

DOI: 10.5846/stxb202010232705

陈轶群, 王艺颖, 于耀泓, 温珍杰, 彭钟通, 周庆, 莫其锋. 热带次生林不同林层植物叶片非结构性碳水化合物季节变化及其对氮磷添加的响应. 生态学报, 2022, 42(1): 255-265.

Chen Y Q, Wang Y Y, Yu Y H, Wen Z J, Peng Z T, Zhou Q, Mo Q F. Seasonal changes of leaf non-structural carbohydrate of plants in different layers and its responses to nitrogen and phosphorus additions in a secondary tropical forest. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(1): 255-265.

热带次生林不同林层植物叶片非结构性碳水化合物的季节变化及其对氮磷添加的响应

陈轶群^{1,2}, 王艺颖¹, 于耀泓¹, 温珍杰¹, 彭钟通², 周庆^{1,3}, 莫其锋^{1,3,4,*}

1 华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642

2 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业和草原局森林生态环境重点实验室, 北京 100091

3 广东凤凰嶂野外科学观测研究站, 阳江 529631

4 中国科学院小良热带海岸带生态系统定位研究站, 茂名 525029

摘要: 非结构性碳水化合物 (Non-structural Carbohydrates, NSCs) 是植物生长代谢过程中重要的能量来源。通过在华南热带次生林进行氮磷添加试验, 探究不同林层植物叶片 NSCs 的季节变化及其对氮磷添加的响应, 取样时间为 2019 年 1 月、4 月、7 月和 10 月。结果表明: 1) 植物叶片 NSCs 存在显著的种间差异, 磷 (P) 添加对叶片淀粉和 NSCs 含量具有显著影响, 且物种与磷添加的交互作用显著影响叶片淀粉含量。2) 黑嘴蒲桃和紫玉盘叶片 NSCs 含量对氮 (N) 添加的响应较为敏感, 而白车和竹节叶片 NSCs 含量对 P 添加的响应较为敏感, 氮磷同时添加 (+NP) 对植物叶片 NSCs 的增效作用最好。3) 植物叶片 NSCs 存在显著的季节性变化, 且季节与林层间的交互作用对叶片可溶性糖和 NSCs 含量具有显著影响。4) 不同林层植物对氮磷添加的响应不同, 氮磷添加使林下层植物叶片可溶性糖含量增高, 林冠层降低, 在干季, N 添加会使林下层植物叶片淀粉含量增高, 林冠层降低。P 添加的影响恰好与之相反。在湿季, 氮磷添加使林下层和林冠层植物叶片的淀粉含量增加。5) 林冠层植物叶片 NSCs 含量高于林下层, 且林下层植物叶片 NSCs 含量和可溶性糖与淀粉的比值均表现为干季高于湿季。因此, 叶片 NSCs 之间的变化差异反映了不同植物的碳利用策略, NSCs 含量对氮磷添加的响应变化可以反映出热带森林植物在生长发育过程中碳供给和消耗的动态变化情况, 为探索热带次生林植物碳利用策略及共存机制提供科学依据。

关键词: 非结构性碳水化合物; 氮磷添加; 林层; 季节动态; 热带次生林

Seasonal changes of leaf non-structural carbohydrate of plants in different layers and its responses to nitrogen and phosphorus additions in a secondary tropical forest

CHEN Yiqun^{1,2}, WANG Yiying¹, YU Yaohong¹, WEN Zhenjie¹, PENG Zhongtong², ZHOU Qing^{1,3}, MO Qifeng^{1,3,4,*}

1 College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

2 Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

3 Guangdong E'huangzhang Field Observation and Research Station, Yangjiang 529631, China

4 Xiaoliang Research Station for Tropical Coastal Ecosystem, Chinese Academy of Sciences, Maoming 525029, China

基金项目: 国家自然科学基金 (31700371); 广东省基础与应用基础研究基金 (2019A1515011508); 广东林业生态监测网络平台建设项目 (2020-KYXM-09)

收稿日期: 2020-10-23; 网络出版日期: 2021-08-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: moqifeng@scau.edu.cn

Abstract: Non-structural carbohydrates (NSCs) are important energy sources in the process of plant growth and metabolism. In this paper, we conducted field-based experiment with nitrogen (N) and phosphorus (P) addition, to explore the seasonal changes of leaf NSCs in different forest layers and its response to N and P additions in a secondary tropical forest in south China. Leaf samples were conducted in January, April, July, and October 2019. The results showed that: 1) There were significantly interspecific differences on the leaf NSCs. Phosphorus addition had a significant impact on starch and NSCs contents, and the interactions between species and P addition significantly affected the starch content. 2) Leaf NSCs of *Syzygium bullockii* and *Uvaria microcarpa* were sensitive to N addition, while those of *Syzygium levinei* and *Carallia brachiate* were sensitive to P addition, and N and P co-addition (+NP) had the best synergistic effect on leaf NSCs. 3) There were significantly seasonal changes on leaf NSCs, and the interaction between seasons and forest layers significantly affected soluble sugar and NSCs content. 4) The responses of plants in different forest layers to N and P addition were different. N and P additions increased the leaf soluble sugar content in the understory and decreased those in the overstory plants. In dry season, N addition increased the leaf starch contents in the understory and decreased in the overstory species. However, P addition had the opposite effect. In wet season, N and P additions increased the starch content of plant leaves in understory and overstory. 5) Leaf NSCs content in overstory was higher than that in understory. The leaf NSCs content and soluble sugar/starch ratio of understory plants were higher in the dry season than those in wet season. Therefore, the variation of NSCs in different plant leaves reflects the carbon (C) utilization strategies, and the change of NSCs content in response to N and P addition can reflect the dynamic changes of C supply and consumption during the growth and development of tropical forest plants, which provides scientific basis for exploring C utilization strategies and coexistence mechanisms of plants in secondary tropical forest.

Key Words: non-structural carbohydrates; addition of nitrogen and phosphorus; forest layer; seasonal dynamics; tropical secondary forest

近年来,人类大量施用肥料和使用化石燃料,导致大气氮沉降急剧增加,显著改变了森林生态系统的养分平衡^[1]。据相关研究预测,2030 年全球大气氮沉降量将达到 105.3 Tg N/a^[2]。一般而言,沉降的氮可作为养分供给植物的生长需要,但长期、连续、过量的氮输入会降低植物的光合和生长速率^[3],引起土壤酸化和生态系统富营养化等一系列环境问题^[4]。我国已经成为全球三大高氮沉降区之一^[5],华南地区的氮沉降速率已达到 30—50 kg N hm⁻² a⁻¹,远高于许多欧美国家^[6]。由于热带森林发育于高度风化的土壤,土壤中磷有效性较低,持续上升的氮沉降加剧了土壤氮磷比例失衡,极大地改变了森林植物的生长发育及体内碳水化合物的合成与周转过程^[7-8]。

