

中南林业科技大学学报

Journal of Central South University of Forestry & Technology

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第8期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.08.008

论文标题： 氮磷钾配比对秃杉碳氮代谢与生长分配的调控

作　　者： 马曦烨，陈友祥，王思云，等

收稿日期： 2025-09-02

引文格式： 马曦烨,陈友祥,王思云,等.氮磷钾配比对秃杉碳氮代谢与生长分配的调控[J].中南林业科技大学学报,2026,46(8):79-89.

Ma X Y, Chen Y X, Wang S Y, et al. Regulation of nitrogen, phosphorus, and potassium ratios on carbon and nitrogen metabolism, as well as growth and allocation in *Taiwania cryptomerioides*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(8): 79-89.

相关论文推荐

Recommended articles

马尾松纯林阔叶化改造对土壤碳氮固持的短期效应

The short-term effects of converting pure *Pinus massoniana* forests into mixed broadleaved forests on soil carbon and nitrogen sequestration

黔中不同发育阶段马尾松人工林土壤团聚体及碳氮含量特征

Distribution characteristics of soil aggregate and its carbon and nitrogen in *Pinus massoniana* plantation with different development stages in central Guizhou Province

火干扰对棋盘山油松林土壤碳氮及驱动因子的影响

Effects of fire disturbance on soil carbon, nitrogen and driving factors of *Pinus tabuliformis* forests in Qipan mountain

白于山区不同植物群落土壤碳氮磷空间分布及化学计量特征

Spatial distribution and stoichiometric characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus in different plant communities in Baiyu mountain areas

金沙江干热河谷不同植被类型植物叶片碳氮磷生态化学计量特征

Ecological stoichiometry of leaf C, N and P of different vegetation types in the dry-hot valley of the Jinsha river

第 46 卷 第 8 期
2026 年 8 月
中南林业科技大学学报
Journal of Central South University of Forestry & Technology
Vol. 46 No. 8
Aug. 2026
Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.08.008
http: //qks.csuft.edu.cn

氮磷钾配比对秃杉碳氮代谢与生长分配的调控

马曦烨[1, 2]，陈友祥[3]，王思云[3]，王绍昌[3]，刘雨波[1, 2]，王连春[1, 2]
（1. 西南林业大学 , 云南 昆明 650224；2. 西南地区生物多样性保育国家林业和草原局重点实验室，
云南 昆明 650224；3. 云南省屏边苗族自治县林业和草原局，云南 屏边 661299）

摘　要：【目的】探讨不同氮（N）、磷（P）、钾（K）配比施肥对 19 年生秃杉 *Taiwania cryptomerioides* 氮代谢产物积累、可溶性糖含量、营养生长及生殖器官发育的影响，筛选促进秃杉生长发育的优化 N-P-K 施肥方案。【方法】采用 N、P、K 三因素四水平正交试验设计，测定秃杉芽、花、果实的可溶性糖、可溶性蛋白以及总氮含量，并测定营养枝和生殖枝的生长参数。【结果】1）综合评价结果显示，N3P4K2 处理对秃杉主要农艺性状的综合促进效果最为显著，芽可溶性蛋白含量达 9.84 mg/g，芽总氮含量为 1.97%，分别较对照提高 116.26% 和 28.76%；营养枝干质量和生殖枝干质量分别为 1.21、1.38 g，较对照分别提高 55.13% 和 2.22%；芽可溶性糖含量为 49.05 mg/g，较对照提高 54.68%。N3P2K4 处理综合评价排名第 2，其芽可溶性蛋白含量和芽总氮含量较对照分别提高 114.95% 和 26.14%；营养枝干质量和生殖枝干质量较对照分别提高 47.68% 和 1.48%；芽可溶性糖含量较对照提高 48.50%。2）氮素对各器官可溶性蛋白含量及营养生长指标有极显著促进作用（$P < 0.01$），效应多在 N3 水平达到峰值，N4 水平下部分指标出现下降趋势；而总氮含量在 N4 水平下通常最高。3）磷素对多数测定指标有极显著促进作用（$P < 0.01$）；P3 水平在促进芽、花、果实的可溶性蛋白和总氮积累方面表现较好。4）钾素的主效应对多数氮代谢及生长指标的影响不显著，但其特定水平是达到优良处理效果的重要条件，暗示其在养分平衡和互作中具有重要作用。【结论】合理的 N-P-K 配比（N3P4K2 和 N3P2K4）能显著优化秃杉的氮代谢和可溶性糖积累，促进秃杉营养物质转化和生长发育。

关键词：秃杉；N-P-K 配比；氮代谢；生殖资源分配；氮素阈值
中图分类号：S723.7　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1673-923X(2026)08-0079-11

Regulation of nitrogen, phosphorus, and potassium ratios on carbon and nitrogen metabolism, as well as growth and allocation in *Taiwania cryptomerioides*

Ma Xiye[1,2], Chen Youxiang[3], Wang Siyun[3], Wang Shaochang[3], Liu Yubo[1,2], Wang Lianchun[1,2]

(1. Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China; 2. Key Laboratory of Biodiversity Conservation in Southwest China, National Forestry and Grassland Administration, Kunming 650224, Yunnan, China; 3. Forestry and Grassland Bureau of Pingbian Miao Autonomous County, Pingbian 661299, Yunnan, China)

Abstract:【Objective】To investigate the effects of different nitrogen (N), phosphorus (P), and potassium (K) fertilization ratios on the accumulation of nitrogen metabolites, soluble sugar content, vegetative growth, and reproductive organ development in 19-year-old *Taiwania cryptomerioides*. The goal was to identify an optimal N-P-K fertilization scheme to promote its growth and development.【Method】An $L_{16}(4^3)$ orthogonal experimental design with three factors (N, P, K) and four levels was employed. The contents of soluble sugar, soluble protein, and total nitrogen were determined in the buds, flowers, and fruits. Additionally, growth parameters of vegetative and reproductive shoots were measured.【Result】1) A comprehensive evaluation indicates that the N3P4K2 treatment has the most significant overall promotional effect on the main agronomic traits. Under this treatment, bud soluble protein content reaches 9.84 mg/g and total nitrogen content is 1.97%, representing increases of 116.26% and 28.76% over the control, respectively. The dry weights of vegetative and reproductive shoots reach 1.21 g and 1.38 g, which are 55.13% and 2.22% higher than the control. Bud soluble sugar content under this treatment is 49.05 mg/g, a 54.68% increase. The N3P2K4 treatment also shows excellent performance, ranking second overall, with increases of 114.95% in bud soluble protein, 26.14% in bud total nitrogen, 47.68% in vegetative shoot dry weight, 1.48% in reproductive shoot dry weight, and 48.50% in bud soluble sugar compared to the control; 2) Nitrogen exerts an extremely significant

收稿日期（Received）：2025-09-02　　**修订日期**（Revised）：2025-11-03
基金项目：云南省农业基础研究联合专项（2018FG001-056）；云南省屏边苗族自治县国家秃杉良种基地科技服务项目（996322118）。
第一作者：马曦烨（1151379802@qq.com），硕士研究生。**通信作者：**王连春（504769285@qq.com），副教授，博士，硕士研究生导师。
引文格式：马曦烨 , 陈友祥 , 王思云 , 等 . 氮磷钾配比对秃杉碳氮代谢与生长分配的调控 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2026,46(8):79-89.
Ma X Y, Chen Y X, Wang S Y, et al. Regulation of nitrogen, phosphorus, and potassium ratios on carbon and nitrogen metabolism, as well as growth and allocation in *Taiwania cryptomerioides*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(8):79-89.

promotional effect ($P < 0.01$) on soluble protein content and vegetative growth indicators, with effects typically peaking at the N3 level and showing a downward trend at the N4 level. In contrast, total nitrogen content is generally highest at the N4 level; 3) Phosphorus also shows an extremely significant promotional effect ($P < 0.01$) on most measured indicators, with the P3 level performing best for protein and total nitrogen accumulation; 4) The main effect of potassium is not significant ($P > 0.05$) for most metabolic and growth indicators; however, its presence at specific levels is an essential component of the optimal treatments, suggesting a crucial role in nutrient balance and interaction.【Conclusion】A balanced N-P-K application, particularly N3P4K2 and N3P2K4 can significantly optimize nitrogen metabolism and soluble sugar accumulation in *Taiwania cryptomerioides*.

