

根系获取资源过程中的代谢成本权衡策略研究进展

张 婷¹, 邹显花^{2*}, 李林鑫¹, 陶长铸¹, 吴鹏飞¹

(1. 福建农林大学 林学院, 福建 福州 350002; 2. 南昌工程学院, 江西 南昌 330000)

摘 要:根系代谢成本权衡策略是植物地下部分组织器官对资源吸收与碳消耗的一种平衡策略,能反映植物与环境长期互作所形成的重要生存机制。在前人研究基础上,对根系构建、呼吸与分泌等生命活动过程中的代谢成本进行剖析,并对其在消耗资源的同时如何提高有限资源利用效率、降低资源获取过程中的代谢成本策略进行论述,提出目前根系对资源高效吸收与利用时自身代谢成本投入及权衡策略研究中的不足与展望,以期今后开展相关研究提供参考。

关键词:根系; 碳消耗; 代谢成本; 权衡策略; 生存机制

中图分类号: S718.45

文献标志码: A

文章编号: 1001-7461(2023)04-0149-07

Research Progress on the Cost and Benefit of Root Acquisition Metabolism From Plant Resources

ZHANG Ting¹, ZOU Xian-hua^{2*}, LI Lin-xin¹, TAO Chang-zhu¹, WU Peng-fei¹

(1. Forestry College, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China;

2. Nanchang Institute of Technology, Nanchang 330000, Jiangxi, China)

Abstract: Root metabolic cost trade-off strategy is a balancing strategy for resource absorption and carbon consumption in the underground part of plants. It reflects the important survival mechanism formed by the long-term interaction between plants and the environment. Based on previous research, this paper analyzed the metabolic costs of life activities, such as root system construction, respiration and secretion, discussed how to improve the utilization efficiency of limited resources and reduce the metabolic cost in the process of resource acquisition while consuming resources. The shortcomings and prospects were put forward on the current research on the metabolic cost input and trade-off strategies of the root system when it absorbs and utilizes resources efficiently to provide reference for future related research.

Key words: root system; carbon consumption; metabolic cost; trade-off strategy; survival mechanism

根系代谢是植物根系在进行正常生命活动时对外界环境变化积极响应的一系列有序化学反应的总称,在此过程中,用于其构建、养分吸收与利用等形态生理活动所需的资源投入即为根系代谢成本^[1]。根系是植物吸收营养的“源”和消耗碳的“汇”,在资源获取过程中其代谢成本的高低对植物有效适应逆境胁迫至关重要。研究发现,根系在发挥其生物学功能时消耗了大量光合产物和能量^[2]。Pasioura^[3]早在1983年就已指出,根系是同化产物的主要消耗器官之一,在消耗同化物质方面,生产单位

干重根系部分约为其地上部分的2倍。Lynch等^[4]将经济学中的“成本-收益”理论应用于植物根系资源获取与利用过程,其认为当植物内部资源不足且外部资源获取受限制时,根系生长发育会受到明显的阻碍,对有效养分吸收效率将大大降低。那么,根系在资源分配过程中将需面临权衡成本与机会的选择,即根系在获取资源过程中伴随代谢成本的增加,而根系也将根据自身条件及外界环境判断其是否需要进行高能量代谢途径。因此,研究植物根系在资源获取过程中的代谢成本变化及权衡策略对深入认

收稿日期:2022-04-24 修回日期:2022-07-01

基金项目:国家自然科学基金地区项目(32160361);福建省自然科学基金项目(2020J1519);福州市科学技术局科技计划项目(2021P035)。

第一作者:张 婷。研究方向:森林培育。E-mail:285422716@qq.com

* 通信作者:邹显花,博士,讲师。研究方向:林木养分利用。E-mail:zhouxianhua111@163.com

识植物的生存机制具有重要意义。

然而,目前大多学者只关注植物根系如何获取有效资源,往往忽略其在资源获取过程中根系代谢成本消耗状况。鉴于此,本研究从根系形态、生理及解剖结构等方面分析了根系在资源获取过程中的代谢成本变化及其自身资源分配权衡策略,阐明植物根系特性的可塑性变化,并提出当前研究中的不足及今后研究重点,旨在为研究根系在不同环境下的生活机制及其适应性变化提供理论参考。

1 根系构建与生命活动中的碳消耗

根系在构建及获取土壤资源时,植物将分配大量光合产物用于其地下部分进行生理生化反应,以维持正常生命活动^[5]。研究表明,根系消耗同化产物的主要途径为构建过程耗碳、呼吸过程耗碳与分泌过程耗碳。

