

低磷胁迫对雷公藤幼苗形态指标及生物量的影响

李键^{1a,2}, 黄锦湖^{1b,2}, 洪滔^{1a,2}, 吴承祯^{1a,2*}, 洪伟^{1a,2}

(1. 福建农林大学, a. 林学院; b. 植物保护学院, 福州 350002; 2. 福建省高校森林生态系统过程与经营重点实验室, 福州 350002)

摘要: 采用土培的方法, 研究了磷(P)胁迫对雷公藤(*Tripterygium wilfordii* Hook. f.) 1年生和3年生幼苗在一个生长季内形态指标及生物量的影响。结果表明: 低P处理显著抑制了雷公藤幼苗地上部分的增长, 而对地下部分的影响较小, 导致根冠比的增加, 在相同P水平处理下, 3年生雷公藤的根冠比高于1年生的; 低P胁迫显著影响了雷公藤的生物量积累及分配, 雷公藤幼苗总生物量及1年生雷公藤细根生物量占根系生物量的比例下降, 根系生物量在总生物量中的比例及3年生雷公藤细根生物量在根系生物量中的比例上升。这表明3年生雷公藤对P逆境有更好的适应机制, 对低P林地套种雷公藤的苗龄选择有参考价值; 雷公藤幼苗的株高、最长枝均与生物量呈显著的正相关, 可作为耐低P雷公藤良种选育中优良性状的指标。中轻度的P胁迫不显著影响根系生物量的积累, 维持较大比例的根系是雷公藤适应低P胁迫的主要策略。

关键词: 低磷胁迫; 雷公藤; 形态指标; 生物量

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2012.05.009

Effect of Low Phosphorus Stress on Morphological Indexes and Biomass of *Tripterygium wilfordii* Hook. f. Seedlings

LI Jian^{1a,2}, HUANG Jin-hu^{1b,2}, HONG Tao^{1a,2}, WU Cheng-zhen^{1a,2}, HONG Wei^{1a,2}

(1a. College of Forestry; 1b. College of Plant Protection, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. Key Laboratory for Forest Ecosystem Process and Management of Fujian Province, Fuzhou 350002, China)

Abstract: The effects of low phosphorus (P) stress on morphological indexes and biomass of *Tripterygium wilfordii* Hook. f. seedlings were studied. The results showed that the aboveground growth of seedlings was markedly inhibited under low P stress, and the underground parts had little effects, which causing increment of root-shoot ratio. The root-shoot ratio of 3-year-old seedlings was larger than that of 1-year-old seedlings under the same P level. The biomass accumulation and allocation of *T. wilfordii* seedlings were significantly affected by low P stress. Under low P stress, the total biomass and the biomass ratio of fine roots to total roots of 1-year-old seedlings decreased, whereas the ratios of root biomass to total biomass, and fine root biomass to total root biomass of 3-year-old seedlings increased. It suggested that 3-year-old seedlings had better adaptive mechanism to low P stress than 1-year-old seedlings, which had reference value for selection seedling age of *T. wilfordii* in low P woodland. There were significantly positive correlations between *T. wilfordii* height and length of the longest branch with the biomass, which could be used as index for selecting excellent traits of *T. wilfordii* to low P insistence. There was not significant effects of moderate and light P stress on root biomass accumulation of *T. wilfordii*, so that it was main strategy to adapt low P stress for maintain large proportion of roots.

Key word: Low phosphorus stress; *Tripterygium wilfordii* Hook. f.; Morphological index; Biomass

收稿日期: 2011-10-13 接受日期: 2012-01-12

基金项目: 国家自然科学基金项目(30901131, 31070606); 教育部博士学科点专项基金资助项目(20093515110006); 福建省科技重大专项(2006NZ0001A); 福建省科技计划重点项目(2010N0007)资助

作者简介: 李键(1982~), 男, 博士研究生, 讲师, 主要从事植物生理生态学及森林生态学研究。E-mail: hmilycau@163.com

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

磷(P)元素参与植物细胞膜磷脂的合成,与植物体内蛋白质、糖类和脂类的循环代谢有密切联系^[1-3],P的缺乏对植物根系形态、干物质积累及生理活动有重要影响^[4-8]。由于土壤中绝大多数P是以不溶于水的无机盐和有机P形式存在^[9],林木不能直接利用它们。不同种植区域土地立地条件的差异以及施肥的不确定性^[10-11],使得人为增加土壤中P素的经济效益不够明显,而通过良种选育来提高植物本身对P的利用效率已成为突破这一瓶颈的重要研究方向。我国传统重要中药材雷公藤(*Tripterygium wilfordii* Hook. f.)主要分布于南方红壤山地丘陵地区^[12]。该区土壤中的活性Al、Fe含量高,易将土壤中的有效P固定转化为非有效P,使P肥的使用效率降低。前人就P缺乏对植物形态、生物量分配、生理等方面的影响及其适应机制开展了广泛研究^[4-8,13-19],然而有关P胁迫对雷公藤影响的研究至今未见报道。本文通过土培试验,探讨不同P水平下雷公藤幼苗的生长状况,为雷公藤P高效率育种策略制定和P高效基因型选育提供科学理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

