

氮磷配施量对黑果枸杞叶片非结构性碳动态的影响

朱亚男, 李金霞, 刘 娜, 陈年来*

(甘肃农业大学 资源与环境学院, 兰州 730070)

摘 要: 非结构性碳水化合物(NSC)是光合作用的主要产物和植物合成各种物质的基础, 叶片不同时期的非结构性碳含量表征着植物体的碳摄入与碳需求特征。该研究以黑果枸杞为对象, 设置 4 个氮磷配施(N : P_2O_5 为 15 : 1)量(按施纯 N 量计)水平, 分别为 13.5 g/株(高肥)、4.5 g/株(中肥)和 1.5 g/株(低肥), 以不施肥为对照, 探讨叶片非结构性碳水化合物含量的日变化与生育期的动态变化特征以及对施肥的响应。结果表明: (1) 叶片非结构性碳水化合物及其组分含量呈先升高后降低的日动态变化特征, 在正午 13:00 时达到最高值; 可溶性糖(SS)与淀粉(S)的比值呈先下降后上升的趋势, 在正午 13:00 达到最低值。(2) 随着生育期的变化, 叶片非结构性碳水化合物及其组分含量在生长季呈现先上升后下降的趋势, 并在果实发育期(FDP)达到最高值, 而可溶性糖与淀粉含量的比值逐渐降低。(3) 叶片 N 含量与 P 含量呈极显著正相关关系($P < 0.01$), 与 NSC 和 S 含量呈显著负相关关系($P < 0.05$); 叶片 P 含量与 S 含量呈极显著负相关关系($P < 0.01$)。研究发现, 在氮磷比为 15 : 1, 纯 N 量为 1.5 ~ 13.5 g/株之间的条件下, 施肥能够显著提高黑果枸杞叶片非结构性碳总含量、可溶性糖含量、淀粉含量以及可溶性糖与淀粉的转换效率, 促进了氮磷含量的消耗, 并且随着氮磷配施量的增加影响效果愈加显著, 故西北地区可通过施肥措施增强植物对逆境的适应性以达到生态恢复的目的。

关键词: 黑果枸杞; 氮磷配施; 非结构性碳水化合物; 可溶性糖; 淀粉; 日变化

中图分类号: Q945.79; S143.4+1

文献标志码: A

Effect of Nitrogen and Phosphorus Fertilizer on Non-Structural Carbon Dynamics in Leaves of *Lycium ruthenicum*

ZHU Ya'nan, LI Jinxia, LIU Na, CHEN Nianlai*

(College of Resource and Environmental Sciences, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: Non-structural carbohydrate is the main product of photosynthesis and the basis of plant synthesis. The non-structural carbon content of leaves in different periods represents the characteristics of carbon intake and carbon demand of plants. Therefore, in this study, we took *Lycium ruthenicum* as the research object, and set four nitrogen and phosphorus applications ($N : P_2O_5 = 15 : 1$, based on pure nitrogen, g/plant), which were 13.5 (high fertilizer), 4.5 (medium fertilizer), 1.5 (low fertilizer), and no fertilization as control, to explore the dynamic characteristics of the daily and the growth period of non-structural carbohydrate content in leaves, and the effect of fertilization on non-structural carbohydrate content. The results showed that: (1) the non-structural carbohydrate and its components in leaves showed the daily dynamic change of increasing first and then decreasing, reaching the highest value at 13:00 noon, and the ra-

收稿日期: 2020-10-06; 修改稿收到日期: 2020-12-18

基金项目: 甘肃农业大学学科建设专项基金(GSAU-XKJS-2018-213); 国家自然科学基金(41671103)

作者简介: 朱亚男(1995—), 女, 硕士研究生, 主要研究方向为农业资源利用。E-mail: 1075335614@qq.com

* 通信作者: 陈年来, 男, 教授, 博士, 主要研究方向为农业生态学。E-mail: chenl@gsau.edu.cn

tio of soluble sugar to starch decreased first and then increased, reaching the lowest value at 13:00 noon. (2) With the change of growth period, the non-structural carbohydrate and its components in the leaves showed the daily dynamic change of first increased and then decreased, and reached the highest value in the fruit development period (FDP), the ratio of soluble sugar to starch gradually decreased. (3) There was a significant positive correlation between N content and P content ($P < 0.01$), a significant negative correlation between N content and NSC and S contents ($P < 0.05$), and a significant negative correlation between P content and S content ($P < 0.01$). In conclusion, when the ratio of N to P was 15 : 1 and the amount of pure N was 1.5 g—13.5 g, the results showed that fertilization could significantly improve the total non-structural carbohydrate content, soluble sugar content, starch content and the conversion efficiency between soluble sugar and starch, and promoted the consumption of N and P contents. The effect was more significant with the increase of N and P application rate. Therefore, the adaptability of plants to adversity can be strengthened by fertilization to achieve the purpose of ecological restoration in Northwest China.

