

DOI: 10.5846/stxb202012033087

乌佳美, 冯秋红, 史作民, 刘顺, 曹向文, 许格希. 巴郎山大叶醉鱼草叶片非结构性碳水化合物和氮分配的海拔响应. 生态学报, 2022, 42(17): 7278-7287.

Wu J M, Feng Q H, Shi Z M, Liu S, Cao X W, Xu G X. Response of leaf non-structural carbohydrate and nitrogen allocations to an elevation gradient in *Buddleja davidii* along Balang Mountain, Sichuan Province. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(17): 7278-7287.

巴郎山大叶醉鱼草叶片非结构性碳水化合物和氮分配的海拔响应

乌佳美^{1,2}, 冯秋红³, 史作民^{1,2,4,*}, 刘顺^{1,2}, 曹向文^{1,2}, 许格希^{1,2}

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

2 四川米亚罗森林生态系统定位观测研究站, 理县 623100

3 四川省林业科学研究院, 成都 610081

4 南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京 210037

摘要: 为深入认识和探讨植物对环境变化的生理生态响应和适应, 以分布在川西巴郎山的大叶醉鱼草 (*Buddleja davidii*) 为研究对象, 沿海拔梯度对植物叶片中非结构性碳水化合物 (NSC)、可溶性糖和淀粉含量, 氮含量和氮分配比例 (光合系统氮分配比例 P_p 、细胞壁氮分配比例 P_{CW} 和其他组分氮分配比例 P_{other}) 等参数进行对比分析, 探讨其沿海拔的变化趋势, 以及叶片 NSC、可溶性糖和淀粉含量与氮分配间的相关关系。结果显示: 大叶醉鱼草叶片 NSC、可溶性糖、淀粉和单糖含量随海拔的升高而增加, 而可溶性糖/淀粉比值未发生显著变化, 表明高海拔较高的 NSC 含量的累积是由可溶性糖和淀粉含量共同决定的, 而可溶性糖含量的增加主要由单糖含量的变化引起。叶片氮含量和 P_p 在海拔间差异不显著, 但 P_{CW} 和 P_{other} 分别随海拔升高而降低和升高。此外, 随海拔升高, 叶片 NSC/N 比值随之增加, 这主要归因于随海拔升高而增加的 NSC 含量而非海拔间差异不显著的氮含量。NSC 含量和可溶性糖含量均与 P_{other} 显著正相关, 说明叶片 P_{other} 和 NSC 含量的累积共同用于提高大叶醉鱼草在高海拔恶劣环境下的适应性。

关键词: 非结构性碳水化合物 (NSC); 可溶性糖; 淀粉; 氮分配比例; 大叶醉鱼草; 海拔

Response of leaf non-structural carbohydrate and nitrogen allocations to an elevation gradient in *Buddleja davidii* along Balang Mountain, Sichuan Province

WU Jiamei^{1,2}, FENG QiuHong³, SHI Zuomin^{1,2,4,*}, LIU Shun^{1,2}, CAO Xiangwen^{1,2}, XU Gexi^{1,2}

1 Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

2 Miyaluo Research Station of Alpine Forest Ecosystem, Lixian 623100, China

3 Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China

4 Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

Abstract: In order to better understand and explore the physiological and ecological response and adaptation of plants to environmental changes, *Buddleja davidii* distributed in the Balang Mountain in western Sichuan province was selected as the object. The contents of leaf non-structural carbohydrates (NSC), soluble sugar and starch, nitrogen concentration and nitrogen allocation fractions (fraction of leaf nitrogen allocated to photosynthetic apparatus P_p , cell wall P_{CW} and other

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2016YFC0502104-02); 国家自然科学基金项目 (31570240); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项基金项目 (CAFYBB2018ZA003)

收稿日期: 2020-12-03; **采用日期:** 2021-06-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shizm@caf.ac.cn

components P_{other}) along an elevation gradient were compared to study their elevational patterns. Moreover, the correlations between the NSC, soluble sugar, starch and nitrogen allocations were analyzed. The results showed that the NSC, soluble sugar, starch and monosaccharides content of *B. davidii* leaves increased, while the soluble sugar/starch ratio did not change significantly along with elevation. These indicated that the accumulation of NSC at high elevation was determined by both soluble sugar content and starch content, while the increase in soluble sugar was mainly caused by monosaccharides content. Although leaf nitrogen concentration and P_p were not significantly different among elevations, P_{CW} and P_{other} decreased and increased along with elevation, respectively. Additionally, the NSC/N ratio of *B. davidii* leaves increased along with elevation, which was mainly caused by the increasing NSC content along the elevation rather than the insignificant nitrogen concentration among the different elevations. The contents of NSC and soluble sugar had significantly positive correlations with P_{other} , indicating that the accumulation of P_{other} and NSC content functioned together to improve the adaptability of the plants in the harsh environment at high elevation.

Key Words: non-structural carbohydrates; soluble sugar; starch; nitrogen allocations; *Buddleja davidii*; elevation

海拔是限制植物生活型和地理分布的重要因素^[1]。随海拔升高,一些环境因子(如温度、CO₂和O₂分压、大气压强、光照强度等)发生明显变化^[2-3]。海拔差异所引起的生长环境的变化驱动着植物生理和形态适应的多样化^[4],海拔梯度为验证植物对环境变化的响应和适应提供了基础。

