

施肥方式对幼龄楸树非结构性碳器官分配 和生长季动态的影响

关追追, 卢奇锋, 陈 动, 邱 权, 苏 艳, 李吉跃, 何 茜*

(广东省森林植物种质创新与利用重点实验室, 华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642)

摘 要:以 6 年生楸树无性系‘9-1’为试验材料, 采用水肥一体化、穴施和不施肥(对照)3 种施肥方法, 分析施肥对楸树生长、各器官非结构性碳(NSC)含量及时间动态变化的影响, 探究楸树 NSC 分配对施肥的响应机制, 为评估楸树单株和林分碳储量提供理论依据。结果表明:(1)连续施肥 4 年后, 与对照相比, 穴施处理的树高和胸径分别提高了 4.7% 和 7.1%, 水肥一体化处理则分别提高了 7.1% 和 20.5%, 水肥一体化的施肥效果更佳。(2)不同施肥方式并未显著改变楸树各器官中可溶性糖含量, 但是水肥一体化施肥明显提高了根中淀粉和总 NSC 的积累; 可溶性糖和总 NSC 在叶和粗根中分布较多, 淀粉则在根中含量较高。(3)不同施肥方式并未显著改变楸树各生长时期可溶性糖含量, 但水肥一体化施肥明显提高了生长初期和末期淀粉和总 NSC 含量。研究发现, 在整个生长季中, 楸树叶中可溶性糖和总 NSC 一直被消耗, 枝中可溶性糖一部分被消耗用于支持叶片生长, 一部分以淀粉的形式进行储存, 而根系接受源自叶和枝的 NSC 后转化为淀粉储存起来帮助树木抵抗低温环境; 楸树遵循“碳消耗(初期)-碳消耗(中期)-碳积累(末期)”的 NSC 分配策略; 应用水肥一体化技术可显著提高楸树生物量和生产力, 在今后林木施肥试验中值得优先考虑。

关键词:楸树; 碳分配; 时间变化; 水肥一体化; 生产力

中图分类号:Q945.79; S753.53

文献标志码:A

Effects of Fertilization Regimes on the Organ Allocation and Growth-season Dynamics of Non-structural Carbon in the Young *Catalpa bungei*

GUAN Zhuizhui, LU Qifeng, CHEN Dong, QIU Quan, SU Yan, LI Jiyue, HE Qian*

(Guangdong Key Laboratory for Innovative Development and Utilization of Forest Plant Germplasm, College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: In this study, the six-year *Catalpa bungei* clone (“9-1”) was fertilized via three fertilization schemes, i. e. the integration of water and fertilizer (WF), hole fertilization (HF) and no fertilization (CK) for analyzing the effect of fertilization on the growth of *C. bungei*. In addition, this paper also studied the effect of fertilization on the content and temporal dynamics of the non-structural carbon (NSC) in tree organs, and explored the response mechanism of NSC allocation to fertilization, providing a theoretical basis for evaluating the carbon pool of *C. bungei* stand. The results showed that: (1) undergoing four-year fertilization, the tree height and diameter at breast height (DBH) of HF increased 4.7% and 7.1%, and those of WF increased 7.1% and 20.5% compared with CK, respectively. (2) Different fertilization

收稿日期: 2022-03-17; 修改稿收到日期: 2022-08-03

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0600604, 2017YFD060060404)

作者简介: 关追追(1994—), 男, 在读博士研究生, 主要从事森林培育方面的研究。E-mail: guanzhui9402@163.com

* 通信作者: 何 茜, 副教授, 硕士生导师, 主要从事森林培育与林下经济方面的研究。E-mail: heqian69@126.com

regimes did not significantly change the soluble sugar content in each organ, but the WF significantly increased the accumulation of starch and total NSC in roots. The soluble sugar and total NSC contents were more distributed in leaves and coarse roots, and starch content was higher in roots. (3) Different fertilization regimes did not significantly change the soluble sugar content during each growth period, but the WF significantly increased the starch and total NSC content during the initial and final period of growing season. The sugar and total NSC contents in leaves were consistently consumed throughout the growing season. One part of the sugar in branches was consumed to support leaf growth, and another part was stored in the form of starch. The NSCs from leaves and branches captured by roots were converted into starch, then stored to help the tree fight low temperatures. In conclusion, *C. bungei* followed the NSC allocation strategy of “carbon consumption (initial stage)-carbon consumption (middle stage)-carbon accumulation (final stage)”. In conclusion, the application of water and fertilizer integration technology could significantly improve the biomass and productivity of *C. bungei*, which was worthy of priority in forest fertilization in the future.

