

DOI:10.12403/j.1001-1498.20220250

不同磷浓度下马尾松幼苗高生长和光合特征的变化

徐瑾¹, 雷蕾^{1,2}, 曾立雄^{1,2}, 刘娅惠¹, 万一¹, 倪妍妍^{1,3}, 简尊吉¹, 邓秀秀⁴, 张佳佳¹, 肖文发^{1,2*}

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所, 国家林业和草原局森林生态环境重点实验室, 北京 100091;

2. 南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 江苏 南京 210037; 3. 中国科学院武汉植物园, 湖北 武汉 430074;

4. 中国林业科学研究院华北林业实验中心, 北京 102300)

摘要: [目的] 研究马尾松幼苗在不同磷浓度下的高生长和光合特征响应, 揭示马尾松对低磷环境的适应机制, 为马尾松林经营管理和精准的生长模拟预测提供试验依据。[方法] 以两年生马尾松幼苗为试验材料, 培养基质以有效磷含量 $2.325 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 为对照组 (CK), 另设无磷 (0AP)、1/8 倍磷 (1/8AP)、1/4 倍磷 (1/4AP)、1/2 倍磷 (1/2AP)、2 倍磷 (2AP) 和 4 倍磷 (4AP) 等磷浓度梯度, 经过 2021 年 5 月—11 月的培养, 分析马尾松幼苗高生长和光合特征参数的差异。[结果] 马尾松幼苗株高的相对生长增量 (RHI) 和光合参数受到生长时间和磷浓度的影响。5—6 月的 RHI 显著高于 7—8 月和 9—10 月, 4AP 条件下的 RHI 显著高于 1/8AP。株高相对生长速率与磷浓度显著正相关 ($P<0.05$), 且随磷浓度的升高而线性增高。净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和蒸腾速率 (Tr) 均受到磷浓度、生长时间及其交互作用的显著影响 ($P<0.05$), 且各光合参数值均在 7—9 月最高。 P_n 和 C_i 与幼苗 RHI 显著正相关; 生长时间对 RHI、 P_n 、 G_s 和 C_i 具有促进作用。[结论] 马尾松幼苗的高生长和光合特征参数在不同磷浓度下差异显著, 马尾松幼苗在低磷环境下通过调节光合作用和高生长动态变化, 对低磷环境产生了一定适应机制。

关键词: 马尾松; 磷; 光合作用; 生长

中图分类号: S791.248

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2023)02-0091-10

磷是植物生长所必需的营养元素之一, 参与植物体内众多的生理生化过程, 在植物生长发育过程中发挥重要作用^[1-2]。光合作用是植物固定无机碳为有机碳的重要生理化学过程, 是植物进行碳吸收的基本动力。土壤磷养分在植物进行光合作用过程中扮演重要角色^[3]。如, 赵燕等^[4]发现随着基质磷浓度增加, 毛白杨 (*Populus tomentosa* Carr.) 幼苗的净光合速率会先升高后下降。在热带和亚热带森林, 磷限制植物生长现象普遍存在^[5], 且随着工业发展和森林的演替, 森林的缺磷程度不断加

剧^[6]。不同森林植被生长对土壤磷养分含量的响应也存在差异^[7-12]。夏威夷多型铁心木 (*Metrosideros polymorpha* Gaudich.) 林分群落植被的生长对磷添加表现出积极响应^[7], 但土壤磷的可利用性对热带地区森林树木生长呈现抑制或不显著作用^[8-10]。此外, 在亚热带区域相同人工林树种对磷添加的生长与光合响应研究结果也存在一定争议^[11-12]。因此, 进一步探究磷浓度对树木光合作用和生长的影响十分必要。

马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb.) 喜光、

收稿日期: 2022-05-16 修回日期: 2022-07-27

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金“马尾松生长对低磷环境的响应机制”(CAFYBB2021QD002)

作者简介: 徐瑾, 在读博士。主要研究方向: 植物生理生态。E-mail: xujincf@163.com

* 通讯作者: 肖文发, 研究员。主要研究方向: 植物生理生态。E-mail: xiaowenf@caf.ac.cn

耐旱、耐贫瘠，是亚热带地区广泛种植的先鋒树种^[11-14]。全国马尾松林土壤养分调查结果表明马尾松林分土壤的全磷（ $0.320 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ）和有效磷（ $2.247 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ）平均含量较低，处于“极缺”水平^[13]。Huang等^[14]也发现在主要分布区马尾松生长与土壤有效磷含量显著正相关，说明在亚热带区域土壤磷限制了马尾松的生长^[15]。此外，Yu等^[16]预测亚热带地区的土壤全磷含量随时间演替仍有下降趋势。因此，马尾松林分生长可能面临日益加剧的磷限制的问题。

目前，部分学者也通过控制试验开展关于马尾松生长对磷浓度响应方面的研究，但研究结果存在差异^[11-12,17]。如黄盛怡等^[11]和庞丽等^[17]发现马尾松幼苗生长随磷增加而显著加快，但也有研究表明在不同浓度磷添加条件下幼苗高生长并不存在显著的差异^[12,17]。除此之外，目前大多数关于磷胁迫相关研究中培养基质磷添加含量普遍处于较高水平（对照组设置为 $8\sim 32 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ）^[11,13,17]，内容更多局限于比较植株对高磷和低磷两个浓度梯度的生长生理响应差异^[11,17]，中间不同的低磷浓度对植物生长和光合造成的影响差异往往被忽略。同时，现有磷控制试验培养时间相对较短^[17-18]，缺少对整个生长季的研究^[19]。

因此，本研究以两年生马尾松幼苗为研究对象，以全国马尾松林分表层土土壤有效磷含量为依据^[13]，培养基质设置7个磷浓度梯度，探究不同磷浓度下马尾松幼苗在生长季的不同时间生长参数和光合参数的差异，为马尾松林经营管理和更精准的生长模拟预测提供试验依据，也有助于更好地揭示耐瘠薄树种对低磷环境的适应机制。

