

DOI: 10.20103/j.stxb.202410122480

蔡妙莹, 张非凡, 李雪琴, 钟全林, 胡丹丹, 程栋梁. 6 种阔叶树幼苗不同器官的碳、氮和磷化学计量特征及其异速关系. 生态学报, 2025, 45(9): 4380-4390.

Cai M Y, Zhang F F, Li X Q, Zhong Q L, Hu D D, Cheng D L. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in different organs of 6 broad-leaf tree seedling. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(9): 4380-4390.

## 6 种阔叶树幼苗不同器官的碳、氮和磷化学计量特征及其异速关系

蔡妙莹<sup>1,2</sup>, 张非凡<sup>1,2</sup>, 李雪琴<sup>1,2</sup>, 钟全林<sup>1,2</sup>, 胡丹丹<sup>1,2</sup>, 程栋梁<sup>1,2,\*</sup>

1 福建师范大学地理研究所, 福州 350007

2 福建师范大学福建省植物生理生态重点实验室, 福州 350007

**摘要:** 为揭示常绿阔叶幼苗不同树种和不同器官的碳(C)、氮(N)、磷(P)分配策略, 本研究以木荷(*Schima superba*)、闽楠(*Phoebe bournei*)、青冈(*Quercus glauca*)、米老排(*Mytilaria laosensis*)、南岭栲(*Castanopsis fordii*)、云山青冈(*Quercus sessilifolia*) 6 种常见的常绿阔叶幼苗为对象, 从树种特性和器官功能两方面分析了常绿阔叶植物幼苗的 C、N、P 化学计量特征。结果表明: (1) 闽楠各器官的 N 含量要显著高于其他树种, 米老排具有较高的 P 含量和低 C:P、N:P。(2) 6 种幼苗叶片的平均 C、N 含量显著高于茎和细根, 而茎的平均 P 含量显著高于叶片和细根。(3) 各器官间的 N 含量均呈显著异速关系, 叶片与细根 N 含量的异速生长指数(1.07)显著高于叶片与茎 N 含量(0.79); 叶片 P 含量与茎 P 含量呈显著异速生长关系, 其异速生长指数为 1.22; 叶片、细根的 N-P 含量异速生长指数均小于 1, 而茎 N-P 含量无显著异速生长关系。器官间的异速生长关系表明植物的叶片、茎、细根采用不同的策略来分配 N、P 以优化其生长, 叶片、细根的分配策略均表现为对 P 的投资均大于 N。本研究有助于深入了解常见阔叶树在幼苗阶段种间和器官间的养分利用效率和营养物质分配机制, 为人工林苗木高效培育和养分管理提供理论参考。

**关键词:** 常绿阔叶幼苗; 植物器官; 分配策略; 生态化学计量特征; 异速生长关系

## Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in different organs of 6 broad-leaf tree seedling

CAI Miaoying<sup>1,2</sup>, ZHANG Feifan<sup>1,2</sup>, LI Xueqin<sup>1,2</sup>, ZHONG Quanlin<sup>1,2</sup>, HU Dandan<sup>1,2</sup>, CHENG Dongliang<sup>1,2,\*</sup>

1 Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Fujian Provincial Key Laboratory of Plant Ecophysiology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

**Abstract:** To reveal the carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) allocation strategies of evergreen-broad-leaf seedlings from different species and organs, this study selected six common evergreen broad-leaf seedlings, namely *Schima superba*, *Phoebe bournei*, *Quercus glauca*, *Mytilaria laosensis*, *Castanopsis fordii*, and *Quercus sessilifolia*, as research objects and analyzed the chemical stoichiometry of C, N, and P in evergreen broad-leaf plant seedlings from the perspectives of species characteristics and organ functions. The results showed that: (1) The N content of *Phoebe bournei* was significantly higher than that of the other species, and *Mytilaria laosensis* had a high P content as well as low C:P and N:P ratios. (2) The average C and N contents of the leaves of the six seedlings was significantly higher than that of the stems and fine roots, while the average P content of the stems was significantly higher than those of the leaves and fine roots. (3) The N

**基金项目:** 国家自然科学基金项目(32371859, 32071555, 32001294); 福建省自然科学基金(2024J01462)

**收稿日期:** 2024-10-12; **网络出版日期:** 2025-03-04

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chengdl02@aliyun.com

content of all organs showed significant allometry, with the leaf-root N allometry index (1.35) being significantly higher than that of the leaf-stem index (0.79). The P content of the leaves and stems showed significant allometry, with the allometry index being 1.22. The N-P allometry index of the leaves and fine roots was less than 1, while the P content of the stems showed no significant allometry. The allometric relationships between organs indicate that plants use different strategies to allocate N and P to optimize their growth, with the allocation strategies of the leaves and fine roots showing that they invest more in P than N. This study helps to better understand the nutrient utilization efficiency and nutrient allocation mechanisms among species and organs of common broad-leaf tree during the seedling stage, providing a theoretical reference for the efficient cultivation and nutrient management of artificial forest seedlings.

**Key Words:** evergreen broad-leaf plant seedlings; plant organs; allocation strategy; ecological stoichiometry; the allometric growth relationship

生态化学计量学是生态相互作用过程中多种化学元素的平衡<sup>[1]</sup>,反映了生态系统的元素含量和能量流动特征<sup>[2-4]</sup>。碳(C)、氮(N)、磷(P)元素是植物体生长发育的关键营养元素,在植物功能和生态系统过程中具有至关重要的作用<sup>[2,5]</sup>。其中,C构成了植物体干物质的 50%<sup>[6-7]</sup>,N、P 通常被认为是限制植物生长的主要元素,N 作为蛋白质的重要组成部分,在植物光合、呼吸等生理过程中发挥重要作用<sup>[8-9]</sup>,P 是核酸和酶的重要组成部分,能促进 C、N 的同化水平<sup>[10-12]</sup>。N、P 在植物体内的合理分配有利于植物维持稳定的代谢能力,能最大化其生长能力<sup>[13-14]</sup>。同时,C、N、P 之间的比值可以反映植物体生长速率、养分利用策略及其限制性元素<sup>[15-16]</sup>。C:N 和 C:P 能够指示养分利用效率<sup>[17]</sup>,N:P 是反映 N、P 元素限制之间转变的指标<sup>[18-19]</sup>。因此,研究植物体 C、N、P 化学计量特征对于了解植物体的养分特征、资源利用策略具有重要意义。

植物不同器官具有不同的生理机能与养分吸收、蓄积能力<sup>[20]</sup>,植物对环境的响应是各器官共同响应的结果<sup>[21]</sup>,其通过协调器官间的养分含量形成相对稳定的养分比例以维持机体正常的生长需求<sup>[22]</sup>,因而不同器官的化学元素计量特征存在明显关联<sup>[23]</sup>。叶片是植物生产和储存物质的主要器官,细根和茎是养分吸收和养分运输的主要器官<sup>[24]</sup>,植物体对叶片、茎、细根营养物质的利用和分配比例会存在不同的投资策略。但当前对于木本植物在器官水平上的养分投资策略存在着不一致的研究结果;Zhang<sup>[25]</sup>、Wang<sup>[26]</sup>的研究结果表明结构器官枝茎较叶片和根具有更高的 C 含量;杨婷<sup>[23]</sup>、刘璐<sup>[27]</sup>的研究结果则发现叶片作为固定 C 的重要器官,C 含量较其他器官高。Yan 等<sup>[28]</sup>表明常绿阔叶植物通过枝茎储存养分以延长叶片寿命,对枝茎的 N、P 投资会高于叶片、细根;Zhang<sup>[29]</sup>、刘璐<sup>[27]</sup>的研究结果则认为叶片的 N、P、N:P 在器官水平上均居最高。同时,对于植物 C、N、P 化学计量特征的相关研究通常集中于对植物叶片与细根二者关系的研究,茎时常被忽视<sup>[29]</sup>。综上,目前对于 C、N、P 在植物叶片、茎、细根三者间的分配机制尚不完全清晰。

