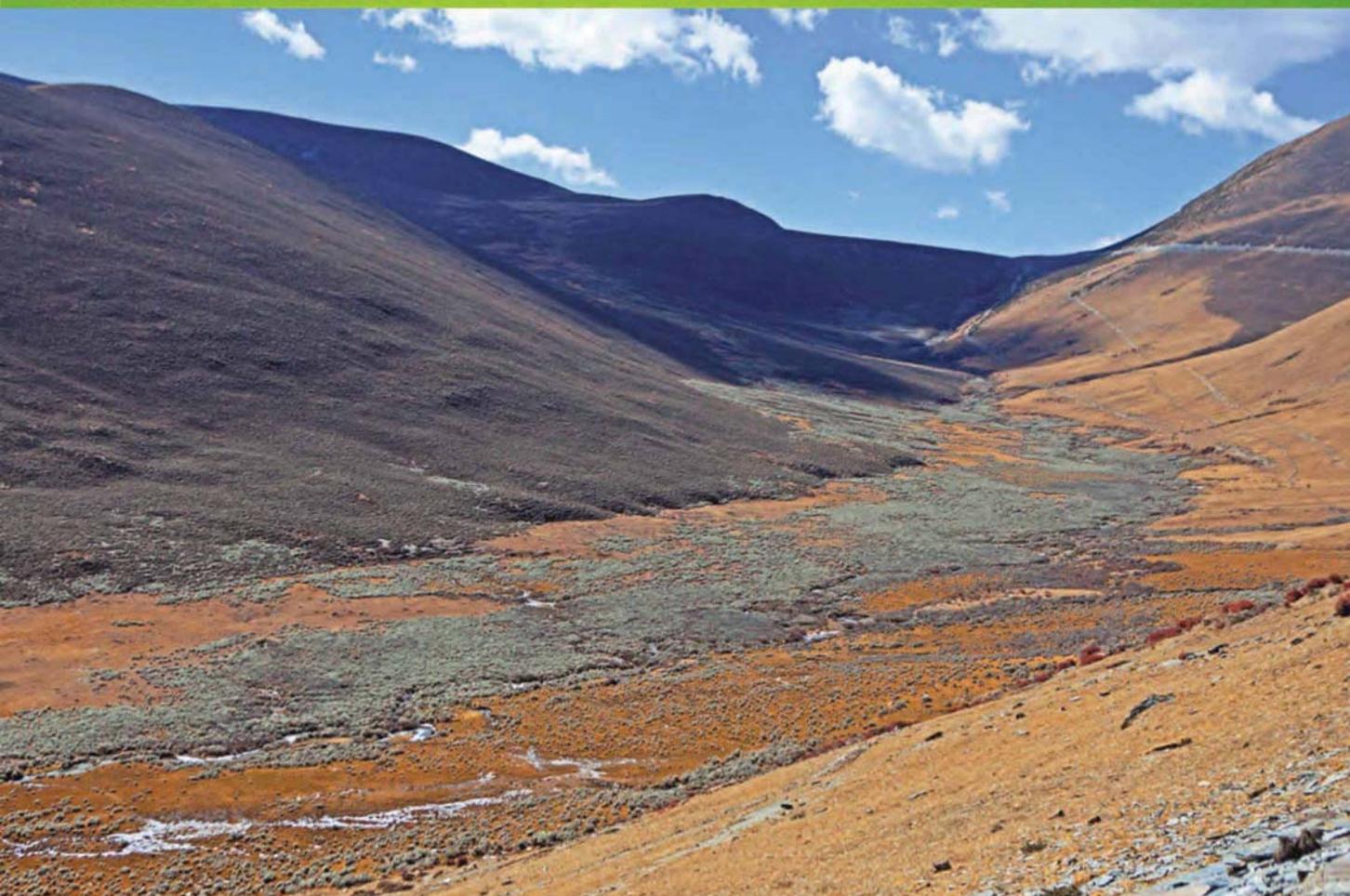


ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica

中国生态学会 2013 年学术年会专辑



第 33 卷 第 18 期 Vol.33 No.18 **2013**

中国生态学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 33 卷 第 18 期 2013 年 9 月 (半月刊)

