

遮阴条件下杉木幼苗生长和 C、N、P 化学计量特征的变化

刘青青¹, 黄智军¹, 马祥庆¹, 王正宁¹, 邢先双², 刘 博^{1,3*}

(1. 福建农林大学林学院, 国家林业和草原局杉木工程技术研究中心, 福建 福州 350002;

2. 山东省水文中心, 山东 济南 250002; 3. 曲阜师范大学生命科学学院, 山东 曲阜 273165)

摘要:【目的】比较不同强度遮阴条件下杉木(*Cunninghamia lanceolata*)幼苗生长、生物量积累与分配, 以及不同器官碳(C)、氮(N)、磷(P)积累、分配及化学计量特征的差异, 探讨杉木幼苗在不同遮阴条件下的 C、N、P 元素积累及分配的响应策略, 揭示遮阴处理对杉木幼苗 C、N、P 元素变化规律的影响, 为杉木苗木繁育、林分光照环境调控管理等提供参考。【方法】选取当年生杉木幼苗为研究对象, 通过人工遮阴方式设置 5 个遮阴梯度, 即 0% (对照, 不遮阴)、遮阴强度 40% (透光率 60%)、60% (透光率 40%)、85% (透光率 15%) 和 95% (透光率 5%), 持续观测 1 a。试验结束后测定幼苗株高与地径增量、各器官生物量、根冠比、各器官 C、N、P 含量、积累量, 并分析 C、N、P 化学计量特征(以 C/N、C/P、N/P 表示元素质量比)等指标。【结果】①随遮阴强度的增大, 杉木幼苗株高增量总体呈现上升趋势, 而地径增量则显著降低($P < 0.05$)。根、茎、叶及总生物量、根生物量占比和根冠比降低, 茎、叶生物量比增大; ②根、茎、叶中及总的 C、N、P 积累量随遮阴强度的增大而降低。随着遮阴强度的增大, 杉木地上部分(茎和叶)C 和 N 分配比例增加, 而地下部分(根)C 和 N 分配比例则降低。③杉木幼苗 C/N 和 C/P 变化趋势相同, 随着遮阴强度的增大先增加后减少。杉木幼苗各器官 N/P 低于 14, 表明杉木幼苗在不同遮阴下的生长受到 N 限制。【结论】杉木幼苗生长和生理特性对不同遮阴强度响应有差异, 主要表现在随着遮阴强度的增加, 株高生长加快, 地径粗生长减缓, 生物量分配倾向于地上部分, 幼苗由“矮粗”逐渐转变为“细高”。但是过度遮阴不利于杉木幼苗的生长, 导致幼苗生物量积累减少, C、N、P 积累量降低。

关键词: 杉木幼苗; 遮阴; 化学计量特征; 养分利用策略

中图分类号: S718.5; S791.27

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号: 1000-2006(2022)03-0074-09



Changes of seedling growth and C、N、P stoichiometric characteristics in Chinese fir under shading

LIU Qingqing¹, HUANG Zhijun¹, MA Xiangqing¹, WANG Zhengning¹, XING Xianshuang², LIU Bo^{1,3*}

(1. College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Chinese Fir Engineering Technology Research Center, National Forestry and Grassland Administration, Fuzhou 350002, China; 2. Shandong Hydrological Center, Ji'nan 250002, China; 3. College of Life Sciences, Qufu Normal University, Qufu, 273165, China)

Abstract: 【Objectives】To explore the adaptive strategy of seedlings under different shade intensities, the growth, biomass accumulation and allocation as well carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) accumulation, allocation and stoichiometric characteristics were measured in different organs of Chinese fir seedlings. The results help to elucidate changes in C, N, P elements under different shading treatments, and provide a theoretical basis for cultivation at the seedling stage, stand light environment regulation and management. 【Method】After one year of growth, Chinese fir seedlings were selected as the research object in this study, and five different light intensities were set up with artificial shading 0% (as control, no shade), 40%, 60%, 85% and 95% shading. The experiment was undertaken over one

收稿日期 Received: 2020-08-02

修回日期 Accepted: 2021-10-14

基金项目: 国家自然科学基金项目(31670714, 31570448)。

第一作者: 刘青青(liuqing222@126.com)。* 通信作者: 刘博(lboshandong@126.com), 副教授。

引文格式: 刘青青, 黄智军, 马祥庆, 等. 遮阴条件下杉木幼苗生长和 C、N、P 化学计量特征的变化[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2022, 46(3): 74-82. LIU Q Q, HUANG Z J, MA X Q, et al. Changes of seedling growth and C、N、P stoichiometric characteristics in Chinese fir under shading[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2022, 46(3): 74-82. DOI: 10.12302/j.issn.1000-2006.202008002.

year. The height increment, diameter increment, biomass accumulation and allocation, root to shoot ratios, C, N, P accumulations, and their stoichiometric characteristics were measured at the end of the experiment in different organs of Chinese fir seedlings under various shade intensities. 【Result】(1) The height of seedlings increased as the shade increased, while the diameter significantly decreased. Biomass of the root, stem, leaf, total, and root to shoot ratios decreased as the shade increased, while the stem and leaf biomass ratios increased. (2) The accumulations of C, N, P of root, stem, leaf and the total accumulations decreased with the increased of shade intensities. The C and N distribution ratios increased in the aboveground part (stem and leaf) of the seedlings, and decreased in the underground part of the seedling (root). (3) C/N (the mass ratio, same as below) and C/P of seedlings showed the same change trend, which initially increased and then decreased with increasing shading intensities. The N/P in each organ was lower than 14, indicating that Chinese fir seedling growth under different shading intensities was restricted by nitrogen. 【Conclusion】Chinese fir seedlings could regulate nutrient accumulation and distribution under different shading treatments, affecting biomass accumulation. Chinese fir seedlings showed different growth and physiological strategies under different shading intensities, such as greater growth in height, slower growth in diameter, with biomass allocation being invested in the aboveground parts under high shading intensities. Seedlings gradually changed from “short and thick” to “thin and tall”. However, the excessive shading may inhibit seedling growth, and result in less biomass accumulations, and low C, N, P accumulations.

