

DOI: 10.5846/stxb201808061671

康喜坤, 陈小红, 龚伟, 张腾驹. 圆叶玉兰叶片非结构性碳水化合物与氮、磷含量对海拔的响应. 生态学报, 2019, 39(11): - .

Kang X K, Chen X H, Gong W, Zhang T J. Responses to non-structural carbohydrates and nitrogen and phosphorus content in the leaves of *Magnolia sinensis* along different altitude gradients. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(11): - .

圆叶玉兰叶片非结构性碳水化合物与氮、磷含量对海拔的响应

康喜坤, 陈小红*, 龚伟, 张腾驹

四川农业大学林学院, 成都 611130

摘要:非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC)、氮(N)和磷(P)是植物生长的重要能源物质和影响植物分布的限制生长因子,圆叶玉兰(*Magnolia sinensis*)是四川省特有的珍稀濒危极小种群野生植物,研究其NSC、N和P可以反映它的营养供应水平及对环境的适应策略。选取芦山6个海拔梯度(1840,1960,2070,2170,2270,2390 m)的圆叶玉兰为对象,研究不同海拔下圆叶玉兰叶片中NSC与N、P及其化学计量间的关系。结果表明,圆叶玉兰叶片可溶性糖含量在2390 m处显著高于1840 m处,NSC含量在不同海拔差异极显著,随海拔增加呈“低-高-低”的单峰变化,2170 m处叶片NSC含量最高,碳水化合物供应充足;可溶性糖/淀粉的比值随海拔升高呈增大趋势,N含量和N/P比都随海拔上升而下降,且N/P比在各海拔上均小于14,NSC/N比在2390 m处显著高于1840 m处。总之,圆叶玉兰叶片的可溶性糖和NSC含量显著不受海拔的影响,较高的可溶性糖含量有利于抵御低温环境,其生长主要受氮元素限制而不受碳限制,反映了濒危植物圆叶玉兰在其有限的分布范围内NSC及N、P的保护策略,为圆叶玉兰的碳代谢和生长适应对策提供数据基础。

关键词:圆叶玉兰;非结构性碳水化合物;氮;磷

Responses to non-structural carbohydrates and nitrogen and phosphorus content in the leaves of *Magnolia sinensis* along different altitude gradients

KANG Xikun, CHEN Xiaohong*, GONG Wei, ZHANG Tengju

College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

Abstract: Non-structural carbohydrates (NSC), nitrogen (N), and phosphorus (P) are important energy sources for plant growth, and their deficiencies affect plant growth factors. *Magnolia sinensis* is a rare and endangered species of wild plant in Sichuan province, and studies of its NSC, N, and P can reflect its nutritional supply level and adaptation strategies to the environment. The present study was conducted to evaluate *M. sinensis* at six altitudes (1840, 1960, 2070, 2170, 2270, 2390 m) in Lushan, and the NSC, N, and P content and their stoichiometry in the leaves at different altitudes were analyzed. The results showed that the soluble sugar content of *M. sinensis* in 2390 m leaves was significantly higher than that in 1840 m leaves. The NSC content at different altitudes was extremely significant, showing a unimodal change of “low-high-low” with increasing altitude. The NSC content of 2170 m leaves was the highest, and the carbohydrate supply was sufficient, ratio of soluble sugar/starch increased with altitude, N content and N/P ratio decreased with altitude, and N/P ratio was less than 14. The NSC/N ratio at 2390 m was significantly higher than that at 1840 m. The results showed that the soluble sugar and NSC content in the leaves of *M. sinensis* were not affected by the altitude, a higher soluble sugar content was beneficial for resisting the low-temperature environment, and growth was mainly limited by nitrogen but not by carbon.

基金项目:国家林业局第二次全国重点野生植物资源调查项目(003Z0304)

收稿日期:2018-08-06; 网络出版日期:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiaohong_chen@sicau.edu.cn

The protective strategies of NSC, N, and P in the limited distribution range of the endangered plant *M. sinensis* were determined, providing information on carbon metabolism and adaptation strategies used by this plant.

