

DOI: 10.5846/stxb202005261351

李旭, 谭钠丹, 吴婷, 程严, 刘世忠, 傅松玲, 李义勇, 刘菊秀. 增温对南亚热带常绿阔叶林 4 种幼树生长和碳氮磷化学计量特征的影响. 生态学报, 2021, 41(15): 6146-6158.

Li X, Tan N D, Wu T, Cheng Y, Liu S Z, Fu S L, Li Y Y, Liu J X. Plant growth and C:N:P stoichiometry characteristics in response to experimental warming in four co-occurring subtropical forest tree seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(15): 6146-6158.

## 增温对南亚热带常绿阔叶林 4 种幼树生长和碳氮磷化学计量特征的影响

李旭<sup>1,2</sup>, 谭钠丹<sup>1</sup>, 吴婷<sup>1</sup>, 程严<sup>1</sup>, 刘世忠<sup>1</sup>, 傅松玲<sup>2</sup>, 李义勇<sup>2</sup>, 刘菊秀<sup>1,\*</sup>

1 中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650

2 安徽农业大学林学与园林学院, 合肥 230036

**摘要:** 为了解不同物种在气候变暖条件下的生长及养分利用策略, 研究选取南亚热带常绿阔叶林 4 种具代表性的典型乔木树种幼苗 (1 年生) 木荷 (*Schima superba*)、红锥 (*Castanopsis hystrix*)、红枝蒲桃 (*Syzygium rehderianum*) 和海南红豆 (*Ormosia pinnata*) 为研究对象。采用红外-箱式增温的方法 (2016 年 1 月至 2018 年 12 月期间, 年平均气温升高 2.26 °C,  $P < 0.05$ ), 研究了 4 种幼苗生长以及各器官中 C、N、P 化学计量特征和非结构性碳水化合物 (NSC) 含量对增温的响应。结果表明: 增温促进了红锥和海南红豆 (除 2017 年 6 月) 的生长, 但降低了木荷 (增温 1 年后) 和红枝蒲桃的生长 ( $P < 0.05$ )。增温显著降低了木荷细根、红锥茎干和海南红豆枝的 P 含量 ( $P < 0.05$ ), 与对照相比, 分别降低了 1.91%、18.70% 和 46.07%。增温增加了固氮物种海南红豆细根 N 含量, 但降低了其叶片 N 含量 ( $P < 0.05$ ), 增温对其它树种 N 含量无显著影响。木荷茎干 N:P 和海南红豆的细根 N:P 在增温下分别升高了 30.42% 和 90.29% ( $P < 0.05$ )。此外, 增温显著升高了木荷和红枝蒲桃叶片的可溶性糖含量 ( $P < 0.05$ )。以上结果表明, 增温对南亚热带常绿阔叶林植物的影响存在种间差异, 木荷和红枝蒲桃在增温条件下生长受限, 但促进了红锥和海南红豆的生长, 未来气候变暖可能会改变该生态系统的养分竞争平衡, 进而可能会改变群落组成。

**关键词:** 红外增温; 非结构性碳水化合物; 养分策略; 植物生长; 幼苗

## Plant growth and C:N:P stoichiometry characteristics in response to experimental warming in four co-occurring subtropical forest tree seedlings

LI Xu<sup>1,2</sup>, TAN Nandan<sup>1</sup>, WU Ting<sup>1</sup>, CHENG Yan<sup>1</sup>, LIU Shizhong<sup>1</sup>, FU Songling<sup>2</sup>, LI Yiyong<sup>2</sup>, LIU Juxiu<sup>1,\*</sup>

1 Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

2 School of Forestry and Landscape Architecture, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China

**Abstract:** Previous studies mainly focused on warming effects on plant growth and nutrient concentrations in boreal and temperate forests, while warming effects on those in tropical forest are far from clear. In order to improve our understanding on nutrient utilization strategies of different plant species under warming in subtropical forest, we conducted a simulated warming experiment. We conducted a 3-year warming by 2.26 °C (air temperature,  $P < 0.05$ ) of infrared heating to investigate warming effects on the concentrations of carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) and non-structural carbohydrate (NSC) among different organs (leaf, branch, stem, coarse root and fine root) of four plant species (*Schima superba*, *Castanopsis hystrix*, *Syzygium rehderianum*, and *Ormosia pinnata*, annual seedling). Our results showed that

**基金项目:** 广州市民生科技攻关项目 (201903010021); 国家自然科学基金 (41977287, 41991285); 广东省财政专项林业项目 (环境变化对野生植物多样性影响的监测研究)

收稿日期: 2020-05-26; 网络出版日期: 2021-05-20

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ljxiu@scbg.ac.cn

warming decreased the growth of *S. superba* (after 1 year of warming) and *S. rehderianum*, but increased the growth of *C. hystrix* and *O. pinnata* (except for June 2017). Warming significantly decreased the P concentrations ( $P < 0.05$ ) in the fine roots of *S. superba* by 1.91%, in the stems of *C. hystrix* by 18.70%, and the branches of *O. pinnata* by 46.07%, respectively. Warming significantly increased the N concentrations ( $P < 0.05$ ) in the fine roots of *O. pinnata*, but decreased that in the leaf ( $P < 0.05$ ), while it had no effect on the N concentrations for other three tree species. The N:P ratio in the stems of *S. superba* and in the fine roots of *O. pinnata* was significantly increased by 30.42% and 90.29%, respectively ( $P < 0.05$ ). The leaf soluble sugars concentrations in *S. superba* and *C. hystrix* were significantly increased by warming ( $P < 0.05$ ). Our results indicated that there were interspecies differences in their physiology and growth in response to warmer climate, such that *C. hystrix* and *O. pinnata* would benefit from warming, but not for *S. superba* and *S. rehderianum*, which would change the competitive balance and species composition of this forest in future warming.

**Key Words:** infrared heating; non-structural carbohydrates; nutrient strategy; plant growth; seedlings

气候模型预测热带亚热带地区的大气温度将继续升高<sup>[1]</sup>, 预计本世纪末热带亚热带地区气温将升高 1.3—5.0 °C, 高于全球平均值<sup>[2]</sup>。气候变暖的影响在北半球的低纬度森林已愈加显著且日益严峻<sup>[3-4]</sup>。研究表明区域气候变暖减缓了树木胸径增加的速度<sup>[5-6]</sup>, 甚至增加了树木的死亡率<sup>[7-8]</sup>。由于低纬度地区的净生态系统生产力变异性接近其他地区的 3 倍<sup>[9]</sup>, 因此, 能够预测热带亚热带地区植物生长对气候变暖的响应具有重要意义<sup>[10]</sup>。

研究发现在气温高于平均水平的年份热带亚热带森林的植物生长速度会减缓<sup>[11-12]</sup>, 但巴拿马热带森林<sup>[13]</sup>和我国亚热带森林<sup>[14-16]</sup>的植物在气候变暖条件下生长速度却加快。因此, 热带亚热带森林植物生长对气候变暖的响应尚未得到一致结论。气候变暖可以增加养分的有效性<sup>[17]</sup>, 直接影响植物的生长, 而氮(N)和磷(P)是限制植物生长和发育的重要元素<sup>[18]</sup>。一方面, 气候变暖加速土壤有机 P 的矿化, 促进植物对 P 的吸收<sup>[19-20]</sup>, 进而增加叶片 P 含量<sup>[21]</sup>, 另一方面, 植物生长的加速可能会稀释养分含量, 导致 N 含量的降低<sup>[22]</sup>和 C:N 的增加<sup>[23]</sup>。此外, 近期的整合分析结果表明气候变暖增加了植物的 N:P 和 C:P<sup>[24]</sup>。然而, 热带亚热带地区常被认为是 N 富集 P 匮乏<sup>[25]</sup>。由于气候变暖在我国热带亚热带地区也逐渐加剧<sup>[2,8]</sup>, 未来增温背景下, N 富集 P 匮乏的问题对该地区不同物种的影响如何需要重点关注。