Keywords: *Taiwania cryptomerioides;* N-P-K ratio; nitrogen metabolism; reproductive resource allocation; nitrogen threshold

秃杉 *Taiwania cryptomerioides* 作为中国特有的珍稀裸子植物，具备重要的生态修复与碳汇功能 [1]，然而其保护与可持续利用正面临严峻挑战。当前，秃杉种子园普遍存在开花结果率低、雌雄球花比例失调等繁殖障碍，这成为制约其良种繁育和种群恢复的关键瓶颈 [2]。氮（N）、磷（P）、钾（K）作为植物生命活动的三大核心营养元素，其协同限制作用在全球陆地生态系统中普遍存在 [3]。N、P、K 元素的供应与平衡，尤其是钾元素，直接调控着植物的碳氮代谢、营养生长及生殖器官分化 [4]。因此，通过科学施肥优化养分供给，被认为是提升林木生产力与繁殖效率的核心技术手段。已有研究发现，合理的 N-P-K 配比施肥能显著促进林木幼苗的生长与养分积累，提升幼苗的叶片氮磷含量及生长速率 [5]，促进幼苗的早期生长与养分积累 [6]，促进观光木的生物量积累 [7] 以及优化林木的养分吸收效率 [8]。然而，这些研究成果主要集中于幼苗或幼树阶段，其结论能否直接应用于生理生态机制更为复杂的成年树木，尤其是已进入繁殖期的林木，仍是一个悬而未决的科学问题。成年树木在养分需求、代谢效率以及资源分配策略上与幼苗存在本质差异，将幼苗期的施肥方案简单套用于成年树管理，可能造成资源配置失衡与管理失效。特别是在亚热带酸性黄壤地区，土壤养分的有效性本就受到限制 [9]，微量元素（如硼）缺乏也可能加剧养分竞争 [10]，而氮肥施用还会通过影响根际微生物来间接调控养分吸收过程 [11]，这使得成年树的营养响应机制更为复杂。目前，针对成年秃杉的营养调控研究，尚未就养分添加如何影响磷限制等内在机理展开深入探究 [12]。具体而言，当前研究尚未对两个核心问题进行解答：其一，成年树木对氮素的响应是否存在“生理阈值”，即当氮素供应超过某一临界点后，其体内的氮素转化与利用效率会发生何种变化，是否会从促进生长转向抑制生长或无效积累；其二，当养分限制解除后，成年树木在单个生长季内会将资源优先分配给营养生长（巩固自身）还是生殖生长（当期繁殖）。这一资源分配策略，既是理解长寿木本植物生命史对策的关键，也是指导以促进结实为目标的施肥实践的核心。本研究的创新之处在于，首次将研究对象聚焦于 19 年生成年秃杉，旨在突破传统施肥与产量关系的描述局限，通过系统的 N-P-K 配比试验，从氮代谢产物（可溶性蛋白与总氮）的动态分异规律以及生物量在营养与生殖器官间的分配格局两个维度，深入揭示成年秃杉响应养分变化的内在生理与生态策略。这不仅为解决秃杉种子园产量低下的现实问题提供了精准的施肥方案，也为深化理解长寿针叶树的营养生态学与资源分配理论提供了关键的实证依据。

本研究通过探讨不同 N、P、K 配比施肥对 19 年生秃杉氮代谢产物积累、可溶性糖含量、营养生长及生殖器官发育的影响，筛选促进秃杉生长发育的优化 N-P-K 施肥方案。通过三因素四水平正交试验设计，系统分析 N（0 ～ 600 g/ 株）、P（0 ～ 900 g/ 株）、K（0 ～ 600 g/ 株）配比对秃杉生长发育的调控作用。

试验地的酸性黄壤环境除可能限制磷的有效性外，还存在硼、锌等对生殖发育至关重要的微量元素供应不足的风险，这可能与主要营养元素共同调控秃杉的生殖效率相关。基于以上背景，本研究提出以下核心假说：1）N-P-K 配比施肥能够显著影响秃杉的氮代谢，但氮素的促进效应存在最佳阈值，过量的氮将抑制功能性蛋白质（可溶性蛋白）的合成，导致氮素在植物体内以非蛋白形态无效或低效积累；2）在单个生长季内，养分添加将优先促进 19 年生秃杉的营养生长，而对同期生殖器官生物量的直接贡献相对有限，这体现了多年生木本植物优先投资营养体、储备资源以促进未来生殖的资源分配策略。

1 材料与方法

1.1 试验地概况与供试材料

试验设在云南省屏边国家秃杉良种基地

（22°59′N，103°41′E），海拔为 1 300 ～ 1 370 m。该区域属于亚热带湿润山地季风气候，年平均降水量 1 593 mm，年平均气温 16.5 ℃，无霜期达 334 d 以上，年日照时数约 1 555 h，年平均湿度 87%。土壤类型为酸性黄壤，pH 值为 5.5 ～ 6.5。

供试材料为该基地内生长健壮的 19 年生秃杉无性系嫁接植株，来源于腾冲、龙陵、昌宁等地收集的 100 个无性系，种子生产区的接穗主要来自保山市昌宁县的秃杉无性系种子园（40 个无性系），其余 60 个无性系则来自优树收集区。试验用植株于 2006 年定植，株行距为 3 m×4 m，生长状况基本一致，无明显病虫害。

1.2　试验设计与处理

本试验采用三因素四水平正交试验设计，3 个因素分别为氮、磷、钾，每个因素设 4 个施肥水平，共组成 16 个处理组合（表 1）。每个处理重复 3 次，采用随机区组排列，每个小区面积为 20 m^2。

表 1　正交试验处理组合

Table 1　Treatment combinations for the orthogonal experiment

处理 Treatment	水平组合 Level combination	施肥水平 Fertilization level			施肥量 Fertilization amount /(g· 株 $^{-1}$)		
		尿素（N） Urea (N)	过磷酸钙（P_2O_5） Phosphorus (P_2O_5)	硫酸钾（K_2O） Potassium (K_2O)	尿素（N） Urea (N)	过磷酸钙（P_2O_5） Phosphorus (P_2O_5)	硫酸钾（K_2O） Potassium (K_2O)
T1	N1P1K1	1	1	1	0	0	0
T2	N1P2K2	1	2	2	0	300	200
T3	N1P3K3	1	3	3	0	600	400
T4	N1P4K4	1	4	4	0	900	600
T5	N2P1K2	2	1	2	200	0	200
T6	N2P2K1	2	2	1	200	300	0
T7	N2P3K4	2	3	4	200	600	600
T8	N2P4K3	2	4	3	200	900	400
T9	N3P1K3	3	1	3	400	0	400
T10	N3P2K4	3	2	4	400	300	600
T11	N3P3K1	3	3	1	400	600	0
T12	N3P4K2	3	4	2	400	900	200
T13	N4P1K4	4	1	4	600	0	600
T14	N4P2K3	4	2	3	600	300	400
T15	N4P3K2	4	3	2	600	600	200
T16	N4P4K1	4	4	1	600	900	0

1.3　施肥管理与样品采集

肥料种类分别为尿素（含 N 46%）、过磷酸钙（含 P_2O_5 12%）和硫酸钾（含 K_2O 50%）。于 2022 年 5 月（雨季初期）沿树冠滴水线开挖环状沟（深度 20 ～ 30 cm），将肥料均匀施入沟内，然后覆土并浇水。

营养枝长度和生殖枝数量分别在 2022 年 4 月中旬（施肥前基线）和 9 月底（生长季末）进行测定，2 次测定值之差为当季生长量。用于生化分析的样品于 2022 年 9 月中旬采集，在每个处理小区内随机选择 10 株秃杉，每株采集成熟芽 5 个、雌球花（通称花）5 个和球果（通称果实）5 个。

