

# 配方施肥对华北落叶松各器官非结构性碳水化合物特征的影响

李 帆<sup>1,2</sup>, 于嘉俐<sup>1</sup>, 贾忠奎<sup>1\*</sup>, 郝国宝<sup>1</sup>, 李 岩<sup>3</sup>, 王利东<sup>3</sup>

(1. 林木资源高效生产全国重点实验室, 北京林业大学 森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083;  
2. 宁夏回族自治区林业调查规划院, 宁夏 银川 750000; 3. 河北省塞罕坝机械林场, 河北 围场 068466)

**摘 要:**探究配方施肥对华北落叶松针叶、枝条和细根的非结构性碳水化合物(NSC)的影响, 为华北落叶松高效施肥技术提供参考依据。以 32 年生华北落叶松为研究对象, 采用 N、P、K 三因素三水平正交设计  $L_9(3^4)$ , 以不施肥为对照, 研究配方施肥对华北落叶松针叶、枝条和细根 NSC 及组分(可溶性糖、淀粉)含量的影响, 分析华北落叶松各器官 NSC 及组分含量的相关关系。结果表明, 1) 华北落叶松针叶、枝条和细根非结构性碳水化合物含量随月份呈显著变化, 基本均在 10 月达到峰值, 且 3 个器官中 NSC 均以可溶性糖为主。2) 各施肥处理对针叶、枝条和细根的 NSC 及组分含量的表现不同, 其中针叶和细根的 NSC 含量分别在处理 T4 和 T8 较 CK 平均增幅最大, 为 29.65%、23%; 而枝条的 NSC 含量和可溶性糖含量与 CK 的平均增幅相比表现为减少。3) 相关性分析显示: 针叶、枝条和细根的 NSC 含量与其可溶性糖含量和淀粉含量间均存在极显著正相关 ( $P < 0.01$ ); 细根 NSC 含量与针叶和枝条的可溶性糖含量均存在显著负相关 ( $P < 0.05$ )。4) N、P、K 肥对华北落叶松各器官 NSC 及组分含量均有一定影响; N 肥对细根 NSC 及组分含量均产生显著增加影响, P 肥和 K 肥对各指标显著性影响有所不同; 改善华北落叶松非结构性碳水化合物特征的最佳施肥方案为  $N_3P_3K_2$  ( $N\ 528.78\ g \cdot 株^{-1}$ 、 $P\ 1\ 621.58\ g \cdot 株^{-1}$ 、 $K\ 172.98\ g \cdot 株^{-1}$ )。施用适宜的 N、P、K 配方能有效改善华北落叶松针叶、枝条和细根的 NSC 及组分含量, 且各器官在生长过程中存在相互平衡和动态调配的关系。

**关键词:** 配方施肥; 华北落叶松; 非结构性碳水化合物; 综合评价

**中图分类号:** S753.532 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-7461(2024)02-0044-07

## Effects of Formula Fertilization on the Characteristics of Non-structural Carbohydrates in the Organs of *Larix principis-rupprechtii*

LI Fan<sup>1,2</sup>, YU Jia-li<sup>1</sup>, JIA Zhong-kui<sup>1\*</sup>, HAO Guo-bao<sup>1</sup>, LI Yan<sup>3</sup>, WANG Li-dong<sup>3</sup>

(1. State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Ningxia Hui Autonomous Region Forestry Investigation and Planning Institute, Yinchuan 750000, Ningxia, China; 3. Saihanba Mechanized Forest Farm of Hebei Province, Weichang 068466, Hebei, China)

**Abstract:** The objective of this study was to investigate the effect of formula fertilization on non-structural carbohydrates (NSC) of the leaves, branches, roots of *Larix principis-rupprechtii* to provide a reference basis for efficient fertilization technology of *L. principis-rupprechtii*. Trees of 32-year-old *L. principis-rupprechtii* were taken as the research objects, using a three-factor, three-level orthogonal design  $L_9(3^4)$  with no fertilization as the control to investigate the monthly dynamic effects of formula fertilization on the NSC and component contents of the leaves, branches and roots, and to analyze the correlations of NSC and component contents of different organs. The results showed that 1) the content of non-structural carbohy-

收稿日期: 2023-02-05 修回日期: 2023-05-29

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31870387)。

第一作者: 李 帆。研究方向: 用材与能源林培育理论技术。E-mail: 1364379256@qq.com

\* 通信作者: 贾忠奎, 博士生导师, 教授。研究方向: 用材与能源林培育理论技术。E-mail: jiazk@bjfu.edu.cn

drates in the leaves, branches and roots changed significantly among different months, and the peak values were mostly found in October, and soluble sugars were the main component of NSC in all the three organs. 2) The fertilization treatments differed in their performance on NSC and fraction content of the leaves, branches, roots. The NSC contents of the leaves and roots increased most significantly in treatments T4 and T8, with the average promotion of 29.65% and 23%, respectively, compared to the control. The soluble sugar and NSC contents of the branches, by contrast, showed a decrease trend when compared with the average increase of the control. 3) Correlation analysis showed that there was a highly significant and positive correlation between NSC and fraction content in the three organs ( $P < 0.01$ ); the NSC content of root was negatively correlated to the soluble sugar content of both leaves and branches ( $P < 0.05$ ). 4) Nitrogen, phosphorus and potassium fertilizers exhibited certain effects on the NSC and component content; nitrogen fertilization had significant effect on the increase of NSC and component content of roots, while phosphorus and potassium fertilization had different effects on the significance of each index; the best fertilization treatment was  $N_3P_3K_2$  (N 528.78, P 1621.58, K 172.98 g · plant<sup>-1</sup>). Appropriate N, P, K fertilization can effectively improve the NSC and component content of the leaves, branches and roots of *L. principis-rupprechtii*, and there was a close relationship between mutual balance and dynamic allocation of different organs during the tree growth.