Key words: *Lycium ruthenicum*; nitrogen and phosphorus fertilizer; non-structural carbon; soluble sugar; starch; daily change

非结构性碳水化合物(NSC)是植物碳供应和利用之间的缓冲,可以用于植物的生长、代谢和生理功能,主要由维持细胞渗透压和细胞代谢活动的可溶性糖以及具有贮存功能的淀粉组成^[1-2]。植物体长时间的碳供应及碳储藏不足会导致其发生碳饥饿,影响植物的生理功能,甚至导致植物死亡,因此 NSC 作为碳缓冲在植物抵御逆境胁迫时发挥关键性作用^[3]。研究发现,在干旱和盐碱胁迫中,淀粉通过降解为可溶性糖维持植物叶片和其他组织细胞渗透势和强烈的呼吸作用,并且对于多年生植物而言,淀粉的储存与消耗能够提高植物的抗冻力使其安全度过寒冬^[4-6]。因而,NSC 的动态变化格局,在一定程度上能够表征植物的活力与代谢水平以及对外界不利环境的响应^[7]。叶片是植物光合作用的器官,而 NSC 是植物光合作用的主要产物,也是植物合成各种物质的基础^[8]。因此,研究植物叶片 NSC 及其组分含量的变化,可以直接反映植物在生长季的碳供应与碳需求特征。

NSC 的合成除了受叶片本身的性状特征影响外,还受土壤中氮、磷含量影响^[9]。氮素是叶绿体、蛋白质的主要构成要素,影响着植物的初级生产力和固碳能力,从而影响植物 NSC 积累^[10]。研究表明,随着施氮量的增加,植物叶片中 NSC 含量显著增加^[11]。也有研究发现:低浓度的氮素施用量有助于增加碳水化合物的累积,而高浓度的氮素施用量有减少其积累的趋势^[12]。磷素则是构成生物磷脂、核酸、多糖、蛋白质等的重要组成部分,它以多种途径参与植物光合作用^[13]。王雪等^[13]报道,单加磷处理显著增加了叶片可溶性糖含量及非结构性化合物总量。而唐月坤等^[14]却发现,叶片中的 NSC 对

于磷的添加无明显响应。因此,施肥后植物叶片的 NSC 浓度可能会因光合作用固定的碳增多而增加,也可能因形态建设加快而减少或保持不变。

黑果枸杞(*Lycium ruthenicum* Murr.)是一种抗寒早、耐盐碱、防风固沙的多年生灌木,主要分布于中国西北荒漠区,其根系发达,繁殖能力强,耐盐碱、耐干旱特性突出,可以起到改良盐碱地的作用;同时其耐寒性强,能在-38~-40℃的低温地区安全越冬,且耐沙埋,抗风固沙性能良好,黑果枸杞也是一种优良的野生水土保持植物,具有显著生态效益,在生态修复和生态环境建设中发挥着重要作用^[15-16]。因此,本试验通过对氮磷配施后黑果枸杞叶片 NSC 含量及其组分季节动态和日动态变化的研究,分析不同氮磷配施量对于黑果枸杞叶片 NSC 含量的影响,了解 NSC 对于水土保持的先锋树种黑果枸杞生长与生存的作用机理,以期为西北地区退化生态环境恢复与荒漠化治理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

试验于 2019 年 4~10 月在甘肃省民勤县农技中心试验场进行。该试验场位于石羊河中游(38°30'N,103°30'E)腾格里沙漠和巴丹吉林沙漠之间,海拔 1 450 m,属温带大陆性沙漠气候。无霜期 162 d,实测黑果枸杞生长季日均温度 19℃,日均大气相对湿度 46.32%,生长季降水量 120.7 mm,太阳辐射强度 226.99 w/m²,日照时数 1 560 h。土壤类型为绿洲灌漠土,有机质含量为 4.72~11.96 g/kg,全氮 0.28~0.58 g/kg,速效氮 29.77~36.0 mg/kg,全磷 0.41~0.85 g/kg,速效磷 17.51~25.83 g/kg。

1.2 材料与处理

试验材料为 3 a 生黑果枸杞,2015 年采集附近野生种群种子,2016 年直播育苗,2017 年移栽,沟垄式种植,垄面宽 1.0 m,沟宽 0.8 m,株距 0.75 m,种植密度 14 775 株/hm²。

施肥处理于 4 月初进行,单株穴施,施肥当日灌水(约 20 mm)。参考 Güsewell 的方法^[17]进行试验设计。试验用氮磷肥料分别为尿素(CON₂H₄,含 N 量 46.4%)和过磷酸钙[Ca(H₂PO₄)₂·H₂O,含 P₂O₅ 量 16%],氮磷施肥比例(按折纯 N 和 P₂O₅ 计)为 15:1,设 3 个施肥量水平(按施纯 N 量计)分别为 13.5 g/株(高施肥量)、4.5 g/株(中施肥量)和 1.5 g/株(低施肥量),分别简称为高肥、中肥和低肥处理,以不施肥为对照。每个处理 3 次重复,共 12 个小区,每小区 30~35 株。

1.3 样品采集与处理

分别于 5 月下旬、7 月中旬、8 月下旬,即在黑果枸杞盛花期(PFS)、果实发育期(FDP)、果实成熟期(FMP)在各试验小区随机选择 3 株采集新梢中部叶片,杀青烘干备用。于 5 月上旬在各小区选择 5 个大小相近的植株,每株吊牌标记 5 个长度约 2 cm 的新梢,记录其上新展出叶片日期,在叶片展出后 20~30 d 内,即选择在 6 月 10 日、6 月 11 日(盛花期)2 个晴天分别在日出前(5:00~5:30)、日出后 3 h(9:00~9:30)、正午(13:00~13:30)、日落前 3 h(17:00~17:30)和日落后(22:00~22:30)采集叶样。每次每小区采样 30 片叶,杀青烘干备用。