叶片非结构性碳水化合物(NSC),包括可溶性糖和淀粉,是植物光合作用的产物,参与植物的生长和代谢^[5-6],当光合作用产生的碳供应超过植物生长和维持的需求时,大量的NSC将储备积累在植物组织中,以支持未来的生长^[7-8]。高海拔环境中较低的温度致使植物既需要足够的碳水化合物来维持生长,同时也需要充足的可溶性碳水化合物来提高其在低温环境下的生存能力^[9],NSC、可溶性糖和淀粉含量的水平可以反映出植物中碳的吸收、利用与损失之间的平衡,以及植物对环境变化的响应^[5, 10]。氮(N)是植物光合作用中的重要元素,大量的叶片氮(高达75%)存在于叶绿体中,其中大部分用于光合系统^[11-12]。氮可直接影响叶片以及其他组织中的NSC的浓度^[13],以往的研究显示,叶片氮含量与NSC的固定能力呈正相关关系^[14-16],同时NSC/N比值可以作为植物碳氮平衡的衡量指标^[17]。分配于光合系统氮比例的增加可以支持植物具有较高的光合速率^[18],而分配于其他组分氮比例涉及到细胞内以不同形式存在的氮,或作为其他含氮物质原料,或参与到其他生理过程以提高植物对环境的适应性^[19-20],各个组分间氮分配比例的调节紧密联系着植物的生长、发育、防御和竞争^[18]。在不同的研究对象与生长条件下,植物叶片NSC及可溶性糖和淀粉、氮含量与氮分配对海拔的响应并不一致^[21-27],这种差异的潜在驱动因素,仍不是特别清楚^[7],对于NSC与氮和氮分配相互关系方面的研究仍然缺乏。

大叶醉鱼草(*Buddleja davidii*) 在川西亚高山林区分布广泛,海拔跨度较大,适应能力强,是研究植物对海拔响应与适应的理想物种。通过本研究,试图回答以下科学问题:1) 随海拔升高,大叶醉鱼草叶片NSC及可溶性糖和淀粉,和氮含量及氮分配的响应如何? 2) 大叶醉鱼草叶片NSC与氮和氮分配之间有什么样的关系? 3) 大叶醉鱼草叶片NSC及可溶性糖和淀粉,和氮含量及氮分配情况在植物适应与响应不同海拔环境的过程中有什么样的作用?

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区域概况

巴郎山位于横断山脉东部,青藏高原东南缘的邛崃山东坡,地处卧龙自然保护区范围(30°45'—31°25'N, 102°52'—103°24'E),是四川盆地向川西高原的过渡地带,海拔跨度较大,最高5040 m。属亚热带内陆山地气候,冬寒夏凉、干湿季节明显,植物种类丰富。在海拔2700 m地带,年平均气温8.4℃,≥0℃的活动积温为4000℃,年平均降水量861.8 mm,其中生长季5—9月的降水量占全年降水量的68.1%,年平均相对湿度在

80%左右。山地棕壤为其主要土壤类型^[28-29],土壤有机质含量在2%—8%,土壤呈微酸性反应,pH值6.0—6.5。阳离子交换量每100 g $\pm$ 20—40 cmol(+),交换性阳离子以钙、镁和钠为主^[30]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地选取与样品采集

2016年7—8月,沿巴郎山选择5个不同海拔(2200 m、2500 m、3100 m、3400 m和3700 m)的研究地点,每个地点选取7株不被遮挡的生长良好的大叶醉鱼草植株,每个植株选择2—3片新的完全伸展健康的向阳叶片,用于光合参数的测定。每株取30片鲜叶片,进行扫描(Perfection v700 Photo, Epson, Nagano-ken, Japan),用于估算叶片面积,随后在105℃烘箱中杀青带回,放入(70 $\pm$ 2)℃的烘箱中烘干至恒量,称量叶片干重,并进行比叶重(LMA, g/m²)的计算。随后粉碎并过0.25 mm筛,用于测定叶片NSC含量和氮含量;另取1份鲜叶片用锡纸包裹,存于液氮中带回,用于叶片细胞壁氮含量和叶绿素含量(C_{chl})的测定。

1.2.2 光合参数的测定

在晴天的09:00—15:00使用Licor-6400便携式光合作用测定系统(LI-Cor, Lincoln, NE, USA),适配6400-40荧光叶室对植物叶片进行光响应曲线、CO₂响应曲线和叶绿素荧光参数的测定。测定时使用高枝剪取下树枝后立即插入装满清水的桶中,随后在水里进行二次剪切,剪掉树枝底端以防因气体栓塞而影响植物相关叶片光合参数。

对叶片进行光响应曲线及CO₂响应曲线的测定。测定时将叶室温度设定为25℃,湿度控制在60%—80%。气体交换测定时首先将参比室CO₂浓度设定为大气CO₂浓度,按照由高到低依次为1800、1500、1200、1000、800、600、400、200、150、100、80、50、20、0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的光合光子通量密度(PPFD)梯度测定叶片光响应曲线,利用获得的光响应曲线确定光饱和点。在饱和PPFD下,将叶室CO₂浓度设定为400 $\mu\text{mol/mol}$,待系统稳定后进行CO₂响应曲线测定,将参比室CO₂浓度按照400、200、150、100、80、50、400、600、800、1000、1200、1500、1800和2000 $\mu\text{mol/mol}$ 进行设定。在饱和PPFD、大气CO₂浓度下,叶片经充分光活化后,进行叶绿素荧光参数测定,设定饱和脉冲光光强>8000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (0.8s)。

1.2.3 叶肉导度、最大羧化速率和最大电子传递速率的估算

叶肉导度(g_m , molCO₂ m⁻² s⁻¹)的估算使用Harley等^[31]提出,并由Loreto等^[32]改进的 J 变量法。对叶片最大羧化速率(V_{cmax} , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)和最大电子传递速率(J_{max} , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)的估算使用Sharkey等^[33]提供的Microsoft Excel拟合程序。

1.2.4 叶片NSC含量的测定

叶片NSC含量为可溶性糖和淀粉含量之和,其中可溶性糖主要对单糖(这里指葡萄糖和果糖)和多糖两个部分进行了分析,所有含量的单位均为百分比干重。

参照《现代使用仪器分析方法》^[34],进行可溶性糖的提取。将约0.5 g干粉样品与50 mL蒸馏水一起加入锥形瓶中。在蒸汽锅中煮沸2 h后,将溶液样品冷却,然后定容过滤,滤液待上机。将滤液注入装有Sugar-Pak I柱的Waters 2695高效液相色谱仪(Waters-Millipore, Milford, MA, USA)中,进行葡萄糖、果糖、多糖等可溶性糖的测定。