**Key words:** formula fertilization; *Larix principis-rupprechtii*; non-structural carbohydrate; comprehensive evaluation

碳水化合物是植物光合作用的主要产物,按照存在形式可以分为结构性碳水化合物(structural carbohydrates, SC)和非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC),其中后者主要由可溶性糖(soluble sugar, SS)和淀粉(starch, S)组成<sup>[1-2]</sup>。通常认为,可溶性糖是植物体内碳水化合物运输和利用的主要形式,淀粉是植物的主要贮存物质<sup>[3]</sup>。NSC是树木生长代谢过程中重要的能量供应物质,其含量的变化可以反映植物整体的碳供应状况<sup>[4]</sup>。

植物叶片是进行光合作用的主要场所<sup>[5]</sup>;枝条在营养物质的运输和植物能量的调配方面发挥着重要作用<sup>[6]</sup>;根系在生长过程中起到储备能量和吸收运输养分的作用<sup>[7]</sup>。植物体内各器官能够通过相互转化和调节将NSC含量运输到最需要的部位来适应外界环境的变化<sup>[8]</sup>。同时,树体内各器官NSC含量还受土壤养分浓度的影响<sup>[9]</sup>。N、P、K是植物生长发育过程中必需的营养元素,与生理代谢密切相关<sup>[10]</sup>。有研究发现,施肥能够显著影响植物中NSC含量的积累,N、P添加可以显著增加叶片NSC含量<sup>[11]</sup>;低含量的N添加有利于叶片NSC的积累,而高含量的N添加会减少NSC含量<sup>[12]</sup>,施加P肥对NSC含量无明显的影响<sup>[13]</sup>。目前,关于林地施肥对植物NSC含量的影响没有得到一致性结论,开展植物NSC对N、P、K配方施肥的响应研究有利于理解植物的生存规律。

华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)作

为冀北地区主要的用材树种和生态树种,具有生长快速、材质细腻等特点,在木材供给和生态效益等方面发挥着重要作用<sup>[14]</sup>。以往的研究主要集中于树体单个器官,关于林地施肥对器官间NSC含量的影响及调配的相关分析报道较少。因此,本研究以华北落叶松为材料,设置不同水平N、P、K配方施肥试验,研究配方施肥对华北落叶松针叶、枝条和细根NSC及组分(可溶性糖和淀粉)含量的影响及相关关系,进一步理解华北落叶松碳代谢和生长对策,为优化华北落叶松高效施肥技术提供参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验在塞罕坝机械林场阴河分场前曼甸营林区进行(116°51′—117°39′E, 42°02′—42°36′N),属内蒙古高原东南缘与大兴安岭和冀北山地的交汇地带。该地区海拔1 820 m,年均气温-1.5℃,年平均降水433 mm,主要集中在6—8月;土壤类型以灰色森林土为主,其试验林地土壤肥力本底化学性质为:有机质42.19 g · kg<sup>-1</sup>,碱解氮182.26 mg · kg<sup>-1</sup>,有效磷(AP)8.98 mg · kg<sup>-1</sup>,速效钾(AK)97.25 mg · kg<sup>-1</sup>,TN 0.25 g · kg<sup>-1</sup>,TP 0.38 g · kg<sup>-1</sup>,TK 5.30 g · kg<sup>-1</sup>;华北落叶松针叶、枝条和细根的本底N含量分别为17.20、6.05、10.48 mg · g<sup>-1</sup>,P含量分别为2.05、0.75、1.50 mg · g<sup>-1</sup>,K含量分别为12.45、2.15、5.53 mg · g<sup>-1</sup>。

### 1.2 试验材料及方法

试验材料为32年生的华北落叶松,选取生长相

对一致的林木,其林分内林木平均树高 14.56 m,平均胸径 18.35 cm。试验采用 N、P、K 三因素三水平正交设计  $L_9(3^4)$ ,以不施肥为空白(CK),共 10 个处理。将试验地划分为 3 个区组,各区组的 10 个处理采用完全随机排列,共 30 个小区,每个小区处理 3 棵树,小区间设有保护行。N、P、K 施肥量根据华北落叶松大径材生长所需养分与土壤养分含量进行确定:合理施肥量=(林木对养分的吸收量-土壤中养分含量)/肥料的利用率<sup>[15]</sup>,具体配方施肥试验处理设计见表 1,供试肥料为尿素(含 N 46%)、过磷酸钙(含  $P_2O_5$  12%)、硫酸钾(含  $K_2O$  50%)。于 2021 年 5 月整地后,在无烈日或暴雨的天气状况下按上述施肥配方将肥料均匀混合后,在每株华北落叶松基部 30 cm 处挖取 1 个穴位并进行施肥处理,施后立即覆土。