异速生长关系作为一种描述资源分配的基本理论,N-P 异速生长指数可以表征植物 N 和 P 含量的相对变化速率,是预测植物生长和植被生产力的重要参数<sup>[30]</sup>,当异速生长指数  $\alpha = 1$  时,N 和 P 含量等速积累;当异速生长指数  $\alpha < 1$ ,倾向于 P 投资,P 含量积累速率更快;当异速生长指数  $\alpha > 1$ ,倾向于 N 投资,N 含量积累速率更快。这一理论已被广泛应用于模拟和研究植物器官间养分分配策略,特别是植物叶片的 N 和 P 分配模式方面的研究十分常见<sup>[14]</sup>,为本文研究植物器官间养分分配策略提供了有用框架。

常绿阔叶林是亚热带湿润地区的地带性植被类型,以樟科、壳斗科、山茶科、木兰科、金缕梅科等常绿乔木为典型代表,在全球陆地生态系统中占有重要地位<sup>[31]</sup>。植物在不同生长阶段采用不同的资源利用策略<sup>[32]</sup>,幼苗处于对生长环境养分最敏感的阶段<sup>[33]</sup>,其养分利用状况严重影响着成熟树木的生长发育与健康状况<sup>[34]</sup>。幼苗养分积累量与各器官间的分配比例可以指示其生存环境状况、幼年期器官生长发育状况和幼苗生态适应机制<sup>[35]</sup>。然而,目前常绿阔叶植物生态化学计量特征领域的研究主要集中在成熟林阶段的养分特征、器官功能性状等方面的研究,对于幼苗阶段的常绿阔叶植物不同器官的 C、N、P 化学计量特征的了解仍然不够全面。为此,本研究选取了闽楠(*Phoebe bournei* (Hemsl.) Yang, 樟科)、木荷(*Schima superba* Gardner &

Champ, 山茶科)、青冈(*Quercus glauca* Thunb, 壳斗科)、米老排(*Mytilaria laosensis* Lecomte, 金缕梅科)、南岭栲(*Castanopsis fordii* Hance, 壳斗科)、云山青冈(*Quercus sessilifolia* Blume, 壳斗科)6种人工培育幼苗作为试验植物,以上6种常绿阔叶乔木均为我国南方亚热带地区较为常见的珍贵乔木树种,常出现于同一混交森林群落中,是主要的造林和用材树种,具有独特的生态特征与生态学研究意义。但目前关于这6种常绿阔叶幼苗种间与器官间的C、N、P化学计量特征的相关研究尚为少见。因此,本研究通过分析6种常绿阔叶幼苗不同树种与不同器官的C、N、P化学计量特征,旨在揭示以下2点科学问题(1)6种常绿阔叶幼苗种间、器官间的C、N、P化学计量特征;(2)6种常绿阔叶幼苗器官间N、P含量间的异速生长关系,以期了解常见阔叶树幼苗种间和器官间的养分利用效率和营养物质分配机制,为人工林苗木高效培育和养分管理提供理论参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

试验区域位于福建省龙岩市上杭白砂国有林场,地理位置为25°04'N, 116°30'E, 海拔400—700 m, 年均降雨量1600 mm, 年均温20.1°C, 属亚热带季风气候区。该区土壤为粗粒花岗岩发育而成的砂质红壤, 立地条件中等。

供试材料为2年苗龄的木荷、闽楠、青冈、南岭栲、米老排、云山青冈实生幼苗。试验所用树种在经过前期采集种子、种子处理、沙床催芽后,待芽苗生长至2—3 cm时再移栽至7 cm×9 cm的轻基质无纺布网袋中,轻基质按照粉碎树皮、泥炭土、珍珠岩、松果壳4种材料4:2:1:1的质量比构成,并添加少量复合肥。所有树苗均种植于温室大棚种植苗圃中,从2022年4月开始每月施浓度为1%—2%的氮磷钾复合肥1次,后期统一进行水肥管理。

### 1.2 样品采集

本试验于2023年10月17日采样,在苗圃中随机采集6个树种健康幼苗各12株,为减少对植株的伤害将幼苗连同无纺布轻基质一同取出,以确保植株的完整性。分树种将其未受病虫害的、完全展开的健康成熟叶片全部收集分别装入信封带回实验室,用于叶片C、N、P含量的测定;将其直径小于2 mm的活细根全部收集并筛选、冲洗,用滤纸吸干细根表面水分后分别装入信封密封保存,用于细根C、N、P含量的测定;使用修枝剪切除粗根后保留茎干与小枝,将其装入信封带回实验室,用于茎C、N、P含量的测定。

### 1.3 样品测定

将所采集的叶片、茎、细根样品经65°C烘箱烘干至恒重,并称其干重,叶片和茎使用粉碎机研磨,细根使用球磨仪进行研磨,研磨后过100目筛子并将所得粉末状样品保存于干燥的容器中准备后续测定C、N、P含量。C、N含量使用元素分析仪(Elemental Vario EL III, Hanau, Germany)测定;P含量采用酸性洗涤剂法进行消煮,使用连续流动分析仪(SKALAR San<sup>++</sup>, Netherlands)进行测定。

### 1.4 数据处理

使用SPSS 26.0软件进行数据处理与分析,采用单因素方差分析法分析幼苗C、N、P含量及C:N:P比值在不同树种、不同器官间的差异,多重比较采用最小差异显著法(LSD)。为了减小数据误差和提高数据的正态性,对N含量和P含量进行以10为底的对数转换,采用异速生长方程 $y = \beta x^\alpha$ 拟合幼苗叶片、茎、细根的N、P含量之间的关系,将等式两边同时取对数使其转化为: $\lg y = \alpha \lg x + \lg \beta$ ,其中: $y$ 、 $x$ 分别代表因变量和自变量; $\beta$ 为异速常数,即线性关系的截距; $\alpha$ 为异速指数,即线性关系的斜率, $\alpha = 1$ 时则代表 $y$ 和 $x$ 呈等速关系, $\alpha > 1$ 或 $\alpha < 1$ 时则表现为异速关系。使用R4.4.0软件中的“smart”包计算,采用标准化主轴回归分析(SMA)的方法计算异速指数和常数。利用Origin 2022软件作图。图表及正文中的数据为平均值±标准误。

