

# 马尾松苗遭遇不同养分斑块的觅养行为和生长响应

马雪红, 周志春\*, 张一, 金国庆

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400)

**摘要:** 设置了 N、P 和全养分斑块等 3 种异质养分环境的盆栽试验, 并以同质养分环境的盆栽试验为对照, 研究马尾松苗觅取 N、P 斑块养分的行为差异。结果表明: 马尾松苗在遭遇富 P 和全养分斑块时将明显有利其苗的生长和干物质积累, 而在遭遇富 N 斑块时马尾松苗生长反应则不敏感。马尾松苗在觅取斑块 P 素时根系形态可塑性和生理可塑性发挥了重要的作用, 遭遇富 P 素斑块时马尾松苗根系大量增生, 表现出较大的根系广布性、较高的觅养精确性和反应敏感度, 根系 N、P 吸收效率也明显提高; 马尾松苗在 N 斑块的异质养分环境中的根系广布性小、觅养精确性和反应敏感度低, 其根系不必通过大量增生来获取移动性较好的斑块 N 素, 且根系 N、P 吸收效率也较低, 说明马尾松在觅取富 N 斑块养分时根系形态可塑性和生理可塑性的作用不明显; 马尾松苗遭遇全养分斑块的生长反应和觅养行为与遭遇富 P 斑块时类似。

**关键词:** 马尾松; 异质养分环境; 斑块养分; 觅养行为; 生长响应

中图分类号: S791.248

文献标识码: A

## Foraging Behaviors and Growth Responses of *Pinus massoniana* Seedlings in the Heterogeneous Nutrient Environment with Different Nutrient Patches

MA Xue-hong, ZHOU Zhi-chun, ZHANG Yi, JIN Guo-qing

(Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fuyang 311400, Zhejiang, China)

**Abstract:** A pot experiment consisting of three different heterogeneous nutrient environments was designed, with homogeneous nutrient environment as control, to study the differences of foraging behavior of *Pinus massoniana* to N and P nutrient patches. The results showed that *P. massoniana* exhibited greater seedling growth, more biomass accumulation in P and whole nutrient heterogeneous environment, while it responded unsensitively to nutrient heterogeneous environment. The root physiological and morphological plasticity played important roles when *P. massoniana* absorbed nutrient in P patch with poor mobility. Moreover, in P patch, root growth exhibited some characteristics, such as root proliferation, greater root scale, higher precision and sensitivity, improvement of root N and P absorption efficiency. However, its root scale, precision and sensitivity were lower in N patch, while root did not need to proliferate to acquire N with rich mobility, and N and P absorption efficiency were also low, which could illuminate that root physiological and morphological plasticity had no obvious effects on acquiring nutrients in N-enriched patch. The foraging behavior of *P. massoniana* in whole nutrient patch was similar with in P heterogeneous nutrient environment.

**Key word:** *Pinus massoniana*; heterogeneous nutrient environment; patchy nutrient; foraging behavior; growth response

土壤养分在空间分布上是不均匀的,多呈斑块状异质分布<sup>[1-2]</sup>。自然中引起养分斑块状分布的主要因素有有机体降解、土壤湿度、微生物活动、自然因素及人为活动等<sup>[3]</sup>。植物为最大限度地获取斑块养分,形成了不同的觅养行为和机制,而不同植物基因型在觅养机制和能力上存在着显著遗传差异,从而决定了植物在异质养分环境中的生存和竞争能力<sup>[3-5]</sup>。植物在异质养分环境中的觅养行为还受斑块内营养元素种类、浓度的显著影响<sup>[3]</sup>。如 Philipson 等<sup>[6]</sup>试验证实,西加云杉(*Picea sitchensis* (Bong) Carr.) 苗在  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NH}_4^-$  或 P 斑块中的细根均能明显增生。Drew 等<sup>[7-8]</sup>认为, N 素在土壤中较 P 素易扩散,植物在获取斑块中 N 素时,根系不需要像获取 P 素时大量增生。Kume 等<sup>[9]</sup>发现玉米(*Zea mays* L.) 在获取 P 斑块养分时则受斑块大小影响,斑块越大,其根系 P 含量和植株生物积累量越大。Jackson 等<sup>[10]</sup>试验表明,冰草(*Agropyron desertorum* (Fisch.) Schult.) 新生根系对 N 斑块表现敏感,对 P 斑块反应则不敏感。