表 1 华北落叶松配方施肥试验处理设计

Table 1 Treatment design for *L. principis-rupprechtii* fertilization experiment

处理	施肥量/(g·株 <sup>-1</sup> )		
	N	P	K
T1(N <sub>1</sub> P <sub>1</sub> K <sub>1</sub> )	176.26	540.50	86.48
T2(N <sub>1</sub> P <sub>2</sub> K <sub>2</sub> )	176.26	1 081.08	172.98
T3(N <sub>1</sub> P <sub>3</sub> K <sub>3</sub> )	176.26	1 621.58	259.46
T4(N <sub>2</sub> P <sub>1</sub> K <sub>2</sub> )	352.52	540.50	172.98
T5(N <sub>2</sub> P <sub>2</sub> K <sub>3</sub> )	352.52	1 081.08	259.46
T6(N <sub>2</sub> P <sub>3</sub> K <sub>1</sub> )	352.52	1 621.58	86.48
T7(N <sub>3</sub> P <sub>1</sub> K <sub>3</sub> )	528.78	540.50	259.46
T8(N <sub>3</sub> P <sub>2</sub> K <sub>1</sub> )	528.78	1 081.08	86.48
T9(N <sub>3</sub> P <sub>3</sub> K <sub>2</sub> )	528.78	1 621.58	172.98
CK	0	0	0

### 1.3 样品采集与测定

于 2021 年 6、8、10 月,使用高枝剪在各处理小区的每株样木的东、西、南、北 4 个方位剪取未遮阴且生长良好的枝条,并摘取当年生健康的针叶;在距离林木 50 cm(避开施肥穴)采用挖掘法在 0~20 cm 土层处,取直径<2.0 mm 的细根。采集的针叶、枝条和细根先于 105℃烘箱中杀青 2 h 后,在 75℃下烘干至恒重,再使用球磨仪(北京旭鑫盛科)研磨后过 100 目筛装入密封袋保存,用于测定 NSC 及其组分的含量。可溶性糖和淀粉含量采用蒽酮比色法测定<sup>[16]</sup>,非结构性碳水化合物含量以可溶性糖与淀粉的含量之和表示。

于 2021 年 10 月对各处理小区每株林木的土壤(0~20 cm)样品进行采集,待自然风干后,研磨后过 100 目筛装入密封袋保存进行指标测定。土壤 TN、TP 含量采用全自动间断分析仪(Smart-chem450 AMS Alliance)测定,TK、AK 采用火焰光

度计法测定,碱解氮(AN)采用碱解扩散法,AP 采用钼锑抗比色法<sup>[17]</sup>。

### 1.4 数据处理

利用 Excel 软件、SPSS 25.0 软件进行数据的整理和分析;采用单因素方差分析(one-way ANOVA)、Duncan 检验方法进行多重比较;利用 Pearson 相关系数,分析土壤和器官间 NSC 及组分含量的相关性;采用 SPSS 25.0 进行主成分分析。以上分析结果均使用 Origin 2020 软件绘图,所有图表数据均由算术平均值和标准误差来表示。

## 2 结果与分析

### 2.1 华北落叶松林地土壤养分含量

配方施肥对华北落叶松林地土壤养分含量具有显著影响( $P<0.05$ ),均可以不同程度地提高土壤 TN、TP、TK 以及速效养分含量(表 2)。处理 T5 可以显著提高 TN 和 AN 含量,分别是 CK 的 4 倍多和 1 倍多;处理 T9 对 TP 和 AP 含量的效果较其他处理较为显著( $P<0.05$ ),相比 CK 分别高出 110.80%、64.20%;处理 T8 显著提高 TK 含量,相比 CK 高出 6.78%,而处理 T4 显著提高 AK 含量,相比 CK 高出 18.40%。方差分析可知(表 2),N 对土壤养分含量均有显著影响( $P<0.05$ );P 对 AK 无显著影响( $P>0.05$ ),而对其他均有显著影响( $P<0.05$ );K 对 TN、TP、TK 和 AK 均有显著影响( $P<0.05$ )。

### 2.2 配方施肥对华北落叶松各器官 NSC 及组分含量的影响

各施肥处理针叶、枝条和细根非结构性碳水化合物含量随月份呈现显著的变化( $P<0.05$ ),均在 10 月达到峰值(图 1)。针叶、枝条和细根 3 个器官中 NSC 含量变化范围分别在 32.87~86.73、34.37~68.26、54.03~114.54 mg·g<sup>-1</sup>。在整个生长期,针叶 NSC 波动幅度 163.86%,而枝条和细根分别是 98.60%、111.99%。相比而言,针叶 NSC 含量的波动更剧烈。不同配方施肥处理对针叶、枝条和细根 NSC 及组分含量表现不同的作用。在整个生长期,各月份中施肥处理对针叶和细根的 NSC 及组分含量的表现不同,其中 8 月均表现为各施肥处理显著高于 CK( $P<0.05$ ),且在生长期针叶的可溶性糖、淀粉和 NSC 含量分别在处理 T7、T8、T4 较 CK 平均增幅最大,分别为 33.68%、29.60%、29.65%,细根的可溶性糖、淀粉和 NSC 含量分别在处理 T9、T9、T8 较 CK 平均增幅最大,分别为 30.24%、30.24%、23%。而各施肥处理对枝条 NSC 及组分含量在各月份中有显著的变化,但在