雷公藤(*Tripterygium wilfordii* Hook. f.)幼苗由泰宁杉阳雷公藤公司提供,均来自同一无性系,采用盆栽培养试验材料,盆栽土为低P黄土,有机质含量为 0.322 g kg^{-1} ,全N为 0.060 g kg^{-1} ,全K为 3.010 g kg^{-1} ,全P为 0.180 mg kg^{-1} ,有效P为 0.099 mg kg^{-1} 。

1.2 方法

试验在福建农林大学森林生态研究所实验圃地进行,每盆装黄土 10 kg ,2008年2月定植,2008年4月15日以 KH_2PO_4 添加P,7d后进行第二次添加P,总计两次。共5个P胁迫处理,其中重度胁迫的施P水平为 $0、5\text{ mg kg}^{-1}$,中度胁迫的施P水平为 $10、15\text{ mg kg}^{-1}$,轻度胁迫的施P水平为 20 mg kg^{-1} ,以施 25 mg kg^{-1} 的P为对照,每个处理设6个重复,每个处理取长势接近的3株进行指标测定,胁迫期间定期苗期管理。第一次胁迫处理前测定各处理雷公藤苗高、地径和鲜重,胁迫期间每个月15日测定植株的株高、地径和最长枝,试验结束后测定各处理雷公藤的株高和地径,

同时测定雷公藤的根、茎、叶的鲜重和干重,采用根系全挖法,按照细根($<1\text{ mm}$)、中根($1\sim 5\text{ mm}$)、粗根($>5\text{ mm}$)测定根径级,10月15日结束土培实验。采用Excel和SPSS18.0数据分析软件进行数据处理和分析。

2 结果和分析

2.1 低P胁迫对地径生长的影响

低P胁迫下,不同年龄雷公藤幼苗的地径增量均明显低于对照,并随P胁迫程度的加重呈下降趋势(图1)。1年生雷公藤的地径增量为 $0.01\sim 0.21\text{ cm}$,不施P的重度胁迫的地径增量仅为对照的5.1%,施 15 mg kg^{-1} P的地径增量在所有胁迫处理中最高,为对照增量的69.3%,胁迫处理与对照间均差异显著,重度胁迫与中轻度胁迫间达差异显著。3年生雷公藤地径增量为 $0.06\sim 0.29\text{ cm}$,不施P重度胁迫的地径增量仅为对照的20.1%,施 15 mg kg^{-1} P的地径增量在所有胁迫处理中最高,为对照增量的36.1%,胁迫处理与对照间均差异显著,重度胁迫与中轻度胁迫间差异显著。重度胁迫下,1年生雷公藤的地径增量几乎停滞,而中轻度胁迫下1年生雷公藤的地径增量高于3年生雷公藤,表明重度低P胁迫对1年生雷公藤的地径增长有较大影响,而中轻度低P胁迫下,1年生雷公藤的适应性优于3年生。经多重比较,不同年龄雷公藤间地径增量的差异不显著。

2.2 低P胁迫对株高生长的影响

低P胁迫下,不同年龄雷公藤幼苗株高增量均明显低于对照,并随P胁迫程度加重呈下降趋势(图1)。1年生雷公藤的株高增量为 $0.15\sim 2.84\text{ cm}$,不施P的重度胁迫的株高增量仅为对照的5.3%,施 15 mg kg^{-1} P的株高增量在所有胁迫处理中最高,为对照增量的95.8%,中度和重度P胁迫的株高增量与对照差异显著,而轻度胁迫与对照差异不显著。3年生雷公藤株高增量为 $5.15\sim 11.68\text{ cm}$,不施P的重度胁迫的株高增量为对照的44.1%,施 15 mg kg^{-1} P的株高增量在所有胁迫处理中最高,为对照增量的94.3%,中度和重度P胁迫的株高增量与对照差异显著,而轻度胁迫与对照差异不显著。1年生雷公藤幼苗的株高生长几乎停滞,胁迫处理的3年生雷公藤幼苗的株高增量高于1年生的,表明低P胁迫对1年生雷公藤株高的增长影响