目 次

中国生态学会 2013 年学术年会专辑 卷首语

美国农业生态学发展综述	黄国勤, Patrick E. McCullough (5449)
水足迹研究进展	马 晶, 彭 建 (5458)
江西省主要作物(稻、棉、油)生态经济系统综合分析评价	孙卫民, 欧一智, 黄国勤 (5467)
植物干旱胁迫下水分代谢、碳饥饿与死亡机理	董 蕾, 李吉跃 (5477)
生态化学计量学特征及其应用研究进展	曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 等 (5484)
三峡库区紫色土植被恢复过程的土壤团粒组成及分形特征	王轶浩, 耿养会, 黄仲华 (5493)
城市不同地表覆盖类型对土壤呼吸的影响	付芝红, 呼延佼奇, 李 锋, 等 (5500)
华南地区 3 种具有不同入侵性的近缘植物对低温胁迫的敏感性	王宇涛, 李春妹, 李韶山 (5509)
沙丘稀有种准噶尔无叶豆花部综合特征与传粉适应性	施 翔, 刘会良, 张道远, 等 (5516)
水浮莲对水稻竞争效应、产量与土壤养分的影响	申时才, 徐高峰, 张付斗, 等 (5523)
珍稀药用植物白及光合与蒸腾生理生态及抗旱特性	吴明开, 刘 海, 沈志君, 等 (5531)
不同温度及二氧化碳浓度下培养的龙须菜光合生理特性对阳光紫外辐射的响应	杨雨玲, 李 伟, 陈伟洲, 等 (5538)
土壤氧气可获得性对双季稻田温室气体排放通量的影响	秦晓波, 李玉娥, 万运帆, 等 (5546)
免耕稻田氮肥运筹对土壤 NH ₃ 挥发及氮肥利用率的影响	马玉华, 刘 兵, 张枝盛, 等 (5556)
香梨两种树形净光合速率特征及影响因素	孙桂丽, 徐 敏, 李 疆, 等 (5565)
沙埋对沙米幼苗生长、存活及光合蒸腾特性的影响	赵哈林, 曲 浩, 周瑞莲, 等 (5574)
半干旱区旱地春小麦全膜覆土穴播对土壤水热效应及产量的影响	王红丽, 宋尚有, 张绪成, 等 (5580)
基于 Le Bissonnais 法的石漠化区桑树地埂土壤团聚体稳定性研究	汪三树, 黄先智, 史东梅, 等 (5589)
不同施肥对雷竹林径流及渗漏水中氮形态流失的影响	陈裴裴, 吴家森, 郑小龙, 等 (5599)
黄土丘陵区不同植被土壤氮素转化微生物生理群特征及差异	邢肖毅, 黄懿梅, 安韶山, 等 (5608)
黄土丘陵区植被类型对土壤微生物量碳氮磷的影响	赵 彤, 闫 浩, 蒋跃利, 等 (5615)
林地覆盖对雷竹林土壤微生物特征及其与土壤养分制约性关系的影响	郭子武, 俞文仙, 陈双林, 等 (5623)
降雨对草地土壤呼吸季节变异性的影响	王 旭, 闫玉春, 闫瑞瑞, 等 (5631)
基于土芯法的亚热带常绿阔叶林细根空间变异与取样数量估计	黄超超, 黄锦学, 熊德成, 等 (5636)
4 种高大树木的叶片性状及 WUE 随树高的变化	何春霞, 李吉跃, 孟 平, 等 (5644)
干旱荒漠区银白杨树干液流动态	张 俊, 李晓飞, 李建贵, 等 (5655)
模拟增温和不同凋落物基质质量对凋落物分解速率的影响	刘瑞鹏, 毛子军, 李兴欢, 等 (5661)
金沙江干热河谷植物叶片元素含量在地表凋落物周转中的作用	闫帮国, 纪中华, 何光熊, 等 (5668)
温带 12 个树种新老树枝非结构性碳水化合物浓度比较	张海燕, 王传宽, 王兴昌 (5675)
断根结合生长素和钾肥施用对烤烟生长及糖碱比、有机钾指数的影响	吴彦辉, 薛立新, 许自成, 等 (5686)
光周期和高脂食物对雌性高山姬鼠能量代谢和产热的影响	高文荣, 朱万龙, 孟丽华, 等 (5696)
绿原酸对凡纳滨对虾抗氧化系统及抗低盐度胁迫的影响	王 芸, 李 正, 李 健, 等 (5704)

基于盐分梯度的荒漠植物多样性与群落、种间联接响应	张雪妮, 吕光辉, 杨晓东, 等 (5714)
广西马山岩溶植被年龄序列的群落特征	温远光, 雷丽群, 朱宏光, 等 (5723)
戴云山黄山松群落与环境的关联	刘金福, 朱德煌, 兰思仁, 等 (5731)
四川盆地亚热带常绿阔叶林不同物候期凋落物分解与土壤动物群落结构的关系	王文君, 杨万勤, 谭波, 等 (5737)
中亚热带常绿阔叶林不同演替阶段土壤活性有机碳含量及季节动态	范跃新, 杨玉盛, 杨智杰, 等 (5751)
塔克拉玛干沙漠腹地人工植被及土壤 C N P 的化学计量特征	李从娟, 雷加强, 徐新文, 等 (5760)
鄱阳湖小天鹅越冬种群数量与行为学特征	戴年华, 邵明勤, 蒋丽红, 等 (5768)
营养盐加富和鱼类添加对浮游植物群落演替和多样性的影响	陈纯, 李思嘉, 肖利娟, 等 (5777)
西藏达则错盐湖沉积背景与有机沉积结构	刘沙沙, 贾沁贤, 刘喜方, 等 (5785)
西藏草地多项供给及调节服务相互作用的时空演变规律	潘影, 徐增让, 余成群, 等 (5794)
太湖水体溶解性氨基酸的空间分布特征	姚昕, 朱广伟, 高光, 等 (5802)
基于遥感和 GIS 的巢湖流域生态功能分区研究	王传辉, 吴立, 王心源, 等 (5808)
近 20 年来东北三省春玉米物候期变化趋势及其对温度的时空响应	李正国, 杨鹏, 唐华俊, 等 (5818)
鄱阳湖湿地景观恢复的物种选择及其对环境因子的响应	谢冬明, 金国花, 周杨明, 等 (5828)
珠三角河网浮游植物生物量的时空特征	王超, 李新辉, 赖子尼, 等 (5835)
南京市景观时空动态变化及其驱动力	贾宝全, 王成, 邱尔发 (5848)
川西亚高山-高山土壤表层有机碳及活性组分沿海拔梯度的变化	秦纪洪 王琴 孙辉 (5858)
城市森林碳汇及其抵消能源碳排放效果——以广州为例	周健, 肖荣波, 庄长伟, 等 (5865)
基于机器学习模型的沙漠腹地地下水含盐量变化过程及模拟研究	范敬龙, 刘海龙, 雷加强, 等 (5874)
干旱区典型绿洲城市发展与水资源潜力协调度分析	夏富强, 唐宏, 杨德刚, 等 (5883)
海岸带区域综合承载力评估指标体系的构建与应用——以南通市为例	魏超, 叶属峰, 过仲阳, 等 (5893)
中街山列岛海洋保护区鱼类物种多样性	梁君, 徐汉祥, 王伟定 (5905)
丰水期长江感潮河口段网采浮游植物的分布与长期变化	江志兵, 刘晶晶, 李宏亮, 等 (5917)
基于生态网络的城市代谢结构模拟研究——以大连市为例	刘耕源, 杨志峰, 陈彬, 等 (5926)
保护区及周边居民对野猪容忍性的影响因素——以黑龙江凤凰山国家级自然保护区为例	徐飞, 蔡体久, 琚存勇, 等 (5935)
三江源牧户参与草地生态保护的意愿	李惠梅, 张安录, 王珊, 等 (5943)
沈阳市降雨径流初期冲刷效应	李春林, 刘森, 胡远满, 等 (5952)