整个生长期与 CK 的平均增幅相比,可溶性糖和 NSC 含量均表现为减少,淀粉含量在处理 T1 较 CK 平均增幅最大,为 19.10%。分析可溶性糖:淀粉的比值,针叶中除了处理 T5 和 T8 外,其他处理在生长期内的均值均大于 CK;而枝条中除处理 T3 和 T4,其他处理在生长期内的均值均小于 CK;细根中除处理 T2、T4 和 T8,其他处理在生长期内的均值都小于 CK。

方差分析结果表明(表 3),N 肥对枝条和细根的

NSC 及组分含量均有显著影响( $P<0.05$ ),对针叶淀粉含量有显著影响( $P<0.05$ );P 肥对 3 个器官的可溶性糖和 NSC 含量均有显著影响( $P<0.05$ );K 肥对各器官 NSC 含量具有显著影响( $P<0.05$ )。为进一步探究不同水平 N、P、K 对华北落叶松各器官 NSC 及组分含量的影响,对 N、P、K 主效应做多重比较(表 3),枝条和细根 NSC 含量在 N 水平下存在显著差异( $P<0.05$ ),针叶、枝条和细根的 NSC 含量均在 P 和 K 水平下存在显著差异( $P<0.05$ )。

表 2 配方施肥对华北落叶松林地土壤养分含量的影响

Table 2 Effect of formula fertilization on soil nutrient content of *L. principis-rupprechtii* woodland

处理	TN/ (g·kg <sup>-1</sup> )	AN/ (mg·kg <sup>-1</sup> )	TP/ (g·kg <sup>-1</sup> )	AP/ (mg·kg <sup>-1</sup> )	TK/ (g·kg <sup>-1</sup> )	AK/ (mg·kg <sup>-1</sup> )
T1(N <sub>1</sub> P <sub>1</sub> K <sub>1</sub> )	0.57±0.05 c	181.76±2.51 d	0.72±0.10 c	11.81±0.99 cd	5.42±0.13 cd	125.21±1.89 ab
T2(N <sub>1</sub> P <sub>2</sub> K <sub>2</sub> )	0.53±0.09 c	198.78±2.89 bc	0.57±0.11 d	12.48±1.20 cd	5.35±0.08 d	123.40±1.33 bc
T3(N <sub>1</sub> P <sub>3</sub> K <sub>3</sub> )	0.56±0.03 c	201.68±2.33 abc	0.54±0.02 d	12.94±1.06 c	5.34±0.01 e	123.38±1.16 bc
T4(N <sub>2</sub> P <sub>1</sub> K <sub>2</sub> )	0.75±0.07b	200.27±2.11 abc	0.50±0.06 d	11.99±0.59 cd	5.41±0.01 cd	128.78±0.45 a
T5(N <sub>2</sub> P <sub>2</sub> K <sub>3</sub> )	1.11±0.10 a	206.53±2.74 a	0.58±0.04 d	14.66±1.07 b	5.57±0.08 ab	119.22±2.25 c
T6(N <sub>2</sub> P <sub>3</sub> K <sub>1</sub> )	0.50±0.0 cd	204.37±1.95 ab	0.71±0.06 c	17.29±0.58 a	5.49±0.03 bc	107.19±1.29 e
T7(N <sub>3</sub> P <sub>1</sub> K <sub>3</sub> )	0.53±0.05 c	177.60±1.69 d	0.55±0.08 d	12.57±0.26 cd	5.58±0.05 ab	105.84±1.31 e
T8(N <sub>3</sub> P <sub>2</sub> K <sub>1</sub> )	0.40±0.09 de	195.56±3.52 c	0.85±0.07 b	10.87±0.50 de	5.67±0.05 a	111.79±1.11 d
T9(N <sub>3</sub> P <sub>3</sub> K <sub>2</sub> )	0.38±0.04 d	198.62±2.05 bc	1.04±0.05 a	15.64±0.58 b	5.40±0.10 cd	121.15±1.34 bc
CK	0.25±0.01 f	183.26±1.49 d	0.46±0.07 d	9.50±1.19 e	5.31±0.09 d	105.04±0.23 e
显著性 sig.						
N	0.000	0.000	0.001	0.013	0.000	0.002
P	0.002	0.000	0.014	0.000	0.005	0.605
K	0.000	0.068	0.003	0.995	0.001	0.004

注:同列数据后不同小写字母表示不同处理间差异显著( $P<0.05$ )。下同。

表 3 不同水平 N、P、K 对华北落叶松各器官 NSC 及组分含量影响的多重比较

Table 3 Multiple comparisons of the effects of different levels of N,P and K on the NSC and component contents of various organs of *L. principis-rupprechtii*