马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.) 是我国南方最主要的乡土造林和工业原料树种,适应性强、生长迅速,广泛用于造纸、建筑和采脂等,针对用材和纸浆培育为目标,已经取得了多项重大成果。鉴于南方山地森林土壤缺 P 少 N 严重且高度异质,已开展了马尾松对异质养分环境的适应性研究,结果表明其在异质养分环境中反应敏感,生长表现优异,须侧根在富养斑块中大量增生和对营养元素的高效吸收<sup>[11]</sup>,但未考虑到森林土壤中主要养分元素的分布特性,以及树种对不同养分斑块的适应性差异。本文通过构建 N、P 及全养分(N、P、K)的异质/同质养分环境,以进一步研究马尾松遭遇不同特性养分斑块时的生长反应特性和差异,从而为实施以提高马尾松觅养能力和林分生产力的育林措施(林地准备和施肥等)提供科学理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料来源

采用已知在异质养分环境中觅养能力较强的马尾松广西岑溪种源<sup>[11]</sup>为试验材料,构建 N、P 不同元素的异质/同质养分环境开展盆栽试验。盆栽基质取中国林科院亚热带林业研究所虎山的酸性贫瘠红壤,其有机质含量为  $6.11 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ,全 N 和全 P 含量分别为  $0.34$ 、 $0.33 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ,水解 N、有效 K 和有效 P 含量分别为  $30.97$ 、 $220.68$ 、 $5.25 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ , pH 值 4.47。

### 1.2 异质/同质养分环境构建和盆栽试验

试验在中国林科院亚热带林业研究所实验大棚内进行。选用上端内径 21 cm、下端内径 15.5 cm、高 22.5 cm 的营养杯作为盆栽容器。利用风干过筛后贫瘠酸性红壤,按质量比 3:1 与珍珠岩混合作为构建异质/同质养分环境的配比基质。在盆栽容器上端填充 5 cm 厚的上述配比基质为缓冲土壤营养区,作为栽植苗木用,而盆栽容器下部则分成相等的两部分,参考 Mou 等<sup>[12]</sup>试验研究方案,按表 1 在基质中一次性施加硝酸铵、过磷酸钙和氯化钾,以构建 N、P 及全养分(N、P、K)的异质/同质养分环境。盆栽容器下部两侧分别用强度较强的薄膜袋装土,以避免养分在两侧间的交流及根系的窜插(图 1)。马尾松于 2007 年 3 月 15 日播种,4 月 13 日芽苗移植。在每盆容器正中移植芽苗 2 株,成活后保留 1 株。每个试验处理栽种 20 盆(即重复 20 次),共计 80 盆。苗木按正常管理直至采收。

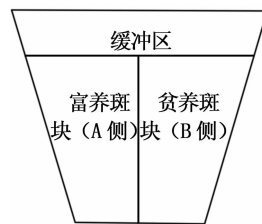


图 1 盆栽试验设计(侧视)

表 1 构建不同养分斑块时施加的 N、P、K 浓度

$\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$

养分斑块	异质养分环境						同质养分环境					
	富养斑块			贫养斑块			A 侧			B 侧		
	N	P	K	N	P	K	N	P	K	N	P	K
N 斑块(HET-N)	100	125	75	0	125	75						
P 斑块(HET-P)	50	250	75	50	0	75	50	125	75	50	125	75
全养分斑块(HET-W)	100	250	150	0	0	0						

