



## 华南地区固氮与非固氮豆科树种叶片养分利用策略的对比研究

叶楠, 刘慧, 罗琦, 林忆雪, 侯皓, 叶清, 赖闻玲

### 引用本文:

叶楠, 刘慧, 罗琦, 林忆雪, 侯皓, 叶清, 赖闻玲. 华南地区固氮与非固氮豆科树种叶片养分利用策略的对比研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2023, 31(3): 334–340.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4583>

### 您可能感兴趣的其他文章

#### Articles you may be interested in

#### 南亚热带森林2种菌根类型树木水分传导和养分利用策略的对比研究

Comparison Studies on Water Transport and Nutrient Acquisition of Trees with Different Mycorrhiza Types in Subtropical Forest  
热带亚热带植物学报. 2021, 29(6): 589–596 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4385>

#### 海南不同生活型植物叶片和根系C、N、P化学计量特征

C, N, and P Concentrations and Their Stoichiometry of Leaves and Roots with Different Life Forms in Hainan Province  
热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 131–135 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4115>

#### 不同种植模式下重金属污染对牧草叶片光合特性和重金属含量的影响

Effects of Heavy Metal Pollution on Photosynthetic Characteristics and Heavy Metal Contents in Forage Leaves under Different Planting Patterns

热带亚热带植物学报. 2021, 29(1): 31–40 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4244>

#### 5种相思树和尾巨桉人工林土壤养分和酶活性特征

Characteristics of Soil Nutrient and Enzyme Activities in Plantations of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* and Five *Acacia* Species  
热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 483–493 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4334>

#### 干旱死亡叶片与自然凋落叶化学性质对比研究

Comparison of Chemical Traits between Drought–dead and Natural Litter Leaves  
热带亚热带植物学报. 2022, 30(1): 79–87 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4401>

向下翻页, 浏览PDF全文

# 华南地区固氮与非固氮豆科树种叶片养分利用策略的对比研究

叶楠<sup>1,2,3</sup>, 刘慧<sup>2,3</sup>, 罗琦<sup>2,3</sup>, 林忆雪<sup>2,3</sup>, 侯皓<sup>2,3</sup>, 叶清<sup>1,2,3</sup>, 赖闻玲<sup>1,4\*</sup>

(1. 赣南师范大学生命科学学院, 江西 赣州 341000; 2. 中国科学院华南植物园, 退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650; 3. 华南国家植物园, 广州 510650; 4. 赣州市南岭植物资源保护与利用重点实验室, 江西 赣州 341000)

**摘要:** 为探究富氮环境中固氮(nitrogen-fixing leguminous trees, NLT)与非固氮豆科树种(non-nitrogen-fixing leguminous trees, n-NLT)的叶片养分利用策略差异, 以华南地区 5 种 NLT 植物[水黄皮(*Pongamia pinnata*)、大叶相思(*Acacia auriculiformis*)、朱樱花(*Calliandra haematocephala*)、海南红豆(*Ormosia pinnata*)、台湾相思(*Acacia confusa*)]和 3 种 n-NLT 植物[油楠(*Sindora glabra*)、中国无忧花(*Saraca dives*)、银珠(*Peltophorum tonkinense*)]为对象, 测定其单位质量叶片碳(C)、氮(N)和磷(P)含量及其比值、单位面积叶片最大净光合速率( $A_{area}$ )和叶片光合氮、磷利用效率(PNUE、PPUE)等功能性状。结果表明, NLT 的单位质量叶片 N、P 含量和  $A_{area}$  均显著高于 n-NLT, 而两者 PNUE 和 PPUE 无显著差异; 尽管两类植物单位质量叶片 C 含量无显著差异, 但 NLT 的叶片 C:N 和 C:P 显著低于 n-NLT。因此, 这表明华南地区 NLT 比 n-NLT 具有更强的养分获取和光合能力, 但叶片养分利用效率更低。

**关键词:** 豆科; 固氮作用; 养分性状; 华南地区

doi: 10.11926/jtsb.4583

## Different Leaf Nutrient Use Strategies of Nitrogen-fixing and Non-nitrogen-fixing Leguminous Trees in South China

YE Nan<sup>1,2,3</sup>, LIU Hui<sup>2,3</sup>, LUO Qi<sup>2,3</sup>, LIN Yixue<sup>2,3</sup>, HOU Hao<sup>2,3</sup>, YE Qing<sup>1,2,3</sup>, LAI Wenling<sup>1,4\*</sup>

(1. College of Life Sciences, Gannan Normal University, Ganzhou 341000, Jiangxi, China; 2. Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystem, Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 3. South China National Botanical Garden, Guangzhou 510650, China; 4. Key Laboratory of Nanling Plant Resources Conservation and Utilization, Ganzhou 341000, Jiangxi, China)

**Abstract:** To reveal leaf nutrient use strategies of nitrogen-fixing leguminous trees (NLT) and non-nitrogen-fixing leguminous trees (n-NLT) under the nitrogen-rich environments in South China, five NLT (*Pongamia pinnata*, *Acacia auriculiformis*, *Calliandra haematocephala*, *Ormosia pinnata*, *Acacia confusa*) and three n-NLT (*Sindora glabra*, *Saraca dives*, *Peltophorum tonkinense*) were selected, the concentrations of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) per leaf mass, leaf C:N and C:P, maximum net photosynthetic rate per leaf area ( $A_{area}$ ), photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE) and photosynthetic phosphorous use efficiency (PPUE) were measured. The results showed that N and P contents and  $A_{area}$  of NLT were significantly higher than those of n-NLT, whereas their PNUE and PPUE had not significant difference. Although there was no significant difference in leaf C content between two types of species, leaf C:N and C:P of NLT were significantly lower than

收稿日期: 2021-11-30 接受日期: 2022-03-01

基金项目: 江西省教育厅科技项目(GJJ170839)资助

This work was supported by the Project for Science and Technology in Department of Education of Jiangxi (Grant No. GJJ170839).