植物的生长与发育等是由其体内碳水化合物的动态变化决定的^[9]。通常根据碳水化合物在植物体内的存在形式,划分为结构性碳水化合物 (Structural Carbohydrates, SCs) 和非结构性碳水化合物 (Non-Structural Carbohydrates, NSCs)^[10]。NSCs 主要由可溶性糖和淀粉组成,两者在能量供给上扮演着不同的角色,能够反映植物生理和生长状态及植物对其生存环境的响应情况^[11]。研究表明,NSCs 含量的变化很大程度上影响着植物的代谢活动及生长过程^[12],亦存在明显的季节波动。有研究发现可溶性糖含量一般在休眠季节达到峰值而淀粉含量却在生长季节达到峰值^[13]。叶片作为植物对环境变化最敏感的器官,其功能性状能够对环境变化作出快速和准确的响应^[14-15]。植物叶片 NSCs 含量受温度^[16]、水分^[17-18] 及光照^[19-20] 等环境因子共同影响,呈现复杂的规律性。从热带森林到冷温带森林的研究表明,叶片可溶性糖、淀粉及 NSCs 含量随着温度和降雨量的增加而降低^[16]。植物体内的可溶性糖含量随着土壤水分的增加而降低,淀粉含量却随着水分的增加而升高^[17]。也有研究表明,叶片可溶性糖及淀粉的含量随着光强的降低而降低^[19]。近年来,国内对森林植物体内 NSCs 的研究主要集中在不同林分类型^[16,18,21] 以及乔木物种^[22] 等方面,通常表现为热带森林植物叶片 NSCs 含量一般低于温带森林,而乔木一般小于灌木和草本^[16]。以往大多数关于 NSCs 的研究为单次采

样或年际间采样,对季节变化研究较少,且没有关注不同林层植物的差异。那么,由于华南地区存在明显的干湿季交替,热带森林中植物叶片非结构性碳水化合物含量的季节变化存在哪些规律?对长期的氮磷养分添加又有哪些响应的差异?不同林层的植物存在哪些响应的差异?鉴于此,本文通过测定华南热带次生林不同林层植物叶片 NSCs 含量,探究热带森林植物叶片 NSCs 的季节变化及其对氮磷添加的响应规律,有助于了解热带森林植物对外界环境变化尤其是高氮沉降的响应及适应机制,加深对热带森林生态系统养分限制的认识。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

本研究样地设在中国科学院小良热带海岸生态系统定位研究站内(21°27'49"N,110°54'18"E),地处广东省西南部。该地区主要受热带季风气候影响,年均气温 23℃ 以上,年均降水量约为 1700—1900 mm,且干湿季明显,湿季(雨季)集中在 4—9 月,占全年降雨量的 75.8%,干季一般为 10 月—次年 3 月。土壤为花岗岩风化而成的砖红壤。该定位站从 20 世纪 60 年代起,通过人工引种更新,土地经历了从光裸地—桉树人工林—次生阔叶混交林的演替过程。目前,次生阔叶林林冠层的主要物种有:白车(*Syzygium levinei*)、竹节(*Carallia brachiate*)、鸭脚木(*Schefflera octophylla*)等,林下层则以黑嘴蒲桃(*Syzygium bullockii*)、九节(*Psychotria rubra*)、大青(*Clerodendrum cyrtophyllum*)、紫玉盘(*Uvaria microcarpa*)等为主^[23–25]。

1.2 试验设计

氮磷添加试验样地始建于 2009 年 10 月,在阔叶混交林区域内随机选取植被、地貌、岩性、土壤类型和坡度等基本一致的 5 个区组,每个区组分成 4 块 10 m×10 m 样方,分别为 4 种不同的处理,包括:1)对照(CK),2)加氮(+N,100 kg N hm⁻² a⁻¹),3)加磷(+P,100 kg N hm⁻² a⁻¹),4)加氮磷(+NP,100 kg N hm⁻² a⁻¹和 100 kg N hm⁻² a⁻¹)^[23]。同一区组不同样方之间设有 2 m 宽的过渡带且设置隔离板,隔离板埋入地下 20 cm。氮磷添加标准主要参考该地区湿氮沉降水平设置。由于热带次生林老成土具有较高的磷吸附能力,所以采用氮磷比 1:1 的水平添加。氮处理水平参考本地区湿 N 沉降水平和鼎湖山氮沉降实验样地进行;由于老成土具有较高的磷吸附能力,所以采用氮磷比 1:1 的水平添加磷。施肥处理,每年 6 次(间隔 2 个月施用一次)。在每种处理每块样方中,将称量好的试剂溶解在 30 L 水中后,以背负式电动喷雾器均匀喷洒于林地地表。对照样方也喷洒相同量的水,以避免处理间因外加水不同而造成的影响^[23,26–27]。

1.3 叶片采集与测定

试验选择了样本数量充足且分布较均匀的 4 种植物进行取样和测定,林冠层和林下层植物各 2 种(表 1)。于 2019 年 1 月、4 月、7 月和 10 月,在不同处理的样地中随机选择健康成熟的 3—5 个个体进行采样,利用人工采摘与高枝剪结合的方法采集它们的健康成熟叶片 20—30 片,在封口袋上分别对取样的叶子进行标记。带回实验室后清洗干净,擦去表层水珠后放入烘箱,105℃ 杀青 1 h,然后在 65℃ 烘箱烘干 72 h 至恒重。之后去除叶柄和主脉,对叶片样品进行研磨封存待用。植物叶片中的可溶性糖用 80% 的乙醇溶液提取,淀粉用高氯酸法提取,均借鉴 Buysse 等^[28]的测定方法,利用蒽酮-浓硫酸比色法测定可溶性糖和淀粉含量。非结构性碳水化合物(NSC)含量为可溶性糖含量与淀粉含量之和。

表 1 华南热带次生林 4 种植物的基本特性

Table 1 The characteristics of four species in a secondary tropical forest of South China

科 Family	种 Species	个体数 Density /(个/hm ²)	胸径/地径 Diameter/ mm	高度 Height/m	层次 Layer
桃金娘科 Myrtaceae	白车 <i>Syzygium levinei</i>	650	141.0	3.43	林冠层
红树科 Rhizophoraceae	竹节 <i>Carallia brachiate</i>	283	228.5	5.33	林冠层
桃金娘科 Myrtaceae	黑嘴蒲桃 <i>Syzygium bullockii</i>	1400	16.1	0.92	林下层
番荔枝科 Annonaceae	紫玉盘 <i>Uvaria microcarpa</i>	300	21.3	1.04	林下层

1.4 数据处理

所有数据分析均在 Excel 2016 和 IBM SPSS 22.0 中进行,利用 ANOVA 分析比较不同物种、不同处理及不同采样时间植物叶片 NSCs 含量的差异,对同一林层的植物叶片 NSCs 含量在干季和湿季间的差异进行配对 *t* 检验。图表中数据为平均值±标准误。差异显著水平设定为 *P*<0.05。

