



秦岭东段栓皮栎枝条非结构性碳水化合物含量的季节动态

章异平¹ 海旭莹^{1,2} 徐军亮^{1*} 吴文霞¹ 曹鹏鹤^{1,3} 安文静⁴

¹河南科技大学林学院, 河南洛阳 471023; ²西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100; ³南京林业大学生物与环境学院, 南京 210037; ⁴北京市京西林场, 北京 102300

摘要 枝条是碳供应器官和碳需求器官的连接者, 研究其非结构性碳水化合物(NSC)含量的季节变化对理解树木体内的碳分配至关重要。该研究以秦岭东段栓皮栎(*Quercus variabilis*)优势群落为研究对象, 于2016年5月至2017年5月, 在其分布的海拔上下限(650 m和970 m), 通过在展叶期采用旬尺度和在非展叶期采用月尺度相结合的周期性取样方法(共计12次), 测定栓皮栎枝条NSC组分及含量, 并观测同期叶片物候变化。结果表明: (1)栓皮栎枝条NSC含量随季节波动较小, 变化差异不显著。但枝条可溶性糖含量(高海拔)或淀粉含量(低海拔)在一定生境条件下, 均存在明显的季节波动, 说明栓皮栎枝条可溶性糖和淀粉之间存在动态转化过程。(2)栓皮栎枝条NSC组成以可溶性糖为主(61%), 这可能是该树种在暖温带季风气候区所采取的生长策略。(3)土壤含水量(正相关)和饱和水汽压差(负相关)分别是在高海拔和低海拔影响栓皮栎枝条NSC含量的主导环境因子, 说明相比高海拔, 低海拔的栓皮栎可能对高温引起的水分胁迫更敏感。(4)结合叶片物候发现, 栓皮栎枝条NSC含量最大值出现在萌芽前(3月中下旬, 11%左右), 最小值出现在展叶后期(4月末, 5%左右), 叶片萌芽展叶后枝条NSC含量下降。总体而言, 枝条NSC含量在高低海拔不存在显著差异, 但春季萌芽前后存在显著差异, 海拔引起的叶片物候时间差极可能是造成这一现象的主要原因。研究结果说明, 栓皮栎叶片物候会直接影响枝条NSC含量的季节变化, 枝条NSC含量对叶片萌芽生长至关重要, 研究结果有助于加深对栓皮栎树体内碳调配机制的理解。

关键词 非结构性碳水化合物; 栓皮栎; 叶片物候; 海拔; 饱和水汽压差

章异平, 海旭莹, 徐军亮, 吴文霞, 曹鹏鹤, 安文静 (2019). 秦岭东段栓皮栎枝条非结构性碳水化合物含量的季节动态. 植物生态学报, 43, 521–531. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0325

Seasonal dynamics of non-structural carbohydrate content in branch of *Quercus variabilis* growing in east Qinling Mountain range

ZHANG Yi-Ping¹, HAI Xu-Ying^{1,2}, XU Jun-Liang^{1*}, WU Wen-Xia¹, CAO Peng-He^{1,3}, and AN Wen-Jing⁴

¹College of Forestry, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471023, China; ²College of Forestry, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling, Shaanxi 712100, China; ³College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; and ⁴Beijing Jingxi Forestry Farm, Beijing 102300, China

Abstract

Aims Measure of non-structural carbohydrate (NSC) reserves indicates tree carbon surplus or shortage stored. Branches connect NSC sources (leaves) and NSC sinks (stemwood, root) of woody plants. Therefore, the seasonal dynamics of NSC concentration in branches will be of important implications for understanding and modeling plant carbon allocation.

Methods We conducted a field survey monitoring branch NSC concentrations of Chinese cork oak (*Quercus variabilis*). We also synchronously observed the leaf phenology of the trees in uneven-aged secondary oak forests at its upper and lower distribution limits (650 m to 970 m) in east Qinling Mountain ranges. Sampling intervals were set semimonthly/monthly during the leaf unfolding period (March to May), and monthly/bimonthly during the tree's full growing season (June to November) from May 2016 to May 2017.

Important findings (1) The NSC measures in the tree branches had weak seasonal changes at both sites. However, the soluble sugar (SS) concentrations at the upper elevation site and the starch (S) concentrations at the

收稿日期Received: 2018-12-31 接受日期Accepted: 2019-05-30

基金项目: 国家自然科学基金(41401063和41801026)和国家留学基金(201808410575和201908410061)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41401063 and 41801026), and the China Scholarship Council (201808410575 and 201908410061).

* 通信作者Corresponding author (xujunliang@haust.edu.cn)

lower site had significant seasonal changes. The relative stable NSC levels vs. larger seasonal oscillations of soluble sugar and starch may be explained by the mutual conversion between soluble sugar and starch in the tree branches. (2) Soluble sugar was the major contributor to the total NSC in oak branches, accounting for approximately 61% of it. Here the soluble sugars performed as quick C whereas starch acted mostly as reserved C for future use, it could be inferred that the *Q. variabilis*, a warm temperate deciduous tree species, developed this feature as its life strategy to survive in warm temperate climate. (3) Soil water availability was positively related to the NSC measures at the high elevation site, while vapor pressure deficit (*VPD*) was negatively related to the NSC at the low elevation site, indicating the oak may be more drought-susceptible to water stress at lower elevation. (4) The maximum and the minimum concentrations of NSC in tree branches were observed before bud break (late March, approximately 11%) and when full leaf expansion (late April, approximately 11%), respectively. These extremes of NSC could be partly explained by the simultaneous leaf phenological dynamics. Considering the fact of carbon supply for bud break and leaf development via branches rather than by photosynthesis, it was reasonable that the NSC concentration in branches of *Q. variabilis* reached its maximum before the bud break, and did not change significantly with elevation. Not surprisingly, the significant differences in branches NSC with elevation only occurred during bud break in spring, as a later phenology occurred at higher elevation. In conclusion, this study confirms that the leaf phenology of *Q. variabilis* directly affects the branches seasonal patterns of NSC, particularly in the spring. The relationship between the carbon budget of the oak branches and its aboveground phenology should be more emphasized for further comprehension on the NSC metabolism.

Key words non-structural carbohydrate; *Quercus variabilis*; leaf phenology; altitude; vapor pressure deficit

Zhang YP, Hai XY, Xu JL, Wu WX, Cao PH, An WJ (2019). Seasonal dynamics of non-structural carbohydrate content in branch of *Quercus variabilis* growing in east Qinling Mountain range. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 521–531. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0325

非结构性碳水化合物(NSC)是植物碳水化合物生产过剩时积累的可转化的暂时储存物,是植物生长代谢过程中重要的能源物质,在光合作用不足时起一定的调节和缓冲作用(Dietze *et al.*, 2014)。NSC累积量的大小可以很好地反映植物体内碳供应与碳需求的平衡关系(Li *et al.*, 2001; Fajardo *et al.*, 2012),因此,研究植物NSC含量的动态变化规律是评价植物体内碳平衡的快速、有效的重要方法。

