

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202405052

文程敬, 吴俊文, 景会庆, 等, 2025. 云南松幼苗生长及化学计量对遮阴和干旱互作的响应 [J]. 广西植物, 45(6): 1161–1174.

WEN CJ, WU JW, JING HQ, et al., 2025. Growth and stoichiometry of *Pinus yunnanensis* seedlings in response to shade and drought interaction [J]. *Guihaia*, 45(6): 1161–1174.

云南松幼苗生长及化学计量对遮阴和干旱互作的响应

文程敬^{1,2,3}, 吴俊文^{1,2,3*}, 景会庆^{1,2,3}, 陈刚^{1,2,3}, 李志琪^{1,2,3}, 段贵河^{1,2,3}

(1. 西南林业大学 林学院, 昆明 650224; 2. 西南林业大学 西南地区生物多样性保育国家林业和草原局重点实验室, 昆明 650224; 3. 西南林业大学 西南山地森林资源保育与利用教育部重点实验室, 昆明 650224)

摘要: 为探究云南松 (*Pinus yunnanensis*) 幼苗生长及不同器官的碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征对遮阴和干旱处理的响应规律和适应机制,以1年生云南松幼苗为对象,采用盆栽控制试验,测定分析遮阴和干旱环境下云南松幼苗的生长状况,该试验设置0%遮阴和70%遮阴2个水平,设置正常水分(CK, 80%±5%)、轻度干旱(LD, 65%±5%)、中度干旱(MD, 50%±5%)和重度干旱(SD, 35%±5%)4个水分梯度,测定遮阴和干旱处理下云南松幼苗的生长指标及叶、茎、粗根和细根的C、N、P含量,并计算其化学计量特征。结果表明:(1)在0%遮阴条件和70%遮阴条件下,轻度干旱的苗高、地径和生物量增量均最大;与不遮阴处理相比,遮阴处理下叶生物量增量在各干旱胁迫处理下显著增加。(2)与正常水分处理相比,随干旱胁迫程度增加,遮阴和干旱互作下,云南松幼苗各器官中的C含量变化不显著;叶N含量减少,茎和粗根中的N含量增加,细根N含量则先减少后增加;叶和粗根中的P含量减少,细根P含量增加。(3)各元素的变异性大小顺序为C<N<P;C元素在茎中变异性最小且在茎、粗根和细根中均存在弱变异;N元素在叶中变异性最小;P元素在细根中变异性最大。(4)云南松幼苗各器官中的C、N、P含量之间存在普遍相关性,C含量在粗根与细根之间呈负相关,N含量在叶与细根、茎与粗根及粗根与细根之间呈正相关,P含量在叶与细根之间呈正相关。综上认为,云南松幼苗在干旱环境下生长主要受N元素的限制,遮阴减缓了云南松幼苗生长受N元素的限制,云南松幼苗通过提高对N、P的利用效率来改善幼苗的生境,并缓解干旱胁迫对其造成的伤害。建议今后在林下培育云南松苗木时,可进行适当的遮阴。

关键词: 云南松, 化学计量特征, 干旱胁迫, 遮阴胁迫, 变异性, 相关性

中图分类号: Q945.12 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2025)06-1161-14

Growth and stoichiometry of *Pinus yunnanensis* seedlings in response to shade and drought interaction

WEN Chengjing^{1,2,3}, WU Junwen^{1,2,3*}, JING Huiqing^{1,2,3},
CHEN Gang^{1,2,3}, LI Zhiqi^{1,2,3}, DUAN Guihe^{1,2,3}

收稿日期: 2024-09-09 接受日期: 2024-10-15

基金项目: 国家自然科学基金(31960306); 校级科研专项(110222013)。

第一作者: 文程敬(1999—), 硕士研究生, 主要从事森林培育研究, (E-mail) wencj85925@163.com。

*通信作者: 吴俊文, 博士, 副教授, 主要从事植物生理生态研究, (E-mail) wujunwen@swfu.edu.cn。

(1. College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2. Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Biodiversity Conservation in Southwest China, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 3. Key Laboratory for Forest Resources Conservation and Utilization in the Southwest Mountains, Ministry of Education, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: In order to investigate the growth of *Pinus yunnanensis* seedlings and the stoichiometric characteristics of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) of different organs in response to shade and drought treatments and the adaptive mechanism, the growth of *P. yunnanensis* seedlings in shade and drought environments was measured and analyzed in a potting controlled experiment using 1-year-old *P. yunnanensis* seedlings as the subject. The experiment was set up with two levels of 0% shade and 70% shade, and four moisture gradients of normal moisture (CK, 80%±5%), light drought (LD, 65%±5%), moderate drought (MD, 50%±5%) and severe drought (SD, 35%±5%) were set to determine the growth indexes of *P. yunnanensis* seedlings under shade and drought treatments, as well as the C, N, and P contents of leaf, stem, coarse root and fine root, and calculate their stoichiometric characteristics. The results were as follows: (1) Seedling height, ground diameter and biomass increment were the greatest under 0% shade and 70% shade conditions with LD; leaf biomass increment was significantly increased under the shade treatment (70% shade) compared with no shade treatment (0% shade) in all drought stress treatments. (2) Compared with the normal water treatment, with the increase of drought stress degree, the C content in each organ of *P. yunnanensis* seedlings under the shade and drought interaction did not change significantly; the N content in leaf decreased, the N contents in stem and coarse root increased, and the N content in fine root decreased and then increased; the P content in leaf and coarse root decreased, and the P content in fine root increased. (3) The order of variability of each element was C<N<P; C element had the smallest variability in stem and weak variability in stem, coarse root and fine root; N element had the smallest variability in leaf; P element had the largest variability in fine root. (4) There was a general correlation among the C, N and P contents in each organ of *P. yunnanensis* seedlings. C content was negatively correlated between coarse root and fine root, N content were positively correlated between leaf and fine root, stem and coarse root, and coarse root and fine root, and P content was positively correlated between leaf and fine root. In summary, the growth of *P. yunnanensis* seedlings in drought environment is mainly limited by N element; shade slows down the growth of *P. yunnanensis* seedlings limited by N element. *P. yunnanensis* seedlings improve the habitat of seedlings by increasing the utilization efficiency of N and P, and can alleviate the damage caused by drought stress. It is recommended that appropriate shade be provided when cultivating *P. yunnanensis* seedlings in the forest understory in the future.

Key words: *Pinus yunnanensis*, stoichiometric characteristics, drought stress, shade stress, variability, correlation

光照是植物进行光合作用的必备条件,水分是植物生长代谢过程中最重要的环境因子,当植物所在生长环境的水分条件和光照强度发生变化时,会导致其光合特性及形态结构发生改变(刘建锋等,2011;邓秀秀等,2020)。干旱通常会影响植物的生长发育及生理过程,阻碍植物的呼吸作用,进而改变植物体内的养分和物质的分配比例(Sainju et al., 2017)。有研究表明,遮阴减少了光能的供应,减弱了光合固碳的能力,以及改变水分消耗值,进而影响植物的水分利用效率(邓秀秀等,2024);遮阴会造成植株碳摄取困难,干扰植株的碳素分配,却在一定程度上减轻干旱对植株生长发育的影响(王林等,2020)。同时,遮阴和干旱

互作对植物生长的影响存在四种假说:一是“相互作用理论”(Holmgren et al., 1997),认为中度遮阴可以减缓干旱对植物生长的负面影响,但重度遮阴和高光照则会加重干旱对植物生长发育的影响;二是“权衡理论”(Smith & Huston, 1989),认为植物在遮阴环境下生长,会向地上器官运输更多的营养物质,减少营养物质向根系中转移,影响植物对水分的吸收,从而加重干旱对植物生长的影响;三是“促进理论”(Quero et al., 2006),认为遮阴可以减轻植物生长受干旱的影响,改善植物在干旱环境下的生长状况;四是“独立理论”(Holmgren, 2000),认为遮阴与干旱互作对植物生长发育不存在影响。

碳(C)、氮(N)、磷(P)是参与植物各项生命活动的重要化学元素(Fan et al., 2015)。为了适应不同的生长环境,植物在生长发育过程中其体内的各元素含量会发生变化,同时C、N、P的化学计量比也会发生相应的改变,其中植物的养分利用效率可由C与N和P的比值体现(Meng et al., 2014),植物生长所受限制的关键指标可由氮与磷的比值评估(Yuan et al., 2011)。王凯等(2018)对榆树(*Ulmus pumila*)幼苗的研究发现,土壤水分含量不足会影响榆树幼苗对N、P的吸收,幼苗生长主要受N元素限制,随着水分含量急剧降低,叶、茎和粗根生长转变为受P限制。李晓庆等(2023)研究发现,干旱和遮阴互作会降低中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis*)的水分输导能力、光合作用、生物量积累等。马志良等(2014)研究发现,适度遮阴会提高紫花苜蓿(*Medicago sativa*)的养分含量及营养元素的利用效率。王晓洁等(2015)认为开展对植物各器官生态化学计量研究,有助于了解植物各器官间养分含量的利用关系及差异,可以更好地了解植物生长过程中的养分利用策略及对环境的适应能力。