1.4　测定指标与方法

采集的芽、花、果实样品用于测定可溶性糖、可溶性蛋白、总氮、总磷和总钾含量。可溶性糖含量采用蒽酮比色法测定 [13]；可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝 G-250 法测定 [14]；总氮含量采用凯氏定氮法测定 [15]；样品经双酸消煮法制备待测液后，使用 AA3 连续流动分析仪测定总磷含量 [16]；使用火焰光度计测定总钾含量 [17]。所有样品采集后带回实验室，在烘箱中烘干至恒质量，然后粉碎并过 0.149 mm 孔径筛。所有指标测定重复 3 次。

2　结果与分析

2.1　N-P-K 配比对秃杉器官碳氮代谢产物含量的影响

2.1.1　N-P-K 配比对秃杉器官氮代谢产物含量的影响

如图 1A 所示，不同 N-P-K 配比显著影响秃杉各器官的可溶性蛋白含量。其中，T12（N3P4K2）

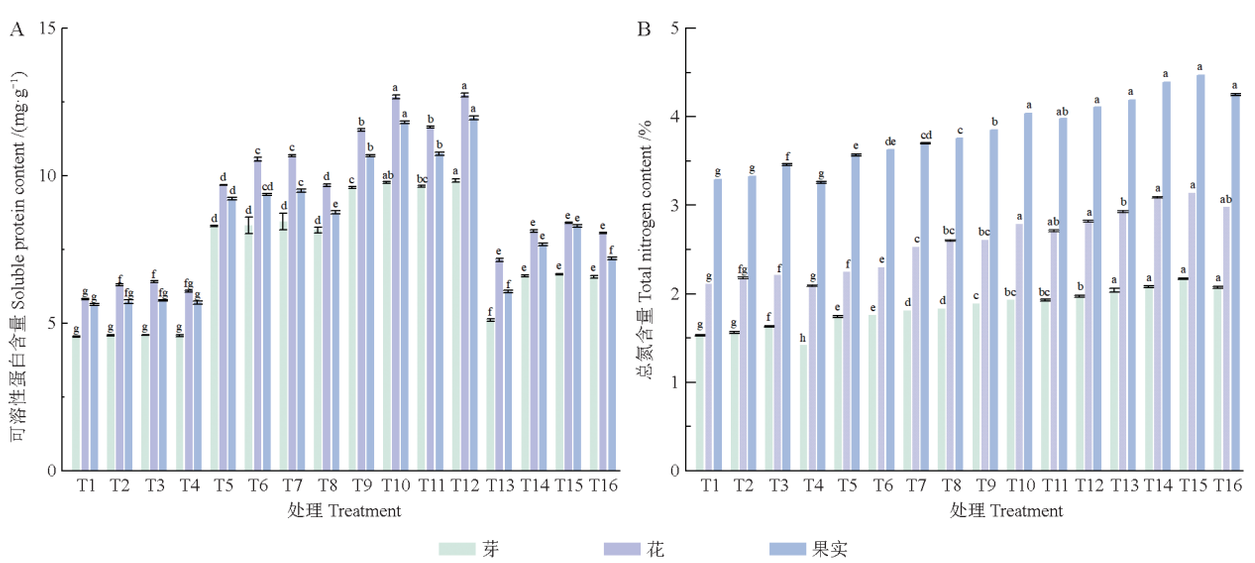
处理的综合促进效应最为显著，其芽、花、果实的可溶性蛋白含量均显著高于未施肥的对照组（T1）（$P < 0.05$）。另一表现优异的处理为 T10（N3P2K4），T10 处理的芽、花、果实的可溶性蛋白含量比 T1 分别提高 114.95%、117.87% 和 109.95%，表明 N3P2K4 也是促进秃杉蛋白质合成的较优配比之一。与 T1 相比，T4 处理的磷钾水平较高，但其各器官可溶性蛋白含量均未表现出显著差异。如图 1B 所示，不同 N-P-K 施肥处理显著提升各器官的总氮含量。与可溶性蛋白含量的响应模式不同，秃杉各器官总氮含量在高氮水平（N3、N4）下持续升高，在 T15（N4P3K2）处理下，秃杉芽的总氮含量达到最高值，为 2.17%。这一分化现象揭示了高氮水平下，氮素在植株体内可能以非蛋白形态积累。

从表 2 ～ 3 可以看出，氮素对各器官可溶性蛋白含量的影响极显著（$P < 0.01$），且呈现典型的“超适抑制”效应：秃杉各器官可溶性蛋白含量均在 N3 水平下达到峰值，但在 N4 水平下显著下降。磷素对各器官可溶性蛋白含量同样存在极显著影响（$P < 0.01$），秃杉各器官可溶性蛋白含量在 P3 水平下最高，在 P4 水平下可能出现持平或略降的情况。钾素的主效应在本试验条件下对各器官可溶性蛋白含量影响不显著。

同时，氮素对各器官总氮含量具有极显著的促进作用（$P < 0.01$）。与可溶性蛋白含量在 N4 水平下降不同，各器官的总氮含量随氮素施用量的增加而增加，均在 N4 水平达最高。例如，芽总氮含量从 N1 的 1.54% 上升至 N4 的 2.09%。N4 水平下，可溶性蛋白含量降低而总氮含量依然维持高位，说明过量氮素可能以非蛋白形态（如硝酸盐、游离氨基酸）积累，蛋白质合成效率下降及周转失衡，是植株对高氮胁迫的一种生理响应。磷素对总氮含量的影响极显著（$P < 0.01$），在 P3 水平下各器官总氮含量达最高。与氮、磷的显著作用形成对比，钾素对总氮含量的影响不显著。

2.1.2 N-P-K 配比对秃杉器官碳代谢产物含量的影响

可溶性糖作为植物体内主要的能量物质和碳骨架来源，其含量直接反映了植株的光合生产能



不同小写字母表示在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。下同。
Different lowercase letters following the data in the same column indicate significant differences at the $P < 0.05$ level. The same below.

图 1 不同 N-P-K 处理对秃杉各器官氮代谢产物含量的影响

Fig. 1 Effects of different N-P-K treatments on nitrogen metabolite content in various organs of *Taiwania cryptomerioides*

表 2 不同 N、P、K 水平与秃杉各器官氮代谢产物含量的方差分析 †

Table 2 Analysis of variance of nitrogen metabolite content in various organs of *Taiwania cryptomerioides* in response to N, P, K

变异来源 Source of variation	自由度 Degree of freedom	可溶性蛋白含量 Soluble protein content			总氮含量 Total N content		
		芽 Bud	花 Flower	果实 Fruit	芽 Bud	花 Flower	果实 Fruit
N	3	115.33**	89.01**	60.25**	218.95**	190.21**	135.64**
P	3	66.71**	53.77**	78.33**	55.14**	47.88**	65.39**
K	3	1.87	1.36	2.03	2.15	1.59	2.30

† * 表示 $P < 0.05$，** 表示 $P < 0.01$。* indicates $P < 0.05$, ** indicates $P < 0.01$.