Key Words: *Magnolia sinensis*; non-structural carbohydrates; nitrogen; phosphorous

非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC) 主要指糖类和淀粉这两大类, 是植物碳元素的主要供应者, 是评价植物碳收支状况的一个重要量度指标, 对植物的生长和适应性有很大影响^[1-2]。光合作用不足时 NSC 可以起到缓冲作用, 加上它又是光合作用的产物, 因此影响光合作用的因子也会影响植物 NSC 的含量^[3-4]。有研究表明, 植物叶片的光合速率会随叶片氮含量的增加而显著提高, 同时固定同化 CO₂ 和制造 NSC 的能力也增强^[5]。磷是植物新陈代谢、能量和蛋白质合成的重要元素^[6], 因此叶片的光合能力及 NSC 的合成不仅受氮含量的影响, 也会受到磷含量的影响^[7]。

濒危植物在地理分布有很大的局限性, 仅生存在特殊的生境或有限的地方。而海拔是一个重要的环境因素, 它会引起光照、温度、湿度等环境因素的剧烈变化, 会极大地影响到植物的生长, 从而使植物在生理生态适应性方面产生变化^[8]。研究濒危植物的非结构性碳水化合物和氮、磷等元素对海拔的响应, 可以了解濒危植物在分布环境中的碳水化合物供应状况, 从营养角度探索濒危植物在不同海拔的生理变化及对海拔的适应机制, 并进一步探讨不同海拔中濒危植物的碳收支状况。目前对植物 NSC 与氮、磷随海拔的变化研究较少, 对于可利用性碳在植物生长过程中所起的作用及其与氮、磷元素之间关系还缺乏足够认识^[9]。

圆叶玉兰(*Magnolia sinensis*) 为木兰科木兰属落叶灌木或小乔木, 为国家 II 级重点保护野生植物、四川省特有珍稀濒危植物和优先拯救保护的极小种群野生植物^[10]。圆叶玉兰零星散生于四川中部以及北部的常绿落叶阔叶混交林中, 仅在芦山县和彭州市发现有成片分布, 主要分布在海拔 1800—2400 m 的林缘和灌丛中。目前仅有曾洪和陈小红^[11]对圆叶玉兰进行过种群生态学研究, 其研究基础还很薄弱。本文研究了生长在芦山县不同海拔的圆叶玉兰的叶片 NSC、氮、磷含量及其相互关系, 拟回答下述问题(1) NSC、N、P 含量随海拔升高的变化规律如何? 它们之间有何关系? (2) NSC 与 N、P 对圆叶玉兰的生长有无限制作用? (3) 通过 NSC 含量变化, 是否可以了解圆叶玉兰的碳收支状况? 对这些问题的回答, 可以帮助人们了解圆叶玉兰的生理生态特征, 理解其在不同海拔的生长表现, 探讨碳供应水平情况, 并揭示这些指标在生理生态适应机制中发挥的作用。

1 试验地概况

试验地位于四川省西部的雅安市芦山县境内大川镇大熊猫基因交流走廊带(102°52′—103°11′E, 30°01′—30°49′N), 地势北高南低, 土壤为山地黄壤, 呈微酸性; 属亚热带湿润气候, 气候温和, 年平均气温为 14.1—17.9℃; 雨量充沛, 年降雨量达到 1000—1800 mm 以上。圆叶玉兰集中分布在马桑坪-汇源电站、小牛井公路沿线两旁、及黄水河支流小沟、磨坊沟、鹿厂沟沟谷两旁^[11], 海拔在 1800—2400 m 范围内, 多生长在陡坡、崖壁处, 其生境环境复杂、条件恶劣且地质活动频繁。圆叶玉兰分布较集中, 为优势植物, 仅有少数的铁杉(*Tsuga chinensis*)、卵叶钓樟(*Lindera limprichtii*)、领春木(*Euptelea pleiospermum*)、槭属(*Acer-spp.*)、柳属(*Salix-spp.*)等乔木伴生, 灌木主要有川莓(*Rubus setchuenensis*)、贴毛箭竹(*Fargesia adpressa*)、红花悬钩子(*Rubus inopertus*)等木本植物, 草本则有蟹甲草(*Parasenecio forrestii*)、野艾蒿(*Artemisia lavandulaefolia*)、冷水花(*Pilea notata*)、繁缕(*Stellaria media*)等。对该区内圆叶玉兰实地调查后, 选取了间隔约 100 m 的 6 个海拔点作为采样点, 每个采样点设置 2 个采样地, 共计 12 个采样地, 基本情况见表 1。

