

罗汉松幼苗在不同磷环境下添加氮的生理响应

权佳惠¹, 招礼军^{1*}, 朱栗琼¹, 邱广龙²

1. 广西大学林学院/广西森林生态与保育重点实验室, 广西南宁 530004; 2. 广西科学院广西红树林研究中心, 广西北海 536000

摘要: 罗汉松 (*Podocarpus macrophyllus*) 是我国南方地区常见的庭院观赏和绿化树种, 具有较高的经济和药用价值。为探究罗汉松幼苗在不同磷环境下添加氮的生理响应, 以 2 年生罗汉松幼苗为研究试材, 设置低磷 (0.26 g/株)、高磷 (1.08 g/株) 以及低氮 (0.53 g/株)、中氮 (1.06 g/株) 和高氮 (2.12 g/株) 处理, 分析各处理组罗汉松幼苗生理特性、叶绿素含量、气体交换参数和叶片养分含量的差异。结果表明: (1) 氮添加提高了罗汉松幼苗过氧化物酶 (POD) 活性, 高浓度氮肥降低了超氧化物歧化酶 (SOD) 活性; 低磷环境施加氮肥, 罗汉松幼苗可溶性糖和可溶性蛋白含量增加, 丙二醛 (MDA) 和游离脯氨酸 (Pro) 含量下降; 高磷环境高氮浓度下, 可溶性蛋白和可溶性糖含量积累量减少, MDA 和 Pro 含量增加。(2) 中浓度氮肥处理组罗汉松幼苗叶绿素含量最高; 低磷环境氮添加提高了罗汉松幼苗叶片净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r) 和气孔导度 (G_s), 罗汉松幼苗胞间 CO_2 浓度 (C_i) 降低, 高磷环境中浓度氮肥处理组罗汉松幼苗 P_n 、 T_r 和 G_s 最高, C_i 最低, 高磷高氮下 P_n 、 T_r 和 G_s 降低, C_i 含量增加; P_n 和 T_r 相同的变化趋势以及相关分析表明, 罗汉松幼苗 P_n 主要受气孔因素限制。(3) 氮添加促进了低磷环境下罗汉松幼苗叶片氮含量增加, 但降低了高磷环境下叶片氮含量的增加; 氮添加限制了罗汉松幼苗叶片对磷的积累, 但土壤磷素的增加促进了叶片磷含量积累。(4) 磷肥浓度增加提高了不同氮处理下罗汉松幼苗酶活性; 增加氮肥浓度降低了低氮和高氮处理组 MDA 和 Pro 含量, 可溶性糖和可溶性蛋白含量增加; 高氮浓度下磷肥浓度增加, 罗汉松 MDA 和 Pro 含量增加, 可溶性糖和可溶性蛋白含量下降; 增加磷肥浓度促进了低氮和中氮处理组罗汉松幼苗叶绿素含量, 提升其光合效率; 而高氮浓度下增加磷肥含量, 罗汉松幼苗叶绿素和光合效率降低。

关键词: 罗汉松; 幼苗; 氮; 磷; 生理响应; 光合作用; 养分

中图分类号: S791.46 文献标识码: A

Physiological Response of *Podocarpus macrophyllus* Seedlings to Nitrogen Addition in Different Phosphorus Environments

QUAN Jiahui¹, ZHAO Lijun^{1*}, ZHU Liqiong¹, QIU Guanglong²

1. Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation / Forestry College, Guangxi University, Nanning, Guangxi 530004, China; 2. Guangxi Mangrove Research Center, Guangxi Academy of Sciences, Beihai, Guangxi 536000, China

Abstract: *Podocarpus macrophyllus* is a common garden ornamental and greening tree species in southern China, with high economic and medicinal value. To study the physiological response of nitrogen addition under different phosphorus environments to *P. macrophyllus* seedlings, two-year-old *P. macrophyllus* seedlings were used as the material, two soil phosphorus conditions including low additional phosphorous (0.26 g/plant), high phosphorus addition (1.08 g/plant), three nitrogen addition levels including low nitrogen addition (0.53 g/plant), medium nitrogen addition (1.06 g/plant) and high nitrogen addition (2.12 g/plant) were set up and analyzed the differences of physiological characteristics, chlorophyll content, gas exchange parameters and leaf nutrient content of *P. macrophyllus* seedlings in each treatment group. Nitrogen addition increased the activity of POD, and high concentration nitrogen fertilizer decreased the activity of SOD. The application of nitrogen fertilizer in a low phosphorus environment increased soluble sugars and soluble

收稿日期 2022-08-22; 修回日期 2022-09-29

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31560061); 广西自然科学基金项目 (No. 2013GXNSFAA019063)。

作者简介 权佳惠 (1996—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 生态学。*通信作者: 招礼军 (ZHAO Lijun), E-mail: zhlj-70@163.com。

proteins, decreased MDA and Pro. Soluble protein and soluble sugar accumulation decreased in high nitrogen and phosphorus environment, but MDA and Pro increased. The chlorophyll content of *P. macrophyllus* seedlings was the highest under medium concentration nitrogen treatment. The addition of nitrogen in low phosphorus environment increased the P_n , T_r and G_s of *P. macrophyllus* seedlings, while C_i (intercellular CO_2 concentration) of *P. macrophyllus* seedlings decreased. The P_n , T_r and G_s were the highest and C_i was the lowest in the medium nitrogen treatment group in high phosphorus environment. P_n , T_r and G_s decreased, and the C_i increased in the high nitrogen concentration and high phosphorus environment. The same change trend of P_n and T_r and correlation analysis showed that P_n of *P. macrophyllus* seedlings was mainly limited by stoma factors. Nitrogen addition promoted the increase of leaf nitrogen content in low phosphorus environment, but decreased the leaf nitrogen content in high phosphorus environment. Nitrogen addition limited the accumulation of phosphorus in the leaves of *P. macrophyllus* seedlings, but the increase of soil phosphorus content promoted the accumulation of phosphorus content in leaves. The increase of phosphorus fertilizer concentration increased the enzyme activity of *P. macrophyllus* seedlings under different nitrogen treatments. The increase of nitrogen fertilizer concentration decreased the content of MDA and Pro, and the content of soluble sugar and soluble protein increased in the low nitrogen and high nitrogen treatment groups. The increase of phosphorus fertilizer concentration increased the content of MDA and Pro, and the content of soluble sugar and soluble protein decreased in the high nitrogen treatment groups. Increasing the concentration of phosphate fertilizer promoted the chlorophyll content and photosynthetic efficiency of low and medium nitrogen treatment groups, while increasing the concentration of phosphate fertilizer decreased the chlorophyll and photosynthetic efficiency.