作者简介: 叶楠(1998年生), 女, 硕士研究生, 从事植物生理生态研究。E-mail: yenan@scbg.ac.cn

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lwenling2010@163.com

those of n-NLT. Therefore, these indicated that NLT in South China had stronger nutrient acquisition and photosynthetic capacity than N-NLT, but lower leaf nutrient utilization efficiency.

**Key words:** Fabaceae; Nitrogen fixation; Nutrient trait; South China

氮(N)是植物维持正常生理活动的必需元素, N缺乏是限制多地森林系统生产力及物种多样性的重要因素<sup>[1]</sup>。但由于人类活动加剧, 华南地区大部分森林的大气湿沉降速率远超严重威胁欧美森林生态系统健康和安全的氮沉降临界负荷值, 使该地区森林生态系统转变为富氮状态<sup>[2-3]</sup>。磷(P)元素通常被认为是限制华南地区森林生长的主要养分之一<sup>[4]</sup>, 且 P 对森林生产力的限制作用可能因土壤氮含量增加而加剧<sup>[5]</sup>。

植物获取 N 的主要途径是吸收土壤活性氮, 少部分植物可利用大气氮, 如许多豆科植物可通过与根瘤菌共生而实现共生固氮, 在土壤 N 受限时具有竞争优势<sup>[6-7]</sup>。同时, 固氮豆科植物除可提高土壤肥力外, 还可增强生态系统抗干扰能力<sup>[8]</sup>。由于森林演替前期易受 N 限制, 因此固氮豆科植物通常是森林演替前期的先锋植物<sup>[9]</sup>, 虽在森林演替后期固氮豆科植物物种丰度相对下降, 但可能因其死亡率较低等原因, 依旧是演替后期的主要成分<sup>[10]</sup>。研究表明, 根瘤固氮时需要固氮酶, 固氮酶的合成及固氮作用的进行都离不开 P<sup>[11]</sup>。但华南地区土壤一方面多为富含铁铝氧化物的红壤, 土壤 P 大多被铁、铝等固定, 难以直接利用<sup>[12]</sup>; 另一方面土壤硝酸盐持续富集可能抑制植物固氮作用<sup>[5,13]</sup>, 降低固氮植物的多样性, 因此固氮豆科植物如何响应华南地区土壤环境变化成为生态学研究热点之一<sup>[14]</sup>。

叶片作为植物代谢活跃的器官, 在一定程度上可以反映植物对环境的适应策略。测定单位质量叶片碳( $C_{mass}$ )、氮( $N_{mass}$ )、磷( $P_{mass}$ )含量及其计量比值等化学计量学性状可以深入了解叶片结构和代谢投资之间的权衡。如叶片碳(C)含量可以反映叶片结构的能量成本, 植物  $C_{mass}$  的变化表明光合产物分布和利用的差异<sup>[15]</sup>。N 和 P 含量可调节光合作用等植物生理过程, 通常较高的  $N_{mass}$  和  $P_{mass}$  将促进最大净光合速率<sup>[16]</sup>。叶片光合氮利用效率(PNUE)和磷利用效率(PPUE)是反映植物养分利用策略的常用指标<sup>[17]</sup>, PNUE 和 PPUE 较高的植物通常具有较高的生长速率。叶片 C:N 和 C:P 反映单位养分(N、P)的利用效率, 在养分充足环境中, 比值较低的植物往

往具有更高的生长速率以竞争包括光在内的其他资源, 提高植物竞争优势<sup>[18]</sup>。叶片 N:P 反映植物所处生境中土壤限制元素<sup>[19]</sup>, 通常认为比值越高, 植物受 P 限制的可能性越高<sup>[20]</sup>。

豆科(Leguminosae)作为全球被子植物第 3 大科, 近 20 000 种, 其中大部分物种能与根瘤菌共生固氮, 还有小部分非固氮物种, 这部分非固氮物种主要分布在热带亚热带地区, 是该地区植被的重要组成部分<sup>[21]</sup>。因此, 在华南地区富氮环境下研究同一个科内固氮和非固氮植物的叶片养分利用差异, 可更好地探究富氮环境下根瘤菌固氮作用是否被抑制, 并保证研究对象较近的亲缘关系以减少物种差异带来的干扰。前人对豆科植物的生理生态学研究大多关注草本植物, 特别是草本农作物与环境因子的相互作用<sup>[22-24]</sup>, 但豆科树种在亚热带地区生态系统中十分重要, 却缺乏相应的研究。因此, 研究华南地区固氮豆科树种(nitrogen-fixing leguminous tree, NLT)和非固氮豆科树种(non-nitrogen-fixing leguminous tree, n-NLT)叶片 N、P 利用策略差异, 有助于深入解析不同类型豆科植物对富氮环境的适应策略。