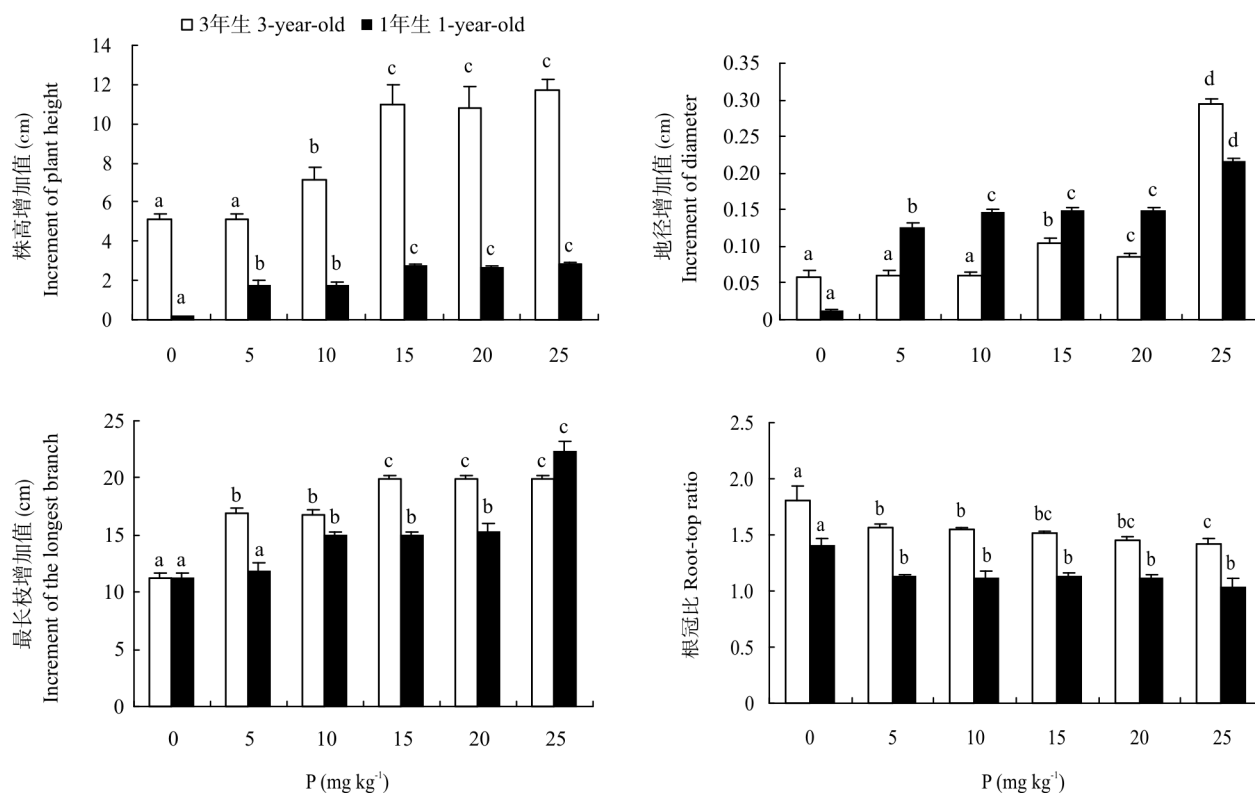


图1 低P胁迫对雷公藤幼苗形态指标及根冠比的影响

Fig. 1 Effect of phosphorus deficiency stress on the morphological index and ratio of root to crown of *Tripterygium wilfordii* seedlings

更为明显。经多重比较,不同年龄雷公藤的株高增量差异极显著。

2.3 低P胁迫对最长枝长度的影响

低P胁迫下,不同年龄雷公藤幼苗的最长枝增量大多低于对照,并随P胁迫程度加重呈下降趋势(图1)。1年生雷公藤的最长枝增量为11.26~22.25 cm,不施P的重度胁迫的最长枝增量为对照的50.6%,施20 mg kg⁻¹ P的最长枝增量在所有胁迫处理中最高,为对照增量的68.3%,施15 mg kg⁻¹ P处理的为对照的66.9%,胁迫处理与对照差异显著,重度胁迫与中轻度胁迫间差异亦显著。3年生雷公藤的最长枝增量为11.25~19.96 cm,不施P的重度胁迫的最长枝增量为对照的56.6%,施15 mg kg⁻¹ P处理的为对照的100.4%;施20 mg kg⁻¹ P处理的为对照的100.1%,重度胁迫处理与对照差异显著,中轻度胁迫与对照差异不显著。与3年生雷公藤相比,缺P对1年生雷公藤最长枝长度的影响更大。