Key words: *Catalpa bungei*; carbon distribution; temporal dynamics; integration of water and fertilizer; productivity

碳水化合物是植物光合作用的主要产物,包括结构性碳水化合物(structural carbohydrate, SC)和非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)。植物中能量的主要储存形式源自非结构性碳水化合物,它包括可溶性糖(蔗糖和果糖等)和淀粉,是树木生长代谢过程中重要的能源物质,可参与植物呼吸、生长以及渗透调节过程^[1-2]。树木依赖并消耗积累的碳库,NSC的季节变化势必会影响源汇之间的平衡^[3]。当生理代谢需求超过光合固碳量,树木体内 NSC 被消耗,反之,碳库得到补充^[4]。叶片是植物碳同化的主要器官,叶片形态间的差异势必会影响碳吸收过程,改变 NSC 的季节分配模式^[5]。目前,许多学者已经报道了落叶和常绿树种 NSC 动态变化间的差异,他们发现,与常绿树种相比,落叶树种 NSC 季节性波动十分明显^[6-8]。在树木生长期,由于光合作用较强,落叶树种体内积累了大量 NSC,而在休眠期光合强度减弱,植物呼吸消耗导致体内 NSC 有所降低,这引起了 NSC 的季节性波动^[9]。只有了解了树木各器官 NSC 的大小和季节动态变化特征,才能对单株林木以及整个林分碳储进行量化^[3,10]。目前针对灌木或草本体内 NSC 的研究较多^[11-12],对乔木 NSC 的研究也多局限于某一单个器官(例如叶)^[13-14],但树木器官 NSC 间的协同以及时间动态变化的报道较少。

作为一种珍贵落叶树种,楸树(*Catalpa bungei*)生长迅速,树干通直,具有极高的经济和观赏价值。施肥是一项重要的营林措施,目前涉及施肥对楸树苗木生长及养分利用的研究较多^[15-17],有关楸树林分碳分配对施肥响应的报道较少。据报道,水肥一

体化技术具有提高水分和肥料利用率、有利于农业生产可持续发展等优点,能大幅降低肥料用量,减少养分如氮素的淋失损失^[18]。目前将水肥一体化技术应用于经济作物的研究较多^[19-21],关于林木的有关研究鲜有报道。基于此,笔者通过不同施肥措施(水肥一体化、穴施以及不施肥)来探究楸树林木生长、各器官 NSC 分配及时间动态变化对施肥的响应。本研究结果可为深入了解落叶树种器官 NSC 分配以及碳储变化提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

研究地位于山东省济南市章丘区枣园保育库(36°25′~37°09′N, 117°10′~117°35′E)。属于温带季风气候,年均气温 12.8℃,月均最高气温 27.2℃(7月),最低气温-3.2℃(1月),无霜期 192 d,年均降水量 600.8 mm,年日照时数 2 647.6 h。土壤类型有褐土、潮土和棕壤。

1.2 样地调查与施肥

2017 年 3 月,选择 2 年生的楸树无性系“9-1”进行造林,所造纯林密度为 833 株·hm⁻²(3 m×4 m),宽行窄株距,造林面积为 0.8 hm²。造林后一直未进行林分抚育。造林 3 个月,测得树木平均树高为 4.2 m,平均胸径为 4.0 cm。所调查楸树土壤 pH 为 7.67,有机质为 19.64 g·kg⁻¹,全氮含量为 0.91 g·kg⁻¹,全磷含量为 0.53 g·kg⁻¹,全钾含量为 16.7 g·kg⁻¹,碱解氮含量为 81.88 mg·kg⁻¹,有效磷含量为 32.10 mg·kg⁻¹,速效钾含量为 176.82 mg·kg⁻¹。

2018年5月初,随机设置9个样地开展施肥试验,每个样地面积约为400 m²。共设置3种施肥方案,分别为水肥一体化(WF)、穴施(HF)以及不施肥对照(CK)。将各施肥措施随机分配于样地中,保证每个施肥处理3次重复。样地之间均设置有隔离带,隔离带的宽度约6~8 m。于2018年5月进行首次施肥,根据前期的施肥经验,每株施肥量控制为纯N约24 g、P₂O₅约8 g和K₂O约16 g,随后每年施肥量递增20%。穴施是在距离树干南北向50 cm的位置挖深约20~30 cm的洞穴,并将肥料一次性施入树木根系附近。水肥一体化是借助智能滴灌设备(HN-BXE, Huinong Automation Company, China)将肥料溶于水中滋润根系的方法。其方法是将全年施肥量等分为12份,从5月初开始,每10 d施肥一次,每个月施肥3次,9月初结束施肥。于2021年5月和11月调查了楸树林分生长情况(表1)。样地设置后,根据树木生长调查结果,每个样地设置5株标准木。

1.3 野外取样与NSC测定

于2021年生长季初期(5月上旬)、中期(7月中旬)和末期(9月下旬)对楸树叶、枝、粗根和细根进行采集。在标准木上,使用高枝剪剪取位于树冠中部南向的枝条,摘取3~5片位于枝末端的功能叶作为枝叶样本。距离标准木树干南向30 cm的位置,使用铁锹挖取0~30 cm深的根系,根据根系直径大小,分为粗根(>2 mm)和细根(≤2 mm)。所有样本收集后,使用纯水冲洗干净,并置于干冰中保存,立即送回实验室进行杀青(105 ℃, 30 min),随后在65 ℃条件下烘干72 h。在进行NSC分析前,将所有烘干样品研磨成细粉,过0.2 mm筛,置于封口袋中保存。