期刊基本参数: CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 514 * zh * P * ¥ 90.00 * 1510 * 59 * 2013-09



封面图说: 川西高山地带土壤及植被——青藏高原东缘川西的高山地带坡面上为草地, 沟谷地带由于低平且水分较充足, 生长有很多灌丛。川西地区大约在海拔 4000m 左右为林线, 以下则分布有亚高山森林。亚高山森林是以冷、云杉属为建群种或优势种的暗针叶林为主体的森林植被。作为高海拔低温生态系统, 高山-亚高山地带土壤碳被认为是我国重要的土壤碳库。有研究表明, 易氧化有机碳含量与海拔高度呈显著正相关, 显示高海拔有利于土壤碳的固存。因而, 这里的表层土壤总有机碳含量随着海拔的升高而增加。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201304210762

张海燕, 王传宽, 王兴昌. 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, 2013, 33(18): 5675-5685.

Zhang H Y, Wang C K, Wang X C. Comparison of concentrations of non-structural carbohydrates between new twigs and old branches for 12 temperate species. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(18): 5675-5685.

温带 12 个树种新老树枝非结构性 碳水化合物浓度比较

张海燕, 王传宽*, 王兴昌

(东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040)

摘要:非结构性碳水化合物(NSC)是树木存活的重要碳储备。以温带 12 个树种(红松、樟子松、红皮云杉、兴安落叶松、蒙古栎、春榆、水曲柳、胡桃楸、山杨、大青杨、白桦和紫椴)为对象,在不同物候期取样 7 次以比较新枝和老枝的 NSC 浓度的季节动态,分析新枝和老枝的可溶性糖和淀粉浓度的关系,探索引起树枝 NSC 种间差异的原因。结果表明:除了山杨和大青杨之外,其它树种的新枝和老枝 NSC 浓度具有相似的季节动态,且新枝 NSC 浓度普遍高于老枝。常绿树种发芽前老枝 TNC(总非结构性碳水化合物,即糖和淀粉之和)浓度快速上升,发芽后 TNC 变化较小,秋季 TNC 略有回升。落叶树种展叶前多数树种老枝 TNC 浓度下降;完全展叶后新枝和老枝 TNC 浓度均逐渐升高;秋季新枝和老枝的 TNC 大量积累,在休眠季节部分淀粉转化为可溶性糖。所有树种的新老枝中可溶性糖和淀粉均具有显著的线性关系;而可溶性糖、淀粉和 TNC 在新枝和老枝之间也均有显著的相关性。除了红皮云杉、春榆(缺乏数据)和蒙古栎(夏季出现两次生长)之外,其它 9 个树种老枝的 TNC 浓度的季节平均值、最大值和储存能力均随枝长生长期的延长而显著下降,说明枝长生长期与 TNC 存储功能之间相关联。

关键词:温带森林;非结构性碳水化合物;新枝;老枝;季节动态;生长节律

Comparison of concentrations of non-structural carbohydrates between new twigs and old branches for 12 temperate species

ZHANG Haiyan, WANG Chuankuan*, WANG Xingchang

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Non-structural carbohydrates (NSC) are important carbon reserves in trees, which vary seasonally due to changes in the strength of carbon sink or source. Seasonal fluctuations of NSC in branches are influenced by multiple factors such as leaf phenology, shoot extension, and radial growth, but it is not clear which factor plays the key role. Here we measured the NSC concentrations in the new twigs (current year) and old branches (≥ 1 years old, diameter < 3 cm) at seven phenological stages for 12 temperate tree species in northeastern China. The objectives were to (1) compare seasonalities of NSC concentrations in the new twigs and old branches, (2) explore relationships between concentrations of soluble sugars and starch in these tissues, and (3) explore factors controlling the inter-specific variations in NSC concentrations in branches. The species included three evergreen conifers [Korean pine (*Pinus koraiensis*), Mongolian pine (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*) and Korean spruce (*Picea koraiensis*)], one deciduous conifer [Dahurian larch (*Larix gmelinii*)], and eight deciduous broadleaved species [Mongolian oak (*Quercus mongolica*), Japanese elm (*Ulmus japonica*), Manchurian ash (*Fraxinus mandshurica*), Manchurian walnut (*Juglans mandshurica*), Korean aspen (*Populus davidiana*), Ussuri poplar (*Populus ussuriensis*), white birch (*Betula platyphylla*), and Amur linden (*Tilia amurensis*)]. For each species, one branch at the mid-crown was sampled and separated into new twigs and old branches. Concentrations of soluble sugars and starch were determined with a modified phenol-sulphuric method, and expressed as a percentage of dry

基金项目:“十二五”科技支撑项目(2011BAD37B01);长江学者和创新团队发展计划项目(IRT1054);国家林业局重点项目(2006-77)资助

收稿日期:2013-04-21; 修订日期:2013-07-01

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

matter (% DM). The concentrations of NSC in new twigs and old branches showed similar seasonal patterns of NSC concentration for all the tree species except for Korean aspen and Ussuri poplar. The concentrations of NSC in the new twigs were usually higher than those in the old branches. The concentrations of TNC (total non-structural carbohydrates, sum of soluble sugars and starch) in the old branches of the evergreen species increased significantly before bud-break, declined slightly during bud-break, and kept relatively stable after leaf flushing until autumn when the concentration of NSC rebounded slightly. The concentrations of TNC in the old branches of the deciduous species decreased significantly before or during bud-break, and then progressively increased in both new twigs and old branches along the season. Meanwhile, a conversion of starch to soluble sugars was observed in October when the dormant season started. There was a significant and positive linear relationship between the concentrations of soluble sugars and starch for both new twigs and old branches when the data were pooled across all the species. The seasonal mean concentration, maximum concentration, and storage capacity of TNC in the old branches decreased significantly with the duration of shoot extension increasing for all the species except for Mongolian oak (the species with an intra-annual regrowth of branch), Korean spruce and Japanese elm (no data available). These findings suggested that the shoot growth of these temperate trees relies strongly on NSC reserves, and the duration of shoot length growth is inter-connected with TNC storage in branches. Future researches on forest carbon cycle modeling and global climate change should consider this functional inter-connection.