非结构性碳水化合物(Non-structural carbohydrates, NSC, 主要组成是可溶性糖和淀粉)是植物光合作用的直接产物, 为植物生长和代谢提供底物并可被各器官存储<sup>[26]</sup>, 作为碳缓冲可以使植物在碳同化不能满足需求的胁迫条件下生存<sup>[27-28]</sup>。气候变暖提高了叶片呼吸速率, 进而增加了可溶性糖和淀粉的消耗<sup>[29]</sup>, 因此, 在一些增温实验中发现, 植物叶片会降低可溶性糖<sup>[31]</sup>、淀粉<sup>[16]</sup>和 NSC 含量<sup>[30-31]</sup>。然而, 也有少数研究发现植物叶片和根的可溶性糖含量在增温条件下增加<sup>[32-33]</sup>, 植物 NSC 特征对全球变暖的响应尚未有一致结论。此外, N 和 P 被认为是植物光合作用和代谢的关键元素, 因此, N 和 P 含量可能是引起 NSC 变化的重要因素<sup>[34-36]</sup>。

亚热带常绿阔叶林是我国亚热带区域具有代表性的顶极植被类型。早期研究发现短期增温(位移增温)对亚热带混交林和山地林植物生长的影响具有种间异质性, 植物叶片 N 和 P 含量和 N:P 降低, 叶片可溶性糖和淀粉含量降低等<sup>[31,37-38]</sup>, 然而有关增温对亚热带常绿阔叶林的研究鲜有报道。此外, 前人研究主要集中在植物叶片养分、光合和水力特征对气候变暖的响应, 但很少考虑其他器官的重要性<sup>[30]</sup>。在更大的时空尺度上, 叶片尺度上的响应可能不能代表整个植株的响应<sup>[39]</sup>, 这就给研究带来很大的局限性。为此, 我们通过红外-箱式增温实验研究模拟亚热带常绿阔叶林 4 个典型树种的生长、C、N、P 化学计量特征及 NSC 分配对增温的响应, 为预测该地区植被演化和其在未来生境下变化特征提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究地位于广东省肇庆市鼎湖山森林生态系统定位研究站, 亚热带北缘(23°09'—23°11'N, 112°30'—

112°33'E)。该区域属亚热带季风型气候,年平均温度 21.4 °C,最高月(7月)28.0 °C,最冷月(1月)12.6 °C。年平均降雨量为 1927 mm,主要集中在 4—9 月,约占全年降雨量的 80%;年平均蒸发量 1115 mm,年平均相对湿度 80.3%。

## 1.2 实验设计

在鼎湖山自然保护区海拔 30 m 处选择地势较为平坦的约 30 m × 30 m 的样地。为减小除温度以外其他环境因子(如湿度和光合辐射等)的差异,在样地中去除乔木层和灌木层,使样地形成相对独立的空旷地带。采用红外辐射对南亚热带常绿阔叶林进行增温处理,在海拔 30 m 的样点建造 6 个开顶生长箱(长 3 m,宽 3 m,深 0.8 m),3 个作对照 3 个作增温处理,每个开顶生长箱间隔 3 m。开顶生长箱的四周和底部为封闭砖墙结构,砖墙高出地面 0.2 m。砖墙表面贴上瓷砖,以隔离水分与周围土壤的传输。每个开顶生长箱顶部和底部设置 1 个出水孔,并通过 PVC 管分别收集地表径流水和土壤渗透水。水收集装置为不锈钢圆桶(直径 0.8 m,高 0.9 m),圆桶顶部设置盖子防止雨水进入,底部设置排水阀。用于增温的 OTC 地上部分顶部全开,用高 3.5 m 铝合金框架和透明玻璃围起。增温设施处理由 4 根长 200 cm、功率为 1000 W 的红外加热管、2 台混气风扇和控制器组成,具体方式为每隔 10 min 加热 10 min 的不间断定时增温模式,每次通电同时启动加热(加热管安装于 OTC 高度为 2.5 m 的四周,下倾 45°向内加热)和 2 台混气风扇(安装于 OTC 铝合金框架高 2 m 的对角处),同样的,停止加热时也会断开电风扇的动力<sup>[40-42]</sup>。

开顶生长箱建造完成后,在海拔约 30 m 选择块约 10 m × 10 m 的取土区域,按照 0—20、20—40、40—70 cm 的 3 个土层自然状态下南亚热带常绿阔叶林的土壤,然后按这 3 个土层分别混匀后按原土层填埋进所有开顶生长箱。同样的,在自然状态下的南亚热带常绿阔叶林中选取约 1 年生、基径和树高基本一致的具代表性树种幼苗:木荷(*Schima superba*)、红锥(*Syzygium rehderianum*)、红枝蒲桃(*Castanopsis hystrix*)、海南红豆(*Ormosia pinnata*)、短序润楠(*Machilus breviflora*)和九节(*Psychotria asiatica*),在统一位置进行驯化。于 2012 年 5 月,每个树种选取 6 棵随幼苗机移栽到各个开顶生长箱内,即每个开顶生长箱有 36 棵树苗,最终形成小型模拟南亚热带常绿阔叶林生态系统<sup>[40-42]</sup>。

在每个开顶生长箱的土壤中,分 3 层(5 cm、20 cm 和 40 cm)安装热电偶式温度传感器(Campbell Scientific 109, Lincoln, USA)和水分反射传感器(Campbell CS616, Lincoln, USA)连续监测土壤温度和土壤体积含水量,通过数据记录器(CR1000, Campbell, USA)每 10 min 记录 1 次并自动输出储存。同时每个海拔的样地设立 1 个自然土壤的对照点观测温度和湿度,测定方法与在开顶生长箱中的一致。为保证观测数据的可靠性与可比性,3 个不同海拔样点中自然气象因子的观测设置点选在与周围自然地理条件相同的平整场地。每个样地各设一套地面气象观测系统,监测大气温度和湿度(HMP155A, Vaisala, Helsinki, Finland)。温度和湿度观测传感器架设在 2 m 高度,辐射观测传感器安装于高度为 3 m 的支架上,保证其感应面不受任何障碍物的影响,包括障碍物的影子不投射到辐射观测仪器的受光面<sup>[40-42]</sup>。

## 1.3 植物生长测量、样品采集及处理

2016 年 6 月开始测量树高( $H$ )和基径( $D$ ),此后每半年测量一次。植物生长( $D^2H$ )的计算方法为树高和基径的平方的乘积。2018 年 6 月(增温后 3 a,植物处于第 6 个生长季)采用全收割法收割每个 OTC 内每种幼苗各一株(对照组和增温组每种幼苗各 3 株),将所有砍伐的植物分成叶、枝、干、粗根和细根(直径 ≤ 2 mm),然后带回实验室后用去离子水洗清洗干净,放入 60 °C 烘箱内烘干至恒定质量,称重并磨碎。采用 Walley-Black's 湿消解法测定植物(叶、枝、干、粗根和细根)的全 C 含量<sup>[43]</sup>,采用凯氏法进行全 N 含量测定<sup>[44]</sup>,采用钼蓝比色法测定进行全 P 含量测定。可溶性糖和淀粉含量的测定方法在 Mitchell 等<sup>[45]</sup>中进行了一些修改,可溶性碳水化合物用乙醇法提取,蒽酮比色法测定<sup>[46]</sup>。NSC 含量计算方法为每个样品中可溶性糖和淀粉含量的总和。

## 1.4 数据分析

采用重复测量方差分析(Repeated Measures ANOVA),以不同处理、测量时间及其交互作用为独立因素对

植物生长 ( $D^2H$ ) 进行分析。采用三因素方差 (Three-way ANOVA) 分析不同处理、树种、植物器官及其交互作用对植物 (叶、枝、干、粗根和细根) 生理性状 (C、N、P 含量, C:N、C:P、N:P, 可溶性糖、淀粉、NSC 含量和可溶性糖:淀粉) 的影响。采用 t 检验分析了增温和对照各参数的显著性差异, 显著性水平设定为  $\alpha = 0.05$ 。文中所有数据均运用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 20.0 统计软件进行分析, 图表采用 Microsoft Excel 2010 及 Sigmaplot 12.5 软件完成。