表 3　不同 N、P、K 水平对秃杉各器官氮代谢产物含量的影响 †

Table 3　Effects of different N, P, and K levels on the nitrogen metabolite content in various organs of *Taiwania cryptomerioides*

养分水平 Nutrient level	可溶性蛋白含量 Soluble protein content /(mg·g^{-1})			总氮含量 Total N content /%		
	芽 Bud	花 Flower	果实 Fruit	芽 Bud	花 Flower	果实 Fruit
N1	4.58 ± 0.01 c	6.15 ± 0.07 d	5.71 ± 0.02 d	1.54 ± 0.03 c	2.15 ± 0.03 d	3.36 ± 0.05 d
N2	8.28 ± 0.07 b	10.15 ± 0.29 c	9.31 ± 0.17 c	1.78 ± 0.02 b	2.42 ± 0.09 c	3.66 ± 0.05 c
N3	9.72 ± 0.05 a	12.16 ± 0.31 a	11.30 ± 0.41 a	1.93 ± 0.01 a	2.73 ± 0.04 b	3.96 ± 0.07 b
N4	6.11 ± 0.30 d	7.93 ± 0.19 b	7.06 ± 0.34 b	2.09 ± 0.02 a	3.02 ± 0.04 a	4.30 ± 0.06 a
P1	6.89 ± 0.71 b	8.55 ± 0.90 c	7.93 ± 0.90 c	1.80 ± 0.08 a	2.48 ± 0.19 b	3.77 ± 0.21 b
P2	7.32 ± 0.71 ab	9.40 ± 1.06 b	8.65 ± 1.08 b	1.84 ± 0.08 a	2.57 ± 0.18 ab	3.83 ± 0.22 ab
P3	7.34 ± 0.80 a	9.51 ± 0.97 a	8.84 ± 0.93 a	1.89 ± 0.09 a	2.59 ± 0.18 a	3.84 ± 0.20 a
P4	7.29 ± 0.88 ab	9.11 ± 1.06 bc	8.44 ± 1.14 bc	1.81 ± 0.09 a	2.50 ± 0.20 ab	3.79 ± 0.23 ab
K1	7.31 ± 0.32 a	9.54 ± 0.72 a	8.64 ± 0.78 a	1.83 ± 0.04 a	2.56 ± 0.10 a	3.81 ± 0.11 a
K2	7.49 ± 0.94 a	9.53 ± 1.22 a	8.81 ± 1.27 a	1.85 ± 0.09 a	2.58 ± 0.20 a	3.85 ± 0.22 a
K3	7.00 ± 0.70 a	8.94 ± 0.93 a	8.27 ± 0.90 a	1.82 ± 0.08 a	2.53 ± 0.18 a	3.78 ± 0.20 a
K4	6.96 ± 0.80 a	8.96 ± 0.99 a	8.15 ± 0.94 a	1.84 ± 0.09 a	2.57 ± 0.18 a	3.80 ± 0.20 a

† 表中数据为平均值 ± 标准误，同列中不同小写字母表示差异显著性（$P < 0.05$），下同。
Data in the table are mean±standard error (SE), the different lowercase letters in the same column indicates difference significance($P < 0.05$), the same below.

力和碳供应状况。如图 2 所示，N-P-K 配比施肥对秃杉各器官的可溶性糖含量的影响显著。整体来看，所有施肥处理均不同程度地提高各器官的可溶性糖含量。其中，T12（N3P4K2）处理表现最优，其芽、花、果实的可溶性糖含量分别为 49.05、34.66 和 57.25 mg/g，与对照相比，分别显著提高 54.68%、34.40% 和 44.38%（$P < 0.05$）。T10 处理（N3P2K4）的表现也较优异，其芽、花、果实的可溶性糖含量较对照分别提高了 48.50%、30.55% 和 42.51%。结果表明，优化的 N-P-K 配比能够有效促进秃杉的光合作用和碳水化合物积累，为秃杉的氮代谢和营养生长提供充足的能量与物质基础。

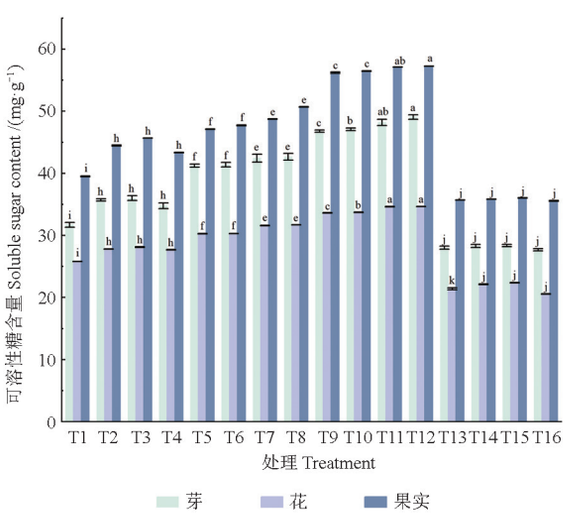


图 2　不同 N-P-K 处理对秃杉各器官可溶性糖含量的影响

Fig. 2　Effect of different N-P-K treatments on soluble sugar content in various organs of *Taiwania cryptomerioides*

2.2　N-P-K 配比对秃杉营养和生殖生长的影响

如图 3 所示，N-P-K 配比对秃杉营养生长有显著的促进作用，在枝条长度、枝条宽度及枝条干质量等各项指标上，T12（N3P4K2）处理均表现最优，显著优于对照组（$P < 0.05$）。N-P-K 配比对秃杉生殖枝长度、宽度和干质量也产生影响，T14（N4P2K3）处理的生殖枝长度（10.30 cm）表现最佳。

由表 4 可以看出，营养生长指标均在 N3 水平达到峰值，并在 N4 水平受到抑制。氮素对营养枝长度、宽度和干质量均表现出显著的促进作用，且均在 N3 水平达到最大值，随后在 N4 水平显著降低，再次体现了过量施氮的抑制效应。磷素对营养生长的促进作用在 P3 水平表现最佳，显著优于 P1 水平 ($P < 0.05$)。钾素对营养枝各指标的影响不显著。

就生殖生长指标而言，生殖枝长度在 N4 水平下达到最大；生殖枝宽度在 N2 和 N4 水平下较高；生殖枝干质量在 N3 和 N4 水平下最高，均显著高于 N1 水平（$P < 0.05$）。磷素对生殖枝长度的促进效应在 P3 水平最佳，但对生殖枝宽度和干质量的影响不显著。在 K2 和 K3 水平，钾素对生殖枝长度的促进效应较明显，但对生殖枝宽度和干质量的影响不显著。

相较于对照组，最优施肥处理（T12）对营养枝干质量具有显著促进作用（干质量提升幅度大于 50%），对生殖枝干质量的提升幅度仅为 2.22%，这表明当季施肥对生殖投入的直接影响较小。结果表明，部分 N-P-K 配比的施肥方案能够改善生

殖枝的部分形态指标，但对生殖器官生物量积累的促进作用相对有限，远不及对营养生长的促进效果显著。综上所述，营养生长与生殖生长对养分响应的差异，表明秃杉在养分分配上可能优先保障营养器官的建成与维持，尤其是在养分条件改善的初期。

2.3 主要氮代谢指标与生长指标的相关性

如图 4 所示，相关性分析结果揭示了氮代谢产物积累与植株生长表现之间的关系以及不同氮素形态与生长分配的关联机制。作为功能性氮的代表，芽可溶性蛋白含量与营养枝和生殖枝的干