Key Words: temperate forest; non-structural carbohydrates; new twig; old branch; seasonal variation; growth rhythm

碳水化合物是植物光合作用的产物,可分为结构性和非结构性碳水化合物(NSC)^[1]。碳水化合物的存储是一个动态过程,植物组织中 NSC 积累取决于碳(C)源与汇之间的平衡^[2-3]。以往研究认为树木体内的 NSC 高则意味着 C 供应充足,不存在 C 限制(即供过于求);反之,C 储备亏缺(或周期性亏缺)则意味着 C 供给不足(即供不应求)^[4],植物体内会有一部分 C 储备被调用于缓冲此时的 C 亏缺^[2]。因此,树木 NSC 的季节性波动受环境因子的季节性变化和树木生长节律的联合控制^[3]。但是,无论在 C 供求矛盾最突出的季节^[5]还是遭遇干旱胁迫时期^[6],树木 NSC 并没有耗尽。最近有研究认为,树木 NSC 并不是完全被动的积累或消耗,而可能是一个与抗逆性有关的主动存储过程^[7-8]。可见,NSC 浓度和含量是反映树木生理生态对策的重要指标^[9-10],是树木生长和森林 C 循环模型构建的重要参数^[11-13]。

在温带气候条件下,秋季 NSC 以可溶性糖的形式运输到存储库(包括枝、干、根以及常绿针叶),以便作为树木休眠期和翌年春季新组织生长的重要 C 储备^[14]。经典的温带树木 TNC(即糖和淀粉之和)变化模式为:春季展叶前后 TNC 下降,夏末生长减缓时 TNC 开始积累,秋季进入休眠期前 TNC 增加到最大值^[3,14]。尽管树木 NSC 季节动态受叶性状(常绿和落叶)和生长节律影响^[5,15-16],但是其中哪些是主导因子仍然不清楚,因而大部分模型忽略了 NSC 这一重要参数^[11]。近期研究表明,模型中加入快速周转和慢速周转两个 NSC 库时,可以大大提高森林 C 循环年际波动的模拟精度^[12]。

芽(叶)物候与光合作用强度紧密相关,而树枝与芽距离最近,因此老枝可能是春季新枝生长的重要 C 源^[17-18]。温带常绿树种树枝 TNC 在展叶期间通常变化不明显,可能是由于老叶在春季的 C 供给起到了缓冲作用^[19-20]。然而,落叶树种春季新枝的快速生长可能消耗大量老枝的 C 储备^[19,21],但 Landhäusser^[22]发现颤杨(*Populus tremuloides*) NSC 在展叶后很短的时间内就可以满足枝条生长的需求。可见,树枝 NSC 与树木生长节律紧密相关^[21-25]。即便在同一地区,由于叶性状、木材性质(环孔材与散孔材)以及演替对策(先锋树种与顶极树种)的差异,不同树种的物候也存在较大的差异^[26-29]。因此,亟需阐明物候究竟在多大程度上影响不同树种的 NSC 季节变化。

尽管温带树种树枝 NSC 季节动态已有不少研究,但以往研究的取样频率和方法不统一,树种较单一,难以进行比较研究。例如:树枝是否去皮、树枝径级如何划分、是否区分新枝(当年枝)和老枝(≥ 1 年生枝)等,这些问题不但影响可溶性糖和淀粉浓度的比例^[30],也不利于种间 NSC 比较。特别是春季发芽(展叶)期,树枝 NSC 变化迅速,较长的取样时间间隔无法观测到这期间 NSC 的短期变化^[19]。因此,有必要采用统一的取样方法,针对特性各异的树种、区分新老枝以分析 NSC 存储和利用的季节动态、种间变异及其影响因素,以便揭示 NSC 种间变异的驱动机制。为此,本研究以中国东北东部温带森林 12 个树种为对象,比较新老枝的 NSC 季节动态差异,并分析 TNC 组分之间以及新老枝之间的关系。这些树种包括:红松(*Pinus koraiensis*)、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、兴安落叶松(*Larix gmelinii*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、春榆(*Ulmus japonica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、山杨(*Populus davidiana*)、大青杨(*Populus ussuriensis*)、白桦(*Betula platyphylla*)和紫椴(*Tilia amurensis*)。它们涵盖了不同的叶性状(常绿和落叶)、生活型(针叶和阔叶)、新枝生长类型(从短速型到持续型)^[31]。本文的目的包括:(1)比较新老枝的 NSC 季节动态的同步性;(2)分析新老枝的可溶性糖和淀粉浓度之间的关系;(3)探索引起树枝 NSC 种间差异的原因。

1 试验材料和方法

1.1 研究地概况

研究地位于黑龙江帽儿山森林生态站(45.40° N, 127.66° E), 平均海拔 400 m, 平均坡度 10°—15°, 地带性土壤为暗棕色森林土。气候属于大陆性季风气候, 年降水量 629 mm, 主要集中在 6—8 月; 年蒸发量 864 mm; 年平均气温 3.1 °C, 1 月平均气温 -18.5 °C, 7 月平均气温 22.0 °C; 无霜期为 120—140 d。现有植被是原地带性植被——阔叶红松林屡遭人为干扰后演替成的天然次生林和人工林, 代表着东北东部山区典型的森林类型^[32]。

