

环剥和去叶对红松雌球果和枝生长及不同组织和器官中养分含量的影响

殷东生¹ 吴海波² 张建瑛¹ 葛文志¹ 周志军¹ 沈海龙^{2*}

(¹黑龙江省林业科学研究所, 哈尔滨 150081; ²东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘要 为探索红松雌球果发育和新枝生长的养分来源和供需关系,对生殖母枝进行环剥、去叶及两者相结合处理,研究不同处理对雌球果发育和枝生长及不同组织和器官中碳水化合物(NSC)、氮(N)和磷(P)含量的影响.结果表明:环剥处理对雌球果发育和新枝生长及不同组织和器官中 NSC、N 和 P 含量影响显著,去叶处理的影响较小.环剥后母枝木质部和韧皮部 NSC 含量显著低于对照(CK,不环剥+0%去叶),并随去叶程度的增加显著减少,尤其是环剥+100%去叶的木质部和韧皮部中 NSC 含量分别比 CK 减少 59.0%和 64.8%,NSC 的不足导致母枝、新枝死亡和雌球果败育.环剥处理下,0%、50%和 100%去叶处理的母枝木质部和韧皮部中 N 和 P 含量显著高于 CK,其中木质部中 N 含量比 CK 分别高 17.3%、18.2%和 24.3%,P 含量比 CK 分别高 17.9%、7.1%和 3.6%,韧皮部中 N 含量比 CK 分别高 39.3%、35.2%和 48.9%,P 含量比 CK 分别高 31.0%、28.2%和 14.8%.红松雌球果发育和新枝生长消耗大量的碳水化合物、N 和 P,母枝本身制造或贮存的碳水化合物和矿质养分不能满足雌球果发育和新枝生长的需求,碳水化合物和矿质养分需要从母枝以外的其他组织输入.

关键词 红松;雌球果;环剥;去叶;非结构性碳水化合物;氮;磷

Effects of girdling and defoliation on the growth of female cones and branches and nutrient content in different tissues and organs of *Pinus koraiensis*. YIN Dong-sheng¹, WU Hai-bo², ZHANG Jian-ying¹, GE Wen-zhi¹, ZHOU Zhi-jun¹, SHEN Hai-long^{2*} (¹Forestry Research Institute of Heilongjiang Province, Harbin 150081, China; ²School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China).

Abstract: To explore the nutrient source and supply-demand relationship of the female cone development and new shoot growth of *Pinus koraiensis*, reproductive mother branches were experimentally girdled, defoliated, and under the combination of both treatments. The effects of different treatments on the female cones development, branch growth and the content of carbohydrate (NSC), nitrogen (N) and phosphorus (P) in different tissues and organs were measured. The results showed that girdling significantly affected female cone development, new shoot growth, and the contents of NSC, N and P in different tissues and organs, while defoliation treatment had limited effect. The NSC content in the mother branch xylem and phloem after girdling were significantly lower than that of the control (CK, ungirdling+0% defoliation), and decreased significantly with the increases of the degree of defoliation. The NSC content in mother branch xylem and phloem of girdling+100% defoliation was 59.0% and 64.8% lower than that of CK, respectively. The deficiency of NSC resulted in the death of mother branches and new shoots and the abortion of female cone. Under girdling treatment, the contents of N and P in xylem and phloem of mother branches of 0%, 50% and 100% defoliation treatment were significantly higher than that of CK. The contents of N and P in xylem of mother branches were 17.3%, 18.2% and 24.3% and 17.9%, 7.1% and 3.6% higher than those of CK, respectively. The contents of N and P in phloem of mother branches was 39.3%, 35.2% and

本文由国家自然科学基金项目(31700551)和国家重点研发计划项目(2017YFD0600601)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31700551) and the National Key Research and Development Program of China (2017YFD0600601).

2019-07-05 Received, 2019-09-12 Accepted.

*通讯作者 Corresponding author. E-mail: shenhl-cf@nefu.edu.cn

48.9% and 31.0%, 28.2% and 14.8% higher than those of CK, respectively. The female cone development and new shoot growth of *P. koraiensis* consumed a large amount of NSC, N and P. The carbohydrates and mineral nutrients manufactured or stored in the mother branches could not meet the needs of female cone development and new shoot growth, and thus they need to be imported from other tissues.

Key words: *Pinus koraiensis*; female cone; girdling; defoliation; nonstructural carbohydrate; nitrogen; phosphorus.

植物是由许多复杂构件组成的生物体,每个构件单元在生理上发挥完整的作用^[1].树冠作为植物生长的独立构件单元^[2],其上着生的小枝是植物分枝系统最具活力的部分,同时也被认为是最小的构件单元,大多数植物的花(絮)、果实、种子等繁殖器官都着生在这些小枝上^[3].由于它的次级组织较少,内部营养物质的流动和转移较明显,能够展现出完整植物的很多生理特征(如光合产物的固定、运输和贮存等),对这些小枝的研究能够更好地反映植物对环境的响应,同时便于试验操作,因此受到了树木生理学和营养学研究的广泛关注^[4].

植物生长发育消耗大量内部资源,这些资源主要是碳水化合物、矿质元素、水三类,其调节作用机理非常复杂^[5].其中,碳水化合物和矿质元素对植物的生长发育、繁殖、储存、防御等方面具有极其重要的作用^[6-7].树木春季生长消耗的养分来源于树冠多年生枝和叶片中储存的养分^[8],快速发育的新枝和繁殖器官(花絮、果实、种子等)消耗了大量的碳水化合物和矿质元素,远远超过本枝贮存库的供应能力^[3,9].这种情况下,植物繁殖通过营养构件与繁殖构件的资源调控来实现,大多数果树繁殖所需的光合产物从相邻营养枝转移到生殖枝^[10-11],这已经得到广泛证实.但是,这种养分分配机制并不是绝对的,有很多植物繁殖不需要从其他组织输入养分^[4,12-13],植物这种养分转移机制的差异可能与不同植物种类和碳的源-汇功能强弱有关^[6,14].

