



福建漳江口3种红树植物叶与小枝化学计量特征及其影响因素

扶博文, 林莹铮, 任奕炜, 程栋梁, 钟全林

引用本文:

扶博文, 林莹铮, 任奕炜, 等. 福建漳江口3种红树植物叶与小枝化学计量特征及其影响因素[J]. 热带亚热带植物学报, 2026, 34(4): 387–397.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.5032>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

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>

黔中喀斯特9种木质藤本叶功能性状研究

Studies on Leaf Functional Traits of Nine Woody Lianas in the Karst Area of Central Guizhou Province

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 455–464 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4328>

井冈山鹿角杜鹃群落灌木层植物叶功能性状对海拔梯度的响应

Response of Leaf Functional Traits of Shrubs to Altitude in *Rhododendron latoucheae* Communities in Mt. Jinggangshan, Jiangxi, China

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 129–138 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3930>

水肥胁迫对尾叶桉无性系生长及叶片变异的影响研究

Effects of Water and Nutrient Stresses on Growth and Leaf Variation of *Eucalyptus urophylla* Clones

热带亚热带植物学报. 2017, 25(3): 218–224 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3666>

优良单株家系辣木叶的表型性状分析

Analysis on Leaf Phenotypic Traits of Excellent Single Plant Family *Moranga oleifera*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 185–191 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4096>

向下翻页，浏览PDF全文

福建漳江口 3 种红树植物叶与小枝化学计量特征及其影响因素

扶博文^a, 林莹铮^a, 任奕炜^{a,b,c*}, 程栋梁^{a,b,c}, 钟全林^{a,b,c}

(福建师范大学, a. 地理科学学院; b. 地理研究所; c. 福建省植物生理生态重点实验室, 福州 350007)

摘要: 为揭示红树植物叶和小枝的化学计量特征及影响因素, 对福建漳江口 3 种红树植物[秋茄树(*Kandelia obovata*)、海榄雌(*Avicennia marina*)和蜡烛果(*Aegeras corniculatum*)]当年生叶片和小枝的碳(C)、氮(N)、磷(P)含量与化学计量比进行测定, 并分析其与叶表型特征、基径的相关性。结果表明, 3 种红树植物叶片 C、N、P 含量均值分别为 421.91、18.05、1.79 g/kg, 小枝分别为 439.28、9.70、1.58 g/kg, 各器官养分含量在种间差异显著。该区域红树林 N:P 比值低于阈值, 表明该地区红树林生态系统存在 N 限制特点。相关性分析表明, 各树种器官元素分配及叶表型性状存在显著相关性, 体现了红树植物的养分获取策略。叶和小枝的 C:N、C:P 与基径呈显著负相关, 小枝 N:P 与基径呈极显著正相关, 说明不同大小个体资源分配存在动态变化。器官、物种、叶表型性状、基径大小与红树物种化学计量特征均存在一定的相关性。因此认为 3 种红树物种的化学计量特征受到植物种类、器官类型、叶片养分获取策略、个体生长状况共同作用, 并体现在营养物质分配方式及性状特征上。

关键词: 红树植物; 枝叶; 生态化学计量学; 叶表型性状

doi: 10.11926/jtsb.5032 CSTR:32235.14.jtsb.5032

Chemical Stoichiometric Characteristics and Its Influencing Factors of Leaves and Twigs in Three Mangrove Plants in Zhangjiang River Estuary, Fujian Province

FU Bowen^a, LIN Yingzheng^a, REN Yiwei^{a,b,c*}, CHENG Dongliang^{a,b,c}, ZHONG Quanlin^{a,b,c}

(a. School of Geographical Science; b. Institute of Geography; c. Fujian Provincial Key Laboratory of Plant Ecophysiology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China)

Abstract: To reveal the stoichiometric characteristics and influencing factors of leaves and twigs of mangrove plants, the contents of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) and the stoichiometric ratios of current-year leaves and twigs of three mangrove species (*Kandelia obovata*, *Avicennia marina*, and *Aegiceras corniculatum*) in Zhangjiang River estuary, Fujian Province, were determined, and their correlations with leaf phenotypic traits and basal diameter were analyzed. The results showed that the mean contents of C, N, and P in leaves of the three mangrove species were 421.91, 18.05 and 1.79 g/kg, respectively, and those in twigs were 439.28, 9.70 and 1.58 g/kg, respectively. There were significant differences in nutrient contents in organs among different species. The N:P ratio of the mangrove ecosystem in this area was lower than the threshold, indicating that the ecosystem was N-limited. There were significant correlations between the element allocation of organs and leaf phenotypic traits of each tree species, reflecting the nutrient acquisition strategies of mangrove plants. The C:N and C:P of leaves

收稿日期: 2025-05-15 接受日期: 2025-07-22

基金项目: 国家自然科学基金项目(32371859, 32071555, 32001294)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32371859, 32071555, 32001294).

作者简介: 扶博文(2002 年生), 男, 本科, 研究方向为植物生理生态。E-mail: fjnufbw350007@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ryw199801@163.com

and twigs were significantly negatively correlated with basal diameter, while the N:P of twigs was significantly positively correlated with basal diameter, indicating that the resource allocation of different-sized individuals changed dynamically. There were certain correlations between organs, species, leaf phenotypic traits, basal diameter, and the stoichiometric characteristics of mangrove species. Therefore, it was suggested that the stoichiometric characteristics of the three mangrove species were jointly affected by species, organ type, leaf nutrient acquisition strategy, and individual growth status, and were reflected in the nutrient allocation patterns and phenotypic traits.

Key words: Mangrove plants; Twig and leaf; Ecological stoichiometry; Leaf phenotype trait

生态化学计量学是一门结合生物学、化学等学科的新兴学科。其主要研究生态过程中各类化学元素的平衡和比例关系,能够反映各元素之间的动态平衡^[1]。植物的碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其化学计量特征在研究植物的生长特点过程中扮演着至关重要的角色^[2]。C 主要参与到植物组织的构建中,是植物干体的重要元素^[3]; N 主要参与到蛋白质的构建中, P 为核酸与酶系统的核心成分,两者直接调控植物生长速率与代谢速率,对植物各个器官的发育起到限制作用^[4]。各化学元素的比值充分反映了植物的养分利用效率、生长速率和受限情况^[5],其中 C:N、C:P 能够反映植物对各类养分的利用效率^[6],N:P 则可以指示植物所受营养元素限制的状况^[4]。

各类营养在不同器官间相互输送并相互影响^[7],各器官能够主动地调节养分需求以适应外界的变化。不同器官在构造特征、生理机能及养分分配上存在显著差异^[8]。有研究表明,植物在生长过程中,由于各部分的生长条件不同,各器官的大小以及化学计量特征可能会出现明显差异^[9]。器官大小的变化对介导生态系统多功能性具有关键作用^[10]。同时,各类养分在不同器官间相互输送并影响彼此^[7],各器官也能主动调节养分需求以适应环境变化^[11]。叶片与小枝是植物养分生产和运输的重要器官,其性状具有重要指示意义。植物叶片功能性状是植物在受外界环境长期作用下形成的形态结构和生理特征,反映了物种在长期演化中对环境的胁迫响应,常用于表征植物生长状况和环境适应性^[12]。当年生枝条是植物在分枝过程中最具活力的部分,末端小枝能够反映植物在生长发育过程中的光合作用产物及营养分配状况^[13],果实与叶片也大多生长在小枝上,是植物的重要活跃器官之一^[14]。所以针对叶和小枝内部养分资源分配的研究具有重要意义。研究表明 N 添加对茎长、基径、叶面积和叶

