

DOI: 10.5846/stxb201811152470

吴文景, 梅辉坚, 许静静, 马祥庆, 邹显花, 吴鹏飞. 供磷水平及方式对杉木幼苗根系生长和磷利用效率的影响. 生态学报, 2020, 40(6): 2010-2018.
Wu W J, Mei H J, Xu J J, Ma X Q, Zou X H, Wu P F. Effects of phosphorus supply levels and methods on root growth and phosphorus use efficiency of Chinese fir seedling. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(6): 2010-2018.

供磷水平及方式对杉木幼苗根系生长和磷利用效率的影响

吴文景^{1,2}, 梅辉坚³, 许静静^{1,2}, 马祥庆^{1,2}, 邹显花^{1,2}, 吴鹏飞^{1,2,*}

1 福建农林大学林学院, 福州 350002

2 福建省杉木种质创新工程研究中心, 福州 350002

3 抚州市林业局森林资源监测中心, 抚州 344000

摘要: 为研究杉木幼苗根系生长、形态学指标及养分利用效率对土壤磷素异质分布的响应规律, 选择杉木种子园单株采种培育的半同胞家系实生幼苗为研究对象, 采用室内沙培控磷盆栽试验, 设计低浓度供磷 (8 mg/kg KH_2PO_4)、正常供磷 (16 mg/kg KH_2PO_4) 和高浓度供磷 (32 mg/kg KH_2PO_4) 3 个供磷水平, 每个供磷水平分别采用 2 种供磷方式 (局部供磷和均匀供磷) 进行根部施磷。结果表明: (1) 从供磷水平来看, 低浓度供磷下的杉木根长、根系生物量、根冠比、根系及全株的磷素利用效率均显著大于正常供磷和高浓度供磷, 而根平均直径相反; 随着供磷水平的提高, 杉木苗高和地上部生物量无显著差异, 而比根长表现出逐渐降低的趋势。 (2) 从供磷方式来看, 局部供磷处理的杉木苗高、根长、根系表面积、比根长、地上部生物量、根系及全株的磷素利用效率均显著大于均匀供磷处理, 而根平均直径和根冠比则相反。总体上, 低浓度局部供磷处理下杉木可明显增强其根系的形态可塑性, 从而优化根系在养分异质土壤里的空间分布, 并通过提高根系磷素利用效率以维持地上部的正常生长。

关键词: 杉木; 局部供磷; 均匀供磷; 根系形态; 磷素利用效率

Effects of phosphorus supply levels and methods on root growth and phosphorus use efficiency of Chinese fir seedling

WU Wenjing^{1,2}, MEI Huijian³, XU Jingjing^{1,2}, MA Xiangqing^{1,2}, ZOU Xianhua^{1,2}, WU Pengfei^{1,2,*}

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

2 Fujian Engineering Research Center of Chinese Fir Germplasm Enhancement, Fuzhou 350002, China

3 Forest Resources Monitoring Center, Fuzhou Forestry Bureau, Fuzhou 344000, China

Abstract: The objective of this study was to examine the response of root traits, morphological indexes, and nutrient use efficiency of Chinese fir seedlings to heterogeneous distribution of available phosphorus (P) in soil. Seedlings of half-sib family cultivated in single seed plantation of Chinese fir seed orchard were selected as research material, and indoor pot experiments were conducted. The pot experiments involved three P supply levels including low (8 mg/kg), normal (16 mg/kg), and high P treatment (32 mg/kg). Two kinds of P supply methods (heterogeneous and homogeneous P supply) of each P supply level were used to apply P to roots of single plants. The results showed that: 1) root length, root biomass, root-shoot ratio, root and whole plant P use efficiency of Chinese fir under low P supply were significantly higher than those under the normal or high P supply, while average root diameter was the opposite. With the increase of P supply level, there was no significant difference in seedling height and aboveground biomass of Chinese fir, but the specific root length showed

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31600502, 31870614); 福建省科技重大专项 (2018NZ0001-1); 福建农林大学科技创新专项基金项目 (CXZX2018134)

收稿日期: 2018-11-15; **网络出版日期:** 2019-12-17

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

a decreasing trend. 2) The seedling height, root length, root surface area, specific root length, aboveground biomass, and whole plant P use efficiency were significantly higher in the heterogeneous P supply treatment than those in the homogeneous P supply treatment, while the average root diameter and root-shoot ratio were the opposite. In conclusion, the morphological plasticity of Chinese fir roots could be significantly enhanced under low concentration and heterogeneous P supply, thus optimizing the spatial distribution of roots in nutrient-heterogeneous soils, and maintaining the normal growth of shoots by improving the P use efficiency of roots.