## 2 结果分析

### 2.1 不同树种幼苗器官的C、N、P化学计量特征

树种差异对幼苗器官的C、N、P化学计量特征有显著影响(图1,  $P < 0.05$ )。C含量在不同树种中的差异

主要表现为:云山青冈叶片和茎的 C 含量最高,细根的 C 含量较低,米老排则相反,其 C 含量叶片和茎最低,细根最高( $P<0.05$ )。N 含量在不同树种中的差异主要表现为:闽楠叶片、茎、细根的 N 含量在 6 个树种中均显著最高,而南岭栲各器官的 N 含量显著低于其他树种( $P<0.05$ )。P 含量在不同树种中的差异主要表现为:米老排叶片、茎以及闽楠细根的 P 含量最高,而南岭栲各器官的 P 含量显著低于其他物种( $P<0.05$ )。

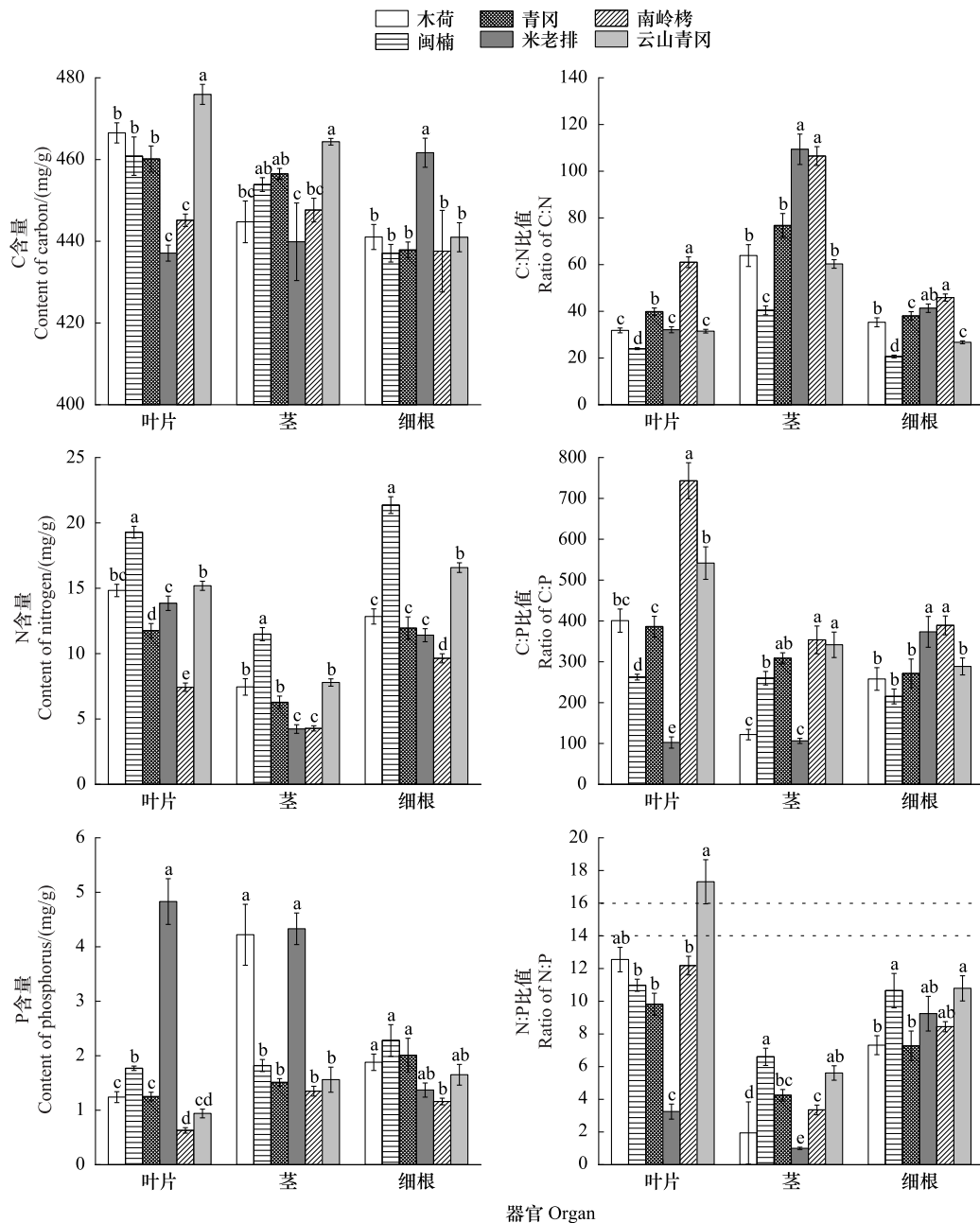


图 1 6 个树种幼苗不同树种的碳氮磷含量及计量比

Fig.1 The Carbon, nitrogen, and phosphorus content and stoichiometric ratios of six different tree species seedlings

不同小写字母表示该性状在同一器官不同树种间差异显著 ( $P<0.05$ )

C:N 值在不同树种中的差异主要表现为:南岭栲叶片、细根以及米老排茎的 C:N 值均显著最高,闽楠各器官的 C:N 值为 6 个树种最低(图 1,  $P<0.05$ )。C:P 值在不同树种中的差异主要表现为:南岭栲不同器官的 C:P 值显著高于其他树种,米老排叶片、茎以及闽楠细根的 C:P 值最低(图 1,  $P<0.05$ )。N:P 值在不同树种中的差异主要表现为:云山青冈叶片、细根的 N:P 值显著高于其他树种(图 1,  $P<0.05$ ),米老排叶片和茎的 N:P

值均最低,但除云山青冈外,其他 5 种阔叶树种幼苗的 N:P 普遍低于 14。

## 2.2 6 种幼苗不同器官 C、N、P 化学计量特征

常绿阔叶树种幼苗其器官间 C、N、P 含量及其分配比例特征存在一定的差异性(图 2)。C 在各器官中的含量及其分配比例表现为:叶片( $457.35 \pm 1.92$  mg/g) > 茎( $450.98 \pm 2.08$  mg/g) > 细根( $442.73 \pm 2.19$  mg/g),各器官间 C 含量具有显著差异( $P < 0.05$ )。N、P 含量在不同器官中差异显著( $P < 0.05$ ),茎的 N 含量( $6.91 \pm 0.34$  mg/g)显著低于细根( $13.92 \pm 0.52$  mg/g)和叶片( $13.70 \pm 0.47$  mg/g),接近于细根与叶片 N 含量的 1/2;茎的 P 含量( $2.48 \pm 0.19$  mg/g)显著高于细根( $1.73 \pm 0.09$  mg/g)与叶片( $1.79 \pm 0.18$  mg/g),显著高了 43.35% 和 38.55%,且细根与叶片二者的 N、P 含量相近。