Keywords: *Podocarpus macrophyllus*; seedlings; nitrogen; phosphorus; physiological response; photosynthesis; nutrients

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2023.09.010

罗汉松 (*Podocarpus macrophyllus*) 为罗汉松科 (Podocarpaceae) 常绿针叶乔木或者灌木。罗汉松枝、叶、种子、果实和根皮均具有药用价值, 对于心胃痛、血虚以及风湿和跌打损伤有较好的治疗效果^[1], 其种子提取物对胃癌细胞有明显的抑制作用^[2]。罗汉松树形雅致且具有较强的吸附污染物能力^[3], 常被用作庭院观赏树种和街道绿化树种, 而小型的盆栽罗汉松则是送友佳品, 具有较高的经济价值^[4], 随着近年来人们养生观念的发展, 罗汉松的药用价值需求空前, 原生环境罗汉松数量稀缺, 人工繁育成为培育罗汉松的主流方式, 并带动了相关产业的发展^[5]。高产、保质和节约成本是人工培育罗汉松的重要考虑因素, 合理的氮磷施肥量有益于助力罗汉松在人工培育过程中实现价值最大化, 促进产业经济效益提高。

土壤环境中的氮磷元素是参与并影响植物光合作用和生理代谢的重要环境因子, 对植物的生长发育至关重要, 土壤环境中氮磷元素的添加能够补充土壤养分, 解除或减缓植物的生长限制^[6]。亚热带地区土壤酸化度高^[7], 虽土壤环境中磷含量丰富, 但大多数易与金属元素结合固定在土壤中, 植物可利用的有效磷含量低^[8], 磷素缺乏会限制植物光合速率, 使 ATP 合成受阻, 植物生长发育缓慢。我国南方面临严重的氮沉降问题, 大

气中的氮素通过干沉降直接进入植物气孔参与植物生长代谢或沉降到地表土壤中^[9], 氮素是植物叶绿体内相关酶合成的重要元素^[10], 氮肥过低植物叶绿素合成减缓, 植物光合效率受限, 植物生理反应过程中相关酶活性减弱, 植物代谢缓慢; 氮肥浓度过高则对植物产生胁迫^[7]。此外, 人工林场在罗汉松种植过程中存在肥料施加随意, 过度施肥等问题^[11], 罗汉松生产力和人工培育成活率受限, 经济效益大打折扣。罗汉松生长年限较长, 生长缓慢, 基于土壤环境磷限制和大气氮沉降现状, 探究不同土壤磷环境下, 土壤氮素含量增加时罗汉松幼苗生理活性、叶绿素含量、光合特征和叶片养分含量的响应机制, 对人工大规模种植罗汉松时科学施肥提供理论依据、保护土壤可持续发展、提高罗汉松人工种植林地生产力和土地资源的有效性具有重要意义。因此, 本研究以盆栽法培育的罗汉松幼苗为研究对象, 设置低磷、高磷和低、中、高 3 个氮浓度的试验, 以期对罗汉松的人工种植、室内培育和土壤资源的有效利用等方面起到科学的指导作用。

1 材料与amp;方法

1.1 研究地概况

研究地点位于广西壮族自治区南宁市广西大

学林学院校内教学基地苗圃温室大棚内，地理位置为 22°50'N, 108°17'E, 大棚全年为南亚热带季风气候，日照充足，雨水充沛，年均气温为 21.6 °C，夏季最热平均气温为 28.2 °C，冬季最冷平均气温为 12.8 °C，相对湿度为 79%^[12]。

1.2 实验材料

2019 年 9 月中旬在广西壮族自治区南宁市隆安县金穗园林花木场购买平均株高为 (49.9±0.78)cm、平均基径为 (6.90±0.11)mm 无病虫害的 2 年生罗汉松幼苗作为实验材料。2019 年 9 月末，将罗汉松幼苗根系泥土用清水冲洗干净，移植到长宽高为 31.5 cm×31.5 cm×22.5 cm 的塑料花盆中（带底座），每盆装红壤土：沙土=1：1 混合土壤 15 kg，每盆 1 株，试验幼苗培养于大棚内，缓苗 2 个月后进行施肥处理。施肥实验前测得种植罗汉松幼苗土壤背景值如下：pH 为 7.32±0.33，全氮 (TN) 为 (0.99±0.06)g/kg，全磷 (TP) 为 (0.28±0.08)g/kg，全钾 (TK) 为 (11.29±1.15)g/kg，水解性氮为 (111.09±8.13)mg/kg，速效钾为 (50.13±3.82)mg/kg，有机磷为 (5.62±0.81)mg/kg。

1.3 实验设计

采用 2×3 双因素正交实验设计（表 1，2 种磷浓度，3 个氮浓度），每个处理 3 个重复，每个重复 5 盆，每盆种植 1 株，共 90 盆。供试肥料氮肥为尿素（含 N 46.5%），磷肥为过磷酸钙（含 P₂O₅ 12.0%）。具体浓度及编号见表 1，2019 年 11 月末，将肥料按表 1 的含量溶于 1000 mL 水中，缓缓浇入幼苗根部，在整个实验期间保持各处理组供给一致，分别于 2020 年的 2 月（春季）、5 月（夏季）、8 月（秋季）和 10 月（冬季）末在天气晴朗的早上 8 点采集测定叶绿素和生理指标的叶片；9:00—11:00 进行叶片气体交换参数的测定；养分含量测定所需叶片在实验结束时采集（10 月末）。

表 1 试验设计

Tab. 1 Design of experiment

处理 Treatment	P/(g·plant ⁻¹)	N/(g·plant ⁻¹)
低磷低氮 (P _L N _L)	0.26	0.53
低磷中氮 (P _L N _M)	0.26	1.06
低磷高氮 (P _L N _H)	0.26	2.12
高磷低氮 (P _H N _L)	1.08	0.53
高磷中氮 (P _H N _M)	1.08	1.06
高磷高氮 (P _H N _H)	1.08	2.12

1.4 方法

1.4.1 叶绿素含量和生理指标的测定 在各处理组选取 3 株长势良好、无病虫害的罗汉松幼苗，在树冠中部各个方向上选择 10~12 片完整的成熟功能叶片，放入冰盒，带回实验室测定。采用氮蓝四唑（NBT）光化还原法测定超氧化物歧化酶（SOD）活性；采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定可溶性蛋白含量；采用酸性茚三酮比色法测定游离脯氨酸（Pro）含量；采用硫代巴比妥酸显色法测定丙二醛（MDA）含量；采用丙酮-乙醇混合液提取法测定^[13]叶绿素含量；采用愈创木酚比色法测定^[14]过氧化物酶（POD）活性；采用蒽酮比色法测定^[15]可溶性糖含量。

1.4.2 叶片光合生理指标的测定 从各处理组挑选 3 株无病虫害且长势基本一致的完整植株叶片，采用 Li-6400 便携式光合测定仪每株取 3 片完整的成熟叶片进行光合参数测定，得到罗汉松幼苗叶片净光合速率 (P_n)、细胞间 CO₂ 浓度 (C_i)、气孔导度 (G_s) 和蒸腾速率 (T_r)。

1.4.3 叶片养分含量测定 从各处理组叶片中随机选择 2~3 片测定植物体内养分含量。叶片经 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮后，使用凯氏定氮法测定罗汉松幼苗叶片全氮含量，使用钼锑抗比色法测定植物全磷含量^[16]。

1.5 数据处理

运用 Excel 软件对数据进行整理，利用 SPSS 25.0 软件进行双因素方差分析，使用 origin 2018 软件制图。表格和图中的数据均以平均值±标准偏差表示。

2 结果与分析

2.1 不同磷环境下施加氮肥罗汉松幼苗生理响应

由表 2 可知，罗汉松幼苗可溶性蛋白含量受氮添加主效应及氮磷交互效应影响，POD 活性则同时受到氮添加和环境磷含量主效应影响。如图 1 所示，罗汉松幼苗可溶性糖、Pro、MDA 含量和 SOD 活性在实验期间均呈先降低后增加的趋势，POD 活性和可溶性蛋白含量则呈无规律的变化趋势。罗汉松幼苗可溶性蛋白和可溶性糖含量在低磷环境下随着氮浓度的增加而升高，与高氮浓度相比，低氮浓度平均增加 35.4%和 26.6%；在高磷环境下可溶性蛋白和可溶性糖含量，随着