## 2 结果

### 2.1 增温对大气温度、土壤温度及土壤含水量的影响

2016 年 1 月至 2018 年 12 月, 对照组和增温组年均气温分别为  $(21.41 \pm 0.04)^\circ\text{C}$  和  $(23.67 \pm 0.03)^\circ\text{C}$ , 增温处理显著升高了年均气温、最高气温, 增幅分别为  $2.26^\circ\text{C}$  和  $8.74^\circ\text{C}$  (图 1,  $P < 0.05$ )。对照组和增温组的 OTC 土壤年均温度 (0—5 cm) 分别为  $(22.08 \pm 0.02)^\circ\text{C}$  和  $(22.97 \pm 0.02)^\circ\text{C}$ , 显著升高了  $0.89^\circ\text{C}$  (图 1,  $P < 0.05$ )。对照组和增温组的 OTC 年均土壤体积含水量 (0—5 cm) 分别为  $(0.16 \pm 0.00) \text{m}^3/\text{m}^3$  和  $(0.14 \pm 0.00) \text{m}^3/\text{m}^3$ , 显著降低了 1.74% (图 1,  $P < 0.05$ )。

### 2.2 增温对南亚热带常绿阔叶林植物生长和 C、N、P 化学计量特征的影响

重复测量方差分析表明, 增温和测量时间对 4 种幼苗的生长 ( $D^2H$ ) 影响显著 (图 2,  $P < 0.05$ )。与对照相比, 增温处理显著降低木荷 (增温 1 a 后) 和红枝蒲桃的  $D^2H$  (图 2), 而红锥和海南红豆 (除 2017 年 6 月) 的  $D^2H$  显著升高。

增温、树种、器官和树种与器官的交互作用显著影响 C、N 含量和 C:P、N:P, 增温和器官的交互作用对 N 含量有显著影响 (表 1,  $P < 0.05$ )。增温下木荷细根 P 含量降低了 1.91%, 细根 C:P 和茎干 N:P 升高了 36.86% 和 30.42% (图 3、图 4,  $P < 0.05$ )。红锥茎干 P 含量在增温下降低了 18.70% (图 3,  $P < 0.05$ )。红枝蒲桃叶片 C 含量在增温下降低了 2.17% (图 3,  $P < 0.05$ )。增温下海南红豆叶片 N 含量、枝条 P 含量和细根 C:N 分别降低了 13.84%、46.07% 和 55.92%, 而细根 N 含量和 N:P 升高了 12.23% 和 90.29% (图 3、图 4,  $P < 0.05$ )。特别地, 海南红豆的 N 和 P 含量高于其它 3 种幼苗 (木荷、红锥和红枝蒲桃), 而 C:N 低于其它 3 种幼苗 (图 3、图 4)。总之, 增温对植物器官中 C、N 和 P 含量及其比值的影响具有物种差异性。

表 1 增温、树种和器官对植物生长、C、N、P 化学计量特征及 NSC 分配的影响 (三因素方差分析)

Table 1 Effects of warming, tree species, plant organs and their interactions on the C:N:P stoichiometry, soluble sugars, starch, NSC concentrations, and soluble sugars:starch ratio in four subtropical tree seedlings

参数 Parameters	增温 Warming	树种 Species	器官 Organs	增温×树种 Warming× Species	增温×器官 Warming× Organs	树种×器官 Species× Organs	增温×树种×器官 Warming× Species× Organs
C	4.164 *	12.711 ***	36.479 ***	0.332	0.603	3.130 ***	0.695
N	0.005	212.996 ***	22.222 ***	0.671	4.262 **	6.553 ***	3.803 ***
P	12.609 ***	34.313 ***	114.731 ***	3.956 *	1.635	9.461 ***	1.548
C:N	0.000	59.082 ***	59.567 ***	0.365	0.433	4.100 ***	0.489
C:P	7.318 **	25.172 ***	66.568 ***	1.519	1.490	2.446 *	0.722
N:P	12.786 ***	60.654 ***	3.821 **	6.271 ***	1.473	3.874 ***	1.007
SS	40.704 ***	33.452 ***	17.192 ***	4.915 ***	2.375	7.070 ***	1.337
St	4.993 *	16.778 ***	22.316 ***	0.583	0.320	6.500 ***	0.433
NSC	17.682 ***	20.935 ***	20.836 ***	1.679	0.937	8.584 ***	0.555
SS:St	0.095	6.765 ***	20.136 ***	1.048	0.269	1.155	0.706
df	1	3	4	3	4	12	12

表中数字和 df 分别表示 F 值和自由度, \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$ ; SS: 可溶性糖 Soluble sugars, St: 淀粉 Starch; NSC 表示非结构性碳水化合物 Non-structural carbohydrates



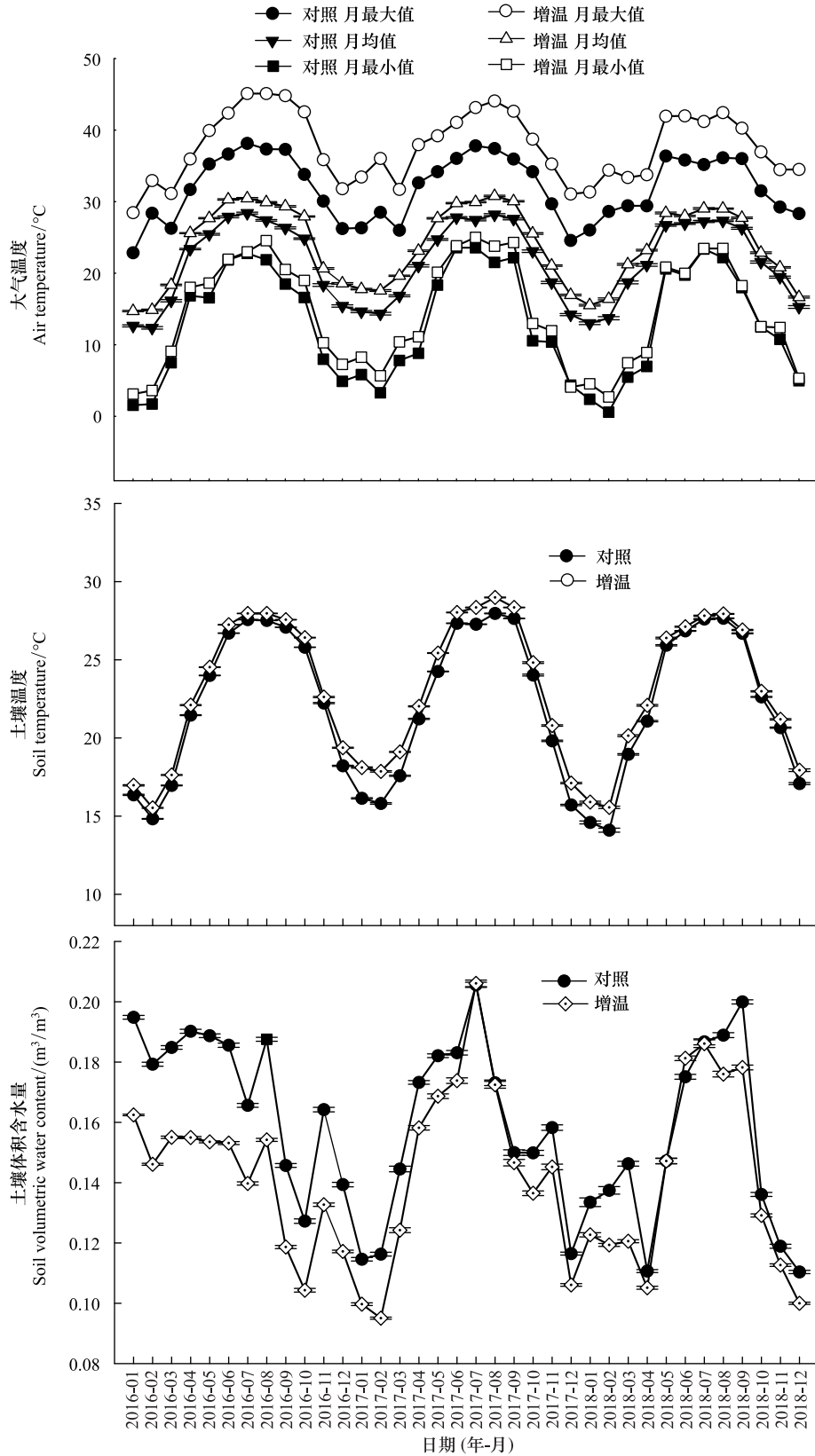
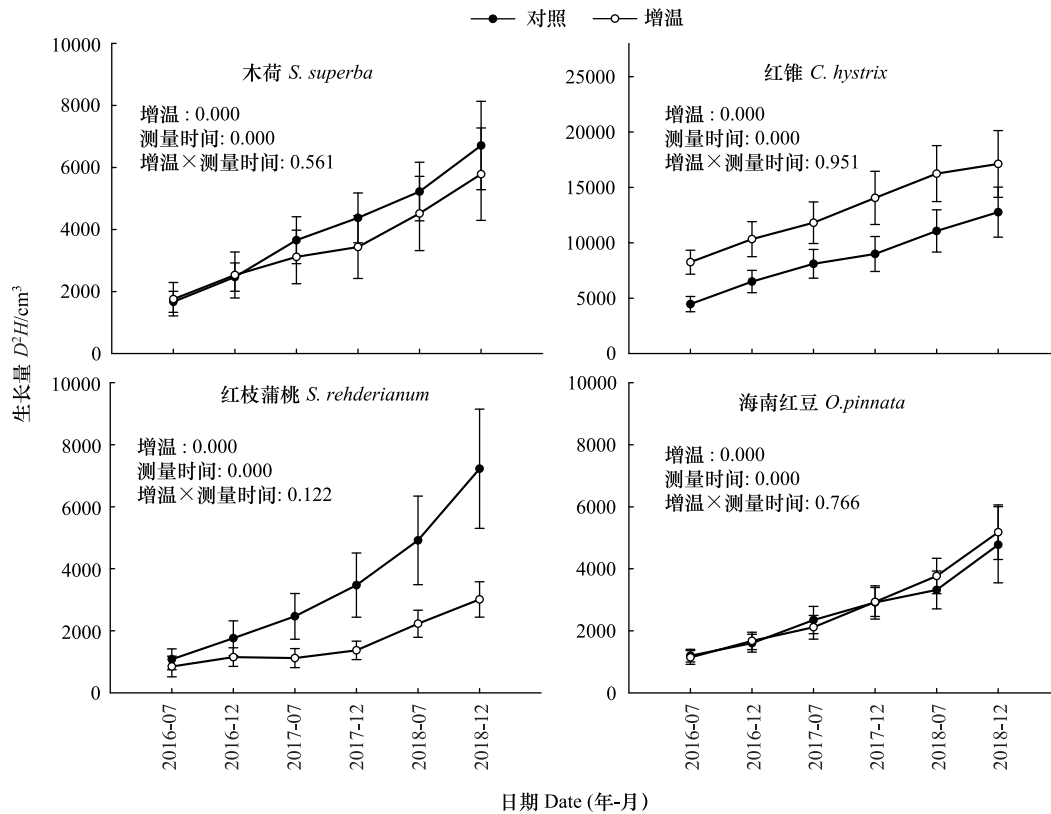