2 研究方法

2.1 样品采集

2016 年 8 月在每个采样地随机筛选 3 株生长健康、大小基本一致的圆叶玉兰植株, 每株选取树冠中部 4 个

方向的生长发育良好、健康的成熟叶片 20 枚混合取样,先在 105℃ 下杀青 30 min,再在 80℃ 中烘干至恒重,备用。

表 1 采样地基本情况

Table 1 Basic situation of *Magnolia sinensis*

采样点 Sampling point	编号 Number	海拔/m Elevation	北纬 North latitude	东经 East longitude	土壤类型 Soil type
芦山县大川镇	P1	1840	30°37'34.2"	103°4'5.9"	黄棕壤
			30°37'33.8"	103°4'8.1"	黄棕壤
芦山县大川镇	P2	1960	30°39'1.2"	103°1'56.9"	黄棕壤
			30°39'29.9"	103°6'52.9"	黄棕壤
芦山县大川镇	P3	2070	30°39'40.2"	103°0'48.3"	黄棕壤
			30°39'37.3"	103°0'46.75"	黄棕壤
芦山县大川镇	P4	2170	30°40'47.9"	102°59'42.3"	棕壤
			30°40'45.4"	102°59'48.4"	棕壤
芦山县大川镇	P5	2270	30°41'18.8"	102°58'48.9"	棕壤
			30°41'18.1"	102°58'48.9"	棕壤
芦山县大川镇	P6	2390	30°41'27.6"	102°58'24.3"	棕壤
			30°41'27.4"	102°58'27.4"	棕壤

2.2 NSC 组分及 N、P 含量的测定

将烘干样品研磨并过 2 mm 筛,作为测定样品。称取一部分样品采用蒽酮比色法^[12]测定 NSC,包括可溶性糖(葡萄糖、果糖、蔗糖)和淀粉。

称量一部分样品采用硫酸-高氯酸消煮法对样品进行处理,之后采用全自动间断化学分析仪(Smartchem 200,AMS 集团)测定叶片氮含量,采用钼锑抗紫外可见分光光度法测定叶片磷含量^[13]。

2.3 数据处理

NSC 含量 = 可溶性糖含量 + 淀粉含量。

数据统计分析在 SPSS 20.0 软件中完成,采用 One-Way ANOVA 分析和 Duncan 检验法进行多重比较,进行 Pearson 相关分析,相关图表制作在 Microsoft Excel 2016 中完成。

3 结果与分析

3.1 不同海拔圆叶玉兰叶片 NSC 组分和 N、P 含量变化

如表 2 所示,圆叶玉兰叶片蔗糖含量、果糖含量、可溶性糖、淀粉含量、NSC 和可溶性糖/淀粉比值在不同海拔间差异极显著。圆叶玉兰叶片的蔗糖含量和淀粉含量均随海拔变化表现为“W”型的变化趋势,果糖含量、可溶性糖含量和可溶性糖/淀粉比值均随海拔升高呈现“N”型变化趋势,叶片 NSC 含量随海拔的增加呈现先上升后下降的变化,在 P4 处达最大值。圆叶玉兰叶片的蔗糖、果糖、可溶性糖、可溶性糖均在 P6 处显著高于 P1 处。