1.2 研究材料与取样

为了尽可能减小树木在林分中的社会等级的影响, 针对每个树种分别随机选取胸径相近的健康优势木各 3 株(表 1)。根据各树种的物候, 新枝取样 4—5 次、老枝取样 7 次, 取样时间分别为: 4 月中旬(发芽前)、5 月中旬(展叶较早的一些树种开始发芽)、5 月末(展叶较晚的一些树种开始发芽)、6 月末(叶已经完全展开)、8 月中旬(叶面积达到最大)、9 月中旬(叶片衰老前夕)、10 月末(落叶树种完全落叶并进入休眠期)。尽管 Li 等^[33]发现不同高度冠层间叶 NSC 差异不显著, 但是为了避免冠层差异的影响, 本文选取冠层中部的树枝代表整个树冠。人工爬树至冠层高度, 用高枝剪在树冠中部随机剪取长势良好的树枝, 立即根据节点将树枝分为新枝(当年新枝)和老枝(≥1 年生, 且直径 ≤3 cm), 取样后立即置于冷藏箱中(0—4 °C)保存, 带回实验室后立即用微波炉高温(600 W)杀青 90 s, 使酶变性^[5]; 之后在 65 °C 下烘干至恒重, 粉碎后备样, 以作 NSC 分析。

表 1 样木基本特征(平均值±标准误, n=3)

Table 1 Basic characteristics of the sampled trees [mean (se), n=3]

树种 Species	叶性状 Leaf feature	生活型 Life form	坡向 Aspect	树高 Tree height/m	胸径 DBH* /cm	枝长生长期 Shoot extension period /d**
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	常绿 Evergreen	针叶 Needleleaved	西北 NW	20.4 (0.9)	23.3 (0.4)	54
樟子松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	常绿 Evergreen	针叶 Needleleaved	西南 SW	23.2 (0.5)	27.3 (1.0)	42
红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	常绿 Evergreen	针叶 Needleleaved	西 W	18.9 (0.2)	29.9 (1.3)	-
兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	落叶 Deciduous	针叶 Needleleaved	东南 SE	26.5 (0.4)	31.6 (1.1)	58
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	落叶 Deciduous	阔叶 Broadleaved	南 S	19.1 (0.3)	32.5 (0.6)	8
春榆 <i>Ulmus japonica</i>	落叶 Deciduous	阔叶 Broadleaved	西南 SW	24.1 (1.2)	40.3 (1.9)	-
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	落叶 Deciduous	阔叶 Broadleaved	西南 SW	24.7 (2.0)	33.6 (1.2)	44
胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	落叶 Deciduous	阔叶 Broadleaved	北 N	21.3 (1.0)	33.5 (1.5)	33
山杨 <i>Populus davidiana</i>	落叶 Deciduous	阔叶 Broadleaved	南 S	25.4 (0.6)	42.3 (0.9)	45
大青杨 <i>Populus ussuriensis</i>	落叶 Deciduous	阔叶 Broadleaved	西北 NW	23.4 (0.9)	41.5 (1.5)	41
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	落叶 Deciduous	阔叶 Broadleaved	西 W	23.0 (1.0)	33.4 (1.7)	60
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	落叶 Deciduous	阔叶 Broadleaved	西北 NW	20.8 (2.0)	46.1 (3.6)	14

* DBH 表示胸高直径 DBH represents diameter at breast height; ** 引自周晓峰等^[31], 指完成 10%—90% 枝条长度生长的天数

1.3 样品分析

TNC 为可溶性糖与淀粉的总和; 而文中 NSC 泛指可溶性糖、淀粉和 TNC。可溶性糖和淀粉浓度均采用改进的苯酚硫酸法测定^[34], 具体实验方法参考于丽敏等^[35]。NSC 浓度均用百分比干重(%干重)表示。

1.4 数据分析

由于新枝和老枝取样次数不同,因此分别采用方差分析(ANOVA)比较树种和取样时间两者的交互作用,显著性水平设定为 $\alpha=0.05$ 。因为可溶性糖和淀粉可互相转化,因此仅估算了老枝的 TNC 存储能力(所有取样测量值中的最大值与最小值的差值)^[36]。采用回归分析 TNC 与枝长生长期之间的关系。采用 SPSS 16.0 软件进行分析所有数据, SigmaPlot 10.0 软件作图。

2 结果

2.1 树枝 NSC 浓度的季节动态

生长在相同气候条件下的不同树种表现出不同的物候期。落叶针叶和散孔材树种展叶早于常绿针叶和环孔材树种,展叶时间最多相差约 20 d(图 1)。树种和取样时间及两者的交互作用均显著地影响新枝和老枝的 NSC 浓度($P < 0.001$, 表 2)。常绿树与落叶树的老枝 NSC 季节变化模式不同(图 1—图 3)。常绿树发芽前老枝 TNC 先升高后略降低,展叶后 TNC 浓度变化较小,秋季 TNC 略有升高,总体上季节变化比较平缓。而落叶树发芽前老枝 TNC 浓度均有不同程度下降;除了春榆之外,其他树种春季 TNC 下降幅度均明显大于常绿树种;展叶后,除了兴安落叶松、蒙古栎和白桦之外,其他树种均表现出老枝 TNC 浓度缓慢上升并在秋季达到最大值。

除了山杨和大青杨之外,其他树种新枝和老枝的可溶性糖、淀粉和 TNC 的季节变化趋势相似;其中新枝的可溶性糖和 TNC 的浓度始终大于老枝(除了 10 月末春榆的老枝可溶性糖浓度高于新枝之外),而两者的淀粉浓度较接近(除了紫椴的新枝淀粉浓度大于老枝之外;图 1—图 3)。山杨和大青杨新枝和老枝的 NSC 浓度变化不稳定。