1.1 根系构建耗碳

碳是植物用于骨架构建的基础能量物质,根系在建成过程中将投入大量碳成本用于几何形态构建^[6]。同时,根系会根据土壤养分富裕程度适时调整自身形态结构,形成最有利于对有限资源吸收利用的空间分布策略,理想的根系构型虽有助于减少根系对能量物质的消耗,将更多能量物质用于对土壤空间中资源的吸收、运输及转化,但这一过程却是根系能量被消耗的主要途径之一^[7]。研究表明,在逆境胁迫下,植物常将有限的碳水化合物用于根系水平幅度的扩大,从而拓宽对土壤资源的吸收面积,以获取更多营养物质^[8]。王莹莹等^[9]研究发现,缺磷条件下,水稻(*Oryza sativa*)将大量的光合碳分配到其地下部分,用于根尖伸长和细根发育,这极大程度上增大了根系与土壤的接触面积,有利于提高对磷素的获取能力。白雪等^[10]研究也发现,长期处于积水环境中的胡杨(*Populus euphratica*)幼苗将更多能量用于扩大根系吸收土壤资源的范围,从而形成较大的根冠比,这种资源获取策略能够增加胡杨对有限资源的利用与转换效率。通过增加根冠比来获取更多有限资源的方式是大多植物在逆境胁迫下表现出的生活策略,如大豆(*Glycine max*)根系在低磷胁迫下也通过投入更多光合产物的方式来提高根冠比,但这一过程使得根系消耗更多碳水化合物^[11]。此外,植物细根(直径 ≤ 2 mm)构建出的根系网络系统也具有较大的土壤资源吸收面积,在根系对水分和养分等营养物质吸收过程中起主要作用,而用于地下根系构建的光合同化产物将较多分配到细根生长发育中,但细根寿命较短、周转速率高且易分解,这使得植物不断投入较多能量用于细根

生命活动的进行,且细根周转对碳汇转化过程以及净初级生产力(NEP)变化具有显著影响^[12]。如Gaudinski等^[13]研究发现,植物根系净初级生产力的10%~40%可能分配给细根的构建与周转,在逆境胁迫下,细根的构建还会急剧增加。

可见,植物以消耗自身资源为代价向根系投入更多的能量物质用于保证其在逆境胁迫下对营养物质的获取,从而维持根系正常的生长发育。然而,目前对根系在形态构建中碳成本消耗的具体过程研究还不够深入,研究结果也未具体量化,有关根系形态构建过程的能量消耗及对资源获取过程的成本投入仍是今后根系研究的重点。

1.2 根系呼吸作用耗碳

根系呼吸是植物向外界释放能量的过程,伴随着呼吸作用而进行的生理代谢能为植物表型构建与高分子物质合成等生命活动提供能量,但这一过程也需大量碳资源得以维持^[14]。研究表明,根系进行呼吸作用时其代谢成本消耗可超过日光合作用产生同化产物能量的50%^[15]。Högberg等^[16]在对苏格兰松(*Pinus sylvestris*)根系碳分配研究中发现,根系呼吸碳消耗量可占到根系碳总消耗量的75%。可见,根系呼吸作用是植物地下部分碳消耗的主要途径之一。

植物根系呼吸主要包括根系生长呼吸、离子吸收呼吸与维持呼吸三种形式。研究发现,在外界环境养分匮乏时,根系呼吸所消耗能量的60%~80%都用于其维持呼吸。如Postma等^[17]通过SimRoot模型发现,在氮或磷缺乏时玉米(*Zea mays*)用于根系维持呼吸所消耗的碳能量几乎占地下部分总碳消耗量的40%;而在钾缺乏时,这种现象更是明显,将有超过70%的碳量是用于根系维持呼吸过程而消耗的。此外,土壤温度对根系呼吸碳耗量情况也有显著影响。在土壤增温环境下,杉木(*Cunninghamia lanceolata*)加快了根系对固体矿化物质分解吸收的速率,促进了养分向土壤中扩散,这一过程使得根系中酶活性提高,细根呼吸速率显著加快,从而进一步使根系中非结构性碳水化合物消耗量增加^[18]。Jing等^[19]进一步研究发现,在土壤养分贫瘠环境下,氮素添加虽能减轻油松(*Pinus tabulaeformis*)对于营养物质的需求,但也使得细根化学性质发生改变,根系呼吸速率得到提升,最后根系碳消耗量显著增加。可以发现,根系呼吸作用与植物体内能量代谢过程间的关系十分密切,不同环境条件下根系进行呼吸作用的碳消耗量存在明显差异,但造成这种差异的具体作用途径与机制还不够明确。

1.3 根系分泌过程耗碳

根系产生的一些低分子(氨基酸、有机酸及次生代谢产物)和高分子(蛋白质、黏液)等有机化合物时也将消耗大量碳资源。研究发现,由根系分泌到根际土壤中的碳水化合物消耗量占植物净 CO_2 同化物的20%左右,在逆境胁迫时,可达到25%~40%^[20]。侯晓林^[21]研究发现,小麦(*Triticum aestivum*)正常生长时根系分泌耗碳量占比只有20%左右;而在水分胁迫下,其根系分泌耗碳量所占比例迅速上升。显然,根系分泌物质的过程是以消耗自身碳资源为代价。此外,根系间竞争作用也会影响根系分泌物质的种类和能量的释放,进一步影响植物地下部分干物质与糖积累量^[22]。Meier等^[23]发现豌豆(*Pisum sativum*)非个体间的竞争可导致根系分泌物增加,从而引起根系细胞内能量代谢的不平衡以及根系组织交替氧化酶途径增加,这种根分泌物增加和代谢途径变化会使根系消耗大量能量物质,根系将投入更多的代谢成本,其干物质与糖积累量将显著改变。