干重有显著的正效应, P 添加对茎长和基径有显著的正效应^[15]。基径的大小可以反映植物对养分的吸收能力,施用 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 显著提高了杉木(*Cunninghamia lanceolata*)幼苗的基径,表明氮肥对植物的养分吸收和生长有显著促进作用^[16]。此外,基径与植物的生物量积累密切相关,基径越大,通常意味着植物的根系越发达,养分吸收能力越强^[17]。当前,已对植物生态化学计量特征进行了较多研究。姜沛沛等^[18]研究表明,不同林龄油松(*Pinus tabulaeformis*)之间存在生态化学计量差异。对华北落叶松(*Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii*)根茎叶的研究表明,不同季节下华北落叶松细根、茎、针叶中 C:N 和 C:P 的季节变化趋势与各器官 N 和 P 含量的变化规律相反^[19]。另有研究表明在热带土壤中, P 为重要的限制因素,而在更高纬度上, N 是主要的限制养分^[20]。目前林龄、树种等要素对植物化学计量特征表现出一定影响,但基径、器官各类性状等要素所起作用研究仍显不足。不同大小的植株个体也表现出很大的差异,小个体一般具有较高的相对生长率,而大个体在资源竞争中占有更大的优势^[21]。因此,研究不同大小个体以及各器官的生态化学计量特征,有助于明确植物生长特点、养分需求状况及其各器官的养分分配。

红树林主要生长于热带、亚热带海岸潮间带,是以红树植物为主体的常绿乔木。其具有重要的生态功能价值,包括提供生产力、促进沉积、防风消浪、净化水质、为海洋生物提供栖息地等^[22]。但当前红树林面临着种群退化导致小种群濒危的严峻问题^[23],因此针对红树林的个体生长特征进行研究具有重要意义。目前有研究认为,位于亚热带地区的红树植物生态系统呈现 N 限制的特征,而随着演替逐渐进行,转向 N、P 共同限制^[7]。但同时也有研究认为深圳福田地区的红树植物叶片表现出 P 限制的特点^[24]。当前研究多集中于对红树树种叶片进

行分析,对于红树植物的个体大小、器官特征与植物化学计量特征之间相互关系的探讨尚不足。本文系统研究了叶和小枝的C、N、P化学计量比,测算植物的叶表型特征,探讨红树植物活跃营养运输器官小枝化学计量特点以及个体发育与化学计量研究的关联性。同时采用基径数据来表示个体大小,着重揭示个体大小驱动的营养分配机制。

福建漳江口红树林国家级自然保护区保存了福建省面积最大和中国天然分布最北的大面积天然红树林,红树植物主要有秋茄树(*Kandelia obovata*)、海榄雌(*Avicennia marina*)、蜡烛果(*Aegiceras corniculatum*)、老鼠簕(*Acanthus ilicifolius*)、木榄(*Bruguiera gymnorhiza*)等^[25]。该地森林面积大、保存完整、植株发育良好、群落特点突出,具备明显的红树林生态系统特点,有重要研究价值。本文为探究红树植物养分含量生态化学计量特征及其与叶表型特征、基径大小间的关系,选择福建省漳江口红树林内的秋茄树、海榄雌、蜡烛果3种红树植物为研究对象。对物种的叶和小枝及差异个体间的生态化学计量特征进行对比,同时分析叶表型特征、基径大小与植物营养元素含量、化学计量比特征间的关系。研究旨在对比不同器官间养分分布的特点,揭示红树林不同个体大小各器官养分分配状况,探讨植物各器官特征与化学计量特征之间的相关性。最终研究结果可明晰该地区种群养分限制状况与适应策略,为红树林群落保护和养分管理提供科学指导。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于福建省漳州市云霄县漳江入海口漳江口红树林国家级自然保护区内(23°53'45"~23°56'00" N, 117°24'07"~117°30'00" E),总面积达2 360.00 hm²,属于典型的南亚热带海洋性季风气候,气候温暖湿润,年平均气温21.2℃,1月均温13.3℃,7月均温28.2℃,年均降水量可达1 714.5 mm。漳江口红树林主要分布在沿海潮间带,海拔较低,为0~5 m。当地潮汐类型为不规则半日潮,平均潮差2.32 m,最高潮位7.7 m,最低潮位3.03 m,红树植物生长受潮汐影响显著。土壤以滨海盐土为主,含盐量高,质地多为淤泥或沙质淤泥,透气性和排水性较差,但富含有机质。自然状态下研究区

生态系统的群落类型主要树种包括秋茄树、海榄雌、蜡烛果、老鼠簕、木榄等。

1.2 样地设置

于2023年10月在研究区域内选择自然状态下的红树林群落中秋茄树(*Kandelia obovata*)、海榄雌(*Avicennia marina*)和蜡烛果(*Aegiceras corniculatum*)作为研究对象。红树植物群落内总共设置3个包含3树种的20 m×20 m的重复样地,每个样地设置3个10 m×10 m的样方。对样地内的树木进行编号、挂牌并测量基径。布设样地距离林缘30 m,各样地间距50 m以上。

1.3 样品采集与测定

于2023年10月中旬,根据样地调查结果,在相同样方内采集3种物种样本。在样方内每物种选择5株发育良好、长势较为一致的植株,每样地每物种取15株,测量基本形态特征指标,作为各样方叶片和小枝取样标准木。利用高枝剪分别在每株标准木中冠层的东、西、南、北4个方向采集上冠层的枝条,自4个枝条上采集典型的健壮、完整、无虫害、功能正常的当年生叶片共10~15片,充分混合作为1份叶样。用枝剪采取树冠外围的当年生小枝,获取长度15~30 cm枝条为1份小枝样品。样品去除表面凋落物与杂质后,装入自封袋后放入保温箱保存待后续处理。

红树植物叶表型性状选择叶面积(LA)、比叶面积(SLA)、叶片干物质含量(LDMC)、比叶重(LMA)、饱和含水量(LWC)等5个指标。叶表型性状测定参考张慧文等^[26]和方精云等^[27]的方法。采用电子天平(精度0.000 1 g)称取叶片饱和鲜重。使用扫描仪(EPSON, V19, Xiamen, China)将叶片扫描生成Image文件后,采用ImageJ软件计算相应LA;将采集的小枝、叶样本在恒温烘箱中经105℃杀青后75℃烘干48 h至恒重,采用电子天平称取叶干重;叶饱和鲜重减叶干重得到叶片含水量;叶干重除以叶饱和鲜重得到叶干物质含量;含水量除以叶饱和鲜重得到饱和含水量;根据叶干重除以叶面积得到比叶重^[26];叶面积除以叶干重得到比叶面积^[27]。

烘干后的叶片和小枝样本使用高速粉碎机进行研磨,粉碎后将样品过100目筛,于干燥容器中保存并进行C、N、P含量测定。C、N含量使用CHNOS元素分析仪(Elemental Analyzer VARIO CUBE)测定,P含量经H₂SO₄-HClO₄(4:1)消解后,使用连续流动分析仪(San++, Skalar, Netherlands)测定。