环剥是剥除树干或主枝的整圈韧皮部,阻止光合产物向下运输,同时生长素含量下降,从而抑制新枝的营养生长,使更多的光合产物分配给环剥上部的花和果实^[15].环剥技术已经广泛应用于果树生产,可有效控制荔枝(*Litchi chinensis*)、龙眼(*Dimocarpus longan*)、油橄榄(*Olea europaea*)等多种果树营养枝的发育,促进花芽分化,提高产量,改善品质,获得富含高碳水化合物的果实或高油的种子^[15-16].通常认为,韧皮部环剥不会影响木质部中水分和矿质养分的运输^[17],但也有研究表明,环剥降低了矿质元素含量.例如,桃(*Amygdalus persica*)、开心果

(*Pistacia vera*)和柑橘(*Citrus reticulata*)等果树在生殖枝环剥以后枝条和叶片中矿质元素含量下降^[15,18-19],表明枝条环剥对矿质元素的运输和累积会产生影响.有研究表明,对植物部分或完全去叶显著减少了枝的木质部和韧皮部中碳水化合物含量^[20],导致新枝生长减少,座果率下降,降低种子数量和质量,严重的会导致枝死亡^[21].此外,常绿树种的矿质元素主要贮存在枝叶中,去叶后贮存库中的矿质元素含量大量减少,也是限制植物生长和繁殖的重要原因^[9,20].但也有研究表明,去叶对某些常绿和落叶树种枝叶中碳水化合物含量和繁殖没有影响^[22],可能是植物能通过一些形态或生理机制予以补偿,例如提高光合速率、内部贮存资源的转移等^[4].以往研究多针对单独环剥或去叶影响植物的生长和繁殖,2种处理相结合对植物生长和繁殖的影响研究较少^[12].另外,研究环剥单独对碳水化合物或矿质元素含量的影响较多,对2种营养物质同时进行研究的较少^[7,23].目前,相关研究主要集中在欧洲冬青(*Ilex aquifolium*)、欧洲鹅耳枥(*Carpinus betulus*)、大叶椴(*Tilia platyphyllos*)、欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)、柿树(*Diospyros kaki*)等少数阔叶树种^[4,12,23],对针叶树尤其是野生树种的研究鲜有报道.

红松(*Pinus koraiensis*)既是我国东北地区珍贵的用材林树种,也是重要的经济林树种^[24].自然条件下红松具有明显的大小年结实特征,这种不连续的结实严重制约了坚果的稳产高产.本研究以红松生殖母枝为对象,研究环剥、去叶及环剥和去叶相结合处理对雌球果发育和枝生长及不同组织和器官中碳水化合物、N和P含量的影响,分析红松生殖母枝生产或贮存的碳水化合物、N和P等养分能否满足雌球果发育和新枝生长的需要,以探索红松结实的养分来源和供需关系,为红松大小年结实机理及调控措施的制定提供科学依据.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于黑龙江省尚志市帽儿山林场

(45°23'—45°26' N, 127°34'—127°39' E). 本区属于大陆性温带季风气候, 生长季从 5 月到 9 月, 1 月、7 月和年平均气温分别为 -19.6、20.9 和 2.8 °C, 无霜期 120~140 d, 年降水量 723 mm, 6—8 月为 477 mm. 土壤湿润肥沃, 多为暗棕壤森林土, 深度 30~50 cm, 有机质含量高, 排水良好. 研究区内植物属长白山植物区系, 且为东北地区较为典型的次生林区, 主要由处于不同演替阶段的林分类型组成, 主要有红松、樟子松 (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、落叶松 (*Larix gmelinii*) 为主的人工林, 以水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*)、胡桃楸 (*Junglus mandshurica*)、黄檗 (*Phellodendron amurense*) 等珍贵树种为主的硬阔叶混交林, 以及枫桦 (*Betula costata*)、白桦 (*Betula platyphlla*)、山杨 (*Populus davidiana*) 等组成的软阔叶混交林.

1.2 试验设计

试验设置于林龄为 49 年的红松人工林内. 由于红松结实集中在树冠顶端枝条, 考虑到养分含量在枝条分布存在差异, 因此处理和采样时尽量选择南向的顶端枝条. 2018 年 5 月初选择 9 株不能被相邻木明显遮挡的结实样株. 每个样株选择生殖枝 6 枝, 对生殖枝进行环剥和去叶处理: 1) 对照 (CK): 不环剥+0% 去叶; 2) 不环剥+50% 去叶; 3) 不环剥+100% 去叶; 4) 环剥+0% 去叶; 5) 环剥+50% 去叶; 6) 环剥+100% 去叶. 由于红松雌球果着生在 1 年生枝上 (生殖母枝)^[25], 因此环剥和去叶处理是在母枝的基部用刀片完全去除宽度约 1.0 cm 的韧皮部, 环剥和去叶处理均在授粉完成后进行, 同时记录每个处理枝上的雌球果数量. 9 月初雌球果成熟后收获完整的母枝进行生长量、生物量、碳水化合物、N 和 P 含量测定.

环剥和去叶试验是为了验证红松雌球果和新枝的生长发育所需碳水化合物的来源问题: 不环剥+100% 去叶处理雌球果和新枝生长发育需要的碳水化合物来源于母枝中贮存的碳水化合物, 以及母枝以外其他组织的输入或绿色雌球果本身制造的光合产物; 环剥+0% 去叶处理雌球果和新枝生长发育需要的碳水化合物来源于母枝中贮存的碳水化合物, 以及母枝针叶或绿色雌球果本身制造的光合产物; 环剥+100% 去叶处理雌球果和新枝生长发育需要的碳水化合物来源于母枝中贮存的碳水化合物或绿色雌球果本身制造的光合产物.

1.3 测定项目与方法

1.3.1 生长指标的测量 测量新枝枝长、枝基径、针叶数量和雌球果中种子数量 (由于雌球果和种子的

生长发育发生于当年, 因此算做当年的生长量), 计算枝存活率、雌球果败育率. 枝存活率 = 存活枝数量/枝总量; 雌球果败育率 = 试验后剩余雌球果数/试验前雌球果数.

测量生殖母枝枝长、枝基径, 计算枝长增量、枝基径增量和枝存活率. 枝长增量 = 处理后的枝长 - 处理前的枝长; 枝基径增量 = 处理后的枝基径 - 处理前的枝基径; 枝存活率 = 存活枝数量/枝总量.

1.3.2 生物量的测量 新枝的生物量指标测定: 叶生物量、枝 (韧皮部和木质部) 生物量、雌球果和种子生物量. 生殖母枝的生物量指标测定: 枝 (韧皮部和木质部) 生物量. 将各部分冲洗干净晾干, 再装入牛皮纸袋中, 在 105 °C 烘箱中杀青 0.5 h, 再在 80 °C 烘箱内烘干至恒重, 称干质量.