然而,植物以高能量代谢途径为代价而换取的根系分泌物也可为其根际微生物提供碳源,从而提高植物生长发育^[24]。林德城等^[25]研究发现,随着地下空间拥挤程度增加,杉木幼苗根系组织内草酸、柠檬酸和苹果酸等低分子质量有机酸含量显著增多,这类物质的分泌可将其土壤中不易吸收转化部分营养物质络合转化为易于被其吸收的形态,在这过程中也为根系提供了分解难溶性物质的能量。可见,根系分泌物质的过程虽消耗大量能量物质,但也帮助植物提高对营养元素的吸收利用效率。但目前大多研究是基于土壤、土壤微生物对根系释放分泌物质的影响研究,而在根系向外释放分泌物过程时所造成的能量消耗途径还不够清楚,这些物质是否会影响根系分泌过程仍有待于进一步研究。

2 降低资源吸收的根系碳成本途径

近年来,根系通过不同生存机制降低其代谢成本成为研究的热点。研究指出,植物可通过避免根系冗余、将更多的物质分配到代谢需求较少的根系类型、降低根系组织呼吸代谢需求来降低根系代谢成本^[26]。

2.1 避免根系冗余

自然界中,植物长出的根系并非都是有用的,总存在一些多余的部分,即“根系生长冗余”,这种冗余现象会极大程度上造成有限资源的浪费,避免根系冗余是植物减少资源浪费的有效生活策略^[27]。近年来,越来越多研究发现适当限制根系生长,避免生

长冗余能极大程度减少根系对有限资源的消耗而提高对其吸收效率。如张岁岐等^[28]研究发现,大根型植物根系存在数量和质量上的冗余,即庞大的根系并不利于植物抗旱抗贫瘠,当减少根系冗余后,地上部分干物质分配模式将转向分配到地下部分为主,当根系获得较多能量物质时能构建出更有利于吸收有限资源的形态结构,从而有利于植物适应贫瘠环境。蔡昆争等^[29]也发现,减少冗余根系,降低根冠比,可减轻水稻根系构建时对养分的占用和消耗,有利于提高产量和氮素利用效率。王江涛^[30]研究发现,膜下滴灌棉花(*Gossypium spp*)在生育后期,其根系冗余程度减少,同化物向各组织器官的分配将得到增加,更好的实现了植物地上部分和地下部分的协同发育,以提高植株产量和促进养分资源利用效率。可见,减少根系冗余不仅能极大降低根系碳损耗,且是提高植物生长与产量的重要途径之一。

综上,当根系存在冗余现象时一方面会加重植物体内碳损耗,另一方面也将增加根系吸收营养时的负担。因此,减少冗余根系对有效资源的占用,对促进根系生长发育和充分发挥根系功能作用而实现其对资源的高效利用具有重要意义。

2.2 根系形态结构调整以最大限度获取有限资源

根系在生长介质中的空间形态变化与分布特征反映了其在土壤中觅食养分的能力,诸如根系侧根、直径、根系表面积、主根数与能根据外界环境变化适时调整,形成最有利获取有限资源的根系结构,表现出较强的可塑性^[31]。邹显花等^[32]研究发现,磷胁迫环境下杉木根系总根长、表面积和体积均显著增加,细根占比较大,根系平均直径减少,这种形态变化有利于杉木根系对有效磷素的吸收与利用。

研究发现,根系可通过构建较多侧根来增加其对难溶性养分资源的获取与利用^[33]。侧根构建成本低,根据最优分配理论和生长平衡假说,对获取资源有限性的器官将分配到更多的能力物质,以获取更多受限资源,从而维持最大生长速率^[34]。Postma等^[35]研究发现,低氮环境下的玉米侧根生长较快,密度较大,从而增加了侧根吸收氮素过程的竞争作用,降低了单位根长的氮素吸收量,这种可能会减少非结构性碳水化合物的消耗,进而降低根系构型建设成本。在低磷环境下的大麦(*Hordeum vulgare*)也存在这种现象,除与大麦形成密度较大侧根有关外,还可能是植物在缺磷时为减少根系耗能,通过发生不定根的方式来有效吸收土壤中的磷^[36]。Miller等^[37]进一步分析了菜豆在低磷环境下构建不同根系形态(如初生根、种子根、冠根和侧根等)的所需成本,发现构建不定根所需能量物质明