本研究选择华南地区常见的 8 种豆科乔木(5 种 NLT 和 3 种 n-NLT)为材料, 测定并对比单位质量叶片 C、N 和 P 元素含量及其比值(C:N、C:P 和 N:P)、单位面积叶片最大净光合速率( $A_{area}$ )和 PNUE、PPUE, 以揭示 NLT 与 n-NLT 的叶片养分利用策略差异, 从而理解华南地区豆科树种对环境变化的响应和适应。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地概况

鼎湖山位于广东省肇庆市, 属我国华南地区, 大气湿沉降超过  $25 \text{ kg N}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$ <sup>[2]</sup>; 全年光照充足, 年平均气温约  $21 \text{ }^\circ\text{C}$ , 年平均降水量约  $1\,956 \text{ mm}$ ; 受季风气候影响, 降水分布不均, 干湿季明显, 每年 4—9 月为湿季, 10 月至次年 3 月为干季, 其中湿季降水量占全年总降水量的 80%以上; 土壤以红壤为主, 主要成分为粘壤土和砂壤土, pH 为 4.5~6.6, 呈弱酸性。

## 1.2 材料

根据全球根瘤菌固氮植物数据库中对豆科植物与根瘤菌关系的描述判定植物固氮类型<sup>[25]</sup>,为尽量减少植物叶片性状差异的影响,本研究选取华南地区常见的 8 种豆科乔木(5 种 NLT 和 3 种 n-NLT)作为试验材料。5 种 NLT 植物为水黄皮(*Pongamia pinnata*)、大叶相思(*Acacia auriculiformis*)、朱樱花(*Calliandra haematocephala*)、海南红豆(*Ormosia pinnata*)和台湾相思(*Acacia confusa*); 3 种 n-NLT 植物为油楠(*Sindora glabra*)、中国无忧花(*Saraca dives*)和银珠(*Peltophorum tonkinense*)。

## 1.3 方法

**叶片气体交换参数** 每物种选取 3~5 株长势良好的成熟植株,采集 9~15 片完整成熟且向阳的叶片,利用便携式光合仪(Li-6800, Li-Cor, Lincoln, NE, USA)测定叶片单位面积最大净光合速率 [ $A_{area}$ ,  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]。于晴天的上午 9—11 点,在饱和光  $1500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,大气二氧化碳浓度  $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$ ,叶片温度  $25 \text{ }^\circ\text{C}$  及空气湿度 50%~75%的条件下,剪取小枝后立即放入盛有水的桶中进行测量,待测定的叶片各气体交换参数稳定后,记录数据。

**叶片元素含量和光合氮、磷利用效率** 首先用叶面积仪(Li-3000A, Li-Cor, Lincoln, NE, USA)测定叶面积(LA,  $\text{m}^2$ ),而后叶片经过  $105 \text{ }^\circ\text{C}$  杀青 15 min 后置于  $65 \text{ }^\circ\text{C}$  烘箱中烘干,称量干质量(DW),然后将干叶片研磨、过筛,用元素分析仪(Isoprime 100, Elementar Isoprime, UK)测定单位质量叶片 C ( $C_{mass}$ ,  $\text{mg}/\text{g}$ )、N 含量( $N_{mass}$ ,  $\text{mg}/\text{g}$ )。叶片粉末经硫酸-过氧化氢消解样品后,采用钼锑抗比色法测定单位质量叶片磷含量( $P_{mass}$ ,  $\text{mg}/\text{g}$ ),并计算叶片的 C:N、C:P 和 N:P。光合氮利用效率[PNUE,  $\mu\text{mol}/(\text{mol} \cdot \text{s})$ ]为光合速率与单位面积叶片氮含量之比,即  $\text{PNUE} = (A_{area} \times \text{LA} \times 14000) / (N_{mass} \times \text{DW})$ ; 光合磷利用效率[PPUE,  $\text{mmol}/(\text{mol} \cdot \text{s})$ ]为光合速率与单位面积叶片磷含量之比,即  $\text{PPUE} = (A_{area} \times \text{LA} \times 31) / (P_{mass} \times \text{DW})$ 。

## 1.4 数据分析

对 NLT 和 n-NLT 间的指标差异显著性采用曼惠特尼 U 检验(Mann-Whitney U test)。使用 R 软件进行数据的统计分析,并使用 Excel 软件作图。

## 2 结果和分析

从图 1 可见, NLT 的  $N_{mass}$  显著高于 n-NLT ( $P <$

0.05), 分别为 31.2 和 19.1  $\text{mg}/\text{g}$ , NLT 是 n-NLT 的 1.6 倍; NLT 的  $P_{mass}$  也显著高于 n-NLT ( $P < 0.05$ ), 分别为 1.2 和 0.8  $\text{mg}/\text{g}$ , 是 n-NLT 的 1.5 倍; 但两类植物的  $C_{mass}$  无显著差异(图 1)。