1.3.3 碳水化合物 (NSC)、N、P 含量的测定 由于红松雌球果和新枝的生长发育所需要的养分与母枝的关系最直接, 因此测定母枝中的 NSC、N 和 P 含量. 在雌球果成熟脱落前 (9 月初) 收获母枝, 分为木质部、韧皮部、种子和果皮等部分, 冲洗干净晾干, 装入牛皮纸袋, 在 105 °C 烘箱中杀青 0.5 h, 再在 80 °C 烘箱内烘干至恒重, 然后粉碎过 80 目筛后备样, 测定不同组织和器官中的 NSC、N 和 P 含量. 本研究中碳水化合物为非结构性碳水化合物 (NSC), 为可溶性糖和淀粉的总和. 采用于丽敏等^[26]的方法测定可溶性糖和淀粉含量, 采用凯氏定氮法测定 N 含量, 采用钼锑抗比色法测定 P 含量^[27].

1.4 数据处理

采用 Excel 2003 和 SPSS 18.0 软件对数据进行统计分析. 采用双因素方差分析法 (two-way ANOVA)、单因素方差分析法 (one-way ANOVA) 和 Duncan 法进行方差分析和多重比较 ($\alpha = 0.05$). 图表中数据为平均值 ± 标准差.

2 结果与分析

2.1 环剥和去叶对新枝生长和生物量积累的影响

从表 1 可以看出, 不环剥处理下, 是否去叶对新枝生长、种子数量、针叶生物量、枝生物量、雌球果生物量和种子生物量均没有显著影响, 而环剥处理下, 是否去叶这些指标均低于不环剥处理. 表 2 表明, 环剥对新枝生长、生物量积累、雌球果和种子发育的影响显著, 去叶、环剥 × 去叶对新枝生长、生物量积累、雌球果和种子发育的影响不显著. 不环剥处理下, 是否去叶新枝的存活率均为 100%, 雌球果败育率均为 0; 而环剥处理下, 是否去叶新枝的存活率均为 0

表 1 环剥和去叶对红松雌球果发育、新枝生长和生物量积累的影响
Table 1 Effects of girdling and defoliation on female cone development, new branch growth and biomass accumulation of *Pinus koraiensis*

指标 Index	不环剥 Ungirdled			环剥 Girdled		
	去叶 0% Defoliation 0%	去叶 50% Defoliation 50%	去叶 100% Defoliation 100%	去叶 0% Defoliation 0%	去叶 50% Defoliation 50%	去叶 100% Defoliation 100%
枝长 Branch length (cm)	28.5±4.6	27.6±5.3	27.8±5.1	7.0±1.9	4.9±3.2	2.7±3.0
枝基径 Branch base diameter (mm)	11.28±1.07	10.52±1.07	11.29±0.47	7.23±0.68	5.58±1.46	2.82±1.29
针叶数 Number of needles	57.2±10.7	58.6±17.1	56.6±15.5	0	0	0
枝存活率 Branch survival rate (%)	100	100	100	0	0	0
雌球果败育率 Abortion rate of female cone (%)	0	0	0	100	100	100
雌球果数 Number of female cones	4.6±0.5	5.3±1.0	4.2±1.2	0	0	0
种子数 Number of seeds	100.5±15.1	81.7±14.9	80.9±24.7	0	0	0
针叶生物量 Needle biomass (g)	10.1±2.3	9.0±3.7	9.3±2.6	0	0	0
枝生物量 Branch biomass (g)	8.2±3.6	7.8±5.2	7.1±2.0	0.9±0.3	0.5±0.4	0.5±0.5
雌球果生物量 Female cone biomass (g)	128.4±11.7	109.2±14.4	114.7±25.7	0	0	0
种子生物量 Seed biomass (g)	56.7±5.2	43.5±6.8	46.0±15.0	0	0	0

(全部死亡),雌球果败育率均达到 100%(全部死亡).

2.2 环剥和去叶对母枝生长和生物量积累的影响

从表 3 可以看出,不环剥处理下,是否去叶对母枝枝长、枝基径、枝存活率和枝生物量均没有显著影响,而环剥处理下,是否去叶这些指标均低于不环剥处理.表 2 表明,环剥对母枝枝长、枝基径、枝存活率和枝生物量影响均显著,去叶、环剥×去叶处理均对母枝枝长、枝基径、枝存活率和枝生物量影响不显著.不环剥处理下,是否去叶母枝存活率均为 100%,而环剥处理下,是否去叶母枝的存活率均为 0(全部死亡).

2.3 环剥和去叶对不同组织和器官中 NSC 含量的影响

从图 1 可以看出,不环剥处理下,是否去叶木质部和韧皮部中可溶性糖、淀粉和 NSC 含量的变化均不显著,但均高于环剥去叶处理.表 4 表明,环剥对木质部、韧皮部、种子和果皮中可溶性糖、淀粉和 NSC 含量影响显著;去叶对韧皮部中可溶性糖、淀粉和 NSC 含量影响显著,环剥×去叶对木质部和韧皮部中可溶性糖、淀粉和 NSC 含量影响显著.从图 1 可以看出,环剥处理木质部和韧皮部中 NSC 含量随去叶程度的增加呈显著减少趋势,环剥处理下,0%、

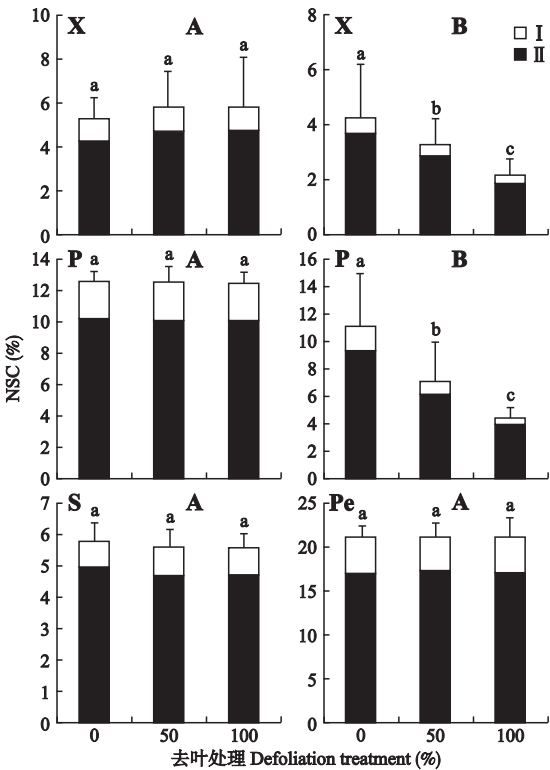


图 1 环剥和去叶对红松不同组织和器官中 NSC 含量的影响
Fig.1 Effects of girdling and defoliation on NSC content in different tissues and organs of *Pinus koraiensis*.
I: 淀粉 Starch; II: 可溶性糖 Dissolved sugar. A: 不环剥 Ungirdled; B: 环剥 Girdled. X: 木质部 Xylem; P: 韧皮部 Phloem; S: 种子 Seed; Pe: 果皮 Pericarp. 不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$) Different letters meant significant difference at 0.05 level.

