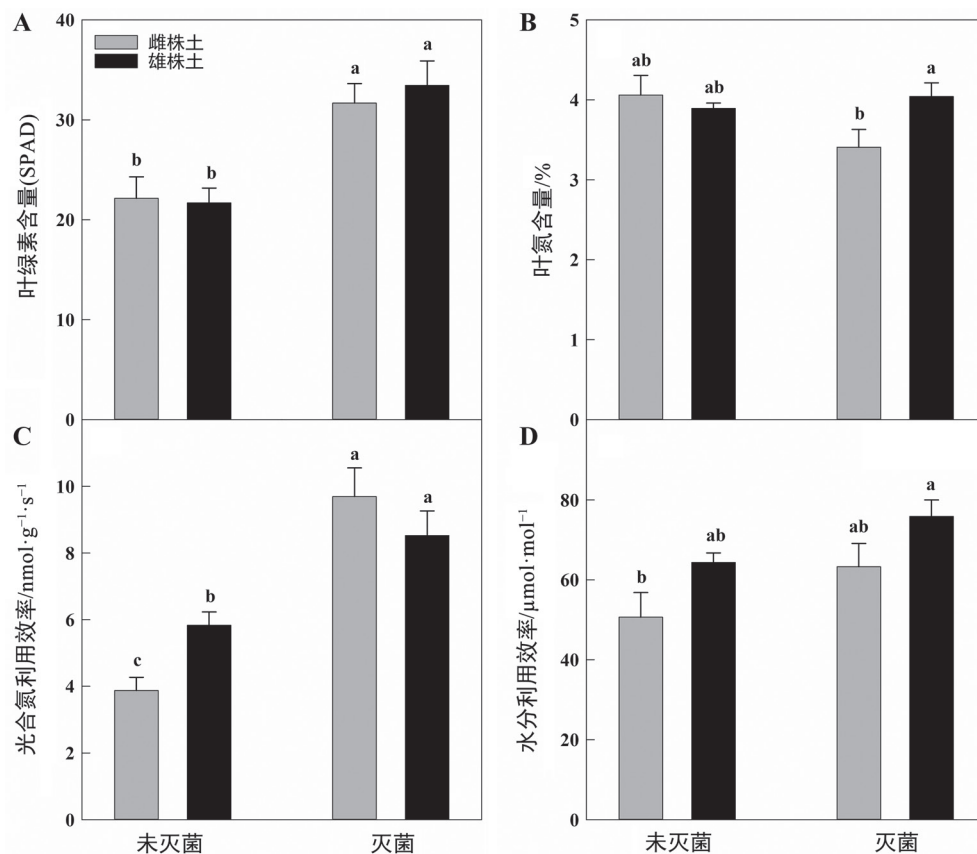


图4 青杨性别和土壤灭菌情况对川滇柳幼苗叶片叶绿素含量(A)、氮含量(B)、氮利用效率(C)和水分利用效率(D)的影响差异

Fig. 4 Differences in the effects of *P. cathayana* gender and soil sterilization conditions on chlorophyll content (A), nitrogen content (B), nitrogen use efficiency (C) and water use efficiency (D) of *S. rehderiana* seedlings

分析柳树的土壤遗产对杨树的效应, 这样可以更加全面地解析杨柳科植物的自然演替机制。

相比雄株土壤, 种植在雌青杨未灭菌土壤中的川滇柳生长、气体交换、叶绿素荧光、光合氮利用效率降低更多, 而在灭菌后这些性状在性别间无显著差异, 这表明雌青杨的土壤微生物遗产效应对川滇柳的抑制比雄株大, 暗示了雌雄青杨的土壤微生物群落结构和功能不一样。土壤微生物的特征往往主要受到植物生长、凋落物和分泌物的影响(Orwin等2010)。先前的研究发现雌雄青杨植株之间在生理代谢(Xu等2008; Zhao等2018; Zhang等2019; Liu等2020; Xia等2020)、根系分泌物(曾贞2016; 竺诗慧等2016)、凋落物的分解(苏国岩等2019)方面常常存在性别差异, 这种植株性别间