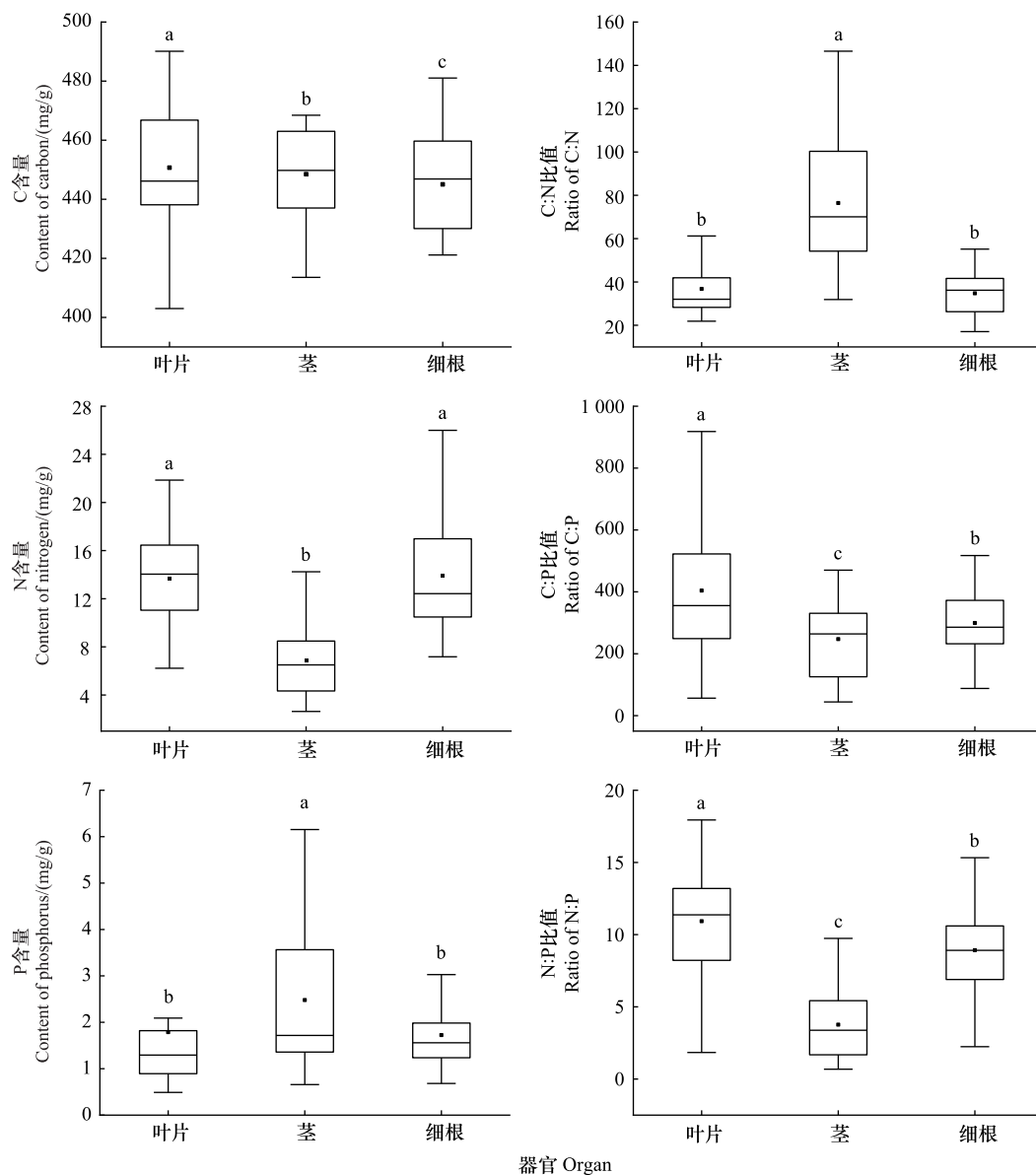


图 2 6 个树种幼苗不同器官碳氮磷含量及计量比

Fig.2 The Carbon, nitrogen, and phosphorus content and stoichiometric ratios of different organs in six tree species seedlings

不同小写字母表示不同器官间差异显著 ( $P < 0.05$ )

幼苗不同器官的化学计量比也呈现出不同程度的差异性(图 2)。茎的 C:N 值与叶片、细根存在差异性 ( $P < 0.05$ ),其值( $76.42 \pm 3.45$  mg/g)显著高于细根( $34.77 \pm 1.18$  mg/g)、叶片( $36.79 \pm 1.52$  mg/g),但其 C:P

值( $(247.33 \pm 14.57) \text{ mg/g}$ ) ( $P < 0.05$ ) 和 N:P 值( $(3.76 \pm 0.27) \text{ mg/g}$ ) ( $P < 0.05$ ) 均显著低于细根、叶片;叶片的 C:P( $(404.14 \pm 26.83) \text{ mg/g}$ ) 和 N:P( $(10.93 \pm 0.58) \text{ mg/g}$ ) 均居最高,细根的 C:P( $(299.38 \pm 13.41) \text{ mg/g}$ ) 和 N:P( $(8.92 \pm 0.37) \text{ mg/g}$ ) 次之。

### 2.3 不同器官 N、P 异速生长关系比较

常绿阔叶树种幼苗不同器官对于分配 N、P 元素的异速生长关系存在差异(图 3)。叶片 N 与茎 N 之间存在极显著的异速生长关系( $P < 0.01$ ),异速生长指数为 0.79(95%CI:0.67,0.93)。叶片 N 与细根 N 之间存在极显著的等速生长关系( $P < 0.01$ ),异速生长指数为 1.07(95%CI:0.91,1.24)。茎 N 与细根 N 之间存在极显著的异速生长关系( $P < 0.01$ ),异速生长指数为 1.35(95%CI:1.18,1.55);叶片 P 与茎 P 存在极显著的异速生长关系( $P < 0.01$ ),异速生长指数为 1.22(95%CI:1.02,1.46)。叶片 P 与细根 P、茎 P 与细根 P 之间均不存在显著的异速生长关系( $P > 0.05$ ,表 1)。