### 1.3 试验采收和指标测定

2007 年 11 月上旬收获。不同处理随机选取 10

株生长正常的盆栽苗木,在测量苗高后,用刀片将盆栽容器划成两半,清水漂洗容器两侧中的根系并分

别用细线捆扎和标记,用加拿大 REGENT 公司生产 RHIZO Pro STD1600 + 型根系分析系统,分别测定容器两侧根系生长参数,包括根总长、根表面积、根系平均直径和根体积等,并按根系直径  $D \leq 0.5$  mm、 $0.5 \text{ mm} < D \leq 1 \text{ mm}$ 、 $D > 1 \text{ mm}$  3 个等级分别计算其根总长、根表面积和根体积等。然后将幼苗分成根、茎、叶 3 部分,经  $105 \text{ }^\circ\text{C}$  杀青 30 min,  $80 \text{ }^\circ\text{C}$  烘干至恒质量,测定各部分的干物质量。盆栽容器下部两侧的根系分开测定干物质量。最后测定针叶和盆栽容器下部两侧根系的 N、P 浓度和含量。分别用浓  $\text{H}_2\text{SO}_4$ - $\text{HClO}_4$  消煮-钼锑抗比色法、凯氏定氮法测定针叶和根系的 N、P 含量<sup>[13-14]</sup>。

#### 1.4 数据分析

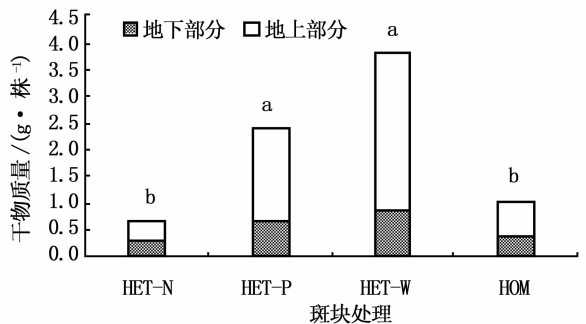
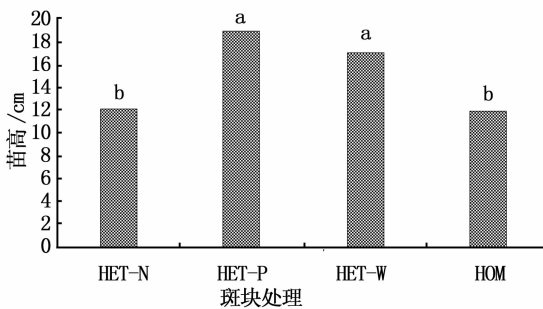
采用根系广布性、反应敏感度和觅养精确性 3 个参数说明植株在异质养分环境中的根系形态可塑性<sup>[15]</sup>,其中根系广布性指植株在富养斑块中的根系干物质量及其分布,用土体中根系的总生物量来表示<sup>[16]</sup>;反应敏感度(S)指植物生长对有效养分空间异质性作出反应的能力,用异质和同质养分环境中总干物质量的比值表示<sup>[17-18]</sup>;觅养精确性指根系自我寻觅富养斑块的能力,用(富养斑块中细根干物质量-贫养斑块中细根干物质量)/细根总生物量表示<sup>[17]</sup>。根系生理可塑性则以根系养分吸收效率和养分含量

来衡量<sup>[19]</sup>,其中养分吸收效率为生产单位干物质植株养分的吸收量<sup>[20]</sup>。试验数据均采用 SAS 软件包中的 GLM 程序进行方差分析及显著性检验。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同养分斑块处理对马尾松苗生长和干物质积累量的影响

马尾松在 N 斑块(HET-N)、P 斑块(HET-P)、全养分斑块(HET-W)处理的异质养分环境中及在同质养分环境(HOM)中苗高生长量和干物质积累量存在差异(图 2)。马尾松在异质养分环境中苗高生长量较高,但仅在 P 斑块和全养分斑块的异质养分环境中差异显著,以 P 斑块时苗高生长表现最为突出。类似于苗高生长,马尾松在 P 素和全养分斑块供应时干物质积累量也显著高于同质养分环境及具有 N 斑块的异质养分环境(图 2),其单株干物质积累量分别比同质养分环境高 128.00% 和 264.03%。这一试验结果进一步证实了研究组前期关于马尾松对异质环境高度敏感、生长表现优异的研究结论<sup>[11]</sup>;与 P 素不同,N 素易在土壤中移动,当马尾松苗遭遇 N 斑块时生长反应不敏感,其生长表现与同质环境差异不大,甚至略有下降。