1 材料和方法

1.1 试验材料

本研究以贵州省都匀市马鞍山林场种子园的两年生马尾松良种幼苗为试验材料。2020年12月将马尾松幼苗移栽至湖北秭归三峡库区森林生态系统国家定位观测研究站（ $110^{\circ}54' \text{ E}$ ， $30^{\circ}53' \text{ N}$ ，海拔296 m）进行练苗。2021年5月初将个体大小一致、长势均匀的幼苗移栽到花盆（高17 cm，直径16.5 cm）中进行养分控制培养，每盆一株。培养基质是以石英砂：蛭石：珍珠岩 = 7：2：1的混合基质。移栽前，培养基质用3%稀盐酸进行酸

洗，浸泡1周去除杂质后倒入营养液平衡离子^[18]。所有幼苗植株置于定位站露天培养苗床上进行试验培养及后期观测。

1.2 试验设计

以全国马尾松林表层土（0~20 cm）土壤有效磷含量（ $2.25 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ）为参照^[13]，设置无磷（0AP， $0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ）、1/8倍磷（1/8AP， $0.291 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ）、1/4倍磷（1/4AP， $0.581 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ）、1/2倍磷（1/2AP， $1.162 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ）、对照组（CK， $2.325 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ）、2倍磷（2AP， $4.650 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ）和4倍磷（4AP， $9.299 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ）等共7个磷浓度处理组，每个处理组预备200株幼苗。根据基质质量（约 $3 \text{ kg}\cdot\text{盆}^{-1}$ ），计算每盆植株的养分需求量，为避免高浓度离子毒害作用，在栽植后的1个月内，分5次将营养液均匀浇入盆中，每间隔7 d添加一次，来降低介质和植物组织中营养物质浓度的波动；同时为保持离子的有效性，将大量元素和微量元素分别添加。不同浓度的营养液中大量元素用量详见表1，微量元素营养液由改良的Hoagland营养液^[20]提供，其中 Fe^{3+} 、 Zn^{2+} 、 Mn^{2+} 、 Cu^{2+} 、 Mo^{6+} 、 B^{4+} 的含量分别为 $7.149 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $0.131 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $0.110 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $0.032 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $0.048 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 和 $0.270 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ；营养液pH值在5.3~6.0之间。由于石英砂基质保水性差，需每日日落后用雾化喷灌装置进行灌溉降温并提供充足的水分，同时用遮荫网进行适当遮荫来减少基质水分蒸发。养分控制试验从2021年5月初开始，到2021年11月末结束，生长周期试验持续7个月。

1.3 高生长及光合特征参数的测定

1.3.1 高生长指标的计算 在5月初养分处理前，用钢直尺（精度0.1 cm）测量所有幼苗初始株高值（cm）；养分处理后分别在7月、9月和11月初再次测量所有待测植株的株高（cm）。两次连续测量的马尾松幼苗株高之差记为幼苗株高在此期间的相对生长增量（Relative height increment, RHI）^[21]：

$$RHI_{n\sim n-1} = H_n - H_{n-2} \quad (1)$$

式中 H 表示测试月幼苗的株高， n 为测量月份（ $n = 7, 9, 11$ ）。

将不同磷浓度处理下幼苗株高数据与生长时间（月）分别进行线性拟合，发现方程 R^2 的范围在

表 1 不同磷浓度营养液中大量元素含量

Table 1 Contents of macroelements in different phosphorus content groups

处理梯度 Treatment gradient	四水硝酸钙 Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O/(g·kg ⁻¹)	磷酸二氢钾 KH ₂ PO ₄ /(g·kg ⁻¹)	硫酸镁 MgSO ₄ /(g·kg ⁻¹)	氯化钾KCl/(g·kg ⁻¹)
无磷 0AP	0.945	0	0.120	0.253
1/8倍磷 1/8AP	0.945	0.001	0.120	0.253
1/4倍磷 1/4AP	0.945	0.002	0.120	0.253
1/2倍磷 1/2AP	0.945	0.003	0.120	0.252
对照组 CK	0.945	0.006	0.120	0.250
2倍磷 2AP	0.945	0.012	0.120	0.247
4倍磷 4AP	0.945	0.024	0.120	0.240

0.935~0.979 (表 2), 表明拟合方程的斜率能够表征马尾松幼苗高生长速率的大小^[21]。因此, 本研

究中将该斜率记为马尾松幼苗的相对生长速率 (Relative growth rate, RGR)。

表 2 马尾松幼苗株高 (H) 与生长时间 (t) 拟合线性回归模型的参数

Table 2 The parameters of linear regression model between growing time and height of *P. massoniana* seedlings

处理梯度 Treatment gradient	公式 Formula	R ²	P
无磷 0AP	$H=1.857 t + 53.736$	0.954	0.023*
1/8倍磷 1/8AP	$H=1.984 t + 56.636$	0.979	0.011*
1/4倍磷 1/4AP	$H=1.812 t + 52.450$	0.947	0.027*
1/2倍磷 1/2AP	$H=1.910 t + 57.275$	0.935	0.012*
对照组 CK	$H=1.913 t + 55.265$	0.948	0.026*
2倍磷 2AP	$H=2.059 t + 56.390$	0.979	0.011*
4倍磷 4AP	$H=2.349 t + 50.555$	0.956	0.022*

注: P<0.05, *, P<0.01, **, P<0.001, ***, 下同

Notes: P<0.05, *, P<0.01, **, P<0.001, ***, The same were as below

1.3.2 叶片光合参数的测定 用 Li-6400XT 便携式光合作用测量系统 (Li-Cor, Lincoln, USA) 测定针叶气体交换参数。选择大小相似, 生长势良好的不同处理植株各 4 株, 分别在 5 月、6 月、7 月、8 月、9 月、10 月的连续晴朗的上午 9:00—11:30, 选择植株中上部的成熟叶测定气体交换参数。测定过程中设置叶室温度为 25 ℃, 光合有效辐射为 1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹, 气体流速 500 μmol·s⁻¹。测量前对马尾松针叶进行光诱导, 待数值稳定后记录数据。

1.4 数据处理

所有数据的数理统计分析和绘图均由 SPSS v23.0 和 R4.1.2 软件 (<http://www.r-project.org/>) 完成。

本研究所有数据通过正态分布 (Shapiro-Wilk 检验) 和方差齐次性检验 (Bartlett 检验),

满足数据进一步分析条件。利用 R 语言 “lme4” 程序包完成线性混合效应模型 (Linear mixed-effects model) 的分析, 其中将重复作为随机因子, 分别分析生长时间、磷浓度及二者间的交互作用对马尾松幼苗的高生长参数。