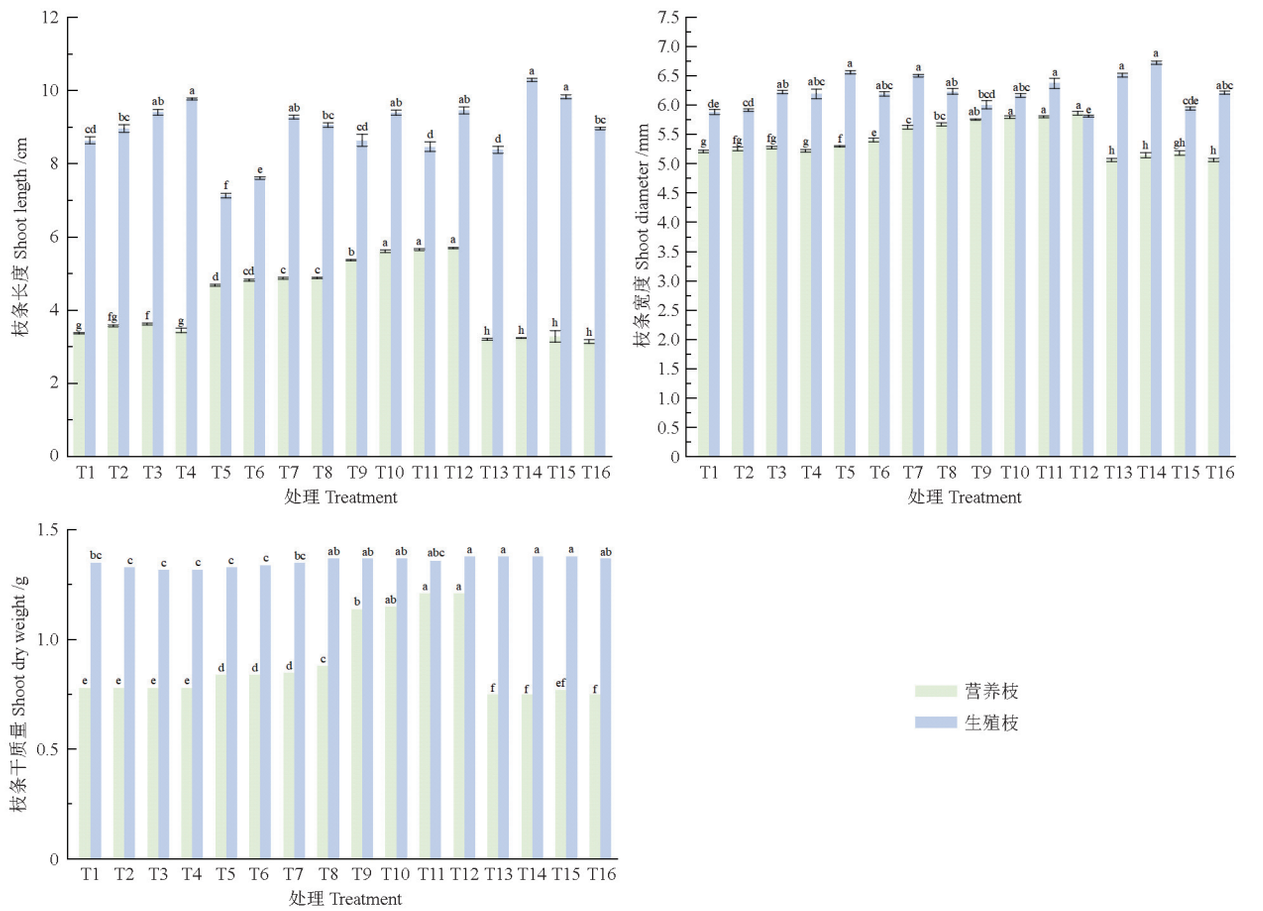


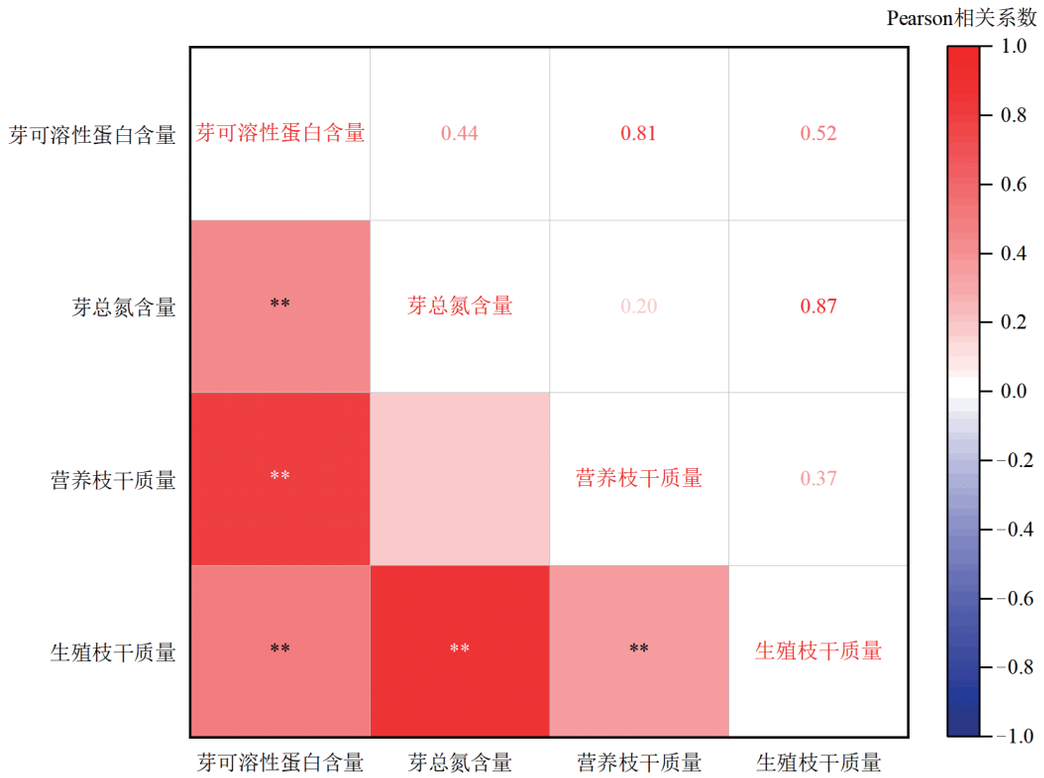
图 3 不同 N-P-K 处理对秃杉营养和生殖生长的影响

Fig. 3 The effects of different N-P-K treatments on vegetative and reproductive growth of *Taiwania cryptomerioides*

表 4 不同 N、P、K 水平对秃杉营养和生殖生长指标的影响

Table 4 Effects of different N, P, and K levels on the vegetative and reproductive growth indicators of *Taiwania cryptomerioides*

水平 Level	营养生长指标 Vegetative growth indicators			生殖生长指标 Reproductive growth indicators		
	枝长度 Shoot length /cm	枝宽度 Shoot diameter /mm	枝干质量 Shoot dry weight /g	枝长度 Shoot length /cm	枝宽度 Shoot diameter /mm	枝干质量 Shoot dry weight /g
N1	3.51 ± 0.05 d	5.25 ± 0.01 d	0.78 ± 0.00 d	9.20 ± 0.26 ab	6.06 ± 0.09 b	1.33 ± 0.01 b
N2	4.82 ± 0.05 c	5.50 ± 0.09 c	0.85 ± 0.01 c	8.28 ± 0.50 b	6.38 ± 0.09 a	1.35 ± 0.01 ab
N3	5.59 ± 0.04 a	5.81 ± 0.01 a	1.18 ± 0.02 a	9.00 ± 0.22 ab	6.10 ± 0.08 b	1.37 ± 0.00 a
N4	3.22 ± 0.02 b	5.12 ± 0.02 b	0.75 ± 0.01 b	9.38 ± 0.26 a	6.40 ± 0.13 a	1.37 ± 0.00 a
P1	4.28 ± 0.36 b	5.34 ± 0.11 b	0.88 ± 0.09 b	8.46 ± 0.23 b	6.12 ± 0.18 a	1.36 ± 0.01 a
P2	4.31 ± 0.32 b	5.42 ± 0.10 ab	0.89 ± 0.09 ab	8.99 ± 0.39 ab	6.25 ± 0.13 a	1.35 ± 0.01 a
P3	4.45 ± 0.30 a	5.48 ± 0.09 a	0.90 ± 0.09 a	9.20 ± 0.13 a	6.23 ± 0.07 a	1.35 ± 0.01 a
P4	4.28 ± 0.37 b	5.45 ± 0.12 ab	0.90 ± 0.10 a	9.02 ± 0.18 ab	6.23 ± 0.09 a	1.36 ± 0.01 a
K1	4.41 ± 0.29 a	5.42 ± 0.09 a	0.91 ± 0.09 a	8.51 ± 0.33 b	6.20 ± 0.04 a	1.36 ± 0.01 a
K2	4.48 ± 0.40 a	5.47 ± 0.14 a	0.90 ± 0.10 a	9.15 ± 0.20 a	6.04 ± 0.13 a	1.35 ± 0.01 a
K3	4.29 ± 0.34 a	5.42 ± 0.11 a	0.88 ± 0.09 a	9.11 ± 0.38 a	6.24 ± 0.11 a	1.35 ± 0.01 a
K4	4.14 ± 0.36 a	5.37 ± 0.14 a	0.88 ± 0.09 a	8.90 ± 0.15 ab	6.35 ± 0.09 a	1.36 ± 0.01 a



* 表示 $P < 0.05$，** 表示 $P < 0.01$。* indicates $P < 0.05$, ** indicates $P < 0.01$.