云南松(*Pinus yunnanensis*)属于松科常绿针叶乔木,三针一束,是中国西南地区的特有树种。在自然林下云南松幼苗生长,主要受光照、土壤和水分条件的影响,充足的光照有利于幼苗进行光合作用,促进生长,良好的土壤质量能为幼苗生长提供足够的水分及营养物质,适宜的水分条件有利于幼苗的根系发育。同时,在不同林龄下,云南松幼苗受到的光照和水分条件的影响不同,其生长发育的情况也会不同。由于云南松种子主要在秋季开始落地,此时是西南地区旱季来临之际,阻碍了云南松幼苗在林下的生长发育,云南松主要分布区域的冬春干旱较为明显容易受到干旱胁迫,并且林内形成了不同的光照环境,林下云南松苗木的生长受到光照和水分的复合作用效应。目前,国内外对云南松幼苗生长培育的研究主要有激素(樊玉坤等, 2018)、水(郭樑等, 2014)、肥(孙琪等, 2016)等;对云南松干旱胁迫的研究主要有干旱胁迫对云南松幼苗的影响(高成杰等, 2020),干旱胁迫下云南松幼苗的转录组差异(王丽娜等, 2024),云南松幼苗对持续干旱胁迫的响应(刘元玺等, 2023),以及干旱胁迫下云南松幼苗的响应(刘元玺等, 2024a)等方面。然而,对遮阴和干旱胁迫下云南松幼苗化学

计量特征的变化规律依然不清楚。本试验以1年生云南松幼苗为研究对象,采用不同遮阴水平和不同强度干旱胁迫,研究遮阴和干旱胁迫对云南松幼苗生长及各器官的C、N、P含量变化的影响,从化学计量角度去理解遮阴和干旱胁迫处理对云南松抗逆性的影响,为云南松人工林栽培管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验设置在西南林业大学树木园,位于102°46' E、25°03' N,该地区的气候为亚热带高原季风气候,海拔1 954 m,年平均气温16.5℃,年平均降水量1 035 mm,年平均相对湿度67%(刘元玺等, 2024a)。

1.2 试验材料

试验用土采用本地红壤土与腐殖土采用体积比为3:2的比例混合制成,其中土壤全碳(C)、全氮(N)、全磷(P)含量分别为12.30、2.34、0.96 g·kg⁻¹。试验选用1年生云南松幼苗为对象,种源来自双柏县马龙河林场的云南松良种,于2022年4月移栽至塑料花盆中,每盆栽植1株幼苗,装土约5 kg,花盆底部放置托盘,幼苗移栽后保持正常浇水和管护。

1.3 试验设计

采用双因素试验设计,除设定的光照和水分外其他条件保持一致。于2022年8月15日开始试验,10月15日结束,共持续60 d。为模拟自然环境光照和水分条件,试验设置正常光照条件(0%遮阴)和遮阴(70%)2个遮阴水平及正常水分处理(CK)、轻度干旱胁迫(light drought, LD)、中度干旱胁迫(moderate drought, MD)和重度干旱胁迫(severe drought, SD)4个水分梯度,土壤含水量分别为田间持水量的80%±5%、65%±5%、50%±5%、35%±5%,即实际含水量分别为21.38%~19.13%、18.00%~15.75%、14.63%~12.38%、11.25%~9%(吴俊文等, 2016)。每个处理3个重复,每个重复10株幼苗。试验期间用土壤水分测试仪测定土壤含水量,并对所有盆栽进行称重,及时补充适量水分,以达到试验设计要求(刘元玺等, 2024a)。

1.4 测定方法

试验开始前和结束后,分别用游标卡尺和钢尺测量地径和苗高,并计算试验期间的苗高和地

径的增长量。每个处理随机挑选5株幼苗进行取样,用剪刀剪开塑料花盆,将幼苗完整取出,清洗幼苗表面的杂质及土壤。将幼苗按直径大于2 mm的粗根和直径小于2 mm的细根及茎和叶分类标记,随后放入烘箱105℃杀青30 min,再调至80℃烘干至质量恒定,最后测量叶、茎、粗根和细根的干质量,并计算各处理的总生物量。分别用重铬酸钾浓硫酸氧化法、奈氏比色法和钒钼黄比色法测定全碳、全氮和全磷含量(鲍士旦,2000),最后计算各器官C:N、C:P和N:P比值。

1.5 数据处理

用Microsoft Excel 2016整理数据,数据用“平均值±标准差”表示。用SPSS 27.0统计分析软件对数据进行多因素方差分析(multi-factor ANOVA)及差异显著性分析,用Origin 2021绘图。变异系数(coefficient of variation, CV): $CV = \text{标准偏差}(SD) / \text{平均值}(M) \times 100\%$ (刘万德等,2015)。

2 结果与分析

2.1 遮阴和干旱处理对云南松苗木生长的影响

由表1可知,在0%遮阴条件下,与CK处理相比,苗高增量在MD和SD处理下存在显著性差异($P < 0.05$),地径增量在不同处理间存在显著性差异($P < 0.05$),表现为 $LD > CK > MD > SD$;与CK处理相比,生物量增量在LD、MD和SD处理下存在显著性差异($P < 0.05$),叶生物量增量在不同处理间存在显著性差异($P < 0.05$),表现为 $LD > MD > SD > CK$,茎生物量增量在LD和MD处理下存在显著性差异($P < 0.05$),粗根生物量增量在LD、MD和SD处理下无显著性差异($P > 0.05$),细根生物量增量在LD和SD处理下存在显著性差异($P < 0.05$)。

在70%遮阴条件下,苗高增量在不同处理间无显著性差异($P > 0.05$),与CK处理相比,地茎增量在LD、MD和SD处理下存在显著性差异($P < 0.05$);与CK处理相比,生物量增量在LD处理下显著性增加($P < 0.05$),叶生物量增量在不同处理间无显著性差异($P > 0.05$),茎生物量增量在MD和SD处理下显著减少,粗根生物量增量在不同处理间无显著性差异($P > 0.05$),细根生物量增量在MD处理下显著增加($P < 0.05$)。与0%遮阴相比,70%遮阴条件下,苗高增量在CK与LD处理下显著减少($P < 0.05$),在MD和SD处理下显著增加

($P < 0.05$),地茎增量在CK、LD和MD处理下显著减少($P < 0.05$);与0%遮阴相比,遮阴处理下叶生物量增量在各干旱处理下均显著增加($P < 0.05$),说明遮阴促进了叶生物量的增加。

2.2 遮阴和干旱处理对云南松幼苗各器官化学计量的影响

由表2可知,云南松幼苗叶C含量受遮阴水平和干旱胁迫程度及交互作用影响显著($P < 0.05$),干旱胁迫程度对叶、粗根和细根C含量影响显著($P < 0.05$);遮阴水平和干旱胁迫程度对各器官N含量影响显著($P < 0.05$),遮阴水平和干旱胁迫程度的交互作用对叶、茎和细根的N含量、各器官P含量及各器官C:N均具有极显著影响($P < 0.01$);叶、茎的C:P受遮阴水平影响显著($P < 0.05$),各器官C:P受干旱胁迫程度影响显著($P < 0.05$);遮阴水平和干旱胁迫程度及交互作用对叶、茎、粗根的N:P影响显著($P < 0.05$)。

由图1可知,在0%遮阴条件下,云南松幼苗叶C含量在LD处理下最低,较CK处理下降了24.37%,茎C含量在各处理间无显著性差异($P > 0.05$),粗根C含量在MD处理下最高,较CK处理升高了12.52%,细根C含量在MD处理下最低,较CK处理下降了21.28%;叶N含量CK与MD处理间无显著性差异($P > 0.05$),茎N含量在SD处理下最高,较CK处理升高了26.16%,与CK处理相比,粗根N含量在LD、MD和SD处理下无显著性差异($P > 0.05$),细根N含量在SD处理下最高,较CK处理升高了54.02%;叶P含量在LD和SD处理下最高,较CK处理分别提高了213.43%和215.09%,茎P含量在各处理间存在显著性差异($P < 0.05$),在MD处理下含量最低,较CK处理下降了207.12%,粗根P含量在各处理间存在显著性差异($P < 0.05$),在SD处理下含量最低,较CK处理下降了25.48%,细根P含量在各处理间存在显著性差异($P < 0.05$),在MD处理下含量最低,较CK处理下降了62.26%。