Key Words: Chinese fir; heterogeneous phosphorus supply; homogeneous phosphorus supply; root morphology; phosphorus use efficiency

自然生态系统中,植物生长所需的磷素资源在土壤中往往呈斑块状分布,存在明显的空间异质性^[1-2]。由于磷素在土壤中移动性较差,扩散距离仅 1—2 mm,加之南方酸性红壤的强烈化学固定作用,土壤中有效磷素分布的异质性表现显得尤为明显^[3-4]。然而,磷素是植物生长发育过程中必需的营养元素,以多种途径参与体内各种代谢过程,对植物生长发育具有重要作用^[5]。植物为提高其在低磷逆境中完成生命周期的机会,往往可通过根系不断生长从土壤磷素富集区捕获足够的磷素来满足自身生长发育的需求^[6]。关于植物根系在磷素富养区域内大量增生已得到普遍证实,包括根系分配比例增加^[7]、根系伸长和表面积增大^[8-9]等一系列反应。然而,异质供磷条件下不同植物根系对同一浓度磷素斑块或同一植物对不同浓度磷素斑块的响应策略均有所差异^[10-11]。近年来,植物根系对土壤有效磷素资源空间异质性的反应与觅食机制研究已逐步成为研究热点^[12-14]。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国南方重要的速生造林树种^[15]。随着多代连栽及造林面积不断扩大,土壤有效磷匮乏已成为杉木人工林可持续经营的主要限制因子^[16]。当前研究已初步揭示出低磷胁迫对杉木生长影响的生物学机制,包括通过根系长度、平均直径增生明显等形态可塑性以增强觅磷能力,或通过根系“细根化”、分泌有机酸和皮层溶解等生理可塑性来提高其磷素利用效率^[17-20]。但研究发现,磷素供应量较大时,杉木根系对土壤磷素丰缺状况的敏感度下降,这时生长不受土壤磷素浓度的影响;相反,则影响显著^[11]。说明杉木根系可根据土壤磷素丰缺情况来调整其形态、生理可塑性,以满足自身的磷素需求。然而,土壤质地、气候条件等自然因素及不恰当的施肥方式,极大加剧了土壤中磷素分布的异质性,这无疑增加了杉木根系觅磷的难度;而且,根系形态增生的结果必然导致体内贮存养分的快速消耗,影响整体植株正常生长^[8]。可见,土壤磷素的空间分布及其浓度的异质性对杉木植株生长均具有显著影响,这在马尾松(*Pinus massoniana*)、木荷(*Schima superba*)等南方红壤区其他主要造林树种的研究中也有同样发现,但目前多数相关研究并未考虑二者的交互作用^[21-22]。深入开展有关磷素异质土壤中杉木根系形态及磷素利用情况的研究,对于充分挖掘利用南方红壤林区磷素斑块营养以维持杉木人工林长期生产力具有重要意义。

鉴于此,本文选择福建省漳平五一国有林场培育的半同胞家系杉木当年生 3 个月幼苗为研究对象,设计 3 个供磷水平:低浓度供磷(8 mg/kg KH_2PO_4)、正常供磷(16 mg/kg KH_2PO_4)和高浓度供磷(32 mg/kg KH_2PO_4),采用自主研制的试验装置构建 2 种供磷方式(局部和均匀供磷),分别进行处理 6 个月后,测定比较不同供磷处理下杉木幼苗苗高、根系形态、生物量及磷素利用效率等指标变化的差异,有助于提高其对异质性土壤有限磷素资源的利用效率,为进一步揭示杉木根系对异质分布不同浓度磷养分的觅养能力及内在机制提供理论基础。

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 1.5 代杉木种子园按单系采种的半同胞 1 号家系苗为研究对象^[23]。将当

年采收的杉木种子播种于漳平五一国有林场温室大棚内,待其出苗后在室温 23℃、湿度 75%及均匀喷灌条件下培育 3 个月后,挑选健壮、长势均一且无病虫害的幼苗为参试材料,其苗高和地径分别(4.5 ± 0.1) cm 和 (0.11 ± 0.01) cm。

1.2 试验设计

选择福建农林大学林学院温室大棚内进行磷素控制模拟的盆栽试验。根据参试苗木地上部及根系大小,选用盆直径 32 cm、高 23 cm 的聚乙烯花盆为培育容器(盆栽容器由缓冲层和供磷处理层组成)。在盆栽容器上端填充 8 cm 厚的洗净河沙作为缓冲层,使得栽植苗木根系不超过缓冲土壤区,用以模拟自然环境中杉木根系对该缓冲区以下土壤区域异质(或均匀)供磷的主动响应过程。盆栽容器缓冲区以下的空间为“供磷处理层”,该区域的培养基质用琼脂玻璃纤维网(土壤溶液不能通过,但植物根系可正常穿透,且该纤维网不含磷养分)等分成两部分,分别为根室 I 和根室 II,每个容器栽植 1 株杉木幼苗。

选择以 5%洗净矾土(利于养分缓慢释放)和 95%洗净河沙均匀混合作为培养基质(全磷含量(0.11 ± 0.004) mg/kg,有效磷为痕量),每盆装有培养基质干重(3.5 kg)。根据南方红壤有效磷的平均含量设置 3 个供磷水平^[24]:低浓度供磷(8 mg/kg)、正常供磷(16 mg/kg)和高浓度供磷(32 mg/kg)。每个供磷水平分别构建局部供磷和均匀供磷 2 种供磷方式,共 6 个供磷处理(表 1),每个处理重复 3 个。其中局部供磷方式下根室 I 不供磷,而根室 II 分别将 8、16 和 32 mg/kg 的 KH_2PO_4 与上述培养基质混合均匀;均匀供磷方式则是:同一供磷水平下 KH_2PO_4 总量保持一致且均匀分布,即根室 I 和根室 II 的 KH_2PO_4 均分别为 4、8 和 16 mg/kg (表 1)。