显低于冠根和基部根所需,且比根长相对较大,与根系吸收功能关系更为密切^[38]。在均质氮肥施加条件下,柳杉(*Cryptomeria japonica*)根系比根长增大,同时细根直径减小,根系资源消耗降低^[39]。比根长可间接反映根系对物质占用的耗能情况,研究发现,植物比根长越大,说明其根系在土壤中越细或越中空,用于构建和维持的成本也越低^[40]。此外,有学者研究发现植物在适应低磷环境时,为避免造成根系碳源的大量消耗,植物通常会抑制主根生长发育,从而引起根系总根长、表面积等根系形态的变化^[41],还可使根系在表层土壤的分布范围增大,最终形成“伞状”根系,使植物扩展了根系对磷素吸收范围的同时减少主根生长所带来的高代谢成本^[42]。

综上所述,植物根系在获取有限资源时,其根系会适时调整形态结构,以更加有效的方式减少其资源获取过程中的能量消耗,这种通过形成理想资源获取的根系构型是植物调节能量分配的一种生活策略,这种策略有利于植物在生命期内完成正常的生长发育。

2.3 降低根组织呼吸代谢需求

根系通气组织的形成可降低根系在进行生理生化活动时因呼吸作用所消耗的代谢成本,并通过形成这种通道促进其对有效资源的吸收^[43],这种机制不仅有助于维持植物体内氧气含量的平衡,为根系呼吸作用提供能量,同时还以泌氧的方式为根际提供有氧环境,保证根系在缺氧环境下进行正常的生理代谢活动,以最大限度节约代谢成本^[44]。研究发现,水稻根系在水分胁迫下通气组织增大,这极大程度上降低了根系需氧量,且此过程中不定根数量增加,这些不定根中的乙烯浓度升高,从而刺激纤维素酶活性提高,进一步将皮层细胞的细胞壁溶解,形成大量气腔,以吸收更多氧气供植物调节体内环境。Postma 等^[35]研究发现,在缺磷环境下玉米根系皮层溶解进而产生空腔,在空气的作用下形成通气组织,这些通气组织可减少逆境胁迫下老根的呼吸代谢成本,对根系伸长、根系直径与体积等形态变化具有显著影响,同时这些变化扩大了根系对有限资源的吸收范围。Saengwilai 等^[45]也发现,在氮素缺乏情况下,通气组织较多的玉米品种其根长、叶片氮含量、同化量、生物量和产量均明显高于通气组织较少的玉米品种。刘梅等^[46]比较不同年代玉米品种的研究也是如此。此外,通气组织还是储存 CO_2 的库,研究表明,大多数景天科(*Crassulaceae*)植物由于白天气孔关闭而夜间气孔开放,在夜间吸收的 CO_2 除一部分同化为羧酸供白天光合时使用外,另一部分则直接储存于通气组织中备用^[47]。这些研

究证实了植物为适应养分胁迫环境,可能会通过根系通气组织的形成来降低体内能量消耗。也可以发现,根系通气组织的形成与增加对减少根系能量消耗和提高植物的生长发育具有重要的促进作用。

此外,研究认为,根系皮层细胞层数的减少可提高根系对水分吸收的能力,且单个皮层细胞面积的增大将减少根系对有限资源的消耗,显著降低根系呼吸消耗成本^[26]。Castañeda 等^[48]将维持皮层细胞的代谢投入称为“皮层负担”,其对玉米的研究表明,在低磷胁迫环境下玉米根系可通过增大单个皮层细胞面积及较少皮层细胞层数来降低根系的呼吸速率,将较多物质和能量用于深扎根的构建,以促进玉米在磷胁迫下形成高的生物量和产量。同样,Chimungu 等^[49]对干旱胁迫下玉米的研究也是如此。综上所述,根系这种解剖结构的变化能够反映根系代谢成本消耗状况,通过形成通气组织、增大皮层细胞面积及减少皮层细胞层数等方式可降低其代谢成本。

3 展望

根系作为植物吸收营养物质的重要器官,其在生命期内的活动需要投入大量能量物质用于完成正常的生长发育。同时,在与环境长期相互作用下,根系会根据环境状况适时调整其形态结构与生理策略,以最大限度减少对能量物质的消耗。本文对根系在自身形态建成及完成正常生命活动过程所需的能量消耗进行了综述,发现根系在生长发育过程中会根据环境中资源状况采取相应的权衡应变策略,以保证其最大限度获取土壤有限资源,进而维持根系正常的生命活动。然而,根系能量消耗受自身遗传特性、生理生化反应过程及外界环境等因子的综合影响。目前,有关这方面研究还有待进一步明确,具体表现在以下 3 个方面。