图 1 对照和增温样地的大气温度、土壤温度和土壤体积含水量

Fig.1 Dynamics of air temperature, soil temperature and soil volumetric water content at 5 cm depth in the control and warming sites

图中误差棒表示标准误差

图 2 对照和增温样地的四个树种的 $D^2H$ Fig.2  $D^2H$  of four tree species exposed to warming treatments

误差棒表示标准误差;数字表示增温和采样时间的双因素重复测量方差分析结果( $P$ 值); $n=9$

### 2.3 增温对亚热带常绿阔叶林植物 NSC 含量及分配的影响

增温、树种、器官及树种和器官的交互作用对可溶性糖、淀粉和 NSC 含量有显著影响(表 1,  $P < 0.05$ )。木荷叶片可溶性糖、NSC 含量和细根可溶性糖含量在增温下分别升高了 93.55%、89.22% 和 98.00%(图 5、图 6,  $P < 0.05$ )。增温下红枝蒲桃叶片可溶性糖含量显著升高了 70.11%(图 5,  $P < 0.05$ )。然而,增温对 4 种幼苗的淀粉含量和可溶性糖:淀粉没有影响(图 5,  $P > 0.05$ )。此外,在所有情况下,树种间的差异都比增温对植物的影响大。

### 2.4 亚热带常绿阔叶林植物 C、N、P 化学计量特征和 NSC 特征的相关关系

对 4 种幼苗的养分特征进行了相关分析。研究发现 N:P 与可溶性糖、淀粉和 NSC 含量呈显著正相关(表 2,  $P < 0.05$ )。同时, C、P 含量与淀粉和 NSC 含量呈显著负相关,而 C、P 含量与可溶性糖:淀粉呈显著正相关(表 2,  $P < 0.05$ )。

## 3 讨论

### 3.1 增温对亚热带常绿阔叶林植物生长和 C、N、P 化学计量特征的影响

4 种亚热带常绿阔叶林幼苗的生长对增温的响应显著且具有种间差异(图 2)。本研究发现增温促进了红锥和海南红豆(除 2017 年 6 月)的生长( $D^2H$ ),与前人研究一致<sup>[13,16,31,37,47-48]</sup>。红锥是我国特有的优势阔叶树和硬木树种,其竞争力和生长率高于华南地区其他共存树种<sup>[49]</sup>。木荷在增温条件下生长受限,主要是因为增温显著降低了木荷的光合速率、气孔导度和水分利用效率<sup>[41]</sup>。但早期在研究增温对亚热带混交林中的结果表明增温对木荷和红枝蒲桃生长有促进作用<sup>[31,37]</sup>,与本研究结果不同。造成这一现象的原因可能有:

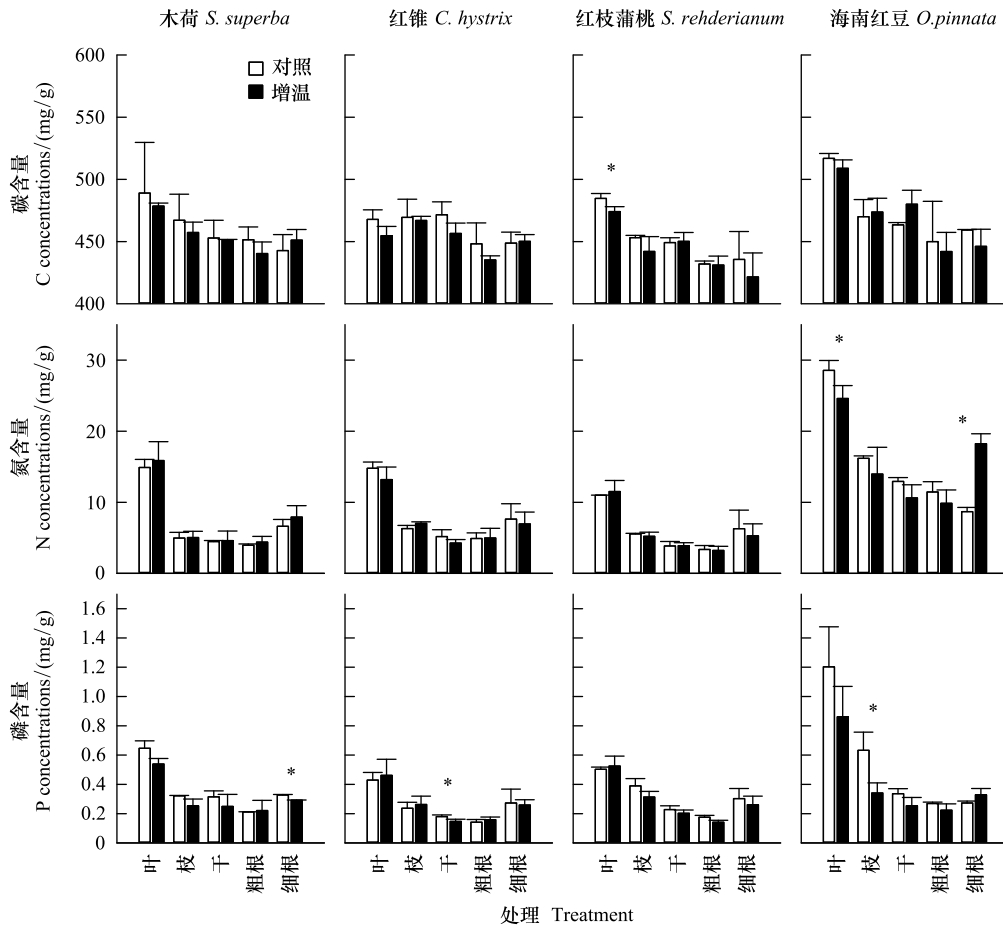


图3 增温对4种幼苗的C、N和P含量的影响

Fig.3 Effects of warming on C, N, and P concentrations of four seedling species

\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$

一是不同林型及土壤类型可能使植物对增温响应不同;二是增温方式不同,本研究采用的是红外-箱式增温,而早期的研究是通过海拔移位达到增温目的;三是增温幅度不同,本研究的增温幅度在 2 °C 以内,而前期实验的增温幅度在 2 °C 以上 [13,16,47-48]。