为满足试验期间苗木对其他养分的需求,根据改良的 1/3 Hoagland 不完全营养液配方^[4]进行补充,不供磷和低浓度供磷水平下不足的钾素用等量 KCl 代替。利用 0.1 mol/L NaOH 和 0.1 mol/L HCl 溶液调节营养液 pH 为 5.8,营养液 7 d 浇 1 次,每盆每次浇 30 mL,每天 17:00 浇纯水 100 mL。温室大棚室温 18—28℃,光照 10 h/d,相对湿度>80%,盆栽 6 个月于杉木生长高峰结束后进行苗木收获。

表 1 不同供磷处理的设计

Table 1 Design for different phosphorus supply treatments

处理号 Treatment number	供磷水平 P supply level/ (mg/kg)	供磷方式 P supply	供磷量 P supply/(mg/kg)	
			根室 I Root chamber I	根室 II Root chamber II
1	8	均匀供磷	4	4
2		局部供磷	0	8
3	16	均匀供磷	8	8
4		局部供磷	0	16
5	32	均匀供磷	16	16
6		局部供磷	0	32

1.3 测定方法

收获时测定每株参试杉木幼苗苗高,并将植株分成地上部分与根系。清洗完整根系后,通过数字化扫描仪(STD1600 Epson USA)对参试杉木幼苗的全株根系进行扫描,利用根系分析系统软件(Regent Instruments Inc, Canada)对根系总长度、总表面积和平均直径等形态指标进行定量测定。将地上与根系部分别经 105℃ 杀青 30 min,80℃ 下烘干至恒重,进行生物量测定之后,粉碎、过筛,采用用浓硫酸-高氯酸消煮和钼锑抗比色法测定样品的磷含量^[25]。

1.4 数据统计与分析

采用 SPSS 20.0 对供磷水平与供磷方式的影响效应进行双因素方差分析。当 2 个因素存在显著交互作用($P<0.05$),则分析 2 个因素之间对测定指标的叠加影响效应;若 2 个因素对杉木幼苗测定指标的影响无显著交互作用($P>0.05$),则进行单因素方差分析,分别利用双侧 T 检验对 2 个供磷方式之间,以及利用 LSD 多

重比较对 3 个供磷水平之间的差异显著性进行检验 ($P=0.05$)。

分别计算根冠比及比根长,其中比根长作为单位质量根系的长度,可以表征根系生理与形态功能的一个重要指标^[26]。比根长=根系总根长/根系干重;根冠比=根系干重/地上部分干重;根系磷利用效率=根系干重/(根系干重×根系磷含量);全株磷利用效率=全株干重/(根系干重×根系磷含量+地上部干重×地上部磷含量)。研究结果以平均值±标准差表示,不同小写字母表示杉木幼苗在不同供磷处理间的差异达显著水平 ($P<0.05$)。

2 结果与分析

2.1 供磷水平及方式对杉木幼苗生长和磷素利用效率的双因素影响分析

供磷水平及方式这 2 个因素对杉木幼苗测定指标均无显著交互作用 ($P>0.05$, 表 2)。从单个因素来看,供磷水平对杉木苗高、根表面积和地上部生物量的影响未达显著水平,而对其余指标均有显著影响 ($P<0.05$);除根生物量外,供磷方式对杉木其余测定指标的影响均达显著水平。

表 2 供磷水平及方式对杉木幼苗各测定指标的双因素方差分析结果

Table 2 Two-way ANOVA results of P supply level and method on the different determination index of Chinese fir seedlings

指标 Determination index	供磷水平/ F P supply level	供磷方式/ F P supply method	供磷水平×供磷方式/ F P supply level × method
苗高 Seedling height/cm	1.53 ^{ns}	6.26 [*]	0.05 ^{ns}
根长 Root length/m	11.70 [*]	5.50 [*]	0.45 ^{ns}
根表面积 Root surface area/cm ²	1.92 ^{ns}	23.10 [*]	0.65 ^{ns}
根平均直径 Root average diameter/mm	4.80 [*]	5.70 [*]	1.62 ^{ns}
比根长 Specific root length/(m/g)	7.70 [*]	4.20 [*]	1.40 ^{ns}
根生物量 Root biomass/g	5.80 [*]	2.80 ^{ns}	1.80 ^{ns}
地上部生物量 Aboveground biomass/g	1.90 ^{ns}	7.80 [*]	1.05 ^{ns}
根冠比 Root to shoot ratio	12.90 [*]	5.60 [*]	1.21 ^{ns}
根磷利用效率 Root P use efficiency/(g/mg)	11.60 [*]	4.60 [*]	1.49 ^{ns}
全株磷利用效率 Plant P use efficiency/(g/mg)	4.30 [*]	9.80 [*]	1.09 ^{ns}