RHI 和光合参数指标 (净光合速率 (Net photosynthetic rate, Pn)、气孔导度 (Conductance to H₂O, Gs)、胞间 CO₂ 浓度 (Intercellular CO₂ concentration, Ci) 和蒸腾速率 (Transpiration rate, Tr)) 的影响。用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 和 LSD 检验方法比较不同生长时间和磷浓度梯度下高生长和光合参数指标的差异。用学生检验 (Student's t test) 和简单线性回归方法确定基质磷浓度与幼苗相对生长速率的关系。通过相关分析和偏相关分析 (Partial correlation analysis) 描述生长时间、磷浓度及其

交互作用与高生长和光合参数之间的相关性。

2 结果与分析

2.1 不同生长时间及磷浓度条件下幼苗高生长变化

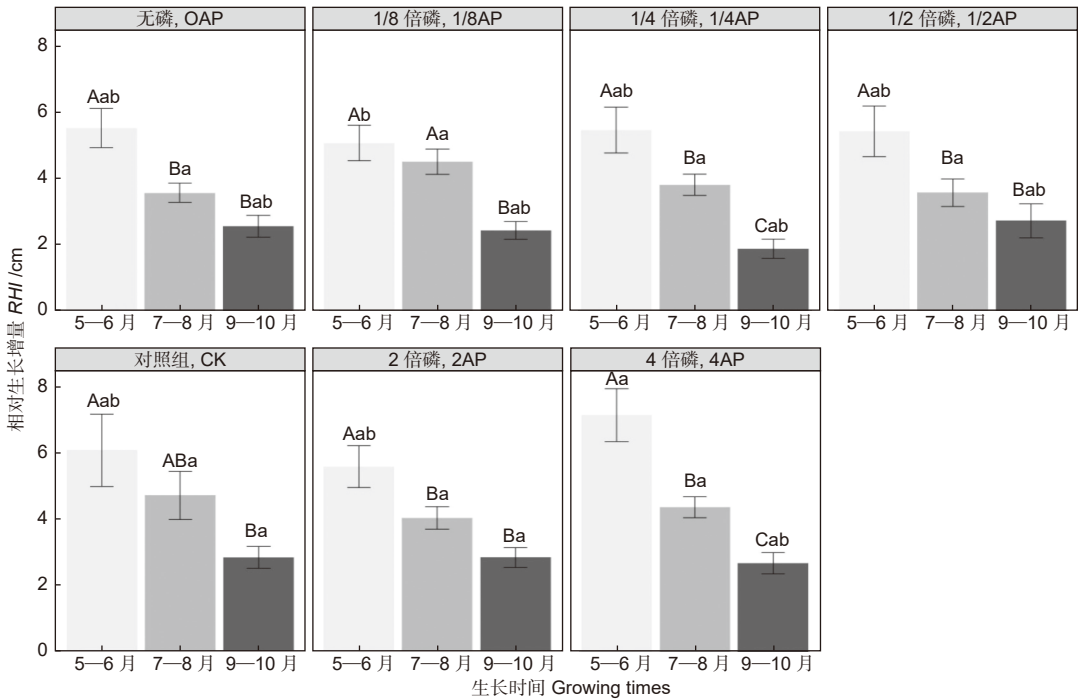
生长时间和磷浓度对马尾松幼苗的 *RHI* 影响显著 (表 3, $P < 0.01$)。如图 1 所示, 在不同的磷

浓度条件下, 幼苗 *RHI* 均随生长时间的延长而减小, 且 $RHI_{5\sim6}$ 显著高于 $RHI_{9\sim10}$ ($P < 0.05$)。同一生长时间段内, 仅 4AP 生长条件下的 $RHI_{5\sim6}$ 显著高于 1/8AP (图 1, $P < 0.05$)。此外, 马尾松幼苗的 *RGR* 受基质磷浓度影响显著 ($t\text{-Value} = 29.113$, $P = 0.000$), 且 *RGR* 随基质磷浓度的升高而线性增高 (图 2)。

表 3 生长时间、磷浓度及其交互作用对马尾松幼苗高生长和光合参数的影响

Table 3 Effects of growing time, phosphorus content, and their interactions on relative height increment and photosynthetic parameters of *P. massoniana* seedlings

因子 Indicator	磷浓度 Phosphorus content		生长时间 Growing time		磷浓度×时间 Phosphorus content × Growing time	
	F-value	P	F-value	P	F-value	P
相对生长增量 <i>RHI</i>	2.810	0.004**	293.052	0.000***	0.755	0.796
净光合速率 <i>Pn</i>	24.167	0.000***	1 746.995	0.000***	59.456	0.000***
气孔导度 <i>Gs</i>	127.570	0.000***	10 287.470	0.000***	104.970	0.000***
胞间CO ₂ 浓度 <i>Ci</i>	20.274	0.000***	2 345.131	0.000***	32.512	0.000***
蒸腾速率 <i>Tr</i>	184.030	0.000***	12 552.540	0.000***	210.810	0.000***



注: 不同大写字母表示相同磷浓度不同生长时间内马尾松幼苗相对生长增量在 0.05 水平上差异显著, 不同小写字母表示相同生长时间不同磷浓度下幼苗相对生长增量在 0.05 水平上差异显著

Notes: Different capital letters meant significant differences in relative height increments among different growing times, and different lowercase letters demoted significant differences among different phosphorus contents at the 0.05 level

图 1 不同生长时间和磷浓度下马尾松幼苗相对生长增量的变化

Fig. 1 Variation of relative height increment in *P. massoniana* seedlings in different soil phosphorus contents during different growing times

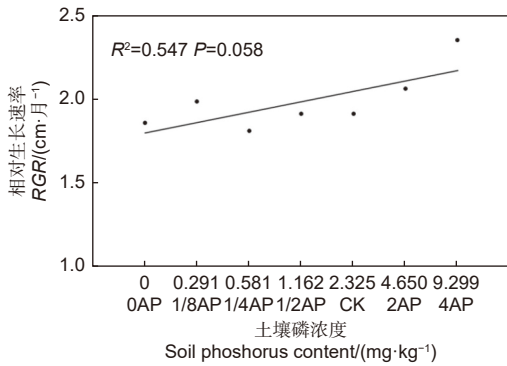


图2 马尾松幼苗相对生长速率与土壤磷浓度的关系

Fig. 2 Bivariate relationship between soil phosphorus contents and relative growth rate of *P. massoniana* seedlings