参照《食品物理化学分析方法》^[35],进行淀粉的提取。将约0.1 g干粉样品加到装有10 mL蒸馏水的塞管中,并加入1 mL 2:1的HCL,然后在100℃下水浴8 h。冷却后,用40%NaOH将pH调至中性,然后定容过滤,滤液待上机。淀粉含量的测定方法与可溶性糖的测定方法相同。

1.2.5 叶片氮含量及氮分配比例的测定与计算

用凯氏定氮法测定叶片氮含量(g/kg),采用化学分离法测定细胞壁氮含量(g/kg)^[36],采用分光光度计法测定叶绿素含量^[37]。叶片氮分配的计算参见Niinemets和Tenhunen^[38]:

$$P_R = \frac{V_{c \max}}{6.25 \times V_{cr} \times N_{area}}$$

$$P_B = \frac{J_{\max}}{8.06 \times J_{mc} \times N_{area}}$$

$$P_L = \frac{C_{chl}}{C_B \times N_{area}}$$

$$[C_B] = 1.94 + \frac{12.6}{[LMA]}$$

$$P_P = P_R + P_B + P_L$$

$$P_P + P_{CW} + P_{other} = 1$$

式中: P_R (g/g) 为核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶 (Rubisco) 氮分配比例, P_B (g/g) 为生物力能学组分氮分配比例, P_L (g/g) 为捕光组分氮分配比例。 N_{area} 是单位面积氮含量 (g/m²)。 V_{cr} 为 Rubisco 比活, J_{mc} 为单位细胞色素 f (Cytochrome f) 的最大光合电子传递速率, 在 25℃ 时 V_{cr} 为 20.78 (μmolCO₂ (g Rubisco)⁻¹ s⁻¹), J_{mc} 为 155.64 (μmol electron (μmol cytochrome f)⁻¹ s⁻¹)。 C_{chl} 为叶绿素浓度 (mmol/m²), C_B 为捕光组分中叶绿素与氮的比值 (mmol Chl (g N)⁻¹), 取值可以利用拟合出的 C_B 与 LMA 的线性公式来进行计算, 其相关系数较高 ($R^2=0.97$), 可以在多种植物类型中广泛应用^[19]。 P_P (g/g) 为光合系统氮分配比例; P_{CW} (g/g) 为细胞壁氮分配比例, 是细胞壁氮含量和单位干质量叶片氮含量之商; P_{other} (g/g) 为其他组分氮分配比例。

1.3 数据处理

采用 SPSS 22 软件对数据进行统计分析。采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 检验不同海拔间 NSC、可溶性糖和淀粉含量、氮和氮分配比例的差异, 并用 Tukey 方法进行多重比较, 在 $P<0.05$ 时差异显著; 采用 Spearman 相关分析 NSC 及可溶性糖和淀粉含量, 和氮分配比例之间的关系。利用 Origin 8 软件作图。

2 结果与分析

2.1 大叶醉鱼草叶片 NSC、淀粉和可溶性糖含量随海拔的变化

随海拔升高, 大叶醉鱼草叶片单糖、可溶性糖、淀粉和 NSC 含量呈增加趋势, 而多糖含量、可溶性糖/淀粉在海拔间无显著差异 (图 1)。单糖在海拔 3400 m 和 3700 m 含量较高, 而在海拔 2200 m 和 2500 m 较低, 前者平均是后者的 4.5 倍。可溶性糖在海拔 3700 m 含量最高, 在海拔 2200 m 最低, 海拔 3700 m 的可溶性糖含量是 2200 m 的 2.4 倍。淀粉在海拔 3700 m 含量最高, 而在海拔 2500 m 最低, 海拔 3700 m 的淀粉含量是 2500 m 的 1.6 倍。NSC 含量在海拔 3700 m 最高, 而在海拔 2200 m 和 2500 m 最低, 前者平均是后者的 1.9 倍。海拔每升高 1000 m 大叶醉鱼草叶片单糖、可溶性糖、淀粉和 NSC 含量分别增加 6.2、10.9、5.0 和 15.9 g/100g。

2.2 大叶醉鱼草叶片氮分配比例随海拔的变化

不同海拔间 P_P 、 P_R 、 P_B 和 P_L 没有显著差异 (图 2)。随海拔升高, 叶片 P_{CW} 呈降低的趋势, 海拔 2200 m 的 P_{CW} 最高, 而海拔 3400 m 和 3700 m 的 P_{CW} 较低, 前者平均为后者的 2 倍。叶片分配于除光合系统与细胞壁以外的其他组分的氮比例 (P_{other}) 随海拔的升高则呈增加的趋势, 海拔 3700 m 的 P_{other} 最高, 海拔 2200、2500、3100 m 较低, 前者平均为后者的 2.6 倍。此外, 沿海拔梯度大叶醉鱼草叶片 P_R 和 P_{CW} 没有表现出显著的相关关系 (图 3)。

2.3 大叶醉鱼草叶片 NSC/N 比值随海拔的变化

如图 4 所示, 随海拔升高, 大叶醉鱼草叶片 NSC/N 比值呈增加的趋势, 海拔 3400 m 和 3700 m 显著高于海拔 2200 m 和 2500 m。