表2 4种幼苗C、N、P化学计量特征与NSC分配的相关关系

Table 2 Correlation coefficients of C:N:P stoichiometry and NSC variables in four tree seedlings

参数 Parameters	C	N	P	C:N	C:P	N:P	SS	St	NSC	SS:St
C	1									
N	0.641 ***	1								
P	0.663 ***	0.865 ***	1							
C:N	-0.466 ***	-0.840 ***	-0.644 ***	1						
C:P	-0.437 ***	-0.696 ***	-0.781 ***	0.729 ***	1					
N:P	0.075	0.374 ***	-0.097	-0.510 ***	0.142	1				
SS	0.026	0.088	-0.098	-0.206 *	0.002	0.318 ***	1			
St	-0.258 *	-0.108	-0.271 **	0.010	0.229 *	0.357 ***	0.324 ***	1		
NSC	-0.202 *	-0.073	-0.268 **	-0.055	0.188	0.396 ***	0.640 ***	0.941 ***	1	
SS:St	0.298 **	0.294 **	0.289 **	-0.353 ***	-0.356 ***	-0.001	0.362 ***	-0.531 ***	-0.309 ***	1

表中数字表示皮尔逊相关系数, \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$

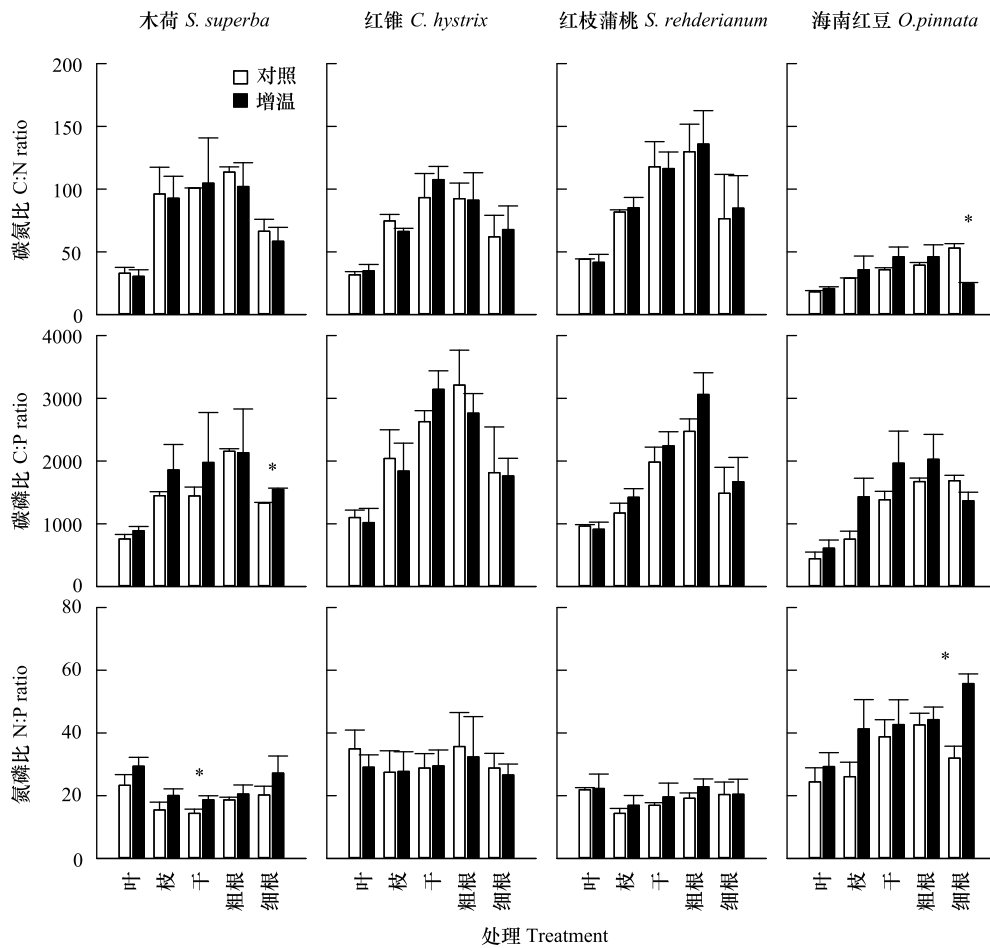


图 4 增温对 4 种幼苗的 C:N、C:P 和 N:P 的影响

Fig.4 Effects of warming on C:N, C:P, and N:P ratios of four seedling species

研究表明增温对植物器官中 C、N、P 化学计量特征有显著影响(图 3、图 4),因此,叶片的 N 和 P 含量都可能受到增温的影响。Reich 等<sup>[35]</sup>发现叶片的 N 和 P 含量在增温下都有降低的趋势。本研究发现增温显著降低了海南红豆叶片 N 含量,这可能与植物生长和碳水化合物化合物的稀释有关<sup>[50-52]</sup>。此外,增温样地的土壤湿度下降可能会导致微生物活动的减少进而降低土壤 N 的有效性<sup>[20]</sup>。增温显著升高了海南红豆细根 N 含量,这可能是增温促进了固 N 植物的固 N 酶活化,促进了细根对 N 的吸收<sup>[52]</sup>,同时,由于土壤 N 的有效性降低以及植物的快速生长,细根吸收的 N 可能无法满足叶片对 N 的需求。土壤 N 和 P 有效态含量可以对植物叶片 N 和 P 含量产生直接影响。早期位移增温的研究中发现由于增温导致了土壤有效 P 含量的增加<sup>[20]</sup>,植物叶片 P 含量在增温下都有上升的趋势<sup>[37-38]</sup>。而在本研究中,增温对植物叶片 P 含量的影响不显著,这可能是由于早期红外-箱式增温对土壤微生物生物量及有效 P 含量没有影响<sup>[53]</sup>。植物 N:P 可以帮助我们了解营养限制、植被组成和生态系统在未来环境变化下的功能<sup>[54-55]</sup>,通常 N:P 小于 14 表示受 N 限制,而大于 16 代表受 P 限制<sup>[18]</sup>。研究发现增温显著降低了木荷细根、红锥茎干和海南红豆枝条的 P 含量,木荷茎干和海南红豆细根的 N:P 在增温下显著升高(大于 16),这表明增温条件下木荷和海南红豆的 P 限制可能会加剧。增温显著升高了海南红豆细根 N 含量,说明增温处理提高了海南红豆细根对 N 的吸收能力,从而升高了细根的 N:P。

### 3.2 增温对南亚热带常绿阔叶林植物 NSC 含量及分配的影响

植物体中可溶性糖的含量与其应对恶劣环境的能力密切相关<sup>[56]</sup>。木荷叶片和细根的可溶性糖含量在增温条件下显著升高(图 5),类似的结果在其他树种中也有报道<sup>[32-33]</sup>。叶片中可溶性糖和淀粉的积累通过生