在实验室使用蒽酮-硫酸法^[22]对样品NSC进行测定。NSC主要包括可溶性糖(主要是葡萄糖、果糖和蔗糖)和淀粉两部分。NSC含量用干重的百分比表示。总NSC为可溶性糖与淀粉的总和。

1.4 数据统计分析

在方差分析前,检验数据是否符合正态分布,使用Levene's test进行方差齐性检验。当处理间方差齐性或不齐性时,分别使用Duncan和Dunnnett's T3对均值进行多重比较。使用双因素方差分析(two-way ANOVA)来探究施肥和器官(或生长时期)对NSC各组分含量的影响。使用Pearson对器官NSC进行相关性分析。使用Origin(2021 Edition, OriginLab Company, US)进行制图。

2 结果与分析

2.1 施肥方式对幼龄楸树生长的影响

各施肥处理均不同程度提高了楸树树高和胸径生长(表1)。其中,在11月份,与不施肥对照相比,穴施和水肥一体化施肥处理的树高分别提高了4.7%和7.1%,胸径分别提高了7.1%和20.5%。水肥一体化施肥的胸径显著高于穴施和不施肥对照($P<0.05$)。经历一个生长季,楸树的树高、胸径在各施肥条件下均有所增加,但是增加幅度略有不同,树高增幅表现为水肥一体化(9.6%)>穴施(8.5%)>不施肥(3.7%),胸径则表现相反,为不施肥(24.5%)>穴施(23.6%)>水肥一体化(22.4%)。总体而言,水肥一体化的施肥效果要优于穴施。

2.2 施肥方式对幼龄楸树NSC器官分配的影响

楸树各器官中NSC各组分含量在施肥方式下的变化不尽相同(表2)。其中,楸树叶、枝、粗根、细根的可溶性糖含量在不同施肥措施间差异均未达到显著水平($P>0.05$);楸树叶、枝中淀粉含量在各施肥措施间仍无显著差异,粗根和细根中的淀粉含量在水肥一体化处理(WF)下均显著高于对照(CK),增幅分别为70.2%和18.6%,但在穴施处理(HF)下均与CK无显著差异;与淀粉含量表现类似,楸树叶、枝总NSC含量并未受到施肥方式的显著影响,但粗根中总NSC含量在WF处理下显著高于CK(22.2%),细根中总NSC含量在WF处理下显著高于HF处理,而与CK无显著差异,HF处理粗根和细根中总NSC含量均与CK无显著差异;施肥方式对楸树各器官糖淀比影响较小,叶、粗根以及细根糖淀比在不同施肥措施间差异均不显著($P>0.05$),仅HF处理枝中的糖淀比显著高于CK。同时,在相同施肥措施下,各器官间总NSC及其组分含量均存在显著差异,但各器官NSC的分配特征在施肥方式间相似。其中,各施肥方式下楸树的可溶性糖含量均表现为粗根和叶片显著高于枝和细根,并以粗根最高;淀粉含量均表现为粗根和细根明显高于枝和叶,并以粗根最高,均与枝和叶差异显著;总NSC含量也表现为粗根和叶片明显高于枝和细根,并以粗根最高,均与枝和细根差异显著;糖淀比仍以叶和粗根较高。可见,水肥一体化施肥显著提高了淀粉在楸树粗根中的积累量,从而显著提高了总NSC在粗根中的积累量;各施肥方式下楸树可溶性糖、淀粉和总NSC均在粗根中分配最多,而在枝中均分配较少,施肥方式对NSC在器官中的分配没有明显影响。

表 1 楸树林分生长情况调查
Table 1 Investigation on stand growth of *C. bungei*

施肥方式 Fertilization method	树高 Tree height/m			胸径 Diameter at breast height/cm		
	5 月 May	11 月 November	增幅 Increasing range/%	5 月 May	11 月 November	增幅 Increasing range/%
CK	8.2±0.78a	8.5±0.63a	3.7	10.2±1.17b	12.7±0.99b	24.5
HF	8.2±0.64a	8.9±0.41a	8.5	11.0±1.09b	13.6±0.66b	23.6
WF	8.3±0.73a	9.1±0.58a	9.6	12.5±1.19a	15.3±0.82a	22.4

注:CK. 不施肥;HF. 穴施;WF. 水肥一体化。同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。下同
Note: CK. No fertilization; HF. Hole fertilization; WF. Integration of water and fertilizer. Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among treatments ($P<0.05$). The same as below

表 2 楸树器官 NSC 分配随施肥方式的变化
Table 2 Changes of NSC allocation in the *C. bungei* organs with fertilization regimes/%