2.4 低P胁迫对根冠比的影响

低P胁迫下,不同年龄雷公藤幼苗的根冠比

均高于对照,并随P胁迫程度加重呈上升趋势(图1),重度胁迫时达到最大。1年生雷公藤幼苗的根冠比为1.03~1.41,不施P的重度胁迫的根冠比为对照的135.9%,施15 mg kg⁻¹ P处理的为对照的108.7%,重度胁迫下1年生雷公藤幼苗的根冠比大幅升高,而中轻度胁迫与对照差异不显著。3年生雷公藤幼苗的根冠比为1.41~1.81,不施P的重度胁迫的根冠比为对照的128.36%,施15 mg kg⁻¹ P处理的为对照的107.1%,重度胁迫下3年生雷公藤幼苗的根冠比大幅度升高,而中轻度胁迫与对照差异不显著。经多重比较,不同年龄雷公藤的根冠比差异极显著。

2.5 低P胁迫对根径级的影响

1年生雷公藤根系生物量以中根和细根生物量为主,低P胁迫下,中根和细根生物量占根系生物量的比率为79.5%~92.5%,中根的比率随P胁迫程度加重呈下降趋势,中轻度胁迫与对照差异不显著;细根的比率在P胁迫下变化不大,中轻度胁迫下比率有所上升,与对照差异显著;粗根生物量的比率为7.5%~20.5%,随P胁迫程度加重呈上升趋势

势,且各处理间差异显著(图 2)。经多重比较,1 年生雷公藤粗根与细根间的差异显著($P<0.05$),粗根、细根与中根间的差异极显著($P<0.01$)。3 年生雷公藤根系生物量以粗根为主,占根系生物量的比率为 48.5%~61.5%,随 P 胁迫程度加重呈下降趋势,且各处理间的差异显著(图 3);相反,细根和中根生物量

占根系生物量的 51.5%~38.5%,随 P 胁迫程度加重呈上升趋势,且处理间的差异显著(图 3)。经多重比较,3 年生雷公藤的粗根、中根、细根间差异极显著($P<0.01$)。雷公藤幼苗的根系径级分配比率的标准差均非常小,说明来自同一无性系的雷公藤根系生物量分配比率较为稳定,苗木个体间差异较小。

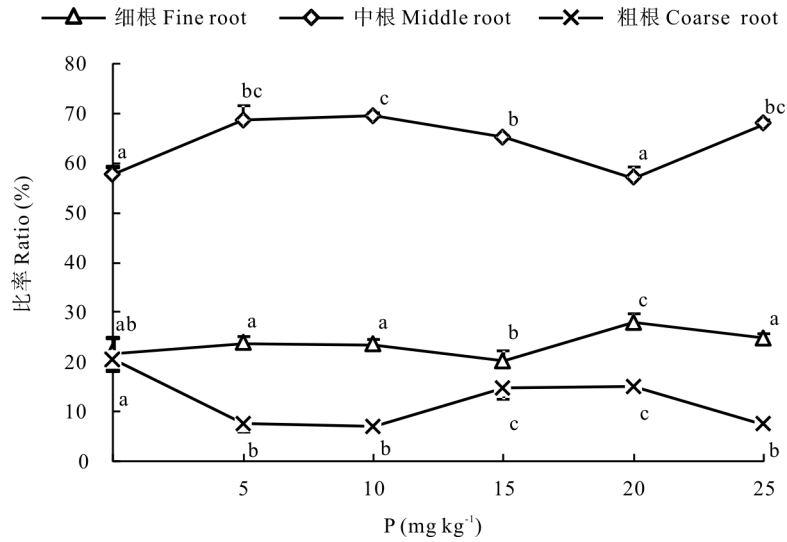


图 2 低 P 胁迫对 1 年生雷公藤根径级的影响

Fig. 2 Effect of low P stress on root diameter class of one-year-old *Tripterygium wilfordii*