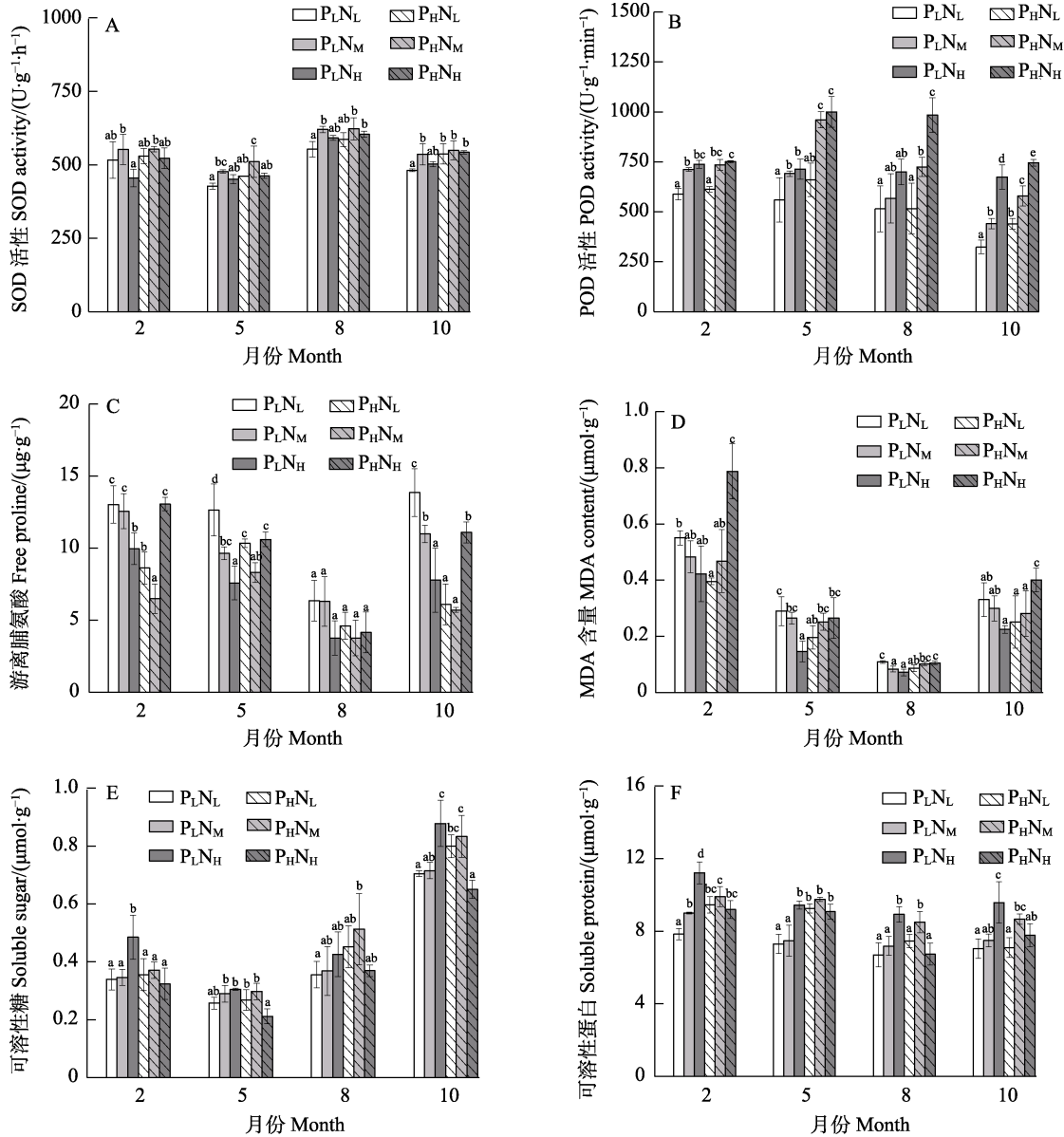
表 2 不同磷环境、氮添加及其交互效应对罗汉松幼苗生理指标的影响

Tab. 2 Effects of different P levels, N addition and their interaction on physiological indexes of *P. macrophyllus* seedlings

因子 Factor	可溶性糖 Soluble sugar		可溶性蛋白 Soluble protein		POD		Pro		SOD		MDA	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
P	0.002	0.963	1.862	0.177	18.838	<0.01	7.370	<0.01	4.049	<0.05	0.409	0.525
N	0.096	0.909	9.957	<0.01	28.201	<0.001	1.685	0.193	3.858	<0.05	0.168	0.846
P*N	1.954	0.150	17.867	<0.01	1.266	0.289	10.310	<0.01	0.286	0.753	3.532	<0.05

注：P 为磷肥，*P* 为显著性字母。

Note: P is the phosphate fertilizer, *P* is the significant letter.



不同小写字母表示同一月份不同处理组间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference between different treatment groups in the same month ($P < 0.05$).

图 1 不同磷环境下施加氮肥罗汉松幼苗生理指标季节变化

Fig.1 Physiological characteristics of *P. macrophyllus* seedlings under different P levels among seasons

氮肥浓度的增加呈先增加后降低，中氮浓度下含量最高，高氮浓度则明显降低了可溶性蛋白和可

溶性糖积累，与低氮浓度相比，分别平均下降了 16.7%和 4.7%。随着磷肥浓度的增加，低氮和中

氮水平下，罗汉松幼苗可溶性糖和可溶性蛋白含量增加；相反，在高氮浓度下，增加磷肥浓度其含量下降，较低磷环境分别下降了 26.5% 和 16.2%；氮肥和磷肥浓度增加均促进了 POD 活性升高。

双因素方差分析表明(表 2)，罗汉松幼苗 Pro 含量同时受环境磷含量主效应和氮磷交互效应的影响，SOD 活性主要受氮添加和环境磷含量主效应的影响，MDA 含量则受氮磷交互效应影响显著。由图 1 可知，在不同的磷环境下，中浓度氮肥促进了罗汉松幼苗 SOD 活性，低磷和高磷环境分别比低浓度氮肥处理组增加 10.6% 和 5.9%，而高氮浓度则降低了 SOD 活性；增加氮肥浓度，低磷环境下 MDA 和 Pro 含量均下降，高磷环境下 MDA 含量增加，中氮浓度 Pro 含量降低，高氮浓度 Pro 含量上升。相同氮水平下，罗汉松幼苗 SOD 活性随磷肥浓度增加而升高，而 Pro 和 MDA 含量则在低氮和中氮浓度随着磷肥的增加而降低，高氮浓度随着磷肥浓度的增加而增加。

2.2 不同磷环境下施加氮肥罗汉松幼苗叶绿素含量变化

氮素是植物合成叶绿素的重要原料，双因素方差分析表明，叶绿素 a(Chla)和叶绿素 b(Chlb)仅受氮添加主效应影响(表 3)。罗汉松幼苗叶绿素含量在整个实验期间呈现先增后降的变化趋势。在图 2 中，高磷环境下，高氮处理组罗汉松幼苗叶绿素 a/叶绿素 b 含量在整个实验期间呈逐渐降低的趋势，其余处理组则夏季和秋季上升，冬季下降。中浓度的氮肥在低磷和高磷环境下均显著促进了罗汉松幼苗叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量积累，相对低氮处理组平均增幅为 32.45% 和 20.8%；低磷和高磷环境下，高浓度氮肥均减少了叶绿素 a 和叶绿素 b 含量的积累，低磷环境下高

氮处理组低于中氮处理组但高于低氮处理组，高磷环境下高氮处理组低于低氮处理组，相较低氮处理组平均下降 18.1%。低氮和中氮浓度下，磷肥浓度增加罗汉松幼苗叶绿素 a、b 和总叶绿素含量增加，相反，高氮处理下磷肥浓度增加，罗汉松幼苗叶绿素 a、b 和总叶绿素含量的增加量减少。