枝条是碳供应器官(叶片)和碳需求器官(茎干、根)的连接者,其NSC含量的季节变化与树木生长存在密切关系。因此,枝条NSC含量的季节变化常常体现了树体的碳需求特征(Chapin *et al.*, 1990; Kozłowski & Hattrup, 1992; Klein *et al.*, 2016)。研究表明,枝条NSC含量的季节变化受生长型(乔木、灌木、藤本)(Carbone & Trumbore, 2007),生活型(常绿、落叶)(Palacio *et al.*, 2014)及环境因子(Martínez-Vilalta *et al.*, 2016)等多因素的共同影响。已有研究发现,在树体不同器官中,叶片NSC含量存在明显的季节波动(Würth *et al.*, 2005),而茎干NSC含量相对稳定(张海燕, 2013),但对枝条NSC含量的季节波动性结论存在较大分歧(Wong *et al.*, 2003; 王逸然等, 2016)。Hoch等(2003)研究指出,虽然枝条NSC总含量(通常指淀粉和可溶性糖之和)的

年内波动振幅在20% (*Quercus petraea*)到73% (*Abies alba*)之间,但大多数温带落叶树种的枝条可溶性糖含量的季节变化并不显著,仅在展叶期间有轻微的降低。因此,枝条NSC总量和其组分的季节变化可能并不完全一致(Hoch, 2008; Klein *et al.*, 2014)。另一方面,不少研究指出,枝条NSC含量的季节变化与叶片物候有关,因为枝条中存储的NSC常被用于春季树木发芽展叶(Palacio *et al.*, 2008; Chen *et al.*, 2017)。张海燕等(2013)研究发现,温带12个树种在展叶期间,枝条NSC含量均明显下降,与常绿树种相比,落叶树种降幅更明显。因为春季展叶前,落叶树种不具备进行光合作用的组织,需要枝条提供春季萌芽所需的大量碳,因此落叶树种枝条NSC含量常常在萌芽前下降,在萌芽展叶后上升(Schädel *et al.*, 2009)。

目前,关于枝条NSC含量的研究仍存在以下不足:(1)较长的取样时间间隔(20–30天),无法及时捕捉到春季展叶期枝条NSC含量的迅速变化(Hoch *et al.*, 2003),观测结果精度有待进一步提高。(2)仅观测萌芽前15–30天内枝条NSC含量,缺乏对前一生长期末枝条NSC含量背景值的掌握。有研究表明,前一年冬季树木NSC含量对春季叶片物候节律有直接影响(Pérez-de-Lis *et al.*, 2016)。因此掌握NSC含量

背景值是有必要的, 这将有助于理解枝条NSC含量季节变化趋势及其与叶片物候的关系。(3)不少研究通过对比常绿针叶树和落叶阔叶树, 来分析叶片物候对枝条NSC含量的影响, 这一方法的合理性值得商榷(Millard & Grelet, 2010; Brüggemann *et al.*, 2011)。因为除叶片物候外, 不同树种自身的生理学、生物学特性亦存在较大差异, 将枝条NSC含量的变化笼统归因于叶片物候, 会直接降低结果的可信度(Augusto *et al.*, 2014)。

栓皮栎(*Quercus variabilis*)是东亚地区天然分布最广泛的一个树种(邓云鹏, 2016), 在林业生产和生态环境保护中发挥着重要作用。本研究拟以暖温带落叶阔叶林建群树种栓皮栎为研究对象, 在展叶期采用旬尺度以及非展叶期采用月尺度进行周期性取样, 研究栓皮栎枝条NSC及其组分含量的全年变化规律; 在栓皮栎集中分布的上下限, 对比高低海拔枝条NSC含量的差异性, 分析环境因子对枝条NSC含量的影响, 探讨栓皮栎生长的适宜生境; 并进一步结合同期叶片物候观测, 探讨由海拔引起的叶片物候差异对枝条NSC含量季节变化的影响。研究结果有助于加深对栓皮栎枝条碳调配机制的理解, 为更准确地预测和评估栓皮栎群落的固碳能力提供基础数据和科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究的野外实验样地位于秦岭余脉熊耳山北坡, 豫西山区(河南省洛宁县西南部)的全宝山国有林场(34.10°–34.18° N, 111.38°–113.54° E)。该研究区属于暖温带大陆性季风气候, 四季分明, 年平均气温10.5 °C, 年降水量863.6 mm, 年蒸发量为1 562.8 mm, 全年无霜期186天。林场最高海拔2 100 m左右, 山地起伏较大, 坡度36°–50°, 土壤以棕壤为主。该区主要森林植被类型有壳斗科、槭树科、胡桃科等。栎属(*Quercus*)植物在低海拔(<1 000 m)地区常为优势种, 以次生林群落分布较多, 栓皮栎在此范围内常形成纯林(曹新向等, 2003)。

在栓皮栎作为优势种分布的海拔上下限——海拔650 m和970 m各设置1个样地。根据自动气象站监测数据(表1)可知, 在观测期内(2016年5月至2017年5月), 低海拔和高海拔的气温接近, 年平均值分别为13.4 °C和12.7 °C。但低海拔的土壤温度高于高海拔, 年平均值分别为13.4 °C和11.7 °C。同期, 低海拔的土壤含水量低于高海拔, 年平均值分别为12.6%和17.9%。整体而言, 与高海拔相比, 低海拔生境呈现土壤温度较高、水分较低的特点。

表1 秦岭东段栓皮栎林2016和2017年高低海拔环境因子月值

Table 1 Monthly measured environmental parameters at upper and lower altitudes in *Quercus variabilis* forests in the east Qinling Mountain range in 2016 and 2017

年 Year	月 Month	空气温度 Air temperature (°C)				土壤温度 Soil temperature (°C)				相对湿度 Relative humidity (%)				土壤体积含水量 SWC (%)			
		高海拔 Upper	低海拔 Lower	高海拔 Upper	低海拔 Lower	高海拔 Upper	低海拔 Lower	高海拔 Upper	低海拔 Lower	高海拔 Upper	低海拔 Lower	高海拔 Upper	低海拔 Lower	高海拔 Upper	低海拔 Lower	高海拔 Upper	低海拔 Lower
2016	3	8.2	8.9	5.6	7.0	47	51	16.6	15.4								
	4	14.7	15.1	10.8	13.2	62	69	17.9	15.9								
	5	16.5	16.8	13.5	15.6	65	71	14.8	11.9								
	6	22.0	22.2	18.1	20.4	72	77	17.8	14.2								
	7	23.5	24.0	20.4	23.2	84	86	16.7	13.1								
	8	22.6	23.3	20.9	23.6	87	90	16.5	13.2								
	9	18.6	19.5	18.1	20.1	77	80	12.0	11.0								
	10	11.4	12.6	13.6	14.9	89	90	13.8	12.5								
	11	6.1	6.7	7.6	8.8	74	79	20.6	17.4								
	12	2.0	3.3	2.6	6.0	74	76	21.6	NA								
2017	1	–0.7	0.1	1.0	1.0	73	70	21.2	12.8								
	2	3.1	3.9	NA	NA	67	67	NA	NA								
	3	6.3	7.2	5.3	6.4	61	64	20.5	11.9								
	4	14.1	14.5	10.3	11.7	59	63	20.7	12.9								
	5	18.7	19.1	13.9	15.7	57	63	18.4	10.0								

NA, 当月数据有缺失。

NA, data missed; SWC, soil volumetric water content.