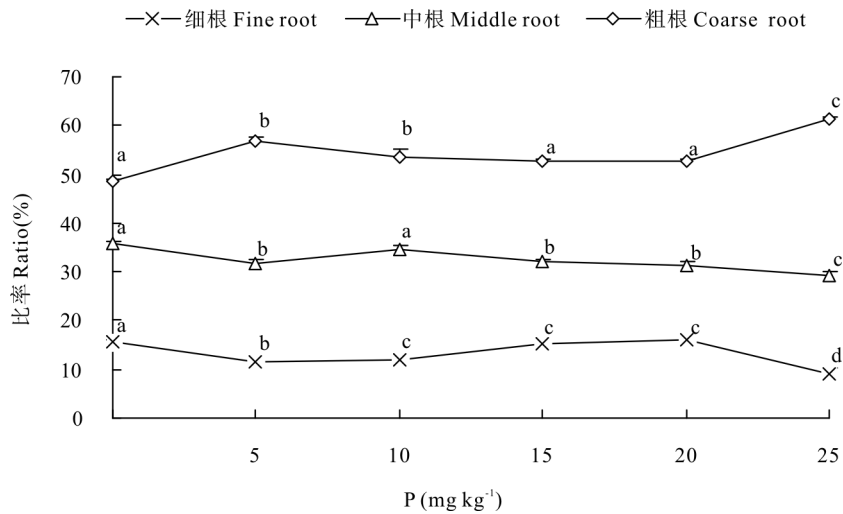


图 3 低 P 胁迫对 3 年生雷公藤根径级的影响

Fig. 3 Effect of low P stress on root diameter class of 3-year-old *Tripterygium wilfordii*

2.6 低 P 胁迫对生物量分配的影响

低 P 胁迫下,1 年生雷公藤的根系、枝叶及总生物量均随 P 胁迫加重呈下降趋势,根系生物量和枝叶生物量在中度和重度 P 胁迫下均与对照差异显著(表 1)。3 年生雷公藤的根系生物量和枝叶生物量在中度和重度 P 胁迫下均与对照差异显著(表

1),枝叶生物量随 P 胁迫加重呈下降趋势,根系生物量则呈上升趋势,通过降低枝叶生物量将根系生物量保持在较高的水平从而维持植株的生理生化活动。低 P 胁迫阻碍了 1 年生雷公藤的正常生长发育,而与 1 年生雷公藤相比,3 年生雷公藤能更好地通过自我调节来应对低 P 胁迫。

1年生雷公藤的总生物量与根系生物量、地径增量、株高增量、最长枝量均呈显著正相关,株高增量与根系生物量呈显著正相关,而地径增量、株高增量、最长枝增量间呈正相关(表2);3年生雷公藤的总生物量与地径增量间呈显著正相关,根系生物

量和地径增量、株高增量、最长枝增量均呈显著负相关,株高和地径增量、最长枝增量均呈显著正相关(表3)。因此最长枝长度和株高在耐低P雷公藤良种选育中可作为选择判定优良性状指标的参考。

表1 低P胁迫下雷公藤幼苗的生物量积累

Table 1 Biomass accumulation of *Tripterygium wilfordii* seedlings under phosphorus deficiency stress

P (mg kg ⁻¹)	1年生生物量 1-year-old biomass (g)			3年生生物量 3-year-old biomass (g)		
	根系 Root	地上部分 Above-ground	总和 Total	根系 Root	地上部分 Above-ground	总和 Total
0	9.78±0.87a	6.94±0.35a	16.72±1.20a	73.23±1.92a	40.43±1.58a	113.66±0.48ab
5	10.55±0.47ab	9.29±0.43b	19.84±0.90b	69.83±0.51b	44.76±0.85bc	114.60±0.43b
10	12.09±0.98c	10.92±0.89c	23.02±1.71c	68.15±0.57bc	44.10±0.34b	112.25±0.39a
15	11.95±0.72bc	10.63±0.54c	22.59±1.22c	67.77±1.37bc	44.86±0.28bc	112.63±1.61a
20	13.04±0.63c	11.71±0.53cd	24.75±1.11c	67.23±1.01c	46.15±0.58c	113.38±1.35ab
25	13.17±1.09c	12.71±0.60d	25.88±1.37d	68.94±0.80bc	48.61±2.64d	117.55±0.92c

同列数据后不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

Data followed different small letters within column indicate significant difference at 0.05 level.