2 结果分析

2.1 植物叶片 NSCs 含量的季节变化

本研究中,植物叶片 NSCs 含量具有显著的季节差异,且物种与季节的交互作用显著影响叶片可溶性糖和 NSCs 含量(表 2)。多数植物叶片可溶性糖、淀粉及 NSCs 含量一般表现为干季高于湿季。具体来说,黑嘴蒲桃、紫玉盘和白车的可溶性糖含量均在 4 月(湿季)最低(图 1),紫玉盘、白车和竹节的淀粉含量均在湿季(4 月和 7 月)较低(图 2),而竹节的可溶性糖含量及黑嘴蒲桃的淀粉含量在 10 月(干季)最低(图 1 和图 2)。黑嘴蒲桃、紫玉盘和白车的 NSCs 含量均表现为 4 月(湿季)最低(图 3)。可溶性糖与淀粉的比值的变化较为复杂,黑嘴蒲桃的可溶性糖与淀粉的比值在 1 月和 4 月较低,但均大于 1。紫玉盘和竹节在 4 和 10 月较低,且紫玉盘在 4 月的可溶性糖与淀粉的比值均小于 1(图 4)。

表 2 季节(Se)和物种(Sp)对热带次生林植物叶片非结构性碳水化合物影响的双因素方差分析
Table 2 Two-way ANOVA of season (Se) and species (Sp) on leaf NSC concentrations in a secondary tropical forest

变量 Variable	统计值 Value	季节 Season	物种 Species	季节×物种 Se×Sp
可溶性糖 Soluble sugar	<i>F</i>	8.594	33.415	6.057
	<i>P</i>	0.004	0.000	0.001
淀粉 Starch	<i>F</i>	6.526	30.074	0.323
	<i>P</i>	0.011	0.000	0.808
非结构性碳水化合物 NSCs	<i>F</i>	18.312	75.380	4.376
	<i>P</i>	0.000	0.000	0.005
可溶性糖/淀粉 Soluble sugar/Starch	<i>F</i>	0.230	8.562	2.040
	<i>P</i>	0.632	0.000	0.109

NSCs: Non-Structural Carbohydrates

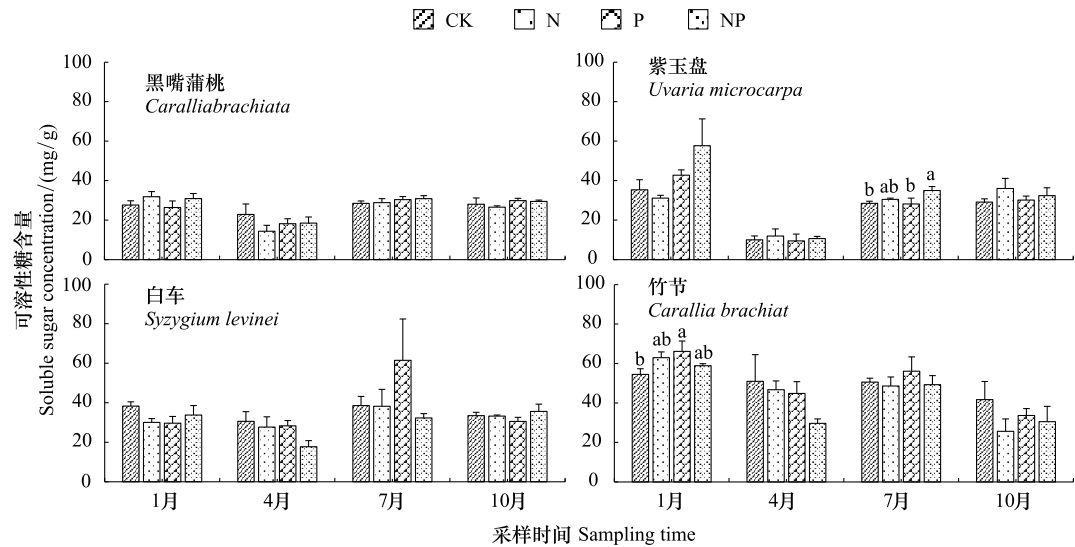


图 1 氮磷添加对不同植物叶片可溶性糖含量的影响

Fig.1 Effects of nitrogen and phosphorus addition on leaf soluble sugar concentrations of different plants

同一月份中不同小写字母表示处理间差异显著 (*P*<0.05); NP: N、P 组合

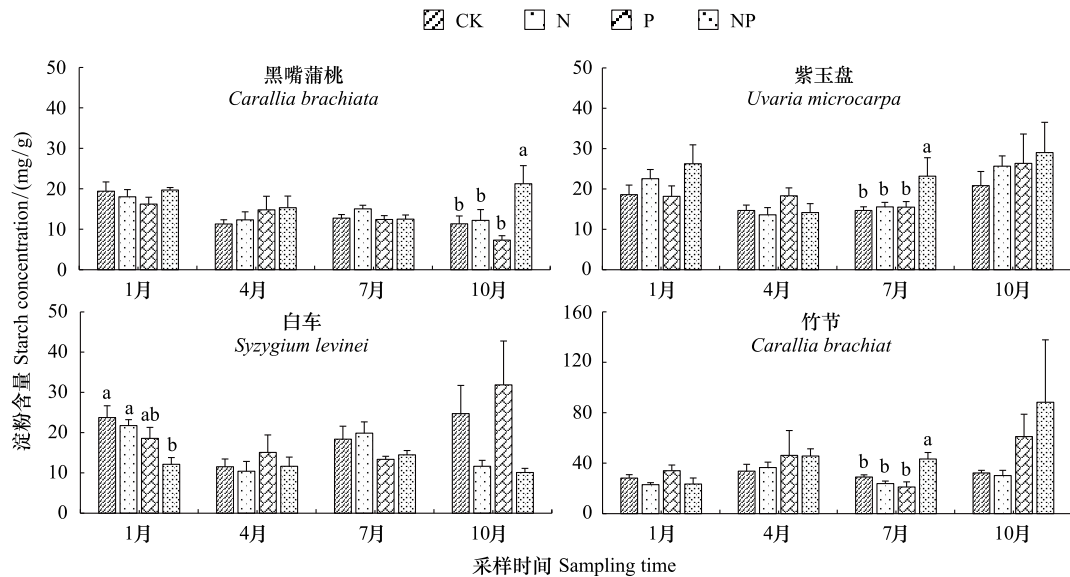


图2 氮磷添加对不同植物叶片淀粉含量的影响

Fig.2 Effects of nitrogen and phosphorus addition on leaf starch concentrations of different plants