柱形图上相同字母表示处理间在 0.05 水平上差异不显著,不同字母表示差异显著,下同。

图 2 不同养分斑块处理下马尾松苗高生长量和干物质积累量

在不同养分斑块环境处理下,马尾松苗干物质的分配模式也有明显差异。在 P 斑块和全养分斑块的异质养分环境中马尾松分配至地下部分的比例较小,分别占全株干质量的 28.89% 和 22.20%;而在具有 N 斑块的异质养分环境中地下部分所占比例较高,说明当 N 素呈异质性分布时,向根系分配的生物量增加。

### 2.2 不同养分斑块的异质养分环境中马尾松苗根系形态的可塑性

2.2.1 根系广布性 图 3 表明:马尾松根系在 3 种

不同养分的富养斑块中均有增生,尤以在富 P 斑块中的根系增生最显著,其中根总长和细根干物质量分别比贫 P 斑块高 218.6% 和 196.6%。进一步分析发现,直径  $\leq 0.5$  mm 的细根在富 P 斑块中增幅最大(图 4)。马尾松在全养分斑块中的根系增生与在富 P 斑块中类似;然而马尾松根系在富 N 斑块中没有明显的增生现象,其根总长、根表面积及根体积仅较贫 N 斑块略有增加。

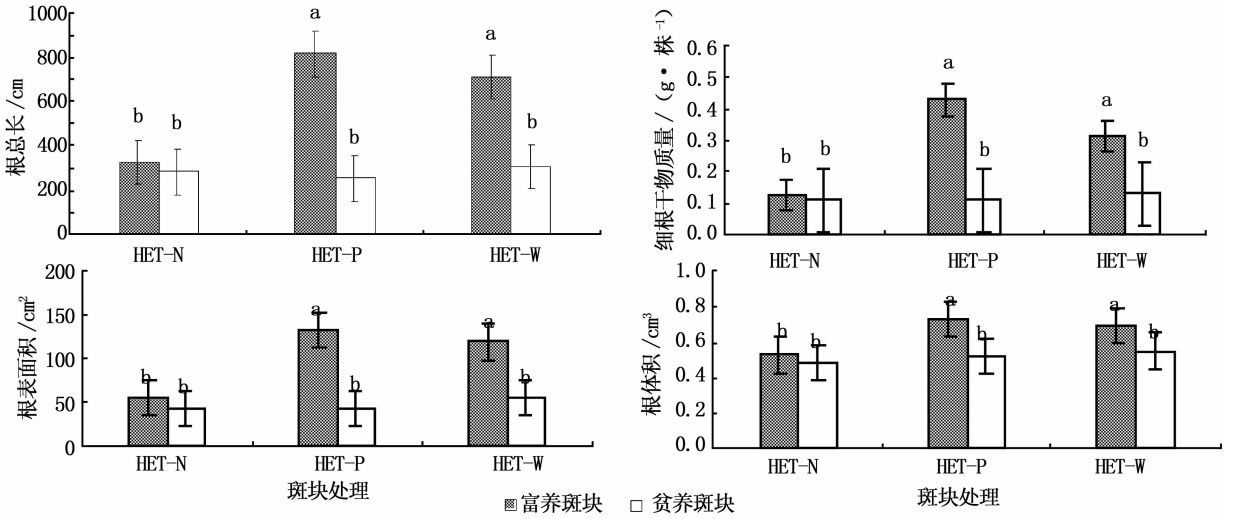


图3 不同养分斑块处理下马尾松苗的根系参数差异

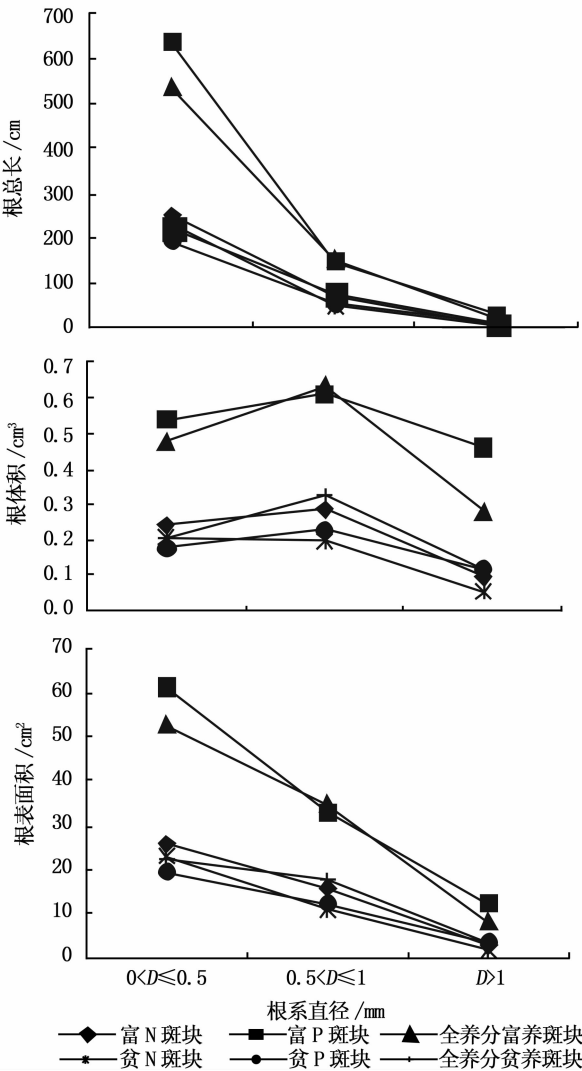