表2 1年生雷公藤形态指标的相关性

Table 2 Relationship among morphological indexes of one-year *Tripterygium wilfordii*

	总生物量 Total biomass	根系生物量 Root biomass	株高增量 Increment of plant height	地径增量 Increment of diameter	最长枝增量 Increment of the longest branch
总生物量 Total biomass	1.00				
根系生物量 Root biomass	0.91	1.00			
株高增加值 Increment of plant height	0.85	0.62	1.00		
地径增加值 Increment of diameter	0.78	0.46	0.85	1.00	
最长枝增加值 Increment of the longest branch	0.66	0.35	0.95	0.83	1.00

表3 3年生雷公藤形态指标相关性

Table 3 Relationship among morphological indexes of three-year-old *Tripterygium wilfordii*

	总生物量 Total biomass	根系生物量 Root biomass	株高增量 Increment of plant height	地径增量 Increment of diameter	最长枝增量 Increment of the longest branch
总生物量 Total biomass	1.00				
根系生物量 Root biomass	0.31	1.00			
株高增加值 Increment of plant height	0.37	-0.55	1.00		
地径增加值 Increment of diameter	0.82	-0.07	0.74	1.00	
最长枝增加值 Increment of the longest branch	0.21	-0.83	0.78	0.43	1.00

3 结论和讨论

低 P 胁迫对雷公藤幼苗的地径、株高、最长枝增量均有不同程度的影响。雷公藤幼苗的地径、最长枝、株高增量均随胁迫加重呈逐渐下降趋势,重度胁迫下的形态指标与对照间多差异显著,而施 $15 \text{ mg kg}^{-1} \text{ P}$ 的中度胁迫和轻度胁迫与对照差异不显著,且施 $15 \text{ mg kg}^{-1} \text{ P}$ 的 1 年生雷公藤的地径和株高在胁迫处理中最高,表明雷公藤幼苗对中轻度的低 P 胁迫有一定的耐受性。结果还表明,不同年龄雷公藤幼苗的生物量与株高、最长枝均呈显著的正相关关系,因此最长枝长度和株高在耐低 P 雷公藤良种选育中可作为选择判定优良性状指标的参考。

低 P 胁迫下,植物根系对养分胁迫最敏感。一些植物可通过调节干物质分配和抑制地上部分生长来适应低 P 胁迫^[20],而 P 高效率型植物在低 P 胁迫下往往具有较大的根冠比^[4],雷公藤幼苗根冠比在低 P 胁迫下大多高于对照,并随 P 胁迫加重而呈上升趋势,这与马尾松(*Pinus massoniana*)、兴安落叶松(*Larix gmelini*)、云南松(*P. yunnanensis*)、桉树(*Eucalyptus* sp.)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、水曲柳(*Fraxinus mandchurica*)、北美红杉(*Sequoia sempervirens*)等的研究结果一致^[18-19,21-24]。低 P 胁迫导致雷公藤幼苗根冠比上升是其对逆境胁迫的主动适应机制,有助于更好的吸收土壤中的 P。在相同施 P 水平下,3 年生雷公藤的根冠比高于 1 年生的,表明 3 年生雷公藤适应低 P 胁迫的能力优于 1 年生的。随着低 P 胁迫程度加重,不同年龄雷公藤幼苗根系生物量在总生物量中所占比例呈上升趋势,而总生物量呈下降趋势。在根系生物量中,3 年生雷公藤细根比例呈上升趋势,1 年生雷公藤细根比例呈下降趋势,表明低 P 胁迫下 3 年生雷公藤对逆境的适应能力优于 1 年生雷公藤。同时,1 年生雷公藤根系生物量中细根所占比例最大,有研究表明高比例的细根有助于植株吸收土壤中的 $\text{P}^{[25-27]}$,但 1 年生雷公藤在低 P 胁迫下总生物量、根系生物量、枝叶生物量均随 P 胁迫的加重呈下降趋势,说明 1 年生雷公藤对低 P 胁迫的适应机制是通过降低枝叶生物量来提高根冠比并维持植株的生理生化活动,但这种适应策略还不足以抵御低 P 胁迫,因此在低 P 林地进行雷公藤套种时,对于移栽幼苗的苗龄需慎重考虑。研究结果还表明,中轻度的 P 胁迫不显著影响根系生物量的积累,维持较大

比例的根系是雷公藤适应低 P 胁迫的主要策略,而雷公藤是以根部入药的中药材,是否能通过适度的 P 诱导在不影响总生物量的前提下提高雷公藤根系生物量所占比率还值得进一步探讨。