1.4 数据的统计分析

采用 Microsoft Excel 2024 和 SPSS 27.0 进行后续数据处理与分析。利用夏皮罗-威尔克检验法分析数据正态性,对不服从正态分布的数据以 10 为底转换。分别对不同物种 C、N、P 含量及其化学计量比的差异采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)并进行 LSD 显著性差异检验($P < 0.05$)。在 Origin 2024 中,对基径与红树植物叶片、小枝及其化学计量、叶片功能性状的关系进行皮尔逊相关分析($P < 0.05$)。对叶片和小枝的化学计量比与基径的关系进行线性拟合。相关制图在 Origin 2024 完成。所有数据均以平均值 $\pm$ 标准误差表示。

2 结果和分析

2.1 植物器官的 C、N、P 含量及其化学计量比

由图 1 可见,3 种红树植物叶片 C、N、P 含量的平均值分别为(421.91 ± 28.45)、(18.05 ± 6.63)和(1.79 ± 0.60) g/kg;小枝分别为(439.28 ± 13.71)、(9.70 ± 6.03)和(1.58 ± 0.43) g/kg。海榄雌的叶片和小枝的 C 含量均显著低于秋茄树和蜡烛果,而海榄雌叶片和小枝的 N、P 含量均显著高于秋茄树和蜡烛

果。秋茄树叶片和小枝的 C 含量显著低于蜡烛果,小枝 N 含量显著高于蜡烛果,但秋茄树与蜡烛果之间的叶片 N、P 含量和小枝 P 含量均无显著差异。

3 种红树植物叶片 C:N、C:P、N:P 的平均值分别为(26.91 ± 10.34)、(264.91 ± 94.94)、(10.05 ± 1.36);小枝 C:N、C:P、N:P 的平均值分别为(62.16 ± 30.57)、(300.99 ± 88.56)、(5.78 ± 2.32)。海榄雌的叶片和小枝 C:N、C:P 均显著低于秋茄树和蜡烛果;海榄雌的小枝 N:P 显著高于秋茄树和蜡烛果,叶 N:P 显著高于蜡烛果,但与秋茄树无显著差异。蜡烛果的叶片和小枝的 C:N、叶片 C:P 均显著高于秋茄树,但小枝 C:P 和叶 N:P 与秋茄树无显著差异。秋茄树的小枝 N:P 显著高于蜡烛果。

2.2 红树植物叶表型性状特征

由表 1 可见,部分物种间叶表型性状存在显著差异,秋茄树和海榄雌的比叶面积(SLA)显著高于蜡烛果;蜡烛果的单位叶面积质量(LMA)显著高于秋茄树和海榄雌。由图 2 可见,SLA 与叶片和小枝的 C 含量、C:N、C:P 呈极显著负相关,与叶片的 N、P 含量、小枝 N 含量呈极显著正相关,与小枝 P 含量呈显著正相关,与小枝 N:P 呈极显著正相关。

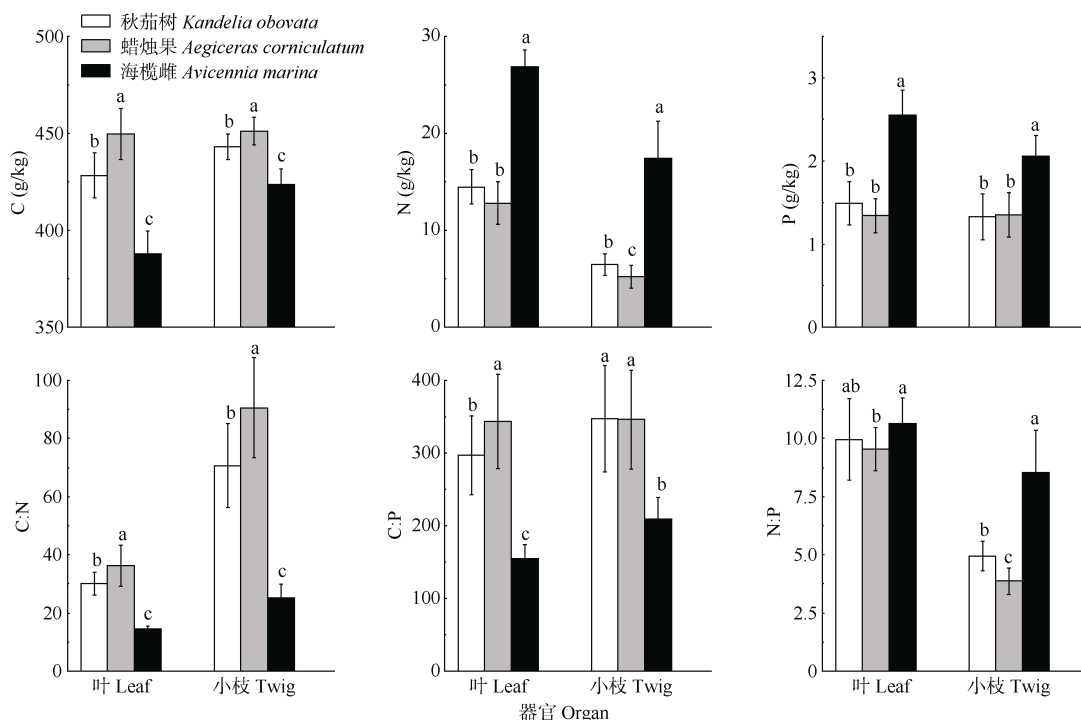


图 1 红树植物叶和小枝的碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其化学计量比。 $n=15$; 柱上不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。下同

Fig. 1 Contents of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) and its stoichiometric ratios in leaves and twigs of mangrove species. $n=15$; Different letters upon column indicate significant difference at 0.05 level. The same below

表 1 3 种红树植物的叶表型性状

植物	Species	LWC /%	LA (cm ²)	LDMC (g/g)	SLA (cm ² /g)	LMA (g/cm ²)
秋茄树	<i>Kandelia obovata</i>	71.11±1.90b	20.06±2.55a	0.29±0.02b	5.27±0.68a	0.19±0.03b
海榄雌	<i>Avicennia marina</i>	73.74±1.45a	18.23±1.89b	0.26±0.01c	5.17±0.35a	0.19±0.01b
蜡烛果	<i>Aegiceras corniculatum</i>	67.21±2.93c	16.99±2.04b	0.33±0.03a	4.30±0.69b	0.24±0.04a

LWC: 叶片含水量; LA: 叶面积; LDMC: 叶片干物质含量; SLA: 比叶面积; LMA: 单位叶面积质量。下同
LWC: Leaf water content; LA: Leaf area; LDMC: Leaf dry matter content; SLA: Specific leaf area; LMA: Leaf mass per area. The same below