Keywords: Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) seedling; shade intensities; stoichiometric characteristics; nutrient utilization strategy

碳(C)、氮(N)和磷(P)在植物生长、生理代谢及应对环境变化的调节过程中发挥重要作用^[1-2]。不同环境条件下,植物通过调节C、N、P的代谢和循环使其在不同部位表现出不同的含量、积累量和分配比例,最终表现出特定的化学计量特征^[3-4]。植物在适应环境变化过程中具有维持体内C、N、P元素相对恒定的能力,其含量或比值随环境变化在一定范围内保持相对稳定^[5-7]。但不同元素含量、积累量及分配比例在不同器官间存在差异,并且随着外界环境变化会做出相应的响应^[8]。近年来,已有大量研究报道了环境变化对植物体内C、N、P含量、分配格局以及化学计量特征的影响^[9-12]。在干旱环境下,小钻杨(*Populus × xiaozhuanica* cv. Zhangwu)幼苗不同器官的N含量与P含量间无显著相关性,N元素供给叶片多于根系,而P元素在各器官中无显著差异^[11];落羽杉(*Taxodium distichum*)叶片C、P含量在深度水淹下明显提高^[12]。但目前有关遮阴对植物C、N、P含量、分配及化学计量特征影响的研究鲜见报道。

光照是植物生长过程中必不可少的环境因子,对植物的生长发育、形态建成以及生理生化等方面均有重要影响^[13]。绝大部分植物在遮阴环境下都会表现出一系列特有的形态和生理特征的变化^[14-16]。遮阴通过影响植物叶片光合作用强度而改变植物对其他资源的需求强度,从而改变了植物体内的碳分配格局^[17]。此外,遮阴还会影响植物固碳、固氮相关酶的活性,进而影响植物C、N、P含量^[18]。已有研究表明光强变化显著影响植物体内

C、N、P含量,进而导致它们的化学计量比(以C/N、C/P、N/P表示)呈现不同的变化规律。如,智西民等^[19]研究认为遮阴对青桐(*Firmiana platani-folia*)幼苗的C、N、P元素含量、积累量以及化学计量特征均有显著影响;顾洪涛等^[20]发现不同光强处理下5种耐阴植物之间根、茎、叶的N、P含量和分配格局及N、P质量比(记为N/P)差异显著。以往研究表明遮阴环境中植物的C、N、P含量及分配格局因物种而异。但有关遮阴影响植物各器官C、N、P的含量、积累量和分配格局以及C、N、P化学计量特征的变化尚需进一步深入研究。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国南方重要的造林树种,在满足我国木材需求和维持生态安全中发挥着重要作用^[14]。目前,有关杉木生态学研究多集中在营养物质循环^[21]、碳循环^[22]、杉木连栽与自毒作用^[23]、地力维持^[24]、土壤微生物^[25]等方面,而有关其在遮阴情况下C、N、P含量和积累量、分配格局及计量特征的研究鲜见报道。本研究以杉木幼苗为研究对象,通过控制试验模拟不同遮阴强度,分析杉木幼苗根、茎、叶的C、N、P含量、积累量、分配格局以及其化学计量特征对遮阴的响应,揭示杉木幼苗在不同遮阴环境下养分的盈亏及利用效率特征,以期对杉木苗木繁育、林分光照环境调控管理等提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料及处理

试验在福建农林大学林学院实验基地

(119°14'30"~119°13'30" E, 26°06'00"~26°04'30" N) 内进行。试验共设置5个遮阴梯度,遮阴强度分别为0%(自然光)、40%(透光率60%)、60%(透光率40%)、85%(透光率15%)和95%(透光率5%)。以自然光作为对照(不遮阴),其余4个遮阴处理采用铁架罩黑色尼龙网搭设遮阳棚,通过控制尼龙网层数获得不同遮阴强度。为了确保遮阴梯度的准确性,选择全晴天,使用台湾 Hipoint 便携式手持式光谱测量仪(HP350),记录10:00—12:00各遮阳棚和自然光照处理下的光照强度,5个处理的相对全日照光强实测值分别为(61 860.11±1 170.73)、(37 214.13±885.93)、(24 805.29±424.82)、(9 357.80±374.01)和(2 889.60±89.48) lx。2016年7月初将来自福建省漳平市五一国有林场苗圃的当年生杉木实生幼苗定植到花盆(口径26 cm,高30 cm)中,每盆种植1株,以泥炭土与蛭石按照2:1体积比混合为栽培基质。定植好的幼苗在实验基地空旷地适应30 d后,选取生长基本一致(平均株高为27.49 cm,平均地径为0.29 cm)的杉木幼苗,放置在不同遮阴强度的遮阳棚内,每个遮阳棚内4株杉木幼苗为试验重复。幼苗生长持续监测1 a(2016年8月至2017年8月)。试验期间,定期浇水以保证幼苗生长过程中有充足的水分供给,并经常除草和防止病虫害。每周随机改变同一处理下花盆的摆放位置,以确保苗木受光条件基本一致^[2,14,26]。

1.2 指标测定方法

1) 幼苗生长指标。遮阴处理前和试验结束时,用钢卷尺逐株测量幼苗的株高(由盆栽基质表面到幼苗生长点的垂直高度),用游标卡尺测量幼苗的地径(距离盆栽培养基质表面1 cm处的主干直径),测定位置和方向在第1次测量时做好永久标记。根据两次测量结果计算得出试验期间杉木幼苗株高和地径的增长量^[26]。统计试验期间杉木幼苗死亡数量。

2) 幼苗生物量积累及分配。完成生长指标测定后,将所有幼苗在花盆浇透水的情况下连根挖出,用流动的水冲洗干净后收获。将收获的幼苗分根、茎(包括主干和枝条)和叶3个部分,置于烘箱105℃下杀青30 min,再于80℃下烘干至恒定质量并称其干质量。计算幼苗总生物量、根冠比、各器官(根、茎、叶)生物量比等参数。

3) 幼苗不同器官元素含量测定。将烘干后幼苗不同器官的样品研磨成粉末,过孔径1 mm的筛,密封留存,用于C、N、P元素含量的测定。用德

国Elementary公司生产的VARIO MAX CN元素分析仪对样品进行C、N元素含量测定。杉木幼苗样品经浓硫酸-高氯酸消煮制备后,吸取消煮并稀释的待测液,采用电感耦合等离子体发射光谱仪(Optima 8000, PerkinElmer)测定P元素质量浓度(mg/L)^[2]。

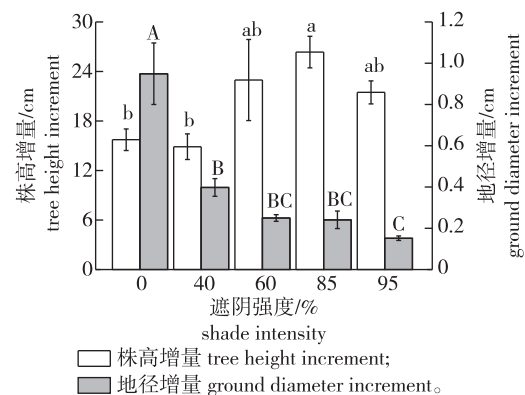
1.3 数据处理

利用SPSS 19.0对所有试验数据进行统计分析,不同遮阴水平下幼苗的生长差异、同一器官不同遮阴强度之间以及同一遮阴强度不同器官之间C、N、P的化学计量特征差异均采用单因素方差分析(ANOVA),并采用最小显著差法(LSD)进行显著性检验。利用Origin 9.1和Excel 2007软件作图,图表中数据均为平均值±标准误差。

2 结果与分析

2.1 遮阴对杉木幼苗生长和生物量积累及分配的影响

不同遮阴强度下杉木幼苗的生长情况见图1,不同器官生物量积累情况见表1。



不同小写字母表示处理间株高增量差异显著($P<0.05$),不同大写字母表示处理间地径增量差异显著($P<0.05$)。Different lower-case letters indicate significant differences in tree height increment among treatments at 0.05 level; Different capital letters indicate significant differences of ground diameter increment among treatments at 0.05 level.