2.2 不同磷浓度条件下马尾松幼苗光合参数比较

磷浓度、生长时间以及二者间的交互作用对马尾松幼苗的 P_n 、 G_s 、 C_i 和 Tr 等光合参数均有显著影响 (表 3, $P<0.01$)。如表 4 所示, 在相同磷浓度条件下, P_n 在不同生长时间段内存在显著差异 ($P<0.05$), 除 CK 处理, P_n 均在 8 月达到最大值; 在 4AP 条件下, P_n 在 7 月、8 月和 9 月显著高于 10 月。 G_s 、 C_i 、 Tr 与 P_n 表现出相似的时间变化趋势, 即随生长时间先增长后下降 (表 4); 相同磷浓度条件下, 在不同生长时间的 G_s 、 C_i 、 Tr 差异显著 ($P<0.05$), 7—9 月值最高 (表 4)。在 8 月和 9 月, C_i 、 Tr 在 4AP 条件下显著高于低磷条件 (0AP、1/8AP 和 1/4AP); 在 5 月和 6 月, 低磷条件下的 C_i 、 Tr 显著高于高磷处理组 (2AP 和 4AP) (表 4, $P<0.05$)。

2.3 不同磷浓度条件下马尾松幼苗相对生长增量与光合参数的相关分析

如表 5 所示, P_n 和 C_i 与 RHI 显著正相关 ($P<0.05$); 生长时间与 RHI 显著正相关 ($P<0.01$), 与 P_n 、 G_s 、 C_i 也有表现出一定的正相关关系 ($0.05<P<0.1$)。当控制磷浓度时, 马尾松幼苗的 RHI 与 P_n 和 C_i 以及生长时间之间显著正相关 ($P<0.05$); 生长时间与 C_i 显著正相关。当控制幼苗生长时间或同时控制磷浓度和生长时间时, RHI 和光合参数与磷浓度之间无显著相关性, RHI 与光合参数的相关性也不显著。

3 讨论

3.1 马尾松幼苗光合参数对不同磷浓度的响应

磷与光合作用之间的关系可以用某些光合指标

建立线性或对数函数来表示^[22-26], 但在不同研究中磷与光合作用的关系并未达成统一^[27]。例如, Prior 等^[28] 对热带稀树草原的红穗花 (*Erythrophleum chlorostachys* (F.Muell.) Baill.)、金合欢 (*Acacia auriculiformis* Benth.) 和澳洲蓝柏 (*Callitris intratropica* R.T.Baker & H.G.Sm.) 等植被的光合作用研究表明光合作用受到磷的制约, 而 Smith 等^[29] 对全球 201 个站点不同植物光合作用的研究发现光合作用与土壤养分含量无关。在本研究中, 马尾松幼苗的 P_n 、 G_s 、 C_i 和 Tr 均受到不同磷浓度的显著影响 (表 3, $P<0.001$)。在低磷条件 (0AP、1/8AP 和 1/4AP) 下, P_n 在 7—9 月迅速提高, 最大 P_n 显著大于高磷处理 (表 4, $P<0.05$); 而高磷条件 (1/2AP、CK、2AP 和 4AP) 下, P_n 从 6 月开始迅速提高, 最大 P_n 持续时间更长。高磷处理 (2AP、4AP) 的 Tr 和 C_i 从 6 月开始迅速升高, 7—9 月达到最大值, 且该生长时间段的 Tr 和 C_i 均显著大于低磷处理 (0AP、1/8AP 和 1/4AP) (表 4, $P<0.05$)。 P_n 、 C_i 和 Tr 表现出的这种时间变化可能是马尾松幼苗为适应低磷环境产生的光合适应对策: 缩短最大光合作用持续时间, 提高光合作用强度, 进而减少磷在高强度光合中转换产生的耗能和伤害, 提高光合作用磷利用效率^[30]。这结果一定程度上符合最低消耗理论 (The least-cost hypothesis)^[31-32], 即当蒸散能力和羧化能力达到平衡时, 光合作用就能以总的最低消耗来维持植物的正常活动。 G_s 在不同磷浓度条件下, 均在 8—9 月达到最高值, 与其他生长时间的 G_s 差异显著 (表 4); 但相同生长时间不同处理间 G_s 差异不显著, 表明气孔调节的蒸散和气体进出过程达到对应磷浓度条件下的平衡状态。在低磷条件下, 马尾松幼苗可能采取集中高强度的产能方式减少长期高强度转换带来的能量损失, 产生了对低磷环境的适应^[2,26]; 当磷含量相对充足时, 植株能够获取更多的可利用磷, 保证自身长时间有效进行光合作用, 促进生长。

3.2 马尾松幼苗高生长对不同磷浓度的响应

光合作用生产的化合物为植物生长提供能量, 在幼苗期, 高生长是植物生长的重要表现形式^[12]。简尊吉等^[13] 对马尾松主要分布区土壤养分进行调查, 马尾松林严重缺磷 ($0.02\sim 78.65\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)。在整个苗期, 马尾松幼苗株高相对生长速率受基质

表4 不同时间、不同磷浓度下马尾松幼苗的光合参数比较

Table 4 Comparison on photosynthetic parameters of *P. massoniana* seedlings in different growing times and phosphorus contents