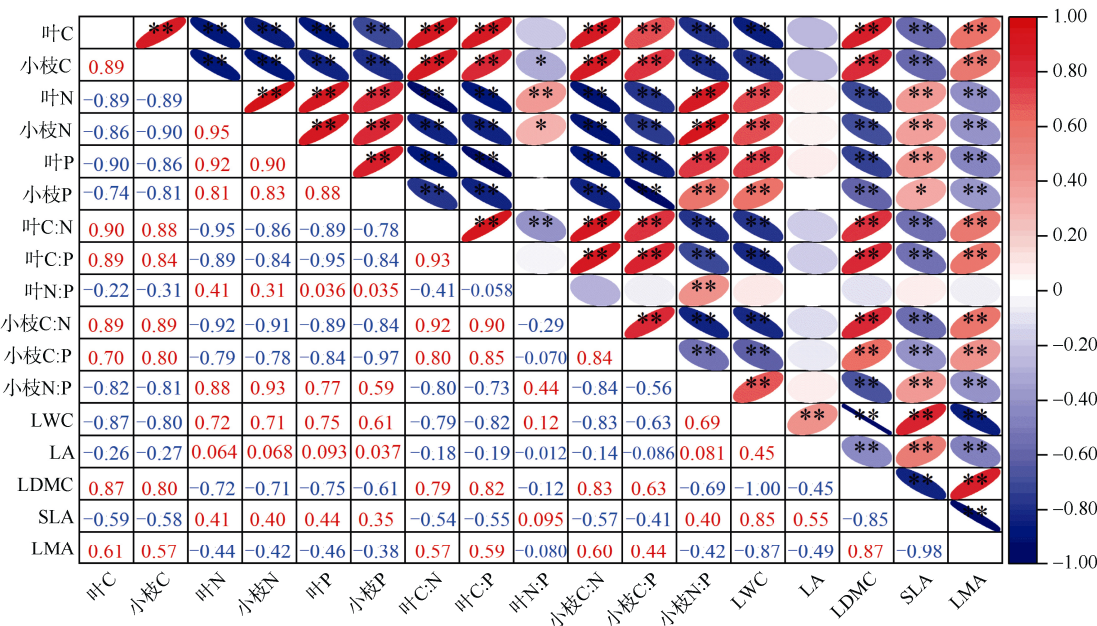


图 2 红树植物叶和小枝的 C、N、P 化学计量比与叶片功能性状的相关性热图。*: $P<0.05$; **: $P<0.01$ 。下同
Fig. 2 Heatmap of correlations between stoichiometric ratios (C:N, C:P, N:P) in leaves, twigs and leaf functional traits among mangrove species. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$. The same below

LMA 与叶片 C 含量、小枝 C 含量呈极显著正相关, 与叶片的 N、P 含量和小枝的 N、P 含量呈极显著负相关, 与植物体内的 C:N、C:P 呈极显著正相关, 与小枝 N:P 呈极显著负相关。

2.3 器官化学计量比与基径的相关性

对红树物种不同器官的化学计量比与基径进行 Person 相关分析, 分别拟合 C、N、P 以及 C:N、C:P、N:P 与基径的相关方程。从图 3 可见, 红树植物 C 含量与基径呈现负相关性, N、P 含量与基径呈现正相关性。叶 C、N、P 均与基径呈现极显著关系($P<0.01$), 小枝 C、N 与基径具有显著相关性($P<0.05$)。从图 4 可见, 叶和小枝 C:N、C:P 均与基径呈现负相关关系, 叶和小枝 C:N、叶 C:P 与基径具有极显著相关性($P<0.01$), 小枝 C:P 与基径间未呈现显著相关性; 叶 N:P 与基径间未呈现显著相关性, 小枝 N:P 与基径呈极显著正相关关系。

3 讨论和结论

3.1 红树植物叶和小枝的养分含量与化学计量比特征

植物 C、N、P 是植物体内的重要元素和限制性因素, 其含量对于植物器官发育与生长有着重要意义。本研究表明, 红树物种之间的养分含量与化学计量比特征存在一定程度上的显著差异, 说明不同物种层面, 植物的生长对不同元素含量的需求存在明显差别。这与许雪晴等^[28]报道不同生活型的植物间叶片化学计量特征存在显著差异的研究结果一致。在本研究中, 除海榄雌叶片 N 和 P 含量外, 其余叶片 C、N、P 含量均低于全球陆生植物叶片养分含量^[20]。全体样本叶片 C 含量均值高于厦门地区^[29], 低于广西北仑河口地区^[30], 叶片 N 含量与中国湿地植物相当, 而叶片 P 含量则低于中国湿地植物^[31]。

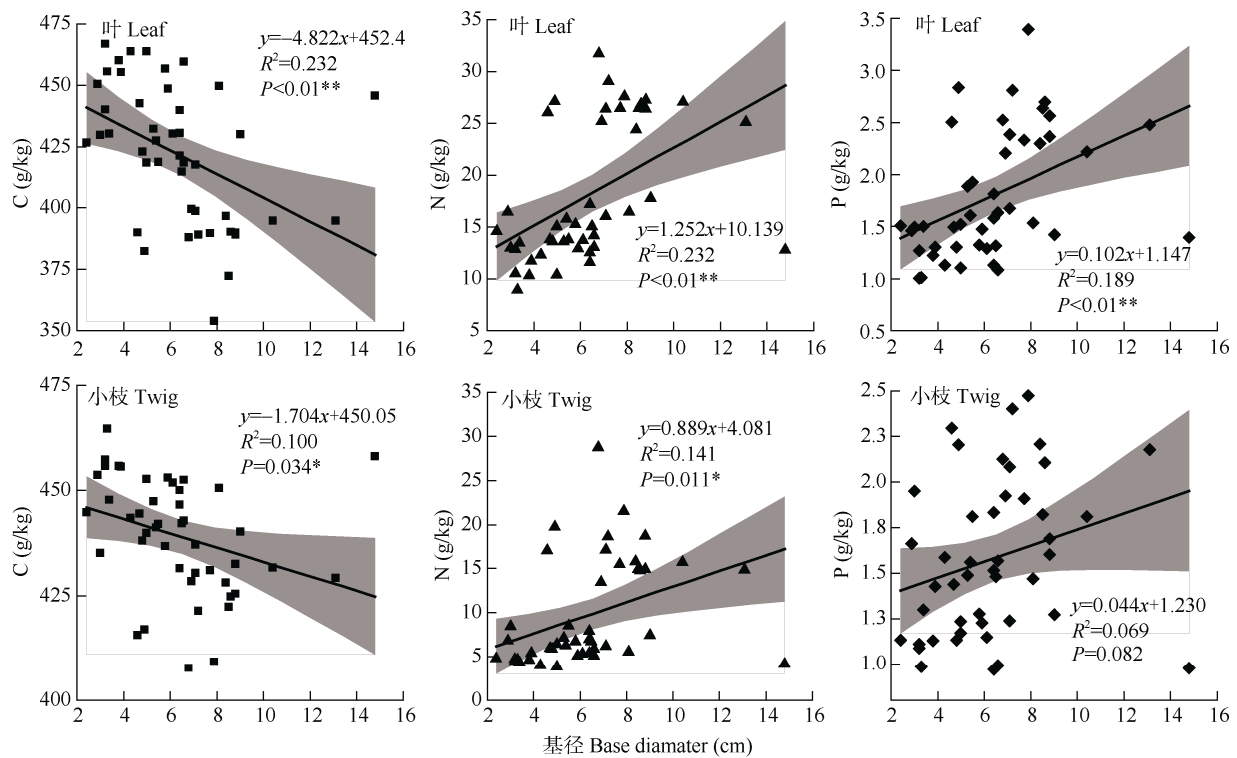


图3 红树植物叶和小枝 C、N、P 含量与基径的相关关系。灰色部分代表 95%置信区间。下同

Fig. 3 Correlations between C, N, P contents in leaves and twigs and basal diameter of mangrove species. The gray area represents the 95% confidence interval.