图1 不同遮阴强度下杉木幼苗的株高增量和地径增量

Fig.1 The tree height and ground diameter increments of Chinese fir seedlings under various shade intensities

由图1可知,遮阴强度对杉木幼苗株高增量和地径增量有显著影响($P<0.05$)。杉木幼苗株高增量随着遮阴强度的增大先逐渐增大,在85%遮阴强度下幼苗株高增量达到最大,随后又降低,但差异不显著。杉木幼苗地径增量随着遮阴强度的增大逐渐减小,在95%遮阴强度下增量最小。试验期间,所有处理下均无幼苗死亡。

由表1可知,在不同遮阴强度下杉木幼苗不同

器官的生物量积累均差异显著 ($P<0.05$)。幼苗根、茎、叶生物量和总生物量均随着遮阴强度的增大而降低,95%遮阴强度下均最小。幼苗在不同遮阴强度下的生物量分配也存在显著差异 ($P<$

0.05),但在 0%、40%和 60%遮阴强度之间的差异不显著。随着遮阴强度的增大,幼苗根生物量占比和根冠比均降低,而茎和叶生物量占比均增大。

表 1 不同遮阴强度下杉木幼苗不同器官的生物量积累及其分配

Table 1 Biomass accumulation and distribution in different organs of Chinese fir seedlings under various shade intensities

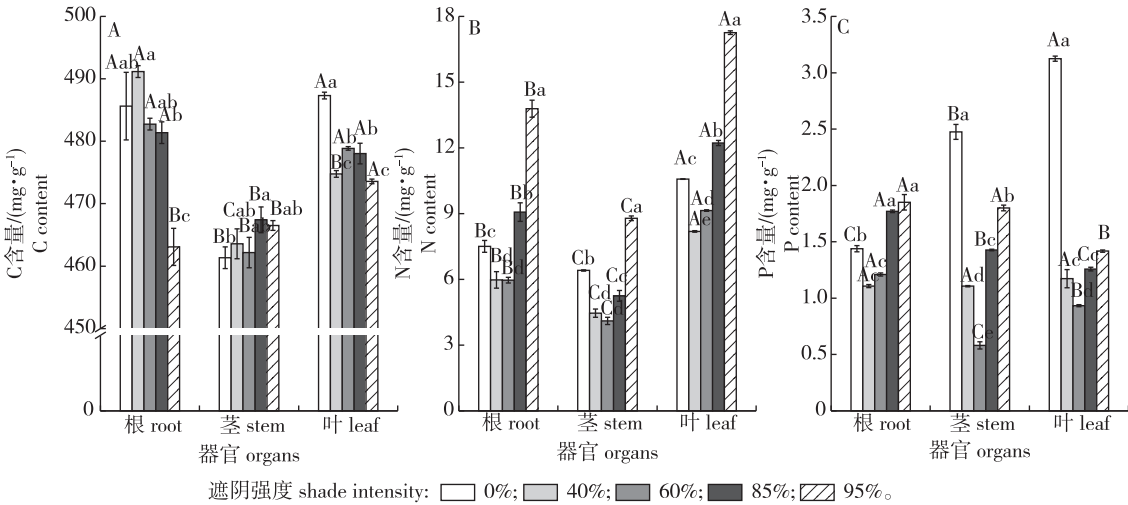
遮阴强度/% shade intensity	生物量/g biomass				生物量占比 biomass proportion			根冠比 root to shoot ratio
	根 root	茎 stem	叶 leaf	总量 total	根 root	茎 stem	叶 leaf	
0	11.03±1.08 a	4.76±0.47 a	9.90±1.04 a	25.69±2.43 a	0.43±0.01 a	0.19±0.01 b	0.38±0.01 c	0.79±0.03 a
40	9.08±0.75 ab	3.98±0.21 ab	8.25±0.39 a	21.30±1.25 ab	0.42±0.01 a	0.19±0.01 b	0.39±0.01 c	0.74±0.04 a
60	8.61±0.76 b	3.83±0.39 ab	8.08±0.99 a	20.52±2.01 b	0.42±0.02 a	0.19±0.01 b	0.39±0.02 c	0.72±0.06 a
85	3.65±0.32 c	3.44±0.45 b	5.68±0.57 b	12.77±1.28 c	0.29±0.01 b	0.27±0.01 a	0.45±0.01 b	0.41±0.02 b
95	1.04±0.17 d	1.57±0.17 c	2.80±0.25 c	5.41±0.56 d	0.19±0.02 c	0.29±0.01 a	0.52±0.02 a	0.23±0.02 c

注:同列数据后不同字母表示不同处理间差异显著 ($P<0.05$)。Different letters in the same column indicate significant differences among treatments at 0.05 level.

2.2 遮阴对杉木幼苗不同器官 C、N、P 积累,分配及化学计量比的影响

除杉木幼苗茎 C 含量外,遮阴强度显著影响杉木幼苗不同器官的 C、N 和 P 含量 ($P<0.05$)。随着遮阴强度的增大,根和叶 C 含量降低,而茎 C

含量增大;根、茎和叶 N 含量先降低后增大,均在 95%遮阴水平下最高;根、茎和叶 P 含量也表现为先降低后增大的变化趋势,其中根 P 含量在 95%遮阴强度下最高,而茎和叶 P 含量均在无遮阴处理下最高(图 2)。



不同大写字母表示相同遮阴强度下不同器官之间差异显著 ($P<0.05$),不同小写字母表示相同器官在不同遮阴强度之间差异显著 ($P<0.05$)。下同。The different lowercase letters indicate significant differences among various shading treatments at 0.05 level; The different capital letters indicate significant differences among organs at 0.05 level. The same below.