圆叶玉兰叶片的 N 含量、P 含量、N/P 比值的范围分别为 10.41—18.26 mg/g、1.42—1.85 mg/g、6.70—12.91,且 N 含量和 N/P 比值在不同海拔间差异极显著。氮含量整体随海拔增加呈先下降变化趋势;磷含量随海拔变化表现为“M”型变化趋势;N/P 比值随海拔的增加呈降低的变化趋势。

3.2 不同海拔圆叶玉兰叶片 NSC 与 N、P 化学计量特征的变化

由图 1 可以看出,可溶性糖/N、淀粉/N、NSC/N、淀粉/P 在不同海拔间差异极显著,可溶性糖/P 和 NSC/P 的比值在不同海拔间差异显著。圆叶玉兰叶片可溶性糖/N 比值呈显著上升趋势;而淀粉/N 和 NSC/N 比值呈先上升后下降的变化趋势,均在 P5 处达到最大值;可溶性糖/P 比值随海拔的增加呈先上升后下降的变化,在 P4 处达到最大值。而淀粉/P 和 NSC/P 的比值均随海拔的增加呈现“W”型的变化趋势,分别在 P6 和 P2 处达到最低值。

表 2 不同海拔圆叶玉兰叶片的非结构性碳水化合物 (NSC) 变化

Table 2 Characteristics of non-structural carbohydrates (NSC) in leaves of *Magnolia sinensis*

指标 Index	P1	P2	P3	P4	P5	P6
叶蔗糖含量/(mg/g) Leaf sucrose content	4.238±0.527c	4.135±0.411c	6.147±0.583a	6.451±0.668a	4.844±0.366bc	5.633±1.038ab
叶果糖含量/(mg/g) Leaf fructose content	1.095±0.038b	1.237±0.108b	1.822±0.256a	2.193±0.519a	1.830±0.395a	2.091±0.709a
叶可溶性糖含量/(mg/g) Leaf soluble sugar content	4.853±0.487d	5.200±0.313cd	7.194±0.868ab	8.625±1.366a	6.567±0.769bc	8.084±2.034ab
叶淀粉含量/(mg/g) Leaf starch content	8.122±0.487c	7.185±0.843cd	9.800±1.441a	8.313±1.094bc	9.574±1.506ab	6.657±0.458d
叶 NSC 含量/(mg/g) Leaf non-structural carbohydrate content	12.975±0.953cd	12.385±0.662d	16.994±0.752a	16.938±1.572a	16.141±2.22ab	14.742±2.15bc
叶氮含量/(mg/g) Leaf nitrogen content	18.268±0.241a	18.123±4.263a	15.717±0.704ab	14.899±4.381ab	10.405±2.027c	12.352±2.157bc
叶磷含量/(mg/g) Leaf phosphorus content	1.416±0.036b	1.689±0.369ab	1.478±0.115ab	1.759±0.489ab	1.504±0.16ab	1.847±0.089a
叶可溶性糖/淀粉 Leaf soluble starch ratio	0.597±0.0310b	0.735±0.1220b	0.757±0.197b	1.056±0.253a	0.690±0.052b	1.216±0.295a
N/P Leaf nitrogen to phosphorus ratio	12.910±0.455a	11.340±4.099ab	10.693±1.058ab	8.591±2.237bc	6.966±1.511c	6.696±1.175c

同行不同小写字母表示在 0.05 水平间存在显著性差异

3.3 不同海拔圆叶玉兰叶片 NSC 与 N、P 的相关关系

对圆叶玉兰叶片的 NSC 与 N、P 含量进行 Pearson 分析可知(表 3):蔗糖含量与果糖含量、可溶性糖含量、NSC、可溶性糖/淀粉比值均呈极显著正相关关系;果糖含量与可溶性糖含量、NSC、可溶性糖/淀粉比值呈极显著正相关关系,而与 N 含量、N/P 比值呈显著负相关关系;可溶性糖含量与 NSC、可溶性糖/淀粉比值呈极显著正相关关系,与 N/P 比值呈显著负相关关系;淀粉含量与 NSC 呈极显著正相关关系,与 P 含量呈显著的负相关关系,与可溶性糖/淀粉比值呈极显著负相关关系;N/P 比值与 P 含量呈极显著负相关,与可溶性糖/淀粉比值呈显著负相关,而与 N 含量呈极显著正相关。