器官 Organ	可溶性糖 Soluble sugar			淀粉 Starch		
	CK	HF	WF	CK	HF	WF
叶 Leaf	6.19±0.40aA	5.25±0.43aB	5.43±0.44aA	2.27±0.08aC	2.12±0.06aB	2.24±0.08aB
枝 Branch	3.63±0.17aB	3.68±0.16aC	3.63±0.14aB	2.38±0.09aBC	2.09±0.12aB	2.17±0.09aB
粗根 Coarse root	6.62±0.38aA	7.03±0.37aA	6.54±0.35aA	3.22±0.25bA	3.60±0.30bA	5.48±0.69aA
细根 Fine root	3.53±0.33aB	3.12±0.25aC	3.36±0.23aB	3.01±0.22bAB	3.15±0.16abA	3.57±0.16aA

器官 Organ	总 NSC Total NSC			糖淀比 Soluble sugar/starch		
	CK	HF	WF	CK	HF	WF
叶 Leaf	8.46±0.40aA	7.37±0.45aB	7.68±0.49aB	2.94±0.25aA	2.54±0.23aA	2.38±0.17aA
枝 Branch	6.02±0.16aB	5.78±0.16aC	5.80±0.16aC	1.65±0.11bB	2.22±0.22aA	1.80±0.10abB
粗根 Coarse root	9.84±0.40bA	10.63±0.46abA	12.02±0.71aA	2.70±0.29aA	2.55±0.25aA	2.19±0.26aAB
细根 Fine root	6.54±0.32abB	6.27±0.23bBC	6.93±0.24aB	1.49±0.20aB	1.17±0.14aB	1.05±0.10aC

注:同一器官内不同小写字母表示施肥处理间差异显著($P<0.05$),同一施肥处理内不同大写字母表示器官间差异显著($P<0.05$)
Note: Different normal letters in the same organ indicate significant differences among fertilization treatments ($P<0.05$), and different capital letters in the same fertilization treatment indicate significant differences among organs ($P<0.05$)

2.3 施肥方式对楸树体内 NSC 生长季变化的影响

表 3 显示,施肥方式对不同生长时期楸树体内可溶性糖含量均没有显著影响($P>0.05$);施肥方式对生长中期楸树体内淀粉含量也无显著影响,而对生长初期和末期淀粉含量均有显著影响,均表现为 WF 处理显著高于 HF 处理和 CK,而 HF 处理与 CK 之间无显著差异,WF 处理初期和末期淀粉含量分别比 CK 显著提高了 24.6%和 46.0%;施肥方式对生长初期、中期的总 NSC 含量影响也不显著($P>0.05$),末期总 NSC 含量在水肥一体化施肥后比不施肥对照显著提高 21.5%,而在穴施后无显著变化;穴施方式对楸树不同生长时期糖淀比均无显著影响,水肥一体化施肥楸树生长中期和末期糖淀比也均与对照无显著差异,仅导致生长初期糖淀比比对照显著降低。同时,从楸树各生长时期 NSC 组分

含量分配情况来看,各施肥方式下不同时期的 NSC 组分含量分配规律基本一致。其中,可溶性糖和总 NSC 含量大致呈“V”型变化,即初期含量显著较高,中期含量迅速大幅降低,末期含量有所回升;淀粉含量随时间的变化呈现逐渐上升的趋势,至末期达到峰值,且各生长期之间大多存在显著差异。

2.4 楸树器官 NSC 及其组分含量间的相关性

由图 1 可知,楸树叶可溶性糖、总 NSC 含量与枝、粗根和细根淀粉含量呈负相关关系;枝可溶性糖含量与粗根、细根可溶性糖含量呈正相关关系;粗根可溶性糖含量与细根可溶性糖含量呈正相关关系,但与细根淀粉含量呈负相关关系。纵观整个生长季,随着楸树各器官中可溶性糖以及叶、枝和细根中总 NSC 含量的消耗,提高了细根中淀粉,以及粗根中淀粉和总 NSC 的积累(表 4)。

表 3 楸树生长季 NSC 变化对施肥方式的响应

Table 3 Responses of NSC changes in the growing season of *C. bungei* to the fertilization regimes/%

生长季 Growing season	可溶性糖 Soluble sugar			淀粉 Starch		
	CK	HF	WF	CK	HF	WF
初期 Initial period	7.80±0.30aA	7.42±0.31aA	7.35±0.33aA	1.95±0.05bC	2.05±0.06bC	2.43±0.09aB
中期 Midterm period	3.82±0.22aB	3.32±0.16aB	3.54±0.15aB	2.59±0.08aB	2.58±0.10aB	2.41±0.10aB
末期 Final period	3.78±0.21aB	4.00±0.28aB	3.73±0.20aB	3.52±0.20bA	3.49±0.25bA	5.14±0.53aA