在70%遮阴条件下,云南松幼苗叶C含量在SD处理下最低,较CK处理下降了12.65%,茎和粗根C的含量在不同处理间无显著性差异($P > 0.05$),细根C含量在MD处理下最低,较CK处理下降了10.17%;叶N含量在SD处理下最低,较CK处理下降了13.52%,茎N含量在SD处理下最高,较CK处理升高了39.52%,粗根N含量在SD

表 1 不同遮阴和干旱处理下云南松幼苗苗高、地径和生物量及生物量分配变化情况
Table 1 Changes in seedling height, ground diameter, biomass and biomass allocation of *Pinus yunnanensis* seedlings under different shade and drought treatments

遮阴水平 Shade level (%)	干旱胁迫程度 Drought stress degree	苗高增量 Increment of seedling height (cm)	地径增量 Increment of ground diameter (mm)	生物量增量 Increment of biomass (g)	叶生物量 增量 Increment of leaf biomass (g)	茎生物量 增量 Increment of stem biomass (g)	粗根生物量 增量 Increment of coarse root biomass (g)	细根生物量 增量 Increment of fine root biomass (g)
0	CK	3.46±0.12a	2.53±0.17b	5.70±0.23b	1.93±0.19e	0.97±0.25d	0.23±0.17b	0.13±0.09e
	LD	3.29±0.12a	4.53±0.17a	6.50±0.23a	5.33±0.19b	2.73±0.25a	0.77±0.17ab	1.03±0.09a
	MD	1.74±0.12c	1.31±0.17d	4.70±0.23cd	4.17±0.19c	2.3±0.25ab	0.63±0.17ab	0.40±0.09de
	SD	1.67±0.12c	0.30±0.17e	4.50±0.23cd	3.13±0.19d	1.23±0.25cd	0.57±0.17ab	0.57±0.09cd
70	CK	2.58±0.12bc	1.72±0.17cd	3.10±0.23ef	5.93±0.19a	2.17±0.25ab	0.93±0.17a	0.63±0.09bcd
	LD	2.85±0.12b	2.46±0.17b	4.10±0.23cd	5.97±0.19a	2.43±0.25ab	0.73±0.17ab	0.90±0.09ab
	MD	2.88±0.12b	0.68±0.17e	3.40±0.23ef	5.8±0.19ab	1.87±0.25bc	1.07±0.17a	1.00±0.09a
	SD	2.76±0.12b	0.53±0.17e	3.20±0.23ef	6.07±0.19a	1.80±0.25bc	0.63±0.17ab	0.37±0.09de

注：不同字母表示同一遮阴水平下不同干旱处理间差异显著 ($P<0.05$)。

Note: Different letters indicate significant differences between different drought treatments at the same shade level ($P<0.05$).

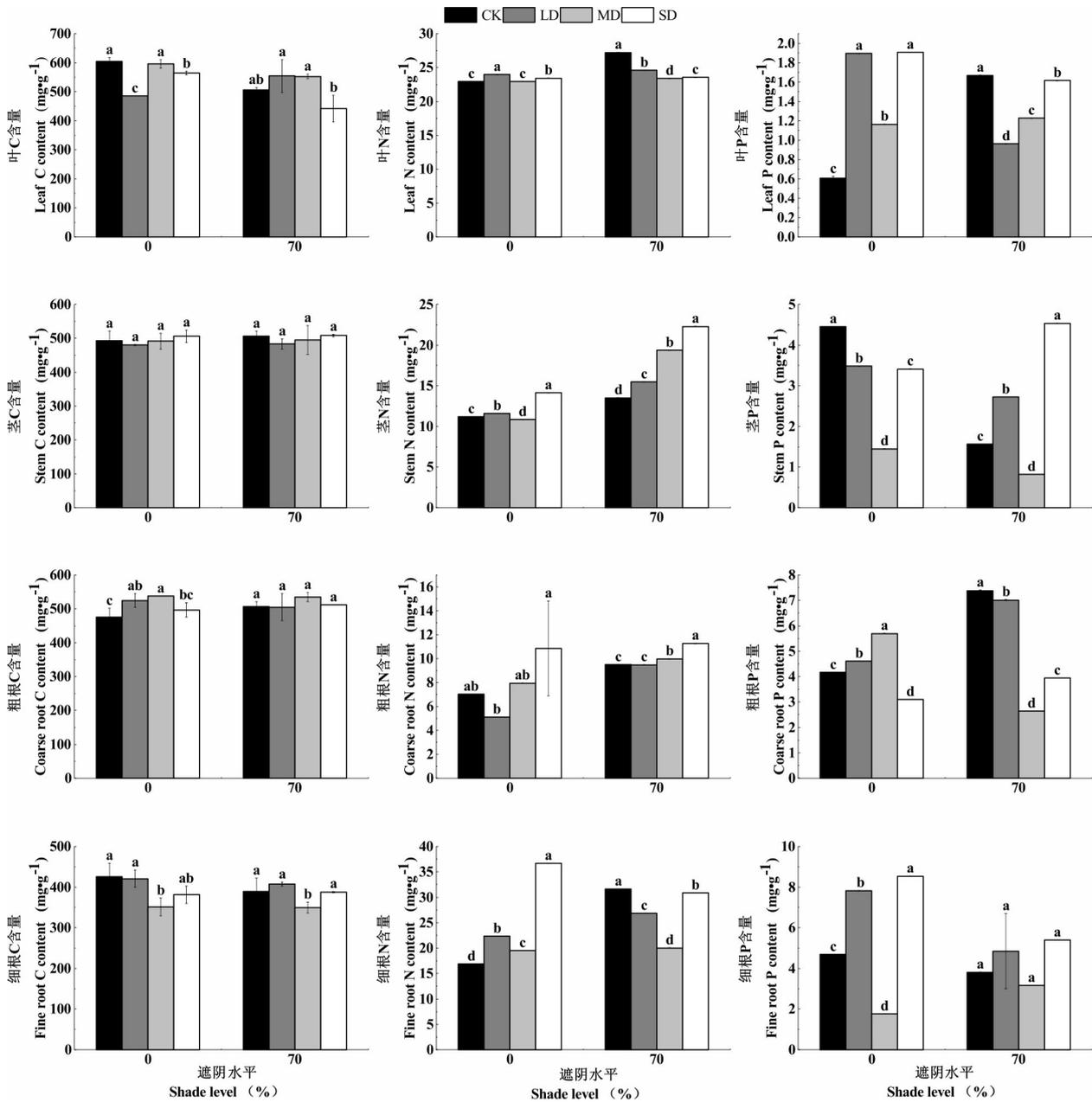
表 2 不同遮阴和干旱处理下对云南松幼苗化学计量的双因素方差分析 (F 值)

Table 2 Two-way ANOVA of different shade and drought treatments on the stoichiometry of *Pinus yunnanensis* seedlings (F value)

元素 Element	器官 Organ	遮阴水平 Shade level	干旱胁迫程度 Drought stress degree	遮阴水平 × 干旱胁迫程度 Shade level × Drought stress degree
碳 C	叶 Leaf	19.092 **	8.600 *	14.830 **
	茎 Stem	0.350	1.432	0.085
	粗根 Coarse root	0.456	5.029 *	1.678
	细根 Fine root	1.584	10.510 **	1.109
氮 N	叶 Leaf	23 275.278 **	9 068.252 **	11 857.740 **
	茎 Stem	705 978.426 **	139 767.287 **	52 006.629 **
	粗根 Coarse root	16.332 **	7.757 *	2.008
	细根 Fine root	473 705.455 **	1 348 876.074 **	725 308.124 **
磷 P	叶 Leaf	85.056 **	11 058.038 **	23 917.182 **
	茎 Stem	458 937.563 **	1 056 672.690 **	499 956.479 **
	粗根 Coarse root	32 482.095 **	59 738.465 **	86 601.943 **
	细根 Fine root	71.799 **	80.279 **	48.486 **
碳 : 氮 C : N	叶 Leaf	49.982 **	11.865 **	21.897 **
	茎 Stem	375.472 **	54.692 **	19.235 **
	粗根 Coarse root	85.585 **	32.855 **	86 601.943 **
	细根 Fine root	85.290 **	65.335 **	66.237 **
碳 : 磷 C : P	叶 Leaf	94.434 **	167.423 **	323.544 **
	茎 Stem	221.072 **	374.286 **	76.985 **
	粗根 Coarse root	1.749	284.017 **	388.729 **
	细根 Fine root	0.651	3.268 *	2.740
氮 : 磷 N : P	叶 Leaf	117.545 **	1 206.526 **	1 994.609 **
	茎 Stem	1 010 770.986 **	722 977.533 **	296 797.070 **
	粗根 Coarse root	4.529 *	24.625 **	13.716 **
	细根 Fine root	3.138	1.578	2.747

注：遮阴水平、干旱胁迫程度及其交互作用对云南松幼苗各器官的影响。* 表示 $P<0.05$ ；** 表示 $P<0.01$ 。

Note: Effects of shade level, drought stress degree and their interaction on each organ of *Pinus yunnanensis* seedlings. * indicates $P<0.05$; ** indicates $P<0.01$.