2.4 大叶醉鱼草叶片 NSC、可溶性糖和淀粉含量与氮分配比例的相关性

如表 1 所示, 大叶醉鱼草叶片可溶性糖含量与淀粉含量、NSC 和 P_{other} 显著正相关, 与 P_{CW} 显著负相关。淀

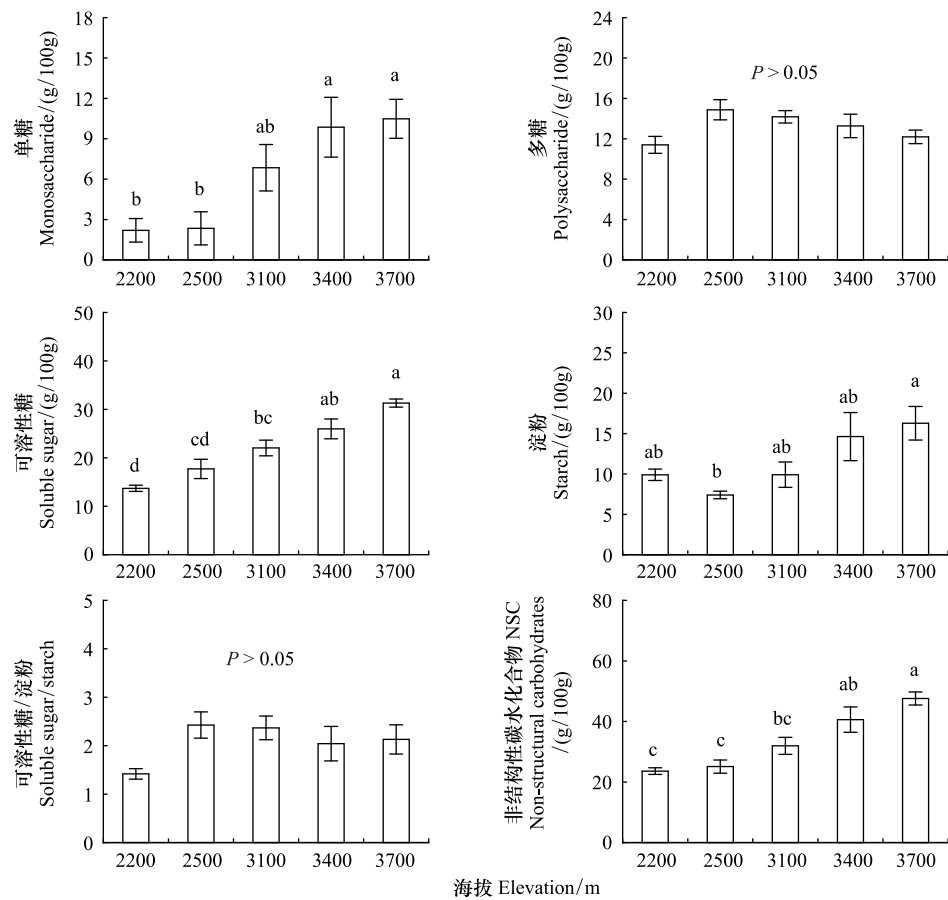


图1 不同海拔大叶醉鱼草叶片单糖、多糖、可溶性糖、淀粉和 NSC 含量及可溶性糖/淀粉比值

Fig.1 The contents of monosaccharide, polysaccharide, soluble sugar, starch and NSC, and soluble sugar/starch ratio of *Buddleja davidii* leaves at different elevations

不同小写字母代表不同海拔间差异显著 ($P < 0.05$); 图中数据为平均值 $\pm$ 标准误差 ($n = 5-7$)

粉含量与 NSC 含量显著正相关, 与 P_{CW} 显著负相关。NSC 含量与 P_{other} 显著正相关, 与 P_{CW} 显著负相关。 P_P 和 P_{CW} 与 P_{other} 显著负相关。

表 1 不同海拔大叶醉鱼草叶片 NSC、可溶性糖、淀粉和氮分配比例的相关系数

Table 1 Correlation coefficients of the non-structural carbohydrates (NSC), soluble sugar, starch and fraction of nitrogen allocation of *Buddleja davidii* leaves along the elevation gradients

	SS	ST	NSC	P_P	P_{CW}	P_{other}
SS	1					
ST	0.592 **	1				
NSC	0.927 **	0.851 **	1			
P_P	-0.207	-0.075	-0.170	1		
P_{CW}	-0.662 **	-0.446 *	-0.639 **	0.153	1	
P_{other}	0.599 **	0.365	0.560 **	-0.704 **	-0.809 **	1

* $P < 0.05$, 相关性显著; ** $P < 0.01$, 相关性极显著; 缩写字母分别表示: 可溶性糖 (soluble sugar, SS)、淀粉 (starch, ST)、非结构性碳水化合物 (non-structural carbohydrates, NSC)、叶片分配于光合系统的氮比例 (the fraction of leaf nitrogen allocated to photosynthetic apparatus, P_P)、细胞壁的氮比例 (the fraction of leaf nitrogen allocated to cell wall, P_{CW}) 和其他组分的氮比例 (the fraction of leaf nitrogen allocated to other components, P_{other})