光合参数 Parameter	5月 May	6月 June	7月 July	8月 August	9月 September	10月 October
无磷 0AP						
净光合速率 <i>Pn</i>	0.489 ± 0.045 Fd	3.052 ± 0.136 Ea	8.591 ± 0.126 Ca	11.460 ± 0.507 Acd	9.719 ± 0.183 Ba	3.925 ± 0.118 Dc
气孔导度 <i>Gs</i>	0.009 ± 0.001 Dc	0.023 ± 0.001 Dab	0.101 ± 0.002 Bd	0.602 ± 0.012 Aab	0.568 ± 0.011 Ab	0.043 ± 0.001 Cc
胞间CO ₂ 浓度 <i>Ci</i>	288.745 ± 12.107 Ba	182.986 ± 2.900 Dc	253.569 ± 3.205 Cc	374.556 ± 2.321 Aab	371.886 ± 1.118 Abc	253.302 ± 4.506 Cb
蒸腾速率 <i>Tr</i>	0.342 ± 0.015 Dd	0.521 ± 0.030 Ca	1.054 ± 0.008 Bd	3.846 ± 0.081 Ab	3.794 ± 0.062 Ac	0.531 ± 0.011 Cd
1/8倍磷 1/8AP						
净光合速率 <i>Pn</i>	3.169 ± 0.134 Ea	3.007 ± 0.165 Da	6.926 ± 0.094 Cc	13.088 ± 0.432 Abc	8.496 ± 0.183 Bb	3.145 ± 0.138 Dd
气孔导度 <i>Gs</i>	0.030 ± 0.002 Da	0.016 ± 0.001 Dd	0.133 ± 0.003 Bc	0.625 ± 0.013 Aa	0.553 ± 0.011 Ab	0.100 ± 0.003 Ca
胞间CO ₂ 浓度 <i>Ci</i>	212.857 ± 1.979 Db	247.100 ± 3.639 Ca	304.003 ± 3.066 Bb	378.667 ± 2.968 Aab	370.981 ± 1.034 Ac	299.400 ± 5.281 Ba
蒸腾速率 <i>Tr</i>	1.280 ± 0.058 Ba	0.309 ± 0.011 Dcd	1.297 ± 0.028 Bc	4.012 ± 0.088 Aab	3.841 ± 0.073 Abc	1.031 ± 0.021 Ca
1/4倍磷 1/4AP						
净光合速率 <i>Pn</i>	2.529 ± 0.044 Eb	2.279 ± 0.122 Eb	3.843 ± 0.256 De	15.133 ± 0.707 Aa	10.240 ± 0.196 Ba	5.265 ± 0.147 Cab
气孔导度 <i>Gs</i>	0.017 ± 0.000 Cb	0.021 ± 0.001 Cbc	0.060 ± 0.004 Bf	0.468 ± 0.010 Ac	0.402 ± 0.012 Ad	0.053 ± 0.001 Bb
胞间CO ₂ 浓度 <i>Ci</i>	150.802 ± 2.065 Dc	239.876 ± 4.615 Cab	255.639 ± 8.275 Bc	381.289 ± 4.029 Aa	354.678 ± 3.568 Ad	232.541 ± 4.578 Ccd
蒸腾速率 <i>Tr</i>	0.798 ± 0.008 Bb	0.470 ± 0.021 Ca	0.616 ± 0.040 Bf	3.356 ± 0.079 Ac	2.910 ± 0.064 Ae	0.717 ± 0.021 Bc
1/2倍磷 1/2AP						
净光合速率 <i>Pn</i>	2.730 ± 0.079 Dab	3.007 ± 0.165 Da	6.222 ± 0.219 Cd	10.628 ± 0.948 Ad	8.496 ± 0.183 Bb	3.145 ± 0.138 Dd
气孔导度 <i>Gs</i>	0.018 ± 0.000 Db	0.020 ± 0.001 Dbc	0.070 ± 0.002 Be	0.584 ± 0.010 Aab	0.549 ± 0.009 Ab	0.032 ± 0.001 Cd
胞间CO ₂ 浓度 <i>Ci</i>	165.346 ± 4.382 Cc	168.897 ± 4.208 Cd	250.187 ± 6.273 Bc	383.211 ± 2.987 Aa	376.275 ± 1.025 Aab	240.331 ± 4.496 Bbc
蒸腾速率 <i>Tr</i>	0.701 ± 0.032 Bb	0.384 ± 0.022 Cb	0.637 ± 0.020 Bf	4.113 ± 0.102 Aa	3.972 ± 0.063 Aab	0.468 ± 0.0110 Ce
对照组 CK						
净光合速率 <i>Pn</i>	1.459 ± 0.011 Dc	2.139 ± 0.148 Db	8.328 ± 0.506 Aab	6.386 ± 0.469 Be	8.635 ± 0.323 Ab	5.184 ± 0.167 Cab
气孔导度 <i>Gs</i>	0.011 ± 0.000 Dc	0.019 ± 0.001 Dcd	0.077 ± 0.004 Be	0.389 ± 0.008 Ad	0.461 ± 0.010 Ac	0.053 ± 0.002 Cb
胞间CO ₂ 浓度 <i>Ci</i>	160.194 ± 5.135 Dc	245.621 ± 4.995 Ba	230.055 ± 3.825 Cd	359.778 ± 1.039 Ac	373.345 ± 1.501 Abc	224.969 ± 5.089 Cd
蒸腾速率 <i>Tr</i>	0.535 ± 0.011 Cc	0.343 ± 0.021 Cbc	0.773 ± 0.040 Be	3.098 ± 0.065 Ad	3.406 ± 0.054 Ad	0.769 ± 0.019 Bb
2倍磷 2AP						
净光合速率 <i>Pn</i>	1.503 ± 0.064 Ec	1.472 ± 0.088 Ed	7.984 ± 0.108 Cb	13.460 ± 0.452 Aab	8.571 ± 0.170 Bb	4.842 ± 0.143 Db
气孔导度 <i>Gs</i>	0.012 ± 0.000 Dc	0.016 ± 0.001 Dd	0.242 ± 0.004 Bb	0.665 ± 0.012 Aa	0.605 ± 0.011 Aa	0.050 ± 0.001 Cb
胞间CO ₂ 浓度 <i>Ci</i>	157.584 ± 3.788 Dc	232.621 ± 3.992 Cb	334.049 ± 1.665 Ba	387.692 ± 4.015 Aa	379.243 ± 0.766 Aa	234.204 ± 4.228 Ccd
蒸腾速率 <i>Tr</i>	0.452 ± 0.008 CDcd	0.210 ± 0.009 De	2.447 ± 0.024 Bb	4.258 ± 0.069 Aa	3.921 ± 0.055Aabc	0.750 ± 0.015 Cbc
4倍磷 4 4AP						
净光合速率 <i>Pn</i>	1.226 ± 0.011 Bc	2.029 ± 0.116 Bbc	8.555 ± 0.122 Aa	8.015 ± 0.662 Ae	7.864 ± 0.135 Ac	2.660 ± 0.104 Be
气孔导度 <i>Gs</i>	0.008 ± 0.000 Cc	0.026 ± 0.002 Ca	0.272 ± 0.003 Ba	0.550 ± 0.010 Ab	0.546 ± 0.010 Ab	0.025 ± 0.001 Ce
胞间CO ₂ 浓度 <i>Ci</i>	148.373 ± 2.852 Dc	228.389 ± 5.704 Cb	334.975 ± 1.021 Ba	367.730 ± 2.592Ab	379.254 ± 0.764 Aa	223.245 ± 5.370 Cd
蒸腾速率 <i>Tr</i>	0.402 ± 0.003CDcd	0.272 ± 0.017 Dd	3.056 ± 0.008 Ba	4.012 ± 0.088 Aab	4.058 ± 0.058 Aa	0.412 ± 0.012 Cf