表 2 环剥和去叶对红松雌球果发育、枝生长和生物量积累影响的方差分析

Table 2 ANOVA of the effects of girdling and defoliation on female cone development, branch growth and biomass accumulation of *Pinus koraiensis*

指标 Index		变异来源 Variation source	df	F	P
新枝 New branch	枝长	g	1	273.3	<0.01
	Branch length	d	2	0.8	0.466
		g×d	2	0.9	0.409
	枝基径	g	1	269.1	<0.01
	Branch base diameter	d	2	9.8	0.217
		g×d	2	18.4	0.065
	针叶数	g	1	163.2	<0.01
	Number of needles	d	2	0.3	0.716
		g×d	2	0.4	0.666
	种子数	g	1	326.4	<0.01
	Number of seeds	d	2	1.7	0.197
		g×d	2	1.7	0.197
	针叶生物量	g	1	178.5	<0.01
	Needle biomass	d	2	0.2	0.788
		g×d	2	0.2	0.806
	枝生物量	g	1	58.1	<0.01
	Branch biomass	d	2	0.2	0.846
		g×d	2	0.1	0.908
雌球果 Female cone	雌球果生物量	g	1	618.5	<0.01
	Female cone biomass	d	2	1.5	0.251
		g×d	2	1.5	0.251
	种子生物量	g	1	356.6	<0.01
	Seed biomass	d	2	2.5	0.107
		g×d	2	2.5	0.107
母枝 Mother branch	枝长	g	1	23.0	<0.01
	Branch length	d	2	1.5	0.246
		g×d	2	0.5	0.634
	枝基径	g	1	25.3	<0.01
	Branch base diameter	d	2	0.6	0.535
		g×d	2	0.3	0.721
	枝生物量	g	1	20.1	<0.01
	Branch biomass	d	2	0.2	0.851
		g×d	2	0.1	0.923

g: 环剥 Girdling; d: 去叶 Defoliation. 下同 The same below.

表 3 环剥和去叶处理下红松母枝生长和生物量积累

Table 3 Growth and biomass accumulation of mother branches of *Pinus koraiensis* under girdling and defoliation treatments

指标 Index	不环剥 Ungirdled			环剥 Girdled		
	去叶 0% Defoliation 0%	去叶 50% Defoliation 50%	去叶 100% Defoliation 100%	去叶 0% Defoliation 0%	去叶 50% Defoliation 50%	去叶 100% Defoliation 100%
枝长 Branch length (cm)	5.2±0.9	4.3±0.5	3.3±0.9	1.6±0.4	1.6±0.5	1.0±0.2
枝基径 Branch base diameter (mm)	1.69±0.18	1.67±0.25	1.61±0.21	0.74±0.18	0.57±0.22	0.26±0.07
枝存活率 Branch survival rate (%)	100	100	100	0	0	0
枝生物量 Branch biomass (g)	34.3±3.5	33.4±6.2	30.9±5.3	17.3±2.2	19.0±3.5	17.1±3.7

50%、100%去叶处理木质部中 NSC 含量分别比 CK 减少 19.5%、38.6%和 59.0%,其中可溶性糖含量分别减少 13.9%、33.1%和 56.2%,淀粉含量分别减少 42.2%、61.0%和 70.2%.环剥处理下,0%、50%、100%去叶处理韧皮部中 NSC 含量分别比 CK 减少 11.8%、44.0%和 64.8%,其中可溶性糖含量分别减少 7.9%、39.1%和 61.8%,淀粉含量分别减少 27.6%、63.7%和 77.5%.不环剥处理下,是否去叶种子和果皮中 NSC 含量变化均不显著;果皮中 NSC 含量明显高于种子,果皮中可溶性糖、淀粉和 NSC 含量分别是种子的 3.6、4.7 和 3.7 倍,雌球果(种子和果皮)中 NSC 含量是木质部的 4.8 倍,是韧皮部的 2.1 倍.

2.4 环剥和去叶对不同组织和器官中 N 和 P 含量的影响

从表 5 可以看出,不环剥或环剥处理下,0%、50%、100%去叶处理对木质部、韧皮部、种子和果皮中 N 和 P 含量均没有显著影响,但是环剥后木质部和韧皮部中 N 和 P 含量却均显著高于 CK.CK 不同组织和器官中 N 含量大小顺序为种子>韧皮部>果皮>木质部,P 含量的大小顺序为种子>果皮>韧皮部>木质部.表 6 表明,环剥对木质部中 N 含量影响显著,对 P 含量影响不显著,环剥对韧皮部、种子和果皮中 N 和 P 含量影响显著;去叶、环剥×去叶对各组织和器官中 N 和 P 含量影响均不显著.环剥处理下,0%、50%、100%去叶处理木质部中 N 含量比 CK 分别高 17.3%、18.2%和 24.3%,韧皮部中 N 含量比 CK 分别高 39.3%、35.2%和 48.9%;环剥后 3 种去叶处理木质部中 P 含量比 CK 分别高 17.9%、7.1%和 3.6%,韧皮部中 P 含量比 CK 分别高 31.0%、28.2%和 14.8%.