图4 不同养分斑块异质养分环境的富养斑块和贫养斑块中马尾松苗不同径级根系的分布

2.2.2 根系反应敏感度和觅养精确性 图5显示：马尾松根系遭遇全养分斑块和P斑块时反应敏感度最高，敏感度值分别高达3.38和2.12，而遭遇N斑块时敏感度很低，敏感度值低于1。马尾松根系对富P斑块的觅养精确性最高，为0.59，对富N斑块的觅养精确性最低，仅为0.095。比较根系广布性、觅养精确性和反应敏感度间的关系，发现三者间的表现基本一致，即马尾松在遭遇P素斑块和全养分斑块时表现出较大的根系广布性、较高的觅养精确性和反应敏感度，而在N素斑块中根系广布性小、觅养精确性及反应敏感度低。

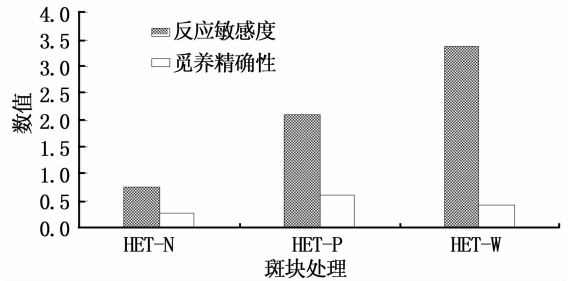


图5 马尾松苗根系对不同养分斑块异质养分环境的反应敏感度和觅养精确性

### 2.3 不同养分斑块的异质养分环境中马尾松苗对N、P的吸收

2.3.1 不同养分斑块的异质养分环境中针叶N、P含量及吸收效率 植株在遭遇养分斑块时，除了通过根系形态可塑性外，根系和叶片吸收能力的变化在获取斑块养分上也起了重要作用。表2表明：马尾松在N斑块处理的异质养分环境中马尾松苗针叶N含量较高(15.3057 mg·g<sup>-1</sup>)，比同质养分环境高9.44%，但针叶P含量