注：表中数据为平均值 ± 标准误差。同一行数值不同大写字母表示相同磷浓度不同生长时间马尾松幼苗光合参数在0.05水平上差异显著，同列不同小写字母表示相同生长时间不同磷浓度幼苗光合参数在0.05水平上差异显著。

Notes: All data are expressed as mean ± se. For photosynthetic parameters of *P. massoniana*, different capital letters in same rows meant significant difference among different growing times in the same phosphorus content, and different lowercase letters in same columns demoted significant difference among different phosphorus contents in the same growing time at the 0.05 level.

表5 不同磷浓度下马尾松幼苗相对生长增量与光合参数的相关性系数

Table 5 Correlation coefficients between relative height increment and photosynthetic parameters of *P. massoniana* seedlings in different phosphorus contents

控制变量 Controlled variable	变量 Variable	净光合速率 <i>P_n</i>	气孔导度 <i>G_s</i>	胞间CO ₂ 浓度 <i>C_i</i>	蒸腾速率 <i>T_r</i>	相对生长量 <i>RHI</i>	生长时间 Growing time	磷浓度 Phosphorus content
无控制变量 No controlled variables	净光合速率 <i>P_n</i>	1	0.783**	0.787**	0.783**	0.426*	0.387	-0.013
	气孔导度 <i>G_s</i>	0.783**	1	0.885**	0.979**	0.338	0.338	0.09
	胞间 CO ₂ 浓度 <i>C_i</i>	0.787**	0.885**	1	0.874**	0.453*	0.421*	-0.045
	蒸腾速率 <i>T_r</i>	0.783**	0.979**	0.874**	1	0.282	0.261	0.135
	相对生长增量 <i>RHI</i>	0.426*	0.338	0.453*	0.282	1	0.906**	0.131
	生长时间 Growing time	0.387	0.338	0.421*	0.261	0.906**	1	0.061
	磷浓度 Phosphorus content	-0.013	0.09	-0.045	0.135	0.131	0.061	1
磷浓度 Phosphorus content	净光合速率 <i>P_n</i>	1	0.793***	0.788***	0.802***	0.428*	0.389	
	气孔导度 <i>G_s</i>	0.793***	1	0.890***	0.981***	0.338	0.338	
	胞间 CO ₂ 浓度 <i>C_i</i>	0.788***	0.890***	1	0.885***	0.453*	0.421*	
	蒸腾速率 <i>T_r</i>	0.802***	0.981***	0.885***	1	0.283	0.262	
	相对生长增量 <i>RHI</i>	0.428*	0.338	0.453*	0.283	1	0.906***	
	生长时间 Growing time	0.389	0.338	0.421*	0.262	0.906***	1	
	磷浓度 Phosphorus content	-0.066	0.095	-0.012	0.152	0.012	0.012	1
生长时间 Growing time	净光合速率 <i>P_n</i>	1	0.751***	0.746***	0.766***	0.192		-0.066
	气孔导度 <i>G_s</i>	0.751***	1	0.871***	0.981***	0.081		0.095
	胞间 CO ₂ 浓度 <i>C_i</i>	0.746***	0.871***	1	0.873***	0.187		-0.012
	蒸腾速率 <i>T_r</i>	0.766***	0.981***	0.873***	1	0.112		0.152
	相对生长增量 <i>RHI</i>	0.192	0.081	0.187	0.112	1		0.012
	磷浓度 Phosphorus content	-0.066	0.095	-0.012	0.152	0.012		1
	磷浓度和生长时间 Phosphorus content and growing time	净光合速率 <i>P_n</i>	1	0.763***	0.747***	0.787***	0.194	
气孔导度 <i>G_s</i>	0.763***	1	0.876***	0.982***	0.08			
胞间 CO ₂ 浓度 <i>C_i</i>	0.747***	0.876***	1	0.885***	0.187			
蒸腾速率 <i>T_r</i>	0.787***	0.982***	0.885***	1	0.111			
相对生长增量 <i>RHI</i>	0.194	0.08	0.187	0.111	1			

磷浓度影响显著, 且随磷浓度增加相对生长速率线性增加 (表2, 图2, $P < 0.05$), 表明在 $0 \sim 9.299 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 有效磷浓度范围内, 磷限制马尾松幼苗的生长。这一结果与 Huang 等^[15]一致, 符合并验证了生长在热带亚热带高度风化土壤地区的森林受到磷限制的假说^[2,5,7,33]。

然而, 在生长季的不同生长时间段, 不同磷浓度处理条件下幼苗高生长对磷的响应存在差异 (图1, $P < 0.01$)。我们发现5—6月是高的迅速生长阶段, 高磷处理组幼苗的 *RHI* 显著大于低磷处理组, 7—8月高生长减缓, 到9—10月, 高磷处理组的 *RHI*₉₋₁₀ 与低磷组无显著差异 (图1)。这表明磷对马尾松幼苗高生长的促进作用具有时效

性, 随着时间的延长以及生长季的发展, 效果减弱。马尾松幼苗株高 *RGR* 随磷浓度增加而增加 (图2), 这主要是由高磷处理组幼苗在5—6月高生长量最大导致。黄盛怡等^[11]对马尾松容器幼苗进行磷添加发现高生长差异显著, 但也有研究表明不同浓度磷添加导致的马尾松高生长差异不显著^[12]。本研究结果与前者一致。