4 讨论

植物叶片的 NSC 组分含量通常能反映植物整体的碳供应水平,还能体现植物生长状况及其对环境的适应策略^[14-15]。植物 NSC 组分中的淀粉因具有不可移动的特性被普遍认为是储备物质,而可溶性糖可随时被调动参与植物的各种生理代谢活动^[15-16]。本研究发现,圆叶玉兰的叶片可溶性糖含量在 P6 处显著大于 P1 处,与周永斌等^[12]、Li 等^[17]的研究结果一致,表明低温等恶劣环境对可溶性糖的有效性没有影响,也不限制高海拔植物的持续发展^[12, 18-22]。有研究表明,冬季树木存活与生长季末期树木组织中的可溶性糖含量水平密切相关,高的可溶性糖可以提高组织细胞液渗透压,防止细胞内结冰从而保护植物顺利度过冬天^[19]。不同海拔的圆叶玉兰叶片 NSC 含量差异极显著,随海拔的升高表现为“低-高-低”的单峰变化过程,生长在 P4 处的圆叶玉兰,叶片 NSC 含量最高,碳水化合物供应充足,而分布于其上及其下的圆叶玉兰,因面临不同的水分、温度等环境,导致 NSC 含量降低,与吴杰等^[23]对油竹的研究结果相似。随着海拔升高,温度降低,会导致植物的淀粉向可溶性糖转变,而本研究中圆叶玉兰叶片淀粉含量呈“W”型的变化趋势,其变化趋势较特别,除受低温影响外,还可能是受到磷元素的影响,由于圆叶玉兰叶片 P 含量随海拔升高呈“M”变化趋势,且不同海拔圆叶玉兰叶片的 P 含量与叶片淀粉呈显著的负相关关系,表明 P 含量对淀粉含量有抑制作用。但圆叶玉兰叶片的可溶性糖/淀粉比值随海拔升高(温度降低)而逐渐增大,表明可溶性糖/淀粉比值在圆叶玉兰抵御低温胁迫中起着重要的作用^[17, 22]。可溶性糖与淀粉的相互转化被公认为是一种有效的植物抗逆胁迫机制,要有足够高的糖/淀粉比值,植物才能顺利越冬,是植物对环境条件的一种积极响应^[17, 24],这与 Li 等^[17]