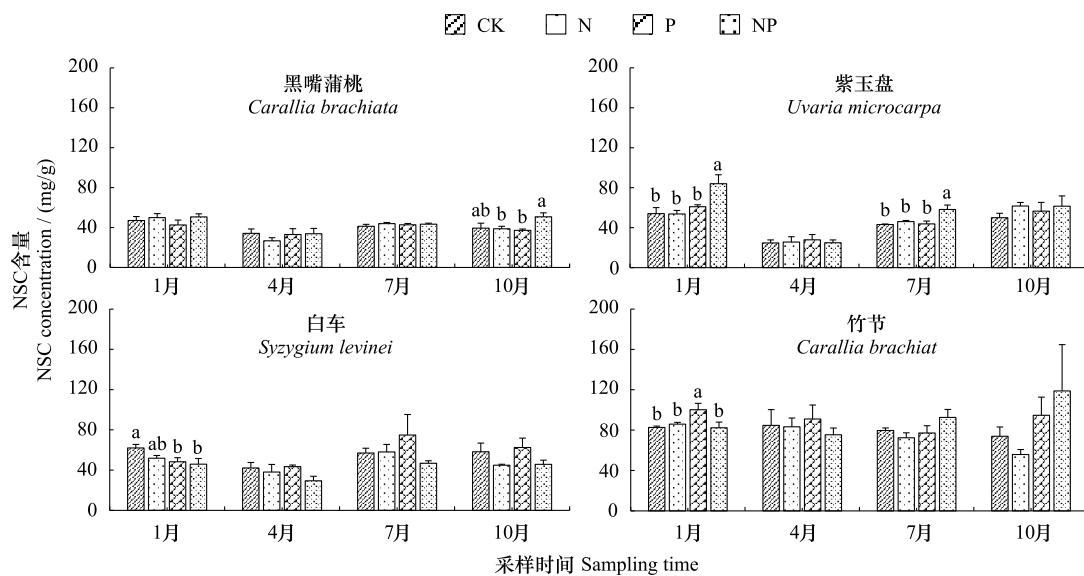


图3 氮磷添加对不同植物叶片 NSCs 含量的影响

Fig.3 Effects of nitrogen and phosphorus addition on leaf Non-Structural Carbohydrates (NSCs) concentrations of different plants

2.2 不同物种叶片 NSCs 含量对氮磷添加的响应

植物叶片 NSCs 含量存在显著的种间差异(表3)。磷添加对叶片可溶性糖、淀粉和 NSCs 含量具有显著作用,且物种与磷添加对叶片淀粉含量具有显著的交互作用(表3)。黑嘴蒲桃和紫玉盘对 N 添加的响应较为敏感,白车和竹节则对 P 添加较为敏感。从整体上看,竹节叶片可溶性糖、淀粉和 NSCs 含量最高,黑嘴蒲桃最低(图1)。 $+N$ 和 $+NP$ 处理均提高了黑嘴蒲桃叶片淀粉含量,且在 10 月 $+NP$ 处理显著高于其他处理。除 4 月和 10 月 $+P$ 处理及 7 月 $+N$ 处理, N 、 P 添加降低了白车叶片淀粉含量。 $+P$ 以及 $+NP$ 处理均增加了竹节叶片淀粉含量(图2)。 N 、 P 添加在 7 月提高但在 4 月降低了黑嘴蒲桃的 NSCs 含量。 N 、 P 添加均提高了紫玉盘的 NSCs 含量。除 1 月外, $+P$ 增加了白车的 NSCs 含量。1 月 $+P$ 处理的竹节 NSCs 含量显著高于 CK(图3)。本

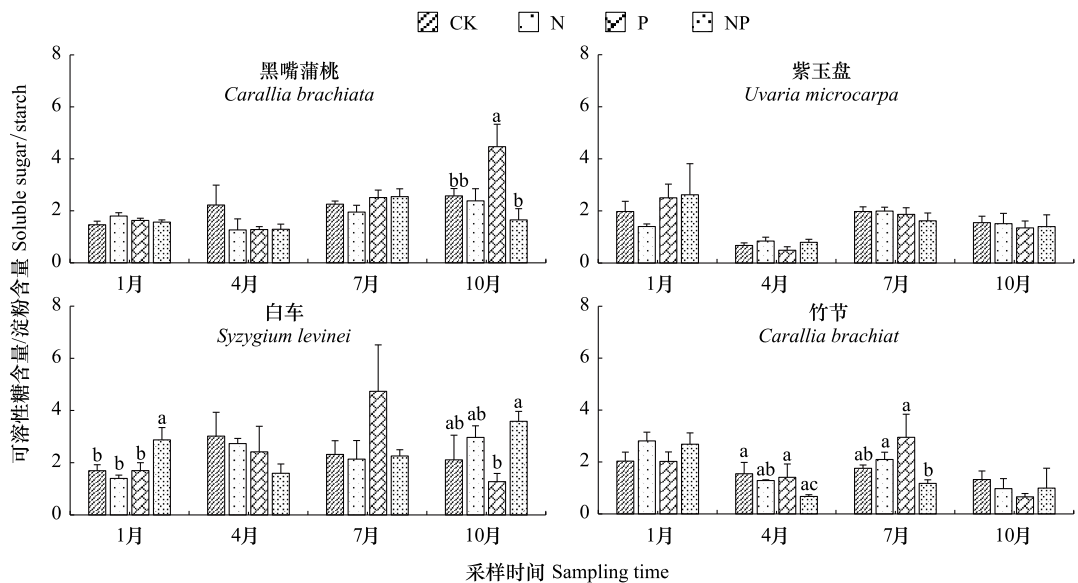


图 4 氮磷添加对不同植物叶片可溶性糖含量/淀粉含量的影响

Fig.4 Effects of nitrogen and phosphorus addition on leaf soluble sugar/starch ratios of different plants

研究中,植物叶片可溶性糖与淀粉的比值存在显著的种间差异(表 3)。白车和黑嘴蒲桃的可溶性糖与淀粉的比值高于紫玉盘和竹节,且均大于 1。

2.3 不同林层植物叶片 NSCs 对氮磷添加的响应

林冠层植物叶片的可溶性糖、淀粉以及 NSCs 含量均高于林下层(表 4)。氮磷添加增加了林下层植物可溶性糖含量,而减少了林冠层植物可溶性糖含量(表 4)。在干季,+N 和+NP 处理提高了林下层植物叶片淀粉含量,而+P 处理降低其淀粉含量,且+NP 处理显著高于+P 处理;+P 和+NP 处理增加了林冠层植物淀粉含量,且+P 处理显著高于+NP 处理,而+N 处理减少了其淀粉含量(表 4)。在湿季,氮磷添加均增加了林下层和林冠层植物叶片的淀粉含量。在干季,+NP 处理下林下层植物的 NSCs 含量显著高于 CK 和+P 处理。对于林冠层植物,NSCs 含量变化情况与干季淀粉含量的变化情况相同。对于林下层植物,氮磷添加会使可溶性糖与淀粉的比值降低,但在干季+P 处理会增加其比值。对于林冠层植物,在干季+N 处理和+NP 处理会增加植物的可溶性糖与淀粉的比值,且+NP 处理显著高于 CK 和+P 处理。但在湿季,+P 处理显著增加了植物的可溶性糖与淀粉的比值,而+NP 处理降低比值且显著低于其他 3 种处理(表 4)。