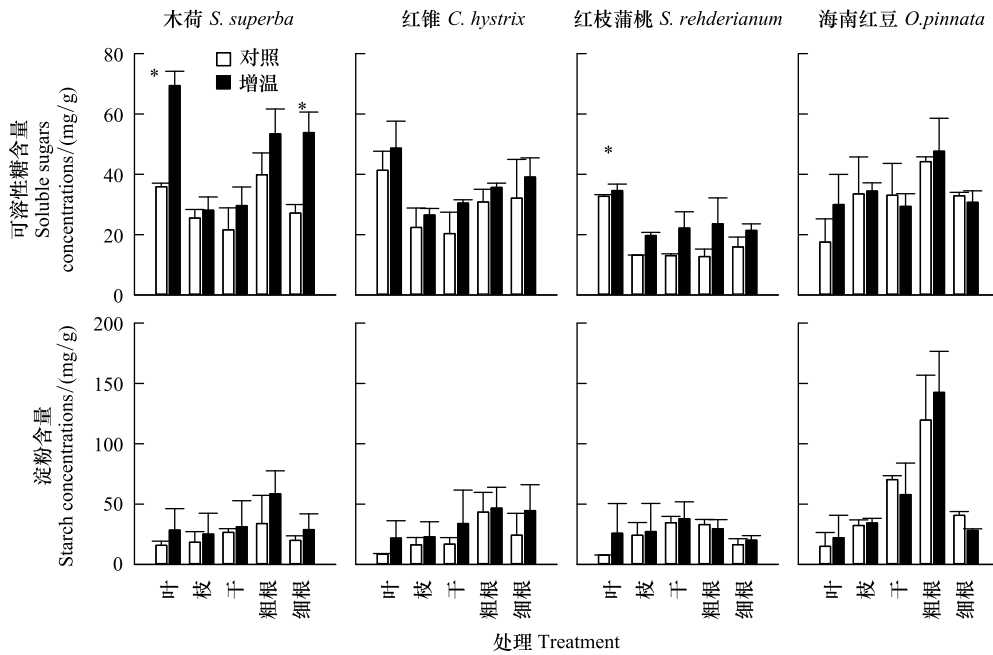


图5 增温对4种幼苗的可溶性糖和淀粉含量的影响

Fig.5 Effects of warming on soluble sugars and starch concentrations of four seedling species

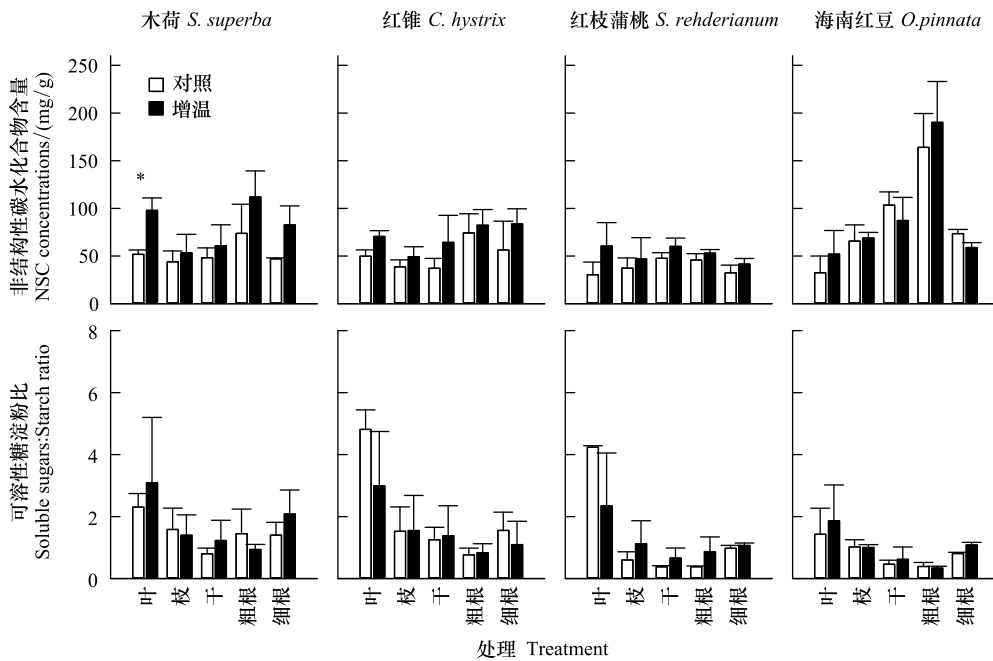


图6 增温对4种幼苗的非结构性碳水化合物含量及分配的影响

Fig.6 Effects of warming on NSC concentrations and soluble sugars:starch ratio of four seedling species

理机制<sup>[57]</sup>和生化反馈<sup>[58]</sup>直接影响光合作用。在气候变暖的情况下,植物可以分配更多的C来应对环境胁迫。已有研究表明增温显著降低木荷叶片的光合速率、气孔导度和水分利用效率<sup>[41]</sup>。因此,增温下光合作用和碳水化合物的分配可能直接导致了树木生长的差异。在本研究中,增温升高了木荷和红枝蒲桃叶片的可溶性糖含量,与早期亚热带森林的研究结果不同<sup>[31]</sup>,说明木荷和红枝蒲桃受到了高温胁迫,而较高的可溶性糖

含量有利于植物抵御环境胁迫,这反映了木荷和红枝蒲桃应对增温胁迫时可溶性糖含量升高的适应策略。

NSC 含量的变化反映了可溶性糖和淀粉的共同作用。木荷叶片 NSC 含量的增加主要是可溶性糖含量的显著增加,而淀粉类物质基本保持稳定(图 5)。另外,NSC 含量的增加可以平衡细胞的渗透压可以被植物用来应对环境胁迫<sup>[59]</sup>,储存的 C 将在未来 C 亏缺的情况下使用,直到储备耗尽<sup>[60]</sup>。然而,由于不易移动的淀粉被认为是储存起来的,而可溶性糖可以根据需要被转移到植物的各种生理和代谢活动中。因此,淀粉含量似乎比含量更稳定<sup>[61]</sup>,本研究支持了这一观点<sup>[62-63]</sup>。植物器官中 NSC 含量表征了植物对环境胁迫的响应,具体表现在 C 供应水平、植物生长和适应策略等<sup>[64-65]</sup>。增温条件下,木荷和红枝蒲桃的地上部分 NSC 含量增加,这有助于木荷和红枝蒲桃抵御土壤变干的环境(图 1)。有研究表明植物在极端环境中储存更多的 C 是为了生存,而不是生长<sup>[66]</sup>。此外,为防止植物脱水而关闭气孔时避免发生 C 饥饿,因此,木荷和红枝蒲桃地上部分表现为增温升高了可溶性糖和淀粉含量<sup>[67]</sup>,且生长( $D^2H$ )受到抑制。另一方面,不管未来降水条件如何变化,温度的升高都会增加土壤水分的蒸发和植物蒸腾作用,从而对植物造成潜在的水分胁迫<sup>[41]</sup>,为应对气候变暖及其带来的干旱环境,植物需要在叶片中分配更多的可溶性糖,而这些 NSC 储存将增加植物抵御增温及其带来的干旱环境的潜在威胁<sup>[68]</sup>。

光合能力和 NSC 合成不仅受叶片 N 含量的影响,同时与叶片 P 含量密切相关<sup>[69]</sup>。N 是合成叶绿素和光合蛋白等光合器官的重要成分<sup>[70]</sup>,随着叶片 N 含量的增加,CO<sub>2</sub>的固定和同化能力以及 NSC 合成也增强,因此 N 是光合物质代谢和植物生长的关键性因子<sup>[71]</sup>。P 是植物代谢、能量和蛋白质合成的关键元素<sup>[35,72]</sup>。研究发现 N:P 的变化对 NSC 含量的波动起重要作用,并影响了可溶性糖和淀粉的相互转化,且 N:P 与可溶性糖、淀粉和 NSC 含量呈显著正相关关系。可溶性糖:淀粉反映了植物 NSC 的分配模式,有助于了解植物的养分利用策略<sup>[36]</sup>。本研究中,植物体 N:P 与 NSC 特征(可溶性糖、淀粉和 NSC 含量)呈显著正相关关系(表 2)。研究发现植物体 P 含量与淀粉和 NSC 含量呈显著负相关,与可溶性糖:淀粉呈极显著正相关,与前人研究一致<sup>[73-74]</sup>。