1.2 枝条样品采集及预处理

采样时间为2016年5月至2017年5月, 采样频率依据栓皮栎生长物候确定(Zhang *et al.*, 2019), 生长前期每15–30天采一次样(2–6月), 生长后期或非生长期每1–3月采一次样(7月–次年2月), 共计采样11次。由于道路原因, 2016年6月低海拔和2017年2月高海拔未取样。

在高低海拔样地中, 每次选取直立健康、非孤立、大小(年龄、树高、胸径)基本一致的栓皮栎优势木各3株(表2)。使用高枝剪, 剪取样树上部南向未遮阴、生长良好的一、二年生枝条, 采集量以粉碎后达到25–30 g为准。因枝条较细, 未去皮, 仅去除枝上叶片, 统一标号后立即放入冷藏箱中保存。当天带回实验室放入烘箱105 °C杀青2 h, 75 °C烘干至样品恒质量, 将烘干样品粉碎过40目筛。

1.3 非结构性碳水化合物测定

称取枝条样品粉末0.1 g (± 0.0001 g, 精确至万分位), 采用蒽酮浓硫酸法测定叶片中可溶性糖(SS)和淀粉(S)的吸光值(张应等, 2013)。根据葡萄糖标准曲线, 求算枝条中可溶性糖和淀粉的百分比含量(%), 二者之和即为枝条非结构性碳水化合物的百分比含量。单个采样日单株样树测定3个重复。

1.4 叶片物候观测

同期, 对高低海拔栓皮栎进行叶片物候观测。另选取健康生长的优势木3株, 做好标记进行周期性观测, 从2月下旬至5月下旬, 每周观测一次。以单木为研究对象, 每次用高枝剪摘取样树叶片3–5片, 用直尺测量叶片长度(cm), 并计算平均值作为该采样日的叶片长度(X_i , X 为采样日叶片长度, i 表示采样次数)。待完全展叶后, 用叶片总长度除以该采样日的叶片长度(X_i), 得到叶片生长百分比。将3株样树的叶片生长百分比取均值, 得到不同海拔叶片物候生长数据。在此基础上, 利用Gompertz模型拟合叶片生长曲线, 得到叶片物候主要阶段的具体日期,

主要阶段包括展叶初期(展叶>5%)、展叶中期(展叶>50%)和展叶末期(展叶>95%)(李芳东等, 2014)。

1.5 数据分析

采用单因素方差分析法, 比较枝条中NSC及其组分含量随时间变化的差异显著性; 采用配对样本 t 检验, 分析海拔对枝条NSC及其组分含量的影响(显著性水平 $\alpha = 0.05$)。采用Pearson相关, 分析环境因子与枝条NSC含量的相关性, 其中环境因子为采样间隔均值。统计分析借助SPSS 20.0完成, 图表制作采用Origin 9.0完成。

2 结果和分析

2.1 高海拔栓皮栎枝条NSC及其组分含量的时间动态变化

高海拔栓皮栎枝条NSC含量、可溶性糖/淀粉比值随时间变化差异不显著($p > 0.05$; 图1), NSC含量范围为4.88%–10.01%, 可溶性糖/淀粉比值均值为2.15。在3月上旬, 枝条NSC含量有上升趋势, 在生长季初期(3月中旬至4月底) NSC含量下降明显, 之后枝条NSC含量上升并基本稳定。枝条可溶性糖含量与NSC含量存在显著相关性($r = 0.764, p < 0.01$), 而淀粉含量与NSC含量不存在相关性($r = 0.574, p = 0.065$)。可溶性糖含量随时间变化存在极显著差异($p < 0.001$), 最大值出现在3月中旬(6.35%), 最小值出现在10月中旬(3.12%)。与可溶性糖不同, 枝条淀粉含量随时间变化差异不显著($p > 0.05$), 且极值出现时间亦不相同。除10月外, 高海拔栓皮栎枝条可溶性糖含量均高于淀粉含量(SS含量为4.47%, S含量为2.93%; 图1), 两者常呈相反的变化趋势。

2.2 低海拔栓皮栎枝条NSC及其组分含量的时间动态变化

与高海拔相似, 低海拔栓皮栎枝条NSC含量随时间变化差异不显著($p > 0.05$; 图2), 但可溶性糖/淀粉比值随时间变化差异极显著($p < 0.01$), 其均值

表2 秦岭东段栓皮栎林样地基本情况
Table 2 Physical (altitude, slope and aspect) and forest (canopy closure, average tree age, average tree height and average DBH) measures of sample plots in *Quercus variabilis* forest in the east Qinling Mountain range

样地 Plot	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope (°)	坡向 Aspect	林分郁闭度 Canopy density	平均树龄 Average tree age (a)	平均树高 Average tree height (m)	平均胸径 Average diameter at breast height (cm)
低海拔 Lower altitude	650	25	阳坡 South-facing slope	0.9	26	16	16
高海拔 Upper altitude	970	28	阳坡 South-facing slope	0.8	30	15	16

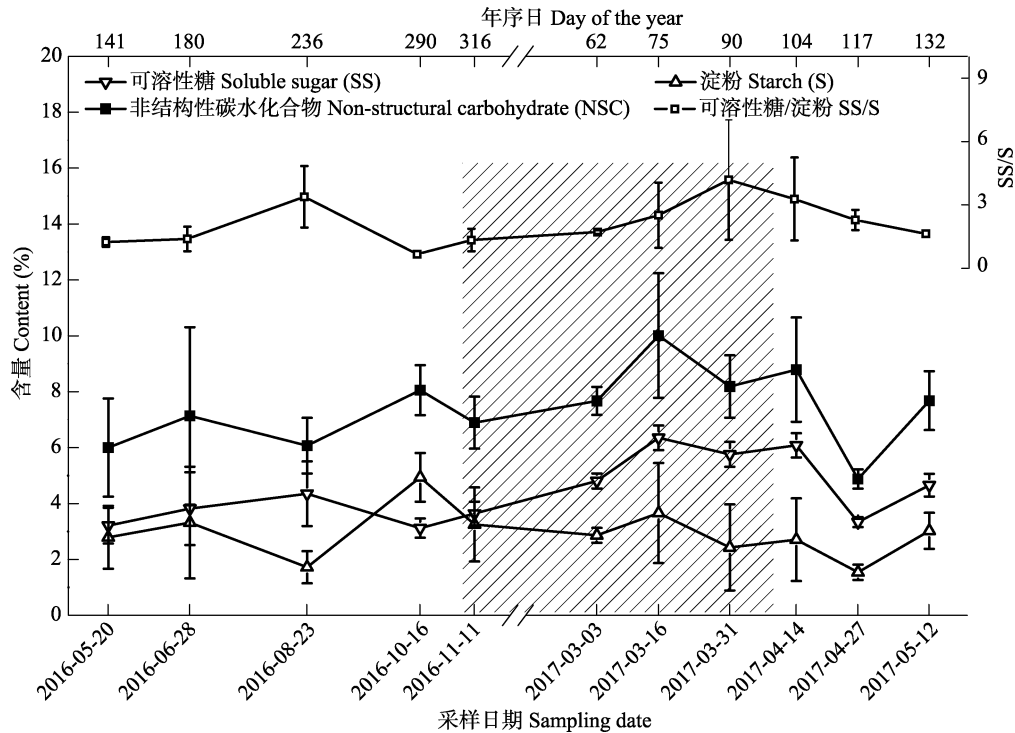


图1 秦岭东段高海拔栓皮栎枝条非结构性碳水化合物(NSC)及其组分含量的时间动态变化(平均值 \pm 标准偏差)。图中阴影代表栓皮栎非生长季(基于叶片物候)。

Fig. 1 Chronological changes of non-structural carbohydrate (NSC) and its components in the branches of *Quercus variabilis* at upper altitude in east Qinling Mountain (mean \pm SD). Shaded area represent the non-growing season of *Q. variabilis* based on leaf phenology.