表 3 氮添加(N)、磷添加(P)和物种(S)对热带次生林植物叶片非结构性碳水化合物影响的三因素方差分析

Table 3 Three-way ANOVA of nitrogen (N), phosphorus (P) and species (Sp) on leaf NSCs concentrations in a secondary tropical forest								
变量 Variable	统计值 Value	氮添加 N	磷添加 P	物种 Sp	氮×磷 N×P	氮×物种 N×Sp	磷×物种 P×Sp	氮×磷×物种 N×P×Sp
可溶性糖	F	0.794	0.026	29.531	0.094	1.415	0.397	0.206
Soluble sugar	P	0.374	0.871	0.000	0.759	0.239	0.756	0.892
淀粉	F	0.085	6.046	31.779	0.329	1.235	4.822	0.786
Starch	P	0.771	0.015	0.000	0.567	0.298	0.003	0.503
非结构性碳水化合物	F	0.168	4.439	70.064	0.058	2.404	2.446	0.661
NSCs	P	0.682	0.036	0.000	0.809	0.068	0.065	0.577
可溶性糖/淀粉	F	1.236	0.156	8.295	0.365	1.049	0.626	0.647
Soluble sugar/Starch	P	0.267	0.693	0.000	0.546	0.372	0.599	0.586

表 4 季节变化对不同林层植物叶片非结构性碳水化合物的影响

Table 4 Effects of seasonal variation on leaf NSCs concentrations of different forest layers

变量 Variable	季节 Season	处理 Treatment	林下层 Understory/(mg/g)	林冠层 Overstory/(mg/g)	<i>t</i>	<i>P</i>
可溶性糖 Soluble sugar	干季	对照 CK	29.9±1.72b	41.99±3.01a	-3.131	0.007
		加氮+N	31.77±1.72	38.29±4.39	-1.279	0.222
		加磷+P	31.96±1.89	38.88±4.31	-1.332	0.206
		加氮+NP	33.59±2.38	39.38±3.75	-1.229	0.243
	湿季	对照 CK	21.94±2.46b	40.79±3.78a	-4.022	0.001
		加氮+N	22.16±2.62	40.63±3.85	-3.470	0.005
		加磷+P	24.14±2.48b	47.67±6.24a	-3.919	0.002
		加氮+NP	22.99±2.72b	34.35±3.53a	-2.642	0.019
淀粉 Sarch	干季	对照 CK	17.78±1.64ABb	27.22±2.06ABa	-3.930	0.001
		加氮+N	19.8±1.64AB	22.3±2.04AB	-1.373	0.191
		加磷+P	16.98±2.81B	36.38±7.12A	-2.455	0.029
		加氮+NP	23.71±2.72A	31.7±13.32B	-0.554	0.590
	湿季	对照 CK	13.32±0.64b	21.09±2.71a	-3.190	0.007
		加氮+N	14.24±0.74	21.78±2.83	-2.493	0.028
		加磷+P	14.65±1.08	23.92±5.92	-1.765	0.105
		加氮+NP	15.83±1.57b	31.85±4.64a	-3.344	0.005
非结构性碳水化合物 NSCs	干季	对照 CK	47.75±2.74Bb	69.21±3.88a	-3.739	0.002
		加氮+N	51.57±2.69AB	60.59±4.44	-1.728	0.106
		加磷+P	48.94±3.68Bb	75.26±8.22a	-2.478	0.028
		加氮+NP	57.29±4.21A	71.08±12.64	-0.939	0.366
	湿季	对照 CK	35.37±2.35b	62.08±5.75a	-4.061	0.001
		加氮+N	36.35±3.03b	62.41±5.76a	-3.591	0.004
		加磷+P	38.78±2.3b	71.59±7.61a	-4.647	0.001
		加氮+NP	38.83±3.57b	66.2±7.23a	-3.575	0.003
可溶性糖/淀粉 Sugar/Starch	干季	对照 CK	1.88±0.78	1.79±0.26B	0.501	0.623
		加氮+N	1.76±0.16	1.98±0.27AB	-0.794	0.440
		加磷+P	2.55±0.44a	1.42±0.19Bb	2.800	0.015
		加氮+NP	1.64±0.19b	2.62±0.35Aa	-2.301	0.007
	湿季	对照 CK	1.75±0.26	2.29±0.35A	-2.333	0.035
		加氮+N	1.55±0.18	2.13±0.25A	-1.781	0.100
		加磷+P	1.75±0.23	2.88±0.61A	-2.116	0.058
		加氮+NP	1.56±0.2	1.34±0.17B	0.839	0.416

大写字母表示氮磷添加对不同林层植物的影响;小写字母表示季节对不同林层植物的影响($P<0.05$)

另外,不同林层的植物叶片 NSCs 存在显著的季节性变化,且季节与林层间的交互作用显著影响植物叶片可溶性糖和 NSCs 含量具有(表 5)。林下层植物叶片 NSCs 含量和可溶性糖与淀粉的比值均表现为干季高于湿季,林冠层植物淀粉和 NSCs 含量表现相同,可溶性糖含量和可溶性糖与淀粉的比值表现为湿季大于干季(表 4)。

表 5 季节 (Se) 和林层 (L) 对热带次生林植物叶片非结构性碳水化合物影响的双因素方差分析

Table 5 Two-way ANOVA of season (Se) and layer (L) on leaf NSC concentrations in a secondary tropical forest

变量 Variable	统计值 Value	季节 Season	林层 Layer	季节×林层 Se×L
可溶性糖	<i>F</i>	7.152	57.245	10.751
Soluble sugar	<i>P</i>	0.008	0.000	0.001
淀粉	<i>F</i>	4.964	23.137	0.024
Starch	<i>P</i>	0.027	0.000	0.877
非结构性碳水化合物	<i>F</i>	11.507	71.092	4.612
NSC	<i>P</i>	0.001	0.000	0.033
可溶性糖/淀粉	<i>F</i>	0.236	2.040	3.292
Soluble sugar/Starch	<i>P</i>	0.628	0.155	0.071

3 讨论

3.1 季节变化对植物叶片 NSCs 含量的影响

探明植物叶片 NSCs 的季节变化是掌握树木碳代谢规律的基础。植物体内 NSCs 在土壤水分变化时的积累或消耗状况取决于物种特定的生长策略^[29]。本研究发现季节显著改变热带次生林植物叶片 NSCs 含量。以往研究表明,经过后期演替存活下来的两种常绿树种体内 NSCs 的季节性变化较小或没有显著性^[30]。成熟树木的 NSCs 储备对干旱的响应不同,NSCs 会促进树木对干旱胁迫的适应^[31]。本研究中,植物 NSCs 在 4 月处于较低水平,这可能是由于叶片正处于展叶初期需要大量能量投入,所以这一阶段叶片 NSCs 含量较低。杨芳等^[32]在亚热带常绿阔叶林中的研究发现,植物在展叶初期以及中期,可溶性糖、淀粉以及 NSCs 含量变化缓慢,在当年生叶片的生长进程中,植物叶片可溶性糖含量逐渐增加,而淀粉含量随着叶片的生长成熟逐渐降低。Song 等^[33]也发现龟甲竹(*Phyllostachys heterocycla*)叶片 NSCs 的最低值出现在枝条的快速生长期,而 Hoch 等^[21]发现叶片 NSCs 在生长初期含量最高,此后呈下降趋势至 10 月落叶前最低。可见不同生活型植物对 NSCs 的利用策略存在显著差异^[18]。