#### 4 结论

增温对南亚热带常绿阔叶林植物的影响存在树种差异性。增温促进了红锥和海南红豆幼苗的生长,但木荷和红枝蒲桃生长受限,这表明未来气候变暖可能会改变该生态系统的竞争平衡和群落组成。木荷和红枝蒲桃在增温下均表现了较高的叶片可溶性糖含量,而较高的可溶性糖含量有利于抵御环境胁迫,这反映了木荷和红枝蒲桃应对增温胁迫时含量升高的适应策略。但本研究仅分析了南亚热带 4 种幼苗的生长、C、N、P 化学计量特征和 NSC 分配对增温的响应,今后的研究应扩大到成熟乔木以及其他生理指标,深入探讨全球变暖对南亚热带森林的适应机理和机制,提出更好的保护策略。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Knutti R, Sedláček J. Robustness and uncertainties in the new CMIP5 climate model projections. *Nature Climate Change*, 2013, 3(4):369-373.
- [ 2 ] IPCC. Summary for policymakers//Masson-Delmotte V, Zhai P M, Pörtner H O, Roberts D, Skea J, Shukla P R, Pirani A, Moufouma-Okia W, Péan C, Pidcock R, Connors S, Matthews J B R, Chen Y, Zhou X, Gomis M I, Lonnoy E, Maycock T, Tignor M, Waterfield T, eds. *Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the Impacts of Global Warming of 1.5°C Above Pre-Industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways, in the Context of Strengthening the Global Response to the Threat of Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty*. Geneva, Switzerland: World Meteorological Organization, 2018.
- [ 3 ] Raich J W, Russell A E, Kitayama K, Parton W J, Vitousek P M. Temperature influences carbon accumulation in moist tropical forests. *Ecology*, 2006, 87(1):76-87.
- [ 4 ] Ma Z Y, Liu H Y, Mi Z R, Zhang Z H, Wang Y H, Xu W, Jiang L, He J S. Climate warming reduces the temporal stability of plant community biomass production. *Nature Communications*, 2017, 8(1):15378.
- [ 5 ] Feeley K J, Wright S J, Supardi M N N, Kassim A R, Davies S J. Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology Letters*, 2007, 10(6):461-469.

- [ 6 ] Clark D B, Clark D A, Oberbauer S F. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology*, 2010, 16(2):747-759.
- [ 7 ] van Mantgem P J, Stephenson N L, Byrne J C, Daniels L D, Franklin J F, Fulé P Z, Harmon M E, Larson A J, Smith J M, Taylor A H, Veblen T T. Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. *Science*, 2009, 323(5913):521-524.
- [ 8 ] Zhou G Y, Peng C H, Li Y L, Liu S Z, Zhang Q M, Tang X L, Liu J X, Yan J H, Zhang D Q, Chu G W. A climate change-induced threat to the ecological resilience of a subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest in Southern China. *Global Change Biology*, 2013, 19(4):1197-1210.
- [ 9 ] Cavaleri M A, Reed S C, Smith W K, Wood T E. Urgent need for warming experiments in tropical forests. *Global Change Biology*, 2015, 21(6):2111-2121.
- [ 10 ] He P C, Gleason S M, Wright I J, Weng E S, Liu H, Zhu S D, Lu M Z, Luo Q, Li R H, Wu G L, Yan E R, Song Y J, Mi X C, Hao G Y, Reich P B, Wang Y P, Ellsworth D S, Ye Q. Growing-season temperature and precipitation are independent drivers of global variation in xylem hydraulic conductivity. *Global Change Biology*, 2020, 26(3):1833-1841.
- [ 11 ] Clark D A, Clark D B, Oberbauer S F. Field-quantified responses of tropical rainforest aboveground productivity to increasing CO<sub>2</sub> and climatic stress, 1997-2009. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, 2013, 118(2):783-794.
- [ 12 ] Vlam M, Baker P J, Bunyavejchewin S, Zuidema P A. Temperature and rainfall strongly drive temporal growth variation in Asian tropical forest trees. *Oecologia*, 2014, 174(4):1449-1461.
- [ 13 ] Slot M, Winter K. High tolerance of tropical sapling growth and gas exchange to moderate warming. *Functional Ecology*, 2018, 32(3):599-611.
- [ 14 ] Wang W Z, Jia M, Wang G X, Zhu W Z, McDowell N G. Rapid warming forces contrasting growth trends of subalpine fir (*Abies fabri*) at higher- and lower-elevations in the eastern Tibetan Plateau. *Forest Ecology and Management*, 2017, 402:135-144.
- [ 15 ] Liu B, Liang E Y, Liu K, Camarero J J. Species- and elevation-dependent growth responses to climate warming of mountain forests in the Qinling Mountains, Central China. *Forests*, 2018, 9(5):248.
- [ 16 ] Yu L, Song M Y, Xia Z C, Korpelainen H, Niinemets Ü, Li C Y. Elevated temperature differently affects growth, photosynthetic capacity, nutrient absorption and leaf ultrastructure of *Abies faxoniana* and *Picea purpurea* under intra- and interspecific competition. *Tree Physiology*, 2019, 39(8):1342-1357.
- [ 17 ] Zhang Q F, Zhou J C, Li X J, Yang Z J, Zheng Y, Wang J, Lin W S, Xie J S, Chen Y M, Yang Y S. Are the combined effects of warming and drought on foliar C:N:P:K stoichiometry in a subtropical forest greater than their individual effects? *Forest Ecology and Management*, 2019, 448:256-266.
- [ 18 ] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10(12):1135-1142.
- [ 19 ] Nasto M K, Alvarez-Clare S, Lekberg Y, Sullivan B W, Townsend A R, Cleveland C C. Interactions among nitrogen fixation and soil phosphorus acquisition strategies in lowland tropical rain forests. *Ecology Letters*, 2014, 17(10):1282-1289.
- [ 20 ] Lie Z Y, Lin W, Huang W J, Fang X, Huang C M, Wu T, Chu G W, Liu S Z, Meng Z, Zhou G Y, Liu J X. Warming changes soil N and P supplies in model tropical forests. *Biology and Fertility of Soils*, 2019, 55(7):751-763.
- [ 21 ] Xu Z F, Yin H J, Xiong P, Wan C, Liu Q. Short-term responses of *Picea asperata* seedlings of different ages grown in two contrasting forest ecosystems to experimental warming. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, 77:1-11.
- [ 22 ] Shen H, Du H M, Wang Z L, Huang B R. Differential responses of nutrients to heat stress in warm-season and cool-season turfgrasses. *Horticultural Science*, 2009, 44(7):2009-2014.
- [ 23 ] Gonzalez-Meler M A, Silva L B C, Dias-De-Oliveira E, Flower C E, Martinez C A. Experimental air warming of a *Stylosanthes capitata*, Vogel dominated tropical pasture affects soil respiration and nitrogen dynamics. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:46.
- [ 24 ] Yue K, Fornara D A, Yang W Q, Peng Y, Li Z J, Wu F Z, Peng C H. Effects of three global change drivers on terrestrial C:N:P stoichiometry: a global synthesis. *Global Change Biology*, 2017, 23(6):2450-2463.
- [ 25 ] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, Chadwick O A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 2010, 20(1):5-15.
- [ 26 ] Ai Z M, He L R, Xin Q, Yang T, Liu G B, Xue S. Slope aspect affects the non-structural carbohydrates and C:N:P stoichiometry of *Artemisia sacrorum* on the Loess Plateau in China. *CATENA*, 2017, 152:9-17.
- [ 27 ] Sala A, Woodruff D R, Meinzer F C. Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiology*, 2012, 32(6):764-775.
- [ 28 ] Pokhilko A, Flis A, Sulpice R, Stitt M, Ebenhoh O. Adjustment of carbon fluxes to light conditions regulates the daily turnover of starch in plants: a computational model. *Molecular BioSystems*, 2014, 10(3):613-627.
- [ 29 ] 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, 2014, 65:667-687.
- [30] Tang B, Yin C Y, Wang Y J, Sun Y Y, Liu Q. Positive effects of night warming on physiology of coniferous trees in late growing season: leaf and root. *Acta Oecologica*, 2016, 73:21-30.
- [31] Li Y Y, Zhou G Y, Liu J X. Different growth and physiological responses of six subtropical tree species to warming. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:1511.
- [32] Mu J P, Peng Y H, Xi X Q, Wu X W, Li G Y, Niklas K J, Sun S C. Artificial asymmetric warming reduces nectar yield in a Tibetan alpine species of Asteraceae. *Annals of Botany*, 2015, 116(6):899-906.
- [33] Shi C G, Silva L C R, Zhang H X, Zheng Q Y, Xiao B X, Wu N, Sun G. Climate warming alters nitrogen dynamics and total non-structural carbohydrate accumulations of perennial herbs of distinctive functional groups during the plant senescence in autumn in an alpine meadow of the Tibetan Plateau, China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2015, 200:21-29.
- [34] 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.
- [35] 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(3):11001-11006.
- [36] 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.
- [37] Wu T, Qu C, Li Y Y, Li X, Zhou G Y, Liu S Z, Chu G W, Meng Z, Lie Z Y, Liu J X. Warming effects on leaf nutrients and plant growth in tropical forests. *Plant Ecology*, 2019, 220(7/8):663-674.
- [38] 李旭, 列志旸, 吴婷, 黄楚敏, 刘世忠, 刘菊秀, 傅松玲, 李义勇. 增温对南亚热带混交林 4 个树种养分含量及化学计量的影响. *生态环境学报*, 2019, 28(5):890-897.
- [39] Iversen C M, Bridgman S D, Kellogg L E. Scaling plant nitrogen use and uptake efficiencies in response to nutrient addition in peatlands. *Ecology*, 2010, 91(3):693-707.
- [40] 刘菊秀, 李跃林, 刘世忠, 李义勇, 褚国伟, 孟泽, 张德强. 气温上升对模拟森林生态系统影响实验的介绍. *植物生态学报*, 2013, 37(6):558-565.
- [41] Wu G L, Liu H, Hua L, Luo Q, Lin Y X, He P C, Feng S W, Liu J X, Ye Q. Differential responses of stomata and photosynthesis to elevated temperature in two co-occurring subtropical forest tree species. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9:467.
- [42] 李旭, 吴婷, 程严, 谭纳丹, 蒋芬, 刘世忠, 褚国伟, 孟泽, 刘菊秀. 南亚热带常绿阔叶林 4 个树种对增温的生理生态适应能力比较. *植物生态学报*, 2020, 44(12):1203-1214.
- [43] Nelson D W, Sommers L E. Carbon and organic matter//Page A L, Mille R H, Keeney D R, eds. *Methods of Soil Analysis, Part 2: Chemical and Microbiological Properties*. 2nd ed. Madison: American Society of Agronomy, 1982: 561-579.
- [44] Bremner J M, Mulvaney C S. Nitrogen-total//Page A L, Mille R H, Keeney D R, eds. *Methods of Soil Analysis, Part 2: Chemical and Microbiological Properties*. 2nd ed. Madison: American Society of Agronomy, 1982.
- [45] Mitchell P J, O'Grady A P, Tissue D T, White D A, Ottenschlaeger M L, Pinkard E A. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist*, 2013, 197(3):862-872.
- [46] Ebell L F. Variation in total soluble sugars of conifer tissues with method of analysis. *Phytochemistry*, 1969, 8(1):227-233.
- [47] Rodgers V L, Smith N G, Hoepfner S S, Dukes J S. Warming increases the sensitivity of seedling growth capacity to rainfall in six temperate deciduous tree species. *AoB Plants*, 2018, 10(1):ply003.
- [48] Sanhueza C, Fuentes F, Cortés D, Bascunan-Godoy L, Sáez P L, Bravo L A, Cavieres L A. Contrasting thermal acclimation of leaf dark respiration and photosynthesis of Antarctic vascular plant species exposed to nocturnal warming. *Physiologia Plantarum*, 2019, 167(2):205-216.
- [49] Chen L, Wen Y G, Zeng J, Wang H, Wang J X, Dell B, Liu S R. Differential responses of net N mineralization and nitrification to throughfall reduction in a *Castanopsis hystrix* plantation in southern China. *Forest Ecosystems*, 2019, 6(1):14.
- [50] Freschet G T, Cornelissen J H C, van Logtestijn R S P, Aerts R. Substantial nutrient resorption from leaves, stems and roots in a subarctic flora: what is the link with other resource economics traits. *New Phytologist*, 2010, 186(4):879-889.
- [51] Yuan Y G, Ge L T, Yang H S, Ren W Z. A meta-analysis of experimental warming effects on woody plant growth and photosynthesis in forests. *Journal of Forestry Research*, 2018, 29(3):727-733.
- [52] Liu J X, Li Y Y, Xu Y, Liu S E, Huang W J, Fang X, Yin G C. Phosphorus uptake in four tree species under nitrogen addition in subtropical China. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, 24(24):20005-20014.
- [53] 赵建琪, 吴建平, 张慧玲, 熊鑫, 赵梦嶝, 褚国伟, 孟泽, 周国逸, 张德强. 增温对南亚热带季风常绿阔叶林土壤微生物群落的影响. *生态环境学报*, 2019, 28(5):881-889.