进入休眠期(10 月底),除了山杨和大青杨之外,其他树种新枝和老枝的 TNC 浓度相对稳定,但可溶性糖和淀粉的浓度表现出相反的趋势;其中可溶性糖浓度升高,而淀粉浓度降低,表明部分淀粉转化为可溶性糖(图 1—图 3)。将所有树种一起分析,新枝和老枝的可溶性糖($R^2=0.55, P < 0.001$)、淀粉($R^2=0.61, P < 0.001$)和 TNC($R^2=0.71, P < 0.001$)均有显著的相关性。

表 2 新枝和老枝的非结构性碳水化合物浓度的双因素重复测量方差分析(ANOVA)

Table 2 Two-way analysis of variance (ANOVA) with repeated measures for non-structural carbohydrate (NSC) concentrations for the new twigs and old branches

非结构性碳水化合物组分 Non-structural carbohydrate component	变异来源 Source of variation	新枝 New twig/%干重			老枝 Old branch/%干重		
		自由度 df	<i>F</i>	<i>P</i>	自由度 df	<i>F</i>	<i>P</i>
可溶性糖 Soluble sugars	日期 Date	4/171	35.7	<0.001	6/251	66.5	<0.001
	树种 Species	11/171	44.9	<0.001	11/251	82.0	<0.001
	日期×树种 Date × Species	42/171	5.2	<0.001	66/251	8.9	<0.001
淀粉 Starch	日期 Date	4/171	94.6	<0.001	6/251	52.0	<0.001
	树种 Species	11/171	82.9	<0.001	11/251	60.5	<0.001
	日期×树种 Date × Species	42/171	30.7	<0.001	66/251	17.1	<0.001
总非结构性碳水化合物 Total non-structural carbohydrate (TNC)	日期 Date	4/171	56.3	<0.001	6/251	37.1	<0.001
	树种 Species	11/171	80.9	<0.001	11/251	115.2	<0.001
	日期×树种 Date × Species	42/171	10.1	<0.001	66/251	12.3	<0.001

2.2 可溶性糖与淀粉浓度的关系

新枝的季节平均可溶性糖和淀粉浓度具有显著的线性关系($R^2=0.46, P < 0.001$; 图 4), 而老枝的可溶性糖和淀粉浓度的线性关系更紧密($R^2=0.61, P < 0.001$; 图 4)。展叶期间,所有树种新枝的可溶性糖浓度均值显著高于淀粉(7.0%干重与 3.2%干重; $F_{1,11} = 136.2, P < 0.001$),前者是后者的 2.2 倍;老枝的可溶性糖浓度均值也显著高于淀粉(5.0%干重与 2.7%干重; $F_{1,1} = 86.9, P < 0.001$),前者是后者的 1.9 倍。

2.3 NSC 种间变异

将所有树种一起分析,配对 *t* 检验表明新枝和老枝的可溶性糖、淀粉和 TNC 之间均差异极显著($P < 0.001$),前者分别为后者的 1.4、1.2 和 1.3 倍(图 5)。新枝的可溶性糖季节平均浓度波动于 4.1%(蒙古栎)—8.8%干重(胡桃楸);淀粉浓度波动于 2.0%(白桦)—5.1%干重(紫椴);TNC 浓度波动于 6.2%(蒙古栎)—13.6%干重(紫椴)(图 5)。老枝的季节平均可溶性糖浓度波动于 3.45(红松)—7.3%干重(山杨);淀粉浓度波动于 1.6%(白桦)—3.9%干重(大青杨);TNC 浓度波动于 5.1%(白桦)—10.8%干重(大青杨)(图 5)。

新枝的 TNC 季节平均浓度与枝长生长期显著负相关($P=0.018$),但季节最大 TNC 浓度和季节 TNC 存储能力均与枝长生长期相关不显著($P > 0.05$)。然而,老枝 TNC 季节平均浓度、TNC 季节最大浓度和季节 TNC 存储能力均与枝长生长期显著负相关($P < 0.05$),二次方程分别能解释三者种间变异的 54%、77%和 84%(图 6)。与平均浓度和最大浓度相比,老枝的 TNC 存