生长季 Growing season	总 NSC Total NSC			糖淀粉比 Soluble sugar/starch		
	CK	HF	WF	CK	HF	WF
初期 Initial period	9.74±0.31aA	9.47±0.34aA	9.78±0.35aA	4.15±0.20aA	3.72±0.17aA	3.17±0.17bA
中期 Midterm period	6.41±0.25aC	5.89±0.18aC	5.95±0.17aB	1.52±0.09aB	1.40±0.09aB	1.61±0.09aB
末期 Final period	7.30±0.34bB	7.49±0.47bB	8.87±0.69aA	1.18±0.06abB	1.49±0.17aB	0.99±0.07bC

注:同一生长季不同小写字母表示施肥间差异显著($P<0.05$),同一施肥处理不同大写字母表示生长季间差异显著($P<0.05$)

Note: In the table, different lowercase letters in the same growing season indicate significant differences among fertilization regimes ($P<0.05$), and different capital letters in the same fertilization treatment indicate significant differences among the growing seasons ($P<0.05$)

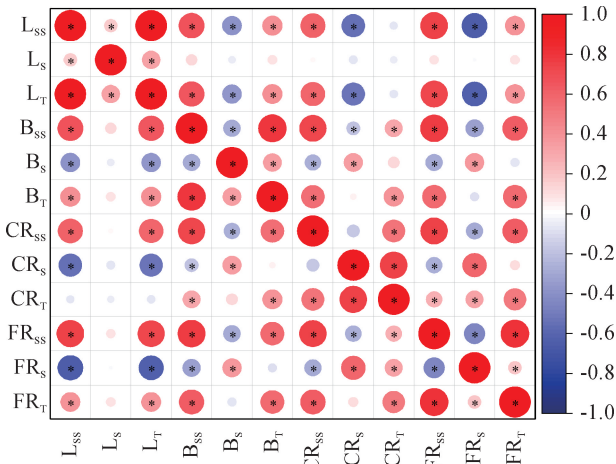
表 4 生长季楸树器官 NSC 含量变化

Table 4 Changes of NSC concentrations in *C. bungei* organs during growth season/%

器官 Organ	可溶性糖 Soluble sugar			淀粉 Starch			总 NSC Total NSC		
	初期 IP	末期 FP	变化量 Variation	初期 IP	末期 FP	变化量 Variation	初期 IP	末期 FP	变化量 Variation
叶 Leaf	9.214	2.885	-6.328	2.327	2.154	-0.173	11.541	5.039	-6.502
枝 Branch	4.842	3.378	-1.464	1.841	2.611	0.770	6.683	5.989	-0.694
粗根 Coarse root	9.455	6.183	-3.271	2.184	7.310	5.126	11.639	13.493	1.855
细根 Fine root	5.968	2.900	-3.068	2.261	4.129	1.868	8.229	7.029	-1.200

注:IP, 生长初期;FP, 生长末期

Note: IP, Initial period of growing season; FP, Final period of growing season



L. 叶片;B. 枝;CR. 粗根;FR. 细根;SS. 可溶性糖;S. 淀粉;
T. 总 NSC;*. $P<0.05$

图 1 楸树器官 NSC 间的相关性分析

L. Leaf; B. Branch; CR. Coarse root; FR. Fine root;
Ss. Soluble sugar; S. Starch; T. Total NSC. *. $P<0.05$

Fig. 1 Correlation analysis of NSC in different organs of *C. bungei*

3 讨论

施肥可明显改变树木的生产力。本研究发现,与不施肥对照相比,穴施条件下楸树胸径提高了 7.1%,尤其是水肥一体化施肥的增产效果十分明显,胸径提高了 20.5%。这与秘洪雷等^[23]的研究结果部分一致。他们发现,与不施肥对照相比,滴灌施肥(水肥一体化)条件下欧美杨 107 (*Populus euramerica* cv. ‘74/76’) 的胸径年增量提高了 19.9%~44.7%,蓄积年增量提高了 18.2%~54.6%。贺曰林^[24]研究发现,与空白对照相比,最佳的水肥配比下,‘毛白杨 S86’ (*Poplar tomentosa* S86) 人工林的胸径、树高和林地生产力分别提高了 15.6%、4.9%和 51.0%。究其原因可能是水肥一体化施肥增强了磷、钾等元素在土壤中的移动性,提高其利用效率,改善了土壤理化性质,提高了土壤孔隙度,进而有利于植物根系的生长发育;同时增强了叶片光合作用能力,促进了光合产物的积累,特别是