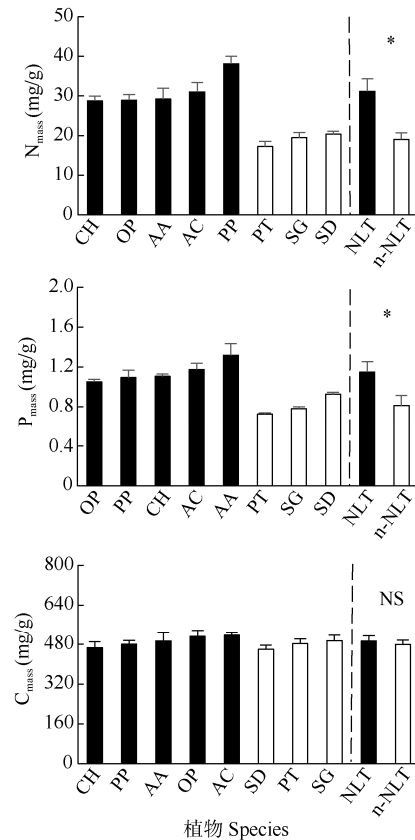


图 1 豆科树种的单位质量叶片氮( $N_{mass}$ )、磷( $P_{mass}$ )和碳( $C_{mass}$ )含量。PP: 水黄皮; AA: 大叶相思; CH: 朱樱花; OP: 海南红豆; AC: 台湾相思; PT: 银珠; SG: 油楠; SD: 中国无忧花; NLT: 固氮豆科树种; n-NLT: 非固氮豆科树种; NS:  $P > 0.05$ ; \*:  $P < 0.05$ 。下同

Fig. 1 Nitrogen ( $N_{mass}$ ), phosphorus ( $P_{mass}$ ) and carbon ( $C_{mass}$ ) concentration per leaf mass of leguminous trees. PP: *Pongamia pinnata*; AA: *Acacia auriculiformis*; CH: *Calliandra haematocephala*; OP: *Ormosia pinnata*; AC: *Acacia confusa*; PT: *Peltophorum tonkinense*; SG: *Sindora glabra*; SD: *Saraca dives*; NLT: nitrogen-fixing leguminous tree; n-NLT: non-nitrogen-fixing leguminous tree; NS:  $P > 0.05$ ; \*:  $P < 0.05$ . The same below

NLT 的 C:N 显著小于 n-NLT ( $P < 0.05$ ), 分别为 16.0 和 25.3, 低于 n-NLT 37%; NLT 的 C:P 也显著小于 n-NLT ( $P < 0.05$ ), 分别为 432.7 和 597.7, 比 n-NLT 低 28%; 但 2 类植物的 N:P 无显著差异(图 2)。

NLT 的  $A_{area}$  显著高于 n-NLT ( $P < 0.05$ ), 分别为 11.0 和 8.2  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 是 n-NLT 的 1.3 倍, 而两者的 PNUE 和 PPUE 均无显著差异(图 3)。

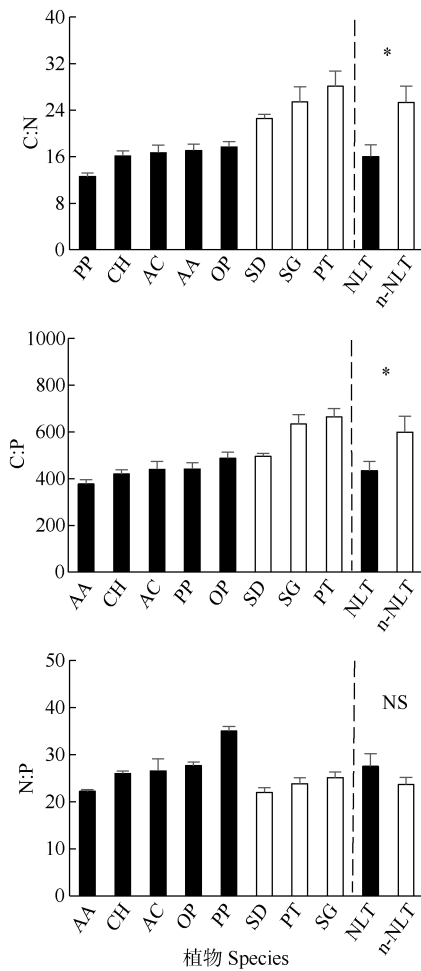


图 2 豆科树种叶片的 C:N、C:P、N:P  
Fig. 2 C:N、C:P、N:P in leaf of leguminous trees

### 3 结论和讨论

本研究对比了 5 种 NLT 和 3 种 n-NLT 的叶片养分利用相关性状, 结果表明华南地区 NLT 的  $N_{mass}$ 、 $P_{mass}$  和  $A_{area}$  均显著大于 n-NLT, 表明 NLT 具有更高的养分吸收效率和更强的光合能力。而两类植物相似的  $C_{mass}$  以及 NLT 较低的叶片 C:N、C:P 反映了 NLT 叶片养分利用效率较低。这暗示在光照充足的富氮环境中, NLT 养分高效获取和叶片养分低效利用的策略促进植物快速生长并增加竞争力, 使得 NLT 在华南地区具有潜在的竞争优势。

N 和 P 既是维持植物生理功能的必需元素, 也是构成植物细胞的重要组成物质。本研究表明, NLT 的  $N_{mass}$  显著高于 n-NLT, Adams 等<sup>[26]</sup>对比了全球固氮植物和非固氮植物叶片 N 含量, 认为常绿被子植物中固氮植物的  $N_{mass}$  比非固氮植物高近 60%, 与本研究结果相似。NLT 的根瘤可将  $N_2$  转化为含 N