不同小写字母表示相同遮阴水平下不同干旱处理之间差异显著 ($P < 0.05$), 下同。

Different lowercase letters indicate significant differences between different drought treatments under the same shade level ($P < 0.05$), the same below.

图 1 遮阴和干旱交互下云南松幼苗各器官 C、N、P 含量

Fig. 1 C, N and P contents of each organ of *Pinus yunnanensis* seedlings under shade and drought interaction

处理下最高, 较 CK 处理升高了 15.79%, 细根 N 含量在 MD 处理下最低, 较 CK 处理下降了 36.73%; 叶 P 含量在 LD 处理下最低, 较 CK 处理下降了 42.17%, 茎 P 含量在 SD 处理下最高, 较 CK 处理升高了 64.56%, 粗根 P 含量在 MD 处理下最低, 较

CK 处理下降了 64.03%, 细根 P 含量在 SD 处理下最高, 较 CK 处理升高了 42.11%。

2.3 遮阴和干旱处理对云南松幼苗各器官 C : N、C : P、N : P 的影响

由图 2 可知, 在 0% 遮阴条件下, 与 CK 处理相

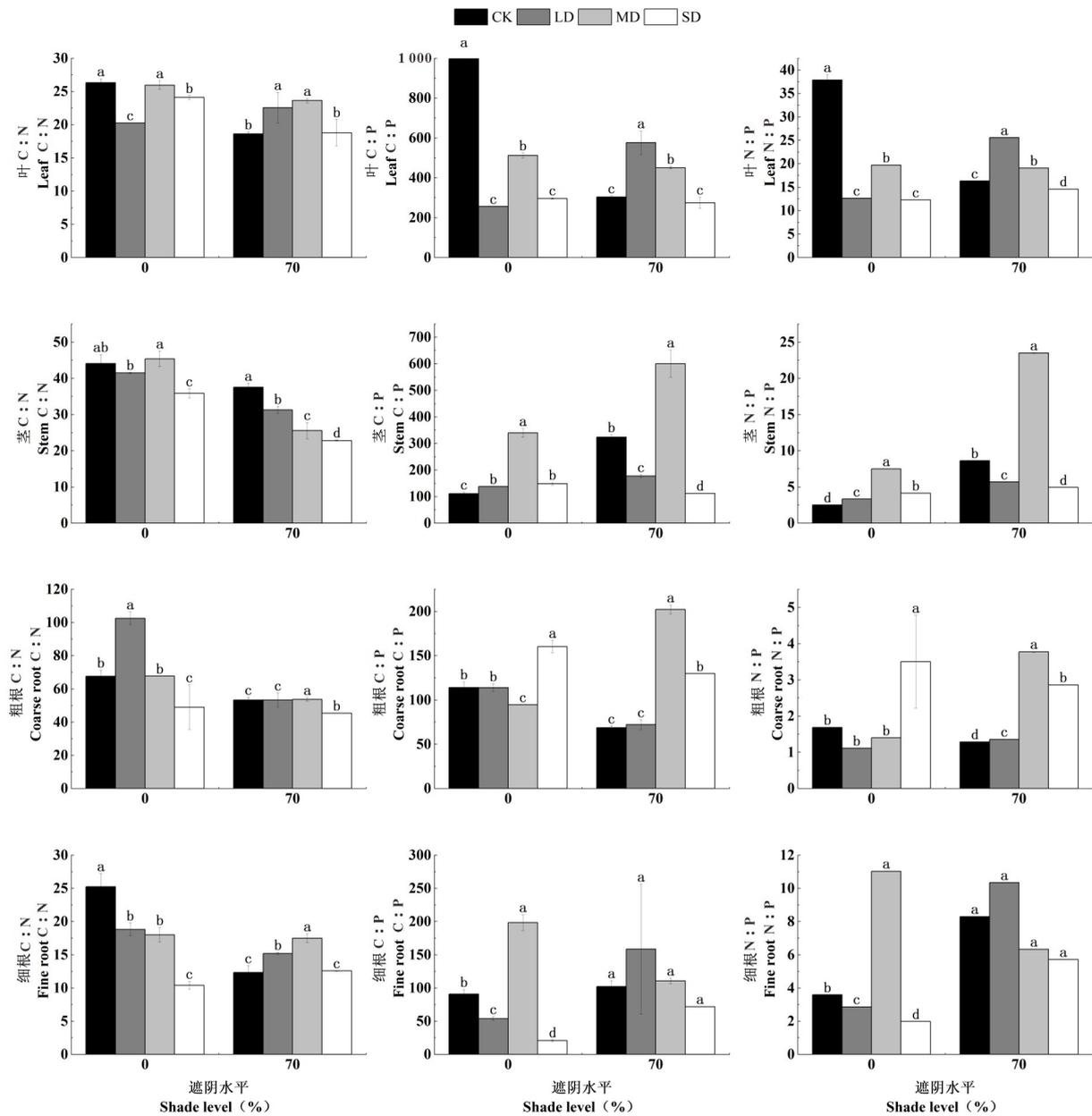


图 2 遮阴和干旱互作下云南松幼苗各器官 C、N、P 化学计量比

Fig. 2 C, N, P stoichiometric ratios of each organ of *Pinus yunnanensis* seedlings under shade and drought interaction

比,云南松幼苗叶 C : N 在 LD 处理下下降了 24.71%,茎 C : N 在 SD 处理下下降了 23.17%,粗根 C : N 在 LD 处理下升高了 63.91%,细根 C : N 在 LD、MD 和 SD 处理下分别下降了 23.34%、27.46%和 52.91%;与 CK 处理相比,叶 C : P 在 LD 处理下下降了 290.76%,茎 C : P 在 MD 处理下升高了 208.18%,粗根 C : P 在 SD 处理下升高了 29.16%,细根 C : P 在 MD 处理下升高了

110.20%;与 CK 处理相比,叶 N : P 在 LD 处理下下降了 57.38%,茎 N : P 在 MD 处理下升高了 66.49%,粗根 N : P 在 SD 处理下升高了 107.34%,细根 N : P 在 MD 处理下升高了 207.24%。

在 70%遮阴条件下,与 CK 处理相比,云南松幼苗叶 C : N 在 MD 处理下升高了 21.01%,茎 C : N 在 SD 处理下下降了 37.5%,粗根 C : N 在 SD 处理下下降了 12.13%,细根 C : N 在 MD 处理下升

表 3 云南松幼苗不同器官 C、N、P 含量及比值的变异特征

Table 3 Variation characteristics of C, N, P contents and ratios in different organs of *Pinus yunnanensis* seedlings

元素 Element	器官 Organ	最小值 Min. ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	最大值 Max. ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	平均值 M ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	标准偏差 SD ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	变异系数 CV (%)
碳 C	叶 Leaf	396.00	617.10	538.11	57.91	10.76
	茎 Stem	452.10	537.90	495.41	21.17	4.27
	粗根 Coarse root	448.80	547.80	511.50	26.40	5.16
	细根 Fine root	330.00	458.70	389.19	32.73	8.41
氮 N	叶 Leaf	22.93	27.24	24.00	3.34	13.91
	茎 Stem	10.82	22.31	14.80	3.93	26.57
	粗根 Coarse root	5.12	15.44	8.90	2.30	25.84
	细根 Fine root	16.85	36.68	25.59	6.69	26.13
磷 P	叶 Leaf	0.59	1.91	1.38	0.45	32.32
	茎 Stem	0.82	4.54	2.81	1.34	47.90
	粗根 Coarse root	2.64	7.40	4.82	1.66	34.39
	细根 Fine root	1.17	18.54	6.26	5.12	81.80
碳 : 氮 C : N	叶 Leaf	16.81	26.92	26.92	3.05	11.32
	茎 Stem	22.65	47.45	35.48	8.08	22.78
	粗根 Coarse root	33.55	106.40	61.55	18.15	29.49
	细根 Fine root	9.81	27.21	16.25	4.60	28.28
碳 : 磷 C : P	叶 Leaf	244.97	1050.07	458.12	238.78	52.12
	茎 Stem	104.45	651.92	243.72	163.31	67.01
	粗根 Coarse root	66.54	172.28	119.41	43.10	36.10
	细根 Fine root	19.42	353.90	100.79	73.90	73.32
氮 : 磷 N : P	叶 Leaf	12.27	39.01	19.75	8.14	41.23
	茎 Stem	2.51	23.51	7.52	6.46	85.93
	粗根 Coarse root	1.11	4.98	2.12	1.10	51.89
	细根 Fine root	1.98	23.03	6.27	4.59	73.18