增加了根系中的碳分配比例,进而提高了树木生物量和生产力^[25-27]。

养分添加改变了植物的光合速率,进而可能影响其体内 NSC 数量及分配模式^[28]。魏丽娜等^[13]发现水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)叶片可溶性糖的质量分数随着施氮量的增加而加大,细根淀粉和总 NSC 质量分数在施磷水平相同的情况下,表现出随施氮量的增加呈逐渐降低的趋势。Kong 等^[29]发现施氮、磷、钾肥降低了尾巨桉(*Eucalyptus urophylla* × *E. grandis*)地下器官(主要是粗根)的可溶性糖含量,可溶性糖含量的消耗用以帮助树木抵抗干旱胁迫。Peng 等^[30]发现与对照相比,施氮、磷肥显著降低了辣木(*Moringa oleifera*)叶片、茎和根中的 NSC 含量,这可能是由于施氮、磷肥后生物量增加引起的稀释效应。本研究发现,施肥虽然没有显著改变叶、枝中可溶性糖和淀粉含量,但是与不施肥对照和穴施相比,水肥一体化施肥明显提高了淀粉在根中的积累。产生不同结果的原因可能是由于树木的生活策略、施肥方式的不同引起的器官碳分配间的差异。从各器官总 NSC 分配情况来看,楸树叶和粗根中总 NSC 分配较高,枝中总 NSC 分配较低。一方面由于初期叶芽生长需要消耗枝中 NSC 引起枝 NSC 降低,另一方面叶通过光合作用固定了一部分碳,上一年光合产物的积累导致粗根中 NSC 含量升高。

不同施肥方式没有明显改变各生长时期楸树可溶性糖含量,但水肥一体化施肥明显提高了生长初期和末期淀粉和总 NSC 含量。楸树体内 NSC 含量的动态变化可能是由于树木在生长季响应环境变化(光照、温度和降水等)以及施肥而启动的碳分配策略。此外,从各生长时期 NSC 组分含量分配情况来看,可溶性糖和总 NSC 初期含量较高,中期含量迅速降低,末期含量有所回升,而淀粉含量一直增加。

致谢:感谢卢奇锋、陈动对试验的帮助,感谢邱权、苏艳、李吉跃、何茜老师对本文方案设计提出的宝贵意见以及对手稿的修改,感谢鲁仪增、韩庆军和栗宁宁老师对材料收集过程中提供的帮助,感谢王军辉、麻文俊老师提供了试验器材以及试验林分,为本研究的顺利开展提供了物质保障。

参考文献:

[1] HARTMANN H, TRUMBORE S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees-from what we can measure to what we want to know[J]. *New Phytologist*, 2016, **211**(2): 386-403.

具体表现为,楸树生长初期叶、枝、粗根和细根中可溶性糖含量较高,至生长末期各器官可溶性糖含量一直下降,而枝、粗根和细根中淀粉含量一直增加,这与 Schädel 等^[31]和 Hoch 等^[8]的研究结果基本一致。一方面,消耗的可溶性糖用来帮助维持树木呼吸与生长;另一方面,可溶性糖转化为淀粉主要储存在枝和根中^[31]。以上结果表明楸树把更多的碳从叶转移、供给到枝和根中,以促进根吸收水分以及更多地参与到植物的形态建成中,引起楸树叶片可溶性糖和 NSC 含量的降低。

本研究虽然详细探讨了楸树不同器官 NSC 含量随时间的动态变化情况,但也存在以下几点不足之处:其一,由于取样原因,本研究未涉及树干 NSC 方面的内容,树干 NSC 的径向和纵向变异对树木 NSC 分配产生较大影响^[32],是今后研究的重点;其二,冠层高度对枝叶碳分配也会产生一定的影响^[33-34],值得进一步研究;其三,今后应结合各器官生物量数据对林木甚至整个林分碳库进行精准评估。

4 结 论

施肥提高了楸树树高和胸径生长,尤其应用水肥一体化施肥技术增产效果十分明显。不同施肥方式提高了楸树体内总 NSC 含量,且水肥一体化施肥明显提高了楸树的固碳能力。楸树器官 NSC 含量存在明显的时间动态变化,生长初期各器官可溶性糖和总 NSC 含量较高;随着树木进入快速生长阶段(中期),各器官总 NSC 含量迅速降低;树木生长减缓或者停止时(末期),枝和根的总 NSC 含量逐渐升高,粗根中积累的淀粉用于维持楸树冬季呼吸以及春季枝芽生长。总之,从提高林木产量和碳储量的角度来看,将水肥一体化施肥技术应用于营林上值得优先考虑。

[2] MELOCHE C G, DIGGLE P K. The pattern of carbon allocation supporting growth of preformed shoot primordia in *Acomastylis rossii* (Rosaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 2003, **90**(9): 1 313-1 320.

[3] FURZE M E, HUGGETT B A, AUBRECHT D M, et al.

Whole-tree nonstructural carbohydrate storage and seasonal dynamics in five temperate species[J]. *New Phytologist*, 2019, **221**(3): 1 466-1 477.

[4] CHAPIN F S, SCHULZE E D, MOONEY H A. The ecology and economics of storage in plants [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1990, **21**(1): 423-447.

[5] PALACIO S, MAESTRO M, MONTSERRAT-MARTÍ G. Seasonal dynamics of non-structural carbohydrates in two species of mediterranean sub-shrubs with different leaf phenology [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, **59**(1): 34-42.