1) 根系代谢成本指标没有统一量化。当前研究多是基于根系形态、生理与解剖结构等方面间接反映根系能量消耗状况,并且多集中于对根系能量消耗的影响研究,没有对其进行精准定量。因此,急需建立能反映根系能量消耗指标统一比较体系。可采用碳同位素标记法对根系碳消耗过程进行标记,监测和追踪根系能量消耗的动向。如邓扬悟等^[50]采用 $^{13}\text{C}-\text{CO}_2$ 脉冲标记结合室内培养,通过元素分析仪-稳定同位素联用(Flash HT-IRMS)分析植物各部分及土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 值,比较了不同生育期下水稻光合碳在不同组织间的分配规律与消耗情况。

2) 有关根系代谢成本研究多在集中在农作物,在林木上相关研究较少且不够深入。森林作为陆地

生态系统重要组成部分,根系碳资源消耗量将显著影响大气碳库量的变化。因此,今后应重视林木根系的代谢成本研究,可参考农作物等方面较为成熟的根系代谢成本研究技术,从而更加全面了解林木根系的生活策略,为林木根系生物学研究提供参考依据。

3)根系代谢成本方面的研究目前多集中在根系形态、生理等方面,并未深入到对植物根系养分吸收的基因表达、调控等分子水平的研究。根系资源吸收与能量消耗不仅受根系生理生化过程的影响,根系养分吸收、转运、调控等基因表达也具有重要的作用。因此,在未来研究中应注重从分子水平上研究根系获取资源过程中决定养分运输的表达基因、促进或抑制其表达的调控机制对根系代谢成本的影响,以便更深入地揭示根系获取资源的内在机制。

参考文献:

- [1] LAUREANO R G, LAZO Y O, LINARES J C, *et al.* The cost of stress resistance: construction and maintenance costs of leaves and roots in two populations of *Quercus ilex* [J]. *Tree Physiology*, 2008, 28(11): 1721-1728.
- [2] 胡亚楠, 陈奶莲, 张辉, 等. 低磷胁迫下不同杉木家系根系 H^+ 流动态变化 [J]. *森林与环境学报*, 2020, 40(2): 113-118.
HU Y N, CHEN N L, ZHANG H, *et al.* Dynamic changes of H^+ flow in roots of *Cunninghamia lanceolata* fir under low phosphorous stress conditions [J]. *Journal of Forest and Environment*, 2020, 40(2): 113-118. (in Chinese)
- [3] PASSIOURA J B. Roots and drought resistance [J]. *Agricultural Water Management*, 1983, 7(1/3): 265-280.
- [4] LYNCH J P, HO M D, Phosphorus L. Rhizoeconomics: Carbon costs of phosphorus acquisition [J]. *Plant and Soil*, 2005, 269(1-2): 45-56.
- [5] 梁振凯, 郭聪颖, 王彩芝, 等. 氮锌配施促进小麦根系形态建成及其生理活性提高 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2020, 26(5): 826-839.
LIANG Z K, GUO C Y, WANG C Z, *et al.* Synergistic effect of combined application of nitrogen and zinc on construction of good morphology and high physiological activities of wheat root [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2020, 26(5): 826-839. (in Chinese)
- [6] 任逸文, 肖谋良, 袁红朝, 等. 水稻光合碳在植物-土壤系统中的分配及其对 CO_2 升高和施氮的响应 [J]. *应用生态学报*, 2018, 29(5): 1397-1404.
REN Y W, XIAO M L, YUAN H C, *et al.* Allocation of rice photosynthates in plant-soil system in response to elevated CO_2 and nitrogen fertilization [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(5): 1397-1404. (in Chinese)
- [7] 杨楚童, 邹显花, 孙雪莲, 等. 不同磷利用效率杉木在低磷胁迫下的形态及养分分配差异 [J]. *西北林学院学报*, 2021, 36(4): 94-102.
YANG C T, ZOU X H, SUN X L, *et al.* The difference of morphology and nutrient distribution of Chinese fir with different phosphorus use efficiency under low phosphorus stress [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2021, 36(4): 94-102. (in Chinese)