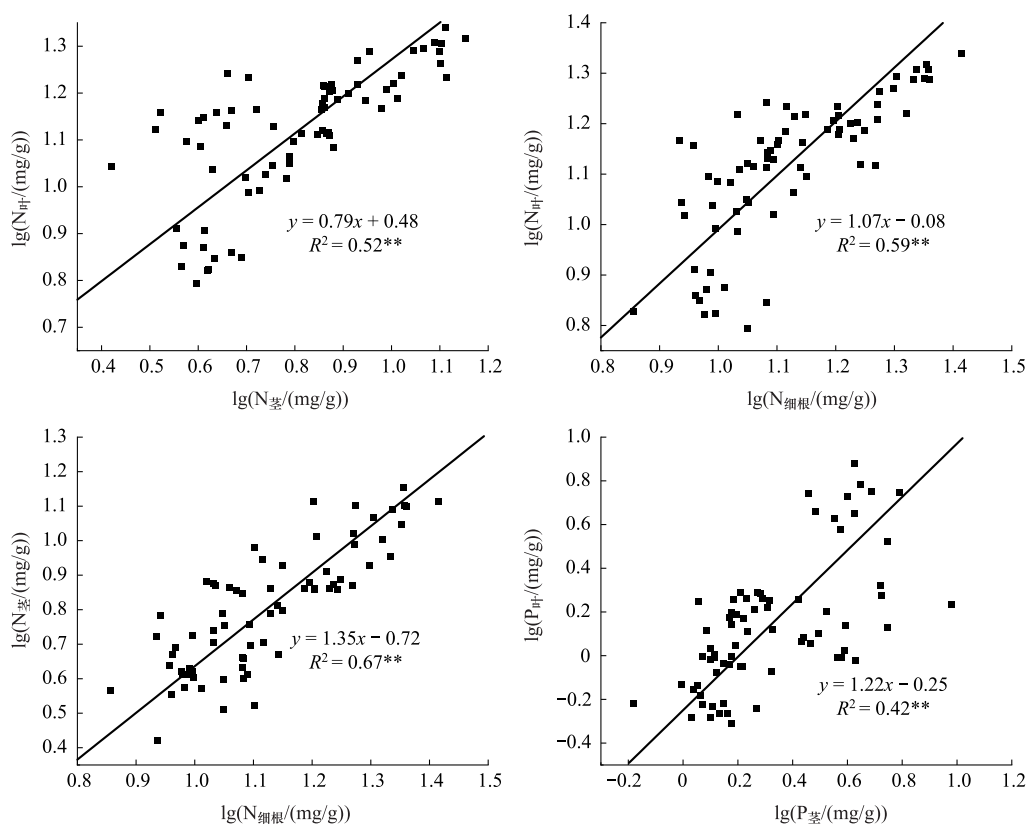


图 3 6 个树种幼苗器官间 N、P 元素分配关系

Fig.3 Distribution relationship of N, P elements among organs in six tree species seedlings

常绿阔叶树种幼苗不同器官的 N 与 P 含量之间具有显著的异速生长关系(表 1)。叶片、细根的 N 含量与 P 含量之间均存在小于 1 的极显著异速生长关系( $P < 0.01$ ),细根的异速生长常数(0.97)小于叶片(1.05),但叶片(0.47;95%CI:0.38,0.59)和细根(0.77;95%CI:0.62,0.96)两个器官表现出显著不同的回归斜率,叶片 N 随 P 的增加速度高于细根,茎的 N 含量与 P 含量之间不存在异速生长关系(图 4)。

## 3 讨论

### 3.1 不同树种幼苗的 C、N、P 差异

营养物质分配差异的重要来源是物种之间的差异,可能反映了植物生态策略的差异<sup>[36]</sup>。本研究,闽楠叶片 N 含量居高可能与植物生长习性有关,喜光植物在低光强度下需要消耗更多的 N 来合成光捕获蛋白(如

叶绿素)以提高光利用效率,保证正常的光合功能<sup>[37-38]</sup>,除闽楠为阴性物种,云山青冈、木荷、米老排、青冈、南岭栲均喜光,需要消耗更多的 N 来满足其光合需求。物种差异会影响植物体内不同器官间的营养成分含量的协调变化,例如,叶片 N 含量高的物种可能导致其茎、根 N 含量的增加<sup>[24]</sup>。本文的研究结果与上述结论一致,闽楠叶片 N 含量显著高于其他树种,其细根、茎的 N 含量均为最高,其余 5 个树种细根、茎 N 含量的高低情况也基本与其叶片 N 含量相对应。

表 1 6 个树种幼苗器官间 N、P 元素分配关系的 SMA 分析

Table 1 SMA analysis of the distribution relationship of N and P elements in different organs in six tree species seedlings

| 指标<br>Index (lg y~lg x)                                       | 斜率<br>Slope | 95%置信区间<br>95% CI | 截距<br>Intercept | n  | R <sup>2</sup> | P         | P <sub>1.0</sub> |
|---------------------------------------------------------------|-------------|-------------------|-----------------|----|----------------|-----------|------------------|
| 叶片氮含量-茎氮含量<br>Leaf <sub>N</sub> -Stem <sub>N</sub>            | 0.79        | 0.67, 0.93        | 0.48            | 71 | 0.52           | <0.000 ** | 0.01             |
| 叶片氮含量-细根氮含量<br>Leaf <sub>N</sub> -Fine root <sub>N</sub>      | 1.07        | 0.91, 1.24        | -0.08           | 71 | 0.59           | <0.001 ** | 0.41             |
| 茎氮含量-细根氮含量<br>Stem <sub>N</sub> -Fine root <sub>N</sub>       | 1.35        | 1.18, 1.55        | -0.72           | 71 | 0.67           | <0.000 ** | <0.001           |
| 叶片磷含量-茎磷含量<br>Leaf <sub>P</sub> -Stem <sub>P</sub>            | 1.22        | 1.02, 1.46        | -0.25           | 71 | 0.42           | <0.000 ** | 0.03             |
| 叶片磷含量-细根 P 含量<br>Leaf <sub>P</sub> -Fine root <sub>P</sub>    | 1.73        | 1.31, 2.09        | -0.21           | 71 | <0.01          | 0.73      | <0.001           |
| 茎磷含量-细根磷含量<br>Stem <sub>P</sub> -Fine root <sub>P</sub>       | 1.42        | 1.12, 1.80        | 0.04            | 71 | <0.01          | 0.39      | 0.004            |
| 叶片氮含量-叶片磷含量<br>Leaf <sub>N</sub> -Leaf <sub>P</sub>           | 0.47        | 0.38, 0.59        | 1.05            | 71 | 0.67           | <0.000 ** | <0.001           |
| 茎氮含量-茎磷含量<br>Stem <sub>N</sub> -Stem <sub>P</sub>             | -0.73       | -0.93, -0.58      | 1.04            | 71 | <0.01          | 0.57      | 0.01             |
| 细根氮含量-细根磷含量<br>Fine root <sub>N</sub> -Fine root <sub>P</sub> | 0.77        | 0.62, 0.96        | 0.97            | 71 | 0.18           | <0.000 ** | 0.02             |

\* P<0.05; \*\* P<0.01; P<sub>1.0</sub>表示斜率值与 1.0 在 P=0.05 水平上的显著性检验;SMA 分析为标准化主轴回归分析

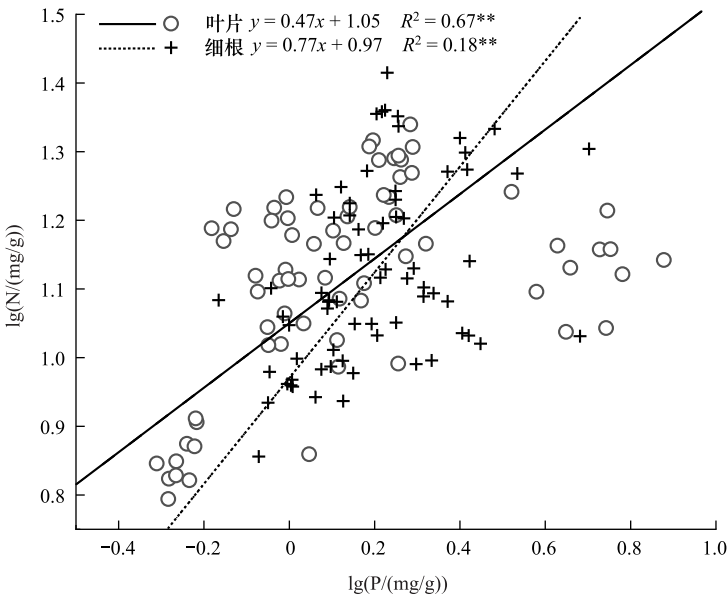


图 4 6 个树种幼苗叶片、细根的氮磷含量之间的关系

Fig.4 Relationships between, nitrogen and phosphorus contents of leaves and fine roots in six tree species seedlings