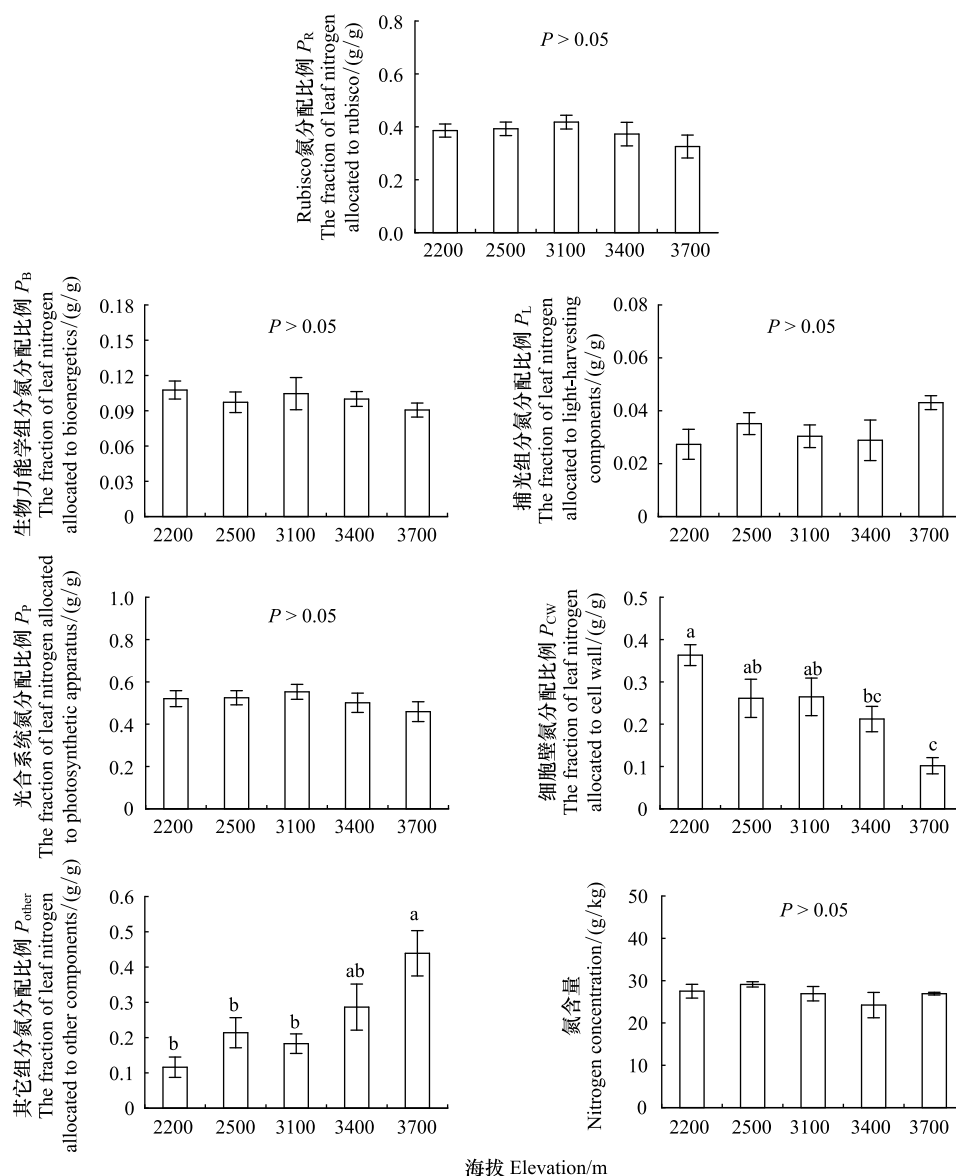


图2 不同海拔大叶醉鱼草叶片氮和氮分配比例

Fig.2 Nitrogen concentration and fraction of nitrogen allocations of *Buddleja davidii* leaves at different elevations

不同小写字母代表不同海拔间差异显著 ($P < 0.05$); 图中数据为平均值 $\pm$ 标准误差 ($n = 5-7$)

3 讨论

3.1 大叶醉鱼草叶片 NSC、可溶性糖和淀粉含量的海拔响应

大叶醉鱼草叶片 NSC 含量随海拔升高而增加 (图 1), 这与 Wang 等^[7] 对川滇高山栎 (*Quercus aquifolioides*)、Wang 等^[39] 对岳桦 (*Betula ermanii*) 研究得到了一致的结果, 但也有研究得到了不同的变化趋势^[21, 40], 这可能是受树种、研究区域生境 (如温度、水分)、竞争等因素的影响^[5, 13, 21]。对 NSC 进一步的分析发现 NSC 含量沿海拔的变化趋势与可溶性糖和淀粉含量的变化趋势一致, 可溶性糖/淀粉比值随海拔没有显著的变化趋势 (图 1), 且 NSC 含量、可溶性糖和淀粉含量三者间相互显著正相关 (表 1), 说明高海拔大叶醉鱼草叶片 NSC 含量的增加是可溶性糖和淀粉含量共同积累的结果, 这与以往的一些研究结果一致^[41], 但研究对象或研究地点的差异使 NSC 含量累积有不同的决定因素^[24, 27]。以往研究认为, 叶片碳储备库 (淀粉含量)

的增加是对生长速率降低的被动响应^[18],也是植物响应高海拔较恶劣的环境条件的一种保险措施^[42]。相较于非渗透调节活性物质的淀粉^[43],可溶性糖的增加提高了细胞液渗透压,为植物提供渗透保护以防止冻伤、结冰并抵御低温^[27, 44]。本研究中大叶醉鱼草叶片可溶性糖随海拔显著升高的变化趋势与单糖的变化趋势一致(图 1),说明可溶性糖的变化主要是由单糖含量引起的。单糖通常用作细胞呼吸和其他分子合成的渗透调节物质和底物,主要参与维持代谢活性和渗透势,而多糖渗透活性较低,是常见的淀粉成分,允许植物大量累积^[6]。

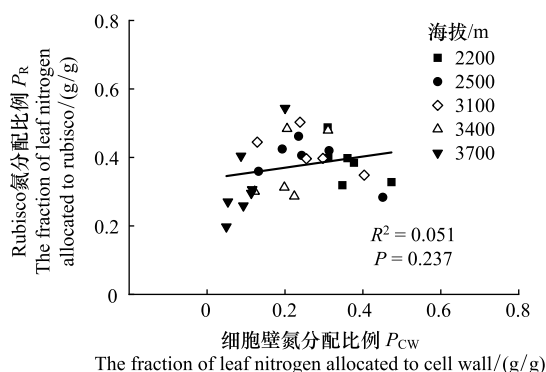


图 3 不同海拔大叶醉鱼草叶片 Rubisco 氮分配比例(P_R)和细胞壁氮分配比例(P_{CW})的关系

Fig.3 The fraction of leaf nitrogen allocated to Rubisco (P_R) in relation to the fraction of nitrogen allocated to cell wall (P_{CW}) in leaves of *Buddleja davidii* at different elevations