高了 25.91%; 与 CK 处理相比, 叶 C : P 在 LD 处理下升高了 67.64%, 茎 C : P 在 MD 处理下升高了 74.78%, 粗根 C : P 在 SD 处理下升高了 92.82%, 细根 C : P 在 LD 处理下升高了 55.88%; 与 CK 处理相比, 叶 N : P 在 LD 处理下升高了 56.52%, 茎 N : P 在 MD 处理下升高了 173.05%, 粗根 N : P 在 MD 处理下升高了 193.02%, 细根 N : P 在 SD 处理下下降了 31.20%。

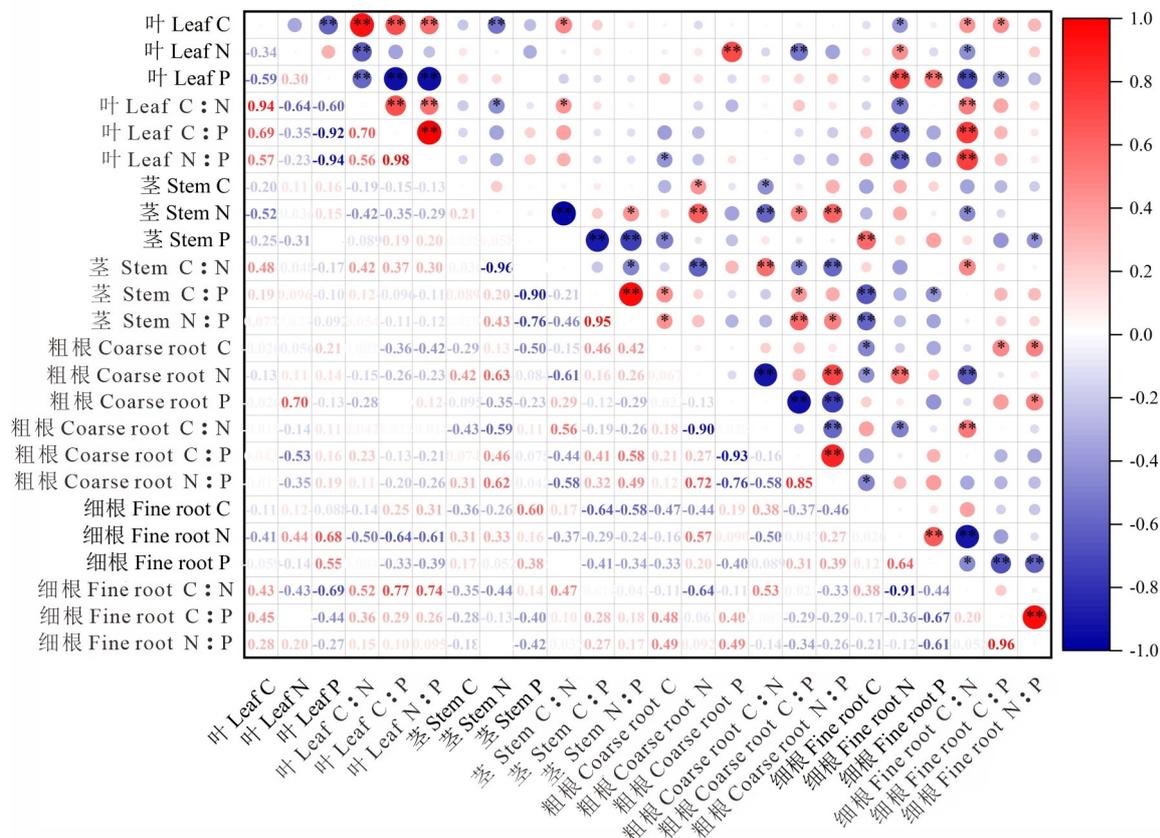
2.4 遮阴和干旱处理下云南松幼苗各器官化学计量的变异特征

变异系数 (CV) 是反映数据离散程度的绝对值, 其中 $CV \leq 10\%$ 为弱变异, $10\% < CV < 100\%$ 为中等变异, $CV \geq 100\%$ 为强变异。由表 3 可知, 云南松幼苗各器官间 C、N、P 含量变化范围分别为

330.00 ~ 617.10 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 、5.12 ~ 36.68 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 、0.59 ~ 18.54 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。云南松幼苗 C、N、P 含量变异系数范围分别为 4.27% ~ 10.76%、13.91% ~ 26.57%、32.32% ~ 81.80%; C : N 变异系数大小顺序为叶 < 茎 < 细根 < 粗根, C : P 变异系数大小顺序为粗根 < 叶 < 茎 < 细根, N : P 变异系数大小顺序为叶 < 粗根 < 细根 < 茎。各器官中的 C、N、P 元素变异性大小为 C < N < P, C 元素在茎中变异性最小且在茎、粗根和细根中均存在弱变异, N 元素在叶中变异性最小, P 元素在细根中变异性最大。

2.5 云南松幼苗各器官化学计量的相关性分析

由图 3 可知, 云南松幼苗各器官中的 C、N、P 含量之间存在普遍相关性 ($P < 0.05$)。C 含量在粗根与细根之间呈负相关 ($P < 0.05$), N 含量在叶与



* 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$ 。

* indicates $P < 0.05$; ** indicates $P < 0.01$.

图 3 云南松幼苗各器官化学计量的相关性分析

Fig. 3 Correlation analysis of stoichiometry of each organ in *Pinus yunnanensis* seedlings

细根、茎与粗根及粗根与细根之间呈正相关 ($P < 0.05$), P 含量在叶与细根之间呈正相关 ($P < 0.05$)。C、N 含量在茎与细根之间呈显著负相关 ($P < 0.05$), C、P 含量在茎与细根之间呈显著正相关 ($P < 0.05$), N、P 含量在叶和细根之间呈显著正相关 ($P < 0.05$)。粗根 N 含量与粗根 N : P 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 粗根 P 含量与粗根 C : P、N : P 呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 细根 N 含量与细根 C : N 呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。

3 讨论

3.1 遮阴和干旱互作下云南松幼苗生长和化学计量的变化规律

当植物所在生长环境发生变化时,其生长代谢活动在一定程度上会受到影响,这主要是因为光合

产物合成能力的改变。光是限制植物进行光合作用的重要外界环境因子,植物一般会通过改变叶面形态、株高、地径及体内养分分配格局来减轻光照对植物生长带来的危害 (Cuit et al., 2017)。水分作为植物生长代谢过程中能量运输及营养转化的重要载体,缺水会导致植物生长受到影响,造成其生长缓慢,生物量降低 (李雁冰等, 2019)。本研究发现,与不遮阴处理相比,遮阴处理下叶生物量在各干旱胁迫处理下明显增加,在 0% 遮阴和 70% 遮阴条件下,LD 处理下的苗高、地茎、生物量、叶生物量和茎生物量增量均最大。这可能是干旱环境下植物为了能够获取更多的水分来维持植物体内的正常代谢和光合作用,需要将更多的生物量分配到地上部分,表明水分亏缺对其地上部分生物量的影响要大于地下部分。同时,不同遮阴条件下,植物生物量的积累与分配策略有显著差异。

本研究发现,在 70%遮阴水平下,与 CK 处理相比,各干旱胁迫处理下叶 C 含量无显著性差异。这可能是在干旱环境下,幼苗吸收养分的能力受到限制,幼苗的正常生长受到了影响,为维持正常的生命活动,幼苗叶片选择关闭了大部分气孔,以减少水分的蒸腾和降低对碳的消耗,使叶 C 含量在幼苗生长过程中形成新的平衡,导致叶 C 含量无显著变化(安玉艳和梁宗锁,2012;文程敬,2024)。在正常光照条件下,与 CK 处理相比,叶 C 含量在重度干旱胁迫程度下降低,而粗根 C 含量在重度干旱胁迫程度下升高。这可能是在重度干旱胁迫下,植物体为保持体内养分元素的稳定性,对干旱环境作出相应的反馈(拓卫卫等,2023),叶 C 含量向粗根转移,可提高根系对土壤养分和水分的吸收与利用,这有助于新根的萌发,从而提高幼苗在重度干旱环境下的存活率。这与陆媛(2015)对干旱胁迫下刺槐幼苗的研究结果相似。正常光照时,叶、茎 N 含量在各处理间变化不明显,粗根 N 含量在中度干旱和重度干旱处理下都高于正常水分处理,在 70%遮阴条件下,随着干旱胁迫程度增加,叶 N 含量在减少,而茎和粗根 N 含量在增加。这可能是随着干旱胁迫加剧土壤氮素的可利用性受到的限制(马富举等,2012),云南松幼苗降低了对 N 元素的吸收与利用,同时 N 元素会从叶向根系转移,这是为了幼苗能在不良环境能够及时从土壤中吸收水分和养分,这也说明遮阴处理能提高幼苗对 N 元素的摄取。正常光照时,叶 P 含量随干旱胁迫程度的加剧而增加,粗根 P 含量整体也呈增加趋势,但在 70%遮阴条件下,叶 P 含量随着干旱胁迫的加剧先降低再升高,与 0%遮阴处理相比,在 70%遮阴条件下,茎 P 含量在轻度和中度干旱胁迫下减少,细根 P 含量整体呈下降趋势。这可能是云南松幼苗应对不良的生长环境时对 P 元素的一种利用策略,通过增加 P 元素含量来合成捕光蛋白,P 元素会在叶上积累合成叶绿素;幼苗为了适应环境,叶对 P 元素吸收和利用效率提高,通过增加 P 元素含量来提高合成叶绿素、蛋白质和核酸速率,进而维持幼苗的正常生长发育。此外,幼苗通过对地下部分 P 含量的分配来适应干旱胁迫及遮阴处理,消耗地下部分的 P 元素,提高幼苗对土壤水分的吸收和运输,这与对黄槿(*Phellodendron amurense*)(孙悦燕和郭跃东,2022)和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)(刘青青