图 4　秃杉主要氮代谢指标与生长指标间的相关性分析

Fig. 4　Pearson correlation analysis between main nitrogen metabolism indicators and growth indicators in *Taiwania cryptomerioides*

质量均呈显著正相关（$P < 0.05$），表明活跃的蛋白质合成是驱动整体生物量积累的基础。

相比之下，芽总氮含量与营养枝干质量的相关性不显著，但与生殖枝干质量呈极显著正相关（$P < 0.01$）。这一差异表明，虽然活跃的蛋白质合成对整体生物量（尤其是营养体）的构建至关重要，但芽中总的氮素储备状况（包括可溶性蛋白、贮藏氮、核酸氮等）可能是调控生殖投入的关键因素。这在一定程度上说明，生殖发育不仅依赖于当前的蛋白质合成能力，更依赖于芽体在分化和早期发育时所能调用的总氮库。

营养枝干质量与生殖枝干质量之间无显著相关性，这表明施肥引起的营养生长改善并未直接促进生殖生物量的同等程度增加，两者之间可能不存在简单的竞争消长或协同增长关系，资源分配的调控机制更为复杂。

2.4　不同 N-P-K 配比处理的综合评价

为全面客观地评价不同 N-P-K 配比处理的综合效果，选取与氮代谢活性和生长表现密切相关的 4 个核心指标：芽可溶性蛋白含量、芽总氮含量、生殖枝长度和生殖枝干质量，采用隶属函数法进行综合评价。隶属函数综合评价结果表明（表 5），T12（N3P4K2）处理的综合效益最佳，其次为 T10（N3P2K4）和 T15（N4P3K2）处理。这些处理的共性在于均采用了高氮（N3 或 N4）和高磷（P2、P3、P4）的施用水平，这表明充足的氮磷供应是提升秃杉整体长势的关键。同时，研究还强调了钾素的适量配合所产生的协同效应，凸显了养分平衡而非单一元素最大化的重要性。

本研究进一步比较了优良处理 T12、T10 与对照处理 T1 在部分关键指标上的表现（表 6）。T12 和 T10 处理均显著提高了芽可溶性蛋白含量（分别提高 116.26% 和 114.95%）、芽总氮含量（分别提高 28.76% 和 26.14%）、营养枝干质量（分别提高 55.13% 和 47.68%）以及芽可溶性糖含量（分别提高 54.68% 和 48.50%）。然而，从生殖枝干质量方面来看，T12 和 T10 较对照的提高幅度均非常有限（分别为 2.22% 和 1.48%）。进一步说明施肥对当前生长季营养生长和生理代谢指标具有显著促进作用，对生殖生物量积累的影响相对较小。

3　讨　论

3.1　氮磷协同效应与氮素阈值响应

合理的 N-P-K 配比能显著促进林木氮代谢产物的积累 [18]，这与本研究结果相一致。最优处理 T12（N3P4K2）的芽可溶性蛋白含量达 9.84 mg/g，

表 5 不同 N-P-K 配比处理对秃杉主要农艺性状的隶属函数值及综合评价

Table 5 Membership function values and comprehensive evaluation of main agronomic traits of *Taiwania cryptomerioides* under different N-P-K ratio treatments

处理 Treatment	隶属函数值 Membership function values				平均隶属度 Average membership value	综合排名 Comprehensive ranking
	芽可溶性蛋白含量 Bud soluble protein content	芽总氮含量 Bud total N content	生殖枝长度 Reproductive branch length	生殖枝干质量 Reproductive branch dry weight		
T1	0	0	0.261	0.611	0.218	15
T2	0.009	0.051	0.445	0.000	0.126	16
T3	0.010	0.175	0.702	0.000	0.222	14
T4	0.006	0.000	0.940	0.000	0.236	13
T5	0.713	0.352	0.000	0.111	0.294	12
T6	0.717	0.390	0.275	0.278	0.415	11
T7	0.742	0.471	0.610	0.667	0.622	9
T8	0.687	0.500	0.494	1.000	0.670	8
T9	0.960	0.603	0.261	1.000	0.706	5
T10	1.000	0.678	0.681	1.000	0.840	2
T11	0.968	0.672	0.181	0.833	0.664	7
T12	1.000	0.737	0.729	1.000	0.866	1
T13	0.106	0.852	0.143	1.000	0.525	10
T14	0.39	0.918	1.000	1.000	0.827	4
T15	0.401	1.000	0.954	1.000	0.839	3
T16	0.386	0.898	0.440	1.000	0.681	6

表 6 优良处理与对照处理部分指标对比

Table 6 Comparison of selected indicators between the optimal treatment and the control treatment

处理 Treatment	芽可溶性蛋白含量 Bud soluble protein content /(mg·g^{-1})	芽总氮含量 Bud total N content /%	营养枝干质量 Vegetative branch dry weight /g	生殖枝干质量 Reproductive branch dry weight /g	芽可溶性糖含量 Bud soluble sugar content /(mg·g^{-1})
T1	4.55 ± 0.02	1.53± 0.01	0.78± 0.00	1.35± 0.00	31.71 ± 0.40
T12	9.84 ± 0.06	1.97 ± 0.01	1.21 ± 0.00	1.38 ± 0.00	49.05 ± 0.36
T10	9.78 ± 0.03	1.93 ± 0.00	1.15 ± 0.00	1.37 ± 0.00	47.09 ± 0.21

较对照提高 116.26%。本研究首次在 19 年生秃杉中证实了氮素响应的“生理阈值”效应，有力地支持了本研究的第一个假说。具体表现为功能性氮（可溶性蛋白）与总氮库对氮肥梯度的响应模式发生了显著分异。氮素效应呈现阈值特征：可溶性蛋白含量在 N3 水平达峰值，在 N4 水平显著下降，验证了“超适抑制”现象 [19]。与此形成鲜明对比的是，各器官的总氮含量在 N4 水平下依然持续升高。这种可溶性蛋白含量下降而总氮含量持续上升的脱钩现象，是证明过量氮导致氮素无效或低效积累这一假说的直接证据。当氮供应超过生理阈值时，植株虽然仍在吸收氮素，但已无法高效地将其同化为功能性蛋白质。推测在 N4 水平下，多余的氮可能以非蛋白氮形态（如硝酸盐、游离氨基酸）在细胞液泡中积累，这是植物应对高氮胁迫的一种常见机制，但对当季生长的贡献甚微，甚至可被视为一种能量浪费 [20]。这种“超适抑制”现象的生理机制较为复杂：一方面，高浓度铵态氮可能直接对根系细胞产生毒害 [21]，或因施氮导致土壤酸化，进而改变微量元素的有效性 [22]；另一方面，过量的氮同化作为高耗能过程 [23]，会消耗大量碳骨架和能量，可能占用原本用于生长的光合产物，引发“碳饥饿”，最终抑制蛋白质合成与营养体生长 [24]。在本研究中，优良处理下的可溶性糖含量也显著提高，表明在 N3 水平下碳供应充足，实现了碳氮协同；而在 N4 水平下，这种平衡可能被打破。

本研究中磷素的促进效应在 P3 水平达到最佳，这是由于磷在能量合成与酶活化中发挥着关键作用 [25]，适量施磷有效强化了氮磷协同效应 [19]，这也表明成年秃杉对磷的需求存在明显的饱和点。在我国南方普遍存在的酸性土壤中，磷元素易被铁、铝氧化物固定，导致其有效性降低。因此，适量施用磷肥或许已能满足该林龄秃杉的需求。而过量施用磷肥，一方面可能因无法被有效吸收造成浪费，另一方面还可能与其他微量元素产生