元素	施肥水平	$L_{SS}$	$L_S$	$L_{NSC}$	$L_{SS/S}$	$B_{SS}$	$B_S$	$B_{NSC}$	$B_{SS/S}$	$R_{SS}$	$R_S$	$R_{NSC}$	$R_{SS/S}$
N	N <sub>1</sub>	42.42a	16.37b	58.79a	3.18a	34.57a	16.59a	51.16a	2.19a	57.47b	19.53b	77.00b	3.06a
	N <sub>2</sub>	43.02a	18.42b	61.45a	2.85a	31.49b	14.63b	46.12b	2.27a	57.63b	20.56ab	78.19b	2.92a
	N <sub>3</sub>	40.95a	21.83a	62.77a	2.17b	33.90a	16.12ab	50.02a	2.13a	60.41a	21.85a	82.26a	2.85a
P	P <sub>1</sub>	45.06a	20.34a	65.40a	2.87a	35.23a	15.96a	51.19a	2.31a	55.63b	19.94b	75.71b	2.88b
	P <sub>2</sub>	37.07b	17.91a	54.98b	2.35b	32.70b	16.43a	49.12b	2.09a	63.17a	20.09b	83.11a	3.23a
	P <sub>3</sub>	44.26a	18.37a	62.63a	2.99a	32.04b	14.94a	46.98c	2.19a	56.71b	21.96a	78.63b	2.71b
K	K <sub>1</sub>	39.65a	18.74a	58.39b	2.44b	32.18b	16.24a	48.12b	2.01b	61.04a	21.60a	82.64a	2.89a
	K <sub>2</sub>	43.66a	19.57a	63.23a	3.04a	33.06b	14.89a	47.95b	2.25a	59.63a	20.16a	79.79a	3.07a
	K <sub>3</sub>	43.08a	18.31a	61.39ab	2.76ab	34.73a	16.20a	50.92a	2.33ab	54.84b	20.17a	75.02b	2.87a
显著性 Sig.	N	0.567	0.001	0.131	0.000	0.002	0.034	0.000	0.493	0.063	0.033	0.011	0.319
	P	0.001	0.125	0.000	0.006	0.001	0.136	0.001	0.216	0.000	0.044	0.001	0.004
	K	0.116	0.578	0.059	0.022	0.012	0.131	0.010	0.037	0.000	0.151	0.001	0.299

注: $L_{SS}$ :针叶可溶性糖含量; $L_S$ :针叶淀粉含量; $L_{NSC}$ :针叶 NSC 含量; $L_{SS/S}$ :针叶可溶性糖:淀粉 $s$ ;  $B_{SS}$ :枝条可溶性糖含量; $B_S$ :枝条淀粉含量; $B_{NSC}$ :枝条 NSC 含量; $B_{SS/S}$ :枝条可溶性糖:淀粉; $R_{SS}$ :细根可溶性糖含量; $R_S$ :细根淀粉含量; $R_{NSC}$ :细根 NSC 含量; $R_{SS/S}$ :细根可溶性糖:淀粉。

2.3 华北落叶松各器官 NSC 及组分含量及与土壤养分的相关性

华北落叶松各器官 NSC 及组分含量与土壤养分之间的相关分析表明(表 4),针叶、枝条和细根 3 个器官中 NSC 与组分含量间均存在极显著正相关( $P<0.01$ ),且细根间的相关性更高。针叶中可溶性糖含量与细根可溶性糖含量存在极显著负相关( $P<$

0.01);枝条可溶性糖含量与细根淀粉含量和 NSC 含量呈显著负相关( $P<0.05$ )。土壤 TN 与针叶、枝条和细根 NSC 及其组分含量均无显著相关性( $P>0.05$ );AN 与枝条 NSC 及组分含量呈显著负相关( $P<0.05$ );土壤 TP 和 AP 均与枝条 NSC 及组分含量呈显著负相关( $P<0.05$ );TP 与细根 NSC 及组分含量呈极显著正相关( $P<0.01$ ),而 AP 与细根可溶