等,2022)的研究结果相似。

本研究发现,在正常光照条件下,随干旱胁迫程度的增加幼苗叶、茎、细根的 C : N 均呈下降趋势,在 70%遮阴条件下,与 CK 处理相比,在轻度和中度干旱胁迫下幼苗叶和细根的 C : N 均呈上升趋势。这可能是随干旱胁迫程度加剧,降低了幼苗对 N 元素的利用效率,而 C 含量在植物体内增加,这样有利于幼苗在逆境环境下生长,随着干旱程度的增加,幼苗对 N 元素的吸收与运输进一步受到影响,导致 N 供应不足,幼苗通过增加对 N 元素的利用来维持正常的代谢活动(王凯等,2018);但随着遮阴水平由 0%增加到 70%,幼苗提高了对 N 元素的利用效率,缓解了干旱对云南松幼苗生长的影响,提高了幼苗对土壤中 N 元素的吸收。本研究还发现,幼苗叶和细根的 C : P 在重度干旱胁迫下均低于正常水分处理、轻度干旱和中度干旱胁迫处理,在重度胁迫处理下粗根 C : P 最高。这主要是重度干旱胁迫提高了 P 在叶和细根中的比例,降低了在粗根中的比例,这不仅有利于细根生长吸收更多的水分和养分,也增加了叶 P 含量来促进幼苗进行光合作用,从而保证了幼苗在重度干旱环境下存活的几率。N : P 可以用来判断植物生长受 N、P 元素限制的状况(Yuan et al., 2011)。温晨等(2021)研究表明,当 N : P 比值小于 14 时,植物生长主要受氮元素限制;当 N : P 比值在 14~16 时,植物的生长受到 N、P 元素的共同限制;当 N : P 比值大于 16 时,植物生长主要受 P 元素限制。本研究发现,在干旱胁迫程度、遮阴和干旱互作下,幼苗粗根和细根的 N : P 比值均小于 14,但在遮阴处理下,粗根和细根的 N : P 比值与不遮阴处理相比有所提高。说明在干旱和遮阴环境下 N 元素对幼苗生长产生了抑制作用,这可能是干旱环境降低了土壤中 N、P 元素的有效性,同时提高了幼苗对 N、P 元素的利用效率(Borken & Matzner, 2009;王凯等,2020);幼苗为适应干旱胁迫程度的加剧,增加了对 N 元素的吸收、运输和同化作用,而干旱环境降低了幼苗的生长速度,导致幼苗对 P 元素的消耗降低(文程敬等,2024);但在遮阴处理下,粗根和细根 N 含量在增加,减缓了云南松幼苗生长受 N 元素的限制。

3.2 遮阴和干旱互作下云南松幼苗化学计量变异特征

由于植物不同器官的结构组成物质与功能不

同, C、N、P 含量及比值会存在差异, 干旱环境下植物 C、N、P 分配格局及化学计量特征也会发生适应性变化(王凯等, 2017)。本研究发现, 遮阴和干旱环境下, 云南松幼苗的 C 和 N 在茎和粗根中的含量均低于在叶中的含量且 N 含量在细根中最高。这可能是叶作为植物进行光合作用的主要场所, 细根作为植物与土壤直接接触的器官, 植物养分和水分的来源主要靠叶和细根, 为保证植物的正常生长, 在不良环境下仍然能够维持相对较高的 N 含量; 茎和粗根的木质化程度较高, 是植物运输和支撑的主要器官, N 含量相对较少(贺合亮等, 2017)。遮阴和干旱处理下, P 元素在叶和茎中含量较低, 在细根和粗根中含量较高, 这与前人的研究结果不同(郑德祥等, 2017), 这可能是遮阴和干旱互作阻碍了叶进行光合作用及地上器官的生长, 幼苗生长减缓了对叶 P 的消耗, 同时由于干旱胁迫处理导致土壤中水分缺失, 影响了植物对养分和水分的吸收, 也影响了细胞的分裂速度, 进而阻碍叶和茎的生长发育, 导致叶和茎中的 P 含量较低; 同时由于干旱胁迫加剧引起栓塞现象, 从而影响土壤 P 元素的溶解, 植物将更多的 P 元素储存在根部中, 用于植物修复受损组织及再生, 进而维持幼苗的生长代谢活动, 也体现了云南松幼苗对不良环境的适应机制(周红艳等, 2017)。

本研究发现, 各器官中的 C、N、P 元素变异性大小分别为 $C < N < P$; C 元素和 N 元素分别在茎和叶中变异性最小, P 元素在细根中变异性最大, 其中只有茎和粗根中的 C 含量是弱变异。这与王凯等(2019)的研究结果相似, 这可能是 C 作为植物体内有机物骨架的基础组成元素, 在植物体内具有高度稳定性, 受外界环境影响引起的变化不大, 所以变异程度最小; 而 N、P 元素在植物体内含量相对较少, 在植物体内的稳定性较低, 变异性往往较大, 温晨等(2021)研究发现, 对于外界环境的变化, P 元素比 N 元素更为敏感, 所以导致云南松幼苗体内的 P 元素变异性程度大于 N 元素。本研究发现, 云南松幼苗粗根和细根中的 N、P 含量整体变异性较大, 叶和茎中的 N、P 含量整体变异性较小。这可能是根部作为与土壤接触的直接器官, 首先感知到土壤水分变化(马富举等, 2012), 然后做出生理变化来适应外界环境变化, 再将感受到的环境变化传递到其他器官, 导致根部 N、P 元素含量变化比在叶和茎中要大。这说明根部对土壤

水分环境的变化比叶和茎的敏感性更高, 云南松幼苗的生长可能受到 N 元素缺失的制约。

3.3 遮阴和干旱互作下云南松幼苗化学计量的相关性分析

在干旱的环境下, 植物通常对养分的吸收及运输影响程度不同, 导致各元素间的关系发生改变(王凯等, 2018)。C、N 和 P 是植物组成最基本的化学元素, 三者之间相互作用, 共同调节植物的生长且具有耦合性(陈佳瑞, 2021; 刘元玺等, 2024b)。本研究发现, 粗根 C 含量与细根 C 含量呈显著负相关, 叶 N 含量与细根 N 含量、茎 N 含量与粗根 N 含量及粗根 N 含量与细根 N 含量之间均呈显著正相关, 叶 P 含量与细根 P 含量呈显著正相关。这可能是由于在干旱环境下幼苗根和茎的木质部形成了栓塞, 导致水分和养分运输受阻, 使养分元素无法随蒸腾作用向上运输(张亚敏等, 2016)。一般情况下, 植物体内 C 元素与 N、P 元素之间呈负相关, N 元素与 P 元素之间呈正相关(雍艳华等, 2016); 而本研究发现, 只有叶 C 与 P 元素间呈显著负相关, 细根 N 与 P 元素之间呈显著正相关, 叶 P 元素与细根 N 元素之间呈显著正相关。这可能是由于遮阴和干旱胁迫严重影响了幼苗对 C、N、P 元素的吸收、利用、运输和储存等生理过程, 导致 C、N、P 元素之间发生解耦作用, 相关性发生变化。这可能是云南松幼苗生长在不良环境下对元素的一种分配格局。

4 结论

(1) 在 0% 遮阴和 70% 遮阴条件下, 轻度干旱的苗高、地径和生物量增量均最大; 与 0% 遮阴处理相比, 70% 遮阴处理下叶生物量增量在各干旱胁迫处理下显著增加。与正常水分处理相比, 随干旱胁迫程度增加, 遮阴和干旱胁迫互作处理下, 云南松幼苗各器官中的 C 含量变化不显著; 叶 N 含量减少, 茎和粗根中的 N 含量增加, 细根 N 含量则先减少后增加; 叶和粗根中的 P 含量减少, 细根 P 含量增加。C : N 在叶和细根中呈上升趋势, 在茎中呈下降趋势; C : P 在叶和粗根中呈上升趋势, 在细根中先上升再下降; N : P 在叶和细根先升高再下降, 在粗根中呈上升趋势。