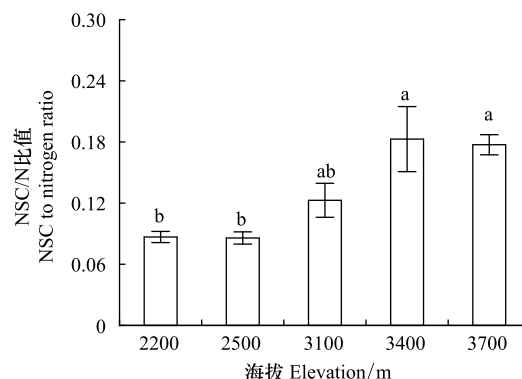


图 4 不同海拔大叶醉鱼草叶片 NSC/N 比值

Fig.4 NSC to nitrogen ratio of *Buddleja davidii* leaves at different elevations

不同小写字母代表不同海拔间差异显著 ($P < 0.05$); 图中数据为平均值 $\pm$ 标准误差 ($n = 5-7$)

叶片 NSC 含量取决于两个方面,一是碳供应(光合作用),二是碳消耗(呼吸和生长)^[14]。有研究认为高海拔较低的温度可能对光合作用有较大的限制^[45],但也有研究证实低温对植物光合作用的影响往往滞后于对体内其他生化过程的抑制^[43],生长比光合作用对寒冷更敏感^[44, 46]。一些研究认为高海拔地区的植物碳供应是充足的^[25, 47],因此在这种前提下,高海拔较高的叶片 NSC 含量与其他同化需求(如呼吸、生长等)的降低有关^[8]。有很多研究证实,低温下的植物生长会大大降低^[46, 48],随海拔升高的低温诱导限制了植物光合同化产物转化为结构性物质^[43],致组织形成受限,从而导致充足的碳没能被生长利用^[49],进而引起叶片 NSC 的累积。

3.2 大叶醉鱼草叶片氮分配比例的海拔响应

大叶醉鱼草叶片氮含量没有随海拔变化发生显著的差异(图 2),这与以往的一些研究结果一致^[7]。但不同植物物种与研究区域的差异,会使叶片氮含量随海拔变化呈现出不一致的变化趋势^[50]。大叶醉鱼草叶片分配于各组分的氮比例随海拔升高表现出了不一致的变化趋势(图 2)。叶片 P_P 、 P_R 、 P_B 和 P_L 在海拔间差异不显著,这与以往的研究结果不完全一致^[23, 26],因此,植物分配于光合系统中各组分的氮与海拔并没有一致的变化趋势,引起这些差异的原因可能是植物物种、生境以及叶经济性状的不同^[51]。随海拔升高而分别降低和升高的 P_{CW} 和 P_{other} 与以往对糙皮桦(*B. utilis*) 叶片沿海拔梯度氮分配的研究结果一致^[28],说明随海拔升高,大叶醉鱼草叶片并没有通过调高 P_P 来增强资源获取能力,而是通过调整 P_{CW} 和 P_{other} 来适应变化的生境。

以往的研究认为 P_R 和 P_{CW} 间的关系代表了叶片分配于细胞壁的氮的变化是否影响分配于光合作用的氮,即是否存在生长和形态建成之间竞争性的取舍^[52-53]。一些研究显示 P_R 和 P_{CW} 存在权衡关系^[54-55],但同样也有研究认为 P_R 和 P_{CW} 间没有发生权衡^[53, 56]。对于 P_R 和 P_{CW} 间是否发生权衡与植物物种、生长阶段及生长环境有很大关系。本研究中,沿海拔梯度大叶醉鱼草 P_R 和 P_{CW} 没有表现出显著的负相关关系(图 3),说明

随海拔的变化 P_R 和 P_{CW} 之间可能并没有发生权衡,这也进一步证明大叶醉鱼草叶片氮分配对海拔梯度的响应主要在于对 P_{CW} 和 P_{other} 的调整。

3.3 大叶醉鱼草叶片非结构性碳水化合物与氮和氮分配比例的相关性

叶片 NSC/N 比值在很大程度上反映了 NSC 的产出和利用效率与氮的投入之间的关系^[57],随着海拔的升高,大叶醉鱼草叶片 NSC/N 比值显著增加(图 4),这与 Wang 等^[7]对川滇高山栎的研究得到了一致的趋势,有研究认为 NSC/N 比值的增加可能意味着每单位氮的投入产出了更多的 NSC,即氮的利用效率较高^[58]。通过对比大叶醉鱼草叶片 NSC 含量和氮含量随海拔的变化趋势,发现随海拔升高 NSC/N 比值的增加主要归因于随海拔增加的 NSC 含量而非海拔间差异不显著的氮含量,说明氮不是 NSC 累积的限制因子,即在不同海拔间氮对于大叶醉鱼草来说是充足的。虽然叶片光合能力和 NSC 合成受到氮的重要影响^[18],但在叶片氮充足的条件下,大叶醉鱼草叶片 NSC 含量与 P_p 没有显著的相关性(表 1),即叶片用于光合作用的氮也不是 NSC 含量在高海拔较高的累积量的直接原因。

叶片非结构性碳水化合物含量反映了可用于抵御外部不利环境的植物碳水化合物的数量^[6],尤其叶片中可溶性糖的积累对植物来说是一种耐冰冻的机制^[44]。而 P_{other} 同时也关系到植物生殖、防御、结构以及激素的生产、储存和再利用等生理过程, P_{other} 的增加可增强植物适应外界环境的能力^[19]。这也解释了本研究中大叶醉鱼草叶片 P_{other} 与 NSC 含量和可溶性糖含量的显著正相关关系(表 1)。结合 P_{other} 、NSC 含量和可溶性糖含量随海拔升高所呈现出的一致升高趋势(图 1,图 2),说明大叶醉鱼草通过支持叶片其他生理过程的活性提高了抵御高海拔较恶劣环境的能力。