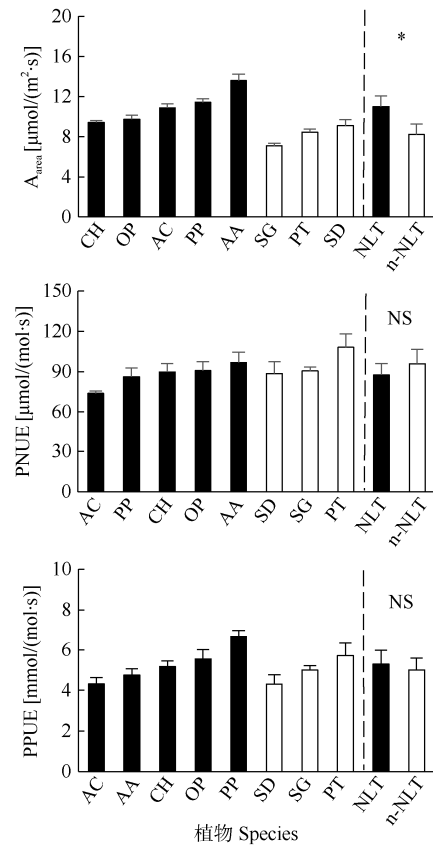


图 3 豆科树种叶片的光合速率( $A_{area}$ )、光合氮利用效率(PNUE)和光合磷利用效率(PPUE)  
Fig. 3 Maximum net photosynthetic rate ( $A_{area}$ ), photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE), photosynthetic phosphorous use efficiency (PPUE) in leaf of leguminous trees

化合物, 再由韧皮部将固定的 N 运输到植物叶片中<sup>[6]</sup>, 可能导致 NLT 具有更高的  $N_{mass}$ 。虽然根瘤菌被认为是兼性固氮菌, 固氮植物可根据个体需求及土壤 N 含量调节固氮作用, 当土壤 N 满足植物需求时, 植物将减少与根瘤菌共生并诱导根瘤衰老<sup>[27]</sup>。但 Taylor 等<sup>[28]</sup>研究表明低光照强度完全阻止了植物共生固氮, 而远超植物需求的土壤 N 含量并没有完全降低高光照强度下植物共生固氮, 说明光照强度比土壤 N 含量在调节根瘤菌固氮方面更重要。同时最新的研究表明, 即使在富氮环境中, 当光照强度满足持续供应共生所需的碳水化合物时, 固氮植物将通过信号传递促进根系与根瘤菌共生<sup>[29]</sup>。因此, 在光照充足的华南地区, 共生固氮作用可能是造成 NLT 具有较高  $N_{mass}$  的重要原因。本研究结果表明, NLT 的  $P_{mass}$  显著高于 n-NLT。根瘤菌进行固氮作用时需要固氮酶参与, 而固氮酶的合成需要大量 P<sup>[11]</sup>, 同时由大量 N 构成的磷酸酶(约含 15% N)可将有机

P 分解为无机 P<sup>[30-31]</sup>, 因此根瘤菌固定的 N 可用于合成磷酸酶, 从而提高植物根系周围土壤磷酸酶含量<sup>[32]</sup>, 这可能增加了 NLT 的  $P_{mass}$ , 说明与 n-NLT 相比, NLT 在 P 获取方面具有优势。NLT 植物较高的  $N_{mass}$  和  $P_{mass}$  说明在光照充足的富氮环境中具有比 n-NLT 更高的养分吸收效率。

N、P 元素对叶片的光合作用至关重要, N 在二磷酸核酮糖羧化酶和捕光叶绿素的合成中必不可少<sup>[33-34]</sup>; P 可用于提供能量(ATP 和 NADPH)<sup>[35]</sup>, 因此提高植物  $N_{mass}$  和  $P_{mass}$  可能促进  $A_{area}$ <sup>[16]</sup>。本研究结果表明, NLT 的  $A_{area}$  显著大于 n-NLT, 这与 Glaciela 等<sup>[36]</sup>的研究结果相似, 由于根瘤菌的存在, 固氮植物  $N_{mass}$  和  $P_{mass}$  都显著增加了 13%,  $A_{area}$  显著增加了 28%。华南地区充足的光照可能一方面促进了 NLT 与根瘤菌共生, 以向叶片供应更多的 N 和 P, 另一方面为植物进行光合作用提供了必要条件<sup>[29]</sup>, 因此该地区 NLT 具有较高的  $A_{area}$ 。光合养分利用效率表示单位面积叶片养分的光合能力, 本研究结果表明两种类型植物的 PNUE 与 PPUE 均无显著差异。光合器官的养分分配被认为是光合养分利用效率种间变异的主要因素<sup>[37]</sup>, 因此在华南地区, 两类植物的光合系统 N、P 分配比例可能相似, 导致两者的光合养分利用策略相似。但 Tang 等<sup>[38]</sup>研究认为, 虽然 5 种固氮豆科植物的叶片 N 含量和  $A_{area}$  均大于 5 种壳斗科非固氮植物, 但由于固氮豆科植物可能将大量 N 用于构建植物叶片, 导致其 PNUE 低于其他科非固氮植物。本研究与 Tang 等<sup>[38]</sup>的研究结果不一致, 可能是由于本研究材料皆属豆科, 而豆科内叶片 N 分配方式相似导致的。此外, NLT 和 n-NLT 的 PPUE 比较尚未见报道, 因此关于豆科植物光合养分利用策略是否一定在 NLT 和 n-NLT 间存在差异还需要更多物种加以验证。