显著低于其它养分斑块 ( $0.3322 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ), 仅为同质养分环境的 35.4%; 马尾松在 P 斑块和全养分斑块处理的异质养分环境中针叶 N、P 含量与同质养分环境相差较小, 略有增加或减小。与针叶 N、P 含量的变化规律不同, 当马尾松苗遭遇富 P 和全养分斑块处理时其针叶的 N、P 吸收效率较高, 其中在具全养分斑块的异质环境中针叶

表2 不同养分斑块的异质养分环境中马尾松针叶 N、P 含量及其吸收效率

斑块处理	养分含量/( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )		吸收效率/%	
	N	P	N	P
HET-N	15.305 7a	0.332 2b	4.571 9b	0.098 1c
HET-P	12.914 9ab	0.964 5a	17.142 5a	1.316 4ab
HET-W	10.775 0b	1.208 7a	16.942 8a	2.085 3a
HOM	13.985 6a	0.938 7a	7.792 1b	0.601 3 bc
显著性水平	0.013 6	0.002 9	0.000 5	0.004 4

表3 不同养分斑块异质养分环境的富养斑块和贫养斑块中以尾松苗根系 N、P 含量及吸收效率

斑块处理	养分含量/( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )				吸收效率/%					
	N		P		N		P			
	富养斑块 (A 侧)	贫养斑块 (B 侧)	富养斑块 (A 侧)	贫养斑块 (B 侧)	富养斑块 (A 侧)	贫养斑块 (B 侧)	合计	富养斑块 (A 侧)	贫养斑块 (B 侧)	合计
HET-N	11.262 9b	5.641 1c	0.677 1a	0.627 0a	1.468 1b	0.649 2b	2.117 3b	0.087 8c	0.072 5ab	0.160 3b
HET-P	13.351 1a	9.625 4a	0.769 4a	0.657 5a	5.468 7a	1.167 4a	6.636 1a	0.323 0a	0.086 8ab	0.409 8a
HET-W	13.631 9a	6.282 8bc	0.754 4a	0.692 2a	2.051 5b	0.979 0ab	3.030 5b	0.247 6ab	0.105 3a	0.352 9a
HOM	6.401 7c	7.537 6b	0.719 5a	0.687 6a	1.125 1b	0.833 8ab	1.958 9b	0.145 6bc	0.046 9b	0.192 5b
显著性水平	<0.000 1	<0.000 1	0.931 1	0.818 7	<0.000 1	0.112 3	<0.000 1	0.002 8	0.164 2	0.002 0

### 3 结论与讨论

前期研究已证实, 马尾松对具有 N、P、K 全养分斑块的异质养分环境生长反应敏感, 其主要通过在富养斑块中须侧根的大量增生及对 N、P、K 等元素的有效吸收来提高其对斑块养分的利用能力, 进而提高其在异质养分环境中的生长量和干物质积累量<sup>[11]</sup>。本文证实了上述试验结果, 并在此基础上, 进一步揭示了马尾松对 N 素和 P 素异质养分环境的适应性反应和觅养行为差异。结果表明, 马尾松苗遭遇富 P 斑块时生长反应更为敏感, 具有较大的苗高生长量和干物质积累量, 而马尾松苗遭遇富 N 斑块时生长反应不敏感, 与同质养分环境比较其苗高生长量和干物质积累量没有明显的优势。深入分析表明, 马尾松苗遭遇富 N 和富 P 斑块时觅养行为差异很大。当马尾松苗遭遇富 P 斑块时其须侧根大量增生, 根总长、根表面积和根体积等根系形态指标显著地高于同质养分环境和其它处理的异质养分环境, 表现出较大的根系广布性、较高的觅养精确性和

P 吸收效率较同质环境高 2.47 倍。马尾松在遭遇富 N 斑块时因根系增生不明显致使针叶的 N、P 吸收效率也较小, 仅分别为富 P 斑块处理的 26.7% 和 7.5%。