生长速率假说认为:在个体水平上,生长速率较高的生物具有较高的 P 含量和较低的 C:P<sup>[39-40]</sup>。本研究

中,米老排叶片 P 含量显著最高,C:P 最低;南岭栲、云山青冈叶片 P 含量较低,C:P 最高。结合生长速率假说推测在 6 个树种幼苗中,南岭栲、云山青冈生长速率均较慢,米老排生长速率最快,这与覃国铭等<sup>[41]</sup>关于米老排具有较高生长速率的研究结论一致。Koerselman<sup>[18]</sup>研究表明,在植物生长过程中,当  $N:P < 14$  时,植株受 N 元素限制生长;当  $14 < N:P < 16$  时,植物同时受 N、P 两种元素共同限制;当  $N:P > 16$  时,表示植物主要受 P 元素限制。本文研究结果表明:除云山青冈的  $N:P$  比值  $> 16$ ,其他 5 个树种均小于 14,由此说明云山青冈幼苗可能受 P 限制,其他 5 种常绿阔叶幼苗均可能受 N 元素限制。这与 Chen<sup>[9]</sup>的研究结论一致,表明植物在幼苗期对 N 元素的生长需求高于 P,更可能受 N 限制。

本研究中,6 种常绿阔叶树幼苗的 C、N、P 化学计量特征与成熟树木相比存在着一定程度的差异。与成熟阶段的米老排<sup>[41]</sup>(C 含量:492 mg/g;N 含量:21.95 mg/g;P 含量:0.98 mg/g)、闽楠<sup>[42]</sup>(C 含量:602.39 mg/g;N 含量:14.47 mg/g;P 含量:0.74 mg/g)、南岭栲<sup>[43]</sup>(C 含量:485 mg/g;N 含量:15.85 mg/g;P 含量:0.99 mg/g)、青冈<sup>[44]</sup>(C 含量:515.16 mg/g;N 含量:19.53 mg/g;P 含量:0.82 mg/g)、木荷<sup>[45]</sup>(C 含量:521 mg/g;N 含量:11.81 mg/g;P 含量:0.31 mg/g)的叶片养分特征进行对比发现,幼苗叶片 C 含量普遍较成熟阶段低,原因可能是常绿阔叶幼苗处于生长初期储存 C 元素及积累有机质的能力较弱,叶片建成效率较成熟树木低,因此也表明幼苗的叶片碳固持与抵御外界不利环境的能力较弱<sup>[23]</sup>。但其 N、P 含量高于成熟阶段,可能是因为植物在幼苗阶段生长迅速,需要充足的 N、P 养分满足生长初期植株个体生长和器官发育,实现幼苗期快速的资源获取能力<sup>[37]</sup>。

### 3.2 幼苗不同器官的 C、N、P 差异

本研究表明,常绿阔叶树幼苗不同器官 C、N、P 含量及 C:N、C:P、N:P 存在显著差异,说明植物体营养元素的分配与器官功能(如叶片光合呼吸)、器官生长发育、周转速率有关,导致植物体不同器官的养分特征存在明显不同。叶片 C 含量显著高于细根和茎可能是因为 C 是植物形态构建的主要组成元素,较高的 C 含量有助于提高植物适应环境压迫的能力,而叶片作为同化养分的主要代谢活性器官,乔木植物倾向于将同化物质分配给具有同化功能的叶片<sup>[46]</sup>。茎 C 高于细根 C 可能是因为茎组织的木质化程度较高,茎是由木质素、纤维素等富含 C 的多糖物质组成<sup>[47]</sup>,使得其 C 含量也较高。当特定元素受到限制时,更活跃的器官具有更高的含量,以保持器官更高的功能稳定性<sup>[29]</sup>。植物的光合作用、呼吸均与叶片 N 含量密切相关,而 N 作为 5 种常绿阔叶树幼苗的主要限制元素,植物倾向于将更多的 N 分配给更活跃的器官<sup>[48]</sup>,幼年期的植物叶片光合作用强,对 N 元素的需求较大,而光合器官所需的 N 依赖于植物根系对 N 的吸收和向叶片的运输<sup>[40]</sup>,因此,叶片和细根的 N 含量接近且均显著高于茎。在本研究中,6 种常绿阔叶树幼苗的茎 P 含量显著高于叶片和根,这与 Yan<sup>[28]</sup>、赖明玥<sup>[49]</sup>的研究结果一致。幼苗茎干和树枝是连接地下部分营养吸收和地上部分同化组织的主要传输器官,是植物在生长发育阶段重要的营养储存库<sup>[35]</sup>。由于幼苗期的生物体快速生长需要大量的 P 合成蛋白质,本研究中,P 可能不是植物幼苗的限制性元素,在满足现有生长需求下,植株体通过茎干储备、固定大量的 P 以供植物生长<sup>[49]</sup>,以此维持叶片发育、延长叶片寿命。同时,为了满足快速生长时期亟需大量光合物质的需求,植物也需要投资更多营养物质去建造更多的韧皮部运输结构来满足光合物质的运输需求,这也可能导致它们对茎的 P 投资高于叶片和细根<sup>[28]</sup>。

在本研究中,幼苗不同器官 C:N、N:P 与 Zhang<sup>[25]</sup>关于中国东部森林在器官水平上的生态化学计量比的研究结果一致。6 种常绿阔叶乔木幼苗的 C:N 比值表现为茎最高,根最低,这种差异可能是由于植物体为了固定更多的 C 将更多的 N 分配给了叶片和细根,低 C:N 比合成蛋白质更快,因为叶片需要足够多的 N 来合成蛋白质以进行光合作用,细根需要充分的 N 来支持新陈代谢并将 N 元素转移给叶片<sup>[50]</sup>。N:P 比值表现为叶片最高,茎最低,可能是因为叶片需要保持较高的营养水平来维持体内营养元素的平衡,以确保体内高效的养分供给和利用<sup>[25]</sup>。而 C:P 均值表现为叶片最高,茎最低,这可以说明常绿阔叶幼苗叶片同化单位质量 C 需要吸收 P 相对较少<sup>[41]</sup>。

### 3.3 不同器官 N、P 元素的异速生长关系

植物器官的功能和代谢活动是制约植物器官间养分分配的重要因素<sup>[14]</sup>。不同器官异速生长指数的差异

可以指示植物不同器官养分分配模式<sup>[51]</sup>。植物器官可以分为结构性器官(茎和粗根)和代谢性器官(叶子、细根和生殖结构)<sup>[16]</sup>。本研究结果表明,茎 N 含量的增长速率高于叶片 N 含量的增长速率,这与 Kerkhoff<sup>[24]</sup>、Zhang<sup>[50]</sup>的研究结果一致,由于营养丰富的叶片通常表现出高代谢活性和强光合作用,对 N 的需求高,叶片需要相对较高的茎组织营养投资,因为韧皮部负责大量光合产物的负载及其输出速率,这需要在茎中投入更多的营养物质以增加韧皮部负荷和促进光合产物输出<sup>[24,50]</sup>,因此叶片养分含量的增加伴随着茎养分含量的更大增加。而茎 N 元素的增长速率高于细根 N 含量的增长速率也与细根具有较强代谢活性的功能特征有关。N-P 异速生长假说认为:具有相似功能的器官之间的营养元素分配往往是等速的,而具有不同功能的器官之间的分配往往呈异速生长关系<sup>[24,51]</sup>。叶片和细根是具有高代谢活性和稳定营养浓度的代谢器官<sup>[20]</sup>。叶片 N 含量与细根 N 含量趋于等速增长这表明功能相似的器官其营养成分往往按比例变化,呈等速关系,这与 Kerkhoff<sup>[24]</sup>、Yang<sup>[51]</sup>的研究结果一致。本研究中,叶片 P 的增长速率大于茎,因为叶片代谢活性比茎大,其光合作用和暗呼吸循环中碳分配磷酸化中间体对 P 的需求很高<sup>[2,52]</sup>,使得植物倾向于分配更多 P 到叶片中。