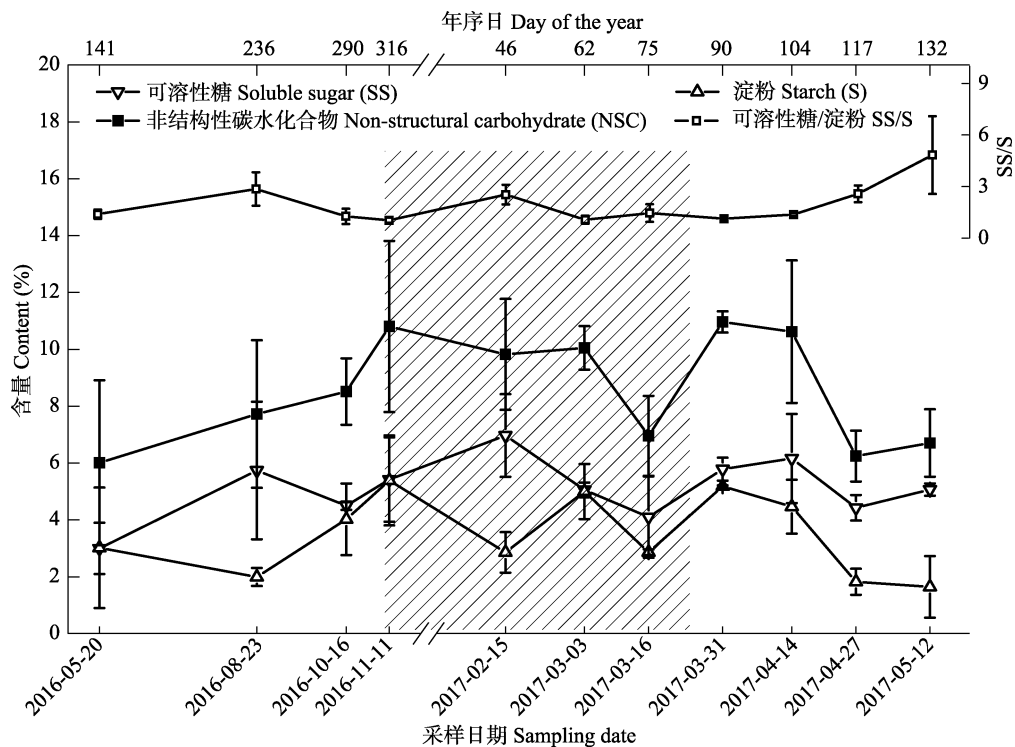


图2 秦岭东段低海拔栓皮栎枝条非结构性碳水化合物(NSC)及其组分含量的时间动态变化(平均值 \pm 标准偏差)。图中阴影代表栓皮栎非生长季(基于叶片物候)。

Fig. 2 Chronological changes of non-structural carbohydrate (NSC) and its components in the branches of *Quercus variabilis* at lower altitude in east Qinling Mountain (mean \pm SD). Shaded area represent the non-growing season of *Q. variabilis* based on leaf phenology.

为1.96。NSC含量范围为6.00%–10.96%，最大值出现在3月下旬(10.96%)，最小值出现在5月中旬(6.00%)。枝条可溶性糖和淀粉含量与NSC含量均存在显著相关性($r = 0.709$, $p < 0.05$; $r = 0.835$, $p < 0.001$)。枝条可溶性糖含量随时间变化差异不显著($p > 0.05$)。但枝条淀粉含量随时间变化存在显著性差异($p < 0.05$)，最大值出现在3月下旬(5.31%)，最小值出现在5月中旬(1.63%)。与高海拔一致，低海拔栓皮栎枝条可溶性糖含量同样高于淀粉含量(SS含量为5.10%，S含量为3.47%；图2)，且两者存在相反的变化趋势。

2.3 不同海拔栓皮栎枝条NSC及其组分含量对比分析

栓皮栎枝条NSC及其组分含量在高低海拔均不存在显著性差异($p > 0.05$)。总体来看，高海拔NSC含量小于低海拔($U_{\text{mean}} = 7.40\%$, $L_{\text{mean}} = 8.58\%$)，仅3

月中旬和5月中旬高海拔高于低海拔。可溶性糖和淀粉含量均呈现高海拔低于低海拔的趋势，与NSC含量基本一致。

2.4 栓皮栎枝条NSC含量与环境因子的相关性

整体而言，高海拔枝条NSC及其组分含量与环境因子相关性不显著($p > 0.05$ ；表3)，仅可溶性糖含量、可溶性糖/淀粉比值与土壤含水量显著正相关($p < 0.05$)。与之不同，低海拔枝条NSC含量的3个指标(除可溶性糖含量外)与饱和水汽压差均显著相关，其中淀粉和NSC含量与饱和水汽压差极显著正相关($p < 0.01$)，可溶性糖/淀粉比值与饱和水汽压差显著负相关($p < 0.05$)。此外，低海拔枝条淀粉和NSC含量与相对湿度、可溶性糖/淀粉比值与降水量亦呈显著正相关关系($p < 0.05$)。在高低海拔，温度(空气、土壤)与栓皮栎枝条NSC及其组分含量基本均呈负相关关系，但未达到显著水平($p > 0.05$)。

