网络出版时间:2025-12-05 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.06.003

遮阴对云南松幼苗针叶非结构性碳水化合物和碳氮磷化学计量特征的影响

朱为松,刘元玺,段贵河,陈佳岚,吴俊文
(西南林业大学 林学院,云南 昆明 650224)

[摘 要] 【目的】阐明不同苗龄云南松幼苗的遮阴适应机制,为龄级化造林及林木环境适应理论提供参考。【方法】以1年生和3年生云南松幼苗为试验材料,在100%,80%,45%,30%和5%全光照共5个光照梯度下进行遮阴试验。利用表型可塑性指数及相关性分析和主成分分析,评估不同苗龄云南松幼苗针叶叶绿素含量、非结构性碳水化合物(NSC)和碳氮磷化学计量特征。【结果】与CK相比,1年生云南松幼苗在轻度遮阴(80%全光照,L1)处理下光合色素(Chl a、Chl b)及NSC含量显著升高,但在重度遮阴(5%全光照,L4)下,碳富集导致C/P比值升高19.86%,生长主要受限于N(N/P<14)。与CK相比,3年生云南松幼苗在遮阴下通过光合效率优化(Chl(a+b)提高29.78%)和磷吸收增强(P含量增加15.56%),实现NSC的积累(可溶性糖含量较1年生云南松幼苗提高44.95%)与碳氮协同调控(C/N降幅49.33%),显著缓解养分限制。表型可塑性分析结果表明,3年生云南松幼苗的光合色素、NSC及N利用等表型可塑性指数(0.13~0.70)显著高于1年生云南松幼苗(0.05~0.63)。【结论】云南松幼苗的遮阴适应策略存在苗龄差异,1年生云南松幼苗通过调节光合色素和短期碳分配来维持代谢平衡,3年生云南松幼苗通过增强磷吸收效率和长期碳储存来优化资源分配。建议在云南松人工林管理中,针对其低龄幼苗维持30%~80%全光照以平衡碳代谢,其高龄幼苗则通过补充磷素来提高遮阴耐受性。

[关键词] 云南松;遮阴;非结构性碳水化合物;碳氮磷化学计量特征;森林培育
[中图分类号] S791.257 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)06-0020-11

Effects of shading on non-structural carbohydrates and chemical metrological characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in needles of young *Pinus yunnanensis* seedlings

ZHU Weisong, LIU Yuanxi, DUAN Guihe, CHEN Jialan, WU Junwen
(*College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming, Yunnan* 650224, *China*)

Abstract: 【Objective】 The study aims to elucidate the shading adaptation mechanism of *Pinus yunnanensis* seedlings at different ages, to provide a reference for age-class silviculture and forest environmental adaptation theory. 【Method】 One-year-old and three-year-old *Pinus yunnanensis* seedlings were used to conduct the shade test with five light gradients (100%, 80%, 45%, 30% and 5% full light). Phenotypic plasticity index, correlation analysis and principal component analysis were used to assess the chlorophyll content, non-structural carbohydrates (NSC), and carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of needles from *Pinus yunnanensis* seedlings of different ages. 【Result】 Compared with CK, photosynthetic pigments (Chl a, Chl b) and NSC contents were significantly higher in one-year-old *Pinus yunnanensis* seedlings under light shade (80% full

[收稿日期] 2025-04-11 [修回日期] 2025-06-05
[基金项目] 国家自然科学基金项目(31960306)
[作者简介] 朱为松(2000—),男(哈尼族),云南红河人,在读硕士,主要从事森林培育研究。E-mail:my538076@swfu.edu.cn
[通信作者] 吴俊文(1990—),男,云南崇明人,副教授,硕士生导师,主要从事植物生理生态研究。E-mail:wujunwen@swfu.edu.cn

light，L1）treatment. Under heavy shade（5% full light，L4），however，carbon enrichment resulted in a 19.86% increase in the C/P ratio，and the seedling growth was mainly limited by N（N/P＜14）. Compared with CK，3-year-old *Pinus yunnanensis* seedlings under shade significantly alleviated nutrient limitation through optimization of photosynthetic efficiency（29.78% increase in Chl（a＋b））and enhancement of phosphorus uptake（15.56% increase in P content），which resulted in the accumulation of NSC（44.95% increase in soluble sugar content compared with one-year-old *Pinus yunnanensis*）and the synergistic regulation of carbon and nitrogen（49.33% decrease in C/N）. The results of phenotypic plasticity analysis showed that the plasticity indices of photosynthetic pigments，NSC and N utilization of 3-year-old *Pinus yunnanensis* seedlings（0.13－0.70）were significantly higher than those of one-year-old *Pinus yunnanensis* seedlings（0.05－0.63）.【Conclusion】Shade adaptation strategies for *Pinus yunnanensis* seedlings differed according to seedling age，with one-year-old *Pinus yunnanensis* seedlings maintaining metabolic balance by regulating photosynthetic pigments and short-term carbon allocation，and three-year-old *Pinus yunnanensis* seedlings optimizing resource allocation by enhancing phosphorus uptake efficiency and long-term carbon storage. It is suggested that in *Pinus yunnanensis* plantation forest management，30% － 80% full light condition should be maintained to balance carbon metabolism in younger seedlings，and phosphorus supplementation should be used to improve the shade tolerance of older seedlings.

Key words：*Pinus yunnanensis*；shade；nonstructural carbohydrates；carbon，nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics；forest cultivation

光是植物生长、发育和更新过程中一个重要的环境因子，直接影响植物的光合作用和生命力[1-2]。在人工林培育过程中，广泛应用抚育间伐和择伐等管理措施来调整林分结构，优化森林内部的空间结构和光照条件，促进树木生长[3]。适宜光照强度对植物的形态结构、光合作用和生理代谢等都有积极影响，对森林的生态效益和经济效益有重要意义[4]。在弱光环境下，植物通过增加高度来提高光能捕获效率，通过叶片变薄和增加叶面积来适应环境[5]；在强光条件下，植物通过减少叶片生物量投入及叶面积，防止光能过量吸收导致光抑制现象[6]。过多光照引起的能量过量吸收可能会产生活性氧，进而对光合作用机制造成损害[7]，形成所谓的“光限制悖论”。此外，光照强度会通过调节叶片的光合效率，间接影响植物体内碳元素的分配模式[8]。

非结构性碳水化合物（non-structural carbohydrates，NSC），包括可溶性糖和淀粉，是植物体内的重要物质，广泛参与各项生命活动，对林木的生长及发育具有显著影响[9]，也是树木在生产过剩时的暂存形式[10]以及生长、代谢过程中的重要能量来源[11]。通常NSC浓度的变化能够反映植物整体碳供应状况[12]，表征树木的生长和存活能力[13-14]，也能反映树木对外界干扰的缓冲能力[15]。陈志成等[16]研究表明，在遮阴条件下锐齿栎（*Quercus aliena*）幼苗NSC含量显著低于自然光照条件。