* : $P<0.05$; ns: $P>0.05$

2.2 供磷水平及方式对杉木幼苗生长指标的影响

不同供磷水平对杉木幼苗的苗高和根系总表面积的影响未达显著水平 ($P>0.05$, 图 1), 低浓度供磷 (8 mg/kg) 下, 杉木幼苗根系总根长显著大于正常 (16 mg/kg) 和高浓度供磷 (32 mg/kg, $P<0.05$), 但根平均直径显著降低, 且正常与高浓度供磷水平间无显著差异; 而局部供磷方式下, 杉木幼苗苗高、根系总根长和总表面积均显著大于均匀供磷方式, 而根平均直径则相反。

2.3 供磷水平及方式对杉木幼苗生物量积累及分配的影响

不同供磷水平对杉木幼苗地上部生物量的影响未达显著水平 ($P>0.05$, 图 2), 而对根系生物量、根冠比和比根长的影响差异显著 ($P<0.05$)。低浓度供磷 (8 mg/kg) 下, 杉木幼苗根系生物量和根冠比显著大于正常和高浓度供磷且二者无显著差异。随着供磷水平的提高, 杉木幼苗根系比根长在高浓度供磷 (32 mg/kg) 时显著降低; 局部供磷方式下, 杉木幼苗地上部生物量和比根长均显著大于均匀供磷方式, 而根冠比则显著降低。

2.4 供磷水平及方式对杉木幼苗磷素利用效率的影响

不同供磷水平下, 根系和全株磷素利用效率则随着磷素供给的增多而显著下降 ($P<0.05$, 图 3); 局部供磷方式下, 杉木幼苗根系及全株磷素利用效率均显著大于均匀供磷。

3 讨论

土壤磷素在空间分布上多呈异质性分布, 而植物根系形态可塑性可促进其提高对磷素养分的获取和利用

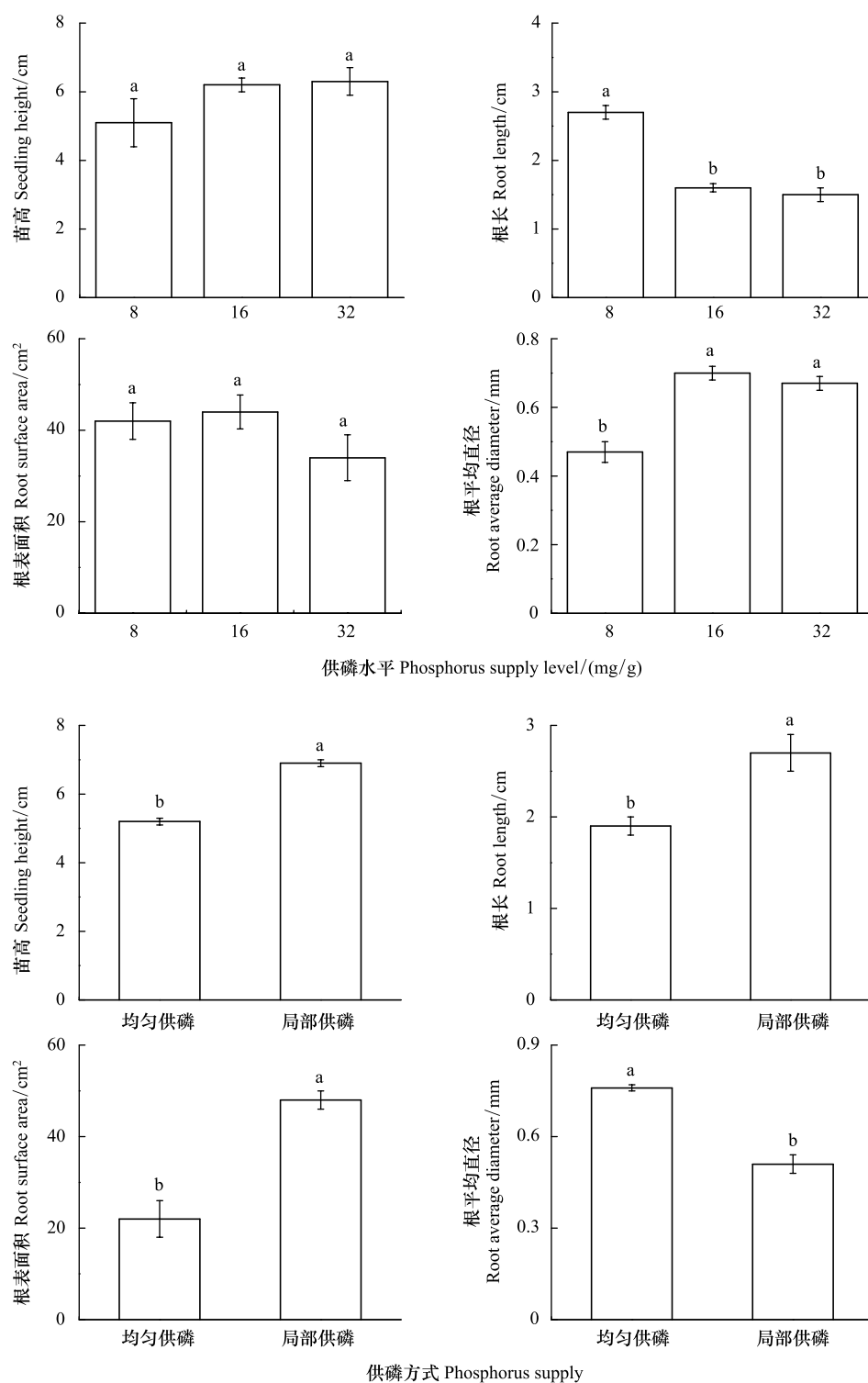


图1 不同供磷水平及方式对杉木幼苗生长指标的影响

Fig.1 Effects of different P supply levels and methods on growth indicators of Chinese fir seedlings