图 2 不同遮阴强度下杉木幼苗不同器官碳 C (A)、氮 N (B) 和磷 P (C) 含量

Fig.2 The carbon (A), nitrogen (B), phosphorus (C) contents in different organs of Chinese fir seedlings under different shade intensities

遮阴强度显著影响杉木幼苗不同器官的 C、N 和 P 积累量 ($P<0.05$)。随着遮阴强度的增大,不同器官 C、N 和 P 积累量均呈降低趋势。C 积累量在 0%~60%遮阴强度下表现为根>叶>茎,且差异显著 ($P<0.05$),而 85%~95%遮阴强度下表现为叶>根>茎(图 3A)。相同遮阴强度下,N 积累量在

不同器官之间的大小顺序均表现为:叶>根>茎,且差异显著 ($P<0.05$) (图 3B)。相同遮阴强度下,不同器官之间 P 积累量差异显著 ($P<0.05$),均在无遮阴处理下最高,且叶 P 积累量显著最高,而根和茎之间差异不显著(图 3C)。

遮阴强度的改变对杉木幼苗不同器官的 C、N

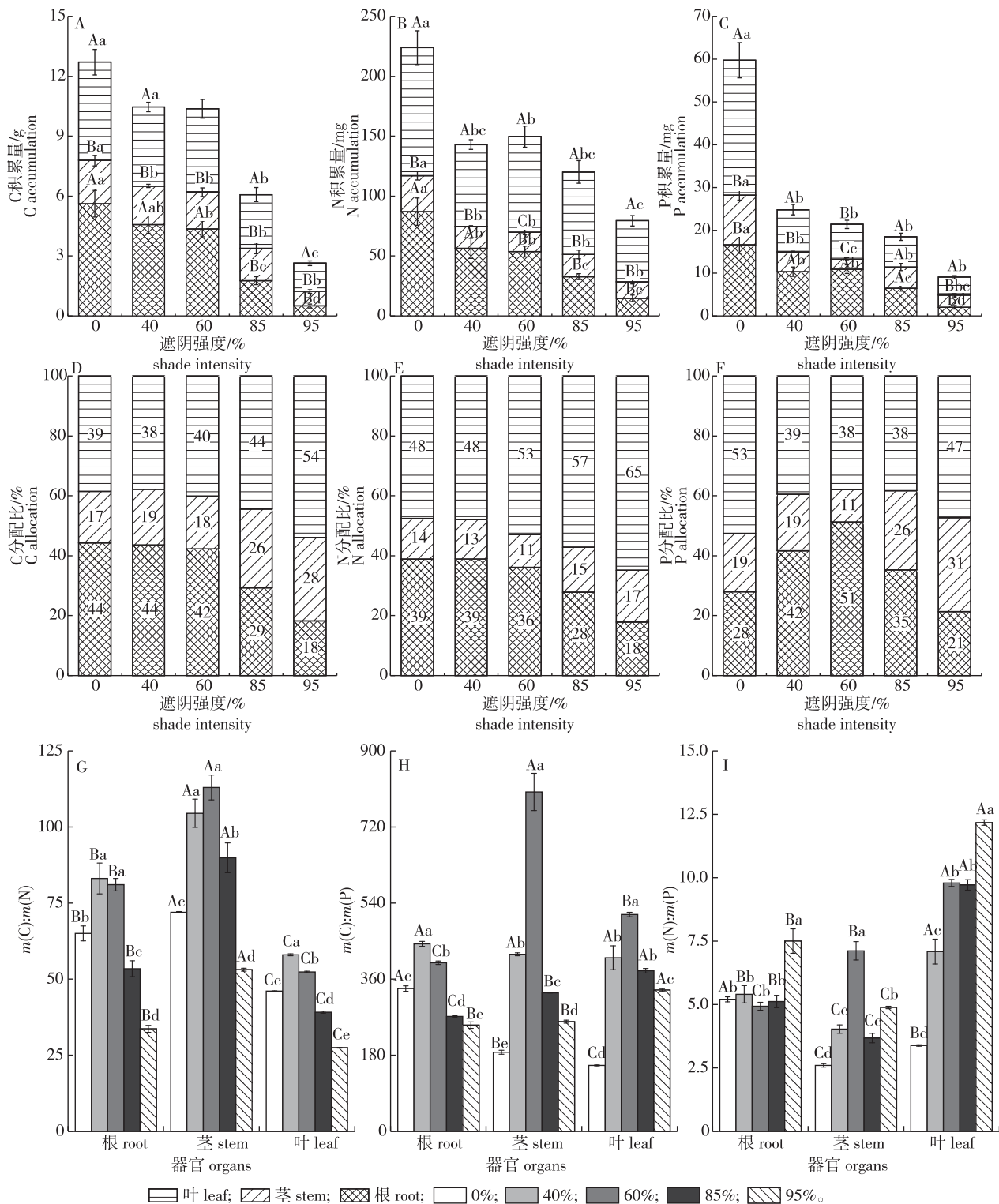


图3 不同遮阴强度下杉木幼苗不同器官 C、N、P 的积累量(A-C)、分配比(D-F)及化学计量特征(G-I)

Fig.3 The carbon, nitrogen, phosphorus accumulations(A-C), allocations (D-F) and stoichiometric characteristics (G-I) in different organs of Chinese fir seedlings under different shade intensities

和 P 分配比均有显著影响($P < 0.05$)。随着遮阴强度的增大,根 C 分配比显著降低,茎和叶 C 分配比显著增大,不同器官 C 分配比在 0%~60% 遮阴强度间的差异均不显著,而叶 C 分配比 95% 遮阴强

度下约 54%, 达到最大(图 3D); 根 N 分配比显著降低,叶 N 分配比显著增大,不同器官 N 分配比在 0%~60% 遮阴强度间差异均不显著(图 3E); 根 P 分配比则呈先增大后降低趋势变化,在 60% 遮阴

强度下最高,而茎和叶的P分配比变化趋势基本一致,先降低后增大(图3F)。

遮阴强度显著影响杉木幼苗根、茎和叶C/N质量比(C/N,下同)($P<0.05$)。随着遮阴强度的增大,根、茎和叶C/N的变化趋势基本一致,先增大后降低,在95%遮阴强度下C/N最低。相同遮阴强度下,不同器官C/N均表现为茎>根>叶,且差异显著($P<0.05$)(图3G)。

遮阴强度显著影响杉木幼苗根、茎和叶C/P($P<0.05$)。随着遮阴强度的增大,根、茎和叶C/P的变化趋势基本一致,先增大后降低。C/P在0%和40%遮阴强度下表现为根>茎>叶;在60%遮阴强度下表现为茎>叶>根;而85%和95%遮阴强度下均表现为叶>茎>根(图3H)。