2.3.2 不同养分斑块异质养分环境的富养斑块和贫养斑块中根系 N、P 含量和吸收效率 试验结果 (表 3) 表明: 马尾松在不同养分斑块异质养分环境的富养斑块中根系的 N 含量不仅明显地高于贫养斑块, 而且也明显地高于同质养分环境, 但根系 P 含量在富养斑块和贫养斑块间的差异则不明显。进一步分析表明: 在各种不同养分斑块的异质养分环境中马尾松根系 N、P 吸收效率都不同程度地高于同质养分环境, 其中在具有 P 斑块和全养分斑块的异质养分环境中最高, 与同质养分环境比较, 二者的根系 N 吸收效率分别高出 238.8% 和 54.7%, P 吸收效率分别高出 112.9% 和 83.3%。

反应敏感度, 根系形态可塑性在马尾松苗觅取富 P 斑块养分中都发挥了重要作用。当马尾松苗遭遇富 N 斑块时其须侧根增生不明显, 根系广布性小、觅养精确性和反应敏感度低。Drew 等<sup>[7-8]</sup>发现, N 素在土壤比 P 素易扩散, 所以植物在获取斑块中的 N 素时, 根系不需要像获取 P 素时大量增生。在本文中, 马尾松苗根系在 N 素富养斑块中并未出现明显增生, 根系形态可塑性、反应敏感度和觅养精确性都较低, 这与 Drew 等的结论吻合。分析其原因, 认为这与 P 元素在土壤中的特性有关。P 元素在土壤中不易移动导致 P 素斑块极其稳定, 而马尾松苗属于直根性树种, 须侧根不发达, 根系若要吸收土壤中的 P 素, 必须在 P 素斑块内大量拓殖根系。而 N 元素在土壤中较 P 元素易移动, 且易分解流失, 故植物根系不需要大量增生即可获取 N 素。

试验还表明, 马尾松遭遇富 P 和全养分斑块时, 其根系 N、P 吸收效率得到了明显提高, 根系生理可塑性得到了明显增强, 如遭遇富 P 斑块时马尾松根系 N、P 吸收效率分别是贫 P 斑块的 4.68 倍和 3.72

倍。比较而言,马尾松在具有 N 斑块的异质养分环境中及在其富 N 斑块中的根系 N、P 吸收效率都较低,说明马尾松在遭遇富 N 斑块时根系生理可塑性也较小。马尾松苗遭遇具有 N、P、K 全养分斑块时生长反应与遭遇富 P 斑块时同样显著,二者的觅养行为也相似。进一步分析表明,马尾松苗根系在 P 素和全养分斑块中不仅对 P 素的吸收效率较高,对 N 素吸收效率也高于 N 素富养斑块,推测可能是 P 素在全养分斑块中起了主要作用。

本文对马尾松苗觅取 N、P 斑块养分的行为、机制和觅养能力进行了系统研究,揭示马尾松对 P 素斑块敏感度高、适应性强,生长效益显著。根据本文试验结果及马尾松幼林施用磷肥能明显增产的结论<sup>[21]</sup>,在生产中应加强局部施用磷肥以增加土壤 P 素的空间异质性,提高马尾松对 P 素的利用效率和林分生产力。马尾松对 N 素斑块反应敏感度较低,在 N 素斑块中的生长效益不如同质环境。这说明在生产中应加强林地准备和均匀施肥,以减小林地 N 素的异质性,提高马尾松的 N 素营养效率和生长效益。树种获取斑块养分的行为和能力,除了与斑块特性(营养元素种类及营养元素总体供应状况)有关外,斑块大小、斑块之间有否隔断以及 N 斑块中硝态氮和铵态氮比例等对树种的觅养行为和能力都有影响<sup>[22]</sup>,对马尾松而言,有关这方面的研究尚需进一步加强。