性糖:淀粉呈显著负相关( $P<0.05$ );TK 与针叶可溶性糖:淀粉呈极显著负相关( $P<0.01$ ),与细根可溶

性糖含量、NSC 含量呈显著正相关( $P<0.05$ );AK 只与针叶可溶性糖:淀粉呈显著正相关( $P<0.05$ )。

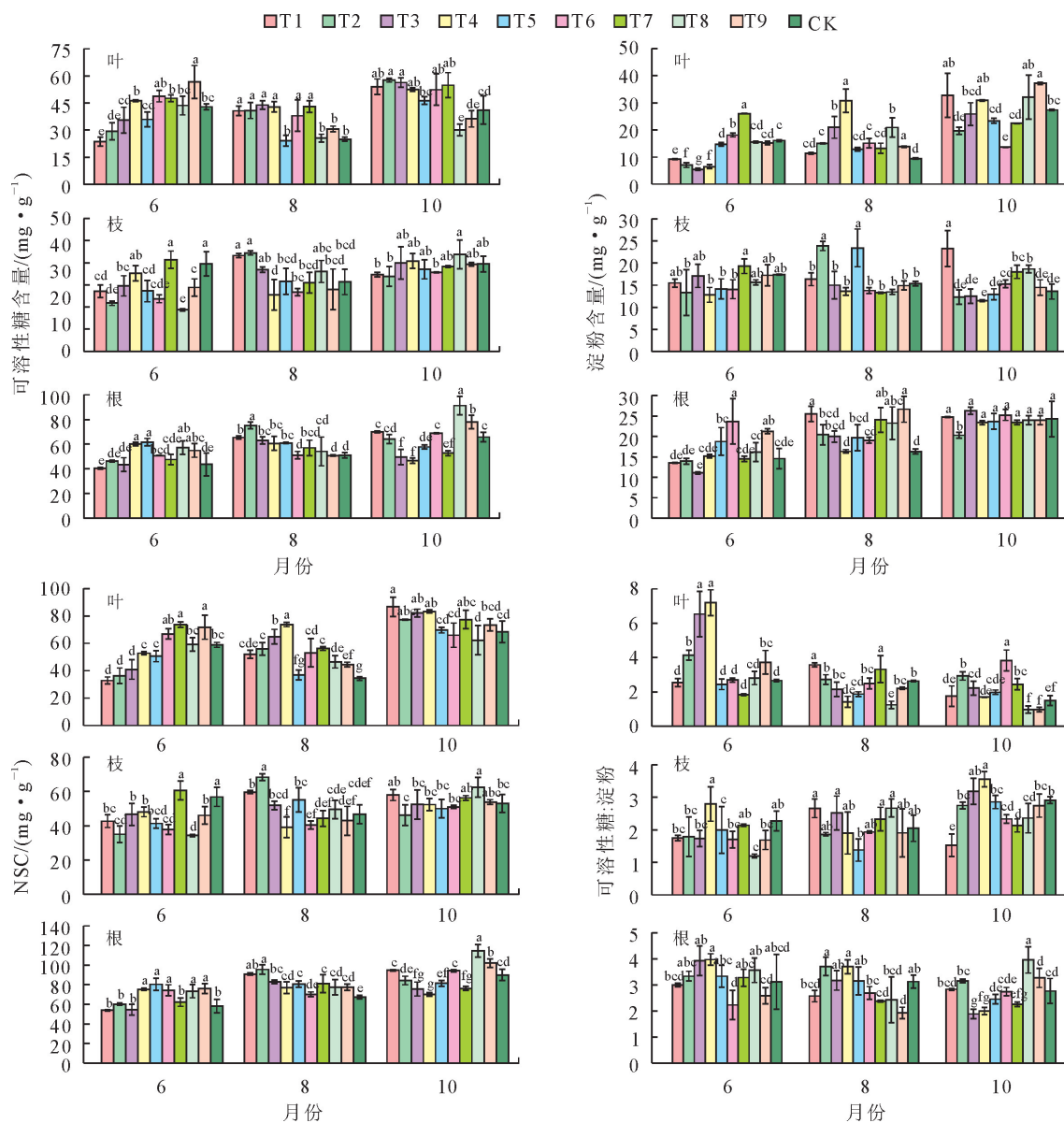


图1 配方施肥对华北落叶松各器官 NSC 及组分含量的影响

Fig. 1 Effect of formulated fertilization on the NSC and component content of each organ of *L. principis-rupprechtii*

## 2.4 华北落叶非结构性碳水化合物的综合评价

由表4可知,华北落叶非结构性碳水化合物的综合评价主成分分析中,第1主成分至第5主成分的贡献率分别为31.66%、22.57%、15.51%、11.40%、7.25%,其累积方差贡献率达到88.48%,可选用这5个主成分较好的代替上述所有指标来评判华北落叶松非结构性碳水化合物对配方施肥的响应。根据特征值和相应的成分载荷值分析发现,各施肥处理的主成分得分及综合得分排名结果为 $N_3P_3K_2>N_3P_2K_1>N_2P_3K_1>N_2P_2K_2>N_2P_1K_3>N_1P_2K_2>N_1P_1K_1>N_1P_3K_3>N_3P_1K_3>CK$ ,所有施肥配方综合得分均高于CK,其中 $N_3P_3K_2$ 组合的综合得分最高。

## 3 结论与讨论

### 3.1 配方施肥对华北落叶松林地土壤养分含量的影响

施肥是一种有效的措施,可以补充土壤中匮乏的养分含量、保证林地生产力<sup>[18]</sup>。不同配方施肥能够明显改善林地土壤养分状况,这与马亚娟等<sup>[19]</sup>的研究结论一致。土壤TN、AN和AK含量均在N、P、K肥适中水平达到最高,而当施N量达到最大时,土壤TP、AP和TK显著增加,可能是因为该试验地土壤P和K养分较贫瘠,需要更多的施肥量来补充土壤中养分含量<sup>[18]</sup>。

表 4 不同施肥处理主成分得分及排名

Table 4 Principal component score and ranking of different fertilization treatments

处理	第 1 主成分	第 2 主成分	第 3 主成分	第 4 主成分	第 5 主成分	综合主成分	排名
T1(N <sub>1</sub> P <sub>1</sub> K <sub>1</sub> )	0.47	−2.00	−0.60	−1.01	0.79	−0.52	7
T2(N <sub>1</sub> P <sub>2</sub> K <sub>2</sub> )	−0.60	−0.19	2.14	−1.36	−0.57	−0.11	6
T3(N <sub>1</sub> P <sub>3</sub> K <sub>3</sub> )	−2.86	1.17	0.30	−0.47	−0.08	−0.74	8
T4(N <sub>2</sub> P <sub>1</sub> K <sub>2</sub> )	−2.96	2.48	1.28	2.26	0.70	0.15	5
T5(N <sub>2</sub> P <sub>2</sub> K <sub>3</sub> )	1.93	−0.04	1.74	−1.47	1.72	0.93	4
T6(N <sub>2</sub> P <sub>3</sub> K <sub>1</sub> )	1.87	3.27	−1.33	−1.37	−1.09	1.00	3
T7(N <sub>3</sub> P <sub>1</sub> K <sub>3</sub> )	−1.54	−1.23	−3.16	0.28	1.37	−1.27	9
T8(N <sub>3</sub> P <sub>2</sub> K <sub>1</sub> )	3.25	−2.00	1.21	2.26	−0.31	1.13	2
T9(N <sub>3</sub> P <sub>3</sub> K <sub>2</sub> )	2.79	1.25	−1.47	1.06	−0.57	1.15	1
CK	−2.35	−2.71	−0.12	−0.18	−1.94	−1.73	10