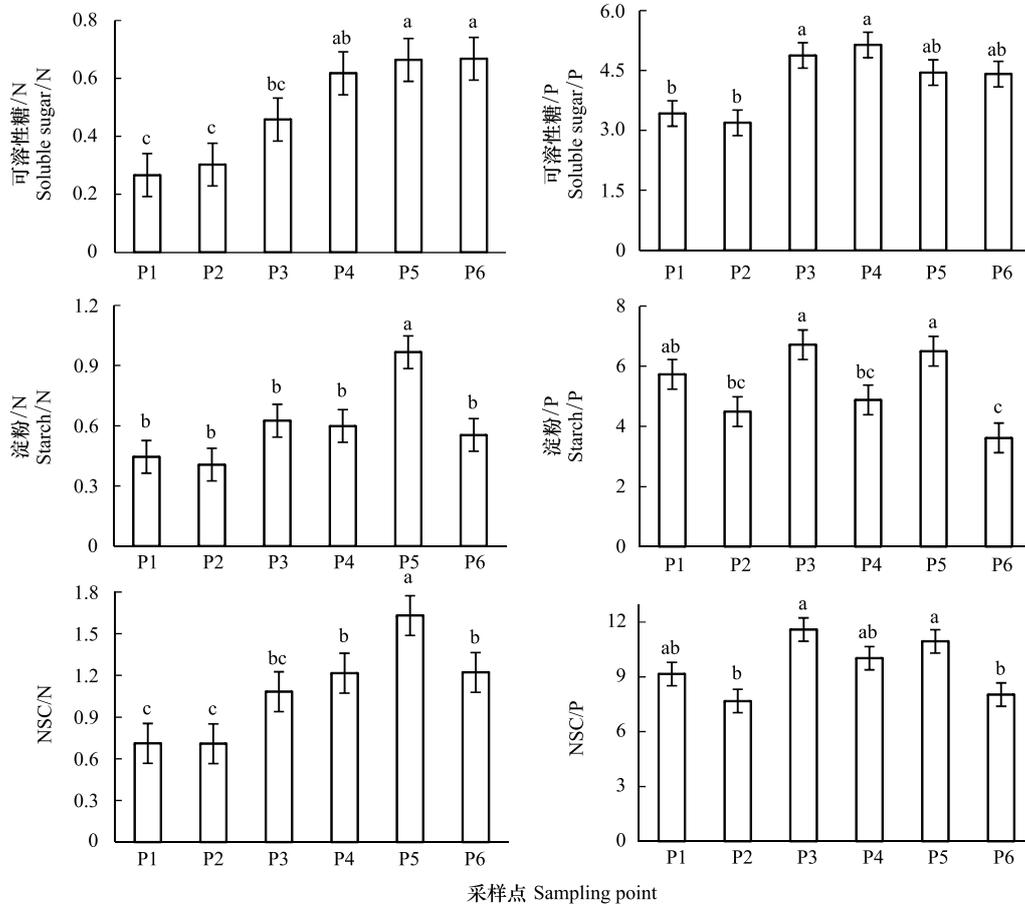


图 1 不同海拔圆叶玉兰叶片 NSC 与 N、P 化学计量关系

Fig.1 Stoichiometry of NSC, N and P in leaves of *Magnolia sinensis* at different altitudes

表 3 不同海拔圆叶玉兰叶片 NSC 与 N、P 的相关系数

Table 3 Correlation coefficients of the contents of NSC, soluble sugar, N and P in the leaves of *Magnolia sinensis* at different altitudes

	蔗糖含量 Sucrose content	果糖含量 Fructose content	可溶性糖含量 Soluble sugar content	淀粉含量 Starch content	NSC 含量 Non-structural carbohydrate content	氮含量 Nitrogen content	磷含量 Phosphorus content	可溶性糖/淀粉 Soluble starch ratio	N/P Nitrogen to phosphorus ratio
蔗糖含量 Sucrose content	1.000								
果糖含量 Fructose content	0.828 **	1.000							
可溶性糖含量 Soluble sugar content	0.892 **	0.940 **	1.000						
淀粉含量 Starch content	0.112	0.075	0.010	1.000					
NSC 含量 Non-structural carbohydrate content	0.744 **	0.756 **	0.759 **	0.658 **	1.000				
氮含量 Nitrogen content	-0.190	-0.419 *	-0.350	-0.073	-0.311	1.000			
磷含量 Phosphorus content	0.066	0.032	0.229	-0.381 *	-0.075	-0.030	1.000		
可溶性糖/淀粉 Soluble starch ratio	0.679 **	0.763 **	0.841 **	-0.517 **	0.296	-0.270	0.391 *	1.000	
N/P Nitrogen to phosphorus ratio	-0.232	-0.403 *	-0.440 *	0.122	-0.252	0.867 **	-0.517 **	-0.442 *	1.000