4 结论

高海拔低温降低了大叶醉鱼草的同化需求,限制了叶片光合同化产物转化为生长所需的结构性物质,使叶片累积了较高的为植株提供保险措施的淀粉含量和提供渗透保护与参与代谢过程的可溶性糖含量。随海拔升高,大叶醉鱼草叶片氮和其中分配于光合系统的氮维持不变,为其在不同海拔提供了稳定的资源获取能力,高海拔增加的分配于其他组分的氮,增强了叶片其他生理过程的活性。随海拔升高而增加的叶片非结构性碳水化合物含量和分配于其他组分氮比例,与二者相互间紧密的相关性,共同为提高的大叶醉鱼草抵御和适应高海拔较恶劣生境的能力提供了支持和保证。

参考文献(References):

- [1] Jump A S, Mátyás C, Peñuelas J. The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, 24(12): 694-701.
- [2] Körner C. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22(11): 569-574.
- [3] Terashima I, Masuzawa T, Ohba H, Yokoi Y. Is photosynthesis suppressed at higher elevations due to low CO₂ pressure? *Ecology*, 1995, 76(8): 2663-2668.
- [4] Peng Y K, Bloomfield K J, Prentice I C. A theory of plant function helps to explain leaf-trait and productivity responses to elevation. *New Phytologist*, 2020, 226(5): 1274-1284.
- [5] 杜建会, 邵佳怡, 李升发, 秦晶. 树木非结构性碳水化合物含量多时空尺度变化特征及其影响因素研究进展. *应用生态学报*, 2020, 31(4): 1378-1388.
- [6] Hartmann H, Trumbore S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees - from what we can measure to what we want to know. *New Phytologist*, 2016, 211(2): 386-403.
- [7] Wang A, Wang X, Tognetti R, Lei J P, Pan H L, Liu X L, Jiang Y, Wang X Y, He P, Yu F H, Li M H. Elevation alters carbon and nutrient concentrations and stoichiometry in *Quercus aquifolioides* in southwestern China. *Science of the Total Environment*, 2018, 622-623: 1463-1475.
- [8] Chapin III F S, Schulze E, Mooney H A. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1990, 21: 423-447.
- [9] 李迈和, Kräuchi N. 全球高山林线研究现状与发展方向. *四川林业科技*, 2005, 26(4): 36-42.
- [10] Liu J F, Deng Y P, Wang X F, Ni Y Y, Wang Q, Xiao W F, Lei J P, Jiang Z P, Li M H. The concentration of non-structural carbohydrates, N,

- and P in *Quercus variabilis* does not decline toward its northernmost distribution range along a 1500 km transect in China. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1444.
- [11] Warren C R, Adams M A, Chen Z L. Is photosynthesis related to concentrations of nitrogen and Rubisco in leaves of Australian native plants? *Australian Journal of Plant Physiology*, 2000, 27(5): 407-416.
- [12] Field C B, Mooney H A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants//Givnish T J, ed. *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge: Cambridge University Press, 1986.
- [13] Li M H, Xiao W F, Shi P L, 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.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial redfield-type ratios. *Ecology*, 2004, 85(9): 2390-2401.
- [17] 王奥. 不同季节川滇高山栎生理生长特性对海拔梯度的响应[D]. 北京: 北京林业大学, 2017.
- [18] Chen L H, Dong T F, Duan B L. Sex-specific carbon and nitrogen partitioning under N deposition in *Populus cathayana*. *Trees*, 2014, 28(3): 793-806.
- [19] 史作民, 唐敬超, 程瑞梅, 罗达, 刘世荣. 植物叶片氮分配及其影响因子研究进展. *生态学报*, 2015, 35(18): 5909-5919.
- [20] Warren C R, Adams M A. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(6): 270-274.
- [21] 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.
- [22] Lei Y B, Chen K, Hao J, Yu L, Duan B L. Contrasting responses in the growth and energy utilization properties of sympatric *Populus* and *Salix* to different altitudes: implications for sexual dimorphism in Salicaceae. *Physiologia Plantarum*, 2017, 159(1): 30-41.
- [23] Bahar N H A, Ishida F Y, Weerasinghe L K, Guerrieri R, O'Sullivan O S, Bloomfield K J, Asner G P, Martin R E, Lloyd J, Malhi Y, Phillips O L, Meir P, Salinas N, Cosio E G, Domingues T F, Quesada C A, Sinca F, Escudero Vega A, Zuloaga Ccorimanya P P, Del Aguila-Pasquel J, Quispe Huaypar K, Cuba Torres I, Butrón Loayza R, Pelaez Tapia Y, Huaman Ovalle J, Long B M, Evans J R, Atkin O K. Leaf-level photosynthetic capacity in lowland Amazonian and high-elevation Andean tropical moist forests of Peru. *New Phytologist*, 2017, 214(3): 1002-1018.
- [24] 焦冬英, 杨春, 蔡传涛, 蔡志全. 不同海拔高度对星油藤叶片特性、植株生长及种子成分的影响. *热带作物学报*, 2016, 37(2): 365-371.
- [25] 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.
- [26] 冯秋红, 程瑞梅, 史作民, 刘世荣, 王卫霞, 刘兴良, 何飞. 四川巴郎山齿果酸模叶片氮素及其分配的海拔响应. *植物生态学报*, 2013, 37(7): 591-600.
- [27] Hoch G, Körner C. Global patterns of mobile carbon stores in trees at the high-elevation tree line. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21(8): 861-871.
- [28] 乌佳美, 唐敬超, 史作民, 冯秋红, 赵广东, 刘顺, 曹向文. 巴郎山糙皮桦叶片光合氮利用效率的海拔响应. *应用生态学报*, 2019, 30(3): 751-758.
- [29] 冯秋红, 程瑞梅, 史作民, 刘世荣, 刘兴良, 何飞, 曹慧明. 海拔梯度对巴郎山奇花柳叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响. *应用生态学报*, 2011, 22(11): 2841-2848.
- [30] 杨志松, 周材权, 何廷美. 四川卧龙国家级自然保护区综合科学考察报告. 北京: 中国林业出版社, 2019.
- [31] Harley P C, Loreto F, Di Marco G, Sharkey T D. Theoretical considerations when estimating the mesophyll conductance to CO_2 flux by analysis of the response of photosynthesis to CO_2 . *Plant Physiology*, 1992, 98(4): 1429-1436.
- [32] Loreto F, Di Marco G, Tricoli D, Sharkey T D. Measurements of mesophyll conductance, photosynthetic electron transport and alternative electron sinks of field grown wheat leaves. *Photosynthesis Research*, 1994, 41(3): 397-403.
- [33] Sharkey T D, Bernacchi C J, Farquhar G D, Singsaas E L. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C_3 leaves. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30(9): 1035-1040.
- [34] 于建国. 现代实用仪器分析方法. 北京: 中国林业出版社, 1994.
- [35] 刘福岭, 戴行钧. 食品物理与化学分析方法. 北京: 轻工业出版社, 1987.
- [36] Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Functional Ecology*, 2004, 18(3): 419-425.