能力^[14]。本文研究发现,局部供磷处理下,杉木幼苗根系根长、根表面积和比根长均显著增加,根平均直径与根冠比减少,即细根比例增多,根系形态趋向于“高效吸收”的根构型转变,有效促进地上部生物量与苗高增加。这与邹显花^[8]和马雪红^[11]等研究结果一致,即杉木幼苗能够通过根系“细根化”优化根系空间分布和改变形态来占据更多的土壤体积,增加与移动性较差的土壤磷素的接触面积,以补偿其余根系由于无法获取磷

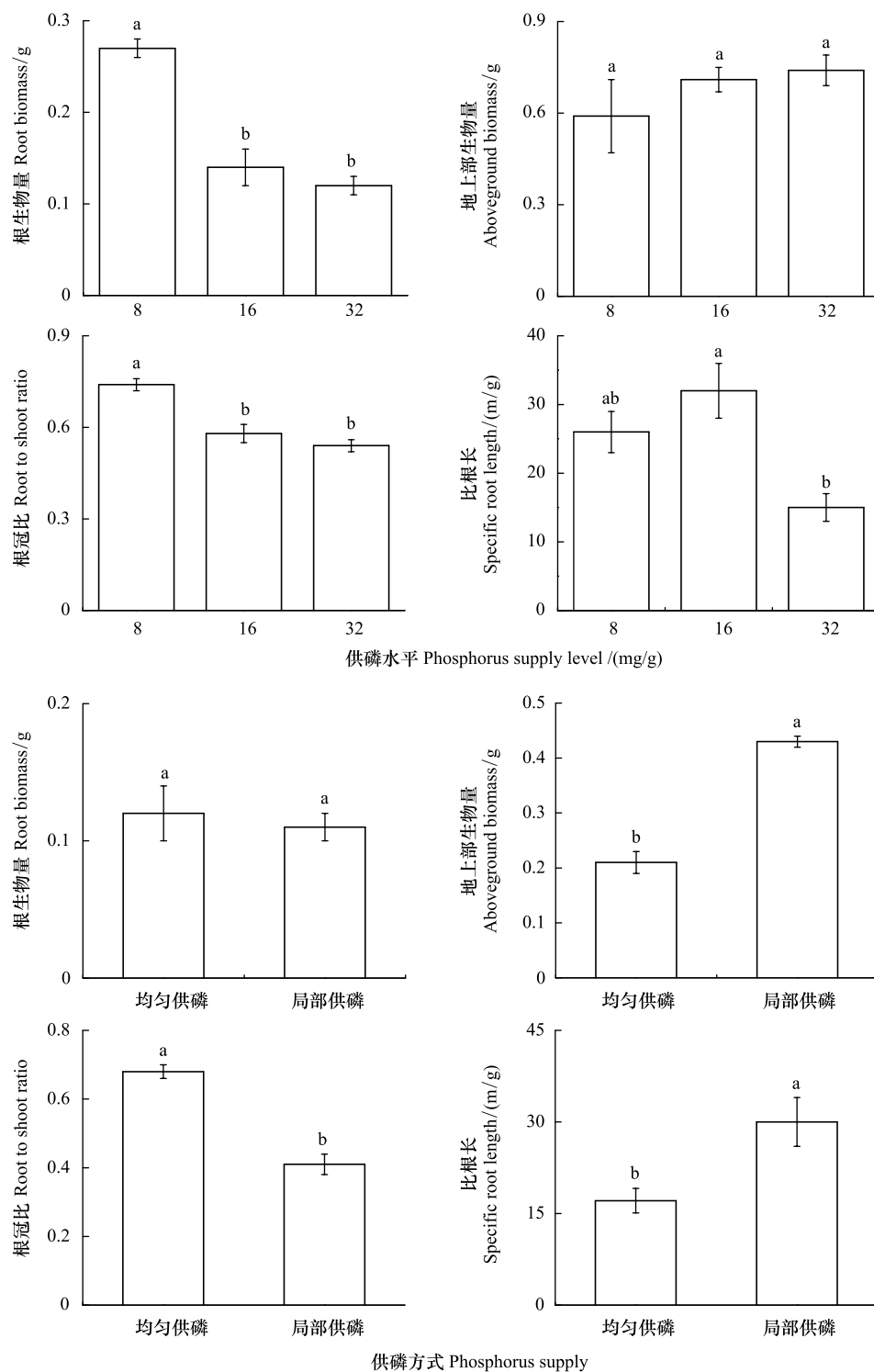


图2 不同供磷水平及方式对杉木幼苗生物量积累及分配的影响

Fig.2 Effects of different P supply levels and methods on biomass accumulation and distribution of Chinese fir seedlings