由于 NLT 的  $A_{area}$  较高, 将生产更多的 C, 因此期望具有更高的  $C_{mass}$ , 但本研究结果表明 NLT 和 n-NLT 的  $C_{mass}$  无显著差异, 说明 NLT 向叶片分配的 C 占比较小。可能因研究材料均为常绿物种, 在叶片构建方面对 C 的需求相似, 使得两类植物的  $C_{mass}$  无显著差异<sup>[39]</sup>。同时, 研究表明根瘤菌固氮所需 C 成本远大于根系吸收土壤 N, 因此与根瘤菌共生增加了植物 C 汇的强度和 demand, 这可能促进了源的强度(光合作用)<sup>[40-41]</sup>。虽然固氮植物被认为是兼性固氮菌, 但固氮植物可能无法限制根瘤菌定植<sup>[42]</sup>, 且随着光可用性增加, 即使在富氮环境中, 固氮植

物根瘤数量依旧可能通过增加根系生物量而增加<sup>[28,43]</sup>, 这要求植物具有更强的光合作用以支持更多的根瘤菌和根系生长。因此, 在光照充足的华南地区, 具有高  $A_{area}$  的 NLT 可能将叶片光合合成的 C 更多地转移至植物其他器官, 特别是具有根瘤菌的根系, 保持植物的源汇平衡, 这可能也是造成该地 NLT 和 n-NLT 在  $A_{area}$  上呈现差异但  $C_{mass}$  却无差异的重要原因。

C:N 和 C:P 可表征植物单位营养元素同化碳的能力, 本研究结果表明 NLT 的叶片 C:N 和 C:P 都显著低于 n-NLT。有研究认为植物养分吸收效率与利用效率成反比<sup>[44]</sup>, 可能由于华南地区充足的光照促进了 NLT 与根瘤菌的共生<sup>[29]</sup>, 进而提高了植物的  $N_{mass}$  和  $P_{mass}$ , 降低了植物叶片 C:N 和 C:P, 因此 NLT 的叶片养分利用效率较低。Zhang 等<sup>[18]</sup>研究表明, 在土壤 N 充足的地区, 较低 C:N 的植物可以更快地合成蛋白质, 实现快速生长以竞争包括光在内的其他资源。此外, 与根瘤菌共生要求植物向根系供应更多的 C, 进而促进植物根系生长以增进植物对 P 等元素吸收<sup>[43]</sup>。因此在光照充足且富氮的华南地区, NLT 通过叶片养分低效利用的策略实现快速生长并保持竞争力。N:P 常用于反映植物所处生境土壤营养元素的限制情况, 两者叶片 N:P 虽无显著差异, 但都大于 20, 说明华南地区植物生长可能受 P 限制, 符合近期的研究成果, 即当叶片 N:P 大于 20 时说明该生境更可能受 P 限制, 且可能性随比值增加而增加<sup>[20]</sup>。随着华南地区氮沉降增加, 植物对 P 的需求可能会加剧<sup>[5]</sup>。由于根瘤具有富集 P 并促进植物吸收 P 的能力<sup>[45]</sup>, 因此即使华南地区富氮环境可能抑制根瘤菌共生, 但植物对 P 的强烈需求可能迫使 NLT 与根瘤菌交易。但随着华南地区氮沉降的加剧, 固氮植物如何权衡与根瘤菌的共生关系需要进一步的研究。

综上所述, 华南地区的 NLT 比 n-NLT 具有更强的养分获取和光合能力, 但叶片养分利用效率更低, 意味着 NLT 养分高效获取和叶片养分低效利用的策略促进 NLT 在光照充足的富氮环境中具有更快的生长速率及更强的竞争力, 进而在一定程度上揭示了华南地区根瘤菌固氮树种适应富氮环境及保持竞争力的生理生态机理。