碳（C）、氮（N）和磷（P）是构成植物体的基本元素，对植物的生长、生理代谢以及环境适应性具有关键性影响[17]。叶片的化学计量特性被认为是植物遗传特性及其对特定环境条件适应能力的反映。氮和磷是植物生命活动的主要限制因子，其含量与光合作用密切相关，直接影响NSC的产生和分配[18]。研究表明，不同植物及其各器官在氮、磷利用模式和氮、磷化学计量比方面存在显著差异，并且在不同遮阴环境下展现出不同的养分分配策略[19-20]。此外，还有研究指出，适宜光照强度能够增加紫花苜蓿（*Medicago sativa* L）N与P的比例[21]。目前，关于树木体内NSC以及C、N、P的浓度变化与分配模式的相关研究，主要侧重于单一苗龄遮阴或干旱胁迫的影响，而不同苗龄针叶NSC与C、N、P化学计量特征对光照强度变化的响应机制尚未见报道。

作为植物的主要光合器官以及树木获取能量的重要来源，叶片在面对环境变化时表现出高度敏感性[22]。叶片碳、氮、磷含量与植物的生长发育和生态系统中许多关键功能密切相关，可作为评估植物养分利用和适应环境变化的指标[23]。非结构性碳水化合物（NSC）是植物通过叶片光合作用固定的糖类物质，在植物生长、发育和繁殖过程中扮演着能量供应底物的重要角色，具有多种功能，包括新陈代谢、运输、同化产物和渗透调节等，有助于植物应对外界生物和环境压力[24]。因此，研究植物叶片中碳、氮、磷和NSC含量及其变化模式，对于深入

探讨树木在环境变化下的生长、生理生态响应以及适应能力提供了重要依据[25]。

云南松(*Pinus yunnanensis*)是中国西南地区主要造林和用材树种之一,具有极高的经济价值和生态价值[26]。尽管云南松幼苗的光适应机制已有研究[27],但苗龄对其针叶碳-养分协同调控策略的影响仍不明晰。NSC与C、N、P化学计量特征共同表征叶片光合碳分配与代谢消耗的平衡关系,而苗龄增长可能会导致针叶碳储存模式与养分利用效率的分化。本研究以1年生和3年生云南松幼苗为试验材料,阐明其针叶NSC与C、N、P化学计量对光照强度梯度的响应机制,以期为云南松人工林培育和天然林更新管理提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于西南林业大学树木园(102°46′ E,25°03′ N),该地处于亚热带高原季风气候区,海拔1 964 m,年平均温度16.5 ℃,年平均降水量1 035 mm,年平均相对湿度67%。遮雨棚内温度18.5~37.0 ℃,空气相对湿度为22.3%~48.0%。土壤采用红壤土与腐殖土按质量比3∶2混合,用环刀法测得土壤体积质量为1.001 g/cm^3,田间持水量为22.5%,土壤全碳含量3.26 g/kg,全氮含量5.98 g/kg,全磷含量0.62 g/kg,pH 7.65。

1.2 试验材料

云南松苗木采用双柏县马龙河林场2个苗期(1年生和3年生)的云南松(*Pinus yunnanensis*)良种(良种编号:云R-SS-PY-035-2020),2024年3月14日进行移栽定植前培育。2024年3月21日将1年生云南松幼苗移栽至口径20.5 cm、底径14.5 cm、高18.5 cm的塑料花盆中,每盆栽植1株;将3年生云南松苗木移栽至口径29.5 cm、底径23.0 cm、高21.0 cm的塑料花盆中,每盆栽植1株。所有花盆底部放置托盘,移栽后保持土壤水分含量为田间持水量,确保幼苗尽快成活。试验地铺地膜,防止地下水汽对盆栽产生影响,云南松幼苗在适宜环境条件下生长2个月。2024年5月21日观察发现,1年生和3年生云南松幼苗生长状况均良好,无生病和蹲苗现象。

1.3 试验设计与处理

试验采用黑色遮阳网搭建不同层数的遮阴处理,周围用遮阴网遮挡防止侧边光照的影响。于晴天中午12:00用自动量程照度计(LI-250A,Li-Cor,Lincoln,USA)测定空地无遮阴情况下的光照强度,再根据试验所需的光强搭建遮阴棚。参考文献[28]设置5不同光照水平,分别为:全光照(CK,光照强度为14.69×10^4~14.80×10^4 lx)、80%全光照(L1,光照强度为11.61×10^4~12.03×10^4 lx)、45%全光照(L2,光照强度为6.25×10^4~6.74×10^4 lx)、30%全光照(L3,光照强度为4.25×10^4~4.74×10^4 lx)和5%全光照(L4,光照强度为0.95×10^4~1.44×10^4 lx)。试验采用完全随机区组排列,设置3个重复,每个重复10株,1年生和3年生云南松幼苗均150株。2024年5月21日开始遮阴试验,用土壤水分仪测量土壤实际含水量,并用称质量法控制,每天17:00根据失水质量进行补水,使各处理的水分稳定在正常水分。遮阴试验共持续90 d,2024年8月21日从每个处理组中选取4株幼苗取样,共计20株。采样时将幼苗全部针叶取下并标记后放入信封中带回实验室,先于105 ℃杀青30 min,然后于80 ℃烘至质量恒定,备用。

1.4 测定指标及方法

本试验中非结构性碳水化合物(NSC)是指可溶性糖和淀粉含量的总和。取烘干样品0.05 g研磨,加入蒸馏水10 mL,沸水浴10 min后4 000 r/min离心10 min,上清液采用蒽酮法,利用紫外可见分光光度计测定625 nm吸光值,计算可溶性糖含量;通过沉淀物测定样品中淀粉含量[27]。针叶中全C含量采用重铬酸钾外加稀释加热法测定,全N含量采用奈式比色法测定,全P含量用钼锑抗比色法测定[29]。采用烘干法测定含水率,用体积分数95%乙醇提取法测定针叶叶绿素(叶绿素a、叶绿素b、胡萝卜素、叶绿素(a+b))含量。

1.5 数据处理

在进行统计分析之前,先对试验数据的正态性和同质性进行评估(Kolmogorov-Smirnov检验)。采用单因素方差分析检验遮阴对云南松幼苗针叶叶绿素、可溶性糖、淀粉和NSC含量及碳氮磷化学计量特征的影响;使用邓肯检验对平均值进行了多重比较;使用独立样本t检验分析不同苗龄各指标的差异性。采用Pearson相关分析研究云南松针叶NSC含量与其C、N和P化学计量之间的相关性,并进行主成分分析。所有统计分析均使用SPSS 20.0(IBM SPSS Statistics,U. S. A.)进行,差异显著性水平设为0.05。

表型可塑性指数=(X_{max}－X_{min})/X_{max}，其中X_{max}、X_{min}为各指标中的最大值和最小值。

2　结果与分析

2.1　遮阴对云南松幼苗针叶光合色素含量的影响

由表1可知，遮阴处理显著影响云南松幼苗针叶的光合色素含量(P<0.05)。除CK处理下Chl a含量和L3处理下Chl b含量外，在L1处理下1年生云南松幼苗针叶Chl a、Chl b及Chl(a+b)含量均显著高于其他处理(P<0.05)，分别为1.54，0.28和1.81 mg/g；胡萝卜素含量在CK处理下最高(0.24 mg/g)，显著高于L2、L3和L4处理(P<0.05)。3年生云南松幼苗针叶Chl a、胡萝卜素及Chl(a+b)含量均在L3处理下显著高于其他处理(P<0.05)，分别为1.47，0.21和1.69 mg/g；Chl b含量在L4处理下最高，为0.23 mg/g。