- [8] 杜红, 李玉鹏, 程文, 等. 丛枝菌根真菌改善镉胁迫下植物根系和土壤微环境的效应 [J]. *浙江农业学报*, 2022, 34(5): 1039-1048.
DU H, LI Y P, CHENG W, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant roots and soil microenvironment under cadmium stress [J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2022, 34(5): 1039-1048. (in Chinese)
- [9] 王莹莹, 肖谋良, 张昀, 等. 水稻光合碳在植株-土壤系统中分配与稳定对施磷的响应 [J]. *环境科学*, 2019, 40(4): 1957-1964.
WANG Y Y, XIAO M L, ZHANG Y, *et al.* Allocation and Stabilization Responses of rice photosynthetic carbon in the plant-soil system to phosphorus application [J]. *Environmental Science*, 2019, 40(4): 1957-1964. (in Chinese)
- [10] 白雪, 赵成章, 康满萍. 疏勒河中游河岸林地下水埋深对胡杨幼苗生物量分配与生长的影响 [J]. *生态学杂志*, 2020, 39(11): 3605-3612.
BAI X, ZHAO C Z, KANG M P. Effects of groundwater depth on biomass allocation and growth of *Populus euphratica* seedlings in desert riparian forest in the middle reaches of Shule River [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(11): 3605-3612. (in Chinese)
- [11] 赵静, 刘嘉儿, 严小龙, 等. 磷有效性对大豆根冠中碳分配的影响 [J]. *植物生理学通讯*, 2010, 46(1): 51-54.
ZHAO J, LIU J E, YAN X L, *et al.* Effects of phosphorus availability on carbon allocation between shoots and roots in soybean [J]. *Plant Physiology Journal*, 2010, 46(1): 51-54. (in Chinese)
- [12] LIU Y, WANG G, YU K, *et al.* A new method to optimize root order classification based on the diameter interval of fine root [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 2960.
- [13] GAUDINSKI J B, TORN M S, RILEY W J, *et al.* Measuring and modeling the spectrum of fine-root turnover times in three forests using isotopes, minirhizotrons, and the radix model [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2010, 24(3).
- [14] 马怀宇, 刘国成, 吕德国, 等. ‘寒富’苹果花芽呼吸代谢途径对低温胁迫的响应特征 [J]. *果树学报*, 2012, 29(3): 317-321.
MA H Y, LIU G C, LÜ D G, *et al.* Responsive characteristics of respiratory metabolism pathway activity in ‘Hanfu’ apple flower buds under cold stress [J]. *Journal of Fruit Science*, 2012, 29(3): 317-321. (in Chinese)
- [15] LAMBERS H, ATKIN O K, MILLENAAR F F. Respiratory Patterns in Roots in Relation to Their Functioning [M]. *Plant Roots: The Hidden Half*, 2002.
- [16] HGBERG P, NORDGREN A, GREN G I. Carbon allocation between tree root growth and root respiration in boreal pine forest [J]. *Oecologia*, 2002, 132(4): 579-581.
- [17] POSTMA J A, LYNCH J P. Root corticalerenchyma enhances the growth of maize on soils with suboptimal availability of nitrogen, phosphorus, and potassium [J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1190-1201.
- [18] 宋涛涛, 陈光水, 史顺增, 等. 土壤增温对杉木幼苗细根呼吸和非结构性碳的影响 [J]. *应用生态学报*, 2018, 29(3): 705-712.