素对植物生长造成的消耗,提高自身根系与全株磷素利用效率从而维持地上部分的正常生长。

另一方面,杉木幼苗根系也可显著提高细根的周转率,在减少留存细根基础代谢能量消耗的同时,通过死亡细根的分解,将大量磷素归还土壤以维持新生根系生长和生命活动的继续^[27]。然而,另有一些植物,包括紫草茅(*Arnebia euchroma*)、甘松茅(*Nardostachys*)和蚕豆(*Vicia faba*)等,却表现出较弱的可塑性反应^[13];多年

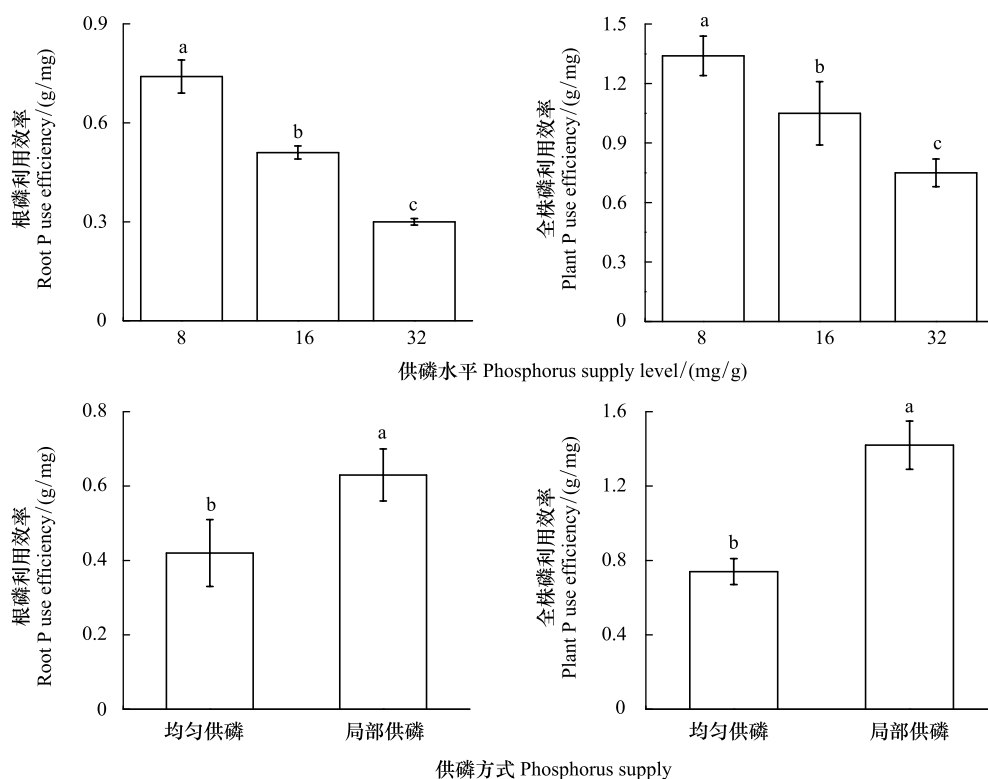


图3 不同供磷水平及方式对杉木幼苗磷素利用效率的影响

Fig.3 Effects of different P supply levels and treatments on P use efficiency of Chinese fir seedlings

生植物绒毛草 (*Holcus lanatus*) 仅仅在短期内出现根系大量增生和地上部生长的现象^[28]; Einsmann 等^[29] 所研究的 4 种木本植物地上部的生物量在异质供磷条件下显著提高, 而在对同种木本植物的不同研究中, Bliss 等^[30] 并未发现这一规律。可见, 不同或同一植物间根系的形态特性、对磷素的敏感性以及发育时间长短等本身属性均会对其适应逆境能力产生较大的影响^[1]。由于本研究对象为 6 个月生的杉木幼苗, 且试验胁迫周期较短, 有关不同杉木家系之间根系可塑性的差异及其对胁迫试验时间的长期变化仍有待今后进一步研究。

有研究表明, 植物根系形态可塑性对空间异质性反应的差异除了受本身生物学特性的制约之外, 还受到养分浓度及营养元素组成状况的影响^[31]。本文研究发现, 低浓度供磷 (8 mg/kg) 下的杉木根系总根长、比根长根生物量和根冠比均较高, 而根系平均直径显著下降, 使得单位根长所构建的碳源减少, 同时全株干物质趋向于往地下部分配, 以增加根系与土壤接触机会, 有效扩大磷素吸收范围, 提高根系磷素利用效率以维持地上部正常生长; 但随着供磷浓度的提高, 地下部根系分配量与磷素利用率却显著下降, 地上部生物量虽有所增长, 但未达显著水平, 杉木植株表现出“奢侈”供磷的现象^[8]。这可能由于当杉木根系处在含磷量较高的水平时, 其根系主要致力于磷素养分的吸收而非浪费资源用于短期的生长^[8]。特别对磷素这种在土壤中有效性低, 移动性很小的营养元素, 杉木根系对磷的获取主要依赖于根系的生长和形态的改变, 通过增加根系分配比例、根系长度、根系表面积或根体积等来占据更多的土壤体积, 增加了与移动性差的土壤磷素的接触面积, 补偿了其余根系由于无法获取磷对植物生长消耗的影响, 从而提高对磷素的获取能力^[4,11]。