另外,本研究发现,热带次生林植物叶片 NSCs 因林层不同对季节变化的响应也不同。林下层植物叶片 NSCs 含量和可溶性糖与淀粉的比值均表现为干季高于湿季。研究表明,当植物面对干旱胁迫时,气孔关闭,各项生命活动减弱^[34],同时叶片 NSCs 的转化速率降低,导致生长下降并伴随着叶片淀粉的积累^[35]。Würth 等^[18]对 9 种植物的研究发现,植物 NSCs 浓度表现为干季明显高于湿季,并将其归因于干旱限制了植物生长。Liu 等^[36]研究也表明,干旱导致欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)幼树叶片 NSCs 浓度增加,生长速率下降。而本研究发现林冠层植物叶片淀粉和 NSCs 含量也表现为干季高于湿季,这同样表明干旱胁迫下植物的生长受限,积累了大量的 NSCs,低碳输出导致淀粉的暂时积累^[35]。而林冠层可溶性糖含量和可溶性糖与淀粉的比值表现为湿季大于干季,这可能是由于当湿季来临时,水分提升可增强植物对养分的吸收和利用,从而提升了光合作用速率^[37],合成大量的可溶性糖供给旺盛的生命活动。而林下层植物由于森林郁闭度过高,雨水被林冠层大量截留,导致林下层植物获取的水分较有限,因此雨季带来的水分对林下层植物叶片可溶性糖产生的影响极其有限。不同冠层植物叶片可溶性糖和淀粉的季节动态在一定程度上能够反映出热带森林树木的生长活力和代谢水平^[38],这可能是热带森林植物的共存及其对环境的适应而进化出的策略。

3.2 氮磷添加对不同物种叶片 NSCs 的影响

森林生态系统中,不同生活型植物叶片 NSCs 含量存在显著的种间差异^[18]。刘万德等^[39]等研究表明,物种的生物学特性差异是影响 NSCs 含量变化的主要因素之一。本研究发现,植物叶片 NSCs 存在显著的种间差异,这与前述研究结果一致。氮素是植物生长和发育的重要营养元素。本研究表明,黑嘴蒲桃和紫玉盘对 N 添加的响应较为敏感。植物对 N 添加响应的不同,归因于不同物种对 N 的利用和分配以及敏感性的差异。研究表明,N 添加一般会促进植物生长^[40],对植物净光合速率有一定的提升作用,同时可以提高其体内碳水化合物化合物的产量^[41],进而影响体内 NSCs 的积累^[42]。但在高 N 条件下,对 N 敏感性高的植物光合作用可能被抑制^[43]。本研究中 N 添加一定程度上增加了黑嘴蒲桃和紫玉盘叶片 NSCs 含量,但降低了白车和竹节的可溶性糖和淀粉含量,说明乔木和灌木对 N 响应存在显著的差异。霍常富等^[44]发现 N 添加可以增加水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)叶片可溶性糖和淀粉含量,而王雪等^[45]报道 N 添加降低了大针茅(*Stipa grandis*)和羊草(*Leymus chinensis*)叶片的可溶性糖含量,其他研究也发现云杉(*Picea asperata*)的淀粉含量因氮添加而减少^[46]。显然,物种的生物学属性差异是造成它们体内 NSCs 对氮添加的响应差异的重要原因。

本研究中,白车和竹节叶片可溶性糖、淀粉和 NSCs 含量对 P 添加的响应较为敏感。研究表明,P 素已成为该热带次生林植物生长限制的关键因子^[24,42]。随着 P 处理年限的增加,植物仍在继续吸收 P 供给自身生长,以缓解长期以来的 P 限制^[24]。外源 P 添加显著影响植物叶片的生长^[47]和改变叶绿素含量,从而促进或抑制光合速率^[48],这些都会进一步影响植物体内 NSCs 含量的变化。另外,从整体来看,氮磷添加对植物叶片

NSCs 有不同程度的提升,但 N、P 共同添加的提升作用最好,这说明 N 和 P 的共同施加缓解了土壤的氮磷失衡,满足了植物生长对氮磷需要的协调性,因而促进了植物的碳水化合物的合成,进而使叶片 NSCs 含量增多,同时可以把多余的 N 分配给磷酸酶以增强其活性,并缓解土壤 P 限制,故长势优于单一的 N 添加和 P 添加,这与之前对樟树(*Cinnamomum camphora*)^[49]及大青(*Clerodendrum cyrtophyllum*)^[25]的研究结果一致。

另外,白车和黑嘴蒲桃的可溶性糖与淀粉比值较高且均大于 1,表明可溶性糖占 NSCs 的比例大于淀粉。这与东北地区植物 NSCs 含量以淀粉为主的研究结论相反^[38],与暖温带植物的生长策略相似^[50]。这可能是由于树种在温带地区,树木需要合成更多的淀粉以维持在低温环境正常的生理活动。与之相比,本研究区域年均气温较高,植物并不需要储存过多的淀粉来应对低温环境,而是选择转化为可直接利用的可溶性糖,可以使热带植物在生长中更好地调配及利用碳^[51]。

3.3 氮磷添加对不同林层植物叶片 NSCs 的影响

本研究发现,林冠层植物叶片 NSCs 含量一般高于林下层,这是因为高大乔木处于林冠顶层,直接获取的光能更多,光合作用通常更强^[52],合成的碳水化合物也更多。随着林层高度的降低,光照强度随之降低,郁闭度逐渐增加,林下层植物仅能接收到有限的光能,因此降低了林下层植物光合作用的产物,导致林下层植物叶片 NSCs 含量较低。另外,林下植物为增强自身竞争能力,将更多的碳用以生长,从而获得更多的生存资源和空间^[53]。也有研究表明,耐阴树种比阳性树种具有更高 NSCs 含量^[11]。而在本研究中,林下层植物接触到的光较为有限,虽多为耐阴树种,但 NSCs 含量较低,与前述研究结果并不一致。这可能是由于本研究中的热带次生林的植物群落已相当成熟,物种间耐阴性的差异并不足以导致 NSCs 含量上的差异。可溶性糖与淀粉的比值反映了植物的碳利用策略,本研究中林下层的可溶性糖与淀粉的比值小于林冠层,这可能是该层物种将更多的碳用于长期能量储存,以适应长期的荫蔽环境,在以往的研究中也有类似结论^[39]。