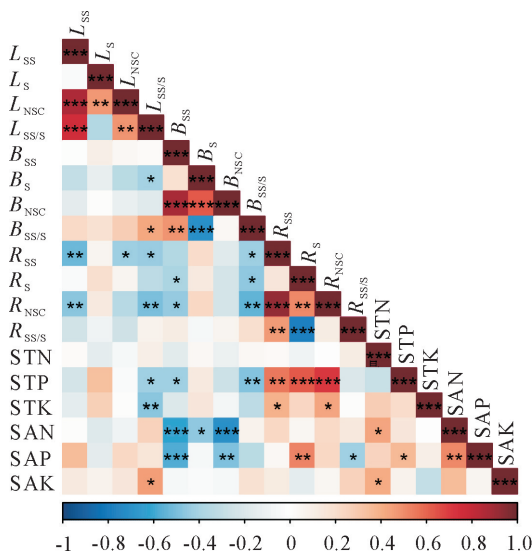


图 2 华北落叶松各器官 NSC 及组分含量与土壤养分之间的相关系数

Fig. 2 Correlation coefficients between NSC and fraction content of each organ and soil nutrients in *L. principis-rupprechtii*

3.2 配方施肥对华北落叶松各器官非结构性碳水化合物的影响

外源施入 N、P、K 肥可以改变土壤中养分含量,对植物养分和能量的吸收利用有一定影响,从而改变植物体内 NSC 的积累<sup>[20]</sup>。本研究中,配方施肥可以显著提高针叶和细根 NSC 及组分含量,这与朱亚男等<sup>[21]</sup>研究结果一致。这主要是因为针叶和细根是生长较活跃的器官,其中针叶对养分变化较为敏感,土壤养分含量的增加可以促进针叶对养分的吸收,加强植物光合固碳的过程,进而促进针叶组织中 NSC 含量的增加,但当养分含量过高时,植物体所吸收利用的养分促进了针叶中 NSC 含量的转移,将更多的 NSC 用于形态建成,从而导致针叶中 NSC 含量增加幅度较慢<sup>[22-23]</sup>;细根直接与土壤接触,其对养分的吸收利用决定体内 NSC 含量<sup>[24]</sup>,施肥量越高 NSC 含量越大。而枝条作为植物体的骨架,在树体内起到运输养分的作用,一般情况下其 NSC 含量的变化处在稳定的趋势<sup>[25-26]</sup>。本试验发

现,在整个生长期与 CK 的平均增幅相比,枝条的可溶性糖和 NSC 含量均表现为减少,可能是因为在一定施肥条件下,土壤养分与枝条 NSC 及组分含量存在负相关,养分分配过程中枝条获得的有效利用养分较低,这导致施肥处理下枝条 NSC 含量低于 CK。同时,华北落叶松针叶、枝条和细根中 NSC 均以可溶性糖为主,与张海燕<sup>[2]</sup>的研究结果一致,这可能是树木适应寒冷环境的一种生长策略<sup>[27]</sup>。一般认为,较高的可溶性糖含量会增加细胞组织的渗透压,防止细胞被破坏进而保护植物顺利过冬<sup>[28]</sup>。

3.3 华北落叶松各器官非结构性碳水化合物的协调变化

华北落叶松针叶、枝条和细根 NSC 含量表现出明显的月份变化,且在 10 月达到峰值。作为落叶树种,华北落叶松需要储存较多 NSC 为来年展叶提供能量。在生长季末期,随着植物生命活动的减弱,针叶、枝条和细根中非结构性碳水化合物开始慢慢上升,树体内储存更多的 NSC 是为第 2 年展叶和树冠重建提供能量<sup>[29-30]</sup>。本研究发现,华北落叶松针叶、枝条和细根 3 个器官的 NSC 及组分含量之间存在较强的相关性,这说明 NSC 及组分含量在同一个器官之间存在相互转化的作用。针叶与细根的可溶性糖含量呈极显著负相关,枝条可溶性糖含量与细根淀粉和 NSC 含量呈显著负相关,这表明 3 个器官的碳供需变化在一定程度上反映了相互平衡和调配的关系。这种不同器官间的碳供需协同变化,有利于华北落叶松生长和适应极端环境<sup>[27]</sup>。

综上所述,配方施肥对华北落叶松针叶、枝条和细根 NSC 及组分含量表现不同的作用,可以改变 NSC 在器官间的积累去适应 N、P、K 养分的添加,且在生长过程中存在相互平衡和动态调配的关系;N<sub>3</sub>P<sub>3</sub>K<sub>2</sub>(N 528.78 g·株<sup>-1</sup>、P 1 621.58 g·株<sup>-1</sup>、K 172.98 g·株<sup>-1</sup>)为本研究最佳的施肥配方,由于该配方中 N 和 P 为最高水平,因此在施肥最适水平上尚待进一步探讨。在未来的研究中,树木 NSC 的积