由表1还可知，在CK和L1处理下，1年生云南松幼苗针叶Chl a、Chl b、胡萝卜素及Chl(a+b)含量均显著或极显著高于3年生云南松幼苗(P<0.05)；而在L3处理下，3年生云南松幼苗针叶Chl a、胡萝卜素及Chl(a+b)含量均显著高于1年生云南松幼苗(P<0.05)。表明1年生云南松幼苗在轻度遮阴(80% 全光照)下光合色素积累能力较强，而3年生云南松幼苗在重度遮阴(30% 全光照)下表现出更高的光能捕获效率。

表1　遮阴对云南松幼苗针叶光合色素含量的影响

Table 1　Effects of shade treatments on the pigment content of *Pinus yunnanensis* seedling needles

处理 Treatment	苗龄/年 seedling age	叶绿素a含量/(mg·g^{-1}) Chl a content	叶绿素b含量/(mg·g^{-1}) Chl b content	胡萝卜素含量/(mg·g^{-1}) Carotene content	叶绿素(a+b)含量/(mg·g^{-1}) Chl(a+b) content
CK	1	1.28±0.07 ab**	0.22±0.01 b**	0.24±0.03 a**	1.49±0.08 b**
	3	0.67±0.13 c	0.07±0.01 c	0.12±0.02 b	0.74±0.15 c
L1	1	1.54±0.18 ab*	0.28±0.03 a**	0.23±0.03 ab**	1.81±0.21 a*
	3	1.23±0.03 ab	0.17±0.03 b	0.13±0.02 b	1.40±0.05 b
L2	1	1.16±0.15 b	0.20±0.01 b	0.17±0.03 b	1.36±0.15 b
	3	1.10±0.06 b	0.22±0.03 ab	0.13±0.03 b	1.32±0.22 b
L3	1	1.11±0.04 b	0.23±0.03 ab	0.14±0.02 b	1.35±0.04 b
	3	1.47±0.26 a*	0.22±0.02 ab	0.21±0.05 a*	1.69±0.28 a*
L4	1	1.15±0.38 b	0.22±0.07 b	0.16±0.06 b	1.37±0.45 b
	3	1.26±0.20 ab	0.23±0.06 a	0.12±0.02 b	1.49±0.26 ab

注：同列数据后不同小写字母表示同年生云南松幼苗不同处理间差异显著(P<0.05)；*和**分别表示同一处理2个苗龄间存在显著(P<0.05)或极显著(P<0.01)差异。

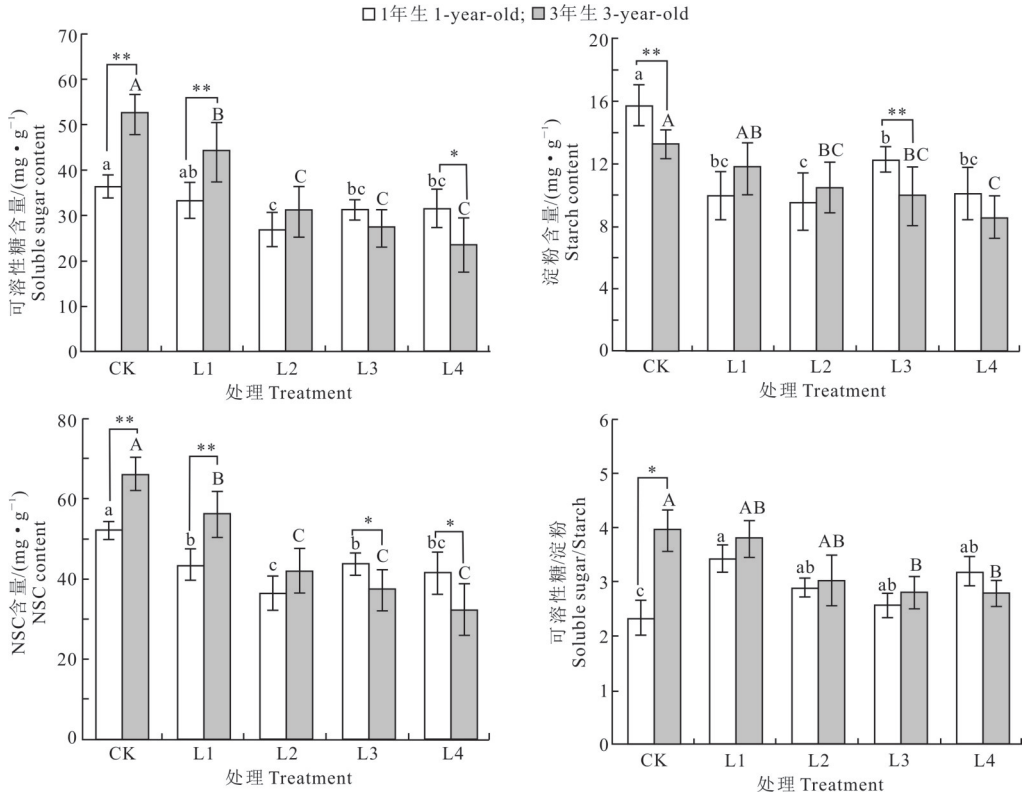
Note：Different lowercase letters after data in the same column indicate significant differences between different treatments of *Pinus yunnanensis* seedlings born in the same year(P<0.05)；* and * * indicate significant (P<0.05) or extremely significant (P<0.01) differences between two seedling ages under the same treatment，respectively.

2.2　遮阴对云南松幼苗针叶非结构性碳水化合物的影响

由图1可知，遮阴处理显著影响不同苗龄云南松幼苗针叶非结构性碳水化合物(NSC)的积累(P<0.05)。随遮阴强度的增大，1年生云南松幼苗针叶NSC含量呈先降后升趋势，3年生云南松幼苗针叶NSC含量呈下降趋势。与CK相比，1年生云南松幼苗针叶可溶性糖、淀粉及NSC含量在L2处理下显著降低25.96%，39.29% 和29.99%(P<0.05)，可溶性糖/淀粉值在L1处理下显著升高47.21%(P<0.05)。与CK相比，3年生云南松幼苗针叶可溶性糖和NSC含量在L4处理下显著降低55.02% 和51.14%(P<0.05)，淀粉含量在L2、L3和L4处理下分别显著降低21.21%，24.99% 和35.76%，可溶性糖/淀粉值在L3、L4处理下分别显著降低28.98% 和29.99%；随遮阴强度的增大，3年生云南松幼苗针叶可溶性糖、淀粉、NSC含量及可溶性糖/淀粉值均呈持续下降趋势。

由图1还可知，在CK处理下，3年生云南松幼苗针叶可溶性糖、NSC含量及可溶性糖/淀粉值较1年生云南松幼苗分别显著提高44.95%，26.78% 和70.39%，但其淀粉含量较1年生云南松幼苗显著降低15.31%；在L1处理下，3年生云南松幼苗针叶可溶性糖及NSC含量较1年生云南松幼苗分别显著提高33.03% 和29.78%。综上可知，1年生云南松幼苗在CK处理下可溶性糖、淀粉及NSC含量最高，3年生云南松幼苗在CK处理下可溶性糖和NSC含量显著高于其他处理，但淀粉含量低于1年生云南松幼苗(降低15.3%)。表明苗龄差异导致碳分配策略分化，1年生云南松幼苗依赖光照积累光合产

物,3年生云南松幼苗通过优化碳分配来适应遮阴胁迫。



图柱上不同小写字母表示1年生云南松幼苗不同处理间差异显著($P<0.05$),不同大写字母表示3年生云南松幼苗不同处理间存在显著差异($P<0.05$);*和**分别表示同一处理两个苗龄间存在显著($P<0.05$)或极显著($P<0.01$)差异。下同。

Different lowercase letters on the column indicate significant differences between different treatments of one-year-old *Pinus yunnanensis* seedlings ($P<0.05$), while different uppercase letters indicate significant differences between different treatments of three-year-old *Pinus yunnanensis* seedlings ($P<0.05$); * and ** indicate significant ($P<0.05$) or extremely significant ($P<0.01$) differences between two seedling ages under the same treatment, respectively. The same below.