1.4 指标测定及方法

1.4.1 非结构性碳水化合物含量测定 称取叶片样品粉末 0.1 g,采用蒽酮比色法分别测定叶片中可溶性糖(soluble sugar,SS)和淀粉(starch,S)的吸光值。根据葡萄糖标准曲线,换算成叶片可溶性糖和淀粉的含量(mg/g)^[18]。叶片非结构性碳水化合物(NSC)含量以可溶性糖和淀粉含量之和表示^[4]。

1.4.2 氮磷含量测定 全氮含量用 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮后,采用凯氏法测定^[19],全磷含量用 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮后,采用钼锑抗比色法测定^[19]。

1.5 数据处理

统计分析在 SPSS 24.0 软件中完成,不同施肥量处理间以及不同时期 NSC 含量的差异采用 one-way ANOVA 进行方差分析,采用 Duncan 检验方法进行多重比较($\alpha=0.05$),通过 Excel(Microsoft 2010 版)软件对数据进行整理及作图,所有作图数据均表示为 3 次重复的平均值±标准误差。

2 结果与分析

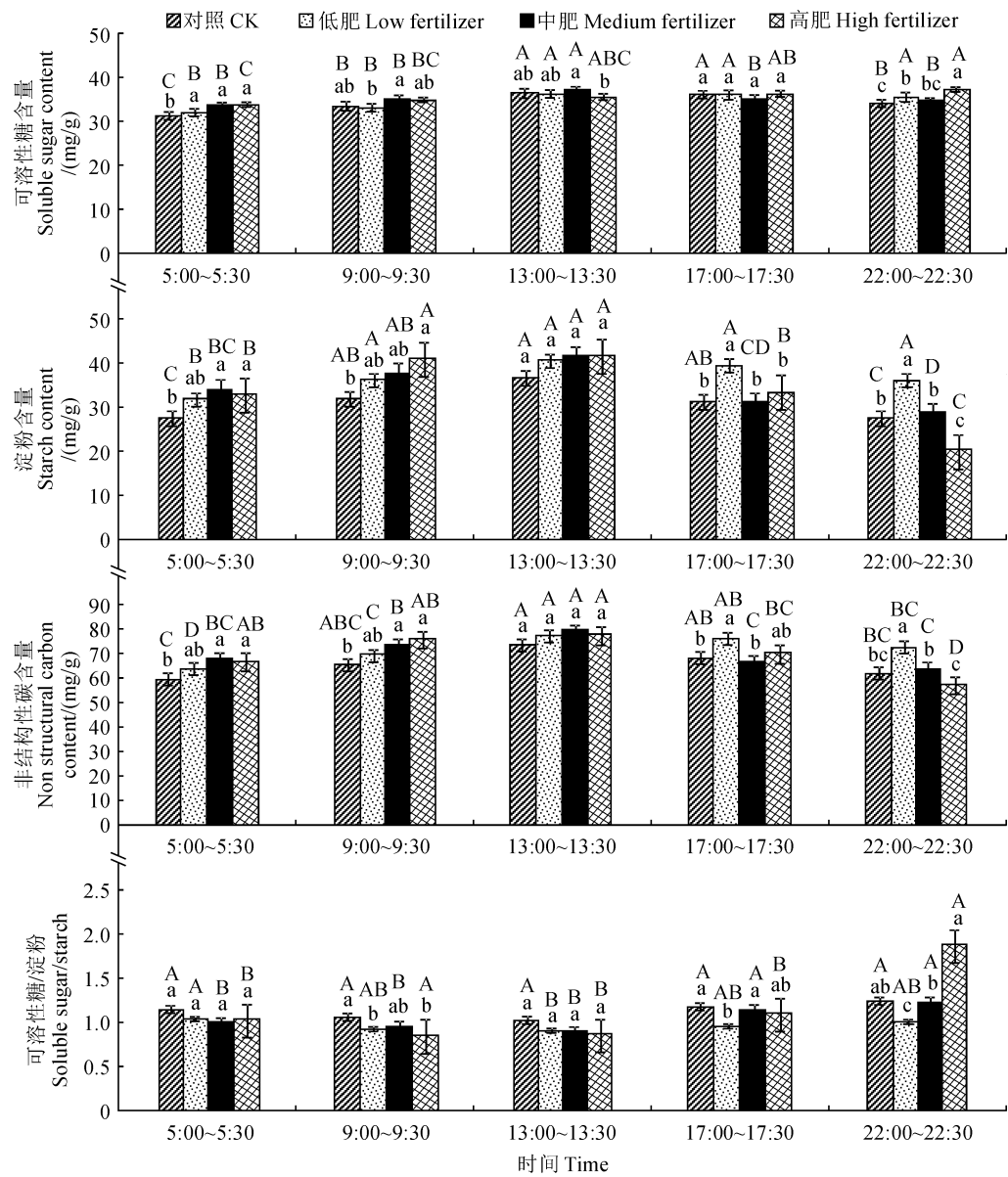
2.1 氮磷配施量对叶片非结构性碳日动态的影响

随着一天内光照强度的变化(从日出前到日落后),各施肥处理黑果枸杞叶片 NSC 及其组分的含量均呈现先上升后下降的日变化趋势(图 1)。其中,叶片可溶性糖(SS)含量在正午(13:00)时显著高于其他 4 个时期($P<0.05$),正午后又显著高于正午前,基本在 31.1~37.3 mg/g 范围内波动。叶片淀粉含量(S)在一天中的变幅较大,达到 109.0%,平均含量为 34.1 mg/g;S 含量同样在正午时高于其他 4 个时间段,并且正午前显著高于正午后($P<0.05$)。叶片 NSC 总量变化日变化趋势与淀粉含量类似,最高值出现在正午 13:00(78.9 mg/g),最小值出现在 22:00(57.6 mg/g);叶片可溶性糖含量与淀粉的比值(SS/S)的日动态则与 NSC 的变化趋势相反(图 1),从日出前到日落后呈现先下降后升高的趋势,在正午(13:00)达到最低点。