The same below

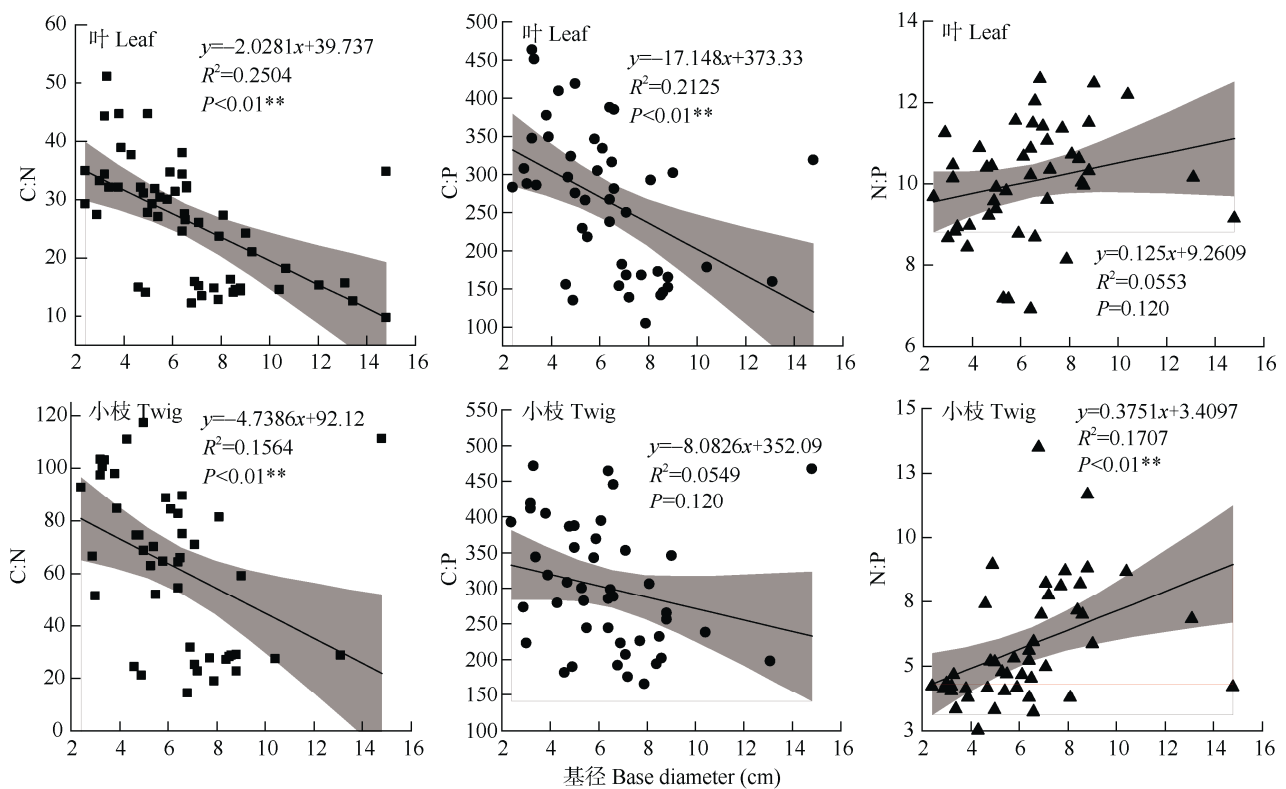


图4 红树植物叶和小枝 C:N、C:P、N:P 与基径的相关关系

Fig. 4 Correlations between stoichiometric ratios (C:N, C:P, N:P) in leaves and twigs and basal diameter of mangrove species

3种红树植物C、N、P含量低于全球普通陆生植物均值,可能是其长期生长于海洋潮间带高盐环境下所形成的特殊适应策略,与海岸带环境胁迫程度、养分可利用性有关^[32]。盐胁迫会抑制N、P的吸收效率,限制其在植物体内的富集。江鎰倩等^[33]研究表明淹水超过16 h,蜡烛果根系硝酸还原酶活性会受到抑制,影响其N代谢。同时,樊月等^[34]研究表明,在淹水环境与高盐环境中,红树植物叶片会出现水势下降,固定C能力减弱的现象;盐分还会使得植物气孔关闭进而导致缺氧,这也会使得红树植物叶C含量积累能力下降。

研究表明,部分红树物种自身叶和小枝C、N、P含量存在显著的差异性,说明植物体内可能在养分分配及循环上存在不同。叶片是植物的重要养分储存器官。一般来说,植物会倾向于将大量养分存储于叶片,红树植物可能将大量流动性元素N、P积累在叶片中^[19]。在本研究中,3种红树植物叶N和P均表现为蜡烛果最低,秋茄树次之,海榄雌最高,这与申智骅^[35]对广西北海不同红树植物叶片元素含量的研究结果基本一致。

叶片的C:N、C:P反映了植物吸收营养时对C的利用效率,更高的C:N、C:P表明植物对营养的利用率更高^[36]。在本研究中,3种红树植物叶片的C:N、C:P均值皆高于全球平均值^[37]。有研究表明植物的C:N、C:P会受到土壤状况的影响^[38]。乐通潮^[39]的研究表明,福建漳江口红树林国家级自然保护区不同潮位带的红树林土壤有机碳、硝态氮、有效磷的含量比较高,因此在此地区分布的红树植物C:N、C:P可能随之上升。同时高盐胁迫环境也会使红树植物性状发生改变,在盐分胁迫下,植物会倾向于利用大量的C构建器官以提高植物适应环境压迫的能力^[40],使得红树植物的C:N高于陆地植物。

福建漳江口3种红树植物的N:P均值都小于14,证明该地区红树物种受到N限制,这与朱德煌^[24]对深圳福田土著和外来红树物种叶片的化学计量特征的研究结果一致。这低于周丽雨等^[25]对福建漳江口4种红树的研究,但在其研究中除海榄雌外大部分植物表现出N限制,这与本研究结果相符。由于亚热带地区土壤高度风化以及高温和大量降水增强了植物对P的需求,呈现出P限制的特点^[41]。但同处于亚热带地区的漳江口红树林物种却表现为N限制特征。有研究表明73.7%的红树林植

物存在N缺乏,而仅16.4%缺P。相关影响因素包括红树植物对N的高效再吸收与P的低效利用、叶片高单宁含量对N矿化的限制、受土壤氧化还原条件与盐度温度的影响降低固N效率等^[42]。此外,本地区红树物种的N:P低于陆地植物,这可能与其长期生长在潮间带这类高盐水淹环境相关。根据Reich等^[20]的研究,植物的N:P随植物体温度降低而降低。植物通过增加P的吸收效率或减少对P的需求来适应资源限制,从而降低N:P。同时长期的水淹环境会降低植物温度,使得红树物种呈现N:P较低的特征^[25]。

3.2 红树植物叶表型性状特征与化学计量特征的关系

叶片功能性状特征反映了植物体内养分分配的方式,对于各器官化学计量比具有表征作用。SLA作为植物C获取策略核心指标,其生物学意义在于单位干物质投入所展开的捕光面积数量,指示了植物C获取策略^[43]。本研究表明,红树植物SLA与叶C、小枝C均呈现极显著负相关关系,而与叶N、叶P、小枝N呈现极显著正相关性,与小枝P具有显著正相关性,与C:N、C:P均呈现极显著负相关关系。有研究表明叶片N和P含量均与SLA呈现正相关性^[44],更高的SLA意味着植物能够以更少的C投入形成更大叶面积^[45],这与本研究结果一致。