累对林木施肥的响应需要长期研究,以期为林木的经营管理提供科学依据。

### 参考文献:

- [1] 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.
- [2] 张海燕.中国温带森林12个树种树干和树枝的非结构性碳时空变异[D].哈尔滨:东北林业大学,2013.
- [3] KOCH K E, WU Y, XU J. Sugar and metabolic regulation of genes for sucrose metabolism: potential influence of maize sucrose synthase and soluble invertase responses on carbon partitioning and sugar sensing[J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 47(S1): 1179-1185.
- [4] LOEWE A, EINIG W, SHI L, *et al.* Mycorrhiza formation and elevated CO<sub>2</sub> both increase the capacity for sucrose synthesis in source leaves of spruce and aspen[J]. New Phytologist, 2001, 145: 3.
- [5] 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, 108.
- [6] 邓云鹏.不同纬度栓皮栎非结构性碳水化合物和营养元素含量研究[D].北京:中国林业科学研究院,2016.
- [7] 章异平,师志强,竹磊,等.秦岭东段不同海拔栓皮栎粗根非结构性碳水化合物含量的季节动态[J].生态学杂志,2021,40(3):712-720.
- [8] 王睿照.非结构性碳水化合物对气候变化响应研究进展[J].辽宁林业科技,2021(2):55-56.
- [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] 徐福利,赵亚芳,张潘,等.施肥对华北落叶松人工林根茎叶中氮磷含量的影响[J].林业科学,2014,50(3):139-143.  
XU F L, ZHAO Y F, ZHANG P, *et al.* Effect of fertilization on nitrogen and phosphorus content in roots, stems and leaves of *Larix principis-rupprechtii* plantation[J]. Forestry Science, 2014, 50(3): 139-143. (in Chinese)
- [11] 王雪,雒文涛,庚强,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):1795-1802.
- [12] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plants leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. PNAS, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [13] 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.
- [14] 葛兆轩,苑美艳,单博文,等.塞罕坝华北落叶松人工林不同经营模式效果评价[J].林业科学研究,2020,33(5):38-47.
- [15] 沈国舫.森林培育学[M].北京:中国林业出版社,2011.
- [16] 汤绍虎,罗充.植物生理学实验教程[M].重庆:西南师范大学出版社,2012:113-116.
- [17] 鲍士旦.土壤农化分析[M].3版.北京:中国农业出版社,2000:30-177.
- [18] 刘麟,于金田,王晶,等.施肥对苜蓿地土壤理化性质及其生态化学计量学特征的影响[J].南方农业,2021,15(19):1-6.
- [19] 马亚娟,徐福利,王渭玲,等.氮磷提高华北落叶松人工林地土壤养分和酶活性的作用[J].植物营养与肥料学报,2015,21(3):664-674.
- [20] GUO Q X, LI J Y, ZHANG Y X, *et al.* Species-specific competition and N fertilization regulate nonstructural carbohydrate contents in two *Larix* species[J]. Forest Ecology and Management, 2016, 364: 60-69.
- [21] 朱亚男,李金霞,刘娜,等.氮磷配施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):2093-2100.
- [22] 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):4049-4055.  
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[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(11): 4049-4055. (in Chinese)
- [23] 张广涛,包厚天,黄卫和,等.不同施氮处理对乌柏容器苗养分状况的影响[J].西北林学院学报,2023,38(1):80-87.  
ZHANG G T, BAO H T, HUANG W H, *et al.* Effects of different nitrogen application treatments on nutrient status of *Sapium sebiferum* Container seedlings[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2023, 38(1): 80-87. (in Chinese)
- [24] 谷利茶,王国梁.氮添加对油松幼苗不同径级细根碳水化合物含量的影响[J].生态学杂志,2017,36(8):2184-2190.
- [25] SCHADEL C, BLOCHL 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: 901-911.
- [26] KEEL S G, SCHADEL C. Expanding leaves of mature deciduous forest trees rapidly become autotrophic[J]. Tree Physiology, 2010, 30: 1253-1259.
- [27] 魏龙鑫,章异平,李艺杰,等.栓皮栎叶片和枝条非结构性碳水化合物调配关系研究[J].南京林业大学学报:自然科学版,2021,45(2):96-102.  
WEI L X, ZHANG Y P, LI Y J, *et al.* Allocation of non-structural carbohydrates (NSC) contents in leaves and branches of *Quercus variabilis* during its growth process[J]. Journal of Nanjing Forestry University: Natural Science Edition, 2021, 45(2): 96-102. (in Chinese)
- [28] SHI P, KORNER C, HOCH G. A test of the growth-limitation theory for alpine tree line formation in evergreen and deciduous taxa of the Eastern Himalayas[J]. Functional Ecology, 2008, 22(2): 213-220.
- [29] 刘万德,苏建荣,李帅锋,等.云南普洱季风常绿阔叶林不同林层非结构性碳水化合物特征[J].应用生态学报,2018,29(3):775-782.
- [30] 赵西平,郭平平,张昭林,等.枫桦树枝和树根木质部非结构性碳水化合物的地区差异[J].西北林学院学报,2019,34(1):224-228.  
ZHAO X P, GUO P P, ZHANG S L, *et al.* Regional variations of non-structural carbohydrates in xylem of *Betula costata* branches and roots[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2019, 34(1): 224-228. (in Chinese)