然而, 根据植物“成本-收益”理论, 根系增生会导致体内贮存养分的快速消耗, 反而不利于对有效磷素匮乏环境的适应^[32]。但本文研究中, 低磷处理对杉木苗高、地上部生物量和根表面积的影响并不显著。这与前人研究结果一致, 即当土壤磷素养分浓度较低时, 根系增生所得到的回报相对较小, 杉木幼苗为节省根系增生的能量消耗, 在磷素不足条件下能启动体内化学信号的改变和转导, 促进磷素“内循环”, 采用一种“被动”适应低磷环境的策略, 即可主要通过溶解根系皮层细胞^[33]、活化细胞壁中储存的磷素^[34-35]、增强高亲和力无机

磷运转蛋白的活性^[36]或者叶片光合效率^[37]提高体内磷素利用效率来适应低磷胁迫环境。在磷饥饿状态下,杉木幼苗还可通过改变蔗糖等新陈代谢新的途径避免缺磷对能量循环的破坏;与此同时,胞内磷酸酶和核酸酶产生水解细胞内的代谢物和核酸释放出磷,促进体内磷素的高效利用^[38]。

总而言之,局部低浓度供磷环境下,杉木根系可通过形态可塑性变化来提高根系及全株磷素利用效率,获取生长所需磷素从而有效促进地上部的生长。然而,不同基因型杉木根系形态可塑性对不同供磷处理和水平的反应有所差异,且生理可塑性也可能存在相应的影响,其难以用统一的响应机制对其进行描述和预测,尤其随着试验时间的延长,其根系对空间异质性反应将会更为复杂^[26]。因此在今后的研究中应进一步加强这方面的研究,以更全面阐明杉木根系对空间异质性的响应机制,为维持杉木人工林长期生产力提供科学依据。

4 结论

与均一性的正常供磷处理相比,局部低磷条件下杉木幼苗根系的总长度、生物量,以及根冠比和全株磷素利用效率均明显增加,但根系的平均直径却显著减小,表现出根系的“细根化”,以优化根系在养分异质性土壤环境中的空间分布,有利用增加根系对磷斑块的吸收与利用效率,从而保持较高的苗高生长量。因此,杉木根系在低浓度局部供磷环境中表现出高度的根系形态可塑性和较强的磷素利用效率,可维持地上部的正常生长,生产实践中可利用其优化根系空间分布来提高对异质性土壤磷素资源的利用潜力。

参考文献 (References):