过去数十年的植物功能生态学研究表明,LMA是影响植物生长和生态系统功能的重要性状,是植物资源分配策略的重要体现^[46]。本研究中LMA与C:N、C:P呈现显著正相关关系。这表明随着红树植物LMA的提高,叶片中碳水化合物等物质的合成量显著增加,C元素在叶片组织中的相对比例上升。相关研究证明,常绿物种LMA的增加是叶片组织中C比例更大的结果^[47]。红树植物LMA与C:N、C:P呈现这一特点可能是由于高LMA叶片通过增加营养物质的投资来建造更多的结构提高C固定能力,往往具有更厚的栅栏组织和发达的维管束系统。这种结构特征通过增加细胞壁物质沉积,在提升叶片机械支撑能力的同时,为光合同化产物的运输与储存提供结构基础,从而间接促进C积累。

3.3 红树植物不同基径个体化学计量比的变化特征

本研究表明基径与叶N:P呈现正相关关系,与小枝N:P呈现极显著正相关关系,这表明基径较小个体受到N限制更为严重。根据其他相关研究,具

有较低 N:P 的植物可能具有更高的生长速率^[5]。本研究中较小个体有着更低的 N:P, 表明在该研究区域中, 较小个体可能有着更高的生长速率。

C:N、C:P 反映了植物的 C、N 养分利用效率以及 C 同化效率^[48]。本研究表明, 叶 C:N、小枝 C:N、叶 C:P 与基径呈极显著负相关关系, 小枝 C:P 呈显著负相关。红树物种 C:N、C:P 与基径关系表现出这一特征可能是幼小个体应对养分胁迫的适应性策略。小个体抵御环境与养分胁迫的能力更弱, 需将更多资源分配至 C 固定过程, 故其 C:N 和 C:P 比值较高, 同时需要提高 C、N 利用效率以保证其发育。当植株基径增大, 小枝生物量增加, 可能消耗更多 C 资源, 导致叶 C 减少。同时 N 作为叶绿素、胡萝卜素和光合酶等光合构件的重要组成元素, 是光合作用的重要限制因子^[49]。随着个体增大, 根系吸收的 N、P 优先供应叶片以适应胁迫。最终叶 C:N 和 C:P 随着个体增大而下降。同时随着叶片 N 含量增加, 可能导致其小枝的 N 含量也显著增加^[50]。

综上, 本研究对不同红树植物的叶片和小枝元素含量及化学计量比的分析表明, 福建漳江口红树植物在生长过程中受到 N 限制。不同器官对化学计量比存在显著的影响, 说明不同物种的营养分配策略存在明显差异, 在一定程度上解释了物种之间存在的生存策略多样性。通过进一步对基径与叶表型特征与化学计量特征关系的研究, 表明基径与化学计量特征也存在一定的相关性, 表明不同个体大小之间具有不同的营养获取能力, 对于养分分配策略存在明显的不同。叶表型特征也在一定程度上表征了植物不同的化学计量特征和生理特性, 证实了该地区红树物种种群发展过程中存在生态化学计量特征多样性和不同的营养获取策略与生活策略。

参考文献

- [1] HE J S, HAN X G. Ecological stoichiometry: Searching for unifying principles from individuals to ecosystems [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, 34(1): 2–6. [贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 2–6. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2010.01.002.]
- [2] HE W, YAO Y F, LI Y Q, et al. Accurately estimating and revealing the patterns of leaf C:N:P stoichiometry with remote sensing and neural network methods in a karst area [J]. *Comput Electron Agric*, 2025, 231: 110006. doi: 10.1016/j.compag.2025.110006.
- [3] HESSEN D O, ÅGREN G I, ANDERSON T R, et al. Carbon sequestration in ecosystems: The role of stoichiometry [J]. *Ecology*, 2004, 85(5): 1179–1192. doi: 10.1890/02-0251.
- [4] GÜSEWELL S. N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance [J]. *New Phytol*, 2004, 164(2): 243–266. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01192.x.
- [5] STERNER R W, ELSER J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere* [M] Princeton: Princeton University Press, 2002: 464.
- [6] WANG M, MURPHY M T, MOORE T R. Nutrient resorption of two evergreen shrubs in response to long-term fertilization in a bog [J]. *Oecologia*, 2014, 174(2): 365–377. doi: 10.1007/s00442-013-2784-7.
- [7] QIU J, DAI H T, XING Y Z, et al. Leaves, stems and roots stoichiometry characteristics of mangrove plants at different succession stages in the Shankou National Mangrove Nature Reserve, China [J]. *J Trop Oceanog*, 2023, 42(3): 149–157. [邱瑾, 戴洪涛, 邢永泽, 等. 广西山口不同演替阶段红树植物叶茎根的生态化学计量特征 [J]. *热带海洋学报*, 2023, 42(3): 149–157. doi: 10.11978/2022119.]
- [8] CHANG Y N, ZHONG Q L, CHENG D L, et al. Species diversity of ever-green broad-leaved mixed forest with different forest age in the north-west of Fujian Province [J]. *Ecol Environ Sci*, 2013, 22(6): 955–960. [常云妮, 钟全林, 程栋梁, 等. 闽西北地区不同林龄常绿阔叶混交林物种多样性比较 [J]. *生态环境学报*, 2013, 22(6): 955–960. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2013.06.011.]
- [9] GUO W J, ZHANG L X, GUO J L, et al. Content and stoichiometry characteristics of C, N, and P in *Cunninghamia lanceolata* seedlings with different drought tolerance under drought stress [J]. *J For Environ*, 2025, 45(3): 225–234. [郭文娟, 张丽仙, 郭嘉龙, 等. 干旱胁迫下不同耐旱型杉木幼苗碳氮磷化学计量特征 [J]. *森林与环境学报*, 2025, 45(3): 225–234. doi: 10.13324/j.cnki.jfcf.202410004.]
- [10] GUO C, YAN E R, CORNELISSEN J H C. Size matters for linking traits to ecosystem multifunctionality [J]. *Trends Ecol Evol*, 2022, 37(9): 803–813. doi: 10.1016/j.tree.2022.06.003.
- [11] LI H L, GONG L, HONG Y. Seasonal variations in C, N, and P stoichiometry of roots, stems, and leaves of *Phragmites australis* in the Keriya Oasis, Xinjiang, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, 36(20): 6547–6555. [李红林, 贡璐, 洪毅. 克里雅绿洲旱生芦苇根茎叶 C、N、P 化学计量特征的季节变化 [J]. *生态学报*, 2016, 36(20): 6547–6555. doi: 10.5846/stxb201507081451.]
- [12] ZHOU Y H, LIU H, ZHANG S K, et al. Adaptation strategies of 29 species to tropical coral islands based on leaf anatomical traits [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2023, 31(6): 747–756. [周雨珩, 刘慧, 张世柯, 等. 基于叶片解剖性状探究 29 种植物对热带珊瑚岛的适应策略 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2023, 31(6): 747–756. doi: 10.11926/jtsb.4735.]