图1 遮阴对云南松幼苗针叶NSC的影响

Fig. 1 Effects of shading on NSC of *Pinus yunnanensis* seedling needles

2.3 遮阴对云南松幼苗针叶C、N、P含量及其化学计量比的影响

由图2可知,不同苗龄云南松幼苗针叶碳氮磷化学计量对遮阴的响应存在显著差异。随着遮阴程度的增强,1年生云南松幼苗针叶C含量呈递增趋势,L4处理下达到最大,为491.66 mg/g,较CK显著提高23.08%($P<0.05$);N含量呈先增后降再增趋势,在L1处理下达到最高,为61.87 mg/g,较CK增加15.57%;在L3处理达到最低,较CK显著降低51.86%($P<0.05$);P含量无显著差异。与CK相比,L3、L4处理下1年生云南松幼苗针叶C/N分别显著提高了97.98%和107.22%,C/P分别显著提高了17.56%和19.86%($P<0.05$),N/P在L3处理下则显著降低51.18%($P<0.05$),表明重度遮阴处理下碳富集导致氮限制加剧,云南松幼苗的生长主要受限于N(N/P<14)。

由图2还可知,3年生云南松幼苗针叶C含量以CK处理最高(507.69 mg/g),显著高于其他处理($P<0.05$);N含量以L2处理(40.77 mg/g)显著高于其他处理,较CK显著提升24.60%($P<0.05$);P含量随遮阴程度增强呈持续上升趋势,在L4处理下达到最大,较CK显著升高15.56%($P<0.05$)。化学计量比分析结果显示,L2处理下C/N较CK显著降低49.33%($P<0.05$),与CK相比,各遮阴处理下C/P均显著降低,降幅为10.29%~40.17%,显示磷吸收增强有效缓解了碳磷失衡。

由图2还可知,3年生云南松幼苗在CK处理下C含量及L4处理下P含量均显著高于1年生云南松幼苗($P<0.05$),但L1和L4处理下C含量以及L1处理下N含量则显著低于1年生云南松幼苗($P<0.05$)。2种苗龄下,均以CK处理的C/N、C/P差异最为显著,与1年生云南松幼苗相比,3年生云南松幼苗C/N和C/P分别显著提高125.27%和33.94%。表明1年生云南松幼苗通过碳富集适应弱光,而3

年生云南松幼苗则通过调控磷利用效率来响应遮阴胁迫，且2种苗龄间化学计量比在遮阴梯度下呈反向变化趋势。

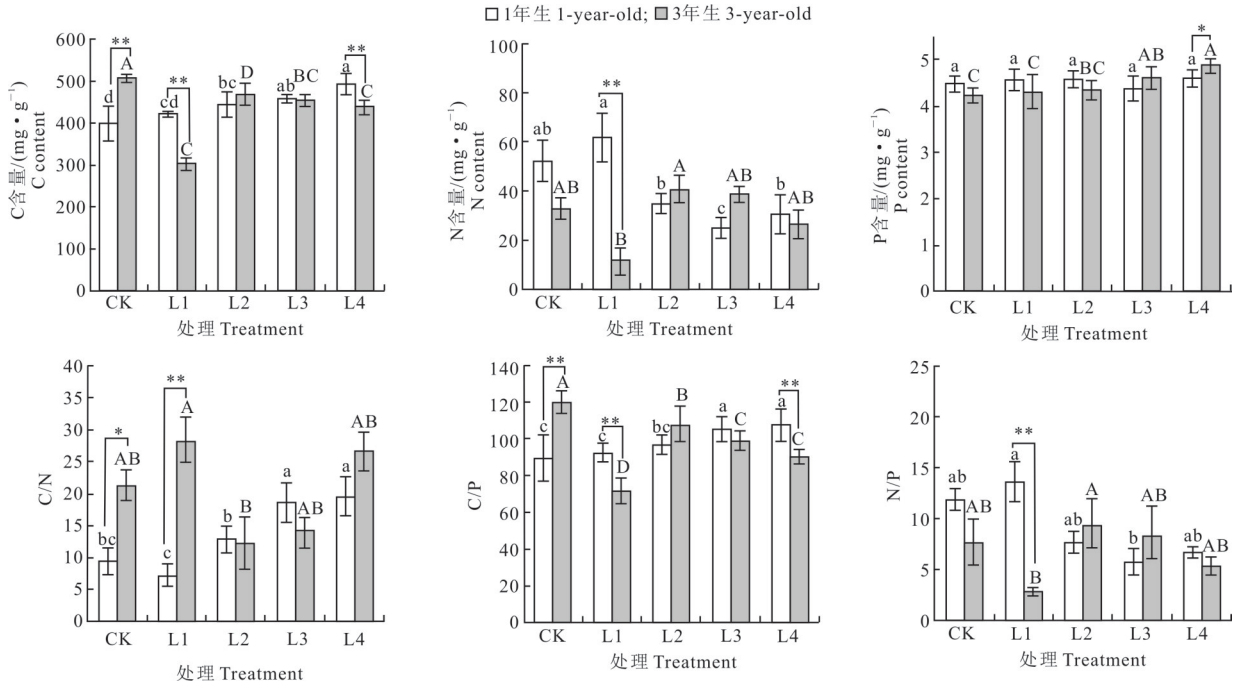


图2　遮阴对云南松幼苗针叶C、N、P含量及其化学计量特征的影响

Fig. 2　Effects of shading on C, N and P content and their chemical characteristics in *Pinus yunnanensis* seedling needles