本研究中,不同林层植物叶片 NSCs 含量对 N、P 添加的响应不同,林下层植物对 N 添加响应较为敏感,林冠层植物对 P 添加较为敏感。不同林层植物叶片的可溶性糖与淀粉的比值对 N、P 添加的响应也不同。对于林下层植物,氮磷添加降低了可溶性糖与淀粉的比值,但在干季+P 处理提高了林下层植物可溶性糖与淀粉的比值,可能是因为该次生林土壤磷有效性较低,补充充足的 P 素后植物合成大量可溶性糖供给各项生理活动,可溶性糖与淀粉的比值随之升高。对于林冠层植物,在干季 N 添加会增加植物可溶性糖与淀粉比值,但在湿季 P 添加显著增加了植物的可溶性糖与淀粉的比值,说明水分与 P 添加对植物可溶性糖与淀粉的比值有显著的交互作用,水分作为植物生长发育的重要影响因子,其变化必将对植物生理生态过程产生显著影响^[54]。虽然 N、P 添加是影响林层间 NSCs 差异的因素之一,但光照、水分等环境条件对其影响不可忽视,且林层不同优势种的生理差异也是导致不同林层植物叶片 NSCs 差异的原因之一。

4 结论

本研究发现,热带森林植物叶片 NSCs 具有显著的季节动态变化特征,同时也存在显著的种间差异。不同植物对氮磷添加响应的敏感度存在差异,林下层植物黑嘴蒲桃和紫玉盘对 N 添加的响应较为敏感,而林冠层植物白车和竹节则对 P 添加较为敏感。林冠层植物叶片的可溶性糖、淀粉以及 NSCs 含量均高于林下层。另外,不同林层植物对季节变化的响应也不同,林冠层可溶性糖含量为湿季高于干季,林下层植物 NSCs 含量则表现为干季显著高于湿季。研究表明,植物所处的生长环境决定其体内碳利用策略,关于不同林层植物非结构性碳水化合物的季节变化及其对氮磷添加的响应,其潜在的机制仍需要进一步深入跟踪研究。

参考文献(References):

- [1] Du E Z, Terrer C, Pellegrini A F A, Ahlström A, Van Lissa C J, Zhao X, Xia N, Wu X H, Jackson R B. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. *Nature Geoscience*, 2020, 13(3): 221-226.
- [2] Du E Z, Fenn M E, de Vries W, Ok Y S. Atmospheric nitrogen deposition to global forests: status, impacts and management options. *Environmental Pollution*, 2019, 250: 1044-1048.

- [3] Lieb A M, Darrouzet-Nardi A, Bowman W D. Nitrogen deposition decreases acid buffering capacity of alpine soils in the southern Rocky Mountains. *Geoderma*, 2011, 164(3/4): 220-224.
- [4] Lu X K, Mao Q G, Gilliam F S, Luo Y Q, Mo J M. Nitrogen deposition contributes to soil acidification in tropical ecosystems. *Global Change Biology*, 2014, 20(12): 3790-3801.
- [5] Galloway J N, Dentener F J, Capone D G, Boyer E W, Howarth R W, Seitzinger S P, Asner G P, Cleveland C C, Green P A, Holland E A, Karl D M, Michaels A F, Porter J H, Townsend A R, Vöosmarty C J. Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 2004, 70(2): 153-226.
- [6] Liu X J, Zhang Y, Han W X, Tang A H, Shen J L, Cui Z L, Vitousek P, Erisman J W, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F S. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 2013, 494(7438): 459-462.
- [7] Sun Y M, Guo J J, Li Y R, Luo G W, Li L, Yuan H Y, Mur L A J, Guo S W. Negative effects of the simulated nitrogen deposition on plant phenolic metabolism: a meta-analysis. *Science of the Total Environment*, 2020, 719: 137442.
- [8] Joseph W S, Yavitt J B, Wurzbarger N, Turner B L, Tanner E V J, Sayer E J, Santiago L S, Kaspari M, Hedin L O, Harms K E, Garcia M N, Corre M D. Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. *Ecology*, 2011, 92(8): 1616-1625.
- [9] Dietze M C, Sala A, Carbone M S, Czimczik C I, Mantooth J A, Richardson A D, Vargas R. Nonstructural carbon in woody plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2013, 65: 667-687.
- [10] Zhang P P, Zhou X H, Fu Y L, Shao J J, Zhou L Y, Li S S, Zhou G Y, Hu Z H, Hu J Q, Bai S H, McDowell N G. Differential effects of drought on nonstructural carbohydrate storage in seedlings and mature trees of four species in a subtropical forest. *Forest Ecology and Management*, 2020, 469: 118159.
- [11] Myers J A, Kitajima K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a Neotropical forest. *Journal of Ecology*, 2007, 95(2): 383-395.
- [12] 郑云普, 王贺新, 娄鑫, 杨庆朋, 徐明. 木本植物非结构性碳水化合物变化及其影响因子研究进展. *应用生态学报*, 2014, 25(4): 1188-1196.
- [13] Furze M E, Huggett B A, Aubrecht D M, Stolz C D, Carbone M S, Richardson A D. Whole-tree nonstructural carbohydrate storage and seasonal dynamics in five temperate species. *New Phytologist*, 2019, 221(3): 1466-1477.
- [14] Li S, Liu W Y, Li D W. Bole epiphytic lichens as potential indicators of environmental change in subtropical forest ecosystems in Southwest China. *Ecological Indicators*, 2013, 29: 93-104.
- [15] Elumeeva T G, Onipchenko V G, Wu Y. Leaf functional traits of plants of alpine pastures at the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 2015, 70(1): 46-52.
- [16] Li N N, He N P, Yu G R, Wang Q F, Sun J. Leaf non-structural carbohydrates regulated by plant functional groups and climate: Evidences from a tropical to cold-temperate forest transect. *Ecological Indicators*, 2016, 62: 22-31.
- [17] Trifilò P, Casolo V, Raimondo F, Petrusa E, Boscutti F, Lo Gullo M A, Nardini A. Effects of prolonged drought on stem non-structural carbohydrates content and post-drought hydraulic recovery in *Laurus nobilis* L.: the possible link between carbon starvation and hydraulic failure. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 120: 232-241.
- [18] 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.
- [19] Xie H T, Yu M K, Cheng X R. Leaf non-structural carbohydrate allocation and C:N:P stoichiometry in response to light acclimation in seedlings of two subtropical shade-tolerant tree species. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 124: 146-154.
- [20] Tombesi S, Palliotti A, Poni S, Farinelli D. Influence of light and shoot development stage on leaf photosynthesis and carbohydrate status during the adventitious root formation in cuttings of *Corylus avellana* L. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 973.
- [21] Hoch G, Richter A, Körner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(7): 1067-1081.
- [22] Zhang T, Cao Y, Chen Y M, Liu G B. Non-structural carbohydrate dynamics in *Robinia pseudoacacia* saplings under three levels of continuous drought stress. *Trees*, 2015, 29(6): 1837-1849.
- [23] Zhao J, Wang F M, Li J, Zou B, Wang X L, Li Z A, Fu S L. Effects of experimental nitrogen and/or phosphorus additions on soil nematode communities in a secondary tropical forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 75: 1-10.
- [24] 陈轶群, 王文娟, 黄荣银, 罗慧莹, 李应文, 李泳兴, 赵倩, 莫其锋. 热带次生林两种林下植物叶片生理特性对氮磷添加的响应. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(3): 626-633.
- [25] 陈轶群, 柯梦, 彭钟通, 于耀泓, 莫其锋. 热带乡土植物大青叶片非结构性碳水化合物及氮磷含量对氮磷添加的响应. *应用与环境生物学报*, 2021, 27(2): 389-397.
- [26] Chen Y, Sayer E J, Li Z A, Mo Q F, Li Y W, Ding Y Z, Wang J, Lu X K, Tang J W, Wang F M. Nutrient limitation of woody debris decomposition in a tropical forest: contrasting effects of N and P addition. *Functional Ecology*, 2016, 30(2): 295-304.
- [27] Li J, Li Z A, Wang F M, Zou B, Chen Y, Zhao J, Mo Q F, Li Y W, Li X B, Xia H P. Effects of nitrogen and phosphorus addition on soil microbial community in a secondary tropical forest of China. *Biology and Fertility of Soils*, 2015, 51(2): 207-215.
- [28] Buysse J, Merckx R. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue. *Journal of Experimental Botany*, 1993, 44(10): 1627-1629.