(2) 各器官中的 C、N、P 元素变异性大小分别为 $C < N < P$; C 元素和 N 元素分别在茎和叶中变异

性最小,P元素在细根中变异性最大,其中只有茎和粗根中的C含量是弱变异。

(3)云南松幼苗各器官中的C、N、P含量之间存在普遍相关性,C含量在粗根与细根之间呈负相关,N含量在叶与细根、茎与粗根及粗根与细根之间呈正相关,P含量在叶与细根之间呈正相关。

综上所述,干旱和遮阴均抑制了云南松幼苗对水分和养分的吸收,二者的交互作用符合“促进理论”;云南松幼苗在干旱环境下生长主要是受N元素的限制,遮阴减缓了云南松幼苗生长受N元素的限制且缓解了干旱胁迫对幼苗造成的伤害,幼苗通过提高对N和P的利用效率来改善幼苗的生境。建议今后在林下培育云南松苗木时,可进行适当的遮阴处理。

参考文献:

- AN YY, LIANG ZS, 2012. Staged strategy of plants in response to drought stress [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 23 (10): 2907-2915. [安玉艳, 梁宗锁, 2012. 植物应对干旱胁迫的阶段性策略 [J]. 应用生态学报, 23(10): 2907-2915.]
- BAO SD, 2000. Soil agrochemical analysis [M]. 3rd ed. Beijing: China Agricultural Publishing House. [鲍士旦, 2000. 土壤农化分析. [M]. 3版. 北京: 中国农业出版社.]
- BORKEN W, MATZNER E, 2009. Reappraisal of drying and wetting effects on C and N mineralization and fluxes in soils [J]. Global Change Biology, 15(4): 808-824.
- CHEN JR, GUANG GL, MENG M, et al., 2021. Effects of drought stress on the stoichiometric characteristics in different organs of three shrub species [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 32(1): 73-81. [陈佳瑞, 王国梁, 孟敏, 等, 2021. 干旱胁迫对3种灌木不同器官化学计量特征的影响 [J]. 应用生态学报, 32(1): 73-81.]
- CUIT R, YUH M, LIH B, et al., 2017. Effect of drought stress and rewating on physiological characteristics of *Pennisetum alopecuroides* seedlings [J]. Pratacultural Science, 34(4): 788-793.
- DENG XX, SHI Z, XIAO WF, et al., 2020. Effects of drought and shading on the growth and photosynthetic characteristics of *Pinus massoniana* seedlings [J]. Acta Ecological Sinica, 40(8): 2735-2742. [邓秀秀, 施征, 肖文发, 等, 2020. 干旱和遮阴对马尾松幼苗生长和光合特性的影响 [J]. 生态学报, 40(8): 2735-2742.]
- DENG XX, SHI Z, ZENG LX, et al., 2024. Effects of drought and shading on instantaneous water use efficiency and $\delta^{13}\text{C}$ of *Pinus massoniana* seedlings [J]. Chinese Journal of Ecology, 43(1): 140-145. [邓秀秀, 施征, 曾立雄, 等, 2024. 干旱和遮阴对马尾松幼苗瞬时水分利用效率及 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响 [J]. 生态学杂志, 43(1): 140-145.]
- FAN HB, WU JP, LIU WF, et al., 2015. Linkages of plant and soil C : N : P stoichiometry and their relationships to forest growth in subtropical plantations [J]. Plant and Soil, 392: 127-138.
- FAN YK, LAN QY, HOU LL, et al., 2018. Research progress of seed germination characteristics and seedling drought resistance of *Pinus yunnanensis* Franch [J]. Seed, 37(2): 47-51. [樊玉坤, 兰芹英, 侯林林, 等, 2018. 云南松种子萌发特性及幼苗抗旱性研究进展 [J]. 种子, 37(2): 47-51.]
- GAO CJ, CUI K, ZHANG CH, et al., 2020. Effects of drought stress on biomass and root morphology of *Pinus yunnanensis* seedlings from different provenances [J]. Journal of Northwest Forestry University, 35(3): 9-16. [高成杰, 崔凯, 张春华, 等, 2020. 干旱胁迫对不同种源云南松幼苗生物量与根系形态的影响 [J]. 西北林学院学报, 35(3): 9-16.]
- GUO L, LI LF, SUN A, et al., 2014. Effect of the moisture on seedling growth of *Pinus yunnanensis* [J]. Seed, 33(6): 64-68. [郭樑, 李莲芳, 孙昂, 等, 2014. 水分对云南松苗木生长的影响 [J]. 种子, 33(6): 64-68.]
- HE HL, YANG XC, LI DD, et al., 2017. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in *S. angustata* shrub on the eastern Qinghai-Xizang Plateau [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 41(1): 126-135. [贺合亮, 阳小成, 李丹丹, 等, 2017. 青藏高原东部窄叶鲜卑花碳、氮、磷化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 41(1): 126-135.]
- HOLMGREN M, SCHEFFER M, HUSTON AM, 1997. The interaction of promotion and competition in plant communities [J]. Ecology, 78(7): 1966-1975.
- HOLMGREN M, 2000. Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: Trade-off in tolerance or facilitation [J]. Oikos. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2000.900107.x.
- LI XQ, LIU YQ, XUE JR, et al., 2023. Effects of drought and shading on water-carbon balance and flavonoids contents of *Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi [J]. Forest Research, 36(3): 129-137. [李晓庆, 刘永强, 薛静茹, 等, 2023. 干旱和遮阴对中国沙棘水碳平衡和黄酮化合物含量的影响 [J]. 林业科学研究, 36(3): 129-137.]
- LI YB, FAN SH, LIU GL, et al., 2019. Effect of shading and drought on the growth and physiological response of *Daemonorops jenkinsiana* [J]. Acta Botanical Boreali-Occidentalia Sinica, 39(6): 1096-1104. [李雁冰, 范少辉, 刘广路, 等, 2019. 遮阴和干旱复合处理对黄藤幼苗个体生长及生理特性的影响 [J]. 西北植物学报,