* $P < 0.05$, 相关性显著; ** $P < 0.01$, 相关性极显著

提出的在高海拔处的树木不仅依赖于总的 NSC 含量,而且需要高的可溶性糖/淀粉比值的观点相一致。

植物叶片 N、P 含量及其化学计量关系不但反映了植物对环境条件的适应^[25],还是评估生态系统限制因子的主要指标^[26-27]。有研究表明^[28],N/P 比值在 15 时被认为是临界状况;当 N/P 比大于 16,表明其生长主要受到磷元素的限制;当 N/P 比小于 14,则其生长主要受到氮元素的限制。本研究中,圆叶玉兰叶片的 N 含量和 N/P 比都随海拔上升而下降,且 N/P 比值在各海拔处均小于 14,表明圆叶玉兰的生长主要受氮元素限制。圆叶玉兰叶片 P 含量随海拔变化表现为“M”型变化趋势,则可能是受到其生长环境土壤中 P 含量的影响。圆叶玉兰叶片的 N 含量与可溶性糖、淀粉含量和 NSC 均呈负相关关系,可能由于 N 含量增加会促进叶片中 NSC 组分转移到库器官,参与形态建成从而导致可溶性糖、淀粉和 NSC 含量下降^[29];而 N 含量减少则会抑制 NSC 组分转移到库器官,使叶片中可溶性糖、淀粉和 NSC 含量较多。植物体 NSC 是植物重要的代谢能量来源,植物体 NSC、N 和 P 含量及其比例,在很大程度上反映了可供植物生长利用的物质水平、NSC 产出与 N、P 的投入比例关系及利用效率,而探究 NSC 与 N、P 的比例关系还可以了解 N、P 在植物碳代谢过程中对 NSC 组分含量与动态平衡的影响^[17,29]。本研究中,不同海拔圆叶玉兰叶片可溶性糖/N 比值显著升高,淀粉/N 比值则呈“Λ”型的变化趋势,即 P5 处叶片淀粉含量达到最高值,N 含量达到最低值,淀粉/N 达到最大值,这表明不同海拔圆叶玉兰叶片 N 含量减少主要用于可溶性糖的合成,抑制叶片淀粉的增加。可溶性糖/P 比值在总体上呈升高的变化趋势,这表明圆叶玉兰叶片 P 含量可促进可溶性糖的累积,加速淀粉的消耗;而淀粉/P 比值呈“W”型的变化趋势,P 含量随海拔呈“M”型变化趋势,是由于不同海拔圆叶玉兰叶片 P 含量与淀粉含量变化趋势相反。NSC/N 比在 P6 处显著高于 P1 处,高海拔处叶片 NSC 含量高意味着碳供应充足,进一步说明碳含量没有限制圆叶玉兰的生长和发育。

综上所述,随着圆叶玉兰生长地的海拔变化,其叶片的非结构性碳水化合物和氮、磷含量表现出不同的适应策略,其 NSC 含量较高,这表明圆叶玉兰生长可能不受碳限制。但本研究仅仅分析了不同海拔处圆叶玉兰叶片的非结构性碳水化合物和氮、磷含量,今后应结合环境因子和其他生理指标,深入探讨圆叶玉兰的生态适应机理和濒危机制,提出更好的保护策略促进圆叶玉兰的种群繁衍。

参考文献 (References):

- [1] Körner C. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, 2003, 91(1): 4-17.
- [2] Ericsson T, Rytter L, Vapaavuori E. Physiology of carbon allocation in trees. *Biomass and Bioenergy*, 1996, 11(2/3): 115-127.
- [3] Millard P, Sommerkorn M, Grelet G A. Environmental change and carbon limitation in trees: a biochemical, ecophysiological and ecosystem appraisal. *New Phytologist*, 2007, 175(1): 11-28.
- [4] Farrar J F, Jones D L. The control of carbon acquisition by roots. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 43-53.
- [5] Reich P B, Walters M B, Tjoelker M G, Vanderklein D, Buschena C. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology*, 1998, 12(3): 395-405.
- [6] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [7] Barbaroux C, Bréda N. Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology*, 2002, 22(17): 1201-1210.
- [8] 潘红丽,李迈和,蔡小虎,吴杰,杜忠,刘兴良.海拔梯度上的植物生长与生理生态特性. *生态环境学报*, 2009, 18(2): 722-730.
- [9] 郭子武,胡俊靖,杨清平,李迎春,陈双林,陈卫军.林地覆盖经营对雷竹叶片非结构性碳水化合物与氮、磷关系的影响. *应用生态学报*, 2015, 26(4): 1064-1070.
- [10] 潘红丽,冯秋红,隆廷伦,何飞,刘兴良.四川省极小种群野生植物资源现状及其保护研究. *四川林业科技*, 2014, 35(6): 41-46.
- [11] 曾洪,陈小红.极小种群野生植物圆叶玉兰的生态位研究. *四川农业大学学报*, 2017, 35(2): 220-226.
- [12] 周永斌,吴栋栋,于大炮,隋琛莹.长白山不同海拔岳桦非结构碳水化合物含量的变化. *植物生态学报*, 2009, 33(1): 118-124.
- [13] 国家林业局.森林植物与森林枯枝落叶层全氮、磷、钾、钠、钙、镁的测定: LY/T 1271-1999.北京:中国标准出版社,1999.
- [14] Würth M K R, Peláez-Riedl S, Wright S J, Körner C. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia*, 2005, 143(1): 11-24.
- [15] Barbaroux C, Bréda N, Dufréne E. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-

- leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). *New Phytologist*, 2003, 157(3): 605-615.
- [16] Yu D P, Wang Q W, Liu J Q, Zhou W M, Qi L, Wang X Y, Zhou L, Dai L M. Formation mechanisms of the alpine Erman's birch (*Betula ermanii*) treeline on Changbai Mountain in Northeast China. *Trees*, 2014, 28(3): 935-947.
- [17] Li M H, Xiao W F, Wang S G, Cheng G W, Cherubini P, Cai X H, Liu X L, Wang X D, Zhu W Z. Mobile carbohydrates in Himalayan treeline trees I. Evidence for carbon gain limitation but not for growth limitation. *Tree Physiology*, 2008, 28(8): 1287-1296.
- [18] Hoch G, Körner C. Global patterns of mobile carbon stores in trees at the high-elevation tree line. *Global Ecology & Biogeography*, 2012, 21(7/8): 861-871.
- [19] Shi P, Körner C, Hoch G. A test of the growth-limitation theory for alpine tree line formation in evergreen and deciduous taxa of the eastern Himalayas. *Functional Ecology*, 2008, 22(2): 213-220.
- [20] Shi P, Körner C, Hoch G. End of season carbon supply status of woody species near the treeline in western China. *Basic and Applied Ecology*, 2006, 7(4): 370-377.
- [21] Hoch G, Körner C. The carbon charging of pines at the climatic treeline: a global comparison. *Oecologia*, 2003, 135(1): 10-21.
- [22] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 杨景成. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展. *植物学通报*, 2002, 19(1): 30-38.
- [23] 吴杰, 潘红丽, 杜忠, 王三根, 石培礼, 刘兴良, 肖文发, 李迈和. 卧龙竹类非结构性碳水化合物与叶氮含量对海拔的响应. *生态学报*, 2010, 30(3): 610-618.
- [24] 王彪, 江源, 王明昌, 董满宇, 章异平. 芦芽山不同海拔白杆非结构性碳水化合物含量动态. *植物生态学报*, 2015, 39(7): 746-752.
- [25] Thompson K, Parkinson J A, Band S R, Spencer R E. A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora. *New Phytologist*, 1997, 136(4): 679-689.
- [26] 付登高. 滇中不同植物群落植物功能性状的研究[D]. 昆明: 云南大学, 2010.
- [27] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 523-534.
- [28] 马任甜, 安韶山, 黄懿梅. 黄土高原不同林龄刺槐林碳、氮、磷化学计量特征. *应用生态学报*, 2017, 28(9): 2787-2793.
- [29] Li M H, Xiao W F, Shi P, Wang S G, Zhong Y D, Liu X L, Wang X D, Cai X H, Shi Z M. Nitrogen and carbon source-sink relationships in trees at the Himalayan treelines compared with lower elevations. *Plant, Cell & Environment*, 2008, 31(10): 1377-1387.