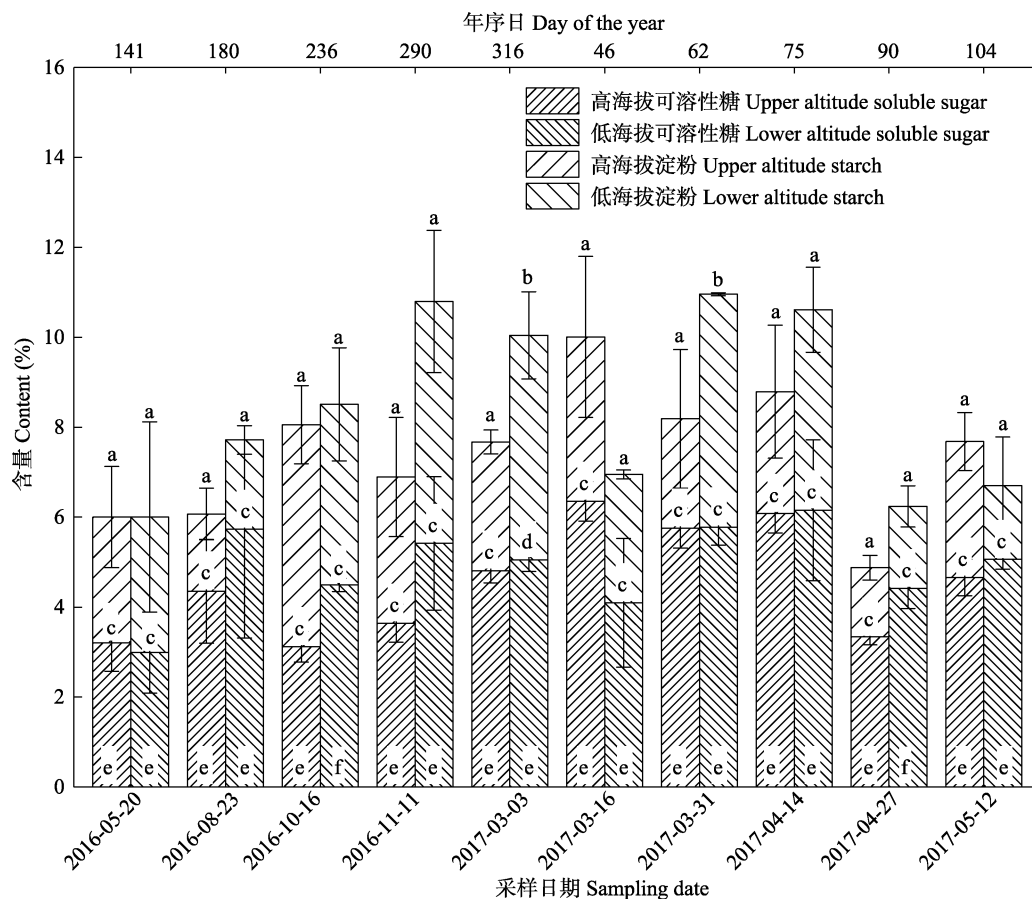


图3 秦岭东段不同海拔栓皮栎枝条非结构性碳水化合物(NSC)及其组分含量对比分析(平均值±标准偏差)。不同小写字母表示同一采样日不同海拔间NSC及其组分差异显著($p < 0.05$, Paired-sample t test)，其中NSC用字母ab表示，淀粉用字母cd表示，可溶性糖用字母ef表示。

Fig. 3 A comparison of non-structural carbohydrate (NSC) and its components in branches of *Quercus variabilis* at different altitudes in east Qinling Mountain (mean \pm SD). Different lowercase letters indicate significant differences between two altitudes based on Paired-sample t test ($p < 0.05$). Letters a and b refer to NSC, letters c and d refer to starch, and letters e and f refer to soluble sugars.

表3 秦岭东段不同海拔环境因子与栓皮栎枝条非结构性碳水化合物(NSC)含量相关性分析
Table 3 Pearson correlation between measured environmental variables and branch NSC contents of *Quercus variabilis* at upper and lower altitudes in east Qinling Mountain

样地 Plot	成分 Compound	空气温度 T_a (°C)	土壤温度 T_s (°C)	相对湿度 RH (%)	土壤体积含水量 SWC (%)	降水量 P (mm)	饱和水汽压差 VPD (kPa)
高海拔 Upper altitude	SS	-0.578	-0.589	-0.164	0.717*	-0.190	-0.278
	S	-0.190	0.008	0.121	-0.537	0.049	-0.185
	NSC	-0.590	-0.472	-0.055	0.235	-0.123	-0.349
	SS/S	-0.178	-0.194	0.121	0.644*	-0.261	-0.297
低海拔 Lower altitude	SS	-0.591	-0.453	0.378	0.315	-0.051	-0.552
	S	-0.343	-0.250	0.722*	0.302	-0.470	-0.788**
	NSC	-0.564	-0.423	0.703*	0.382	-0.349	-0.845**
	SS/S	0.296	0.174	-0.546	-0.246	0.821**	0.702**

NSC, 非结构性碳水化合物; S, 淀粉; SS, 可溶性糖。*和**代表置信度(双侧)为0.05和0.01时, 相关性显著, 并用加粗字体显示。
 T_a , air temperature; T_s , soil temperature; RH , relative humidity; SWC , soil volumetric water content; P , precipitation; VPD , vapor pressure deficit. NSC, non-structural carbohydrate; S, starch; SS, soluble sugar. Significant correlation ($p < 0.05$) is marked bold, * and ** correspond to significance levels at 0.05 and 0.01 ($n = 10$), respectively.

2.5 栓皮栎叶片物候变化及同期枝条NSC含量变化
4月初, 高海拔栓皮栎叶芽开始膨大, 而低海拔发生这一变化的时间在3月底。基于叶片物候实测数据, 利用Gompertz方程拟合得到(图4; 表4), 高海拔栓皮栎在4月中旬开始展叶, 4月下旬进入展叶中期, 5月上旬至中旬完全展叶。与之相比, 低海拔叶片物候比高海拔平均早3天左右。
在展叶前(3月中旬), 高海拔栓皮栎枝条NSC含

量开始上升; 随着萌芽展叶(3月底至4月中旬), 枝条NSC含量开始下降; 到展叶基本完成后(5月上中旬), 枝条NSC含量上升。低海拔枝条NSC变化趋势与高海拔基本一致, 随叶片生长, 枝条NSC含量呈现先下降后上升的趋势, 但低海拔的下降出现时间早于高海拔, 发生在3月中旬。

3 讨论

3.1 栓皮栎枝条NSC及其组分随时间的变化

植物枝条作为碳供应器官(叶片)和碳需求器官(茎干)的连接体(王彪等, 2015), 起着运输营养物质, 调配植物各器官能量的作用(邓云鹏, 2016)。枝条中贮存的NSC被认为是植物应对碳供应中断时的主要能量供给源(Savage *et al.*, 2015)。通常认为, 由于枝条主要负责能量传输, 因此枝条NSC含量变幅相对较小(Keel & Schädel, 2010)。我们的研究结果亦支持这种观点, 栓皮栎枝条NSC含量随时间变化不存在显著差异($p < 0.05$; 图1, 图2)。枝条NSC含量全年相对稳定, 在5%–11%之间, 季节波动较小。王逸然等(2016)研究也发现, 内蒙古白音敖包沙地云杉(*Picea mongolica*)在生长季中枝条NSC含量在5%–8%之间波动, 随时间变化不存在显著差异。Hoch等(2003)在对欧洲温带10种常见树种的枝条NSC含量季节变化研究中也发现, *Quercus petraea*枝条NSC含量季节变化不明显, 在16%–20%之间, 而*Fagus sylvatica*的枝条NSC含量在整个生长季都非常充足, 即使在结实期NSC含量也稳定在较高水平。因此, 植物很可能倾向于维持枝条NSC的稳定

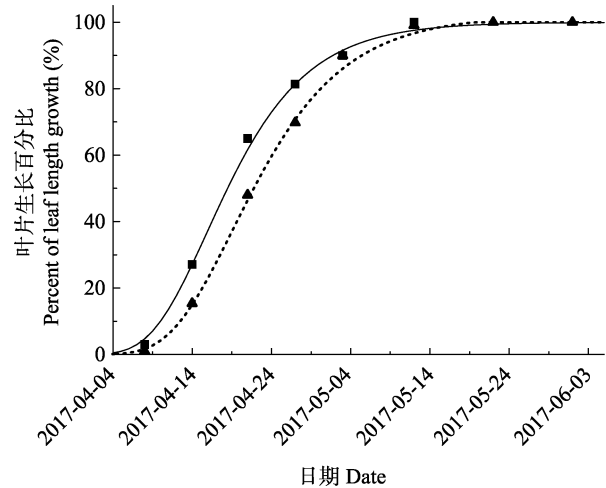


图4 秦岭东段高低海拔栓皮栎叶片物候实测值及Gompertz方程拟合曲线。▲, 高海拔叶片物候实测值; ■, 低海拔叶片物候实测值; ---, 高海拔叶片物候拟合线($R^2 > 0.99$); —, 低海拔叶片物候拟合线($R^2 > 0.99$)。
Fig. 4 A comparison between measured and modeling values extracted from Gompertz fitting curve of leaf phenology of uppnr and lower altitude *Quercus variabilis* in east Qinling Mountain. ▲, measured value of leaf phenology at upper altitude; ■, measured value of leaf phenology at lower altitude; ---, gompertz fitting curve of leaf phenology of upper altitude; —, gompertz fitting curve of leaf phenology of lower altitude.