遮阴强度也显著影响杉木幼苗根、茎和叶N/P($P<0.05$)。随着遮阴强度的增大,根N/P在95%遮阴强度下显著最高,其他处理之间差异不显著,茎N/P呈先增大后降低的趋势,60%遮阴强度下比值最高。而叶N/P随着遮阴强度的增大呈递增趋势变化。相同遮阴强度下,N/P在不同器官之间的比较均表现为:叶>根>茎,且差异显著($P<0.05$)(图3I)。

3 讨论

3.1 杉木幼苗生长和生物量积累及分配对遮阴的响应

大量研究表明,遮阴处理下,绝大多数植物为了适应阴蔽的环境会通过调整生物量分配格局和形态指标,以利于植物最大限度地获取光能、提高光合效率、促进其生长^[26-28]。其中株高和地径是最基本的形态学指标,能反映植物对其生长环境的适应,但耐阴和不耐阴树种对遮阴的形态响应并不一致^[26,29]。一般认为,遮阴条件下不耐阴植株幼苗茎高增量较大,而地径增量则较小。导致此现象的原因可能是遮阴处理下不耐阴植物将更多的能量用于垂直生长,而相应的减少用于横向生长的能量,这有利于幼苗尽可能突破阴蔽环境以获取更多的光能^[30]。本研究中,随着遮阴强度的增大,杉木幼苗株高增量逐渐增大,地径增量逐渐降低。在强光条件下(0%和40%遮阴强度)杉木幼苗表现为“矮粗”的形态特征,而弱光条件下,杉木幼苗表现为“细高”的形态特征。这与以往研究相似,遮阴导致不耐阴树种的茎徒长^[26-27]。杉木幼苗遮阴条件下株高和地径的变化规律说明遮阴不利于杉木幼苗生长。

生物量积累和分配是植物生活史理论的中心概念,是植物对所处环境长期适应的结果。植物生物量在地上和地下两部分之间的分配是其整体形态学适应的重要表现^[31],通过调整各器官分配比维持自身的功能性平衡,抵御干扰带来的环境胁迫^[28]。因植物自身生物学特性的差异,一些植物其生物量积累随着光照强度的增大而增加,另有一些植物则需要适度遮阴,过度遮阴或过度光照均不利于其生物量的积累^[26-28,30]。本研究中全光照、40%和60%遮阴强度下杉木幼苗的生长状况要显著好于85%和95%遮阴强度下,表明过度遮阴对杉木幼苗生物量积累有显著抑制作用。

在多数植物中,生物量分配格局是对所处环境条件及周围植被竞争情况的最佳反映变量^[28,31]。最优分配理论认为,植物通过调整各器官的分配比来适应不同的环境条件,为了获取最限制生长的环境资源,植物总是将生物量分配给用于获取最短缺资源的器官^[27]。遮阴条件下,为了获取更多的光资源,植物幼苗生物量分配向地上部分转移,降低地下贮藏物质的积累^[32]。本研究表明,与全光照相比,杉木幼苗在轻度遮阴(40%和60%遮阴强度)处理下,根、茎、叶生物量占比,以及根冠比无显著变化,但是重度遮阴(85%和95%遮阴强度)处理下,根生物量占比和根冠比显著降低,茎、叶生物量比显著增大。说明杉木幼苗在应对低光环境时,表现出优先分配生物量到茎和叶片,根生物量分配降低和根冠比的适应性调整等变化。

3.2 杉木幼苗不同器官C、N、P积累量及分配比例对遮阴的响应

植物不同器官中C、N、P元素含量及分配能反映植物应对环境改变的适应策略。已有研究发现光与植物养分之间联系密切,遮阴会显著影响植物C、N、P的吸收、运输、分配及储存等生理生态过程,进而对植物不同器官化学元素含量产生影响^[33]。本研究表明,遮阴显著影响杉木幼苗根、茎、叶的C、N、P含量、积累量和分配比例。C、N、P在杉木各器官具有不同的分配策略,其中C和N的分配策略较为相似。对C和N的分配格局总体表现为:随着遮阴强度的增大,叶片和茎干的C和N分配比例增大,而根系的C和N分配比例降低;对P的分配格局则表现为:随着遮阴强度的增大,叶片和茎干的P分配比例先降低后增大,而根系P分配比例先增大后降低。C同化能力以及C在植株体内的分配格局不仅决定着植物各器官的形态建成速度,而且还与植物适应生境的生态对策密切

相关^[34]。本研究中,杉木幼苗在高遮阴强度下 C 含量和积累量显著降低,这可能是因为弱光下光合作用受阻,合成的有机物质减少造成的,与孙恒等^[35]的研究结果一致。同时,杉木幼苗地上部分(茎和叶)的 C 含量百分比随着遮阴强度的增大而增大,说明光合作用产物向地上部分的分配比例增加。有学者认为强光下,植物叶片具有最高的 C 含量,因强光下光合作用旺盛,有利于碳的积累^[36];也有学者认为遮阴下,植物叶片 C 含量最高,因植物出于物质平衡的考虑,会投入碳来增加细胞壁的韧性^[37],本研究结果支持前者的结论。

植物光合作用与各器官中的 N、P 含量显著相关,因 N、P 元素的吸收和运输所需的能量最终靠光合作用提供,并且植物光合作用的发生需要依赖于 N、P 合成蛋白质或酶^[38]。已有研究发现重度遮阴下植物 N、P 含量高于轻度遮阴下^[3,20]。本研究结果与以上研究结论相吻合,说明有些植物对 N、P 吸收和利用偏好低光环境。因为在遮阴环境中,为了更有效地利用有限的光资源,植物可能通过增加 N、P 的含量来维持植物的蛋白质和叶绿素含量以及各种酶活性,进而保证植物的正常生长^[9]。但也有相反的结论,如乔新荣^[39]研究表明随着光照强度的降低,烤烟(*Nicotiana tabacum*) N、P 含量呈现下降趋势;关义新等^[40]对玉米(*Zea mays*)的研究也有类似的结论,但这些均属于喜阳植物。本研究侧重于林下植物,是对不同类型植物在遮阴环境中 N、P 适应性响应研究的补充。