## 参考文献:

- [1] Hodge A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients[J]. *New Phytologist*, 2004, 162: 9 - 24
- [2] 王曙光,侯彦林. 土壤中氮营养斑研究进展[J]. *干旱地区农业研究*, 2003, 21(2): 45 - 49
- [3] 王庆成,程云环. 土壤养分空间异质性与植物觅养的觅食反应[J]. *应用生态学报*, 2004, 15(6): 1063 - 1068
- [4] George E, Bettina S, Christoph S, *et al.* Response of *Picea*, *Pinus* and *Pseudotsuga* roots to heterogeneous nutrient distribution in soil[J]. *Tree Physiology*, 1997, 17: 39 - 45
- [5] Huante P, Rincón E, Chapin F S. Foraging for nutrients, responses to changes in light, and competition in tropical deciduous tree seedlings[J]. *Oecologia*, 1998, 117: 209 - 216
- [6] Philipson J J, Coutts M P. The influence of mineral nutrition on the root development of trees II. The effect of specific nutrient elements on the growth of individual roots of Sitka spruce[J]. *Journal Experimental Botany*, 1977, 28: 864 - 871
- [7] Drew M C, Saker L R, Ashley T W. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley[J]. *Journal Experimental Botany*, 1973, 24: 1189 - 2002
- [8] Drew M C. Comparison of the effect of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot, in barley[J]. *New Phytologist*, 1975, 75: 479 - 490
- [9] Kume T, Sekiya N, Yano K. Heterogeneity in spatial P-distribution and foraging capability by *Zea mays*: Effects of patch size and barriers to restrict root proliferation within a patch[J]. *Annals of Botany*, 2006, 98: 1271 - 1277
- [10] Jackson R B, Caldwell M M. The timing and degree of root proliferation in fertile-soil microsites for three cold-desert perennials[J]. *Oecologia*, 1989, 81: 149 - 153
- [11] 王 剑,周志春,金国庆. 马尾松种源在异质养分环境中的觅养行为研究[J]. *生态学报*, 2007, 27(4): 1350 - 1358
- [12] Mou P, Mitchell R J, Jones R H. Root distribution of two tree species under a heterogeneous nutrient environment[J]. *Applied Ecology*, 1997, 34: 645 - 656
- [13] 中国土壤学会农业化学专业委员会. 土壤农业化学常规分析[M]. 北京:科学出版社, 1984
- [14] LY/T1271 - 1999 森林土壤分析法[S]
- [15] Aanderud Z T, Bledsoe C S, Richards J H. Contribution of relative growth rate to root foraging annual and perennial grasses form California oak wood[J]. *Oecologia*, 2003, 136: 424 - 430
- [16] Wijesinghe D K, John A E, Beurskens S, *et al.* Root system size and precision in nutrient foraging: Responses to spatial pattern of nutrient supply in six herbaceous species[J]. *The Journal of Ecology*, 2001, 89: 972 - 983
- [17] Einsmann J C, Jones R H, Mou P, *et al.* Nutrient foraging traits in 10 co-occurring plant species of contrasting life forms[J]. *The Journal of Ecology*, 1999, 87: 609 - 619
- [18] 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 *Glechoma hederacea* [J]. *Journal of Ecology*, 1997, 85: 17 - 28
- [19] Jackson R B, Pockman W T, Hoffmann W A. The structure & function of root systems[M]// Pugnaire F I, Valladares F. *Handbook of functional plant ecology*. New York: Marcel Decker Inc., 1999, 195 - 220
- [20] 梁 霞,刘爱琴,马祥庆,等. 不同杉木无性系磷素特性的比较[J]. *植物生态学报*, 2006, 30(6): 1005 - 1011
- [21] 赵 颖,周志春,吴吉富,等. 马尾松优良种源对磷肥的生长反应和肥效持续性[J]. *林业科学*, 2007, 43(10): 64 - 70
- [22] 吴 楚,王政权,范志强. 氮素形态处理下水曲柳幼苗养分吸收利用与生长及养分分配与生物量分配的关系[J]. *生态学报*, 2005, 25(6): 1282 - 1290