- [13] YAN J M, ZHANG S H, WANG M, et al. Seasonal dynamics of N, P, and K stoichiometry in twigs and needles of *Pinus dabeshanensis*, an endangered gymnosperm species [J]. Bull Bot Res, 2021, 41(3): 395–407. [闫景明, 张世航, 汪漫, 等. 濒危植物大别山五针松枝叶 NPK 化学计量特征季节动态 [J]. 植物研究, 2021, 41(3): 395–407. doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2021.03.010.]
- [14] YANG D M, MAO L C, PENG G Q. Within-twig biomass allocation in evergreen and deciduous broad-leaved species: Allometric scaling analyses [J]. Bull Bot Res, 2011, 31(4): 472–477. [杨冬梅, 毛林灿, 彭国全. 常绿和落叶阔叶木本植物小枝内生生物量分配关系研究: 异速生长分析 [J]. 植物研究, 2011, 31(4): 472–477. doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2011.04.015.]
- [15] ZHANG Y Y, YAN J M, ZHOU X B, et al. Effects of N and P additions on twig traits of wild apple (*Malus sieversii*) saplings [J]. BMC Plant Biol, 2023, 23(1): 257. doi: 10.1186/s12870-023-04245-4.
- [16] LEI M, DING C, GAN Z Y, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and application of different nitrogen fertilizers on nutrient absorption of Chinese fir seedlings [J]. J Trop Subtrop Bot, 2022, 30(4): 518–527. [雷梅, 丁驰, 甘子莹, 等. 丛枝菌根真菌和施加不同形态氮肥对杉木幼苗养分吸收的影响 [J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(4): 518–527. doi: 10.11926/jtsb.4506.]
- [17] WANG M L, KONG D X, ZOU R, et al. Effect of different soil conditions on the growth and biomass allocation of *Illicium difengpi* K. I. B. et K. I. M seedlings [J]. Crops, 2013(3): 67–71. [王满莲, 孔德鑫, 邹蓉, 等. 不同土壤环境对地枫皮幼苗生长和生物量分配的影响 [J]. 作物杂志, 2013(3): 67–71. doi: 10.16035/j.issn.1001-7283.2013.03.019.]
- [18] JIANG P P, CAO Y, CHEN Y M, et al. Variation of C, N, and P stoichiometry in plant tissue, litter, and soil during stand development in *Pinus tabulaeformis* plantation [J]. Acta Ecol Sin, 2016, 36(19): 6188–6197. [姜沛沛, 曹扬, 陈云明, 等. 不同林龄油松(*Pinus tabulaeformis*)人工林植物、凋落物与土壤 C、N、P 化学计量特征 [J]. 生态学报, 2016, 36(19): 6188–6197. doi: 10.5846/stxb201507211532.]
- [19] ZHAO Y F, XU F L, WANG W L, et al. Seasonal variation in contents of C, N and P and stoichiometry characteristics in fine roots, stems and needles of *Larix principis-rupprechtii* [J]. Chin Bull Bot, 2014, 49(5): 560–568. [赵亚芳, 徐福利, 王渭玲, 等. 华北落叶松根茎叶碳氮磷含量及其化学计量学特征的季节变化 [J]. 植物学报, 2014, 49(5): 560–568. doi: 10.3724/SP.J.1259.2014.00560.]
- [20] 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.
- [21] ZENG X D, SONG X, GAO X F. A general model for plant resource competition and population structures [J]. Chin Sci Bull, 2023, 68(21): 2836–2848. [曾晓东, 宋翔, 高小斐. 植物个体资源竞争与群体结构特性分析 [J]. 科学通报, 2023, 68(21): 2836–2848. doi: 10.1360/TB-2022-1250.]
- [22] HAN W D, GAO X M, LU C Y, et al. The ecological values of mangrove ecosystems in China [J]. Ecol Sci, 2000, 19(1): 40–46. [韩维栋, 高秀梅, 卢昌义, 等. 中国红树林生态系统生态价值评估 [J]. 生态科学, 2000, 19(1): 40–46. doi: 10.3969/j.issn.1008-8873.2000.01.007.]
- [23] FAN H Q, WANG W Q. Some thematic issues for mangrove conservation in China [J]. J Xiamen Univ (Nat Sci), 2017, 56(3): 323–330. [范航清, 王文卿. 中国红树林保育的若干重要问题 [J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2017, 56(3): 323–330. doi: 10.6043/j.issn.0438-0479.201612003.]
- [24] ZHU D H. Stoichiometric characteristics of leaves of native and alien mangrove species in Futian, Shenzhen [J]. Wetl Sci, 2023, 21(5): 681–688. [朱德煌. 深圳福田土著和外来红树物种叶片的化学计量特征 [J]. 湿地科学, 2023, 21(5): 681–688. doi: 10.13248/j.cnki.wetlandsci.2023.05.006.]
- [25] ZHOU L L, LI S B, WANG W P, et al. Leaf C, N, P stoichiometry and nutrient resorption characteristics among four mangrove tree species in the Zhangjiangkou Wetland, Fujian Province [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2020, 26(3): 674–680. [周丽丽, 李树斌, 王万萍, 等. 福建漳江口 4 种红树植物叶片碳氮磷化学计量及养分重吸收特征 [J]. 应用与环境生物学报, 2020, 26(3): 674–680. doi: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2019.07057.]
- [26] ZHANG H W, MA J Y, SUN W, et al. Altitudinal variation in functional traits of *Picea schrenkiana* var. *tianshanica* and their relationship to soil factors in Tianshan Mountains, northwest China [J]. Acta Ecol Sin, 2010, 30(21): 5747–5758. [张慧文, 马剑英, 孙伟, 等. 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系 [J]. 生态学报, 2010, 30(21): 5747–5758. doi: 10.20103/j.stxb.2010.21.005.]
- [27] FANG J Y, WANG X P, SHEN Z H, et al. Methods and protocols for plant community inventory [J]. Biodiv Sci, 2009, 17(6): 533–548. [方精云, 王襄平, 沈泽昊, 等. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范 [J]. 生物多样性, 2009, 17(6): 533–548. doi: 10.3724/SP.J.1003.2009.09253.]
- [28] XU X Q, LI W J, ZHOU X W, et al. Leaf ecological stoichiometry in understory plants with different life forms in a subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. J Trop Subtrop Bot, 2024, 32(6): 725–736. [许雪晴, 李文君, 周雪雯, 等. 亚热带常绿阔叶林林下不同生活型植物叶片生态化学计量特征 [J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(6): 725–736. doi: 10.11926/jtsb.4842.]