3.3 杉木幼苗不同器官 C/N、C/P 和 N/P 对遮阴的响应

植物体内 C、N、P 之间的计量比体现了 C 积累及 N、P 养分限制格局,可反映植物生长速率与养分分配的关系。C/N 和 C/P 代表植物固 C 效率的高低,在一定程度上能反映植物的养分利用效率,具有重要的生态学意义^[41]。本研究中,随着遮阴强度的增大,杉木幼苗的 C/N 和 C/P 均呈现出倒“V”形的变化趋势,在轻度遮阴(40%和 60%)处理下达最大值,表明轻度遮阴强度下杉木幼苗生长速度快,生物量积累多,具有较强的 C 同化能力和较高的营养利用效率。而遮阴处理的杉木幼苗叶片 N 含量和 N/P 与对照相比显著增加,除 95%遮阴强度外,均低于我国东部南北样带针叶林叶片 N 含量(12.72 mg/g)和 N/P(11.97)的平均水平;P 含量均高于我国东部南北样带针叶林的平均水平(1.12 mg/g)^[42]。有研究表明,合成蛋白质的 rRNA 是植物的一个重要 P 库,高生长率需要投入

更多的 rRNA 以满足合成蛋白质的需求,因此 rRNA 含量增加导致植物细胞中 P 含量增加,进而降低 N/P^[43]。本研究中,遮阴处理下,杉木幼苗叶片 P 含量降低, N/P 增大,这意味着幼苗体内蛋白质合成速度减慢,幼苗生长速率和生物量相对降低,本研究结果中生物量积累的降低也证实了这一点。此外, N 和 P 是限制陆地植物生长和发育的主要元素,植物 N/P 能较好地反映 N、P 养分的限制作用^[5-6],植物叶片 N/P 可作为判断环境对植物生长养分供应状况的重要指标^[44]。以往研究表明,当 N/P<14 时,植物生长主要受 N 素限制;当 N/P>16 时,植物生长受到 P 限制;当介于两者之间时,则表明受到 N、P 的共同限制^[45]。本研究中杉木各器官 N/P 介于 2.60 与 12.17 之间,低于 14,表明杉木幼苗在遮阴处理下,相对 P 而言, N 是限制幼苗生长的主要限制因子,这与智西民等^[3]的研究结果相一致。遮阴处理显著影响杉木幼苗受 N 限制的水平,但是尚未改变其受限状态。一般而言,亚热带常绿林的生产力一般受 P 限制,温带森林生产力受 N 限制^[46-47],本研究对象是个体尺度不足以代表亚热带常绿林,但是这可以说明由于植物个体差异, N、P 限制格局也可能不同于大尺度的格局,即使是在 P 限制的亚热带地区,少数植物元素限制表现可能不同,本研究中的杉木幼苗表现出 N 限制,与王振兴^[48]研究的不同光环境下闽楠(*Phoebe bournei*)幼树表现为 N 限制的结果一致。

4 结 论

遮阴对杉木幼苗生长形态、生物量积累及分配, C、N、P 元素积累及化学计量比均有显著影响。随着遮阴强度的增大,杉木幼苗生长特征主要表现为株高生长增加,地径生长减缓,地上部分生物量分配增加等。而较强的光照有利于促进杉木幼苗生长和生物量积累,其幼苗 C、N、P 积累也最佳。杉木具有适应高光强的形态和生理特征,也能够对遮阴环境做出积极的响应,具有一定的自我调节能力。但高遮阴强度下生长的杉木幼苗生长迟缓,生物量积累较少, C、N、P 积累少,使幼苗生长受到抑制。本研究结合杉木幼苗的生长形态以及生态化学计量特征的分析,揭示了杉木幼苗对不同光环境的适应策略,可为杉木幼苗培育管理提供科学依据。

参考文献(reference):