同时,施肥量对于黑果枸杞叶片 NSC 含量影响显著(图 1)。首先,叶片可溶性糖含量(SS)在低、中、高肥处理下一天内平均分别比对照增加 0.8%、2.0%、2.8%,即随着施肥量的增加而逐渐递增。其次,叶片淀粉(S)和 NSC 总量随着施肥量的变化趋势相似。在 13:00 前,淀粉和非结构性碳累积量整体表现出随着施肥量的增加而增大趋势;但 13:00 后,叶片 S 和 NSC 表现为对照和低肥处理高于高肥和中肥处理;在 17:00 和 22:00 时,低肥处理的 S 和 NSC 含量显著高于其他 3 个处理($P<0.05$),并且与峰值(13:00)相比,高肥和中肥处理的 S 含量降低幅度(分别为 52.0%、31.0%)远远高于对照与低肥处理(分别为 25.0%、11.0%),而 NSC 的降低幅度同样表现为高肥>中肥>对照>低肥。这可能由于氮磷配施肥既有利于叶片非结构性碳的积累,也能使植物体生长速率加快,非结构性碳水化合物的消耗加速。此外,除 22:00 外,黑果枸杞叶片 SS/S 比值从日出前到日落后都表现为施肥处理低于对照,且在日出后 3 h 差异极其显著。

2.2 氮磷配施量对叶片非结构性碳生育期动态的影响

各施肥处理叶片非结构性碳水化合物含量随着生育期呈现先增加后降低的趋势(图 2),且可溶性糖(SS)、淀粉(S)含量和非结构性碳水化合物总量(NSC)在果实发育期显著高于其他两个时期($P<0.05$)。而各施肥处理叶片可溶性糖与淀粉的比值



氮磷施肥比例(N : P₂O₅)为 15 : 1,高肥、中肥、低肥处理和对照的施肥量(纯 N)水平分别为 13.5、4.5、1.5 和 0 g/株;同一施肥处理内不同大写字母表示不同时期在 0.05 水平差异显著,同一时期内不同小写字母表示不同施肥处理间在 0.05 水平差异显著。下同

图 1 不同施肥量下黑果枸杞叶片非结构性碳的日动态变化

The nitrogen and phosphorus ratio (N : P₂O₅) was 15 : 1, the fertilizer level (pure N) of high, medium and low fertilizer treatments and control(CK) were 13.5, 4.5, 1.5 and 0 g/plant, respectively; The different capital letters within same fertilization treatment indicate significant difference among different periods at 0.05 level, and different normal letters within same period indicate significant difference between different fertilization treatments. The same as below

Fig. 1 The non-structural carbohydrate diurnal dynamics in leaves of *L. ruthenicum* under different fertilization treatments

(SS/S)却随着生育期呈现降低趋势,其中从盛花期到果实发育期 SS/S 显著降低,大量 SS 转化为 S,致使 S 含量急剧增加(图 2)。在整个生长季,黑果枸杞叶片 SS 与 S 含量的波动幅度分别达到 75.0%和 518.0%,叶片内 SS 含量变化幅相对 S 而言要小得多。

同时,施肥也能够显著增加各生育期黑果枸杞叶片非结构性碳水化合物含量(图 2)。其中,叶片

可溶性糖含量(SS)在果实发育期表现为施肥处理均显著高于对照组($P<0.05$),其在整个生长季较对照平均增幅分别为 17.5%(高肥)、3.3%(中肥)、11.1%(低肥);叶片 S 与 NSC 含量在整个生长季都表现为施肥处理显著高于对照组($P<0.05$),低肥、中肥、高肥的叶片 S 含量较对照平均增幅分别为 44.0%、120.0%、108.0%,它们的 NSC 含量平均增

幅分别为 25.7%、49.7%、56.8%，说明随着施肥量的增加非结构性碳水化合物含量逐渐增加。另外，在整个生长季对照和低肥处理叶片 SS/S 的平均值分别为 1.8 和 1.3，中肥和高肥处理平均值分别为 0.6 和 0.8，前两者与后两者间在盛花期与果实发育期差异均达到显著水平($P<0.05$)。

2.3 氮磷配施量对叶片生育期氮磷含量的影响

各施肥处理黑果枸杞叶片氮、磷含量随生长季变化大多不显著(图 3)。其中，黑果枸杞叶 N 和 P 含量在整个生长季分别处于 2.61~3.92 g/kg 和

1.02~1.57 g/kg 范围内，平均值分别为 3.2 和 1.3 g/kg，叶片 N 含量显著高于 P 含量。高肥处理叶片 N 含量在盛花期与对照相近，在果实发育期和果实成熟期均显著低于对照；中肥和低肥处理叶片 N 含量在果实发育期均与对照相近，而在盛花期和果实成熟期均显著低于对照($P<0.05$)；整个生长季高、中、低施肥组叶片平均 N 含量分别比对照降低 10.1%、6.8%和 11.9%。同时，在整个生长季，高肥和低肥处理叶片 P 含量均与相应对照无显著差异，中肥处理在盛花期显著低于对照，在果实发育期显著高于对