2.3 不同磷环境下施加氮肥罗汉松幼苗光合生理特性响应

氮肥能够通过影响植物叶绿素含量间接影响植物光合作用。双因素方差分析结果表明，罗汉松幼苗叶片 G_s 同时受氮添加、环境磷含量主效应及二者交互效应影响， C_i 受氮添加和环境磷含量主效应影响， T_r 则主要受氮添加主效应及氮磷交互效应的影响(表 4)。如图 3 所示，罗汉松幼苗 P_n 和 C_i 夏季和秋季高，春季和冬季低， G_s 和 T_r 各处理变化趋势不一，无统一的规律。随着氮肥浓度增加，低磷环境高氮处理罗汉松幼苗叶片的 P_n 、 G_s 和 T_r 最高，分别较低氮处理上升 28.5%、36.15% 和 50.3%；高磷环境中氮处理组 P_n 、 G_s 和 T_r 最高，显著高于低氮和高氮处理组，高氮浓度下 P_n 、 G_s 和 T_r 降低； C_i 则随氮浓度的增加低磷环境下降，高磷环境下先降后升。低氮和中氮水平高磷环境罗汉松幼苗叶片 P_n 、 T_r 和 G_s 较低磷环境升高，高氮水平高磷环境 P_n 、 T_r 和 G_s 较低磷环境下降；相同氮水平下，磷浓度增加罗汉松幼苗 C_i 增加。

2.4 不同磷环境下施加氮肥罗汉松幼苗叶片养分含量变化

由表 5 可知，罗汉松幼苗叶片 N 含量仅受氮磷交互效应影响，P 肥则同时受到氮添加、环境磷含量主效应及二者交互效应影响。叶片养分含量关系植物营养状况，如图 4 所示，随着氮肥浓度增加，低磷环境中氮和高氮处理组罗汉松幼苗叶片 N 含量较低氮处理组显著增加(图 4A)，高磷环境下则随氮肥浓度增加而降低；供氮浓度对叶片 P 含量的影响均表现为随着供氮浓度的增加，叶片 P 含量下降(图 4B)，且高磷环境下低氮、中氮和高氮处理组间差异显著($P < 0.05$)。低氮水平下，高磷环境罗汉松幼苗叶片 N 含量较低磷环境显著增加，中氮和高氮水平则降低；高磷环境显著促进了叶片 P 含量的积累，其中，低氮和中氮处理组间差异显著($P < 0.05$)，高氮处理则差异不显著($P > 0.05$)。

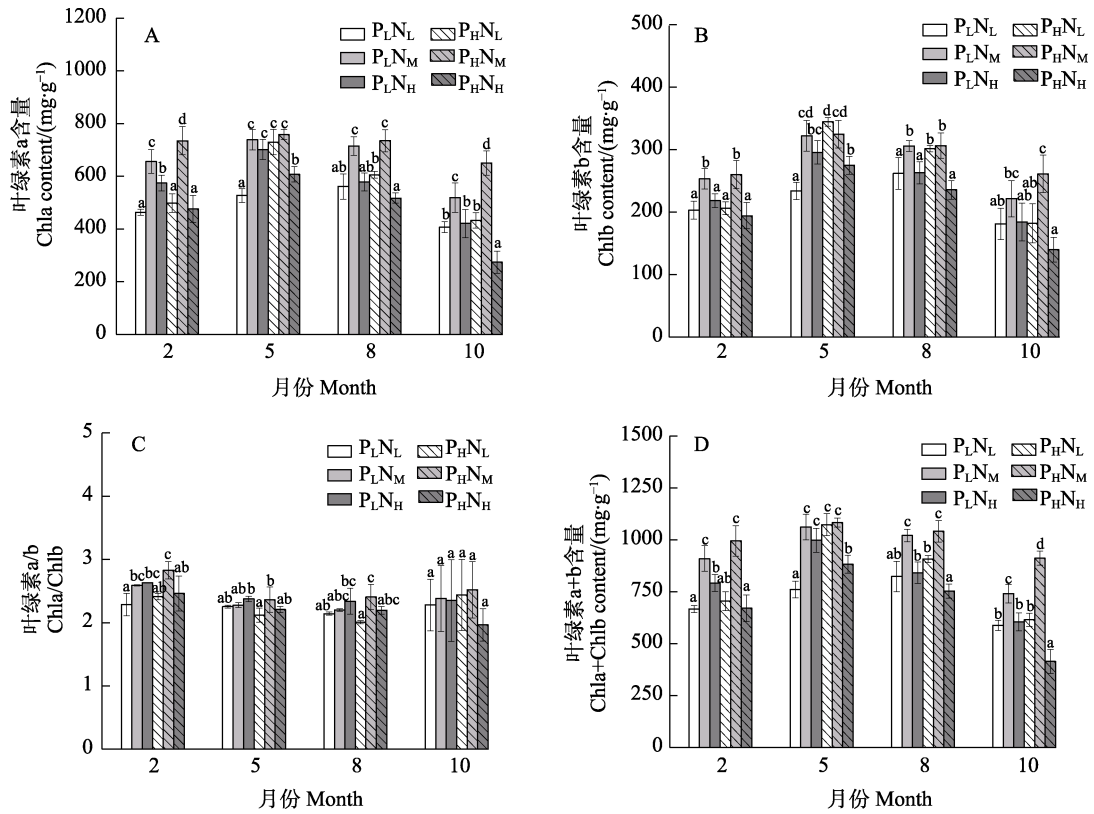
表 3 不同磷环境、氮添加及其交互效应对罗汉松幼苗叶绿素含量的影响

Tab. 3 Effects of different P levels, N addition and their interaction on chlorophyll content of *P. macrophyllus* seedlings

因子 Factor	Chla		Chlb	
	F	P	F	P
P	0.301	0.585	0.384	0.538
N	21.493	<0.01	8.233	<0.01
P*N	5.696	0.005	2.782	0.069

注：P 为磷肥，P 为显著性字母。

Note: P is the phosphate fertilizer, P is the significant letter.



不同小写字母表示同一月份不同处理组间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference between different treatment groups in the same month ($P < 0.05$).

图 2 不同磷环境下施加氮肥罗汉松幼苗叶绿素含量季节变化

Fig. 2 Chlorophyll content in *P. macrophyllum* seedlings under different P levels among seasons

表 4 不同磷环境、氮添加及其交互效应对罗汉松幼苗气体交换参数的影响

Tab. 4 Effects of different P levels, N addition and their interaction on gas exchange parameters of *P. macrophyllum* seedlings

因子 Factor	P_n		G_s		C_i		T_r	
	F	P	F	P	F	P	F	P
P	0.147	0.703	14.222	<0.01	19.041	<0.01	0.829	0.366
N	1.515	0.227	28.891	<0.01	4.466	<0.05	20.692	<0.01
P*N	1.957	0.149	12.356	<0.001	2.979	0.058	44.002	<0.01

注: P 为磷肥, P 为显著性字母。

Note: P is the phosphate fertilizer, P is the significant letter.

2.5 罗汉松幼苗各指标相关性分析

植物体内的各指标协同作用, 共同为植物的生长发育提供保障。如表 6 所示, 各指标相关性分析表明, 罗汉松幼苗叶绿素含量与 T_r 、POD、 G_s 、可溶性蛋白和 C_i 呈显著正相关; 可溶性糖含量与 P_n 和 T_r 呈显著正相关, 可溶性蛋白含量与 MDA、POD 和 T_r 呈显著正相关; 抗氧化酶 SOD 与 P_n 、 G_s 和 T_r 呈显著正相关, POD 与 C_i 呈极显著正相关; 叶片 Pro 含量和 MDA 含量呈极显著正相关; 罗汉松幼苗光合生理系统相关指标之间存在极显著的正相关关系, T_r 与叶片 N 含量呈显著正相关。