表 4 环剥和去叶对红松不同组织和器官中 NSC 含量影响的方差分析
Table 4 ANOVA for the effects of girdling and defoliation on NSC content in different tissues and organs of *Pinus koraiensis*

部位 Position	变异来源 Variation source	df	可溶性糖 Sugar		淀粉 Starch		NSC	
			F	P	F	P	F	P
木质部 Xylem	g	1	32.0	<0.01	174.3	<0.01	56.5	<0.01
	d	2	1.5	0.237	2.7	0.074	2.0	0.137
	g×d	2	4.5	0.014	4.8	0.011	5.5	<0.01
韧皮部 Phloem	g	1	84.8	<0.01	106.9	<0.01	128.7	<0.01
	d	2	16.4	<0.01	7.7	<0.01	19.8	<0.01
	g×d	2	15.7	<0.01	7.3	<0.01	18.8	<0.01
种子 Seed	g	1	3864.3	<0.01	2986.7	<0.01	5047.4	<0.01
	d	2	0.9	0.426	0.1	0.890	0.8	0.448
	g×d	2	0.9	0.426	0.1	0.890	0.8	0.448
果皮 Pericarp	g	1	5249.9	<0.01	1108.1	<0.01	6577.8	<0.01
	d	2	0.1	0.889	0.4	0.650	0.1	0.982
	g×d	2	0.1	0.889	0.4	0.650	0.1	0.982

表 5 环剥和去叶处理下红松不同组织和器官中 N 和 P 含量
Table 5 N and P content in different tissues and organs of *Pinus koraiensis* under girdling and defoliation treatments (mg · g⁻¹)

项目 Item	部位 Position	不环剥 Ungirdled			环剥 Girdled		
		去叶 0%	去叶 50%	去叶 100%	去叶 0%	去叶 50%	去叶 100%
		Defoliation 0%	Defoliation 50%	Defoliation 100%	Defoliation 0%	Defoliation 50%	Defoliation 100%
N	木质部 Xylem	3.29±0.34	3.43±0.34	3.27±0.23	3.86±0.28	3.89±0.28	4.09±0.50
	韧皮部 Phloem	8.95±1.17	8.34±1.30	8.25±0.91	12.47±1.98	12.10±2.12	13.33±1.64
	种子 Seed	9.54±1.70	10.81±2.41	10.38±0.90	—	—	—
	果皮 Pericarp	7.61±1.58	7.82±1.42	8.04±2.22	—	—	—
P	木质部 Xylem	0.56±0.07	0.53±0.07	0.61±0.05	0.66±0.07	0.60±0.08	0.58±0.03
	韧皮部 Phloem	1.42±0.21	1.40±0.28	1.41±0.30	1.86±0.31	1.82±0.35	1.63±0.27
	种子 Seed	2.29±0.28	2.53±0.34	2.45±0.17	—	—	—
	果皮 Pericarp	1.61±0.33	1.60±0.31	1.71±0.38	—	—	—

表 6 环剥和去叶对红松不同组织和器官中 N 和 P 含量影响的方差分析
Table 6 ANOVA for the effects of girdling and defoliation on N and P content in different tissues and organs of *Pinus koraiensis*

部位 Position	变异来源 Variation source	df	N		P	
			F	P	F	P
木质部 Xylem	g	1	13.7	<0.01	0.8	0.375
	d	2	0.1	0.870	0.3	0.741
	g×d	2	0.4	0.668	0.5	0.625
韧皮部 Phloem	g	1	152.8	<0.01	34.4	<0.01
	d	2	1.2	0.318	1.4	0.264
	g×d	2	2.1	0.130	1.2	0.294
种子 Seed	g	1	1517.3	<0.01	3483.6	<0.01
	d	2	2.0	0.140	3.1	0.051
	g×d	2	2.0	0.140	3.1	0.051
果皮 Pericarp	g	1	877.2	<0.01	1035.6	<0.01
	d	2	0.2	0.799	0.4	0.642
	g×d	2	0.2	0.799	0.4	0.642

3 讨 论

3.1 环剥处理对红松生殖生长和营养生长的影响

生活史理论认为,生殖生长与营养生长对有限的资源存在竞争,生殖投资的增加将导致营养生长投资减少^[28].本研究发现,不环剥处理下,是否去叶对红松新枝和母枝的生长、生物量积累和雌球果(种子)发育的影响均不显著,表明去叶对生殖生长和营养生长没有影响.环剥处理对红松的繁殖和营养生长产生了显著影响,环剥后新枝和母枝死亡,雌球果全部败育.这些结果表明,红松生殖母枝本身生产和贮存的碳水化合物不能满足雌球果发育和新枝生长的需求,表明未干扰情况下,为满足红松生殖母枝的生殖生长和营养生长,需要从母枝外的其他组织输入碳水化合物.大量研究证实,发育中的繁殖结构(如花絮、苞片或绿色球果等)具有一定的光合能力,能够部分补充自身的碳消耗^[29-31],但是环剥后

红松雌球果发育和新枝生长消耗了大量的碳水化合物, 针叶和雌球果同化的光合产物以及枝中贮存的碳水化合物不能满足繁殖和营养生长的需要, 由于碳水化合物的不足引起了新枝和母枝死亡, 雌球果败育。在开心果、咖啡树 (*Coffea arabica*)、鳄梨 (*Persea americana*)、柑橘等的研究中也证实了由于生殖枝中碳水化合物不足引起枝死亡和花果败育^[6,29,32]。

对很多植物的研究发现, 碳水化合物在组织间存在转移分配, 例如, 玉铃花 (*Styrax obassia*)^[14], 以及水青冈属 (*Fagus*) 和栎属 (*Quercus*) 的大部分植物^[33]。很多温带落叶阔叶树等野生植物^[34-35] 以及很多果树 (例如桃、苹果、咖啡树等) 的研究均证实繁殖需要的碳水化合物是从树冠营养枝转移到生殖枝^[11,29]。但是, 也有很多植物的繁殖不需要外部碳水化合物的输入, 例如欧洲冬青、毛赤杨 (*Alnus hirsuta*)、欧洲山毛榉、大叶槲等^[4,12-13], 环剥对繁殖没有产生影响; 甚至有很多果树, 如荔枝、龙眼、油橄榄、葡萄 (*Vitis vinifera*)、油桃 (*Prunus persica* var. *nectarina*) 等, 环剥反而促进了果实的发育^[15-16,36]。Miyazaki 等^[14] 研究指出, 植物这种碳水化合物转移利用机制的差异与不同的植物种类有关, 同时还受到碳源和碳汇功能的调控^[37], 主要表现在果实发育进程和果实大小方面^[6]。例如, 在毛赤杨的研究中没有发现光合产物的转移, 主要是因为该树种果实发育缓慢, 从 4 月持续到 10 月, 碳汇 (果实) 的活性较低^[38]; 而在玉铃花的研究中发现光合产物的转移, 主要是因为该树种果实发育仅需要 5 周时间, 其碳汇 (果实) 的活性很强^[39]。另外, 通常重量大、碳水化合物和油脂含量高的果实需要更多的养分, 碳汇的功能很强^[4,40]。例如, 对桃树的研究发现, 光合产物转移至果实, 没有转移至顶芽, 原因是果实较大, 碳汇功能强于顶芽^[11]。本研究中, 红松雌球果的重量超过 100 g, 每枝雌球果数超过 4 个, 雌球果中 (种子和果皮) 的碳水化合物含量是木质部的 4.8 倍, 是韧皮部的 2.1 倍。此外, 红松雌球果由受粉到成熟, 虽然历时 15 个月, 但是雌球果快速生长期仅有 3 个月^[41]。红松雌球果重量大, 结实量多, 生长期短, 因此红松雌球果作为碳汇的功能很强, 为保证雌球果的正常发育, 需要从母枝外的其他组织输入大量的碳水化合物。