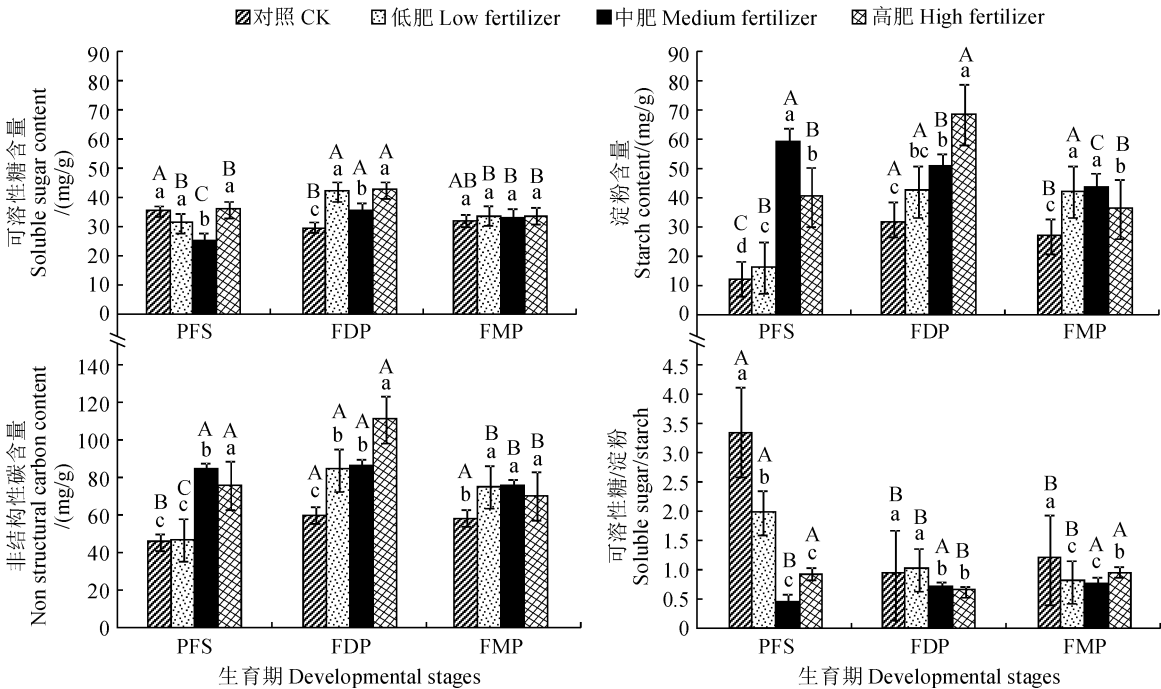


图 2 不同施肥量下黑果枸杞叶片非结构性碳生育期动态的变化
PFS. Peak flowering stage; FDP. Fruit development period; FMP. Fruit maturity period. The same as below
Fig. 2 The non-structural carbon in leaves of *L. ruthenicum* at different developmental stages under fertilization treatments

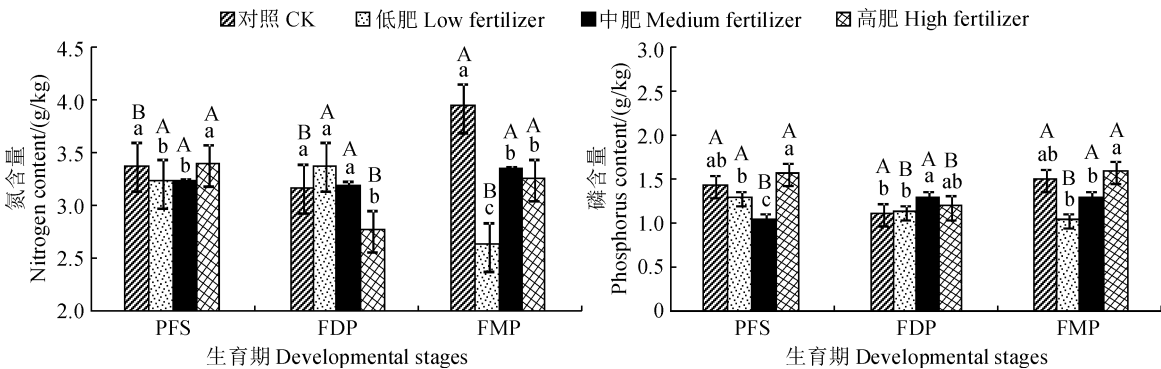


图 3 不同施肥量下黑果枸杞叶片氮磷含量的变化
Fig. 3 The nitrogen and phosphorus contents in leaves of *L. ruthenicum* at different developmental stages under fertilization treatments

表 1 黑果枸杞叶片氮磷含量与非结构性碳水化合物含量的相关性

Table 1 Correlation between nitrogen and phosphorus contents and non-structural carbohydrate in leaves of *L. ruthenicum*