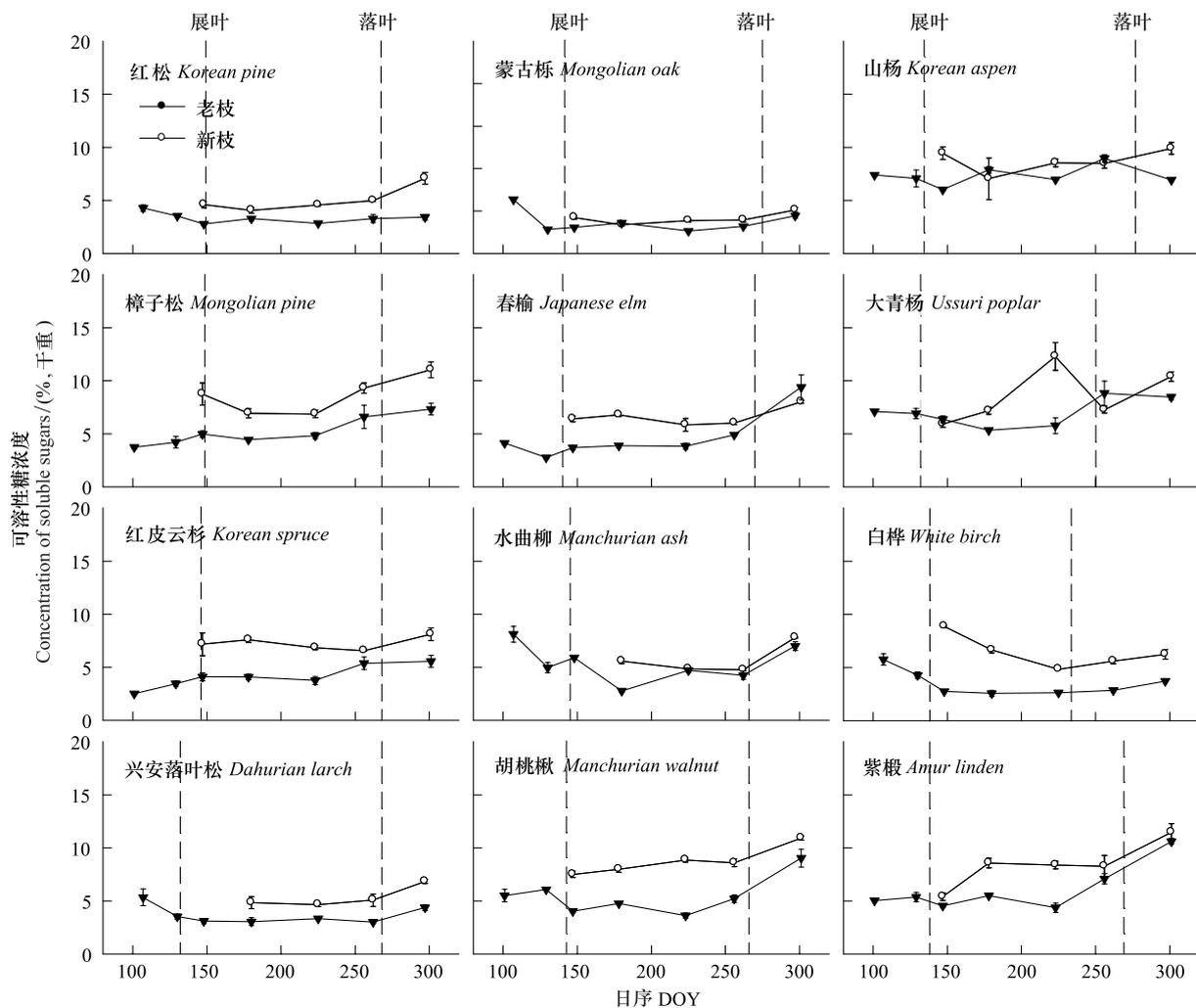


图 1 12 个树种新枝和老枝的可溶性糖浓度的季节动态(平均值±标准误, $n=3$)

Fig.1 Seasonal variation in concentration of soluble sugars in new twigs and old branches for the 12 tree species ($n=3$)

储能力与枝长生长期的关系更紧密。两种极端情况为:喜光树种白桦枝长生长期最长(60 d,表 1 和图 6),其老枝存储的 TNC 也最少;耐荫树种紫椴枝长生长期最短(14 d,表 1 和图 6),其老枝存储的 TNC 最多。各树种的 TNC 浓度季节最低值普遍高于 4%干重(图 3),且与枝长生长期相关不显著($P>0.10$)。

3 讨论

3.1 树枝 NSC 季节动态

尽管已经有大量关于树枝 NSC 的零散的研究,但关于温带森林树枝 NSC 变化目前还没有系统的研究^[19]。NSC 浓度季节变化不但受 C 汇强度的影响,还与叶物候有一定的关系。尽管本研究的 12 个树种展叶时间最多相差约 20 d,但在展叶期间尤其是新枝长度快速生长期大部分树种老枝的 TNC 浓度呈下降趋势,其中落叶树种 TNC 的下降幅度比常绿树种更明显(图 1—图 3)。常绿树种发芽前老枝淀粉浓度明显上升,这是因为多年生叶将新合成的光合产物存储于老枝^[20,37]。与常绿树种不同,落叶树种春季不具备可以进行光合作用的组织(嫩枝微弱的光合作用不足以改变树枝的 C 源汇状况)^[38],老枝 TNC 尤其是可溶性糖浓度普遍下降,这是因为春季芽膨大、开花消耗了大量的 C 储备,这与许多研究结果一致^[19,21]。Hoch 等^[5]研究表明,温带树种发芽期间小枝(4—5 年生,去皮直径 < 1 cm)的 TNC 浓度持续上升,可能是由于取样时间间隔较长而错过了发芽期间老枝 TNC 浓度快速下降的短期变化^[19]。此外,Hoch 等^[5]3a 间取样 5 次并混合在一起组成的季节动态也可能被 NSC 的年度波动所混淆。

除了兴安落叶松、蒙古栎和白桦之外,其他树种展叶后新枝和老枝的 TNC 浓度逐渐上升,这主要是因为叶片光合作用增强,光合产物逐步向下方运输而补充 C 储备的结果。这与许多温带树种[无梗花栎(*Quercus petraea*)、鹅耳栎(*Carpinus betulus*)、欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)和欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)]的研究结果一致^[20,30,39]。夏末,老枝 TNC 浓度逐渐恢复到发芽前水平。秋季,树木停止生长并开始落叶,大量 TNC 存储在枝、干、根以及常绿针叶中,这些积累的 C 储备可用于冬季树木的维持呼