3.2 环剥处理对红松母枝 NSC、N 和 P 含量的影响

NSC (主要是可溶性糖和淀粉) 是树木积累的碳水化合物在生产过剩时的暂时储存, 是树木生长代

谢过程中重要的能量供应物质, 其浓度和含量的大小通常可以反映植物整体的碳供应状况^[42-43]。大量研究表明, 植物繁殖消耗大量的碳水化合物^[10,34-35]。本研究中, 不环剥处理下, 是否去叶对母枝木质部和韧皮部中可溶性糖、淀粉和 NSC 的含量均无显著影响, 而环剥后显著降低了母枝木质部和韧皮部中可溶性糖、淀粉和 NSC 的含量, 并随去叶程度的增加呈显著下降的趋势, 尤其是环剥+100% 去叶处理木质部中 NSC 含量比 CK 减少 59.0% (其中, 可溶性糖含量减少 56.2%, 淀粉含量减少 70.2%), 环剥+100% 去叶处理韧皮部中总 NSC 含量比 CK 减少 64.8% (其中, 可溶性糖含量减少 61.8%, 淀粉含量减少 77.5%), 进一步证明红松生殖枝母枝针叶同化的光合产物及枝中贮存的碳水化合物不能满足球果发育和新枝生长的需求, 需要从其他组织输入, 与张建瑛等^[25] 对红松生殖枝和营养枝生长研究的结果一致。Hoch^[4] 研究发现, 欧洲鹅耳枥和欧洲山毛榉繁殖需要的碳水化合物从其他组织大量输入, 而大叶槲繁殖需要的光合产物从其他组织输入的很少, 主要原因是不同树种的枝自组织化能力不同。本研究中, 环剥后木质部和韧皮部中淀粉减少的幅度大于可溶性糖, 淀粉是植物主要的长期储存物质, 环剥后雌球果发育和新枝的生长需要大量的碳水化合物, 由于针叶减少, 当年的光合产物供应不足, 因此枝中贮存的淀粉陆续转化为可溶性糖^[44], 淀粉的大量消耗加剧了枝的死亡^[29,39]。环剥处理阻碍了外部碳水化合物的输入, 由于雌球果发育和新枝生长的消耗, 叶片的减少使得枝条本身的碳水化合物越来越少。本研究中, 环剥后雌球果发育和新枝生长消耗母枝中大量的 NSC, 引起母枝死亡, 但是母枝中 NSC 库并未被耗尽, 甚至在极端处理下 (环剥 100% 去叶) 也没有完全耗尽 (木质部剩余 41.0%, 韧皮部剩余 35.2%), 其原因是: 1) 环剥降低了木质部的栓塞修复能力, 进而降低导管的水分通导能力, 从而导致枝 (韧皮部和木质部) 中水分含量降低, 引起枝死亡^[16,45]; 2) 枝中用于维持生命活动的 NSC 库不能被移动, 例如在树木芯材中能够检测到淀粉的存在^[4], 并且有一部分 NSC 是用来维持细胞渗透势的, 其不能用于呼吸代谢^[46]。

矿质营养元素, 尤其是 N 和 P 对植物的生长发育至关重要^[47]。很多研究表明, 环剥处理对矿质元素的运输和累积产生了影响, 环剥处理降低了矿质元素含量^[15,18-19,23]。本研究表明, 环剥显著提高了木质部和韧皮部中 N 和 P 含量, 与以往的研究结果相

反.分析原因认为:树木春季果实发育和新枝生长消耗的矿质元素来源于储存库中的养分,而不是从根部吸收的^[8].常绿植物中这些养分主要贮存在枝叶中^[9],果实和新枝作为生长中心,是矿质元素的分配中心,源-汇关系理论认为,果实和新枝会从就近的源(枝叶)中获取养分^[39].Zein 等^[48]利用¹⁵N 同位素示踪方法发现,无柄栎(*Quercus petraea*)用于新枝生长所需的 N 占枝叶中贮存总 N 的 90%,美国梧桐槭(*Acer pseudoplatanus*)、欧洲白桦(*Betula pendula*)和栎栎(*Quercus serrata*)所占的比例分别达到 75%、60%和 90%^[48].由于分配给繁殖器官(特别是种子和果实)和新枝较大比例的 N 和 P^[5,41],因此大量消耗了植物内部 N 和 P 库^[21,49].以往研究认为,环剥降低了矿质元素含量,另一个重要原因可能是枝环剥后促进了果实发育,与不环剥处理相比,其消耗了更多的内部养分库^[50].本研究中,不环剥处理雌球果发育和新枝生长未受到影响,种子和果皮中均含有大量的 N 和 P,因此雌球果发育和新枝生长过程会大量消耗枝中贮存的 N 和 P,而环剥后新枝死亡,雌球果败育(库功能消失),枝中贮存的养分消耗减少,因此环剥处理木质部和韧皮部中养分含量显著高于不环剥处理.Han 等^[51]研究发现,欧洲山毛榉生殖枝叶片和木质部中 N 含量显著低于营养枝,原因是发育的种子是强大的 N 库,种子发育大量消耗了枝叶中的 N,这与本研究结果一致.本研究中,环剥显著降低了母枝中 NSC 含量,显著提高了母枝中 N 和 P 含量,再次证明了母枝的死亡是由于碳水化合物的过度消耗引起的,与母枝中 N 和 P 养分消耗关系不大.此外,不环剥处理下,随去叶程度的加剧,木质部和韧皮部中 N 和 P 含量未显著减少,说明新枝生长和雌球果发育消耗的 N 和 P 不是母枝单独提供的,可能还来源于其他组织和器官(如相邻枝叶、树干或根系养分库)的输入,这需要进一步验证.