- [1] 李洪波, 薛慕瑶, 林雅茹, 申建波. 土壤养分空间异质性与根系觅食作用: 从个体到群落. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(4): 995-1004.
- [2] Ettema C H, Wardle D A. Spatial soil ecology. Trends in Ecology & Evolution, 2002, 17(4): 177-183.
- [3] Miguel M A, Postma J A, Lynch J P. Phenological synergism between root hair length and basal root growth angle for phosphorus acquisition. Plant Physiology, 2015, 167(4): 1430-1439.
- [4] 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.
- [5] Hou X L, Tigabu M, Zhang Y, Ma X Q, Cai L P, Wu P F, Liu A Q, Wang C, Qiu H Y. Root plasticity, whole plant biomass, and nutrient accumulation of *Neyraudia reynaudiana* in response to heterogeneous phosphorus supply. Journal of Soils and Sediments, 2017, 17(1): 172-180.
- [6] Gamuyao R, Chin J H, Pariasca-Tanaka J, Pesaresi P, Catausan S, Dalid C, Slamet-Loedin I, Tecson-Mendoza EM, Wissuwa M, Heuer S. The protein kinase pstol1 from traditional rice confers tolerance of phosphorus deficiency. Nature, 2012, 488(7412): 535-539.
- [7] Hodge A. Roots: the acquisition of water and nutrients from the heterogeneous soil environment//Lüttge U, Beyschlag W, Büdel B, Francis D, eds. Progress in Botany 71. Berlin, Heidelberg: Springer, 2010: 307-337.
- [8] 邹显花, 吴鹏飞, 贾亚运, 马静, 马祥庆. 杉木根系对不同磷斑块浓度与异质分布的阶段响应. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(4): 1056-1063.
- [9] He Y, Liao H, Yan X L. Localized supply of phosphorus induces root morphological and architectural changes of rice in split and stratified soil cultures. Plant and Soil, 2003, 248(1/2): 247-256.
- [10] 陈哲, 伊霞, 陈范骏, 米国华, 田平, 齐华. 玉米根系对局部氮磷供应响应的基因型差异. 植物营养与肥料学报, 2017, 23(1): 83-90.
- [11] 马雪红, 周志春, 张一, 金国庆. 杉木不同家系对异质养分环境的适应性反应差异. 植物生态学报, 2008, 32(1): 189-196.
- [12] 宋平, 张蕊, 周志春, 童建设, 王晖. 局部供氮对低磷胁迫下马尾松不同家系生长及根系参数的影响. 植物生态学报, 2017, 41(6): 622-631.
- [13] 林雅茹, 唐宏亮, 申建波. 野生大豆根系形态对局部磷供应的响应及其对磷吸收的贡献. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(1): 158-165.
- [14] Sun H G, Zhang F S, Li L, Tang C X. The morphological changes of wheat genotypes as affected by the levels of localized phosphate supply. Plant and Soil, 2002, 245(2): 233-238.
- [15] 俞新妥. 俞新妥文选. 北京: 中国林业出版社, 2003: 30-33.
- [16] 马祥庆, 梁霞. 植物高效利用磷机制的研究进展. 应用生态学报, 2004, 15(4): 712-716.
- [17] Wu P F, Lai H Y, Tigabu M, Wu W J, Wang P, Wang G Y, Ma X Q. Does phosphorus deficiency induce formation of root cortical aerenchyma maintaining growth of *Cunninghamia lanceolata*? Trees, 2018, 32(6): 1633-1642.
- [18] 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.
- [19] Wu P F, Wang G Y, Farooq T H, Li Q, Zou X H, Ma X Q. Low phosphorus and competition affect Chinese fir cutting growth and root organic acid content: does neighboring root activity aggravate P nutrient deficiency? *Journal of Soils and Sediments*, 2017, 17(12): 2775-2785.
- [20] Yu Y C, Yang J Y, Zeng S C, Wu D M, Jacobs D F, Sloan J L. Soil pH, organic matter, and nutrient content change with the continuous cropping of *Cunninghamialanceolata* plantations in South China. *Journal of Soils and Sediments*, 2017, 17(9): 2230-2238.
- [21] 杨青, 张一, 周志春, 马雪红, 刘伟宏, 丰忠平. 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*, 2011, 35(12): 1226-1235.
- [22] 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.
- [23] 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.
- [24] 梁霞, 刘爱琴, 马祥庆, 冯丽贞, 黄益江. 不同杉木无性系磷素特性的比较. *植物生态学报*, 2006, 30(6): 1005-1011.
- [25] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000: 30-33.
- [26] 王鹏, 牟溥, 李云斌. 植物根系养分捕获塑性与根竞争. *植物生态学报*, 2012, 36(11): 1184-1196.
- [27] 杨玉盛, 陈光水, 何宗明, 陈银秀, 郭剑芬. 杉木观光木混交林和杉木纯林群落细根生产力、分布及养分归还. *应用与环境生物学报*, 2002, 8(3): 223-233.
- [28] Jackson R B, Caldwell M M. Integrating resource heterogeneity and plant plasticity: Modelling nitrate and phosphate uptake in a patchy soil environment. *Journal of Ecology*, 1996, 84(2): 891-903.
- [29] Einsmann JC, Jones R H, PuM, Mitchell R J. Nutrient foraging traits in 10 co-occurring plant species of contrasting life forms. *Journal of Ecology*, 1999, 87(4): 609-619.
- [30] Bliss K M, Jones R H, Mitchell R J, Mou P P. Are competitive interactions influenced by spatial nutrient heterogeneity and root foraging behavior? *The New Phytologist*, 2002, 154(2): 409-417.
- [31] Wijesinghe D K, Hutchings M J. The effects of spatial scale of environmental heterogeneity on the growth of a clonal plant: An experimental study with *Glechomahederacea*. *Journal of Ecology*, 1997, 85(4): 17-28.
- [32] Lynch J P. Root phenes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38(9): 1775-1784.
- [33] Postma J A, Lynch J P. Theoretical evidence for the functional benefit of root cortical aerenchyma in soils with low phosphorus availability. *Annals of Botany*, 2011, 107(5): 829-841.
- [34] Wu P F, Wang G Y, El-Kassaby Y A, Wang P, Zou X H, Ma X Q. Solubilization of aluminum-bound phosphorus by root cell walls: evidence from Chinese fir, *Cunninghamialanceolata*. *Canadian Journal of Forest Research*, 2017, 47(4): 419-423.
- [35] 汪攀, 吴鹏飞, 马祥庆, 陈奶莲, 张云鹏. 杉木根系细胞壁活化铁磷能力及其影响因子分析. *林业科学*, 2015, 51(9): 59-64.
- [36] Yuan H, Liu D. Signaling components involved in plant responses to phosphate starvation. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(7): 849-859.
- [37] He Y L, Liu A Q, Tigabu M, Wu P F, Ma X Q, Wang C, Oden P C. Physiological responses of needles of *Pinus massoniana* elite families to phosphorus stress in acid soil. *Journal of Forestry Research*, 2013, 24(2): 325-332.
- [38] Müller R, Morant M, Jarmer H, Nilsson L, Nielsen T H. Genome-wide analysis of the Arabidopsis leaf transcriptome reveals interaction of phosphate and sugar metabolism. *Plant Physiology*, 2007, 143(1): 156-171.