- 39(6): 1096-1104.]
- LIU JF, YANG WJ, JIANG ZP, et al., 2011. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of the endangered plant *Thuja sutchuenensis* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 31(20): 5999-6004. [刘建锋, 杨文娟, 江泽平, 等, 2011. 遮荫对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响 [J]. *生态学报*, 31(20): 5999-6004.]
- LIU QQ, HUANG ZJ, MA XQ, et al., 2022. Changes of seedling growth and C、N、P stoichiometric characteristics in Chinese fir under shading [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 46(3): 74-82. [刘青青, 黄智军, 马祥庆, 等, 2022. 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)*, 46(3): 74-82.]
- LIU YX, WANG LN, WU JW, et al., 2024a. Response of non-structural carbohydrates of *Pinus yunnanensis* seedlings to drought stress and the hormonal regulation mechanism [J]. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 52(1): 60-70. [刘元玺, 王丽娜, 吴俊文, 等, 2024a. 云南松幼苗非结构性碳水化合物对干旱胁迫的响应及其激素调控 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 52(1): 60-70.]
- LIU YX, WU JW, WANG LN, et al., 2023. Physiological and ecological response characteristics of *Pinus yunnanensis* seedlings under drought stress [J]. *Molecular Plant Breeding*: 1-16 [2024-09-24]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230518.1319.004.html>. [刘元玺, 吴俊文, 王丽娜, 等, 2023. 云南松幼苗生长及生理生化特性对持续干旱胁迫的响应 [J/OL]. *分子植物育种*: 1-16 [2024-09-24]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230518.1319.004.html>.]
- LIU YX, WU JW, ZHAO ZJ, et al., 2024b. Characterization of non-structural carbohydrates and carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of needles in young and middle-aged *Pinus yunnanensis* forests [J]. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 52(3): 30-39. [刘元玺, 吴俊文, 赵志娟, 等, 2024b. 云南松幼龄林和中龄林针叶非结构性碳水化合物与碳氮磷化学计量特征分析 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 52(3): 30-39.]
- LIU WD, SU JR, LI SF, et al., 2015. 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]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39(1): 52-62. [刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等, 2015. 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*, 39(1): 52-62.]
- LU Y, 2015. Effects of drought stress on carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Robinia pseudoacacia* seedlings [D]. Yangling: Northwest A & F University. [陆媛, 2015. 干旱胁迫对刺槐幼苗碳氮磷化学计量特征的影响 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学.]
- QUERO JL, VILLAR R, MARAÑÓN T, et al., 2006. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: Physiological and structural leaf responses [J]. *New Phytologist*, 170(4): 819-834.
- MA FJ, LI DD, CAI J, et al., 2012. Responses of wheat seedlings root growth and leaf photosynthesis to drought stress [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23(3): 724-730. [马富举, 李丹丹, 蔡剑, 等, 2012. 干旱胁迫对小麦幼苗根系生长和叶片光合作用的影响 [J]. *应用生态学报*, 23(3): 724-730.]
- MA ZL, YANG WQ, WU FZ, et al., 2014. Effects of shading on the aboveground biomass and stoichiometry characteristics of *Medicago sativa* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25(11): 3139-3144. [马志良, 杨万勤, 吴福忠, 等, 2014. 遮荫对紫花苜蓿地上生物量和化学计量特征的影响 [J]. *应用生态学报*, 25(11): 3139-3144.]
- MENG W, MURPHY MT, MOORE TR, 2014. Nutrient resorption of two evergreen shrubs in response to long-term fertilization in a bog. [J]. *Oecologia*, 174(2): 365-377.
- SAINJU MU, ALLEN LB, LENNSEN WA, et al., 2017. Root biomass, root/shoot ratio, and soil water content under perennial grasses with different nitrogen rates [J]. *Field Crops Research*, 210: 183-191.
- SMITH T, HUSTON MA, 1989. Theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities [J]. *Vegetatio*, 83(1/2): 49-69.
- SUN Q, CAI NH, CHEN S, et al., 2016. Drought stress on physiological characteristics of *Pinus yunnanensis* seedlings [J]. *Journal of Southwest Forestry University*, 36(3): 18-22. [孙琪, 蔡年辉, 陈诗, 等, 2016. 干旱胁迫对云南松苗木生理特征的影响 [J]. *西南林业大学学报*, 36(3): 18-22.]
- SUN YY, GUO YD, 2022. Photosynthetic characteristics and C and N stoichiometry of *Phellodendron amurense* seedlings under shading and nitrogen application [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 42(10): 1739-1748. [孙悦燕, 郭跃东, 2022. 遮阴和施氮对黄檗幼苗叶片光合特性和碳氮计量特征的影响 [J]. *西北植物学报*, 42(10): 1739-1748.]
- TUO WW, FAN JW, ZHOU YJ, et al., 2023. Evolutionary relationship of ecological stoichiometric characteristics between soil and plant of *Pinus sylvestris* forest in Mu Us sandy land [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 30(6): 177-186. [拓卫卫, 范家伟, 周雅洁, 等, 2023. 毛乌素沙地樟子松林植物-土壤生态化学计量特征演变关系 [J]. *水土保持研究*, 30(6): 177-186.]
- WANG K, LEI H, WANG ZY, et al., 2019. Distribution and stoichiometric characteristics of C, N and P in *C.*

- microphylla seedlings under drought stress [J]. Forest Research, 32 (4): 47-56. [王凯, 雷虹, 王宗琰, 等, 2019. 干旱胁迫下小叶锦鸡儿幼苗 C、N、P 分配规律及化学计量特征 [J]. 林业科学研究, 32(4): 47-56.]
- WANG K, LI YH, JIANG T, et al., 2017. Effects of drought stress on N and P stoichiometry and allocation of poplar seedlings [J]. Chinese Journal of Ecology, 36(11): 3116-3122. [王凯, 李依杭, 姜涛, 等, 2017. 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, 36(11): 3116-3122.]
- WANG K, SHEN C, SONG LN, et al., 2020. Variations in C, N and P stoichiometry of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings under continuous drought [J]. Chinese Journal of Ecology, 39(7): 2175-2184. [王凯, 沈潮, 宋立宁, 等, 2020. 持续干旱下沙地樟子松幼苗 C、N、P 化学计量变化规律 [J]. 生态学杂志, 39(7): 2175-2184.]
- WANG K, SHEN C, SUN B, et al., 2018. Effects of drought stress on C, N and P stoichiometry of *Ulmus pumila* seedlings in Horqin sandy land, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 29(7): 2286-2294. [王凯, 沈潮, 孙冰, 2018. 干旱胁迫对科尔沁沙地榆树幼苗 C、N、P 化学计量特征的影响 [J]. 应用生态学报, 29(7): 2286-2294.]
- WANG L, DAI YX, ZHANG JS, et al., 2020. Effects of water and light conditions on photosynthesis and growth of soybean in walnut-soybean agroforestry system [J]. Scientia Silvae sinicae, 56(4): 188-196. [王林, 代永欣, 张劲松, 等, 2020. 水分和光照条件对核桃-黄豆农林复合系统中黄豆光合作用和生长的影响 [J]. 林业科学, 56(4): 188-196.]
- WANG LN, WU JW, HU HC, et al., 2024. Differential analysis of the transcriptome of *Pinus yunnanensis* seedlings under drought stress [J/OL]. Molecular Plant Breeding: 1-17 [2024-09-24]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220712.1646.008.html>. [王丽娜, 吴俊文, 胡昊程, 等, 2024. 干旱胁迫下云南松幼苗的转录组差异分析 [J/OL]. 分子植物育种: 1-17 [2024-09-24]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220712.1646.008.html>.]
- WANG XJ, XIAO D, ZHANG K, et al., 2015. Leaf and root N:P stoichiometry for common plants in a natural broadleaved Korean pine forest in Northeast China [J]. Chinese Journal of Ecology, 34(12): 3283-3288. [王晓洁, 肖迪, 张凯, 等, 2015. 凉水天然阔叶红松林植物叶片与细根的 N:P 化学计量特征 [J]. 生态学杂志, 34(12): 3283-3288.]
- WEN C, YANG ZJ, YANG L, et al., 2021. Ecological stoichiometry characteristics of plants and soil under different vegetation types in the semi-arid loess small watershed [J]. Acta Ecologica Sinica, 41(5): 1824-1834. [温晨, 杨智姣, 杨磊, 等, 2021. 半干旱黄土小流域不同植被类型植物与土壤生态化学计量特征 [J]. 生态学报, 41(5): 1824-1834.]
- WEN CJ, WU JW, JING HQ, et al., 2024. The effects of drought stress on the stoichiometric characteristics of C, N, and P in *Pinus yunnanensis* seedling [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 44(7): 1129-1140. [文程敬, 吴俊文, 景会庆, 等, 2024. 干旱胁迫对云南松幼苗 C、N、P 化学计量特征的影响 [J]. 西北植物学报, 44(7): 1129-1140.]
- WU JW, LIU S, LI JY, et al., 2016. Photosynthetic and water consumption of tree species utilized for afforestation of rocky desert in Guangdong Province [J]. Acta Ecologica Sinica, 36(11): 3429-3440. [吴俊文, 刘珊, 李吉跃, 等, 2016. 干旱胁迫下广东石漠化地区造林树种光合和耗水特性 [J]. 生态学报, 36(11): 3429-3440.]
- YONG YH, ZHANG X, WANG SM, et al., 2016. Salt accumulation in vegetative organs and ecological stoichiometry characteristics in typical halophytes in Xinjiang, China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 40(12): 1267-1275. [雍艳华, 张霞, 王绍明, 等, 2016. 新疆典型盐生植物营养器官盐分积累与生态化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 40(12): 1267-1275.]
- YUAN ZY, CHEN HYH, REICH PB, 2011. Global scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus [J]. Nature Communications, 2: 344.
- ZHANG YM, MA KM, LI FL, et al., 2016. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) promotes *Bauhinia faberi* var. *microphylla* seedling growth under drought stress conditions [J]. Acta Ecologica Sinica, 36(11): 3329-3337. [张亚敏, 马克明, 李芳兰, 等, 2016. 干旱胁迫条件下 AMF 促进小马鞍羊蹄甲幼苗生长的机理研究 [J]. 生态学报, 36(11): 3329-3337.]
- ZHENG DX, CAI YX, YANG YJ, et al., 2017. Analysis of the stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen, and phosphorus in the young tree organs of the main tree species in the natural forest of *Castanopsis fargesii* in northern Fujian and Guangdong [J]. Forest Research, 30(1): 154-159. [郑德祥, 蔡杨新, 杨玉洁, 等, 2017. 闽北闽粤栲天然林主要树种幼树器官碳氮磷化学计量特征分析 [J]. 林业科学研究, 30(1): 154-159.]
- ZHOU HY, WU Q, CHEN MY, et al., 2017. C, N and P stoichiometry in different organs of *Vitex rotundifolia* in a Poyang Lake desertification hill [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 41(4): 461-470. [周红艳, 吴琴, 陈明月, 等, 2017. 鄱阳湖沙山单叶蔓荆不同器官碳、氮、磷化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 41(4): 461-470.]

(责任编辑 周翠鸣)