3.3 去叶处理、环剥与去叶交互作用对生殖生长、营养生长和母枝养分含量的影响

本研究中,环剥处理对所有指标的影响均显著,但去叶处理仅对生殖枝母枝韧皮部中可溶性糖、淀粉和 NSC 影响显著;环剥与去叶的交互作用仅对木质部和韧皮部中可溶性糖、淀粉和 NSC 影响显著.另外,不环剥处理,是否去叶韧皮部和木质部中可溶性糖、淀粉和 NSC 均无显著差异.这表明,去叶处理的影响是通过环剥处理体现的,而且单独去叶的影响很小,环剥与去叶的交互作用是通过环剥处理的影响来实现的.这些结果进一步说明,生殖枝母枝针

叶提供的养分对雌球果发育和新枝生长影响很小,大部分养分需要从其他组织输入.Puri 等^[20]对海岸松(*Pinus pinaster*)进行单独去叶试验,发现枝中碳水化合物没有显著变化;孙书存等^[52]研究发现,单独去叶处理对辽东栎(*Quercus wutaishansea*)幼苗的生长没有显著影响;对欧洲榛(*Corylus avellana*)的研究也发现,环剥减少了果实产量,去叶对果实产量没有影响^[53].这些研究均证明,去叶后植物生长和果实发育需要的养分需要从其他组织输入,与本研究结果一致.

参考文献

[1] Westoby M, Wright IJ. The leaf size-twigh size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia*, 2003, **135**: 621–628

[2] Sun SC, Jin DM, Shi PL. The leaf size-twigh size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: An invariant allometric scaling relationship. *Annals of Botany*, 2006, **97**: 97–107

[3] Li Y-N (李亚男), Yang D-M (杨冬梅), Sun S-C (孙书存), et al. Effects of twig size on biomass allocation within twigs and on lamina area supporting efficiency in *Rhododendron*: Allometric scaling analysis. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2008, **32** (5): 1175–1183 (in Chinese)

[4] Hoch G. Fruit-bearing branchlets are carbon autonomous in mature broad-leaved temperate forest trees. *Plant, Cell and Environment*, 2005, **28**: 651–659

[5] Pearse IS, Koenig WD, Kelly D. Mechanisms of mast seeding: Resources, weather, cues, and selection. *New Phytologist*, 2016, **212**: 546–562

[6] Elloumia O, Ghrab M, Mimoun MB. Effects of flower buds removal on seasonal starch storage and mobilization in fruiting and non-fruiting branches of pistachio trees cv. Mateur under dry and warm climate. *Scientia Horticulturae*, 2014, **172**: 19–25

[7] Zhang X-X (张茜茜), Yang Q-P (杨庆朋), Liu L (刘亮), et al. Effects of girdling on stem CO₂ efflux and its temperature sensitivity of *Populus tomentosa*. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2019, **55**(5): 1–10 (in Chinese)

[8] Kinga ND, Giertych MJ, Thomas P, et al. Males and females of *Juniperus communis* L. and *Taxus baccata* L. show different seasonal patterns of nitrogen and carbon content in needles. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2017, **39**: 191

[9] Millard P, Grelet GA. Nitrogen storage and remobilization by trees: Ecophysiological relevance in a changing world. *Tree Physiology*, 2010, **30**: 1083–1095

[10] Miyazaki Y. Dynamics of internal carbon resources during masting behavior in trees. *Ecological Research*, 2013, **28**: 143–150

[11] Volpe G, Bianco RL, Rieger M. Carbon autonomy of

- peach shoots determined by ^{13}C -photoassimilate transport. *Tree Physiology*, 2008, **28**: 1805–1812
- [12] Obeso JR. Effects of defoliation and girdling on fruit production in *Ilex aquifolium*. *Functional Ecology*, 1998, **12**: 486–491
- [13] Hasegawa S, Koba K, Tayasu I, *et al.* Carbon autonomy of reproductive shoots of Siberian alder (*Alnus hirsute* var. *sibirica*). *Journal of Plant Research*, 2003, **116**: 183–188
- [14] Miyazaki Y, Hiura T, Funada R. Allocation of photoassimilated ^{13}C from reproductive and non-reproductive shoots to fruits in *Styrax obassia*. *Plant Species Biology*, 2007, **22**: 53–57
- [15] Zhou C-M (周昌敏), He Z-H (何兆桓), Yang B-M (杨苞梅), *et al.* Effect of girdling on litchi foliar nutrient and development of flower and fruit. *Guangdong Agricultural Sciences* (广东农业科学), 2018, **45**(4): 34–42 (in Chinese)
- [16] Jiang C-Y (姜成英), Zhu Z-J (朱振家), Shi Y-H (史艳虎), *et al.* Effects of branch girdling on fruits yield and leaf photosynthesis of ‘Leccino’ olive trees. *Forest Research* (林业科学研究), 2016, **29**(2): 289–293 (in Chinese)
- [17] Goren R, Hunerman M, Goldschmidt E. Girdling: Physiological and horticultural aspects. *Horticultural Reviews*, 2004, **30**: 1–29
- [18] Divaio C, Petit A, Buccheri M. Effects of girdling on gas exchanges and leaf mineral content in the independence nectarine. *Journal of Plant Nutrition*, 2001, **24**: 1047–1060
- [19] Vemmos SN. Effects of shoot girdling on bud abscission, carbohydrate and nutrient concentrations in pistachio (*Pistacia vera* L.). *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 2005, **80**: 529–536
- [20] Puri E, Hoch G, Körner C. Defoliation reduces growth but not carbon reserves in Mediterranean *Pinus pinaster* trees. *Trees*, 2015, **29**: 1187–1196
- [21] Piper FI, Gundale MJ, Fajardo A. Extreme defoliation reduces tree growth but not C and N storage in a winter-deciduous species. *Annals of Botany*, 2015, **115**: 1093–1103
- [22] Barry KM, Quentin A, Eyles A, *et al.* Consequences of resource limitation for recovery from repeated defoliation in *Eucalyptus globulus* Labillardière. *Tree Physiology*, 2011, **32**: 24–35
- [23] Choia ST, Songa WD, Parka DS, *et al.* Effect of different girdling dates on tree growth, fruit characteristics and reserve accumulation in a late-maturing persimmon. *Scientia Horticulturae*, 2010, **126**: 152–155
- [24] Zhang P (张鹏), Liu C (刘畅), Shen H-L (沈海龙). Edible nut pine trees and their utilization worldwide. *World Forestry Research* (世界林业研究), 2017, **30**(1): 12–17 (in Chinese)
- [25] Zhang J-Y (张建瑛), Yin D-S (殷东生). Influence of female cones development on the vegetative growth and biomass accumulation of shoots and needles of *Pinus koraiensis*. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2019, **38**(6): 1646–1652 (in Chinese)
- [26] Yu L-M (于丽敏), Wang C-K (王传宽), Wang X-C (王兴昌). Allocation of nonstructural carbohydrates for three temperate tree species in Northeast China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2011, **35**(12): 1245–1255 (in Chinese)
- [27] Bao S-D (鲍士旦). Soil and Agrochemistry Analysis. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 135–155 (in Chinese)
- [28] Dai Y-X (代永欣), Wang L (王林), Wan X-C (万贤崇). Effects of shading and girdling on carbon allocation and hydraulic architecture of *Robinia pseudoacacia* and *Platycladus orientalis* seedlings. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2017, **53**(7): 37–44 (in Chinese)
- [29] Vaast P, Angrand J, Franck N, *et al.* Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. *Tree Physiology*, 2005, **25**: 753–760
- [30] Dick JM, Leakey RR, Jarvis PG. Influence of female cones on the vegetative growth of *Pinus contorta* trees. *Tree Physiology*, 1990, **6**: 151–163
- [31] Zywiec M, Zielonka T. Does a heavy fruit crop reduce the tree ring increment? Results from a 12-year study in a subalpine zone. *Trees*, 2013, **27**: 1365–1373
- [32] Iglesias DJ, Tadeo FR, Primo-Millo E, *et al.* Fruit set dependence on carbohydrate availability in citrus trees. *Tree Physiology*, 2003, **23**: 199–204
- [33] Hilton GM, Packham JR. Variation in the masting of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern Europe over two centuries (1800–2001). *Forestry*, 2003, **76**: 319–328
- [34] Zhang H-Y (张海燕), Wang C-K (王传宽), Wang X-C (王兴昌). Comparison of concentrations of non-structural carbohydrates between new twigs and old branches for 12 temperate species. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2013, **33**(18): 5675–5685 (in Chinese)
- [35] Ichie T, Igarashi S, Yoshida S, *et al.* Are stored carbohydrates necessary for seed production in temperate deciduous trees? *Journal of Ecology*, 2013, **101**: 525–531
- [36] Candolfi-Vasconcelos MC, Candolfi MP, Koblet W. Retranslocation of carbon reserves from the woody storage tissues into the fruit as a response to defoliation stress during the ripening period in *Vitis vinifera* L. *Planta*, 1994, **192**: 567–573
- [37] Sha J-C (沙建川), Jia Z-H (贾志航), Zhang X (张鑫), *et al.* Effects of exogenous ABA on translocation of photosynthate to fruit of Fuji apple during late stage of fruit rapid-swelling. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2019, **30**(6): 1854–1860 (in Chinese)
- [38] Hasegawa S, Takeda H. Functional specialization of current shoots as a reproductive strategy in Japanese alder (*Alnus hirsute* var. *sibirica*). *Canadian Journal of Botany*, 2001, **79**: 38–48
- [39] Miyazaki Y, Hiura T, Kato E, *et al.* Allocation of