拮抗作用，进而间接影响植株的整体生理状态。虽然钾素的主效应不显著，但在 T12（K2）和 T10（K4）等优良处理中体现了其在养分平衡中的关键作用。在高氮磷供应驱动下，植株快速生长，植物对钾的需求也相应增加，以维持细胞正常的渗透压和高效的代谢运转 [26]。优良处理中钾的不同水平（K2、K4）反映了在特定 N、P 组合下，钾的最佳协同剂量。

优良施肥处理（T12、T10）同时提升了氮代谢产物和可溶性糖的含量，这表明优化的 N-P-K 配比能够促进植株实现高效的碳氮协同代谢。本研究中，T12 和 T10 处理下芽可溶性糖含量分别较对照提高 54.68% 和 48.50%，说明这些处理没有导致碳限制，反而提高了植物的光合生产能力。氮磷养分的充足供应改善了叶片的光合系统，而钾素的适量补充则保障了气孔的正常开闭和光合产物的正常输出。由此可见，T12 和 T10 处理通过优化碳氮平衡，使秃杉维持了较高的净碳同化速率，从而为旺盛的营养生长提供了物质支撑。

3.2　N-P-K 配比对秃杉生长与资源分配策略的影响

本研究结果为成年秃杉在养分改善后优先投资营养生长提供了强有力的证据，揭示了其作为长寿木本植物的保守型资源分配策略。最直观的证据来源于最优施肥处理（T12）带来的效应差异：与对照组相比，T12 处理营养枝干质量增加 55.13%，而同期生殖枝干质量的增幅仅为 2.22%。这一结果表明在单个生长季内，新增养分被优先分配给了营养器官。

这一现象较好地验证了生命史对策中的“营养 - 生殖权衡”理论 [27]。对于秃杉这类典型的长寿树种（K- 策略者）而言，在资源条件改善的初期，优先巩固自身的营养器官（根、茎、叶）以提升未来的光合效能与资源获取能力 [28]，这种生存策略比进行当季繁殖更为稳健。从“收入”与“资本”繁殖策略的角度看，秃杉更倾向于“资本型”策略 [29]，即先将当季获得的“额外”养分（收入）转化为自身的“资本”（强大的营养体），为未来（可能是次年或更久之后）更大规模的开花结实做储备，而不是立即将其用于当季的“收入型”繁殖产出。这种生殖响应的滞后性在其他针叶树研究中也有报道，例如 Loewe-muñoz 等 [30] 研究发现，松树在施肥后球果产量的显著提升存在明显延迟现象。综上，本研究结果或许反映了长寿针叶树的一种普遍规律。

本研究的相关性分析结果为秃杉保守型资源分配策略提供了更深层次的机理洞察。秃杉的芽可溶性蛋白含量与营养枝干质量呈极显著正相关（$P < 0.01$），而芽总氮含量与生殖枝干质量也呈极显著正相关（$P < 0.01$）。这种相关性的分异现象揭示了其精细的生理调控机制：蛋白质的高效合成主要驱动当季营养体的构建（营养积累），而整体的氮素储备水平（总氮库）则可能是启动和维持生殖投入的关键信号。结果表明，植株不仅在宏观生物量上权衡分配，更在生理层面根据不同形态氮素的代谢特征来匹配战略目标。这一发现为未来研究如何通过调控氮形态（例如，在特定时期提高总氮储备而非瞬时可溶性蛋白）精准促进秃杉开花提供了新的思路。

本研究结果表明，营养枝干质量与生殖枝干质量无显著相关性，也进一步支持了上述“资本型”策略的观点。这表明在单一生长季内，营养生长与生殖生长之间并非存在简单的此消彼长或协同增长关系。施肥所带来的营养生长状况改善，并未直接促进生殖生物量的同等程度增加，这再次证实了资源分配的调控机制较为复杂，且存在显著的时间滞后性。

3.3　研究局限与未来展望

本试验仅在单一地点和特定林龄下开展，其结论的普适性有待在更广泛的地理范围和植株不同发育阶段进行验证，需结合 Zhang 等 [31] 探讨的氮输入对土壤微生物功能的调控机制，开展多气候区验证。此外，本研究仅关注了 N、P、K 3 种元素，试验地可能缺乏硼、锌等微量元素，这些微量元素可能成为新的限制因子。黄壤区硼锌缺乏可能限制大量元素响应 [10]，需参考 Long 等 [32] 设计的硼 - 锌交互试验。未来研究可进一步建立覆盖不同气候区、土壤类型与林龄的秃杉施肥试验网络，通过长期定位观测，并结合土壤与气象数据，构建秃杉养分需求与生长响应模型，从而实现精准管理。具体可从两方面推进：一是开展 N-P-K 最优配比和微量元素（硼、锌）的因子试验，以探究养分间的交互作用及限制因子的转移规律；二是对现有试验地进行长期定位监测，以量化施肥效应的时间动态特征与长期投资回报情况。

4　结　论

本研究通过三因素四水平正交试验设计，明确了促进 19 年生秃杉营养生理与生长发育的最优施肥处理为 T12（N3P4K2），最佳施肥配比为

N（400 g/ 株）、P（900 g/ 株）、K（200 g/ 株）。研究结果表明，氮、磷是驱动秃杉生长的主要限制因子，而适量的钾在强化氮磷效应和维持养分平衡中发挥着不可或缺的协同作用。

本研究从机理层面揭示了两个关键的生理生态学规律：其一，秃杉对氮素的响应存在关键生理阈值，过量施氮（N4 水平）会通过铵毒害等机制抑制功能性蛋白质合成与生长，导致氮素利用效率下降；其二，单个生长季内，养分资源优先分配至营养生长，对生殖投入则表现出明显的时间滞后性，这与多年生木本植物的生存繁殖策略相符。这些发现不仅为秃杉人工林及种子园的科学施肥提供了精准的实践指导，也为深入理解长寿针叶树种的养分利用与生命史权衡策略提供了重要的理论依据。

参考文献：

[1] Xiang Y X, Pan P, Ouyang X Z, et al. The chemical stoichiometry characteristics of plant-soil carbon and nitrogen in subtropical *Pinus massoniana* natural forests[J]. Scientific Reports,2024,14:5031.

[2] Li Y, Li X, Zhao M H, et al. An overview of the practices and management methods for enhancing seed production in conifer plantations for commercial use[J]. Horticulturae,2021,7:252.

[3] Fang J C, Chen B Z, Wang F, et al. Nitrogen, phosphorus, and potassium co-limitation in terrestrial ecosystems: a global meta-analysis[J]. Plants, People, Planet,2024,6:1329-1340.

[4] Chen B Z, Fang J C, Piao S L, et al. A meta-analysis highlights globally widespread potassium limitation in terrestrial ecosystems[J]. New Phytologist,2024,241:154-165.

[5] 雷俊杰 , 王利宝 , 李宇昊 , 等 . 配比施肥对不同川黄柏种源幼苗生长及生理特性的影响 [J]. 中南林业科技大学学报 , 2024,44(8):62-72.
Lei J J, Wang L B, Li Y H, et al. Effects of formula fertilization on the growth and physiological characteristics of seedlings from different provenances of *Phellodendron chinense* Schneid[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2024,44(8):62-72.

[6] 赵威威 , 周再知 , 张青青 , 等 . 配比施肥对柚木早期生长及叶片养分含量的影响 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2024,52(1):71-78.
Zhao W W, Zhou Z Z, Zhang Q Q, et al. Effects of proportioning fertilization on early growth and leaf nutrients of teak[J]. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition),2024, 52(1):71-78.

[7] 亢亚超 . 氮磷钾配比施肥对观光木幼苗生长生理及光合特性的影响 [D]. 南宁 : 广西大学 ,2020:16-71.
Kang Y C. Effects of different NPK ratio fertilization on growth, physiology and photosynthetic characteristics of *Tsoongiodendron odorum* seedlings[D]. Nanning: Guangxi University,2020:16-71.