- [29] DUAN B W. Ecological effect study of control *Spartina alterniflora* by *Kadelia obovata* of mangrove [D]. Xiamen: Jimei University, 2013. [段博文. 红树植物秋茄治理互花米草的生态效应研究 [D]. 厦门: 集美大学, 2013.]
- [30] ZHOU Y H, ZHANG Z H, LI J, et al. Ecological stoichiometry of carbon, nitrogen and phosphorus in plant leaves and soils of mangrove forests in the Beilun Estuary, Guangxi, China [J]. Earth Environ, 2020, 48(1): 58–65. [周元慧, 张忠华, 黎洁, 等. 广西北仑河口红树植物叶片和土壤的碳氮磷生态化学计量特征 [J]. 地球与环境, 2020, 48(1): 58–65. doi: 10.14050/j.cnki.1672-9250.2020.48.004.]
- [31] HU W F, ZHANG W L, ZHANG L H, et al. Stoichiometric characteristics of nitrogen and phosphorus in major wetland vegetation of China [J]. Chin J Plant Ecol, 2014, 38(10): 1041–1052. [胡伟芳, 章文龙, 张林海, 等. 中国主要湿地植被氮和磷生态化学计量学特征 [J]. 植物生态学报, 2014, 38(10): 1041–1052. doi: 10.3724/SP.J.1258.2014.00098.]
- [32] SUN M M, GUAN J H, YUE J W, et al. Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry in plant organs and soil of coniferous forests on the western Loess Plateau [J]. J Soil Water Conserv, 2017, 31(3): 202–208. [孙美美, 关晋宏, 岳军伟, 等. 黄土高原西部针叶林植物器官与土壤碳氮磷化学计量特征 [J]. 水土保持学报, 2017, 31(3): 202–208. doi: 10.13870/j.cnki.stbxb.2017.03.035.]
- [33] JIANG B Q, LI R L, SHEN X X, et al. Meta-analysis of mangrove salt-waterlogging tolerance and application strategies [J]. Acta Sci Nat Univ Peking, 2022, 58(4): 687–699. [江鲲鹏, 李瑞利, 沈小雪, 等. 红树植物耐盐-耐淹性的荟萃分析及其应用对策 [J]. 北京大学学报(自然科学版), 2022, 58(4): 687–699. doi: 10.13209/j.0479-8023.2022.062.]
- [34] FAN Y, PAN Y L, CHEN Z W, et al. C:N:P stoichiometry in roots, stems, and leaves of four mangrove species [J]. Chin J Ecol, 2019, 38(4): 1041–1048. [樊月, 潘云龙, 陈志为, 等. 四种红树植物根茎叶的碳氮磷化学计量特征 [J]. 生态学杂志, 2019, 38(4): 1041–1048. doi: 10.13292/j.1000-4890.201904.015.]
- [35] SHEN Z H. The leaf economic traits and element concentrations of mangrove plants in southern China [D]. Nanning: Guangxi University, 2016. [申智骅. 华南红树植物叶片经济学及元素特征 [D]. 南宁: 广西大学, 2016.]
- [36] ZHANG X Y, NING Q R, LI S Z, et al. Stoichiometric characteristics of *Pinus massoniana* plantation in the subtropical red soil erosion region [J]. J Soil Water conserv, 2017, 24(2): 156–161. [张欣影, 宁秋蕊, 李守中, 等. 亚热带红壤侵蚀区马尾松针叶生态化学计量特征 [J]. 水土保持研究, 2017, 24(2): 156–161. doi: 10.13869/j.cnki.rswc.2017.02.027.]
- [37] ELSER J J, FAGAN W F, DENNO R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs [J]. Nature, 2000, 408(6812): 578–580. doi: 10.1038/35046058.
- [38] HOGAN E J, MINNULLINA G, SMITH R I, et al. Effects of nitrogen enrichment on phosphatase activity and nitrogen: phosphorus relationships in *Cladonia portentosa* [J]. New Phytol, 2010, 186(4): 911–925. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03222.x.
- [39] LE T C. Characteristics of soil nutrients in mangroves at different tidal zones [J]. Acta Agric Jiangxi, 2023, 35(3): 91–95. [乐通潮. 不同潮位红树林土壤养分特征 [J]. 江西农业学报, 2023, 35(3): 91–95. doi: 10.19386/j.cnki.jxnyxb.2023.03.015.]
- [40] CAI M Y, ZHANG F F, LI X Q, et al. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in different organs of 6 broad-leaf tree seedling [J]. Acta Ecol Sin, 2025, 45(9): 4380–4390. [蔡妙莹, 张非凡, 李雪琴, 等. 6 种阔叶树幼苗不同器官的碳、氮和磷化学计量特征及其异速关系 [J]. 生态学报, 2025, 45(9): 4380–4390. doi: 10.20103/j.stxb.202410122480.]
- [41] RAN J X, ZHANG Y H, WANG Y, et al. Effects of warming and nitrogen and phosphorus addition on dissolved organic carbon biodegradability of litter in a subtropical forest [J]. Chin J Plant Ecol, 2024, 48(9): 1232–1242. [冉佳鑫, 张宇辉, 王云, 等. 增温和氮磷添加对亚热带森林凋落物溶解有机碳生物可降解性的影响 [J]. 植物生态学报, 2024, 48(9): 1232–1242. doi: 10.17521/cjpe.2023.0272.]
- [42] CHEN R H, TWILLEY R R. A simulation model of organic matter and nutrient accumulation in mangrove wetland soils [J]. Biogeochemistry, 1999, 44(1): 93–118. doi: 10.1007/BF00993000.
- [43] YANG D M, ZHANG J J, ZHOU D, et al. Leaf and twig functional traits of woody plants and their relationships with environmental change: A review [J]. Chin J Ecol, 2012, 31(3): 702–713. [杨冬梅, 章佳佳, 周丹, 等. 木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展 [J]. 生态学杂志, 2012, 31(3): 702–713. doi: 10.13292/j.1000-4890.2012.0152.]
- [44] DU Y J, FAN A L, WANG X, et al. Coordination and differences in root-leaf functional traits between tree species and understory shrub species in a subtropical natural evergreen broadleaf forest [J]. Chin J Plant Ecol, 2025, 49(4): 585–595. [杜英杰, 范爱连, 王雪, 等. 亚热带天然常绿阔叶林乔木树种与林下灌木树种根-叶功能性状协调性及差异 [J]. 植物生态学报, 2025, 49(4): 585–595. doi: 10.17521/cjpe.2024.0140.]
- [45] SHAO Y Y, LI H P, GENG J W, et al. Simulation of carbon flux in tea plantation based on an improved Biome-BGC model in hilly areas of southeast China [J]. Chin J Appl Ecol, 2025, 36(5): 1339–1349. [邵于洋, 李恒鹏, 耿建伟, 等. 基于改进 Biome-BGC 模型的东南丘陵区

- 茶园生态系统碳通量模拟 [J]. 应用生态学报, 2025, 36(5): 1339–1349. doi: 10.13287/j.1001-9332.202505.001.]
- [46] WU Y N, HAO M H, HE H J, et al. Relationships between functional diversity and aboveground carbon sink functions and their changes with forest succession in Changbai Mountains, China [J]. Chin J Plant Ecol, 2025, 49(2): 232–243. [吴闫宁, 郝珉辉, 何怀江, 等. 长白山森林功能多样性与地上碳汇功能的关系及其随演替的变化 [J]. 植物生态学报, 2025, 49(2): 232–243. doi: 10.17521/cjpe.2024.0164.]
- [47] DE LA RIVA E G, OLMO M, POORTER H, et al. Leaf mass per area (LMA) and its relationship with leaf structure and anatomy in 34 mediterranean woody species along a water availability gradient [J]. PLoS One, 2016, 11(2): e0148788. doi: 10.1371/journal.pone.0148788.
- [48] FIFE D N, NAMBIAR E K S, SAUR E. Retranslocation of foliar nutrients in evergreen tree species planted in a Mediterranean environment [J]. Tree Physiol, 2008, 28(2): 187–196. doi: 10.1093/treephys/28.2.187.
- [49] ZHANG Q Z, HAO G, LI H Y. Effects of availability and form of exogenous nitrogen on plant growth and physiology: Progress and prospects [J]. Chin J Ecol, 2024, 43(3): 878–887. [张秦泽, 郝广, 李洪远. 外源输入氮的有效性及其对植物生长与生理影响的研究进展 [J]. 生态学杂志, 2024, 43(3): 878–887. doi: 10.13292/j.1000-4890.202403.030.]
- [50] KERKHOFF A J, FAGAN W F, ELSER J J, et al. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants [J]. Am Nat, 2006, 168(4): E103–E122. doi: 10.1086/507879.