## 参考文献

- [1] LALIBERTÉ E, TURNER B L, COSTES T, et al. Experimental

- assessment of nutrient limitation along a 2-million-year dune chronosequence in the south-western Australia biodiversity hotspot [J]. *J Ecol*, 2012, 100(3): 631–642. doi: 10.1111/j.1365-2745.2012.01962.x.
- [2] JIA Y L, YU G R, HE N P, et al. Spatial and decadal variations in inorganic nitrogen wet deposition in China induced by human activity [J]. *Sci Rep*, 2014, 4: 3763. doi: 10.1038/srep03763.
- [3] LU X K, MO J M, ZHANG W, et al. Effects of simulated atmospheric nitrogen deposition on forest ecosystems in China: An overview [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2019, 27(5): 500–522. [鲁显楷, 莫江明, 张炜, 等. 模拟大气氮沉降对中国森林生态系统影响的研究进展 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2019, 27(5): 500–522. doi: 10.11926/jtsb.4113.]
- [4] HUANG W J, LIU J X, WANG Y P, et al. Increasing phosphorus limitation along three successional forests in southern China [J]. *Plant Soil*, 2013, 364(1/2): 181–191. doi: 10.1007/s11104-012-1355-8.
- [5] LI Y, NIU S L, YU G R. Aggravated phosphorus limitation on biomass production under increasing nitrogen loading: A meta-analysis [J]. *Glob Chang Biol*, 2016, 22(2): 934–943. doi: 10.1111/gcb.13125.
- [6] SACHS J L, QUIDES K W, WENDLANDT C E. Legumes versus rhizobia: A model for ongoing conflict in symbiosis [J]. *New Phytol*, 2018, 219(4): 1199–1206. doi: 10.1111/nph.15222.
- [7] ANDREWS M, ANDREWS M E. Specificity in legume-rhizobia symbioses [J]. *Int J Mol Sci*, 2017, 18(4): 705. doi: 10.3390/ijms18040705.
- [8] GAO D D, WANG X L, FU S L, et al. Legume plants enhance the resistance of soil to ecosystem disturbance [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1295. doi: 10.3389/fpls.2017.01295.
- [9] GEI M G, ROZENDAAL D M A, POORTER L, et al. Legume abundance along successional and rainfall gradients in Neotropical forests [J]. *Nat Ecol Evol*, 2018, 2(7): 1104–1111. doi: 10.1038/s41559-018-0559-6.
- [10] MENGE D N L, CHAZDON R L. Higher survival drives the success of nitrogen-fixing trees through succession in Costa Rican rainforests [J]. *New Phytol*, 2016, 209(3): 965–977. doi: 10.1111/nph.13734.
- [11] RAVEN J A. The evolution of autotrophy in relation to phosphorus requirement [J]. *J Exp Bot*, 2013, 64(13): 4023–4046. doi: 10.1093/jxb/ert306.
- [12] CAO J, YAN W D, XIANG W H, et al. Characteristics of soil phosphorus in different aged stands of Chinese fir plantations in Huitong, Hunan Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, 34(22): 6519–6527. [曹娟, 闫文德, 项文化, 等. 湖南会同不同年龄杉木人工林土壤磷素特征 [J]. *生态学报*, 2014, 34(22): 6519–6527. doi: 10.5846/stxb.201404060655.]
- [13] HANSEN A P, MARTIN P, BUTTERY B R, et al. Nitrate inhibition of  $N_2$  fixation in *Phaseolus vulgaris* L. cv. OAC Rico and a supernodulating mutant [J]. *New Phytol*, 1992, 122(4): 611–615. doi: 10.1111/j.1469-8137.1992.tb00088.x.
- [14] CHEN H, LI D J, GURMESA G A, et al. Effects of nitrogen deposition on carbon cycle in terrestrial ecosystems of China: A meta-analysis [J]. *Environ Pollut*, 2015, 206: 352–360. doi: 10.1016/j.envpol.2015.07.033.
- [15] XING K X, ZHAO M F, NIINEMETS Ü, et al. Relationships between leaf carbon and macronutrients across woody species and forest ecosystems highlight how carbon is allocated to leaf structural function [J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 674932. doi: 10.3389/fpls.2021.674932.
- [16] OSNAS J L D, LICHSTEIN J W, REICH P B, et al. Global leaf trait relationships: Mass, area, and the leaf economics spectrum [J]. *Science*, 2013, 340(6133): 741–744. doi: 10.1126/science.1231574.
- [17] HIDAKA A, KITAYAMA K. Divergent patterns of photosynthetic phosphorus-use efficiency versus nitrogen-use efficiency of tree leaves along nutrient-availability gradients [J]. *J Ecol*, 2009, 97(5): 984–991. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01540.x.
- [18] ZHANG J H, HE N P, LIU C C, et al. Variation and evolution of C:N ratio among different organs enable plants to adapt to N-limited environments [J]. *Glob Chang Biol*, 2020, 26(4): 2534–2543. doi: 10.1111/gcb.14973.
- [19] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(30): 11001–11006. doi: 10.1073/pnas.0403588101.
- [20] YAN Z B, TIAN D, HAN W X, et al. An assessment on the uncertainty of the nitrogen to phosphorus ratio as a threshold for nutrient limitation in plants [J]. *Ann Bot*, 2017, 120(6): 937–942. doi: 10.1093/aob/mcx106.
- [21] AZANI N, BABINEAU M, BAILEY C D, et al. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny: The Legume Phylogeny Working Group (LPWG) [J]. *Taxon*, 2017, 66(1): 44–77. doi: 10.12705/661.3.
- [22] ADAMS M A, BUCHMANN N, SPRENT J, et al. Crops, nitrogen, water: are legumes friend, foe, or misunderstood ally? [J]. *Trends Plant Sci*, 2018, 23(6): 539–550. doi: 10.1016/j.tplants.2018.02.009.
- [23] JENSEN E S, CARLSSON G, NIELSEN H H. Intercropping of grain legumes and cereals improves the use of soil N resources and reduces the requirement for synthetic fertilizer N: A global-scale analysis [J]. *Agron Sustain Dev*, 2020, 40(1): 5. doi: 10.1007/s13593-020-0607-x.
- [24] TOGNETTI P M, PROBER S M, BÁEZ S, et al. Negative effects of nitrogen override positive effects of phosphorus on grassland legumes worldwide [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2021, 118(28): e2023718118.