指标 Index	N	P	NSC	SS	S
P	0.553 * *				
NSC	−0.416 *	−0.275			
SS	−0.169	0.127	0.467 * *		
S	−0.408 *	−0.344 *	0.962 * *	0.207	
SS/S	0.212	0.278	−0.681 * *	0.114	−0.789 * *

注：* * 和 * 分别表示在 0.01 和 0.05 水平相关性显著(双尾)

Note: * * and * indicate significant correlation at 0.01 and 0.05 levels (double tailed)

照,而在果实成熟期稍低于对照;总体而言,高肥处理叶片 P 含量平均值较对照增加 7.5%,而中、低肥处理平均值分别比对照降低 10.5%和 14.5%。说明配施氮磷肥总体促进了花果期黑果枸杞叶片 N、P 的消耗。

2.4 黑果枸杞生育期叶片氮磷含量与非结构性碳含量的关系

由表 1 可知,从盛花期到果实成熟期,黑果枸杞叶片 N 含量与 P 含量呈极显著正相关($P<0.01$),与叶片 NSC 和 S 含量呈显著负相关($P<0.05$),即叶片内非结构性碳水化合物总量与淀粉含量会随着叶片 N 含量的增加而下降;同时,黑果枸杞叶片 P 含量与 S 含量呈极显著负相关($P<0.01$),又说明随着叶片氮、磷含量的增加,植株生长代谢加快,提高了叶片内淀粉以及非结构性碳水化合物的消耗。

3 讨 论

3.1 黑果枸杞叶片非结构性碳在生育期内的动态变化特征

叶是整个植物体中代谢最为旺盛的组织之一,还是光合作用发生的器官,同时也是植物重要的 NSC 源^[20]。植物种类、发育时期和环境条件等都会影响叶片中非结构性碳水化合物的分配和积累^[21]。光照强度和温度影响叶片光合作用和作物代谢系统的酶活性,进而调控碳水化合物代谢过程^[22]。叶片非结构性碳含量随着一天内光照强度的变化具有明显的日动态变化。前人研究发现:玉米苗期叶片中淀粉和可溶性糖浓度均呈现明显的单峰曲线日变化动态,淀粉和可溶性糖的累积峰值都出现在 18:00~20:00 左右^[22]。而刘云鹏等^[23]发现,玉米叶片中的蔗糖和淀粉累积峰值多出现在 14:00 左右。本研究发现,黑果枸杞叶片中的非结构性碳含量呈现先上升后下降的日动态变化特征,并在正午

13:00 左右达到最高值,这与梁效贵等^[22]研究结果一致。这主要是因为随着环境光照强度的增加,叶片光合效率随之增加,叶片所生产的可溶性糖也就显著增加,并且转化为淀粉进行储存,之后由于光合午休与光合能力减弱^[24],光合作用所产生的碳水化合物不足以维持植物的正常代谢,因此植物体通过水解储存的淀粉为可溶性糖为其生长代谢提供能量,所以在一日内淀粉含量表现为正午前高于正午后,而可溶性糖含量变化趋势刚好与其相反。

由于叶片物候和气候条件的季节差异,叶片光合作用也具有明显的季节动态,而 NSC 是光合产物在生产过剩时的暂时储存,其含量的季节动态可以很好地反映植物的碳平衡及其对环境的响应^[4],本研究发现黑果枸杞在生长季叶片非结构性碳含量及其组分含量呈现先上升后下降的趋势,且叶片 NSC 积累在果实发育期达到最高值。盛花期叶片未完全展开,此时叶片生理结构和形态结构都处于未成熟阶段,生长中的叶片需要能量投入,叶片的能量消耗大于能量积累,所以叶片 NSC 及其组分都处于较低水平;随着叶片完全展开,其光合能力增强,植物体生长速率减缓,叶片非结构性碳含量逐渐累积达到最高值;之后,有可能由于叶片非结构性碳向其他储存器官转移为越冬做准备,也有可能由于生长季末叶片逐渐衰老,光合能力减弱导致非结构性碳含量逐渐降低。上官淮亮^[25]与王文娜等^[26]也研究发现不同树种叶片非结构性碳含量呈现类似的先上升后下降的变化趋势。

3.2 氮、磷配施量对黑果枸杞叶片非结构性碳含量的影响

植物叶片的光合速率会随叶片氮、磷含量的改变发生显著变化,同时固定同化 CO₂ 和制造 NSC 的能力也发生变化^[27]。研究发现植物 NSC 含量变化对氮、磷施肥的响应规律并不一致,氮、磷施肥既

可以增加叶片的 NSC 含量,也可以降低其含量,这可能与不同植物对氮素与磷素的敏感性不同,或者与施肥水平有关^[28-30]。本研究发现,氮、磷配施能够有效提高黑果枸杞叶片非结构性碳的含量,但叶片的 N 含量与 S 和 NSC 含量均呈负相关关系, P 含量也与 S 含量呈极显著负相关,这可能由于 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;而 N 含量减少则会抑制 NSC 组分转移到库器官,这与康喜坤^[31]、张婉婷等^[10]的研究结果一致。