表4 秦岭东段栓皮栎叶片物候主要阶段日期(拟合值)

Table 4 The dates of main leaf phenology phase of *Quercus variabilis* based on Gompertz fitting values in east Qinling Mountain

样地 Plot	展叶初期 Onset leaf expansion	展叶中期 Mid-stage leaf expansion	展叶末期 Leaf expansion completed
高海拔 Upper altitude	04-12	04-22	05-10
低海拔 Lower altitude	04-09	04-19	05-07

状态, 一则较稳定的枝条NSC积累可能便于维持渗透压, 二则能更有效地应对环境胁迫及遇极端环境后叶片的重新萌发(Verdaguer & Ojeda, 2002)。枝条的NSC积累可能并不是在满足其他碳消耗后的被动储存(Sala *et al.*, 2012), 而是提高植物生存安全的主动储存。

3.2 栓皮栎枝条可溶性糖和淀粉的动态互相转化

虽然栓皮栎枝条NSC总量随季节波动不大, 但在一定生境条件下, 枝条可溶性糖含量(高海拔)或淀粉含量(低海拔)均存在明显的季节波动($p < 0.05$; 图1, 图2)。这主要是因为NSC由可溶性糖和淀粉组成, 两者之间常可以相互转化。可溶性糖和淀粉之间的持续动态转化过程, 使得栓皮栎枝条NSC在总量上变化不显著, 但NSC组分及可溶性糖/淀粉比值(低海拔; 图2)随时间变化差异显著(Richardson *et al.*, 2013)。

可溶性糖和淀粉的转化过程受环境条件(Li *et al.*, 2008)、树木生长阶段、树种等多因素共同影响(Hoch & Körner, 2012)。通常认为, 可溶性糖是植物的渗透调节物质和直接供能物质, 而淀粉是植物的主要长期储能物质(李娜妮等, 2015)。为了更有效地利用NSC, 植物在生长阶段, 枝条NSC一般以可溶性糖形式为主; 到休眠阶段, 淀粉占NSC的比例升高, 枝条中NSC以淀粉形式为主(张海燕等, 2013)。本研究结果也证实, 栓皮栎枝条可溶性糖和淀粉的动态转化过程与树木生长阶段有关, 栓皮栎枝条可溶性糖含量占NSC比例(SS/NSC)的高值出现在生长期(4–8月, 70%左右), 低值出现在生长季末(10–11月, 40%左右)。值得注意的是, 在生长季末和休眠期, 树体可溶性糖和淀粉的动态转化过程仍然存在, 为休眠做能量储备, 10月栓皮栎枝条淀粉含量急剧上升(图1, 图2; SS/NSC: 40%左右); 进入休眠期(11月至次年2月), 枝条淀粉被消耗, 其比例急剧下降(SS/NSC: 60%–70%); 次年3月树体萌动时, 淀粉比例开始增加(SS/NSC: 50%), 为叶片生长供能。我们的研究与Ericsson和Anders (1984)的研究结论一致, 他们指出淀粉积累表现出明显的季节变化, 温带树

木枝条淀粉在生长季后期开始积累, 休眠期淀粉转化为可溶性糖以抵御不良环境, 休眠期结束后(冬末)又重新合成淀粉。这一发现亦证明, 即使在树木休眠期, NSC的连续采样研究亦十分必要, 这将有助于充分捕捉树木NSC的季节动态变化, 掌握树木越冬策略和次年生长变化。

在本研究区域, 无论高低海拔, 栓皮栎枝条可溶性糖含量均高于淀粉含量(61% vs 39%), 即栓皮栎枝条NSC组成以可溶性糖为主, 这可能是暖温带–北亚热带气候区域栓皮栎树体的碳存储特征之一。邓云鹏(2016)对不同纬度栓皮栎叶片NSC含量的空间变化研究也发现, 无论成年树或幼龄树, 栓皮栎叶片更倾向于以可溶性糖形式存储NSC。这与周永斌等(2009)发现海拔1 700 m岳桦(*Betula ermanii*)枝条NSC以淀粉为主不同。究其原因, 虽然栓皮栎和岳桦同为落叶阔叶树种, 但两者的生境差异较大。地处长白山地区的岳桦由于生境温度低, 年均气温在–2.3 °C左右, 需要储存更多的淀粉来应对低温胁迫。而地处暖温带的栓皮栎, 年均气温在15–16 °C, 以可溶性糖形式而非长期储能物质淀粉形式存储NSC, 可能更有利于树体有效、快速地利用碳水化合物(Kontunen-Soppela *et al.*, 2002)。

3.3 高低海拔生境对栓皮栎枝条中NSC及其组分含量的影响

本研究显示, 总体而言, 栓皮栎枝条NSC及其组分含量在高低海拔均不存在显著性差异($p > 0.05$)。这可能是因为两海拔生境条件的差异性尚不足以引起枝条NSC总量及其组分的不同。王彪等(2015)在芦芽山沿林线(2 740 m)、中海拔(2 400 m)和低海拔(2 040 m) 3个海拔水平测定了白桦(*Picea meyeri*)各组织NSC及其组分含量, 结果显示除林线白桦NSC含量显著高于中低海拔外, 中低海拔间并无显著差异($p > 0.05$)。但也有研究显示, 长白山岳桦在海拔1 700–2 050 m, 枝条NSC含量存在海拔差异($p < 0.05$), 呈现出先升高后降低的趋势(周永斌等, 2009)。由此可见, 海拔对枝条NSC及其组分的影响, 需综合考虑区域、树种、海拔梯度差等多因

素。此外, 有研究表明, 与枝条和叶片相比, 茎干和根部NSC含量随海拔变化的差异更大(Shi *et al.*, 2006; Zhu *et al.*, 2012)。

虽然枝条NSC含量在高低海拔差异不显著, 但影响NSC含量的主导环境因子在不同海拔间并不相同(表3)。土壤含水量、饱和水汽压差分别是高低海拔影响栓皮栎枝条NSC含量的主导环境因子。与高海拔枝条NSC含量主要受土壤含水量(高海拔枝条可溶性糖含量与土壤含水量相关性, $r_{\text{SWC_USS}} = 0.717$, $p < 0.05$; 表3)影响不同, 低海拔枝条受水热条件综合影响更明显。除相对湿度与NSC含量显著正相关外(低海拔枝条淀粉含量、NSC含量与相对湿度的相关性, $r_{\text{RH_LS}} = 0.722$, $r_{\text{RH_LNSC}} = 0.703$, $p < 0.05$), 饱和水汽压差与NSC含量极显著负相关(低海拔枝条淀粉、NSC含量与饱和水汽压差的相关性, $r_{\text{VPD_LS}} = -0.788$, $r_{\text{VPD_LNSC}} = -0.845$, $p < 0.01$)、与抗逆胁迫指标可溶性糖/淀粉比值显著正相关(低海拔枝条可溶性糖/淀粉比值与饱和水汽压差的相关性, $r_{\text{VPD_LSS/S}} = 0.702$, $p < 0.01$)。这说明在低海拔, 水热平衡对栓皮栎非常重要, 高温引起的水分胁迫很可能通过抑制光合作用, 使植物NSC含量降低(Zrenner & Stitt, 1991; Voelker *et al.*, 2014)。Piper (2011)通过对比研究发现, 与耐旱植物*Nothofagus dombeyi*相比, 对于旱敏感的*Nothofagus nitida*的NSC含量随干旱胁迫加剧而下降。因此我们推测, 与高海拔相比, 低海拔栓皮栎对于干旱变化更为敏感, 同时在全球变暖背景下, 高海拔生境将更适宜栓皮栎生长。