参考文献

- [1] Wang M L, Kuang Y H, Chen J X. Studies on membrane lipid peroxidation and protective enzyme activity of sugarcane under phosphorus deficiency [J]. J S China Agri Univ, 1999, 20(2): 131-135. 万美亮, 邝炎华, 陈建勋. 缺磷胁迫对甘蔗膜脂过氧化及保护酶系统活性的影响 [J]. 华南农业大学学报, 1999, 20(2): 131-135.
- [2] Zhou Z C, Xie Y R, Jin G Q, et al. Genetic response of *Pinus massoniana* provenances to phosphorus supply and nutrient characteristics of their rhizosphere soil [J]. Sci Silv Sin, 2003, 39(6): 62-67. 周志春, 谢钰容, 金国庆, 等. 马尾松种源对磷肥的遗传反应及根际土壤营养差异 [J]. 林业科学, 2003, 39(6): 62-67.
- [3] Zhang E H, Zhang X H, Wang H Z. Adaptable effects of phosphorus stress on different genotypes of faba-bean [J]. Acta Ecol Sin, 2004, 24(8): 1589-1593. 张恩和, 张新慧, 王惠珍. 不同基因型春蚕豆对磷胁迫的适应性反应 [J]. 生态学报, 2004, 24(8): 1589-1593.
- [4] Gao Y, Tian Q Y, Shi F L, et al. Comparative studies on adaptive strategies of *Medicago falcata* and *M. truncatula* to phosphorus deficiency in soil [J]. Chin J Plant Ecol, 2011, 35(6): 632-640. 高艳, 田秋英, 石凤翎, 等. 黄花苜蓿与紫花苜蓿对土壤低磷胁迫适应策略的比较研究 [J]. 植物生态学报, 2011, 35(6): 632-640.
- [5] Baldwin J C, Karthikeyan A S, Raghothama K G. LEPS₂: A phosphorus starvation-induced novel acid phosphatase from tomato [J]. Plant Physiol, 2001, 125(2): 728-737.
- [6] Yang Q, Zhang Y, Zhou Z C, et al. Genetic variation in root architecture and phosphorus efficiency in response to heterogeneous phosphorus deficiency in *Pinus massoniana* families [J]. Chin J Plant Ecol, 2011, 35(12): 1226-1235. 杨青, 张一, 周志春, 等. 异质低磷胁迫下马尾松家系根构型和磷效率的遗传变异 [J]. 植物生态学报, 2011, 35(12): 1226-1235.
- [7] Smith F W, Ealing P M, Dong B, et al. The cloning of two *Arabidopsis* genes belonging to a phosphate transporter family [J]. Plant J, 1997, 11(1): 83-92.
- [8] Qiao Z J, Cai K Z, Luo S M. Interactive effects of low phosphorus and drought stress on dry matter accumulation and phosphorus efficiency of soybean plants [J]. Acta Ecol Sin, 2011, 31(19): 5578-5587. 乔振江, 蔡昆争, 骆世明. 低磷和干旱胁迫对大豆植株干物质积累及磷效率的影响 [J]. 生态学报, 2011, 31(19): 5578-5587.
- [9] Barber S A. Soil Nutrient Bioavailability: A Mechanistic Approach [M]. New York: John Wiley and Sons, Inc, 1984:

- 23–30.
- [10] Xu X H, Ding G J. Physiological and biochemical responses of *Pinus massoniana* to low phosphorus stress [J]. *Sci Silv Sin*, 2006, 42(9): 24–28.
徐向华, 丁贵杰. 马尾松适应低磷胁迫的生理生化响应 [J]. *林业科学*, 2006, 42(9): 24–28.
- [11] He F, He B. Cultural distribution and site classification for *Camellia oleifera* [J]. *Sci Silv Sin*, 2002, 38(5): 64–73.
何方, 何柏. 油茶栽培分布与立地分类的研究 [J]. *林业科学*, 2002, 38(5): 64–73.
- [12] Hong W, Li J, Wu C Z, et al. Research summary of cultivation and utilization of *Tripterygium wilfordii* [J]. *J Fujian Coll For*, 2007, 27(1): 92–96.
洪伟, 李键, 吴承祯, 等. 雷公藤栽培及利用研究综述 [J]. *福建林学院学报*, 2007, 27(1): 92–96.
- [13] Grierson P F. Organic acids in the rhizosphere of *Banksia integrifolia* L. f. [J]. *Plant Soil*, 1992, 144(2): 259–265.
- [14] Ran I M, Fredeen A L, Terry N. Influence of phosphorus limitation on photosynthesis, carbon allocation and partitioning in sugar beet and soybean grown with a short photoperiod [J]. *Plant Physiol Biochem*, 1993, 31(2): 223–231.
- [15] Diem H G, Duhoux E, Zaid H, et al. Cluster roots in Casuarinaceae: Role and relationship to soil nutrient factors [J]. *Ann Bot*, 2000, 85(6): 929–936.
- [16] Whitehead S J, Caporn S J M, Press M C. Effects of elevated CO₂, nitrogen and phosphorus on the growth and photosynthesis of two upland perennials: *Calluna vulgaris* and *Pteridium aquilinum* [J]. *New Phytol*, 1997, 135(2): 201–211.
- [17] Mitsukawa N, Okumura S, Shirano Y, et al. Overexpression of an *Arabidopsis thaliana* high-affinity phosphate transporter gene in tobacco cultured cells enhances cell growth under phosphate limited conditions [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94(3): 7098–7102.
- [18] Dai K J, He F, Shen Y X, et al. Biomass and its allocation of *Pinus yunnanensis* seedlings under phosphorus deficiency [J]. *Guihaia*, 2006, 26(2): 183–186.
戴开结, 何方, 沈有信, 等. 低磷胁迫下云南松幼苗的生物量及其分配 [J]. *广西植物*, 2006, 26(2): 183–186.
- [19] Wu C, Fan Z Q, Wang Z Q. Effect of phosphorus stress on chlorophyll biosynthesis, photosynthesis and biomass partitioning pattern of *Fraxinus mandchurica* seedlings [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2004, 15(6): 935–940.
吴楚, 范志强, 王政权. 磷胁迫对水曲柳幼苗叶绿素合成、光合作用和生物量分配格局的影响 [J]. *应用生态学报*, 2004, 15(6): 935–940.
- [20] Li Y J, Liu J Z, Li B, et al. Molecular mechanisms of self-rescue of higher plants for phosphorus starvation [J]. *Biotechn Inform*, 1999, 15(3): 1–8.
李玉京, 刘建中, 李滨, 等. 高等植物对磷饥饿自我拯救的分子生物学机制 [J]. *生物技术通报*, 1999, 15(3): 1–8.
- [21] Xie Y R, Zhou Z C, Jin G Q, et al. Root morphology and dry matter allocation of masson pine: Response of different provenances to low-phosphorus stress [J]. *For Res*, 2004, 17(3): 272–278.
谢钰容, 周志春, 金国庆, 等. 低P胁迫对马尾松不同种源根系形态和干物质分配的影响 [J]. *林业科学研究*, 2004, 17(3): 272–278.
- [22] Chen Y L, Li X L, Zhou X Y. Effects of phosphate deficiency on the growth and acid phosphatase activity of *Larix gmelini* seedlings [J]. *J Beijing For Univ*, 2006, 28(6): 46–49.
陈永亮, 李修岭, 周晓燕. 不同N素形态对落叶松苗木根/土界面pH值及养分有效性的影响 [J]. *北京林业大学学报*, 2006, 28(6): 46–49.
- [23] Bai S B, Wang Y X, Zuo X D, et al. Adaptive response of *Sequoia sempervirens* seedlings to phosphorus stress [J]. *Ecol Environ*, 2005, 14(4): 488–492.
白尚斌, 王懿祥, 左显东, 等. 北美红杉幼苗对不同供N水平的生长反应 [J]. *生态环境*, 2005, 14(4): 488–492.
- [24] Zhao Y, Zhou Z C, Jin G Q. GCA/SCA of seedling growth and root parameters in *Pinus massoniana* and the phosphorus environment influence [J]. *Sci Silv Sin*, 2009, 45(6): 27–33.
赵颖, 周志春, 金国庆. 马尾松苗木生长和根系性状的GCA/SCA及磷素环境影响 [J]. *林业科学*, 2009, 45(6): 27–33.
- [25] Wan H Y, Liu J J, Wang J X, et al. Effects of phosphorus spatial availability on root morphology and architecture in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh [J]. *Plant Physiol Commun*, 2007, 43(3): 425–429.
万惠燕, 刘嘉杰, 王金祥, 等. 磷空间有效性对拟南芥根形态构型的影响 [J]. *植物生理学通讯*, 2007, 43(3): 425–429.
- [26] Desnos T. Root branching responses to phosphate and nitrate [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2008, 11(1): 82–87.
- [27] Wang S Q, Han X Z, Yan J, et al. Impact of phosphorus deficiency stress on root morphology, nitrogen concentration and phosphorus accumulation of soybean (*Glycine max* L.) [J]. *Chin J Soil Sci*, 2010, 41(3): 645–650.
王树起, 韩晓增, 严君, 等. 缺磷胁迫对大豆根系形态和氮磷吸收积累的影响 [J]. *土壤通报*, 2010, 41(3): 645–650.