- [1] 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 [J]. *Biogeochemistry*, 2012, 111(1-3): 1-39. DOI: 10.1007/s10533-011-9640-9.
- [2] LIU Q Q, HUANG Z H, WANG Z N, et al. Responses of leaf morphology, NSCs contents and C:N stoichiometry of *Cunninghamia lanceolata* and *Schima superba* to shading [J]. *BMC Plant Biol*, 2020, 20(1): 354. DOI: 10.1186/s12870-020-02556-4.
- [3] 智西民, 王梦颖, 牛畔青, 等. 遮阴对青桐幼苗生长性状与化学计量特征的影响 [J]. *生态学杂志*, 2021, 40(3): 664-671. ZHI X M, WANG M Y, NIU P Q, et al. Effects of shading on the growth indices and stoichiometric characteristics of *Firmiana platanifolia* seedlings [J]. *Chin J Ecol*, 2021, 40(3): 664-671. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202103.023.
- [4] XIE H, YU M, CHENG X. Leaf non-structural carbohydrate allocation and C:N stoichiometry in response to light acclimation in seedlings of two subtropical shade-tolerant tree species [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2018, 124: 146-154. DOI: 10.1016/j.plaphy.2018.01.013.
- [5] AGREN G L. The C:N:P stoichiometry of autotrophs theory and observations [J]. *Ecol Lett*, 2004, 7(3): 185-191. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00567.x.
- [6] GUSEWELL S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. *New Phytol*, 2004, 164(2): 243-266. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2004.01192.x.
- [7] TANG Z Y, XU W T, ZHOU G Y, et al. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115(16): 4033-4038. DOI: 10.1073/pnas.1700295114.
- [8] 王瑞祺, 罗雨莹, 孙嘉伟, 等. 会同成熟杉木器官 C:N:P 生态化学计量的动态特征 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2020, 40(4): 64-71. WANG R Z, LUO L Y, SUN J W, et al. Seasonal dynamics of leaf, branch and root C:N:P ecological stoichiometry of mature *Cunninghamia lanceolata* in Huitong [J]. *J Central South Univ For Technol*, 2020, 40(4): 64-71. DOI: 10.14067/j.cnki.1673-923x.2020.04.010.
- [9] 罗芊芊, 周志春, 邓宗付, 等. 南方红豆杉天然居群叶片的表型性状和氮磷化学计量特征的变异规律 [J]. *植物资源与环境学报*, 2021, 30(1): 27-35. LUO Q Q, ZHOU Z C, DENG Z F, et al. Variation law of phenotypic traits and nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of leaf of natural populations of *Taxus wallichiana* var. *mairei* [J]. *J Plant Resour Environ*, 2021, 30(1): 27-35. DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2021.01.04.
- [10] 刘俊雁, 董廷发. 云南松形态和叶片碳氮磷化学计量及其海拔变化特征 [J]. *生态学杂志*, 2020, 39(1): 139-145. LIU J Y, DONG T F. Morphology and leaf C, N and P stoichiometry of *Pinus yunnanensis* and their elevational variations [J]. *Chin J Ecol*, 2020, 39(1): 139-145. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202001.016.
- [11] 王凯, 李依杭, 姜涛, 等. 干旱胁迫对杨树幼苗氮磷化学计量特征及分配格局的影响 [J]. *生态学杂志*, 2017, 36(11): 3116-3122. WANG K, LI Y H, JIANG T, et al. Effects of drought stress on N and P stoichiometry and allocation of poplar seedlings [J]. *Chin J Ecol*, 2017, 36(11): 3116-3122. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201711.027.
- [12] 李瑞, 马文超, 吴科君, 等. 三峡库区消落带水位变化对落羽杉 C、N、P 生态化学计量特征的影响 [J]. *生态学报*, 2020, 40(3): 976-984. LI R, MA W C, WU K J, et al. Effects of water-level changes in the hydro-fluctuation zone of Three Gorges reservoir on carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Taxodium distichum* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2020, 40(3): 976-984. DOI: 10.5846/stxb201809071912.
- [13] 韩有志, 王政权. 两个林分水曲柳土壤种子库空间格局的定量比较 [J]. *应用生态学报*, 2003, 14(4): 487-492. HAN Y Z, WANG Z Q. Quantification comparison of spatial pattern of soil seed bank of *Fraxinus mandshurica* in two stands [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2003, 14(4): 487-492.
- [14] 刘青青, 马祥庆, 黄智军, 等. 光强对杉木幼苗形态特征和叶片非结构性碳含量的影响 [J]. *生态学报*, 2019, 39(12): 4455-4462. LIU Q Q, MA X Q, HUANG Z J, et al. Effects of light intensity on the morphology characteristics and leaf non-structural carbohydrate content of Chinese fir seedlings [J]. *Acta Ecol Sin*, 2019, 39(12): 4455-4462. DOI: 10.5846/stxb201805071017.
- [15] ZHOU Y, HUANG L H, WEI X L, et al. Physiological, morphological, and anatomical changes in *Rhododendron agastum* in response to shading [J]. *Plant Growth Regul*, 2017, 81(1): 23-30. DOI: 10.1007/s10725-016-0181-z.
- [16] 张玲, 张东来. 遮阴条件下黄槿生长和生理响应的性别差异研究 [J]. *植物研究*, 2020, 40(5): 735-742. ZHANG L, ZHANG D L. Gender differences in growth and physiological respond of *Phellodendron amurense* Rupr. in condition of overshadow [J]. *Bull Bot Res*, 2020, 40(5): 735-742. DOI: 10.7525/j.issn.1673-5102.2020.05.012.
- [17] 李冬林, 金雅琴, 崔梦凡, 等. 遮阴对香果树叶片生理特性及叶肉细胞超微结构的影响 [J]. *植物研究*, 2020, 40(1): 29-40. LI D L, JIN Y Q, CUI M F, et al. Effects of shading on physiological characteristics and ultrastructure of mesophyll cell of *Emmenoptery shenryi* leaves [J]. *Bull Bot Res*, 2020, 40(1): 29-40. DOI: 10.7525/j.issn.1673-5102.2020.01.006.
- [18] ALI A A, XU C G, ROGERS A, et al. Global-scale environmental control of plant photosynthetic capacity [J]. *Ecol Appl*, 2015, 25(8): 2349-2365. DOI: 10.1890/14-2111.1.
- [19] 智西民, 何靖雯, 王梦颖, 等. 遮阴和土壤类型对青桐幼苗生长和养分含量的影响 [J]. *生态学杂志*, 2020, 39(12): 3961-3970. ZHI X M, HE J W, WANG M Y, et al. Effects of shading and soil types on growth and nutrient content of *Firmiana platanifolia* seedlings [J]. *Chin J Ecol*, 2020, 39(12): 3961-3970. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202012.036.
- [20] 颜洪涛, 虞木奎, 成向荣. 光照强度变化对 5 种耐阴植物氮磷养分含量、分配以及限制状况的影响 [J]. *植物生态学报*, 2017, 41(5): 559-569. XIE H T, YU M K, CHENG X R. Effects of light intensity variation on nitrogen and phosphorus contents, allocation and limitation in five shade-enduring plants [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2017, 41(5): 559-569. DOI: 10.17521/cjpe.2016.0248.
- [21] 康文星, 邓湘雯, 赵仲辉. 林冠截留对杉木人工林生态系统物质循环的影响 [J]. *林业科学*, 2006, 42(12): 1-5. KANG W X, DENG X W, ZHAO Z H. Effects of canopy interception on water and nutrient cycling in the Chinese fir plantation ecosystem [J]. *Sci Silvae Sin*, 2006, 42(12): 1-5. DOI: 10.3321/j.issn:1001-7488.2006.12.001.
- [22] ZHOU L L, SHALOM A D D, WU P F, et al. Litterfall production and nutrient return in different-aged Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations in south China [J]. *J For Res*, 2015, 26(1): 79-89. DOI: 10.1007/s11676-014-0011-y.
- [23] 林思祖, 黄世国, 曹光球, 等. 杉木自毒作用的研究 [J]. *应用生态学报*, 1999, 10(6): 661-664. LIN S Z, HUANG S G, CAO G Q, et al. Auto-intoxication of Chinese fir [J]. *Chin J Appl Ecol*, 1999, 10(6): 661-664.
- [24] 陈楚莹, 张家武, 周崇莲, 等. 改善杉木人工林的林地质量和提高生产力的研究 [J]. *应用生态学报*, 1990, 1(2): 97-106. CHEN C Y, ZHANG J W, ZHOU C L, et al. Researches on improving the quality of forest land and the productivity of artificial *Cunninghamia lanceolata* stands [J]. *Chin J Appl Ecol*, 1990, 1(2): 97-106.
- [25] 郭传阳, 林开敏, 郑鸣鸣, 等. 间伐对杉木人工林土壤微生物生物量碳氮的短期影响 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2020, 44(5): 125-131. GUO C Y, LIN K M, ZHENG M M, et al. Short-term effects of thinning on soil microbial biomass carbon