- SONG T T, CHEN G S, SHI S Z, *et al.* Effects of soil warming on specific respiration rate and non-structural carbohydrate concentration in fine roots of Chinese fir seedlings[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(3): 705-712. (in Chinese)
- [19] JING H, LIU Y, WANG G, *et al.* Effects of nitrogen addition on root respiration of trees and understory herbs at different temperatures in *Pinus tabulaeformis* forest[J]. Plant and Soil, 2021, 463(1-2): 447-459.
- [20] 熊德成, 黄锦学, 杨智杰, 等. 增温对杉木幼树细根分泌物的影响研究初报[J]. 亚热带资源与环境学报, 2016, 11(4): 85-88.
- XIONG D C, HUANG J X, YANG Z J, *et al.* A preliminary report of soil warming effects on fine root exudation of *Cunninghamia lanceolata* in subtropics[J]. Journal of Subtropical Resources and Environment, 2016, 11(4): 85-88. (in Chinese)
- [21] 侯晓林. 水分胁迫对小麦蔗糖代谢关键酶活性及根系碳分配的影响[D]. 杨陵: 西北农林科技大学, 2009.
- [22] 吴清莹, 林宇龙, 孙一航, 等. 根系分泌物对植物生长和土壤养分吸收的影响研究进展[J]. 中国草地学报, 2021, 43(11): 97-104.
- WU Q Y, LIN Y L, SUN Y H, *et al.* Research progress on effects of root exudates on plant growth and soil nutrient uptake[J]. Chinese Journal of Grassland, 2021, 43(11): 97-104. (in Chinese)
- [23] MEIER I C, ANGERT A. Increased root oxygen uptake in pea plants responding to non-self neighbors[J]. Planta, 2013, 238(3): 577-586.
- [24] CARLA D L F C, SIMONIN M, KING E, *et al.* An extended root phenotype: the rhizosphere, its formation and impacts on plant fitness[J]. Plant Journal, 2020, 103(3): 951-964.
- [25] 林德城, 卢佳奥, 李琦, 等. 地下空间拥挤程度对杉木幼苗根系内源有机酸的影响[J]. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2021, 50(1): 54-60.
- LIN D C, LU J A, LI Q, *et al.* Effect of underground space crowding on endogenous organic acids in Chinese fir seedlings[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University: Natural Science Edition, 2021, 50(1): 54-60. (in Chinese)
- [26] LYNCH, JONATHAN P. Root phenes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture[J]. Plant, Cell & Environment, 2015, 38(9): 1775-1784.
- [27] 马守臣, 徐炳成, 王和洲, 等. 根系冗余对小麦籽粒产量和水分利用效率的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2010, 16(3): 305-308.
- MA S C, XU B C, WANG H Z, *et al.* Effect of root redundancy on grain yield and water use efficiency of winter wheat[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2010, 16(3): 305-308. (in Chinese)
- [28] 张岁岐, 山仑. 二倍体小麦种间水分利用效率的差异及与根系生长的关系[J]. 作物学报, 2003, 29(4): 569-573.
- ZHANG S Q, SHAN L. Difference of water use efficiency of diploidy wheat species with different chromosome set and its relationship with root system growth[J]. Acta Agronomica Sinica, 2003, 29(4): 569-573. (in Chinese)
- [29] 蔡昆争, 骆世明, 段舜山. 水稻根系的空间分布及其与产量的关系[J]. 华南农业大学学报, 2003, 1(3): 1-4.
- CAI K Z, LUO S M, DUAN S S. Spatial distribution of rice root system and its relationship with rice yield[J]. Journal of South China Agricultural University: Natural Science Edition, 2003, 1(3): 1-4. (in Chinese)
- [30] 汪江涛. 新疆棉花不同灌溉方式对产量形成及水分利用效率的影响[D]. 石河子: 石河子大学, 2020.
- [31] 闫小莉, 胡文佳, 马远帆, 等. 异质性供氮环境下杉木、马尾松、木荷氮素吸收偏好及其根系觅氮策略[J]. 林业科学, 2020, 56(2): 1-11.
- YAN X L, HU W J, MA Y F, *et al.* Nitrogen uptake preference of *Cunninghamia lanceolata*, *Pinus massoniana*, and *Schima superba* under heterogeneous nitrogen supply environment and their root foraging strategies[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2020, 56(2): 1-11. (in Chinese)
- [32] 邹显花, 胡亚楠, 韦丹, 等. 磷高效利用杉木对低磷胁迫的适应性与内源激素的相关性[J]. 植物生态学报, 2019, 43(2): 139-151.
- ZOU X H, HU Y N, WEI D, *et al.* Correlation between endogenous hormone and the adaptability of Chinese fir with high phosphorus-use efficiency to low phosphorus stress[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(2): 139-151. (in Chinese)
- [33] ZHU J, BROWN K M, *et al.* Root cortical aerenchyma improves the drought tolerance of maize (*Zea mays* L.) [J]. Plant, Cell & Environment, 2010, 33(5): 740-749.
- [34] MCCARTHY M C, ENQUIST B J. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation[J]. Functional Ecology, 2007, 21(4): 713-720.
- [35] POSTMA J A, DATHE A, LYNCH J P. The optimal lateral root branching density for maize depends on nitrogen and phosphorus availability[J]. Plant Physiology, 2014, 166(2): 590-602.
- [36] 陈海英, 余海英, 陈光登, 等. 低磷胁迫下磷高效基因型大麦的根系形态特征[J]. 应用生态学报, 2015, 26(10): 3020-3026.
- CHEN H Y, YU H Y, CHEN G D, *et al.* Root morphological characteristics of barley genotype with high phosphorus efficiency under phosphorus stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(10): 3020-3026. (in Chinese)
- [37] MILLER C R, OCHOA I, NIELSEN K L, *et al.* Genetic variation for adventitious rooting in response to low phosphorus availability: potential utility for phosphorus acquisition from stratified soils[J]. Functional Plant Biology, 2003, 30(9): 973-985.
- [38] GRÉGOIRE T, FRESCHÉ, *et al.* Sampling roots to capture plant and soil functions[J]. Functional Ecology, 2017, 31(8): 1506-1518.
- [39] NOGUCHI K, NAGAKURA J, KANEKO S. Biomass and morphology of fine roots of sugi (*Cryptomeria japonica*) after 3 years of nitrogen fertilization[J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4.
- [40] FRESCHET G T, SWART E M, CORNELISSEN J. Integrated plant phenotypic responses to contrasting above- and below-ground resources: key roles of specific leaf area and