4 结 论

黑果枸杞叶片非结构性碳水化合物含量呈现先

升高后降低的日动态变化特征,在正午 13:00 时达到最高值。随着生育期的变化,叶片非结构性碳水化合物及其组他含量也呈先上升后下降的趋势,在果实发育期达到最高值。在氮磷比为 15 : 1,纯 N 量为 1.5 g~13.5 g 之间的条件下,氮磷配施能够显著提高叶片 NSC 含量,加速了叶片 NSC 向其他组织转移,促进植物的生长代谢以及通过可溶性糖与淀粉的相互转化,加强黑果枸杞对于外界环境的适应与调节,并且随着氮磷配施量的增加影响效果愈加显著,因此,可通过施肥措施加强植物对于逆境的适应性以达到西北地区生态恢复的目的。

参考文献:

- [1] 沈 超,纪若璇,于 笑,等. 蒙古莠幼苗干旱致死过程中非结构性碳水化合物的变化[J]. 应用生态学报, 2019, **30**(8): 2 541-2 548.
- SHEN C, JI R X, YU X, *et al.* Changes of non-structural carbohydrates in *Caryopteris mongolica* seedlings during the process of drought-induced mortality[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(8): 2 541-2 548.
- [2] 杨 斌,彭长辉,张 贤,等. 干旱胁迫对刺槐幼苗叶片氮含量、光合速率及非结构性碳水化合物的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2019, **25**(6): 1 261-1 269.
- YANG B, PENG C H, ZHANG X, *et al.* Effects of drought stress on leaf nitrogen content, rate of photosynthesis, and non-structural carbohydrates in *Robinia pseudoacacia* L. seedlings [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2019, **25**(6): 1 261-1 269.
- [3] 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.
- [4] 施 征,任 军,曾立雄,等. 常绿杂交卫矛越冬期间叶片中非结构性碳水化合物含量变化[J]. 北方园艺, 2014, (18): 74-77.
- SHI Z, REN J, ZENG L X, *et al.* Changes in non-structure carbohydrate in leaves of *Euonymus* evergreen hybrid during winter[J]. *Northern Horticulture*, 2014, (18): 74-77.
- [5] 王 林,刘 宁,王 慧,等. 盐碱胁迫下枸杞和柽柳的水力学特性和碳代谢[J]. 植物科学学报, 2017, **35**(6): 865-873.
- WANG L, LIU N, WANG H, *et al.* Hydraulic characteristics and carbon metabolism of *Lycium chinense* Miller and *Tamarix chinensis* Lour. under saline-alkali stress[J]. *Plant Science Journal*, 2017, **35**(6): 865-873.
- [6] 宋 琳,雒文涛,马 望,等. 极端干旱对草甸草原优势植物非结构性碳水化合物的影响[J]. 植物生态学报, 2020, **44**(6): 669-676.
- SONG L, LUO W T, MA W, *et al.* Extreme drought effects on non-structural carbohydrates of dominant plant species in a meadow grassland [J]. *Chinces Journal of Plant Ecology*, 2020, **44**(6): 669-676.
- [7] 施 征,白登忠,张维诚,等. 青海云杉休眠前后非结构性碳水化合物含量随海拔变化[J]. 林业科学研究, 2017, **30**(6): 908-915.
- SHI Z, BAI D Z, ZHANG W C, *et al.* Variation of nonstructural carbohydrates (NSC) in *Picea crassifolia* at the alpine treeline of Qilian Mountains before and after dormancy[J]. *Forest Research*, 2017, **30**(6): 908-915.
- [8] 王树源,王明浩,牛颖芝,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.
- [9] REICH P B, WALTERS M B, TJOELKER M G, *et al.* Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate[J]. *Functional Ecology*, 1998, **12**(3): 395-405.
- [10] 张婉婷,单立山,李 毅,等. 氮添加与降雨变化对红砂幼苗非结构性碳水化合物的影响[J]. 生态学杂志, 2020, **39**(3): 803-811.
- ZHANG W T, SHAN L S, LI Y, *et al.* Effects of nitrogen addition and precipitation change on non-structural carbohydrates in *Reaumuria soongorica* seedlings [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, **39**(3): 803-811.
- [11] 潘庆民,韩兴国,白永飞,等. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展[J]. 植物学通报, 2002, (1): 30-38.
- PAN Q M, HAN X G, BAI Y F, *et al.* Advances in physiology and ecology studies on stored non-structure carbohydrates in plants[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2002, (1): 30-38.
- [12] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *PNAS*, 2004, **101**(30): 11 001-11 006.
- [13] 王 雪,雒文涛,庾 强,等. 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[J]. 生态学杂志, 2014, **33**(7): 1 795-1 802.
- WANG X, LUO W T, YU Q, *et al.* Effects of nutrient ad-

dition on nitrogen, phosphorus and non-structural carbohydrates concentrations in leaves of dominant plant species in a semiarid steppe[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, **33**(7): 1 795-1 802.

[14] 唐月坤, 王嗣奇, 张彦东. 氮磷施肥对落叶松叶片非结构性碳浓度的影响[J]. *森林工程*, 2018, **34**(4): 1-6.
TANG Y K, WANG S Q, ZHANG Y D. Effect of nitrogen and phosphorus fertilizers on foliar non-structural carbohydrates concentration in *Larix olgensis*[J]. *Forest Engineering*, 2018, **34**(4): 1-6.

[15] 张佳琪, 赵英力, 王浩宁, 等. 黑果枸杞研究进展及产业发展对策[J]. *北方园艺*, 2020, (19): 134-140.
ZHANG J Q, ZHAO Y L, WANG H N, *et al.* Research progress and Industrial development countermeasures of *Lycium ruthenicum* [J]. *Northern Horticulture*, 2020, (19): 134-140.