的差异可能直接导致了其土壤的微生物特征的差异。雌株土壤中的某些微生物可能对川滇柳的土壤资源(水分或养分)吸收抑制更大, 进而影响其光合速率和生长。进一步的研究可以结合宏基因组学技术来分析雌雄青杨的土壤微生物特征以及确定哪些微生物在抑制川滇柳生长中起主导作用。

综上所述, 本研究表明青杨的土壤遗产对川滇柳的生长和光合能力有抑制作用, 且雌青杨土壤对川滇柳的抑制比雄株更大。这些抑制作用可能与土壤中微生物有关。研究结果拟为研究杨柳科植物演替机制提供新的角度。进一步的研究需要探究青杨土壤中哪些生物类群在对川滇柳的抑制中起关键作用, 以及土壤生物遗产对森林群落动态的影响。

参考文献(References)

- Chen L, Swenson NG, Ji N, et al (2019). Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest. *Science*, 366: 124–128
- Cuddington K (2011). Legacy effects: the persistent impact of ecological interactions. *Biol Theory*, 6: 203–210
- Dong T, Duan B, Zhang S, et al (2016). Growth, biomass allocation and photosynthetic responses are related to intensity of root severance and soil moisture conditions in the plantation tree *Cunninghamia lanceolata*. *Tree Physiol*, 36: 807–817
- Feng YL, Auge H, Ebeling SK (2007). Invasive *Buddleja davidii* allocates more nitrogen to its photosynthetic machinery than five native woody species. *Oecologia*, 153: 501–510
- Gao WT, Zhang CY, Dong TF, et al (2019). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the root growth of male and female *Populus cathayana* individuals grown under different sexual combination patterns. *Chin J Plant Ecol*, 43: 37–45 (in Chinese with English abstract) [高文童, 张春艳, 董廷发等(2019). 丛枝菌根真菌对不同性别组合模式下青杨雌雄植株根系生长的影响. *植物生态学报*, 43: 37–45]
- Heinen R, Hannula SE, De Long JR, et al (2020). Plant community composition steers grassland vegetation via soil legacy effects. *Ecol Lett*, 23: 973–982
- Hultine KR, Grady KC, Wood TE, et al (2016). Climate change perils for dioecious plant species. *Nat Plants*, 2: 16109
- Jia GM, Cao J, Wang C, et al (2005). Microbial biomass and nutrients in soil at the different stages of secondary forest succession in Ziulin, northwest China. *Forest Ecol Manag*, 217: 117–125
- Jia S, Wang X, Yuan Z, et al (2020). Tree species traits affect which natural enemies drive the Janzen-Connell effect in a temperate forest. *Nat Commun*, 11: 286
- Kaisermann A, de Vries FT, Griffiths RI, et al (2017). Legacy effects of drought on plant–soil feedbacks and plant–plant interactions. *New Phytol*, 215: 1413–1424
- Kostenko O, van de Voorde TFJ, Mulder PPJ, et al (2012). Legacy effects of aboveground–belowground interactions. *Ecol Lett*, 15: 813–821
- Kuebbing SE, Patterson CM, Classen AT, et al (2016). Co-occurring nonnative woody shrubs have additive and non-additive soil legacies. *Ecol Appl*, 26: 1896–1906
- Lei Y, Jiang Y, Chen K, et al (2017). Reproductive investments driven by sex and altitude in sympatric *Populus* and *Salix* trees. *Tree Physiol*, 37: 1503–1514
- Liao J, Cai Z, Song H, et al (2020). Poplar males and willow females exhibit superior adaptation to nocturnal warming than the opposite sex. *Sci Total Environ*, 717: 137179
- Liu J, Zhang R, Xu X, et al (2020). Effect of summer warming on growth, photosynthesis and water status in female and male *Populus cathayana*: implications for sex-specific drought and heat tolerances. *Tree Physiol*, 40: 1178–1191
- Meisner A, De Deyn GB, de Boer W, et al (2013). Soil biotic legacy effects of extreme weather events influence plant invasiveness. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110: 9835–9838
- Mendes R, Garbeva P, Raaijmakers JM (2013). The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiol Rev*, 37: 634–663
- Miransari M, Bahrami HA, Rejali F, et al (2009). Effects of arbuscular mycorrhiza, soil sterilization, and soil compaction on wheat (*Triticum aestivum* L.) nutrients uptake. *Soil Till Res*, 104: 48–55
- Orwin KH, Buckland SM, Johnson D, et al (2010). Linkages of plant traits to soil properties and the functioning of temperate grassland. *J Ecol*, 98: 1074–1083
- Renner SS (2014). The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: Dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *Am J Bot*, 101: 1588–1596
- Semchenko M, Saar S, Lepik A (2017). Intraspecific genetic diversity modulates plant–soil feedback and nutrient cycling. *New Phytol*, 216: 90–98
- Siefert A, Zillig KW, Friesen ML, et al (2018). Soil microbial communities alter conspecific and congeneric competition consistent with patterns of field coexistence in three *Trifolium* congeners. *J Ecol*, 106: 1876–1891
- Song M, Yu L, Jiang Y, et al (2017). Nitrogen-controlled intra- and interspecific competition between *Populus purdomii* and *Salix rehderiana* drive primary succession in the Gongga Mountain glacier retreat area. *Tree Physiol*, 37: 799–814
- Su GK, Dong TF, Meng ZS, et al (2019). The correlations among chemical components of leaf litter of female and male *Populus cathayana* trees in different mesh size decomposition bags. *J China West Normal Univ Nat Sci*, 40: 32–38 (in Chinese with English abstract) [苏国焄, 董廷发, 蒙振思等(2019). 不同孔径分解袋中青杨雌雄叶凋落物化学成分的相关性差异. *西华师范大学学报(自然科学版)*, 40: 32–38]
- van de Voorde TF, van der Putten WH, Bezemer TM (2011). Intra- and interspecific plant–soil interactions, soil legacies and priority effects during old-field succession. *J Ecol*, 99: 945–953
- van der Putten WH, Bardgett RD, Bever JD, et al (2013). Plant–soil feedbacks: the past, the present and future