- root mass fraction[J]. *The New Phytologist*, 2015, 206(4): 1247-1260.
- [41] TYBURSKI J, DUNAJSKA-ORDAK K, SKORUPA M, *et al.* Role of ascorbate in the regulation of the arabidopsis thaliana root growth by phosphate availability[J]. *Journal of Botany*, 2012, 2012(2): 1-11.
- [42] WANG X, YAN X. Genetic improvement for phosphorus efficiency in soybean: a radical approach[J]. *Annals of Botany*, 2010, 106(1): 215-222.
- [43] 汪攀, 陈奶莲, 邹显花, 等. 植物根系解剖结构对逆境胁迫响应的研究进展[J]. *生态学杂志*, 2015, 34(2): 550-556.
- WANG P, CHEN N L, ZOU X H, *et al.* Research progress on adaptive responses of anatomical structure of plant roots to stress[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(2): 550-556. (in Chinese)
- [44] PEDERSEN O, SAUTER M, COLMER T D, *et al.* Regulation of root adaptive anatomical and morphological traits during low soil oxygen[J]. *New Phytologist*, 2021, 229(1): 42-49.
- [45] SAENGWILAI P, NORD E A, CHIMUNGU J G, *et al.* Root cortical aerenchyma enhances nitrogen acquisition from low-nitrogen soils in maize[J]. *Plant Physiology*, 2014, 166(2): 726-735.
- [46] 刘梅, 吴广俊, 路笃旭, 等. 同年代玉米品种氮素利用效率与其根系特征的关系[J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(1): 71-82.
- LIU M, WU G J, LU D X, *et al.* Improvement of nitrogen use efficiency and the relationship with root system characters of maize cultivars in different years[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2017, 23(1): 71-82. (in Chinese)
- [47] 樊明寿, 张福锁. 植物通气组织的形成过程和生理生态学意义[J]. *植物生理学通讯*, 2002, 38(6): 615-618.
- FAN M S, ZHANG F S. Aerenchyma formation in plant and its physiological and ecological significance[J]. *Plant Physiology Journal*, 2002, 38(6): 615-618. (in Chinese)
- [48] CASTAEDA T G, BROWN K M, LYNCH J P. Reduced root cortical burden improves growth and grain yield under low phosphorus availability in maize[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2018, 41(7): 1579-1592.
- [49] CHIMUNGU J G, BROWN K M, LYNCH J P. Large root cortical cell size improves drought tolerance in maize. [J]. *Plant Physiology*, 2014, 166(4): 2166-2178.
- [50] 邓扬悟, 唐纯, 袁红朝, 等. ^{13}C 脉冲标记法: 不同生育期水稻光合碳在植物-土壤系统中的分配[J]. *生态学报*, 2017, 37(19): 6466-6471.
- DENG Y W, TANG C, YUAN H C, *et al.* The ^{13}C -CO₂ pulsing labeling method: distribution of rice photosynthetic carbon in plant-soil systems during different rice growth stages[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(19): 6466-6471. (in Chinese)
-
- (上接第 142 页)
- [25] WU H B, DUAN A G, ZHANG J G, *et al.* Long-term growth variation and selection of geographical provenances of *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook[J]. *Forests*, 2019, 10(10): 876.
- [26] 梁德洋, 金允哲, 赵光浩, 等. 50 个红松无性系生长与木材性状变异研究[J]. *北京林业大学学报*, 2016, 38(6): 51-59.
- LIANG D Y, JIN Y Z, ZHAO G H, *et al.* Variance analyses of growth and wood characteristics of 50 *Pinus koraiensis* clones[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2016, 38(6): 51-59. (in Chinese)
- [27] CAVE I D, WALKER J. Stiffness of wood in fast-grown plantation softwoods: the influence of microfibril angle[J]. *Forest Products Journal*, 1994, 44(5): 43-48.
- [28] 刘玉鑫, 颜开义, 何伟, 等. 美洲黑杨无性系木材纤维性状遗传变异[J]. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2020, 44(2): 67-74.
- LIU Y X, YAN K Y, HE W, *et al.* Genetic variation of fiber traits in *Populus deltoides* clones[J]. *Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition*, 2020, 44(2): 67-74. (in Chinese)
- [29] 白默飞, 刘盛全, 周亮, 等. 兴安落叶松管胞形态特征和微纤丝角及其径向变异的研究[J]. *安徽农业大学学报*, 2009, 36(2): 189-193.
- BAI M F, LIU S Q, ZHOU L, *et al.* Tracheid morphology characteristics and microfibrillar angle and their variation patterns of *Larix gmelinii*[J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2009, 36(2): 189-193. (in Chinese)
- [30] 陈爽, 金小飞, 杨庆. 秦白杨、西北杨木材材性及纤维形态研究[J]. *西北林学院学报*, 2021, 36(3): 232-236, 272.
- CHEN S, JIN X F, YANG Q. Properties and fiber morphology of the woods of the poplar cultivars Qinbaiyang and Xibei-yang[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2021, 36(3): 232-236, 272. (in Chinese)
- [31] 成俊卿. 中国木材志[M]. 北京: 中国林业出版社, 1992.
- [32] 李明月, 段洪南, 吴振强, 等. 2 种杨树湿心材化学成分分析[J]. *西北林学院学报*, 2018, 33(4): 211-214.
- LI M Y, DUAN H N, WU Z Q, *et al.* Chemical composition of the wetwoods of two kinds of poplar species[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2018, 33(4): 211-214. (in Chinese)
- [33] UNER B, KARAMAN I, TANRIVERDI H, *et al.* Prediction of lignin and extractive content of *Pinus nigra* Arnold var. *pallasiana* tree using near infrared spectroscopy and multivariate calibration[J]. *Journal of Wood Chemistry and Technology*, 2009, 29(1): 24-42.