- [54] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants; variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2):243-266.
- [55] Townsend A R, Cleveland C C, Asner G P, Bustamante M M C. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology*, 2007, 88(1):107-118.
- [56] Ramel F, Sulmon C, Gouesbet G, Couée I. Natural variation reveals relationships between pre-stress carbohydrate nutritional status and subsequent responses to xenobiotic and oxidative stress in *Arabidopsis thaliana*. *Annals of Botany*, 2009, 104(7):1323-1337.
- [57] Pritchard S G, Peterson C M, Prior S A, Rogers H H. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> differentially affects needle chloroplast ultrastructure and phloem anatomy in *Pinus palustris*; interactions with soil resource availability. *Plant Cell & Environment*, 1997, 20(4):461-471.
- [58] Rasse D P, Tocquin P. Leaf carbohydrate controls over *Arabidopsis* growth and response to elevated CO<sub>2</sub>: an experimentally based model. *New Phytologist*, 2006, 172(3):500-513.
- [59] Millard P, Sommerkorn M, Grelet G A. Environmental change and carbon limitation in trees; a biochemical, ecophysiological and ecosystem appraisal. *New Phytologist*, 2007, 175(1):11-28.
- [60] Poorter L, Kitajima K. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology*, 2007, 88(4):1000-1011.
- [61] Chantuma P, Lacoine A, Kasemsap P, Thanisawanyangkura S, Gohet E, Clément A, Guillot A, Améglio T, Thaler P. Carbohydrate storage in wood and bark of rubber trees submitted to different level of C demand induced by latex tapping. *Tree Physiology*, 2009, 29(8):1021-1031.
- [62] Dirk L M A, van der Krol A, Vreugdenhil D, Hilhors H W M, Bewley J D. Galactomannan, soluble sugar and starch mobilization following germination of *Trigonella foenum-graecum* seeds. *Plant Physiology and Biochemistry*, 1999, 37(1):41-50.
- [63] Kami D, Muro T, Sugiyama K. Changes in starch and soluble sugar concentrations in winter squash mesocarp during storage at different temperatures. *Scientia Horticulturae*, 2011, 127(3):444-446.
- [64] Kozłowski T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *The Botanical Review*, 1992, 58(2):107-222.
- [65] 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.
- [66] Smith A M, Stitt M. Coordination of carbon supply and plant growth. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30(9):1126-1149.
- [67] McDowell N, Pockman W T, Allen C D, Breshears D D, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams D G, Yezzer E A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 2008, 178(4):719-739.
- [68] von Arx G, Archer S R, Hughes M K. Long-term functional plasticity in plant hydraulic architecture in response to supplemental moisture. *Annals of Botany*, 2012, 109(6):1091-1100.
- [69] Barbaroux C, Bréda N. Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology*, 2002, 22(17):1201-1210.
- [70] Ordoñez J C, van Bodegom P M, Witte J P M, Wright I J, Reich P B, Aerts R. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(2):137-149.
- [71] Garnier E, Cordonnier P, Guillerm J L, Sonié L. Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in mediterranean old-fields. *Oecologia*, 1997, 111(4):490-498.
- [72] Reich P B, Walters M B, Tjoelker M G, Vanderklein D, Buschena C. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology*, 1998, 12(3):395-405.
- [73] 吴杰, 潘红丽, 杜忠, 王三根, 石培礼, 刘兴良, 肖文发, 李迈和. 卧龙竹类非结构性碳水化合物与叶氮含量对海拔的响应. *生态学报*, 2010, 30(3):610-618.
- [74] 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.