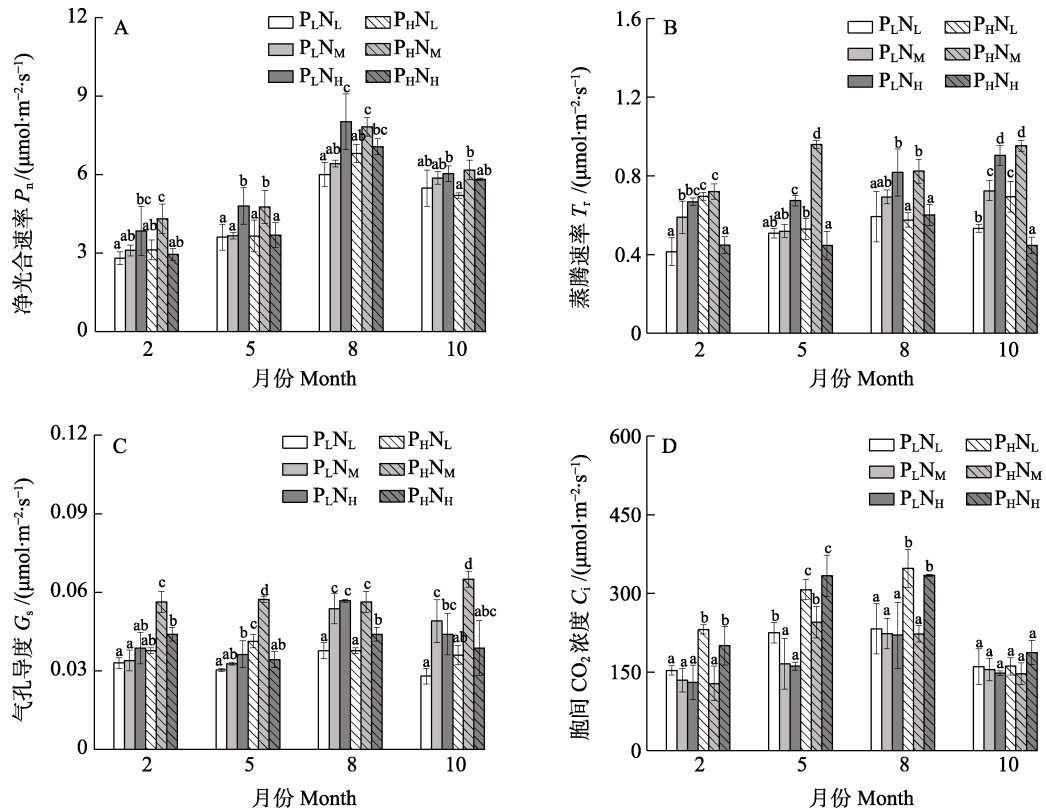
表 5 不同磷环境、氮添加及其交互效应对罗汉松幼苗叶片养分含量的影响

Tab. 5 Effects of different P levels, N addition and their interaction on nutrient content in leaves of *P. macrophyllum* seedlings

因子 Factor	N		P	
	F	P	F	P
P	2.350	0.151	86.268	<0.01
N	1.459	0.271	152.360	<0.01
P*N	9.311	<0.05	30.552	<0.01

注: P 为磷肥, P 为显著性字母。

Note: P is the phosphate fertilizer, P is the significant letter.

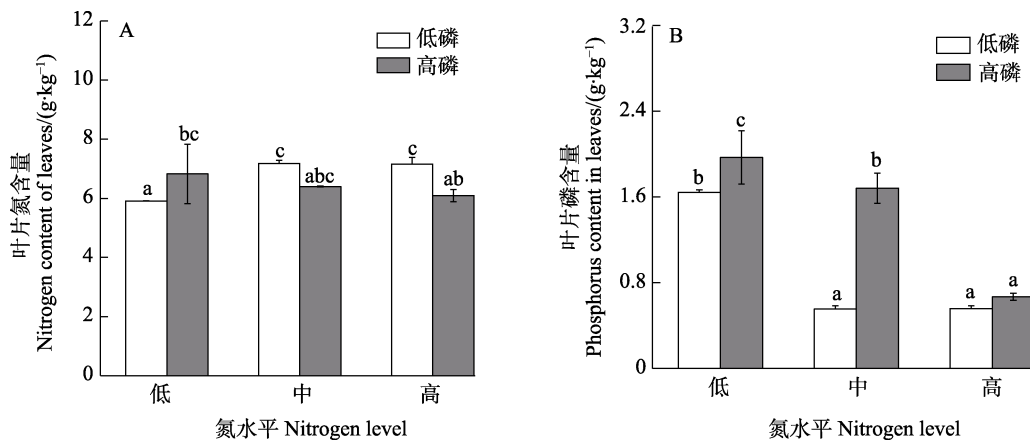


不同小写字母表示同一月份不同处理组间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference between different treatment groups in the same month ($P < 0.05$).

图 3 不同磷环境下施加氮肥罗汉松幼苗气体交换参数季节变化

Fig. 3 Photosynthetic physiological characteristics of *P. macrophyllum* seedlings under different P levels among seasons



不同小写字母表示所有处理组之间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference among all treatment groups ($P < 0.05$).

图 4 不同磷环境下施加氮肥罗汉松幼苗叶片养分含量变化

Fig. 4 Changes of nutrient content in leaves of *P. macrophyllum* seedlings under different phosphorus environments

3 讨论

3.1 罗汉松幼苗生理特性对不同氮磷浓度的响应

植物的生理特征是植物体内物质代谢的表征,外界环境变化会引起植物体内代谢进程改变。

SOD 酶和 POD 酶是植物在长期适应环境中进化出的保护酶,植物通过调节酶活性来清除体内活性氧,维持植物正常的生理代谢^[17]; Pro 是植物体内重要的渗透调节物质,对于胁迫环境下植物细胞膜和酶的保护具有重要意义,MDA 是植物处

表 6 罗汉松幼苗各指标相关性分析
Tab. 6 Correlation analysis of various indexes of *P. macrophyllus* seedlings

指标 Index	Chla	Chlb	可溶性糖 Soluble sugar	可溶性蛋白 Soluble protein	Pro	MDA	SOD	POD	P_n	G_s	C_i	T_r	N	P
Chla	1													
Chlb	0.879**	1												
可溶性糖	-0.455**	-0.481**	1											
可溶性蛋白	0.301*	0.106	-0.107	1										
Pro	-0.320**	-0.351**	-0.141	0.061	1									
MDA	-0.286*	-0.481**	-0.053	0.297*	0.664**	1								
SOD	0.058	0.080	0.164	-0.278*	-0.556**	-0.268*	1							
POD	0.265*	0.253*	-0.445**	0.415**	-0.107	0.032	-0.021	1						
P_n	0.011	0.115	0.444**	-0.290*	-0.678**	-0.683**	0.586**	-0.087	1					
G_s	0.353**	0.287*	0.179	0.221	-0.518**	-0.186	0.489**	0.210	0.447**	1				
C_i	0.137	0.396**	-0.398**	-0.204	-0.254*	-0.428**	0.165	0.315**	0.203	-0.024	1			
T_r	0.316**	0.213	0.398**	0.295*	-0.555**	-0.345**	0.263*	0.043	0.466**	0.709**	-0.215	1		
N	0.263	0.236	0.397	0.499*	-0.106	-0.496*	-0.073	0.167	0.327	-0.196	-0.124	0.495*	1	
P	-0.108	-0.080	-0.237	-0.307	-0.472*	-0.311	0.261	-0.683**	0.070	0.179	0.297	0.199	-0.238	1

注: **表示极显著相关 ($P < 0.01$), *表示显著相关 ($P < 0.05$)。

Note: ** indicates extremely significant level ($P < 0.01$), * indicates significant level ($P < 0.05$).