[16] 耿生莲. 不同土壤水分下黑果枸杞生理特点分析[J]. *西北林学院学报*, 2012, **27**(1): 6-10.
GENG S L. Physio characteristics of *Lycium ruthenicum* under different soil water conditions[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2012, **27**(1): 6-10.

[17] GÜSEWELL S. Responses of wetland graminoids to the relative supply of nitrogen and phosphorus[J]. *Plant Ecology*, 2005, **176**(1): 35-55.

[18] 张新洁. 氮磷施肥对水曲柳生长和生态化学计量特征的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2019.

[19] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.

[20] 杨 芳, 王振孟, 朱大海, 等. 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[J]. *应用与环境生物学报*, 2019, **25**(5): 1 075-1 083.
YANG F, WANG Z M, ZHU D H, *et al.* Dynamic characteristics of non-structural carbohydrates in leaves of six woody plants from an evergreen broad-leaved forest [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2019, **25**(5): 1 075-1 083.

[21] BABER O, SLOT M, CELIS G, *et al.* Diel patterns of leaf carbohydrate concentrations differ between seedlings and mature trees of two sympatric oak species[J]. *Botany*, 2014, **92**(7): 535-540.

[22] 梁效贵, 赵 雪, 高 震, 等. 自然光温和控制光温下玉米苗期叶片 NSC 比较及根系糖代谢日变化[J]. *玉米科学*, 2018, **26**(6): 57-62.
LIANG X G, ZHAO X, GAO Z, *et al.* Effects of light and temperature on the leaf NSC and root sugar in maize seedling under natural and controlled conditions [J]. *Journal of Maize Sciences*, 2018, **26**(6): 57-62.

[23] 刘云鹏, 梁效贵, 申 思, 等. 梯度干旱胁迫下玉米光合碳的日变化及品种偏向性[J]. *中国农业科学*, 2017, **50**(11): 2 083-2 092.
LIU Y P, LIANG X Z, SHEN S, *et al.* Diurnal variation and directivity of photosynthetic carbon metabolism in maize hybrids under gradient drought stress[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, **50**(11): 2 083-2 092.

[24] 马彦军, 马 瑞, 马玉祥, 等. 黑果枸杞光合作用日变化规律研究[J]. *山地农业生物学报*, 2016, **35**(3): 66-71.
MA Y J, MA R, MA Y X, *et al.* Studies on diurnal change of photosynthesis of *Lycium ruthenicum* (Solanales: Solanaceae)[J]. *Journal of Mountain Agriculture & Biology*, 2016, **35**(3): 66-71.

[25] 上官淮亮, 刘鸿雁, 胡国铮, 等. 干旱林线区不同树种非结构性碳水化合物的季节格局及其主导因子[J]. *北京大学学报(自然科学版)*, 2019, **55**(3): 553-560.
SHANGGUAN H L, LIU H Y, HU G Z, *et al.* Seasonal patterns and their determinants of non-structural carbohydrates in different tree species at xeric timberline[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2019, **55**(3): 553-560.

[26] 王文娜, 李俊楠, 王会仁, 等. 不同树种叶片非结构性碳水化合物季节动态比较[J]. *东北林业大学学报*, 2014, **42**(4): 46-49.
WANG W N, LI J N, WANG H R, *et al.* Seasonal dynamics of leaf nonstructural carbohydrate content in four temperate tree species[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2014, **42**(4): 46-49.

[27] 闫道良, 袁虎威, 史曠清, 等. 施氮对铁皮石斛氮磷及非结构性碳水化合物含量的影响[J]. *核农学报*, 2020, **34**(7): 1 561-1 567.
YAN D L, YUAN H W, SHI J Q, *et al.* Effects of nitrogen application on contents of nitrogen, phosphorus and non-structural carbohydrate in *Dendrobium officinale* [J]. *Journal of Nuclear Agriculture Science*, 2020, **34**(7): 1 561-1 567.

[28] 陈铁群, 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/OL]. *应用与环境生物学报*: 1-14 [2020-12-18].
CHEN Y Q, KE M, PENG Z T, *et al.* Responses of leaf non-structural carbohydrates and nitrogen, phosphorus concentrations of *Clerodendrum cyrtophyllum* to nitrogen and phosphorus addition in a tropical forest [J/OL]. *Journal of Application and Environmental Biology*: 1-14 [2020-12-18].

[29] 向 芬, 李 维, 刘红艳, 等. 氮素水平对茶树叶片氮代谢关键酶活性及非结构性碳水化合物的影响[J]. *生态学报*, 2019, **39**(24): 9 052-9 057.
XIANG F, LI W, LIU H Y, *et al.* The effect of nitrogen level on the key enzyme activities and non-structural carbohydrate in nitrogen metabolism in tea leaves[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(24): 9 052-9 057.

[30] LI M H, XIAO W F, SHI P L, *et al.* Nitrogen and carbon source-sink relationships in trees at the Himalayan treelines compared with lower elevations[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2008, **31**(10): 1 377-1 387.

[31] 康喜坤, 陈小红, 龚 伟, 等. 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[J]. *生态学报*, 2019, **39**(11): 4 049-4 055.
KANG X K, CHEN X H, GONG W, *et al.* Responses to non-structural carbohydrates and nitrogen and phosphorus content in the leaves of *Magnolia sinensis* along different altitude gradients[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(11): 4 049-4 055.