[8] 李帆 , 郝国宝 , 于嘉俐 , 等 . 配方施肥对华北落叶松叶枝根及土壤氮磷钾及计量比的影响 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2023, 43(12):126-136.
Li F, Hao G B, Yu J L, et al. Effect of formulated fertilizer application on N, P, K and stoichiometry ratios of leaves, branches, roots and soils of *Larix principis-rupprechtii*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2023,43(12):126-136.

[9] Liu J T, Wang D N, Yan X L, et al. Effect of nitrogen, phosphorus and potassium fertilization management on soil properties and leaf traits and yield of *Sapindus mukorossi*[J]. Frontiers in Plant Science,2024,15:1300683.

[10] Wang N N, Yang C Q, Pan Z Y, et al. Boron deficiency in woody plants: various responses and tolerance mechanisms[J]. Frontiers in Plant Science,2015,6:916.

[11] Kang A, Zhang N, Xun W B, et al. Nitrogen fertilization modulates beneficial rhizosphere interactions through signaling effect of nitric oxide[J]. Plant Physiology,2022,188:1129-1140.

[12] Su Y, Tang Y F, Hu Y, et al. Exploring plant adaptation strategies to phosphorus limitation induced by nitrogen addition: foliar phosphorus allocation and root functional traits analysis in two dominant subalpine tree species[J]. Journal of Plant Ecology, 2024,17:rtae060.

[13] Yemm E W, Willis A J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone[J]. Biochemical Journal,1954,57(3):508.

[14] Grintzalis K, Georgiou C D, Schneider Y J. An accurate and sensitive Coomassie Brilliant Blue G-250-based assay for protein determination[J]. Analytical Biochemistry,2015,480:28-30.

[15] Sáez-Plaza P, Navas M J, Wybraniec S, et al. An overview of the Kjeldahl method of nitrogen determination. part II. sample preparation, working scale, instrumental finish, and quality control[J]. Critical Reviews in Analytical Chemistry,2013,43:224-272.

[16] Cain S, Younes N, Buss W, et al. Quantification of total phosphorus content in plant material using microwave digestion and segmented flow analysis[J/OL]. Research Square Protocol Exchange,https://dx.doi.org/10.21203/rs.3.pex-2426/v1.

[17] Mailappa A S. Determination of total potassium in plants[M]// Experimental Soil Fertility and Biology. Boca Raton: CRC Press, 2023:173-175.

[18] 马道承 , 余注光 , 王凌晖 , 等 . 氮磷钾配比施肥对赤苍藤生理及生物量积累的影响 [J]. 植物科学学报 ,2022,40(6):839-852.
Ma D C, Yu Z G, Wang L H, et al. Effects of nitrogen-phosphorus-potassium ratio fertilization on physiology and biomass accumulation of *Erythropalum scandens* Bl.[J]. Plant Science Journal,2022,40(6):839-852.

[19] 冯继广 , 朱彪 . 氮磷添加对树木生长和森林生产力影响的研究进展 [J]. 植物生态学报 ,2020,44(6):583-597.
Feng J G, Zhu B. A review on the effects of nitrogen and

phosphorus addition on tree growth and productivity in forest ecosystems[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2020,44(6): 583-597.

[20] Ye J Y, Tian W H, Jin C W. Nitrogen in plants: from nutrition to the modulation of abiotic stress adaptation[J]. Stress Biology, 2022,2:4.

[21] Liu Y, Von Wirén N. Ammonium as a signal for physiological and morphological responses in plants[J]. Journal of Experimental Botany,2017,68(10):2581-2592.

[22] Tian D S, Niu S L. A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition[J]. Environmental Research Letters,2015, 10:024019.

[23] Li W B, Zhang H X, Huang G Z, et al. Effects of nitrogen enrichment on tree carbon allocation: a global synthesis[J]. Global Ecology and Biogeography,2020,29:573-589.

[24] Zhang L Q, Zhao Z H, Jiang B L, et al. Effects of long-term application of nitrogen fertilizer on soil acidification and biological properties in China: a meta-analysis[J]. Microorganisms, 2024,12:1683.

[25] Lambers H. Phosphorus acquisition and utilization in plants[J]. Annual Review of Plant Biology,2022,73:17-42.

[26] Cao W Y, Sun H, Shao C, et al. Progress in the study of plant nitrogen and potassium nutrition and their interaction mechanisms[J]. Horticulturae,2025,11:930.

[27] Obeso J R. The costs of reproduction in plants[J]. New Phytologist,2002,155:321-348.

[28] Prescott C E, Grayston S J, Helmisaari H S, et al. Surplus carbon drives allocation and plant-soil interactions[J]. Trends in Ecology & Evolution,2020,35(12):1110-1118.

[29] Varpe Ø. Life history adaptations to seasonality[J]. Integrative and Comparative Biology,2017,57(5):943-960.

[30] Loewe-Muñoz V, Delard C, Del R R, et al. Long-term effect of fertilization on stone pine growth and cone production[J]. Annals of Forest Science,2020,77:69.

[31] Zhang T A, Chen H Y H, Ruan H H. Global negative effects of nitrogen deposition on soil microbes[J]. The ISME Journal, 2018,12:1817-1825.

[32] Long Y, Peng J S. Interaction between boron and other elements in plants[J]. Genes,2023,14:130.

[本文编校：戴欧琳]

（上接第 55 页）

[37] 刘一灵 , 李振华 , 刘仁祥 . 植物激素 ABA 调控种子发育与萌发的研究进展 [J]. 种子 ,2014,33(10):47-50.
Liu Y L, Li Z H, Liu R X. The research of ABA regulation in seed development and germination[J]. Seed,2014,33(10):47-50.

[38] Yang J, He H, He Y M, et al. TMK1-based auxin signaling regulates abscisic acid responses via phosphorylating ABI1/2 in *Arabidopsis*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2021,118(24):e2102544118.

[39] 袁理春 , 陈翠 , 杨丽云 , 等 . 温度和赤霉素对滇重楼种子二次发育的影响 [J]. 种子 ,2003,22(5):33-34.
Yuan L C, Chen C, Yang L Y, et al. Effects of temperature and gibberellin treatments on the second growth of seeds of *Paris polyphylla* var. *yunnanensis*[J]. Seed,2003,22(5):33-34.

[40] 潘琼玉 . 苦瓜离体再生体系的建立及不定芽再生机理初步研究 [D]. 海口 : 海南大学 ,2019:34-35.
Pan Q Y. The establishment of *in vitro* regeneration system of bitter gourd and preliminary study on the mechanism of adventitious bud regeneration[D]. Haikou: Hainan University,2019:34-35.

[41] 周双 , 孙伟 , 杨光 , 等 . 绥李 3 号李叶芽萌发过程中内源激素含量的变化 [J]. 中国果树 ,2022(1):45-49.
Zhou S, Sun W, Yang G, et al. Changes of endogenous hormones content in leaf buds of ‘Suili 3’[J]. China Fruits,2022(1):45-49.

[42] 张慧君 , 栾非时 , 王学征 , 等 . 甜瓜自交系不定芽再生过程中内源激素含量的变化 [J]. 中国蔬菜 ,2012(24):43-47.
Zhang H J, Luan F S, Wang X Z, et al. Changes of endogenous hormone contents during *in vitro* regeneration of adventitious bud of *Cucumis melo* L. inbred line[J]. China Vegetables,2012(24): 43-47.

[43] Prasad R. Cytokinin and its key role to enrich the plant nutrients and growth under adverse conditions-an update[J]. Frontiers in Genetics,2022,13:883924.

[44] Schaller G E, Bishopp A, Kieber J J. The Yin-Yang of hormones: cytokinin and auxin interactions in plant development[J]. The Plant Cell,2015,27:44-63.

[45] 朱宝 , 赵江哲 , 张可伟 , 等 . 水稻细胞分裂素氧化酶 9 参与调控水稻叶夹角发育 [J]. 植物学报 ,2024,59(1):10-21.
Zhu B, Zhao J Z, Zhang K W, et al. OsCKX9 is involved in regulating the rice *Lamina* joint development and leaf angle[J]. Bulletin of Botany,2024,59(1):10-21.

[本文编校：戴欧琳]