本研究中,叶片、细根的 N 与 P 呈异速生长关系,叶片、细根的异速生长指数均小于 1,这证实了 N-P 异速生长假说,与 Zhang 等<sup>[29]</sup>研究得出的木本植物叶片、茎、根的 N-P 异速关系均以恒定的异速指数( $\alpha$  均小于 1)的研究结果一致,表明常绿阔叶幼苗叶片、细根的分配策略均表现为对 P 元素的投入均大于 N 元素,P 的积累速率更快。原因是植物的生长和代谢活动主要受细胞生化反应机制控制,植物各种生化过程中蛋白质至关重要,而蛋白质的合成需要富含 P 的核糖体 rRNA 的调节与参与<sup>[2]</sup>,为确保体内蛋白质的快速合成以保障植物快速生长的需求,当 N 含量增加时,P 含量增加得更快<sup>[21]</sup>。本研究也发现叶片作为代谢活动最活跃的器官<sup>[29]</sup>其异速生长指数低于细根,这说明叶片中的营养元素较细根更加稳定。这揭示了植物幼苗通过 N-P 异速分配实现不同器官的功能优化,以较高代谢活动为特征的器官往往更具稳态性<sup>[30]</sup>,即器官越活跃,其营养成分的变化就越小,在代谢活跃的器官中保持元素的相对稳定以协调器官水平上的植物养分分配实现植物的健康生长<sup>[29]</sup>,因此叶片营养元素变化较细根更加稳定。

#### 4 结论

本研究从树种特性和器官功能两方面揭示了 6 种常绿阔叶幼苗的 C、N、P 化学计量特征。从树种上看,6 种常绿阔叶幼苗的 C、N、P 化学计量特征受生长阶段、物种差异和生长速率影响,生长速率较高的米老排具有较高的 P 含量和低 C:P;同时,由于常绿阔叶树生长初期叶片建成效率低、C 储存能力弱以及生长迅速亟需吸收养分供机体发育,幼苗叶片 C、N、P 化学计量特征与成熟阶段存在一定差异。从器官上看,叶片的 C、N 含量较高与其作为同化养分的代谢器官、进行光合作用的主要场所有关;茎的 P 含量居高可能是由于 P 不是限制性元素,植物幼苗通过茎储备大量的 P 以供植物生长。本文通过异速生长关系揭示植物的叶片、茎、细根采用不同的策略来分配 N、P 以优化其生长,叶片的 N-P 异速生长指数低于细根,验证了 N-P 异速生长假说“代谢活动越活跃的器官,营养元素变化越稳定”。

#### 参考文献 (References):

- [1] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, Fagan W F, Markow T A, Cotner J B, Harrison J F, Hobbie S E, Odell G M, Weider L W. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 540-550.
- [2] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2003: 344-392.
- [3] Moe S J, Stelzer R S, Forman M R, Harpole W S, Daufresne T, Yoshida, T. Recent advances in ecological stoichiometry: insights for population and community ecology. *Oikos*, 2005, 109(1): 29-39.
- [4] Yang Y, Liu B R, An S S. Ecological stoichiometry in leaves, roots, litters and soil among different plant communities in a desertified region of Northern China. *Catena*, 2018, 166: 328-338.
- [5] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J. The elemental stoichiometry of aquatic and terrestrial ecosystems and its relationships with organismic

- lifestyle and ecosystem structure and function: a review and perspectives. *Biogeochemistry*, 2012, 111(1): 1-39.
- [ 6 ] Schade J D, Kyle M, Hobbie S E, Fagan W F, Elser J J. Stoichiometric tracking of soil nutrients by a desert insect herbivore. *Ecology Letters*, 2003, 6(2): 96-101.
- [ 7 ] Liu R T, Zhao H L, Zhao X Y, Drake S. Facilitative effects of shrubs in shifting sand on soil macro-faunal community in Horqin Sand Land of Inner Mongolia, Northern China. *European Journal of Soil Biology*, 2011, 47(5): 316-321.
- [ 8 ] Klausmeier C A, Litchman E, Daufresne T, Levin S A. Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton. *Nature*, 2004, 429(6988): 171-174.
- [ 9 ] Chen Y L, Chen L Y, Peng Y F, Ding J Z, Li F, Yang G B, Kou D, Liu L, Fang K, Zhang B B, Wang J, Yang Y H. Linking microbial C: N: P stoichiometry to microbial community and abiotic factors along a 3500-km grassland transect on the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*, 2016, 25(12): 1416-1427.
- [ 10 ] Tilman D. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 1994, 75(1): 2-16.
- [ 11 ] Tilman D. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, 1996, 77(2): 350-363.
- [ 12 ] Bai Y F, Wu J G, Clark C M, Pan Q M, Zhang L X, Chen S P, Wang Q B, Han X G. Grazing alters ecosystem functioning and C: N: P stoichiometry of grasslands along a regional precipitation gradient. *Journal of Applied Ecology*, 2012, 49(6): 1204-1215.
- [ 13 ] Zhang Q, Xiong G M, Li J X, Lu Z J, Li Y L, Xu W T, Wang Y, Zhao C M, Tang Z Y, Xie Z Q. Nitrogen and phosphorus concentrations and allocation strategies among shrub organs: the effects of plant growth forms and nitrogen-fixation types. *Plant and Soil*, 2018, 427(1): 305-319.
- [ 14 ] Zhao N, Yu G R, Wang Q F, Wang R L, Zhang J H, Liu C C, He N P. Conservative allocation strategy of multiple nutrients among major plant organs: From species to community. *Journal of Ecology*, 2020, 108(1): 267-278.
- [ 15 ] 周鹏, 耿燕, 马文红, 贺金生. 温带草地主要优势植物不同器官间功能性状的关联. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 7-16.
- [ 16 ] 牛得草, 李茜, 江世高, 常佩静, 傅华. 阿拉善荒漠区 6 种主要灌木植物叶片 C: N: P 化学计量比的季节变化. *植物生态学报*, 2013, 37(4): 317-325.
- [ 17 ] Wang M, Murphy M T, Moore T R. Nutrient resorption of two evergreen shrubs in response to long-term fertilization in a bog. *Oecologia*, 2014, 174(2): 365-377.
- [ 18 ] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *The Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [ 19 ] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [ 20 ] 常云妮, 钟全林, 程栋梁, 徐朝斌, 胡波, 张治. 闽西北地区不同林龄常绿阔叶混交林物种多样性比较. *生态环境学报*, 2013, 22(6): 955-960.
- [ 21 ] 陈秋平, 李云驹, 李悦, 薛瑞娟, 李爱荣. 蒜头果幼苗衰退过程中组织养分含量变化特征. *广西植物*, 2024, 44(1): 137-146.
- [ 22 ] Epstein E. The discovery of the essential elements//Discoveries In Plant Biology: Volume III, WORLD SCIENTIFIC, 2000: 1-16.
- [ 23 ] 杨婷, 钟全林, 李宝银, 程栋梁, 徐朝斌, 余华, 邹宇星. 3 种功能型林木幼苗叶片与细根碳氮磷化学计量特征及其异速关系. *应用生态学报*, 2020, 31(12): 4051-4057.
- [ 24 ] Kerkhoff A J, Fagan W F, Elser J J, Enquist B J. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *The American Naturalist*, 2006, 168(4): E103-E122.
- [ 25 ] Zhang J H, Zhao N, Liu C C, Yang H, Li M L, Yu G R, Wilcox K, Yu Q, He N P. C: N: P stoichiometry in China's forests: from organs to ecosystems. *Functional Ecology*, 2018, 32(1): 50-60.
- [ 26 ] Arif M, Zheng J, Behzad H M, Li C X. Assessing the impacts of ecotourism activities on riparian health indicators along the Three Gorges Reservoir in China. *Ecological Indicators*, 2023, 155: 111065.
- [ 27 ] 刘璐, 葛结林, 舒化伟, 赵常明, 徐文婷, 申国珍, 谢宗强. 神农架常绿落叶阔叶混交林碳氮磷化学计量比. *植物生态学报*, 2019, 43(6): 482-489.
- [ 28 ] Yan Z B, Li P, Chen Y H, Han W X, Fang J Y. Nutrient allocation strategies of woody plants: an approach from the scaling of nitrogen and phosphorus between twig stems and leaves. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 20099.
- [ 29 ] Zhang J H, He N P, Liu C C, Xu L, Yu Q, Yu G R. Allocation strategies for nitrogen and phosphorus in forest plants. *Oikos*, 2018, 127(10): 1506-1514.
- [ 30 ] Yu Q, Elser J J, He N P, Wu H H, Chen Q S, Zhang G M, Han X G. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland. *Oecologia*, 2011, 166(1): 1-10.
- [ 31 ] 王晓凤, 米湘成, 王希华, 江明喜, 杨涛, 张健, 沈泽昊. 中国中亚热带常绿阔叶林群落木本植物多样性比较. *生物多样性*, 2023, 31(11): 7-18.
- [ 32 ] Agüero M L, Puntieri J, Mazzarino M J, Grosfeld J, Barroetaveña C. Seedling response of *Nothofagus* species to N and P: linking plant architecture