2.4　不同苗龄云南松幼苗针叶表型可塑性分析

遮阴处理下不同苗龄云南松幼苗针叶的表型可塑性指数如图3所示。

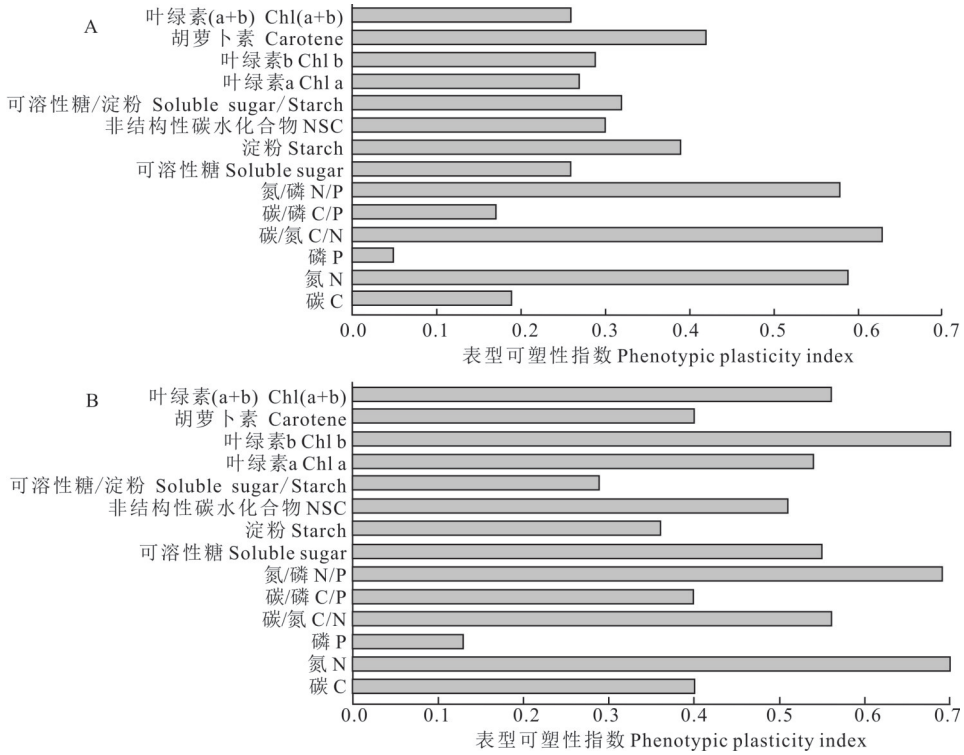


图3　1年生(A)和3年生(B)云南松幼苗针叶的表型可塑性分析

Fig. 3　Phenotypic plasticity analysis of one-year-old (A) and three-year-old (B) *Pinus yunnanensis* needles

由图3可知，1年生云南松幼苗针叶的表型可塑性指数为0.05～0.63，其中C/N、N含量及N/P等

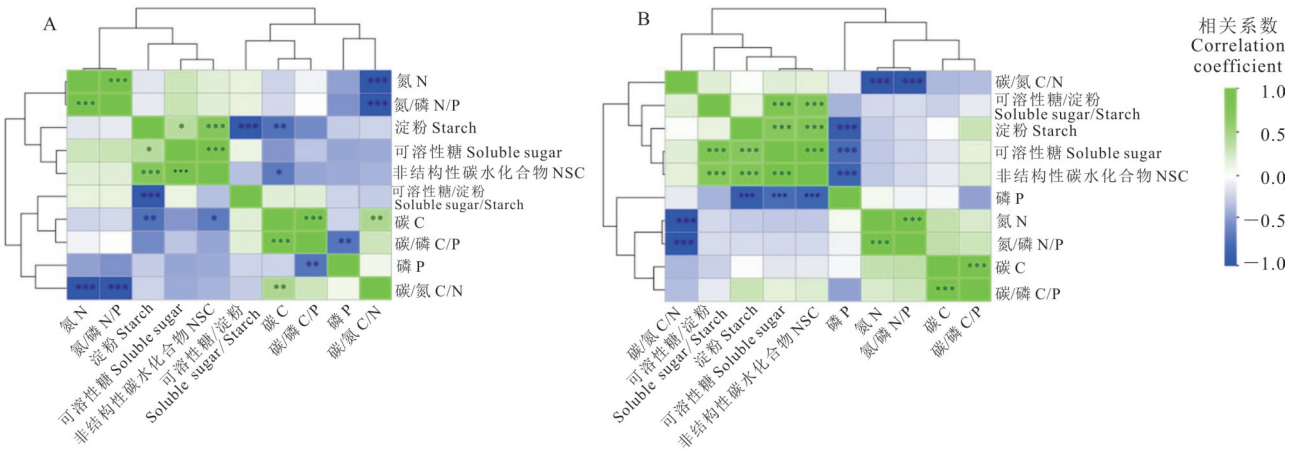
指标的表型可塑性指数较高,分别是0.63,0.59和0.58;其次为胡萝卜素和淀粉含量的表型可塑性指数,分别是0.42和0.39。3年生云南松幼苗针叶的表型可塑性指数为0.13~0.70,且3年生云南松幼苗针叶各指标的表型可塑性均明显高于1年生云南松幼苗,尤其是Chl(a+b)和可溶性糖含量的可塑性增强最为明显。表明云南松幼苗在遮阴处理下的表型可塑性具有显著苗龄差异,3年生云南松幼苗通过增强光合能力(叶绿素合成)、长期碳储存(NSC)及N元素利用效率来适应弱光,而1年生云南松幼苗依赖氮分配调控和短期碳储存(淀粉积累)来适应弱光。

2.5 云南松幼苗针叶养分含量与NSC含量的相关性分析

不同苗龄云南松幼苗针叶C、N、P含量及其化学计量特征与NSC含量的相关性分析结果如图4所示。由图4-A可知,1年生云南松幼苗针叶NSC含量与可溶性糖和淀粉含量呈极显著正相关($P<0.01$),N含量与N/P呈显著正相关($P<0.05$),C/P与C含量呈极显著正相关($P<0.01$),可溶性糖/淀粉值与淀粉含量呈显著负相关($P<0.05$),C/N与N、N/P呈显著负相关($P<0.05$)。聚类分析结果表明,C/P与可溶性糖/淀粉值聚为一类,而P含量与C/N,N含量和N/P独立成簇。

由图4-B可知,3年生云南松幼苗针叶NSC含量与可溶性糖、淀粉含量和可溶性糖/淀粉值呈极显著正相关($P<0.01$),N含量与N/P、C含量和C/P均呈极显著正相关($P<0.01$),P含量与NSC、可溶性糖和淀粉含量均呈极显著负相关($P<0.01$),C/N与N含量和N/P呈显著负相关($P<0.05$)。聚类分析结果显示,N/P与C/P聚为一类,P含量独立成簇。

综上可知,随着苗龄增长,云南松幼苗的资源分配策略是动态变化的。其中1年生云南松幼苗通过C/P与可溶性糖/淀粉的协同作用来适应弱光,而3年生云南松幼苗依赖氮磷化学计量优化养分吸收与利用来适应弱光。



绿色代表正相关关系,颜色越趋近深绿色表明正相关性越强(数值接近1);白色表示相关性趋近于0,即变量间无明显相关关系;蓝色代表负相关关系,颜色越趋近深蓝色表明负相关性越强(数值接近−1)。* $P<0.05$,** $P<0.01$,*** $P<0.01$.

Green represents a positive correlation, the deeper the green, the stronger the positive correlation (values close to 1); White represents a correlation approaching zero, indicating no significant relationship between the variables; Blue represents a negative correlation, the deeper the blue, the stronger the negative correlation (values close to −1). * $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.01$.