于逆境时体内积累的活性氧加剧细胞膜脂过氧化的主要产物,是量化细胞膜受损伤程度的重要指标之一^[18],可溶性蛋白能够提高细胞保水能力,可溶性糖是植物体内生物化学进程的表征^[19];研究表明,施加适量氮肥能够减缓细胞膜损伤,提高植物内源酶活性,降低 MDA 含量^[20],促进植物可溶性糖和可溶性蛋白的积累,缓解植物在原生环境下受到的伤害,而过高的氮则会引起植物对胁迫环境的敏感。杨洁等^[21]研究,POD 活性在不同氮水平下活性不同,中氮和高氮促进了 POD 活性,低氮则活性降低;在本研究中,在不同的磷环境下,在中氮浓度下 SOD 活性最高,高氮浓度下 SOD 活性下降,POD 活性则随着氮肥浓度的增加而升高,这表明高氮浓度降低了 SOD 活性,却促进了 POD 活性,低磷环境下 POD 活性的增高清除了植物在原生环境积累的大量活性氧,减缓了原生环境下细胞膜损伤程度,植物体内 Pro 含量和 MDA 含量下降,罗汉松幼苗体内物质代谢加快,可溶性糖和可溶性蛋白含量增加;高磷环境下,高氮水平则对植物生理构成了胁迫,植物体内产生大量自由基,POD 对活性氧清除效率下降,植物体内 Pro 含量增加以增强对氧化酶的保护,从而减缓活性氧对细胞膜损伤,但大量

活性氧加剧了植物细胞膜脂过氧化,MDA 含量增加,罗汉松幼苗物质代谢效率降低,可溶性糖和可溶性蛋白含量降低。此外,在本研究中,高磷环境下不同氮水平罗汉松幼苗 POD 和 SOD 活性要高于低磷环境下其活性,而高磷环境下高氮浓度则成为罗汉松幼苗生理代谢胁迫因子,可溶性糖和可溶性蛋白含量相较于低磷环境下降,Pro 和 MDA 含量增加。相关性分析表明,可溶性糖和可溶性蛋白是植物能源物质,光合作用的增强和叶绿素含量的积累对其含量的积累有正向的促进作用,酶活性的增加清除植物体内自由基,促进了植物叶绿素含量的积累,Pro 和 MDA 是反映植物抗性的指标,均在植物受到胁迫时增加,二者具有正向的相关性。

3.2 罗汉松幼苗光合特征对不同氮磷浓度的响应

叶绿素是植物吸收和利用光能,产生能量物质的基础,其含量能够反映植物光合作用大小,常被作为指导农业施肥的依据^[22];植物叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r 是表征植物光合作用内在特征的重要指标^[23]。在本研究中,罗汉松幼苗叶绿素 a、b 与 P_n 、 T_r 和 G_s 变化趋势相同,均在夏季和秋季升

高，冬季降低，这主要是由于夏秋光合有效辐射最强，叶绿素可捕获的光能增多，提升了罗汉松幼苗 P_n ，叶片气孔扩张，为减少高温对叶片的灼伤，幼苗叶片 T_r 增强^[24]。土壤环境中氮磷元素影响着植物的生长发育，主要参与构成植物叶绿体中类囊体蛋白氮^[7]，植物生长环境中氮磷缺乏时，施加氮磷肥能够显著促进植物叶绿素含量增加和光合速率提升^[25]，研究表明增加土壤氮肥浓度可促进冬小麦旗叶 (*Triticum aestivum*)^[26]和虎耳草 (*Saxifraga stolonifera*)^[27]叶片叶绿素合成，显著提升其光合效率，而植物生长环境中氮磷元素过饱和时，施加氮磷肥则对植物光合作用产生抑制^[28]；在本研究中，低磷环境下低氮和中氮浓度罗汉松幼苗叶绿素含量的增加促进了罗汉松幼苗 P_n 的效率，叶片气孔扩张，加速了对 CO_2 的吸收和转化， C_i 值低，气体交换速率增加， T_r 增强，高氮浓度则减缓了罗汉松幼苗叶绿素增加，但未超过植物的耐受范围，因此植物通过提高 P_n 和 T_r ，扩张气孔加速对 CO_2 能源物质的吸收来补偿氮肥浓度过高产生的影响，从而维持体内稳态环境， C_i 值降低；高磷环境下，低氮和中氮同样促进了罗汉松幼苗叶绿素积累，植物光合效率提高，而磷过饱和和高浓度氮肥成为罗汉松幼苗环境胁迫因子，其叶绿素合成受限，叶绿素 a/叶绿素 b 含量降低，抗性下降，叶片 P_n 和 T_r 效率较低，罗汉松幼苗虽通过扩张气孔，加速对细胞间 CO_2 的吸收来弥补高磷环境下高氮浓度产生的胁迫，但对细胞间 CO_2 的利用效率下降， C_i 值升高。

此外，气孔限制和非气孔限制均会导致植物 P_n 降低，当 P_n 与 G_s 变化趋势一致时， P_n 的下降由 G_s 引起，相反，则由非气孔因素叶肉细胞的羧化能力降低引起^[29]。在本研究中，随着施加氮肥或磷肥浓度的增加，罗汉松幼苗叶片 P_n 与 G_s 变化趋势一致，这表明气孔因素是导致罗汉松幼苗 P_n 下降的主要限制因子。土壤环境中磷稀缺和磷饱和均会降低米槁 (*Cinnamomum migao*) 卡尔文循环中关键酶的活性，使其光合能力大幅降低^[30]；在本研究中，低氮和中氮浓度下磷肥浓度增加促进了罗汉松幼苗叶绿素含量增加，叶片光合效率提升，高氮浓度下磷肥浓度增加则限制了叶片叶绿素合成，光合效率降低，这可能是因为高氮浓度下高磷环境磷元素过饱和，限制了罗汉松幼苗叶绿素积累和植物光合效率增加。相关性分析表明 P_n 影响植物光合速率，继而影响可溶性糖含量的积累，

P_n 主要受气孔因素的限制。

3.3 罗汉松幼苗叶片养分含量对不同氮磷浓度的响应

植物叶片养分含量是判断植物营养状况的基础，其关系植物光合效率和生理活性^[31]。在本研究中，低磷环境下罗汉松幼苗叶片氮含量随施加氮肥浓度的增加而显著增加，这与大多数研究结果一致^[32-33]，说明低磷的环境下，氮输入增加了土壤可利用氮含量，植物对氮素的积累增加；高磷环境下，随着施氮浓度的增加，罗汉松幼苗叶片氮含量下降，原因可能是因为高磷环境阻碍了植物对氮素的吸收和积累^[34]；低磷和高磷环境下，罗汉松幼苗叶片磷含量随着添加氮浓度的增加下降，这是因为土壤氮含量的增加间接影响了土壤可利用磷含量^[35]，罗汉松幼苗可吸收利用的磷素含量降低；此外，高磷环境下罗汉松幼苗叶片磷含量高于低磷环境下其含量，这与盖甜甜等^[36]的研究结果一致，低磷环境下，罗汉松幼苗受环境磷限制，叶片磷含量积累少，增加磷肥浓度后，叶片磷含量显著增加^[7]，因此在土壤磷含量较低时，通过施加磷肥能够增加罗汉松幼苗叶片磷含量。在本研究中，罗汉松幼苗叶片氮磷比在 3.3~13.6 之间，这表明罗汉松幼苗生长可能主要受氮限制，其叶绿素含量和光合作用主要受氮添加主效应的调控。

综上所述，不同磷环境下施加适量的氮肥促进了罗汉松幼苗叶绿素含量的积累和光合效率的提升，且氮磷浓度的增加明显提升了罗汉松幼苗体内物质代谢进程，植物在原生环境下积累的损伤得到恢复，但过高的氮磷浓度则成为罗汉松幼苗环境胁迫因子，不利于其生长，在罗汉松繁殖和培育过程中，应合理施加氮磷肥浓度，高氮高磷浓度会影响其正常生长发育。

参考文献

- [1] 中国科学院中国植物志委员会. 中国植物志第七卷[M]. 北京: 科学出版社, 1978.
Editorial Committee of Flora of China, Chinese academy of sciences. Flora of China, Volume VII[M]. Beijing: Science Press, 1978. (in Chinese)
- [2] 周燕, 隗磊, 谭志明, 余尚, 方念伯, 刘合刚. 罗汉松种子提取物对人胃癌细胞的体外抑制作用[J]. 中国药业, 2014, 23(13): 13-15.
ZHOU Y, WEI L, TAN Z M, YU S, FANG N B, LIU H G.