- [37] Porra R J, Thompson W A, Kriedemann P E. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls *a* and *b* extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 1989, 975(3): 384-394.
- [38] Niinemets Ü, Tenhunen J D. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell & Environment*, 1997, 20(7): 845-866.
- [39] Wang Q W, Qi L, Zhou W M, Liu C G, Yu D P, Dai L M. Carbon dynamics in the deciduous broadleaf tree Erman's birch (*Betula ermanii*) at the subalpine treeline on Changbai Mountain, Northeast China. *American Journal of Botany*, 2018, 105(1): 42-49.
- [40] Shi Z, Deng X X, Bai D Z, Lei J P, Li M H, Zeng L X, Xiao W F. Transcriptomic analysis reveals the mechanism of *Picea crassifolia* survival for alpine treeline condition. *Forests*, 2020, 11(2): 156.
- [41] 张有福, 廉小芳, 陈春艳, 侯小改. 不同海拔核桃叶中非结构性碳水化合物相关指标的变化及相关分析. *植物资源与环境学报*, 2019, 28(2): 18-24.
- [42] Smith W K, Germino M J, Johnson D M, Reinhardt K. The altitude of alpine treeline: a bellwether of climate change effects. *The Botanical Review*, 2009, 75(2): 163-190.
- [43] 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.
- [44] Molina-Montenegro M A, Gallardo-Cerda J, Flores T S M, Atala C. The trade-off between cold resistance and growth determines the *Nothofagus pumilio* treeline. *Plant Ecology*, 2012, 213(1): 133-142.
- [45] Wardle P. Causes of alpine timberline: a review of the hypotheses//Alden J N, Mastrantonio J L, Ødum S, eds. *Forest Development in Cold Climates*. Boston, MA: Springer, 1993: 89-103.
- [46] Hoch G, Körner C. Growth and carbon relations of tree line forming conifers at constant vs. variable low temperatures. *Journal of Ecology*, 2009, 97(1): 57-66.
- [47] Hoch G, Körner C. Growth, demography and carbon relations of *Polylepis* trees at the world's highest treeline. *Functional Ecology*, 2005, 19(6): 941-951.
- [48] Fajardo A, Piper F I, Pfund L, Körner C, Hoch G. Variation of mobile carbon reserves in trees at the alpine treeline ecotone is under environmental control. *New Phytologist*, 2012, 195(4): 794-802.
- [49] Körner C. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 1998, 115(4): 445-459.
- [50] Cong Y, Li M H, Liu K, Dang Y C, Han H D, He H S. Decreased temperature with increasing elevation decreases the end-season leaf-to-wood reallocation of resources in deciduous *Betula ermanii* Cham. trees. *Forests*, 2019, 10(2): 166.
- [51] Shi Z M, Haworth M, Feng Q H, Cheng R M, Centritto M. Growth habit and leaf economics determine gas exchange responses to high elevation in an evergreen tree, a deciduous shrub and a herbaceous annual. *AoB Plants*, 2015, 7: plv115.
- [52] Funk J L, Glenwinkel L A, Sack L. Differential allocation to photosynthetic and non-photosynthetic nitrogen fractions among native and invasive species. *PLoS One*, 2013, 8(5): e64502.
- [53] Harrison M T, Edwards E J, Farquhar G D, Nicotra A B, Evans J R. Nitrogen in cell walls of sclerophyllous leaves accounts for little of the variation in photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(3): 259-270.
- [54] Onoda Y, Wright I J, Evans J R, Hikosaka K, Kitajima K, Niinemets Ü, Poorter H, Tosens T, Westoby M. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist*, 2017, 214(4): 1447-1463.
- [55] Hikosaka K, Shigeno A. The role of Rubisco and cell walls in the interspecific variation in photosynthetic capacity. *Oecologia*, 2009, 160(3): 443-451.
- [56] Tang J C, Cheng R M, Shi Z M, Xu G X, Liu S R, Centritto M. Fagaceae tree species allocate higher fraction of nitrogen to photosynthetic apparatus than Leguminosae in Jianfengling tropical montane rain forest, China. *PLoS One*, 2018, 13(2): e0192040.
- [57] Xiao L, Liu G B, Li P, Xue S. Nitrogen addition has a stronger effect on stoichiometries of non-structural carbohydrates, nitrogen and phosphorus in *Bothriochloa ischaemum* than elevated CO₂. *Plant Growth Regulation*, 2017, 83(2): 325-334.
- [58] 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.