图4 1年生(A)和3年生(B)苗龄云南松针叶养分与NSC的相关性分析

Fig. 4 Correlation analysis between needle nutrients and NSC in one-year-old (A) and three-year-old (B) seedlings of *Pinus yunnanensis*

2.6 云南松幼苗针叶各指标的主成分分析

遮阴处理后,云南松幼苗针叶NSC特征和C、N、P含量及其比值的主成分分析结果如图5所示。由图5可知,1年生云南松幼苗前2个主成分累计方差贡献率达60.16%,在PCA1中,C/N、类胡萝卜素、Chl a及Chl (a+b)含量的权重系数较大;在PCA2中,淀粉、C含量以及可溶性糖/淀粉、C/P的权重系数较大。3年生云南松幼苗前2个主成分累计方差贡献率为68.18%,在PCA1中,叶绿素、NSC、可溶性糖及淀粉含量的权重系数较大,在PCA2中,C/N、N/P及N含量的权重系数较大。表明1年生云南松幼苗优先调控光合色素与C/N平衡来适应遮阴环境,而3年生云南松幼苗则更侧重于非结构性碳水化合物的积累及养分再分配来适应

遮阴的影响。

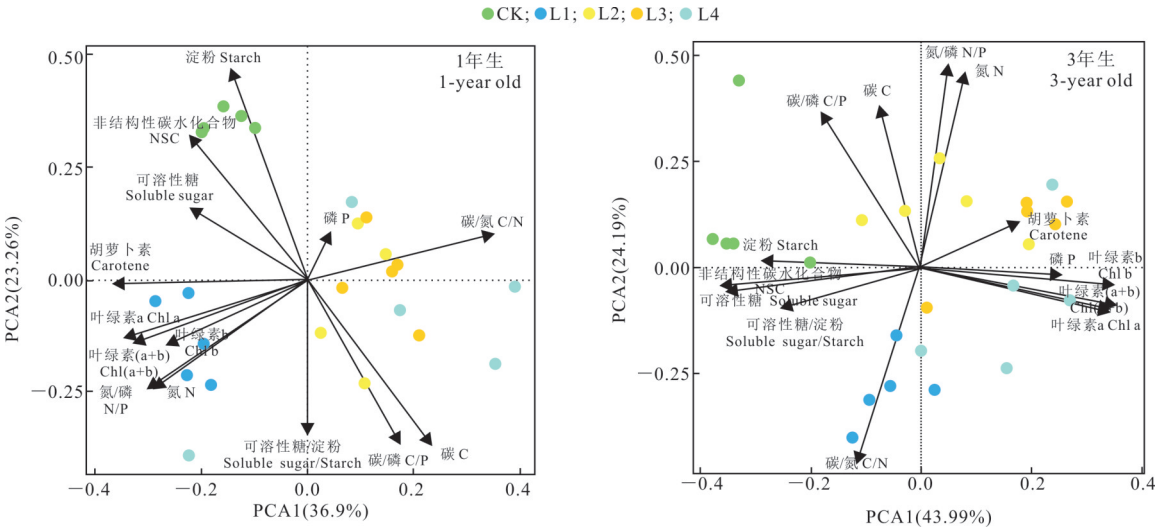


图 5　1年生和3年生云南松幼苗针叶各指标的主成分分析

Fig. 5　Principal component analysis of various indexes of one-year-old and three-year-old *Pinus yunnanensis* seedling needles

3　讨　论

3.1　不同苗龄云南松幼苗针叶非结构碳水化合物对遮阴的响应

作为植物的主要供能物质，NSC 含量的变化可以反映树木碳平衡与植物对环境变化适应策略之间的关系[27]，在植物受到逆境胁迫时，植物体内的 NSC 作为缓冲物质开始水解以调节平衡状态[30]。在本研究中，随着遮阴程度的增强，2 个苗龄云南松幼苗针叶可溶性糖、淀粉和 NSC 含量均呈显著下降趋势，只有在 L1 处理下，1 年生云南松幼苗针叶可溶性糖含量和 3 年生云南松幼苗针叶淀粉含量与 CK 无显著差异。表明在面对遮阴胁迫时，不同苗龄云南松幼苗针叶的碳同化水平下降，并通过增加 NSC 的消耗来适应[31]；同时，遮阴处理影响了云南松幼苗碳吸收与消耗之间的平衡[32]。此外，1 年生云南松幼苗在遮阴环境下优先分解淀粉，并提高可溶性糖/淀粉值（较 CK 处理增加 70.39%），表现出以可溶性糖主导的即时代谢维持策略；而 3 年生云南松幼苗在同等遮阴环境下（L1 和 L2）维持较高的 NSC 储备（较 1 年生云南松幼苗提高 26.78%～29.78%），显示出更强的碳缓冲能力；但在重度遮阴（L3 和 L4）环境下，可能因呼吸消耗超过碳补充能力，导致 NSC 净消耗增加[33]。

本研究结果表明，与 CK 相比，遮阴处理下 1 年生云南松幼苗针叶 Chl a 和 Chl（a+b）含量仅在 L1 处理中显著上升，其余处理均降低；3 年生云南松幼苗针叶光合色素（除胡萝卜素外）含量随遮阴程度增加而显著上升，说明在遮阴处理下，1 年生云南松幼苗未将碳水化合物用于储存，而是增加淀粉消耗，调整可溶性糖/淀粉值，保证可溶性糖含量以满足其基本的生理代谢[24]。而 3 年生云南松幼苗则通过增加光合色素含量来提高对光能的利用效率，这与薛黎等[34]对闽楠（*Phoebe bournei*）幼苗的研究结果一致。此外，1 年生云南松幼苗在轻度遮阴（CK 和 L1）下维持较高的光合色素含量，这可能与其早期生长阶段对高光利用效率的固有需求相契合[27]；而 3 年生云南松幼苗在重度遮阴（L3）环境下通过显著提升 Chl a、胡萝卜素及 Chl（a+b）含量，展现出更强的光合可塑性调节能力。

3.2　不同苗龄云南松幼苗针叶 C、N、P 化学计量特征对遮阴的响应

植物体内 C、N 和 P 含量不仅反映了其对环境适应能力的强弱，也显示出对外界环境变化的敏感性[35]。C 为植物生长和发育提供能量，并构成其基本结构；而 N 和 P 则是合成光合色素、蛋白质等关键化合物的必需元素，同时在养分运输和吸收中发挥重要作用[36]。在本研究中，1 年生云南松幼苗针叶 C 含量在遮阴处理下显著上升，N 含量则显著下降，而 P 含量在各处理中无显著差异，表明 1 年生云南松幼苗通过提升针叶 C 含量，并优先分配 N 元素至蛋白质合成，以增强光能捕获适应弱光环境[21]。3 年生云南松幼苗针叶 C 含量在遮阴处理下显著下降，而 N 含量在适度遮阴（L1）下有所下降，P 含量在

低光照(L2、L3)条件下则显著上升,说明3年生云南松幼苗在低光环境下的碳积累和氮含量较低,但对磷的吸收能力较强。这可能是因为幼苗在遮阴条件下增加叶部C结构以维持生存,增强N吸收以支持叶绿素合成,并通过更完善的根系系统高效吸收土壤P资源,以提升低光环境下的P利用效率来维持能量供应[27],反映了幼苗从侧重生长转向存活策略的变化[37]。