- Inhibition effect *in vitro* of *Podocarpus* seed extract on human gastric cancer cells[J]. *China Pharmaceuticals*, 2014, 23(13): 13-15. (in Chinese)
- [3] CANETTI A, MATTOS P P D, BTAZ E M, RICKEN P, PELLICO NETTO S. Retrospective analysis of competition in a forest remnant: a case study of *Podocarpus lambertii* in the Araucaria forest[J]. *Dendrochronologia*, 2016, 40: 43-49.
- [4] 刘若思, 槐硕, 刘娟, 白如亮, 张瑞峰. 罗汉松蛀皮天牛入境风险分析[J]. *现代农业科技*, 2021(4): 108-110.
LIU R S, HUAI S, LIU J, BAI R L, ZHANG R F. Entry risk analysis of *Hirticlytus comosus*[J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2021(4): 108-110. (in Chinese)
- [5] 李坤地. 罗汉松扦插繁殖与盆景成型技术研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2013.
LI K D. Study on the technology of cutting propagation and bonsai shaping of *Podocarpus macrophyllus*[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2013. (in Chinese)
- [6] 文旻, 胡启武, 阳文静, 吴琴, 尧波. 氮、磷添加对鄱阳湖典型苔草湿地土壤养分和植物生物量的影响[J]. *生态学杂志*, 2021, 40(6): 1669-1676.
WEN M, HU Q W, YANG W J, WU Q, YAO B. Effects of nitrogen and phosphorus addition on soil nutrients and plant biomass in a typical Poyang Lake marshland[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, 40(6): 1669-1676.
- [7] 万一, 雷蕾, 徐瑾, 刘娅惠, 曾立雄, 肖文发. 不同磷环境下马尾松光合特性对氮添加的响应[J]. *森林与环境学报*, 2022, 42(4): 346-353.
WAN Y, LEI L, XU J, LIU Y H, ZENG L X, XIAO W F. Photosynthetic characters in response to addition of nitrogen in the presence of different phosphorous conditions in *Pinus massoniana*[J]. *Journal of Forest and Environment*, 2022, 42(4): 346-353. (in Chinese)
- [8] 郭延平, 陈屏昭, 张良诚, 张上隆. 不同供磷水平对温州蜜柑叶片光合作用的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2002(2): 186-191.
GUO Y P, CHEN B Z, ZHANG L C, ZHANG S L. Effects of different phosphorus nutrition levels on photosynthesis in Satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) leaves[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2002(2): 186-191. (in Chinese)
- [9] 王琪, 徐程扬. 氮磷对植物光合作用及碳分配的影响[J]. *山东林业科技*, 2005(5): 63-66.
WANG Q, XU C Y. Effects of nitrogen and phosphorus on plant leaf photosynthesis and carbon partitioning[J]. *Journal of Shandong Forestry Science and Technology*, 2005(5): 63-66. (in Chinese)
- [10] 贾彦龙, 王秋凤, 朱剑兴, 陈智, 何念鹏, 于贵瑞. 2006-2015 年中国大气无机氮干沉降时空格局数据集[J]. *中国科学数据*, 2021, 6(2): 213-221.
JIA Y L, WANG Q F, ZHU J X, CHEN Z, HE N P, YU G R. A spatial and temporal dataset of atmospheric inorganic nitrogen dry deposition in China (2006-2015)[J]. *China Scientific Data*, 2021, 6(2): 213-221. (in Chinese)
- [11] 黄昭昶, 邹双全, 赵壮, 王晓朋, 童晨晓, 毛艳玲. 不同施肥模式对罗汉松生长及土壤理化性质的影响[J]. *江西农业大学学报*, 2018, 40(6): 1163-1170.
HUANG Z C, ZOU S Q, ZHAO Z, WANG X P, TONG C X, MAO Y L. Effects of different fertilization models on growth and soil physicochemical properties of *Podocarpus macrophyllus*[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2018, 40(6): 1163-1170. (in Chinese)
- [12] 黄相玲. 施肥对罗汉松土壤酶活性及微生物群落功能多样性的影响[D]. 南宁: 广西大学, 2019.
HUANG X L. Effects of fertilization on soil enzyme activity and microbial community function diversity of *Podocarpus macrophyllus*[D]. Nanning: Guangxi University, 2019. (in Chinese)
- [13] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
Li H S. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000. (in Chinese)
- [14] FLOHE L, OTTING F. Oxygen radicals in biological systems[M]. Pittsburg: Academic Press, 1984.
- [15] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导[M]. 广州: 华南理工大学出版社, 2006: 120-121.
CHEN J X, WANG X F. Plant physiology experiment instruction[M]. Guangzhou: South China University of Technology Press, 2006: 120-121. (in Chinese)
- [16] 沈芳芳, 李燕燕, 刘文飞, 段洪浪, 樊后保, 胡良, 孟庆银. 长期氮沉降对杉木人工林叶、枝氮磷养分再吸收的影响[J]. *植物生态学报*, 2018, 42(9): 926-937.
SHEN F F, LI Y Y, LIU W F, DUAN H L, FAN H B, HU L, MENG Q Y. Responses of nitrogen and phosphorus resorption from leaves and branches to long-term nitrogen deposition in a Chinese fir plantation[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2018, 42(9): 926-937. (in Chinese)
- [17] 李甜子, 郑殿峰, 冯乃杰, 赵黎明, 母德伟, 刘玲, 陈观杰, 周行. 植物生长调节剂对低温胁迫下荔枝生理特性及产量的影响[J]. *热带作物学报*, 2022, 43(3): 509-519.
LI T Z, ZHENG D F, FENG N J, ZHAO L M, MU D W, LIU L, CHEN G J, ZHOU X. Effects of plant growth regulators on physiological characteristics and yield of litchi plants under low temperature stress[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2022, 43(3): 509-519. (in Chinese)
- [18] 李娟霞, 何靖, 孙一梅, 赵安, 田青. 10 种园林植物功能性状对大气污染的生理生态响应[J]. *生态环境学报*, 2020,