3.4 叶片物候对栓皮栎枝条中NSC及其组分含量的影响

高低海拔枝条NSC含量在萌芽前后存在显著差异, 不同海拔叶片物候的时间差可能是造成这一现象的重要原因。通常认为, 枝条与芽的距离最近, 因此枝条很可能是春季芽萌发和叶生长所需的重要碳源(Palacio *et al.*, 2018)。有研究表明, 欧洲温带落叶树种如长青冈属(*Fagus*)在萌芽前枝条NSC含量会大幅度下降(Schädel *et al.*, 2009; Klein *et al.*, 2016), 为萌芽展叶提供能量。本研究也发现, 栓皮栎高海拔枝条NSC含量分别在3月下旬(高海拔)和3月中旬(低海拔)明显降低。这一变化及其在高低海拔出现的时间差, 与叶片在高海拔4月初和低海拔3月底的

展叶物候时间差是一致的(表4)。这也解释了为何高低海拔枝条NSC含量的显著性差异仅出现在3月初和3月末(图3), 及高海拔枝条NSC含量仅在3月中旬高于低海拔。值得注意的是, Kitin和Funada (2016)研究指出, 环孔材栎类因其木质部形成层的启动时间早于萌芽, 因此木质部生长更依赖于树体(枝条、根部、茎干)存储的NSC。同为环孔材的栓皮栎, 其枝条NSC含量在萌芽前的下降, 是否也与木质部形成的生长启动有关, 亦或受萌芽和木质部生长的综合影响, 仍有待更进一步地全面研究。

致谢 感谢河南科技大学博士科研基金(4026-13480057)资助。

参考文献

- Augusto L, Davies TJ, Delzon S, De Schrijver A (2014). The enigma of the rise of angiosperms: Can we untie the knot? *Ecology Letters*, 17, 1326–1338.
- Brüggemann N, Gessler A, Kayler Z, Keel SG, Badeck F, Barthel M, Boeckx P, Buchmann N, Brugnoli E, Esper-schütz J, Gavrichkova O, Ghashghaie J, Gomez-Casanovas N, Keitel C, Knohl A, Kuptz D, Palacio S, Salmon Y, Uchida Y, Bahn M (2011). Carbon allocation and carbon isotope fluxes in the plant-soil-atmosphere continuum: A review. *Biogeosciences*, 8, 3457–3489.
- Cao XX, Ding SY, Li HM (2003). A study on vegetation in the state-owned tree farm of Quanbao Mountain in Luoning County, Henan Province. *Henan Science*, 21, 183–186. [曹新向, 丁圣彦, 李昊民 (2003). 河南省洛宁县全宝山国有林场植被的调查分析. 河南科学, 21, 183–186.]
- Carbone MS, Trumbore SE (2007). Contribution of new photosynthetic assimilates to respiration by perennial grasses and shrubs: Residence times and allocation patterns. *New Phytologist*, 176, 124–135.
- Chapin FS, Schulze E, Mooney HA (1990). The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 423–447.
- Chen ZC, Wang L, Dai YX, Wan XC, Liu SR (2017). Phenology-dependent variation in the non-structural carbohydrates of broadleaf evergreen species plays an important role in determining tolerance to defoliation (or herbivory). *Scientific Reports*, 7, 10125. DOI: 10.1038/s41598-017-09757-2.
- Deng YP (2016). *Nonstructural Carbohydrates and Nutrient Element Concentrations of Quercus variabilis of Different Latitude*. Master degree dissertation, Chinese Academy of Forestry Sciences, Beijing. [邓云鹏 (2016). 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. 硕士学位论文, 中国林业科学研究院, 北京.]
- Dietze MC, Sala A, Carbone MS, Czimczik CI, Mantooth JA,