- [29] Nardini A, Casolo V, Dal Borgo A, Savi T, Stenni B, Bertoncin P, Zini L, McDowell N G. Rooting depth, water relations and non-structural carbohydrate dynamics in three woody angiosperms differentially affected by an extreme summer drought. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(3): 618-627.
- [30] Newell E A, Mulkey S S, Wright J S. Seasonal patterns of carbohydrate storage in four tropical tree species. *Oecologia*, 2002, 131(3): 333-342.
- [31] He W Q, Liu H Y, Qi Y, Liu F, Zhu X R. Patterns in nonstructural carbohydrate contents at the tree organ level in response to drought duration. *Global Change Biology*, 2020, 26(6): 3627-3638.
- [32] 杨芳, 王振孟, 朱大海, 阳小成, 向双. 常绿阔叶林林下 6 种木本植物叶片非结构性碳水化合物的动态特征. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(5): 1075-1083.
- [33] Song X Z, Peng C H, Zhou G M, Gu H H, Li Q, Zhang C. Dynamic allocation and transfer of non-structural carbohydrates, a possible mechanism for the explosive growth of Moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla*). *Scientific Reports*, 2016, 6: 25908.
- [34] Mitchell P J, O'Grady A P, Tissue D T, Worledge D, Pinkard E A. Co-ordination of growth, gas exchange and hydraulics define the carbon safety margin in tree species with contrasting drought strategies. *Tree Physiology*, 2014, 34(5): 443-458.
- [35] Lemoine R, La Camera S, Atanassova R, Dédaldéchamp F, Allario T, Pourtau N, Bonnemain J L, Laloi M, Coutos-Thévenot P, Maurousset L, Faucher M, Girousse C, Lemonnier P, Parrilla J, Durand M. Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 272.
- [36] Liu J F, Arend M, Yang W J, Schaub M, Ni Y Y, Gessler A, Jiang Z P, Rigling A, Li M H. Effects of drought on leaf carbon source and growth of European beech are modulated by soil type. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 42462.
- [37] 焦娟玉, 尹春英, 陈珂. 土壤水、氮供应对麻疯树幼苗光合特性的影响. *植物生态学报*, 2011, 35(1): 91-99.
- [38] 王文娜, 李俊楠, 王会仁, 谷加存. 不同树种叶片非结构性碳水化合物季节动态比较. *东北林业大学学报*, 2014, 42(4): 46-49, 108-108.
- [39] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 郎学东, 黄小波, 张志钧. 云南普洱季风常绿阔叶林主要树种非结构性碳水化合物变异分析. *林业科学*, 2017, 53(6): 1-9.
- [40] Höglberg P. Environmental science: nitrogen impacts on forest carbon. *Nature*, 2007, 447(7146): 781-782.
- [41] LeBauer D S, Treseder K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 2008, 89(2): 371-379.
- [42] Mo Q F, Chen Y Q, Yu S Q, Fan Y X, Peng Z T, Wang W J, Li Z A, Wang F M. Leaf nonstructural carbohydrate concentrations of understory woody species regulated by soil phosphorus availability in a tropical forest. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(15): 8429-8438.
- [43] 翟占伟, 龚吉蕊, 罗亲普, 潘琰, 宝音陶格涛, 徐沙, 刘敏, 杨丽丽. 氮添加对内蒙古温带草原羊草光合特性的影响. *植物生态学报*, 2017, 41(2): 196-208.
- [44] 霍常富, 孙海龙, 王政权, 范志强, 赵晓敏. 光照和氮营养对水曲柳苗木生长及碳-氮代谢的影响. *林业科学*, 2009, 45(7): 38-44.
- [45] 王雪, 雒文涛, 庾强, 闫彩凤, 徐柱文, 李迈和, 姜勇. 半干旱典型草原养分添加对优势物种叶片氮磷及非结构性碳水化合物含量的影响. *生态学杂志*, 2014, 33(7): 1795-1802.
- [46] Thomas V F D, Braun S, Flückiger W. Effects of simultaneous ozone exposure and nitrogen loads on carbohydrate concentrations, biomass, and growth of young spruce trees (*Picea abies*). *Environmental Pollution*, 2005, 137(3): 507-516.
- [47] Mo Q F, Wang W J, Chen Y Q, Peng Z T, Zhou Q. Response of foliar functional traits to experimental N and P addition among overstory and understory species in a tropical secondary forest. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 23: e01109.
- [48] Warren C R, Dreyer E, Adams M A. Photosynthesis-Rubisco relationships in foliage of *Pinus sylvestris* in response to nitrogen supply and the proposed role of Rubisco and amino acids as nitrogen stores. *Trees*, 2003, 17(4): 359-366.
- [49] 林婉奇, 蔡金桓, 薛立. 不同密度樟树(*Cinnamomum camphora*)幼苗生长和叶片性状对氮磷添加的响应. *生态学报*, 2019, 39(18): 6738-6744.
- [50] 章异平, 曹鹏鹤, 徐军亮, 海旭莹, 吴文霞, 焦保武, 沈梦文, 王瑞. 秦岭东段栓皮栎叶片非结构性碳水化合物含量的季节动态. *生态学报*, 2019, 39(19): 7274-7282.
- [51] 欧阳明, 杨清培, 祁红艳, 刘骏, 马思琪, 宋庆妮. 亚热带落叶与常绿园林树种非结构性碳水化合物的季节动态比较. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2014, 38(2): 105-110.
- [52] 孟陈, 徐明策, 李俊祥, 高三平. 栲树冠层光合生理特性的空间异质性. *应用生态学报*, 2007, 18(9): 1932-1936.
- [53] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 徐崇华, 郎学东, 黄小波, 钟华. 云南普洱季风常绿阔叶林不同林层非结构性碳水化合物特征. *应用生态学报*, 2018, 29(3): 775-782.
- [54] Bauer G A, Bazzaz F A, Minocha R, Long S, Magill A, Aber J, Berntson G M. Effects of chronic N additions on tissue chemistry, photosynthetic capacity, and carbon sequestration potential of a red pine (*Pinus resinosa* Ait.) stand in the NE United States. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(1): 173-186.