3.3 不同磷浓度下马尾松幼苗相对生长增量和光合参数的相关关系

光合作用是植物合成促进自身生长所需要的碳水化合物的重要生化过程^[9]。本研究发现 *RHI* 与 *P_n* 和 *C_i* 正相关 (表5, $P < 0.05$)。胞间 CO₂ 是植物进行光合作用的直接原料, *C_i* 越大, 光合过

程的原料供给越充足; Pn 越高, 就能产生更多的碳水化合物, 促进株高生长^[34]。在 Crous 等^[3] 对细叶桉 (*Eucalyptus tereticornis* Smith) 进行的为期 3 年的施肥试验中发现施磷显著促进了干的径向生长, Jiang 等^[35] 的研究也表明施磷增强了植物的光合作用。但光合作用的增强并不一定伴随着生物量的增加, 磷的增加还可能会增强呼吸作用, 增加了消耗^[35]; 在低磷条件下, 光合作用提高并不一定导致生产力的提高^[36-37]。本研究中磷浓度显著影响了马尾松幼苗的光合产能过程, 但在生长表现上没有显著差异 (表 5)。这可能是因为在低磷条件下, 光合作用生产的有机物可能优先分配到根系增加吸收面积^[17] 或者分配到茎干作为储能物质^[3]。本研究试验控制时间为 7 个月, 较短的观测时间也可能是不同磷浓度条件下幼苗生长没有表现出显著差异的原因。

4 结论

本研究以两年生马尾松幼苗为对象, 设置不同磷浓度梯度, 探究马尾松幼苗高生长和光合特征对磷的响应。结果表明, 马尾松幼苗的光合参数受到不同磷浓度、生长时间及其交互作用的显著影响, 低磷处理马尾松幼苗的 Pn 在整个生长季表现先增高后下降趋势。不同磷浓度对马尾松幼苗株高的相对生长增量影响显著, 株高相对生长速率随磷浓度升高而提高。 Pn 和 Ci 与 RHI 显著正相关。马尾松幼苗在低磷环境下通过调节光合作用和高生长动态变化, 对低磷环境产生了一定适应机制。

参考文献:

- [1] VANCE C P, UHDE-STONE C, ALLAN D L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource[J]. *New Phytologist*, 2003, 157(3): 423-447.
- [2] TURNER B L, BRENES-ARGUEDAS T, CONDIT R. Pervasive phosphorus limitation of tree species but not communities in tropical forests[J]. *Nature*, 2018, 555: 367-370.
- [3] CROUS K Y, ÓSVALDSSON A, ELLSWORTH D S. Is phosphorus limiting in a mature *Eucalyptus* woodland? Phosphorus fertilisation stimulates stem growth[J]. *Plant and Soil*, 2015, 391(1-2): 293-305.
- [4] 赵燕, 王辉, 李吉跃. 氮、磷、钾对毛白杨幼苗光合生理的影响[J]. *西北林学院学报*, 2015, 30(5): 34-38 + 137.
- [5] WRIGHT S J, TURNER B L, YAVITT J B, *et al.* Plant responses to fertilization experiments in lowland, species-rich, tropical forests[J]. *Ecology*, 2018, 99(5): 1129-1138.
- [6] HUANG W H, LIU J X, WANG Y P, *et al.* Increasing phosphorus limitation along three successional forests in southern China[J]. *Plant and Soil*, 2013, 364(1-2): 181-191.
- [7] VITOUSEK P M, FARRINGTON H. Nutrient limitation and soil development: experimental test of a biogeochemical theory[J]. *Biogeochemistry*, 1997, 37(1): 63-75.
- [8] NEWBERY D M, CHUYONG G B, GREEN J J, *et al.* Does low phosphorus supply limit seedling establishment and tree growth in groves of ectomycorrhizal trees in a Central African rainforest?[J]. *New Phytologist*, 2002, 156(2): 297-311.
- [9] WRIGHT S J, YAVITT J B, WURZBURGER N, *et al.* Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest[J]. *Ecology*, 2011, 92(8): 1616-1625.
- [10] ALVAREZ-CLARE S, MACK M C, BROOKS M. A direct test of nitrogen and phosphorus limitation to net primary productivity in a lowland tropical wet forest[J]. *Ecology*, 2013, 94(7): 1540-1551.
- [11] 黄盛怡, 吴统贵, 楚秀丽, 等. 磷添加和接种菌根菌对马尾松不同家系容器苗的生长及磷素利用效应[J]. *林业科学研究*, 2021, 34(5): 142-151.
- [12] 颜培栋, 李鹏, 零天旺, 等. 马尾松不同家系施磷肥效对比研究[J]. *广西林业科学*, 2020, 49(2): 168-174.
- [13] 简尊吉, 倪妍妍, 徐瑾, 等. 中国马尾松林土壤肥力特征[J]. *生态学报*, 2021, 41(13): 5279-5288.
- [14] HUANG X, HUANG C B, TENG M J, *et al.* Net primary productivity of *Pinus massoniana* dependence on climate, soil and forest characteristics[J]. *Forests*, 2020, 11(4): 404.
- [15] NI Y Y, JIAN Z J, ZENG L X, *et al.* Climate, soil nutrients, and stand characteristics jointly determine large-scale patterns of biomass growth rates and allocation in *Pinus massoniana* plantations[J]. *Forest Ecology and Management*, 2022, 504: 119839.
- [16] YU Z P, WANG M H, HUANG Z Q, *et al.* Temporal changes in soil C-N-P stoichiometry over the past 60 years across subtropical China[J]. *Global Change Biology*, 2017, 24(3): 1308-1320.
- [17] 庞丽, 周志春, 张一, 等. 持续N沉降对低P下2年生马尾松苗木菌根共生影响[J]. *林业科学*, 2016, 52(8): 138-145.
- [18] 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.
- [19] 简尊吉, 倪妍妍, 徐瑾, 等. 马尾松人工林土壤碳氮磷生态化学计量学特征的纬度变化[J]. *林业科学研究*, 2022, 35(2): 1-8.
- [20] EPSTEIN E. *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives* [M]. John Wiley and Sons, New York, 1972.
- [21] GAO W Q, LIU J F, XUE Z M, *et al.* Geographical patterns and drivers of growth dynamics of *Quercus variabilis*[J]. *Forest*

Ecology and Management, 2018, 429: 256-266.