- and nitrogen in a *Cunninghamia lanceolata* plantation[J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2020, 44(5): 125–131. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.201906007.
- [26] LIU B, LIU Q Q, DARYANTO S, et al. Responses of Chinese fir and *Schima superba* seedlings to light gradients/implications for the restoration of mixed broadleaf-conifer forests from Chinese fir monocultures[J]. For Ecol Manag, 2018, 419/420: 51–57. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.03.033.
- [27] 刘青青, 马祥庆, 李艳娟, 等. 杉木种子萌发及幼苗生长对光强的响应[J]. 应用生态学报, 2016, 27(12): 3845–3852. LIU Q Q, MA X Q, LI Y J, et al. Response of seed germination and seedling growth of Chinese fir to different light intensities[J]. Chin J Appl Ecol, 2016, 27(12): 3845–3852. DOI: 10.13287/j.1001-9332.201612.034.
- [28] 张敏. 东北次生林主要树木种子萌发、幼苗存活与早期生长对光环境的响应[D]. 沈阳: 中国科学院研究生院, 2012. ZHANG M. The germination, seedling survival and early growth of the main tree species in response to light regimes in secondary forests, northeast China[D]. Shenyang: Graduate University of Chinese Academy of Sciences, 2012.
- [29] NIINEMETS Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance[J]. Ecol Res, 2010, 25(4): 693–714. DOI: 10.1007/s11284-010-0712-4.
- [30] 刘柿良, 马明东, 潘远智, 等. 不同光环境对桉木幼苗生长和光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2013, 24(2): 351–358. LIU S L, MA M D, PAN Y Z, et al. Effects of light regime on the growth and photosynthetic characteristics of *Alnus formosana* and *A. cremastogyne* seedlings[J]. Chin J Appl Ecol, 2013, 24(2): 351–358. DOI: 10.13287/j.1001-9332.2013.0166.
- [31] 闫兴富, 刘建利, 贝盖临, 等. 不同光强条件下柠条锦鸡儿的种子萌发和幼苗生长特征[J]. 生态学杂志, 2015, 34(4): 912–918. YAN X F, LIU J L, BEI Z L, et al. Characteristics of seed germination and seedling growth of *Caragana korshinskii* under different light intensities[J]. Chin J Ecol, 2015, 34(4): 912–918. DOI: 10.13292/j.1000-4890.20150311.069.
- [32] PORTSMUTH A, NIINEMETS. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance[J]. Funct Ecol, 2007, 21(1): 61–77. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2006.01208.x.
- [33] DICKMAN E M, NEWELL J M, GONZÁLEZ M J, et al. Light, nutrients, and food-chain length constrain planktonic energy transfer efficiency across multiple trophic levels[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2008, 105(47): 18408–18412. DOI: 10.1073/pnas.0805566105.
- [34] 冯博. 光照对三种北方针叶树种幼苗碳氮分配的影响[D]. 北京: 北京林业大学, 2014. FENG B. Effects of light on partitioning of carbon and nitrogen of three northern coniferous seedlings[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2014.
- [35] 孙恒, 张燕平, 吴疆, 等. 干旱胁迫和遮光对印楝幼苗生长及碳氮代谢的影响[J]. 西北植物学报, 2020, 40(3): 463–470. SUN H, ZHANG Y P, WU J C, et al. Effect of drought stress and shading on growth and carbon-nitrogen metabolism of *Azadirachta indica* seedlings[J]. Acta Bot Boreali-Occidentalia Sin, 2020, 40(3): 463–470. DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.2020.03.0463.
- [36] 肖艳辉, 何金明, 王羽梅. 光照强度对茴香植株生长以及精油的含量和成分的影响[J]. 植物生理学通讯, 2007, 43(3): 551–555. XIAO Y H, HE J M, WANG Y M. Effect of light intensity on plant growth, contents and components of essential oil in fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) [J]. Plant Physiol Commun, 2007, 43(3): 551–555. DOI: 10.13592/j.cnki.ppj.2007.03.046.
- [37] 柳凤娟, 向双, 阳小成, 等. 两种光照生境下4种常绿阔叶树的单位叶面积干重、光合能力与化学防御物质含量比较[J]. 应用与环境生物学报, 2010, 16(4): 462–467. LIU F J, XIANG S, YANG X C, et al. Comparison of leaf mass per area, photosynthetic capacity and chemical defense traits of four evergreen broad-leaved tree species under contrasting light conditions[J]. Chin J Appl Environ Biol, 2010, 16(4): 462–467.
- [38] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等. 云南普洱季风常绿阔叶林优势物种不同生长阶段叶片碳、氮、磷化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2015, 39(1): 52–62. LIU W D, SU J R, LI S F, et al. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry at different growth stages in dominant tree species of a monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu'er, Yunnan Province, China[J]. Chin J Plant Ecol, 2015, 39(1): 52–62. DOI: 10.17521/cjpe.2015.0006.
- [39] 乔新荣. 光照强度对烤烟生长发育、光合特性及品质的影响[D]. 郑州: 河南农业大学, 2007. QIAO X R. Effects of light intensity on the growth, photosynthetic characteristics and quality of flue-cured tobacco [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2007.
- [40] 关义新, 林葆, 凌碧莹. 光、氮及其互作对玉米幼苗叶片光合和碳、氮代谢的影响[J]. 作物学报, 2000, 26(6): 806–812. GUAN Y X, LIN B, LING B Y. The interactive effects of growth light condition and nitrogen supply on Maize (*Zea mays* L.) seedling photosynthetic traits and metabolism of carbon and nitrogen[J]. Acta Agron Sin, 2000, 26(6): 806–812. DOI: 10.3321/j.issn.0496-3490.2000.06.026.
- [41] ELSER J J, FAGAN W F, KERKHOFF A J, et al. Biological stoichiometry of plant production/metabolism, scaling and ecological response to global change[J]. New Phytol, 2010, 186(3): 593–608. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03214.x.
- [42] 任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 等. 中国东部南北样带森林生态系统102个优势种叶片碳氮磷化学计量学统计特征[J]. 应用生态学报, 2012, 23(3): 581–586. REN S J, YU G R, JIANG C M, et al. Stoichiometric characteristics of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus of 102 dominant species in forest ecosystems along the north-south transect of East China[J]. Chin J Appl Ecol, 2012, 23(3): 581–586. DOI: 10.13287/j.1001-9332.2012.0111.
- [43] 程滨, 赵永军, 张文广, 等. 生态化学计量学研究进展[J]. 生态学报, 2010, 30(6): 1628–1637. CHENG B, ZHAO Y J, ZHANG W G, et al. The research advances and prospect of ecological stoichiometry[J]. Acta Ecol Sin, 2010, 30(06): 1628–1637.
- [44] GUSEWELL S, KOERSELMAN W, VERHOEVEN J T A. Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands[J]. Ecol Appl, 2003, 13(2): 372–384. DOI: 10.1890/1051-0761(2003)013[0372:BNRAIO]2.0.CO;2.
- [45] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F M. The vegetation N/P ratio/A new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. J Appl Ecol, 1996, 33(6): 1441–1450. DOI: 10.2307/2404783.
- [46] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2004, 101(30): 11001–11006. DOI: 10.1073/pnas.0403588101.
- [47] WARDLE D A, WALKER L R, BARDGETT R D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences[J]. Science, 2004, 305(5683): 509–513. DOI: 10.1126/science.1098778.
- [48] 王振兴. 闽楠幼树在不同光环境下的生理生态特征[D]. 福州: 福建师范大学, 2012. WANG Z X. Ecophysiological characteristics of *Phoebe bournei* young trees to different light regimes [D]. Fuzhou: Fujian Normal University, 2012.