- to N/P ratio and resorption proficiency. *Trees*, 2014, 28(4): 1185-1195.
- [33] Wright S J, Muller-Landau H C, Calderón O, Calderón O, Hernández, A. Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology*, 2005, 86(4): 848-860.
- [34] Gillis L G, Hortua D A S, Zimmer M, Jennerjahn T C, Herbeck L S. Interactive effects of temperature and nutrients on mangrove seedling growth and implications for establishment. *Marine Environmental Research*, 2019, 151: 104750.
- [35] 屠晶. 滇南典型阔叶林优势种幼树生态化学计量特征及其环境适应性[D]. 昆明: 西南林业大学, 2023.
- [36] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [37] Xu R, Wang L Y, Zhang J, Zhou J, Cheng, S D, Tigabu M, Ma X Q, Wu P F, Li, M. Growth rate and leaf functional traits of four broad-leaved species underplanted in Chinese fir plantations with different tree density levels. *Forests*, 2022, 13(2): 308.
- [38] Evans J R, Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*, 2001, 24(8): 755-767.
- [39] Makino W, Cotner J B, Sterner R W, Elser J J. Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C:N:P stoichiometry. *Functional Ecology*, 2003, 17(1): 121-130.
- [40] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 2-6.
- [41] 覃国铭, 尹光天, 杨锦昌, 李荣生, 邹文涛, 肖以华. 米老排(*Mytilaria laosensis*)叶 C、N、P 化学计量比的季节动态与异速生长关系. *分子植物育种*, 2020, 18(2): 594-601.
- [42] 罗丽莹. 不同林龄阔叶叶片功能性状与土壤及微生物的协同关系[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2021.
- [43] 骆金初, 杨诗敏, 罗焰毓, 李旭, 李保铨, 郭微, 王龙远. 南亚热带常绿阔叶林 5 种壳斗科植物碳氮磷化学计量特征. *生态学报*, 2024, 44(12): 5318-5327.
- [44] 邵静, 范强勇, 陈晓萍, 李锦隆, 胡丹丹, 王满堂, 钟全林, 程栋梁. 武夷山不同海拔青冈叶片功能性状差异. *生态学杂志*, 2022, 41(7): 1378-1384.
- [45] 梁婷婷, 方晰, 孙龙, 孙百慧, 李毅, 卢巧露. 亚热带 4 个树种不同器官 C、N、P 化学计量比及其异速关系. *生态学报*, 2025, 45(5): 1-15.
- [46] 牛得草. 贺兰山西坡植物叶片碳氮磷化学计量学特征[D]. 兰州: 兰州大学, 2011.
- [47] Wang L, He Y J, Umer M, Guo Y, Tan Q Y, Kang L L, Fang Z Y, Shen K P, Xia T T, Wu P, Liu Y, Zang L P, Liu Q F, Zhao Y, Chen H C, Zhao Y. Strategic differentiation of subcommunities composed of evergreen and deciduous woody species associated with leaf functional traits in the subtropical mixed forest. *Ecological Indicators*, 2023, 150: 110281.
- [48] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎. 桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征. *植物生态学报*, 2015, 39(7): 682-693.
- [49] 赖明玥, 何樟儒, 朱鹏, 杨玉莲, 李婧, 李济宏, 贾世冰, 李晗, 张丽, 谭波, 徐振锋, 游成铭. 亚热带同质园不同树种枝、叶氮磷含量及其重吸收特征. *长江流域资源与环境*, 2024, 33(5): 993-1003.
- [50] Zhang J H, He N P, Liu C C, Xu L, Chen Z, Li Y, Wang R M, Yu G R, Sun W, Xiao C W, Chen H Y H, Reich P B. Variation and evolution of C: N ratio among different organs enable plants to adapt to N limited environments. *Global Change Biology*, 2020, 26(4): 2534-2543.
- [51] Yang X, Tang Z Y, Ji C J, Liu H Y, Ma W H, Mohhamot A, Shi Z Y, Sun W, Wang T, Wang X P, Wu X, Yu S L, Yue M, Zheng C Y. Scaling of nitrogen and phosphorus across plant organs in shrubland biomes across Northern China. *Scientific Reports*, 2014, 4(1): 5448.
- [52] Marschner H, Kirkby E A, Engels C. Importance of cycling and recycling of mineral nutrients within plants for growth and development. *Botanica Acta*, 1997, 110(4): 265-273.