- [22] WALKER A P, BECKERMAN A P, GU L H, *et al.* The relationship of leaf photosynthetic traits - V_{cmax} and J_{max} - to leaf nitrogen, leaf phosphorus, and specific leaf area: a meta-analysis and modeling study[J]. Ecology Evolution, 2014, 4(16): 3218-3235.
- [23] ELLSWORTH D S, CROUS K Y, LAMBERS H, *et al.* Phosphorus recycling in photorespiration maintains high photosynthetic capacity in woody species[J]. Plant, Cell & Environment, 2015, 38(6): 1142-1156.
- [24] BAHAR N H A, ISHIDA F Y, Weerasinghe L K, *et al.* Leaf-level photosynthetic capacity in lowland Amazonian and high-elevation Andean tropical moist forests of Peru[J]. New Phytologist, 2017, 214(3): 1002-1018.
- [25] NORBY R J, GU L H, HAWORTH I C, *et al.* Informing models through empirical relationships between foliar phosphorus, nitrogen and photosynthesis across diverse woody species in tropical forests of Panama[J]. New Phytologist, 2017, 215(4): 1425-1437.
- [26] MO Q F, LI Z A, SAYER E J, *et al.* Foliar phosphorus fractions reveal how tropical plants maintain photosynthetic rates despite low soil phosphorus availability[J]. Functional Ecology, 2019, 33(3): 503-513.
- [27] VERRYCKT L T, VICCA S, VAN LANGENHOVE L, *et al.* Vertical profiles of leaf photosynthesis and leaf traits and soil nutrients in two tropical rainforests in French Guiana before and after a 3-year nitrogen and phosphorus addition experiment[J]. Earth System Science Data, 2022, 14(1): 5-18.
- [28] PRIOR L D, EAMUS D, BOWMAN D M J S. Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia[J]. Functional Ecology, 2003, 17(4): 504-515.
- [29] SMITH N G, KEENAN T F; COLIN PRENTICE I, *et al.* Global photosynthetic capacity is optimized to the environment[J]. Ecology Letters, 2019, 22(3): 506-517.
- [30] HIDAKA A, KITAYAMA K. Divergent patterns of photosynthetic phosphorus-use efficiency versus nitrogen-use efficiency of tree leaves along nutrient-availability gradients[J]. Journal of Ecology, 2009, 97(5): 984-991.
- [31] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, *et al.* The worldwide leaf economics spectrum[J]. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.
- [32] PRENTICE I C, DONG N, GLEASON S M, *et al.* Balancing the costs of carbon gain and water transport: testing a new theoretical framework for plant functional ecology[J]. Ecology Letters, 2014, 17(1): 82-91.
- [33] WALKER T W, SYERS J K. The fate of phosphorus during pedogenesis[J]. Geoderma, 1976, 15(1): 1-19.
- [34] 姜春武, 徐庆, 张蓓蓓, 等. 马尾松光合生理特性及资源利用效率研究进展[J]. 世界林业研究, 2017, 30(4): 24-28.
- [35] JIANG M K, MEDLYN B E, DRAKE J E, *et al.* The fate of carbon in a mature forest under carbon dioxide enrichment[J]. Nature, 2020, 580: 227-231.
- [36] ELLSWORTH D, ANDERSON I, CROUS K, *et al.* Elevated CO_2 does not increase eucalypt forest productivity on a low-phosphorus soil[J]. Nature Climate Change, 2017, 7: 279-282.
- [37] 孔芬, 刘小勇, 王港振, 等. 施肥量对山地核桃光合与快速叶绿素荧光特性的影响[J]. 林业科学研究, 2016, 29(5): 764-769.

Variations on the Height Growth and Photosynthetic Characteristics of *Pinus massoniana* Lamb. Seedlings along a Soil Phosphorus Content Gradient

XU Jin¹, LEI Le^{1,2}, ZENG Li-xiong^{1,2}, LIU Ya-hui¹, WAN Yi¹, NI Yan-yan^{1,3}, JIAN Zun-ji¹, DENG Xiu-xiu⁴, ZHANG Jia-jia¹, XIAO Wen-fa^{1,2}

(1. Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2. Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China; 3. Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, Hubei, China; 4. Experimental Center of Forestry in North China, Chinese Academy of Forestry, Beijing 102300, China)

Abstract: [Objective] To study the response of *Pinus massoniana* seedlings of height growth and photosynthetic characteristics under different phosphorus concentrations, reveal the adaptation mechanism of *P. massoniana* to low phosphorus environment, and provide experimental basis for the management and accurate growth simulation prediction of *P. massoniana* forest. [Method] From May 2021, to November 2021, two-year-old seedlings of *P. massoniana* were planted in 7 different soil phosphorus concentrations, including control group (2.325 mg·kg⁻¹, CK), no phosphorus group (0AP), with an eighth of CK (1/8AP), a quarter of CK (1/4AP), a half of CK (1/2AP), two times of CK (2AP), and four times of CK (4AP); and then the growth and photosynthetic parameters were tested. [Result] Relative height increment (*RHI*) and photosynthetic parameters of *P. massoniana* seedlings were affected by growing times and soil phosphorus concentrations. *RHI* during from May to June (*RHI*₅₋₆) was higher than that from July to August (*RHI*₇₋₈) and September to October (*RHI*₉₋₁₀). *RHI*₅₋₆ of 4AP was significantly higher than that of 1/8AP. Relative growth rate of seedlings was positively correlated with soil phosphorus concentrations ($P < 0.05$), and linearly increased with phosphorus concentrations. Net photosynthetic rate (*Pn*), conductance to H₂O (*Gs*), intercellular CO₂ concentration (*Ci*), and transpiration rate (*Tr*) were significantly affected by soil phosphorus content, growing time and their interaction. And all of them reached their peak in July to September. *Pn* and *Ci* were positively correlated with *RHI*. Growing time had a promoting effect on *RHI*, *Pn*, *Ci* and *Gs*. [Conclusion] The height growth and photosynthetic parameters of *P. massoniana* seedlings are significantly affected by soil phosphorus concentrations. *P. massoniana* seedlings have a special adaptive mechanism to the low-phosphorus environment by regulating photosynthesis and the dynamic changes of height growth.

Keywords: *Pinus massoniana*; phosphorus; photosynthesis; growth

(责任编辑: 崔 贝)