- challenges. *J Ecol*, 101: 265–276
- Xia Z, He Y, Yu L, et al (2020). Sex-specific strategies of phosphorus (P) acquisition in *Populus cathayana* as affected by soil P availability and distribution. *New Phytol*, 225: 782–792
- Xu X, Dong TF (2017). Population ecology of *Populus cathayana* in Xiaowutai Mountains. Beijing: Science Press (in Chinese) [胥晓, 董廷发(2017). 小五台山青杨种群生态学研究. 北京: 科学出版社]
- Xu X, Yang F, Xiao X, et al (2008). Sex-specific responses of *Populus cathayana* to drought and elevated temperatures. *Plant Cell Environ*, 31: 850–860
- Zeng Z (2016). Effect of opposite sexual neighbor on the root growth, component of root exudates of female and male *Populus cathayana* Rehd. seedlings (dissertation). Nanchong: China West Normal University (in Chinese with English abstract) [曾贞(2016). 异性邻株对青杨雌雄植株根的生长及其分泌物成分的影响(学位论文). 南充: 西华师范大学]
- Zhang S, Tang D, Korpelainen H, et al (2019). Metabolic and physiological analyses reveal that *Populus cathayana* males adopt an energy-saving strategy to cope with phosphorus deficiency. *Tree Physiol*, 39: 1630–1645
- Zhao H, Zhang S, Li J, et al (2018). Effects of NH_4^+ and NO_3^- on sexual dimorphism responses to manganese stress in a dioecious tree species. *Trees*, 32: 473–488
- Zhu SH, Dong TF, Liu G, et al (2016). Effects of root exudates on the growth and development of male and female *Morus alba* seedlings. *Plant Physiol J*, 52: 134–140 (in Chinese with English abstract) [竺诗慧, 董廷发, 刘刚等(2016). 桑树(*Morus alba*)幼苗根系分泌物对雌雄植株生长发育的影响. 植物生理学报, 52: 134–140]