resources to reproduction in *Styrax obassia* in a masting year. *Annals of Botany*, 2002, **89**: 767–772

[40] Walcroft AS, Lescourret F, Genard M, *et al.* Does variability in shoot carbon assimilation within the tree crown explain variability in peach fruit growth? *Tree Physiology*, 2004, **24**: 313–322

[41] Wang W (王 卫), Shi S-L (史绍林), Liu Y (刘洋). Research status and prospect of reproductive growth of artificial Korean pine. *Protection Forest Science and Technology* (防护林科技), 2015, **37**(3): 96–98 (in Chinese)

[42] Gommers CMM, Visser EJW, Onge KRS, *et al.* Shade tolerance: When growing tall is not an option. *Trends in Plant Science*, 2013, **18**: 65–71

[43] Yin D-S (殷东生), Shen H-L (沈海龙). Shade tolerance and the adaptability of forest plants in morphology and physiology: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(8): 2687–2698 (in Chinese)

[44] Du R (杜 尧), Han Y (韩 轶), Wang C-K (王传宽). The influence of drought on non-structural carbohydrates in the needles and twigs of *Larix gmelinii*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2014, **34**(21): 6090–6100 (in Chinese)

[45] Christman MA, Sperry JS, Smith DD. Rare pits, large vessels and extreme vulnerability to cavitation in a ring-porous tree species. *New Phytologist*, 2012, **193**: 713–720

[46] Chen Z-C (陈志成), Wan X-C (万贤崇). The relationship between the reduction of nonstructural carbohydrate induced by defoliator and the growth and mortality of trees. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2016, **40**(9): 958–968 (in Chinese)

[47] Montesinos D, Villar-Salvador P, García-Fayos P. Genders in *Juniperus thurifera* have different functional responses to variations in nutrient availability. *New Phytologist*, 2012, **193**: 705–712

[48] Zein RE, Bréda N, Gérant D, *et al.* Nitrogen sources for current-year shoot growth in 50-year-old sessile oak trees: An in situ ¹⁵N labeling approach. *Tree Physiology*, 2011, **31**: 1390–1400

[49] Han QM, Kabeya D. Recent developments in understanding mast seeding in relation to dynamics of carbon and nitrogen resources in temperate trees. *Ecological Research*, 2017, **32**: 771–778

[50] Deng X (邓 旭), Mo Y-W (莫亿伟), Tian H (田华), *et al.* Effect of girdling on nitrogen assimilation capacity and sugar accumulation in the leaves of Indian jujube. *Chinese Journal of Tropical Crops* (热带作物学报), 2008, **29**(5): 541–545 (in Chinese)

[51] Han QM, Kabeya D, Hoch G. Leaf traits, shoot growth and seed production in mature *Fagus sylvatica* trees after 8 years of CO₂ enrichment. *Annals of Botany*, 2011, **107**: 1405–1411

[52] Sun S-C (孙书存), Chen L-Z (陈灵芝). A preliminary study on the ecological responses of seedlings to drought and simulated defoliation in *Quercus liaotungensis*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2000, **20**(5): 893–897 (in Chinese)

[53] Pasqualotto G, Carraro V, Gregorio TD. Girdling of fruit-bearing branches of *Corylus avellana* reduces seed mass while defoliation does not. *Scientia Horticulturae*, 2019, **255**: 37–43

作者简介 殷东生, 男, 1982 年生, 博士, 副研究员. 主要从事森林培育和森林生态学研究. E-mail: 455642229@qq.com

责任编辑 孙 菊