- doi: 10.1073/pnas.2023718118.
- [25] TEDERSOO L, LAANISTO L, RAHIMLOU S, et al. Global database of plants with root-symbiotic nitrogen fixation: NodDB [J]. *J Veg Sci*, 2018, 29(3): 560–568. doi: 10.1111/jvs.12627.
- [26] ADAMS M A, TURNBULL T L, SPRENT J I, et al. Legumes are different: Leaf nitrogen, photosynthesis, and water use efficiency [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113(15): 4098–4103. doi: 10.1073/pnas.1523936113.
- [27] LAMBERT I, PERVENT M, LE QUERÉ A, et al. Responses of mature symbiotic nodules to the whole-plant systemic nitrogen signaling [J]. *J Exp Bot*, 2020, 71(16): 5039–5052. doi: 10.1093/jxb/eraa221.
- [28] TAYLOR B N, MENGE D N L. Light regulates tropical symbiotic nitrogen fixation more strongly than soil nitrogen [J]. *Nat Plants*, 2018, 4(9): 655–661. doi: 10.1038/s41477-018-0231-9.
- [29] WANG T, GUO J, PENG Y Q, et al. Light-induced mobile factors from shoots regulate rhizobium-triggered soybean root nodulation [J]. *Science*, 2021, 374(6563): 65–71. doi: 10.1126/science.abh2890.
- [30] TRESEDER K K, VITOUSEK P M. Effects of soil nutrient availability on investment in acquisition of N and P in Hawaiian rain forests [J]. *Ecology*, 2001, 82(4): 946–954. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[0946:Eosnao]2.0.Co;2.
- [31] DUFF S M G, SARATH G, PLAXTON W C. The role of acid phosphatases in plant phosphorus metabolism [J]. *Physiol Plant*, 1994, 90(4): 791–800. doi: 10.1111/j.1399-3054.1994.tb02539.x.
- [32] HOULTON B Z, WANG Y P, VITOUSEK P M, et al. A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere [J]. *Nature*, 2008, 454(7202): 327–330. doi: 10.1038/nature07028.
- [33] HIKOSAKA K, TERASHIMA I. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of  $C_3$  plants to sun and shade with respect to nitrogen use [J]. *Plant Cell Environ*, 1995, 18(6): 605–618. doi: 10.1111/j.1365-3040.1995.tb00562.x.
- [34] EVANS J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of  $C_3$  plants [J]. *Oecologia*, 1989, 78(1): 9–19. doi: 10.1007/BF00377192.
- [35] CROUS K Y, O'SULLIVAN O S, ZARAGOZA-CASTELLS J, et al. Nitrogen and phosphorus availabilities interact to modulate leaf trait scaling relationships across six plant functional types in a controlled-environment study [J]. *New Phytol*, 2017, 215(3): 992–1008. doi: 10.1111/nph.14591.
- [36] KASCHUK G, KUYPER T W, LEFFELAAR P A, et al. Are the rates of photosynthesis stimulated by the carbon sink strength of rhizobial and arbuscular mycorrhizal symbioses? [J]. *Soil Biol Biochem*, 2009, 41(6): 1233–1244. doi: 10.1016/j.soilbio.2009.03.005.
- [37] HIKOSAKA K. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: Patterns, physiological causes, and ecological importance [J]. *J Plant Res*, 2004, 117(6): 481–494. doi: 10.1007/s10265-004-0174-2.
- [38] TANG J C, CHENG R M, SHI Z M, et al. Fagaceae tree species allocate higher fraction of nitrogen to photosynthetic apparatus than Leguminosae in Jianfengling tropical montane rain forest, China [J]. *PLoS One*, 2018, 13(2): e0192040. doi: 10.1371/journal.pone.0192040.
- [39] AERTS R. The advantages of being evergreen [J]. *Trends Ecol Evol*, 1995, 10(10): 402–407. doi: 10.1016/s0169-5347(00)89156-9.
- [40] PATRICK J W, BOTHA F C, BIRCH R G. Metabolic engineering of sugars and simple sugar derivatives in plants [J]. *Plant Biotechnol J*, 2013, 11(2): 142–156. doi: 10.1111/pbi.12002.
- [41] MORTIMER P E, PÉREZ-FERNÁNDEZ M A, VALENTINE A J. The role of arbuscular mycorrhizal colonization in the carbon and nutrient economy of the tripartite symbiosis with nodulated *Phaseolus vulgaris* [J]. *Soil Biol Biochem*, 2008, 40(5): 1019–1027. doi: 10.1016/j.soilbio.2007.11.014.
- [42] KASCHUK G, LEFFELAAR P A, GILLER K E, et al. Responses of legumes to rhizobia and arbuscular mycorrhizal fungi: A meta-analysis of potential photosynthate limitation of symbioses [J]. *Soil Biol Biochem*, 2010, 42(1): 125–127. doi: 10.1016/j.soilbio.2009.10.017.
- [43] FRIEL C A, FRIESEN M L. Legumes modulate allocation to rhizobial nitrogen fixation in response to factorial light and nitrogen manipulation [J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 1316. doi: 10.3389/fpls.2019.01316.
- [44] SHENG J B, ZHANG F S, MAO D R. The ecological significance of mineral nutrition in plants: II. The uptake, utilization and allocation of mineral nutrients by plants [J]. *Eco-Agric Res*, 1997, 5(2): 11–14. [申建波, 张福锁, 毛达如. 植物矿质营养的生态意义 II. 植物对矿质养分的吸收、利用和分配 [J]. *生态农业研究*, 1997, 5(2): 11–14.]
- [45] WANG X, DING W L, LAMBERS H. Nodulation promotes cluster-root formation in *Lupinus albus* under low phosphorus conditions [J]. *Plant Soil*, 2019, 439(1/2): 233–242. doi: 10.1007/s 11104-018-3638-1.