C/N和C/P值反映了植物在吸收氮和磷时与碳的关系,揭示了植物同化碳的能力,通常用于评估植物对养分的利用效率[38]。在本研究中,1年生云南松幼苗针叶C/N、C/P值在L3、L4中显著上升,而3年生云南松幼苗C/N值在遮阴处理中无显著差异,C/P值在遮阴处理中显著下降,说明1年生云南松幼苗针叶C/N、C/P值对遮阴强度具有高度的协同性,这与韩云花等[19]在遮阴下对连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)幼苗的研究结果类似。而3年生云南松幼苗针叶C/P值显著下降,这可能是因为3年生云南松幼苗的根系较为完善,能更有效地吸收土壤中的养分,提高幼苗对P的利用效率[20]。此外,植物叶片N/P可作为评估环境对植物生长养分供应状况的重要标志[39]。KLAUSMEIER等[40]研究指出,植物生长受制于N和P的比例,当N/P值低于14时,生长主要受N限制;当N/P值高于16时,生长主要受P限制;而当N/P值介于14到16之间时,同时受N和P共同制约。本研究发现,在遮阴处理下1年生云南松幼苗和3年生云南松幼苗针叶N/P值均小于14,且1年生云南松幼苗随遮阴强度的增强N/P值不断减小,而3年生云南松幼苗N/P值在L2、L3处理中有所上升,说明在遮阴胁迫下,1年生和3年生云南松幼苗生长均主要受N元素限制,且3年生云南松幼苗受N元素限制更为显著。表明随着苗龄的增长,云南松幼苗对N元素的需求增加,对遮阴环境显示出更强的适应能力。

3.3 云南松幼苗适应光照变化的主要策略

植物在生长过程中不断与周围环境进行适应,最终形成生理和形态上的变化[41],而植物的表型可塑性是适应环境和应对逆境的重要机制,反映了植物生长发育和对环境的适应能力,并且植物适应外界环境的能力与其可塑性指数呈正相关关系[42]。在本研究中,表型可塑性分析结果表明,3年生云南松幼苗针叶各指标的可塑性均显著高于1年生云南松幼苗,尤其是Chl(a+b)和可溶性糖含量的可塑性增强最为显著。相关性和聚类分析结果表明,1年生云南松幼苗针叶C/P与C含量呈极显著正相关,可溶性糖/淀粉与淀粉含量呈极显著负相关($P<0.01$);3年生云南松幼苗针叶NSC含量与可溶性糖、淀粉含量及可溶性糖/淀粉均呈极显著正相关,P含量与NSC、可溶性糖、淀粉含量呈极显著负相关,且氮磷元素的生态调控路径与碳系统相对独立。主成分分析结果表明,3年生云南松幼苗在应对遮阴时更侧重于NSC积累及养分再分配,1年生云南松幼苗主要通过调控光合色素与C/N平衡来应对遮阴环境。

4 结 论

1年生云南松幼苗在80%全光照下优先激活光合作用(光合色素积累显著),增加针叶碳消耗,在5%全光照处理下碳消耗进一步加剧;3年生云南松幼苗通过提高光合效率和增加碳活跃度来实现代谢平衡,进而显著增强耐阴性。化学计量分析结果表明,低龄云南松幼苗依赖碳富集,但受N限制;高龄云南松幼苗则通过提高磷吸收和调控C/N来缓解养分限制。表型可塑性分析结果显示,1年生云南松幼苗依赖光合色素调节,3年生云南松幼苗形成碳储备缓冲策略。因此,建议1年生云南松幼苗维持30%~80%全光照平衡碳代谢,3年生云南松幼苗通过补充磷元素可增强5%~45%遮阴适应性。

[参考文献]

[1] QUERO J L, VILLAR R, MARAÑÓN T, et al. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses[J]. New Phytologist, 2006, 170(4): 819-834.

[2] BERTAMINI M, MUTHUCHELIAN K, RUBINIGG M, et al. Low-night temperature increased the photoinhibition of photosynthesis in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) leaves [J]. Environmental and Experimental Botany, 2006, 57(1/2): 25-31.

[3] RUSSELL E S, LIU H P, THISTLE H, et al. Effects of thinning a forest stand on sub-canopy turbulence[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2018, 248: 295-305.

[4] PARKER G G, FITZJARRALD D R, GONÇALVES SAMPAIO I C. Consequences of environmental heterogeneity for the photosynthetic light environment of a tropical forest[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2019, 278: 107661.

[5] EVANS J R, POORTER H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain

[J]. Plant, Cell & Environment, 2001, 24(8): 755-767.

[6] FALSTER D S, WESTOBY M. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? [J]. New Phytologist, 2003, 158(3): 509-525.

[7] DIDARAN F, KORDROSTAMI M, GHASEMI-SOLOKLUI A A, et al. The mechanisms of photoinhibition and repair in plants under high light conditions and interplay with abiotic stressors [J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2024, 259: 113004.

[8] ALI A A, XU C G, ROGERS A, et al. Global-scale environmental control of plant photosynthetic capacity [J]. Ecological Applications, 2015, 25(8): 2349-2365.

[9] DIETZE M C, SALA A N, CARBONE M S, et al. Nonstructural carbon in woody plants [J]. Annual Review of Plant Biology, 2014, 65: 667-687.

[10] KOZLOWSKI T T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants [J]. The Botanical Review, 1992, 58(2): 107-222.

[11] KOCH K E. Carbohydrate-modulated gene expression in plants [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1996, 47: 509-540.

[12] CHAPIN F S III, SCHULZE E, MOONEY H A. The ecology and economics of storage in plants [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1990, 21: 423-447.

[13] MYERS J A, KITAJIMA K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest [J]. Journal of Ecology, 2007, 95(2): 383-395.

[14] JACQUET J S, BOSC A, O'GRADY A, et al. Combined effects of defoliation and water stress on pine growth and nonstructural carbohydrates [J]. Tree Physiology, 2014, 34(4): 367-376.

[15] QUENTIN A G, PINKARD E A, RYAN M G, et al. Nonstructural carbohydrates in woody plants compared among laboratories [J]. Tree Physiology, 2015, 35(11): 1146-1165.

[16] 陈志成，刘晓静，刘畅，等. 锐齿栎幼苗生长、光合作用和非结构性碳对遮阴和模拟光斑的响应 [J]. 生态学杂志，2017，36(4)：935-943.
CHEN Z C, LIU X J, LIU C, et al. Responses of growth, photosynthesis and nonstructural carbohydrate of *Quercus aliena var. acuteserrata* seedlings to shading and simulated sun fleck [J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 36(4): 935-943.

[17] 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): 1-39.

[18] XIE H T, YU M K, CHENG X R. Leaf non-structural carbohydrate allocation and C: N: P stoichiometry in response to light acclimation in seedlings of two subtropical shade-tolerant tree species [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 124: 146-154.

[19] 韩云花，赵秋玲，张晶，等. 遮阴对连香树幼苗生长和碳氮磷化学计量特征的影响 [J]. 森林工程，2024，40(2)：36-46.
HAN Y H, ZHAO Q L, ZHANG J, et al. Effects of shading on seedling growth and C, N, P stoichiometry characteristics of *Cercidiphyllum japonicum* [J]. Forest Engineering, 2024, 40(2): 36-46.

[20] ZHU W S, LIU Y X, WU J W, et al. Adaptations of *Pinus yunnanensis* seedlings to simulated light patches: growth dynamics and C:N:P stoichiometry [J]. Forests, 2025, 16(3): 517.