- 29(6): 1205-1214.
LI J X, HE J, SUN Y M, ZHAO A, TIAN Q. Physiological and ecological responses of ten garden plant functional traits to air pollution[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2020, 29(6): 1205-1214. (in Chinese)
- [19] 李思源, 张照鑫, 饶良懿. 桑苗非结构性碳水化合物和生长激素对水淹胁迫的响应[J]. 植物生态学报, 2022, 46(3): 311-320.
LI S Y, ZHANG Z X, RAO L Y. Responses of non-structural carbohydrates and growth hormone in *Morus alba* seedlings to flooding stress[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2022, 46(3): 311-320. (in Chinese)
- [20] 刘永安. 在不同氮、钾施用量和遮阴条件下麻疯树幼苗对干旱的生理生态响应[D]. 成都: 四川农业大学, 2011.
LIU Y A. Physio-ecological response of *Jatropha curcas* L. seedlings under different nitrogen, potassium and shade level to drought stress[D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2011. (in Chinese)
- [21] 杨洁, 单立山, 白亚梅, 张婉婷, 张正中, 解婷婷, 李毅. 氮添加和降水变化对红砂生理指标的影响[J]. 干旱区研究, 2021, 38(2): 460-468.
YANG J, SHAN L S, BAI Y M, ZHANG W T, ZHANG Z Z, XIE T T, LI Y. Effects of nitrogen addition and precipitation on *Reaumuria soongorica* physiological indices[J]. Arid Zone Research, 2021, 38(2): 460-468. (in Chinese)
- [22] 张晓琳, 陈梦恬, 翟鹏辉, 赵祥, 董宽虎. 增水和施肥对苜蓿-冬小麦轮作系统冬小麦叶片光合速率和叶绿素含量的影响[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2019, 39(4): 40-46.
ZHANG X L, CHEN M T, ZHAI P H, ZHAO X, DONG K H. Effects of water and fertilizer addition on photosynthetic rate and chlorophyll content of winter wheat leaves in alfalfa/winter wheat rotation system[J]. Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science), 2019, 39(4): 40-46. (in Chinese)
- [23] 宗俊勤, 高艳芝, 陈静波, 李丹丹, 李健建, 李玲, 刘建秀. 淹水胁迫对4种暖季型草坪草光合特性的影响[J]. 热带作物学报, 2021, 42(1): 30-139.
ZONG J Q, GAO Y Z, CHEN J B, LI D D, LI J J, LI L, LIU J X. Effects of Waterlogging on photosynthesis characteristics of four warm-season turfgrasses[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2021, 42(1): 130-139. (in Chinese)
- [24] 王静, 丛日晨, 王中华, 杨建民, 孟庆瑞, 李彦慧, 赵黎芳. 不同供铁水平对油松幼苗光合特性的影响[J]. 河北农业大学学报, 2010, 33(3): 57-61.
WANG J, CONG R C, WANG Z H, YANG J M, MENG Q R, LI Y H, ZHAO L F. Effects of different iron supply on photosynthesis in *Pinus tabulaeformis* during seedling sage[J]. Journal of Hebei Agricultural University, 2010, 33(3): 57-61. (in Chinese)
- [25] 王雪梅, 刘泉, 闫帮国, 赵广, 刘刚才. 干热河谷车桑子光合生理特性对氮磷添加的响应[J]. 生态学报, 2019, 39(22): 8615-8629.
WANG X M, LIU Q, YAN B G, ZHAO G, LIU G C. Responses of photosynthetic characteristics of *Dodonaea viscosa* to nitrogen and phosphorus addition in a dry-hot valley[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(22): 8615-8629. (in Chinese)
- [26] 张元帅, 冯伟, 张海艳, 齐双丽, 衡亚蓉, 郭彬彬, 李晓, 王永华, 郭天财. 遮阴和施氮对冬小麦旗叶光合特性及产量的影响[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(9): 1177-1184.
ZHANG Y S, FENG W, ZHANG H Y, QI S L, HENG Y R, GUO B B, LI X, WANG Y H, GUO T C. Effects of shading and nitrogen rate on photosynthetic characteristics of flag leaves and yield of winter wheat[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2016, 24(9): 1177-1184.
- [27] 王锐洁, 刘筱, 杨淑君, 姬拉拉, 严令斌, 关萍, 江学海, 喻理飞, 王健健. 氮沉降背景下遮阴对虎耳草生长和光合作用的影响[J]. 南方农业学报, 2019, 50(2): 330-337.
WANG R J, LIU X, YANG S J, JI L L, YAN L B, GUAN P, JIANG X H, YU L F, WANG J J. Effects of shading on growth and photosynthesis of *Saxifraga stolonifera* curt. under nitrogen deposition[J]. Journal of Southern Agriculture, 2019, 50(2): 330-337. (in Chinese)
- [28] 单立文, 张强, 朱瑞芬, 孔晓蕾, 陈积山. 氮、磷添加下AMF对羊草和苜蓿生长与光合生理特性的影响[J]. 草业学报, 2020, 29(8): 46-57.
SHAN L W, ZHANG Q, ZHU R F, KONG X L, CHEN J S. Effects of AMF on growth and photosynthetic physiological characteristics of *Leymus chinensis* and *Medicago sativa* with and without nitrogen and phosphorus application[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2020, 29(8): 46-57. (in Chinese)
- [29] 金清, 江洪, 余树全, 殷秀敏. 酸雨胁迫对苦楮幼苗气体交换与叶绿素荧光的影响[J]. 植物生态学报, 2010, 34(9): 1117-1124.
JIN Q, JIANG H, YU S Q, YIN X M. Effects of acid rain stress on gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Castanopsis sclerophylla* seedlings[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(9): 1117-1124. (in Chinese)
- [30] 熊雪, 刘济明, 王军才, 柳嘉佳, 李佳, 邓明明. 磷素供给对米槁幼苗光合作用—CO₂响应的影响[J]. 南方农业学报, 2017, 48(11): 1983-1988.
XIONG X, LIU J M, WANG J C, LIU J J, LI J, DENG M M. Effects of phosphorus application on photosynthesis-CO₂ response of *Cinnamomum migao* H. W. Li seedlings[J]. Journal of Southern Agriculture, 2017, 48(11): 1983-1988.

- (in Chinese)
- [31] 李淑仪, 林书蓉, 廖观荣, 何小霞, 黄中东. 桉树营养状况与叶片营养诊断研究[J]. 林业科学, 1996(6): 481-490.
LI S Y, LIN S R, LIAO G R, HE X X, HUANG Z D. The nutrition status and foliar nutritional diagnosis of eucalyptus[J]. Scientia Silvae Sinicae, 1996(6): 481-490. (in Chinese)
- [32] 李付国, 孟月华, 贾小红, 陈清, 许雪峰, 韩振海. 供氮水平对“八月脆”桃产量、品质和叶片养分含量的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2006(6): 918-921.
LI F G, MENG Y H, JIA X H, CHEN Q, XU X F, HAN Z H. Effects of nitrogen applied rate on fruit yield, quality and leaf nutrient content of 'Bayuecui' peach[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2006(6): 918-921. (in Chinese)
- [33] 陈琳, 曾杰, 徐大平, 赵志刚, 郭俊杰, 林开勤, 沙二. 氮素营养对西南桦幼苗生长及叶片养分状况的影响[J]. 林业科学, 2010, 46(5): 35-40.
CHEN L, ZENG J, XU D P, ZHAO Z G, GUO J J, LIN K Q, SHA E. Effects of exponential nitrogen loading on growth and foliar nutrient status of *Betula alnoides* seedlings[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2010, 46(5): 35-40. (in Chinese)
- [34] 邓浩俊, 张丽娜, 张广帅, 林勇明, 吴承祯, 洪伟. 氮沉降对木荷马尾松林叶片元素计量比的影响[J]. 森林与环境学报, 2015, 35(2): 118-124.
DENG H J, ZHANG L N, ZHANG G S, LIN Y M, WU C Z, HONG W. Effects of nitrogen deposition on leaf elements and their stoichiometric ratios in *Schima superba* and *Pinus massoniana* mixed forest[J]. Journal of Forest and Environment, 2015, 35(2): 118-124. (in Chinese)
- [35] LI Y, NIU S L, YU G R. Aggravated phosphorus limitation on biomass production under increasing nitrogen loading: a meta-analysis[J]. Global Change Biology, 2016, 22(2): 934-943.
- [36] 盖甜甜, 邹中华, 任志华, 谢双岭, 胡欣怡, 刘娟, 胡冬南. 不同氮养分条件下油茶幼苗生物量及养分利用对磷水平的响应[J]. 江西农业大学学报, 2022, 44(3): 626-634.
GAI T T, ZOU Z H, REN Z H, XIE S L, HU X Y, LIU J, HU D N. Effects of biomass and nutrient utilization of *Camellia oleifera* seedlings to phosphorus level under different nitrogen nutrients[J]. Acta Agriculturae Universitatis Ji-angxiensis, 2022, 44(3): 626-634. (in Chinese)