- Richardson AD, Vargas R (2014). Nonstructural carbon in woody plants. *Annual Review of Plant Biology*, 65, 667–687.
- Ericsson A (1984). Effects of low temperature and light treatment, following winter cold storage, on starch accumulation in Scots pine seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 14, 114–118.
- Fajardo A, Piper FI, Pfund L, Körner C, Hoch G (2012). Variation of mobile carbon reserves in trees at the alpine treeline ecotone is under environmental control. *New Phytologist*, 195, 794–802.
- Hoch G (2008). The carbon supply of *Picea abies* trees at a Swiss montane permafrost site. *Plant Ecology & Diversity*, 1, 13–20.
- Hoch G, Körner C (2012). Global patterns of mobile carbon stores in trees at the high-elevation tree line. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 861–871.
- Hoch G, Richter A, Körner C (2003). Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 26, 1067–1081.
- Keel SG, Schädel C (2010). Expanding leaves of mature deciduous forest trees rapidly become autotrophic. *Tree Physiology*, 30, 1253–1259.
- Kitin P, Funada R (2016). Earlywood vessels in ring-porous trees become functional for water transport after bud burst and before the maturation of the current-year leaves. *IAWA Journal*, 37, 315–331.
- Klein T, Hoch G, Yakir D, Körner C (2014). Drought stress, growth and nonstructural carbohydrate dynamics of pine trees in a semi-arid forest. *Tree Physiology*, 34, 981–992.
- Klein T, Vitasse Y, Hoch G (2016). Coordination between growth, phenology and carbon storage in three coexisting deciduous tree species in a temperate forest. *Tree Physiology*, 36, 847–855.
- Kontunen-Soppela S, Lankila J, Lähdesmäki P, Laine K (2002). Response of protein and carbohydrate metabolism of Scots pine seedlings to low temperature. *Journal of Plant Physiology*, 159, 175–180.
- Kozlowski SW, Hattrup K (1992). A disagreement about within-group agreement: Disentangling issues of consistency versus consensus. *Journal of Applied Psychology*, 77, 161–167.
- Li FD, Lv DG, Qin SJ, Du GD, Ma HY, Liu GC (2014). Effects of grass coverage management on photosynthetic characteristics of apple leaves during leaf expanding. *Pratacutural Science*, 31, 462–467. [李芳东, 吕德国, 秦嗣军, 杜国栋, 马怀宇, 刘国成 (2014). 生草覆盖对苹果展叶过程中光合特性的影响. 草业科学, 31, 462–467.]
- Li MH, Hoch G, Körner C (2001). Spatial variability of mobile carbohydrates within *Pinus cembra* trees at the alpine treeline. *Phyton-Annales Rei Botanicae*, 41, 203–213.
- Li MH, Xiao WF, Wang SG, Cheng GW, Cherubini P, Cai XH, Liu XL, Wang XD, Zhu WZ (2008). Mobile carbohydrates in Himalayan treeline trees I. Evidence for carbon gain limitation but not for growth limitation. *Tree Physiology*, 28, 1287–1296.
- Li NN, He NP, Yu GR (2015). Non-structural carbohydrates in leaves of tree species from four typical forests in China. *Journal of Northwest Plants*, 35, 1846–1854. [李娜妮, 何念鹏, 于贵瑞 (2015). 中国4种典型森林中常见乔木叶片的非结构性碳水化合物研究. 西北植物学报, 35, 1846–1854.]
- Martínez-Vilalta J, Sala A, Asensio D, Galiano L, Hoch G, Palacio S, Piper FI, Lloret F (2016). Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: A global synthesis. *Ecological Monographs*, 86, 495–516.
- Millard P, Grelet GA (2010). Nitrogen storage and remobilization by trees: Ecophysiological relevance in a changing world. *Tree Physiology*, 30, 1083–1095.
- Palacio S, Camarero JJ, Maestro M, Alla AQ, Lahoz E, Montserrat-Martí G (2018). Are storage and tree growth related? Seasonal nutrient and carbohydrate dynamics in evergreen and deciduous Mediterranean oaks. *Trees*, 32, 777–790.
- Palacio S, Maestro M, Montserrat-Martí G (2014). Differential nitrogen cycling in semiarid sub-shrubs with contrasting leaf habit. *PLOS ONE*, 9, e93184. DOI: 10.1371/journal.pone.0093184.
- Palacio S, Milla R, Albuixech J, Pérez-Rontomé C, Camarero JJ, Maestro M, Montserrat-Martí G (2008). Seasonal variability of dry matter content and its relationship with shoot growth and nonstructural carbohydrates. *New Phytologist*, 180, 133–142.
- Pérez-de-Lis G, García-González I, Rozas V, Olano JM (2016). Feedbacks between earlywood anatomy and non-structural carbohydrates affect spring phenology and wood production in ring-porous oaks. *Biogeosciences*, 13, 5499–5510.
- Piper FI (2011). Drought induces opposite changes in the concentration of non-structural carbohydrates of two evergreen *Nothofagus* species of differential drought resistance. *Annals of Forest Science*, 68, 415–424.
- Richardson AD, Carbone MS, Keenan TF, Czimczik CI, Hollinger DY, Murakami P, Schaberg PG, Xu XM (2013). Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytologist*, 197, 850–861.
- Sala A, Woodruff DR, Meinzer FC (2012). Carbon dynamics in trees: Feast or famine? *Tree Physiology*, 32, 766–775.
- Savage JA, Clearwater MJ, Haines DF, Klein T, Mencuccini M, Sevanto S, Turgeon R, Zhang C (2015). Allocation, stress tolerance and carbon transport in plants: How does phloem physiology affect plant ecology? *Plant, Cell & Environment*, 39, 709–725.
- Schädel C, Blochl A, Richter A, Hoch G (2009). Short-term dynamics of nonstructural carbohydrates and hemicelluloses in

- young branches of temperate forest trees during bud break. *Tree Physiology*, 29, 901–911.
- Shi P, Körner C, Hoch G (2006). End of season carbon supply status of woody species near the treeline in western China. *Basic and Applied Ecology*, 7, 370–377.
- Verdaguer D, Ojeda F (2002). Root starch storage and allocation patterns in seeder and resprouter seedlings of two Cape Erica (*Ericaceae*) species. *American Journal of Botany*, 89, 1189–1196.
- Voelker SL, Meinzer FC, Lachenbruch B, Brooks JR, Guyette RP (2014). Drivers of radial growth and carbon isotope discrimination of bur oak (*Quercus macrocarpa* Michx) across continental gradients in precipitation, vapour pressure deficit and irradiance. *Plant, Cell & Environment*, 37, 766–779.
- Wang B, Jiang Y, Wang MC, Dong MY, Zhang YP (2015). Variations of non-structural carbohydrate concentration of *Picea meyeri* at different elevations of Luya Mountain, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 746–752. [王彪, 江源, 王明昌, 董满宇, 章异平 (2015). 芦芽山不同海拔白杆非结构性碳水化合物含量动态. 植物生态学报, 39, 746–752.]
- Wang YR, Zheng CY, Zeng FX (2016). Seasonal dynamic changes of non-structural carbohydrate in tissues of *Picea mongolica* in Baiyinaobao. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 52, 967–976. [王逸然, 郑成洋, 曾发旭 (2016). 内蒙古白音敖包沙地云杉生长季非结构性碳水化合物含量动态. 北京大学学报(自然科学版), 52, 967–976.]
- Wong BL, Baggett KL, Rye AH (2003). Seasonal patterns of reserve and soluble carbohydrates in mature sugar maple (*Acer saccharum*). *Canadian Journal of Botany*, 81, 780–788.
- Würth MKR, Peláez-Riedl S, Wright SJ, Körner C (2005). Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia*, 143, 11–24.
- Zhang HY (2013). *Spatiotemporal Variability in Non-structural Carbohydrates of Stem and Branch of Twelve Tree Species in Chinese Temperate Forest*. PhD dissertation, Northeast Forestry University, Haerbin. [张海燕 (2013). 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. 博士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]
- Zhang HY, Wang CK, Wang XC (2013). Comparison of concentrations of non-structural carbohydrates between new twigs and old branches for 12 temperate species. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 5675–5685. [张海燕, 王传宽, 王兴昌 (2013). 温带12个树种新老树枝非结构性碳水化合物浓度比较. 生态学报, 33, 5675–5685.]
- Zhang Y, Li LY, Shu S, Cui GL (2013). Determination of soluble sugar and starch content in *Pueraria lobata* from different producing areas, varieties and harvest periods. *Journal of Chinese Medicinal Materials*, 36, 1751–1754. [张应, 李隆云, 舒抒, 崔广林 (2013). 不同产地、品种及采收期粉葛可溶性糖和淀粉的含量测定. 中药材, 36, 1751–1754.]
- Zhang YP, Xu JL, Su W, Zhao XP, Xu XL (2019). Spring precipitation effects on formation of first row of earlywood vessels in *Quercus variabilis* at Qinling Mountain (China). *Trees*, 33, 457–468.
- Zhou YB, Wu DD, Yu DP, Sui CY (2009). Variations of non-structural carbohydrate content in *Betula ermanii* at different elevations of Changbai Mountain, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 118–124. [周永斌, 吴栋栋, 于大炮, 隋琛莹 (2009). 长白山不同海拔岳桦非结构碳水化合物含量的变化. 植物生态学报, 33, 118–124.]
- Zhu WZ, Cao M, Wang SG, Xiao WF, Li MH (2012). Seasonal dynamics of mobile carbon supply in *Quercus aquifolioides* at the upper elevational limit. *PLOS ONE*, 7, e34213. DOI: 10.1371/journal.pone.0034213.
- Zrenner R, Stitt M (1991). Comparison of the effect of rapidly and gradually developing water-stress on carbohydrate metabolism in spinach leaves. *Plant, Cell & Environment*, 14, 939–946.

责任编辑: 岳 明 责任编辑: 李 敏 实习编辑: 赵 航