[21] 马志良，杨万勤，吴福忠，等. 遮阴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，2014，25(11)：3139-3144.
MA Z L, YANG W Q, WU F Z, et al. Effects of shading on the aboveground biomass and stoichiometry characteristics of *Medicago sativa* [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(11): 3139-3144.

[22] LIU Z L, ZHU Y, LI F R, et al. Non-destructively predicting leaf area, leaf mass and specific leaf area based on a linear mixed-effect model for broadleaf species [J]. Ecological Indicators, 2017, 78: 340-350.

[23] QIN J, SHANGGUAN Z P, XI W M. Seasonal variations of leaf traits and drought adaptation strategies of four common woody species in South Texas, USA [J]. Journal of Forestry Research, 2019, 30(5): 1715-1725.

[24] HARTMANN H, ZIEGLER W, TRUMBORE S. Lethal drought leads to reduction in nonstructural carbohydrates in Norway spruce tree roots but not in the canopy [J]. Functional Ecology, 2013, 27(2): 413-427.

[25] ZHENG Y P, WANG H X, LOU X, et al. Advances in studies on nonstructural carbohydrate changes and their influencing factors in woody plants [J]. Journal of Applied Ecology, 2014, 25: 1188-96.

[26] ZHOU C Y, GU X S, LI J F, et al. Physiological characteristics and transcriptomic responses of *Pinus yunnanensis* lateral branching to different shading environments [J]. Plants, 2024, 13(12): 1588.

[27] LIU Y X, JING H Q, WU J W. Non-structural carbohydrate (NSC) content and C: N: P stoichiometry of *Pinus yunnanensis* seedling needles in response to shade treatment [J]. Industrial Crops and Products, 2024, 210: 118138.

[28] 王晓玲，石雷，孙吉雄，等. 遮阴对山麦冬生长特性和生物量分配的影响 [J]. 植物研究，2006，26(2)：2225-2228.
WANG X L, SHI L, SUN J X, et al. Effect of shading on growth characteristics and biomass distribution of *Liriope spicata* (Thunb.) Lour [J]. Bulletin of Botanical Research, 2006, 26(2): 2225-2228.

[29] Bao S D. Soil and agricultural chemistry analysis [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000.

[30] MCDOWELL N. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality [J]. Plant Physiology, 2011, 155(3): 1051-1059.

[31] WEI C, LI Y, JIN Z, et al. Effects of shading on photosynthetic characteristics and non-structural carbohydrate content of *Heptacodium miconioides* seedlings [J]. Bulletin of Botani-

cal Research,2022,42(6):10.

[32] POORTER L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits[J]. Functional Ecology,1999,13(3):396-410.

[33] 殷东生,沈海龙,魏晓慧. 遮阴对风箱果幼苗光合能力和碳水化合物积累的影响[J]. 植物研究,2017,37(6):841-847,854.
YIN D S,SHEN H L,WEI X H. Effects of shading on *Physocarpus amurensis* seedlings photosynthetic ability and carbohydrate accumulation[J]. Bulletin of Botanical Research,2017,37(6):841-847,854.

[34] 薛黎,李志辉,童方平,等. 遮阴对闽楠幼苗光合及其叶片解剖特性的影响[J]. 西北植物学报,2019,39(7):1221-1229.
XUE L,LI Z H,TONG F P,et al. Effect of shading on photosynthetic characteristics and anatomical structure in leaves of *Phoebe bournei* seedlings[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,2019,39(7):1221-1229.

[35] CHEN R,HAN L,ZHAO Y H,et al. Response of plant element traits to soil arsenic stress and its implications for vegetation restoration in a post-mining area[J]. Ecological Indicators,2023,146:109931.

[36] BAI Y F,CHEN S Y,SHI S R,et al. Effects of different management approaches on the stoichiometric characteristics of soil C,N,and P in a mature Chinese fir plantation[J]. Science of the Total Environment,2020,723:137868.

[37] KOBE R K,IYER M,WALTERS M B. Optimal partitioning theory revisited: nonstructural carbohydrates dominate root mass responses to nitrogen[J]. Ecology,2010,91(1):166-179.

[38] WANG K,LEI H,WANG Z Y,et al. C,N and P distribution and stoichiometry characteristics of *Caragana microphylla* seedlings to drought stress[J]. Forest Research,2019,32:47-56.

[39] GÜSEWELL S,KOERSELMAN W,VERHOEVEN J T A. Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands[J]. Ecological Applications,2003,13(2):372-384.

[40] KLAUSMEIER C A,LITCHMAN E,DAUFRESNE T,et al. Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton[J]. Nature,2004,429:171-174.

[41] BRADSHAW A D. Unravelling phenotypic plasticity: why should we bother?[J]. New Phytologist,2006,170(4):644-648.

[42] NICOTRA A B,ATKIN O K,BONSER S P,et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate[J]. Trends in Plant Science,2010,15(12):684-692.

(责任编辑:陈丽)

(上接第7页)

[24] 迟浩斌,韩向敏,郎侠,等. 早胜牛微卫星多态性及其与生长性状的关联分析[J]. 中国畜牧兽医,2019,46(7):1976-1985.
CHI H B,HAN X M,LANG X,et al. Analysis of microsatellite polymorphism and its association with growth traits of Zaosheng cattle[J]. China Animal Husbandry & Veterinary Medicine,2019,46(7):1976-1985.

[25] 彭文杰,马波. 黑龙江茴鱼种群遗传多样性及地理变异的微卫星分析[J]. 水产学杂志,2025,38(1):1-7.
PENG W J,MA B. Genetic variation and geographic divergence of Amur grayling *Thymallus grubii* by microsatellite analysis[J]. Chinese Journal of Fisheries,2025,38(1):1-7.

[26] 刘刚. 中国普氏野马保护遗传学研究及保护对策[D]. 北京:北京林业大学,2014.
LIU G. Conservation genetics of Przewalski's horses (*Equus przewalskii*) in China: implications for conservation[D]. Beijing:Beijing Forestry University,2014.

[27] 赵志达,王欣悦,石田培,等. 基于微卫星标记鉴定湖羊家系[J]. 中国畜牧兽医,2020,47(11):3573-3583.
ZHAO Z D,WANG X Y,SHI T P,et al. Identification of Hu sheep family based on microsatellite markers[J]. China Animal Husbandry & Veterinary Medicine,2020,47(11):3573-3583.

[28] AGAPITO J,RODRÍGUEZ J,HERRERA-VELIT P,et al. Parentage testing in alpacas (*Vicugna pacos*) using semi-automated fluorescent multiplex PCRs with 10 microsatellite markers[J]. Animal Genetics,2008,39(2):201-203.

[29] BOTSTEIN D,WHITE R L,SKOLNICK M,et al. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms[J]. American Journal of Human Genetics,1980,32(3):314-331.

[30] 王党伟,蔡涛,彭小云,等. 浅谈同羊保种现状、问题及建议[J]. 养殖与饲料,2023,22(8):41-43.
WANG D W,CAI T,PENG X Y,et al. Discussion on the present situation,problems and suggestions of keeping the Tong sheep species[J]. Animals Breeding and Feed,2023,22(8):41-43.

(责任编辑:马秋明)