[6] NEWELL E A, MULKEY S S, WRIGHT J S. Seasonal patterns of carbohydrate storage in four tropical tree species [J]. *Oecologia*, 2002, **131**(3): 333-342.

[7] PIISPANEN R, SARANPÄÄ P. Variation of non-structural carbohydrates in silver birch (*Betula pendula* Roth) wood [J]. *Trees*, 2001, **15**(7): 444-451.

[8] HOCH G, RICHTER A, KÖRNER C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2003, **26**(7): 1 067-1 081.

[9] KOZŁOWSKI T T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants[J]. *The Botanical Review*, 1992, **58**(2): 107-222.

[10] RICHARDSON A D, CARBONE M S, KEENAN T F, *et al.* Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees[J]. *New Phytologist*, 2013, **197**(3): 850-861.

[11] 朱亚男, 李金霞, 刘 娜, 等. 氮磷配施量对黑果枸杞叶片非结构性碳动态的影响[J]. 西北植物学报, 2020, **40**(12): 2 093-2 00.

ZHU Y N, LI J X, LIU N, *et al.* Effect of nitrogen and phosphorus fertilizer on non-structural carbon dynamics in leaves of *Lycium ruthenicum*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, **40**(12): 2 093-2 100.

[12] 孙小妹, 何明珠, 杨睿哲, 等. 白刺器官间非结构性碳水化合与 C : N : P 计量比的关联性[J]. 生态学报, 2021, **41**(3): 1 081-1 091.

SUN X M, HE M Z, YANG R Z, *et al.* Correlation of non-structural carbohydrates with C : N : P stoichiometry among the organs of *Nitraria tangutorum*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(3): 1 081-1 091.

[13] 魏丽娜, 周冠军, 孙海龙, 等. 氮磷施肥对水曲柳叶片光合特征及体内非结构性碳的影响[J]. 森林工程, 2021, **37**(5): 20-27.

WEI L N, ZHOU G J, SUN H L, *et al.* Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on photosynthetic characteristics and non-structural carbohydrate of *Fraxinus mandshurica* [J]. *Forest Engineering*, 2021, **37**(5): 20-27.

[14] 王树源, 王明浩, 牛灵芝, 等. 七种云杉针叶非结构性碳与光合特性随物候期的动态变化特征[J]. 生态学杂志, 2019, **38**(8): 2 283-2 290.

WANG S Y, WANG M H, NIU Y Z, *et al.* The temporal variation of needle's non-structural carbohydrate and photosynthetic feature with phenological periods in seven spruce species[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, **38**(8): 2 283-2 290.

[15] 烟亚萍, 刘 勇, 贺国鑫, 等. 水肥耦合对楸树苗木生长和养分状况的影响[J]. 北京林业大学学报, 2018, **40**(2): 58-67.

YAN Y P, LIU Y, HE G X, *et al.* Coupling effects of water and fertilizer on seedling growth and nutrient status of *Catalpa bungei* [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2018, **40**(2): 58-67.

[16] 白晶晶, 吴俊文, 何 茜, 等. 不同配方施肥对楸树幼苗生物量分配及养分利用的影响[J]. 华南农业大学学报, 2015, **36**(6): 91-97.

BAI J J, WU J W, HE Q, *et al.* Effects of different fertilization formulas on *Catalpa bungei* seedling biomass allocation and nutrient use efficiency[J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2015, **36**(6): 91-97.

[17] 王力朋, 李吉跃, 王军辉, 等. 指数施肥对楸树无性系幼苗生长和氮素吸收利用效率的影响[J]. 北京林业大学学报, 2012, **34**(6): 55-62.

WANG L P, LI J Y, WANG J H, *et al.* Effects of exponential fertilization on seedling growth and nitrogen uptake and utilization efficiency of *Catalpa bungei* clones[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2012, **34**(6): 55-62.

[18] 马富裕, 刘 扬, 崔 静, 等. 水肥一体化研究进展[J]. 新疆农业科学, 2019, **56**(1): 183-192.

MA F Y, LIU Y, CUI J, *et al.* Review on the research progress of water and fertilizer integration[J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2019, **56**(1): 183-192.

[19] 谢昶琰, 王 迪, 安祥瑞, 等. 滴灌减量施肥对梨树体养分及果实产量、品质的影响[J]. 江苏农业学报, 2021, **37**(6): 1 526-1 533.

XIE C Y, WANG D, AN X R, *et al.* Effects of drip irrigation and reducing fertilization on tree nutrient, fruit yield and quality of pear[J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2021, **37**(6): 1 526-1 533.

[20] 邓真华, 王军文, 王亚威, 等. 滴灌施肥对果桑生长发育及产量品质的影响[J]. 南方农业学报, 2021, **52**(8): 2 243-2 250.

DENG Z H, WANG J W, WANG Y W, *et al.* Effects of drip irrigation fertilization on growth, yield and quality of fruit mulberry in facilities cultivation[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2021, **52**(8): 2 243-2 250.

[21] 刘仲秋, 吴 浩, 朱文帅, 等. 微喷补灌水肥一体化下水氮管理对夏玉米茎秆抗倒伏研究[J]. 灌溉排水学报, 2022, **41**(2): 52-58.

LIU Z Q, WU H, ZHU W S, *et al.* Improving integration

of micro-spraying irrigation and nitrogen fertilization to increase the lodging resistance of summer maize[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2022, **41**(2): 52-58.

[22] MORRIS D L. Quantitative determination of carbohydrates with dreywood's anthrone reagent[J]. *Science*, 1948, **107** (2 775): 254-255.

[23] 秘洪雷, 兰再平, 彭晶晶, 等. 滴灌施肥条件下杨树生长及细根特性研究[J]. 灌溉排水学报, 2021, **40**(S1): 77-82.

BI H L, LAN Z P, PENG J J, *et al.* Growth and fine root characteristics of poplar under drip fertilization[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2021, **40**(S1): 77-82.

[24] 贺日林, 毛白杨 S86 人工林根区滴灌施肥及水氮调控机制研究[D]. 北京:北京林业大学, 2021.

[25] 孙玮皓, 申孝军, Mounkaila Hamani Abdoul Kader, 等. 滴灌施肥时序对不同质地土壤水氮分布的影响[J]. 灌溉排水学报, 2022, **41**(3): 47-53.

SUN W H, SHEN X J, KADER M, *et al.* Effects of drip irrigation and fertilization timing on water and nitrogen distribution in different texture soils[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2022, **41**(3): 47-53.

[26] 陈思静, 杜爱林, 李伏生. 不同滴灌施肥处理对种植马铃薯土壤有机碳组分和酶活性的影响[J]. 华南农业大学学报, 2022, **43**(3): 34-41.

CHEN S J, DU A L, LI F S. Effects of different drip fertigation treatments on organic carbon fraction and enzyme activity in potato-planting soil[J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2022, **43**(3): 34-41.

[27] 李慧永, 刘小刚, 张文慧, 等. 遮阴下滴灌施肥对小粒种咖啡土壤质量和水分利用的影响[J]. 华南农业大学学报, 2022, **43**(2): 57-67.

LI H Y, LIU X G, ZHANG W H, *et al.* Effects of drip fertigation under shade on soil quality and water use of *Coffea arabica*[J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2022, **43**(2): 57-67.

[28] 陈轶群, 柯 梦, 彭钟通, 等. 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[J]. 应用与环境生物学报, 2021, **27**(2): 389-397.

CHEN Y Q, KE M, PENG Z T, *et al.* Effects of nitrogen and phosphorus additions on concentrations of leaf non-structural carbohydrates, nitrogen, and phosphorus in *Clerodendrum cyrtophyllum* in a tropical forest[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2021, **27**(2): 389-397.

[29] KONG J J, LIU W Q, HUANG F, *et al.* Spatial patterns of non-structural carbohydrates in *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* under dry-season irrigation with fertilization[J]. *Forests*, 2021,12: 1 049.

[30] PENG Z T, CHEN M X, HUANG Z J, *et al.* Non-structural carbohydrates regulated by nitrogen and phosphorus fertilization varied with organs and fertilizer levels in *Moringa oleifera* seedlings[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2021, **40**(4): 1 777-1 786.

[31] SCHÄDEL C, BLÖCHL A, RICHTER A, *et al.* Short-term dynamics of nonstructural carbohydrates and hemicelluloses in young branches of temperate forest trees during bud break[J]. *Tree Physiology*, 2009, **29**(7): 901-911.

[32] 张海燕, 王传宽, 王兴昌, 等. 白桦和紫椴树干非结构性碳水化合物的空间变异[J]. 应用生态学报, 2013, **24**(11): 3 050-3 056.

ZHANG H Y, WANG C K, WANG X C, *et al.* Spatial variation of non-structural carbohydrates in *Betula platyphylla* and *Tilia amurensis* stems[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, **24**(11): 3 050-3 056.

[33] 张海燕, 王传宽, 王兴昌. 5 个温带树种冠层枝叶非结构性碳水化合物浓度的空间变异[J]. 生态学报, 2015, **35**(19): 6 496-6 506.

ZHANG H Y, WANG C K, WANG X C. Within-crown variation in concentrations of non-structural carbohydrates of five temperate tree species[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(19): 6 496-6 506.

[34] 成方妍, 王传宽. 基于空间变异性的树冠非结构性碳含量估算: 以胡桃楸和春榆为例[J]. 应用生态学报, 2015, **26**(8): 2 253-2 264.

CHENG F Y, WANG C K. Estimating nonstructural carbon content of tree crown considering its spatial variability: A case study on *Juglans mandshurica* and *Ulmus japonica*[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, **26**(8): 2 253-2 264.

(编辑:裴阿卫)