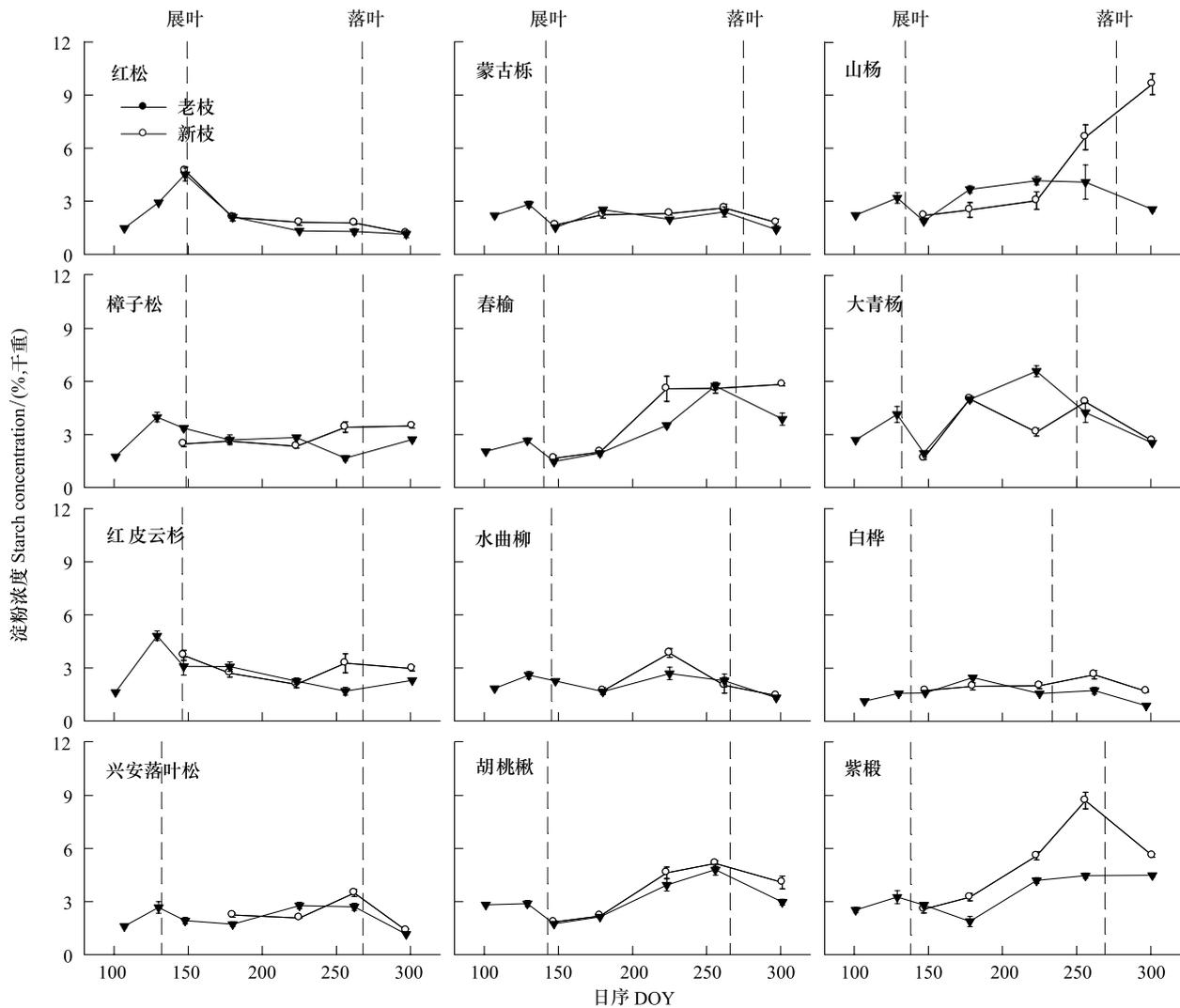


图2 12个树种新枝和老枝的淀粉浓度的季节动态(平均值±标准误, $n=3$)

Fig 2 Seasonal variations in starch concentration in new twigs and old branches for the 12 tree species ($n=3$)

吸和翌年春季新组织的生长^[40]。秋冬季,树枝 TNC 浓度上升的同时,TNC 组分间也在发生转化,可溶性糖浓度逐渐升高并伴随着淀粉下降,较高的可溶性糖浓度可以帮助树木抵御寒冷,很多研究都发现了这种现象^[15,17,20]。

3.2 树枝 NSC 季节动态的影响因子

除了叶物候之外,枝条生长对策与 TNC 季节变化也存在紧密关联。回归分析表明,老枝的 TNC 存储能力随着枝长生长期的延长而减小(图 6)。这一发现具有重要的生态学意义。根据周晓峰等^[31]的研究,温带树种枝条长度生长模式可以划分为 3 种类型:短速型(生长时间占生长季的 20%,例如:蒙古栎和紫椴)、持续型(生长时间占生长季的 30%—40%,例如:红松、兴安落叶松、山杨、大青杨和白桦)和中间型(生长时间占生长季的 20%—30%,例如:樟子松、水曲柳和胡桃楸)。Marks^[28]通过研究 10 个北美落叶树种发现,演替早期的先锋树种通常具有较长的生长期和较大的总生长量,而演替后期的树种则恰好相反。本研究的落叶树种基本符合这一规律(除了具有二次生长的蒙古栎之外)。然而,常绿针叶树种略有不同,比如红松为演替后期树种,枝长生长类型却为持续型。短速型树种的枝长生长期较短,消耗 TNC 的时间较短且快速,主要集中在春季大量消耗 C 储备,这迫使短速型树种在秋季需要存储较多的 TNC,因此需要具备较大的 TNC 存储能力。本研究的耐荫树种紫椴是这一类型的代表, Gaucher 等^[23]研究的糖槭(*Acer saccharum*)也属于这种类型。而蒙古栎却与之不符,可能与其夏季明显的二次生长或者高额的繁殖投入有关。持续型树种较长的枝长生长周期需要持续消耗 TNC,因此秋季树木停止生长时积累的 TNC 较少。本研究研究的红松、兴安落叶松、山杨、大青杨和白桦均符合这一类的特点,其中以白桦和兴安落叶松两个强阳性树种最为典型,与 Gaucher 等^[23]研究的黄桦(*Betula alleghaniensis*)一致。中间型树种的 TNC 变化大体上介于以上两种类型之间(图 3)。综上所述,枝长生长期是树木 TNC 种间变异的主导因子,亦或 TNC 是枝长生长期长度变异的决定性因素,两者可能互为因果关系,表

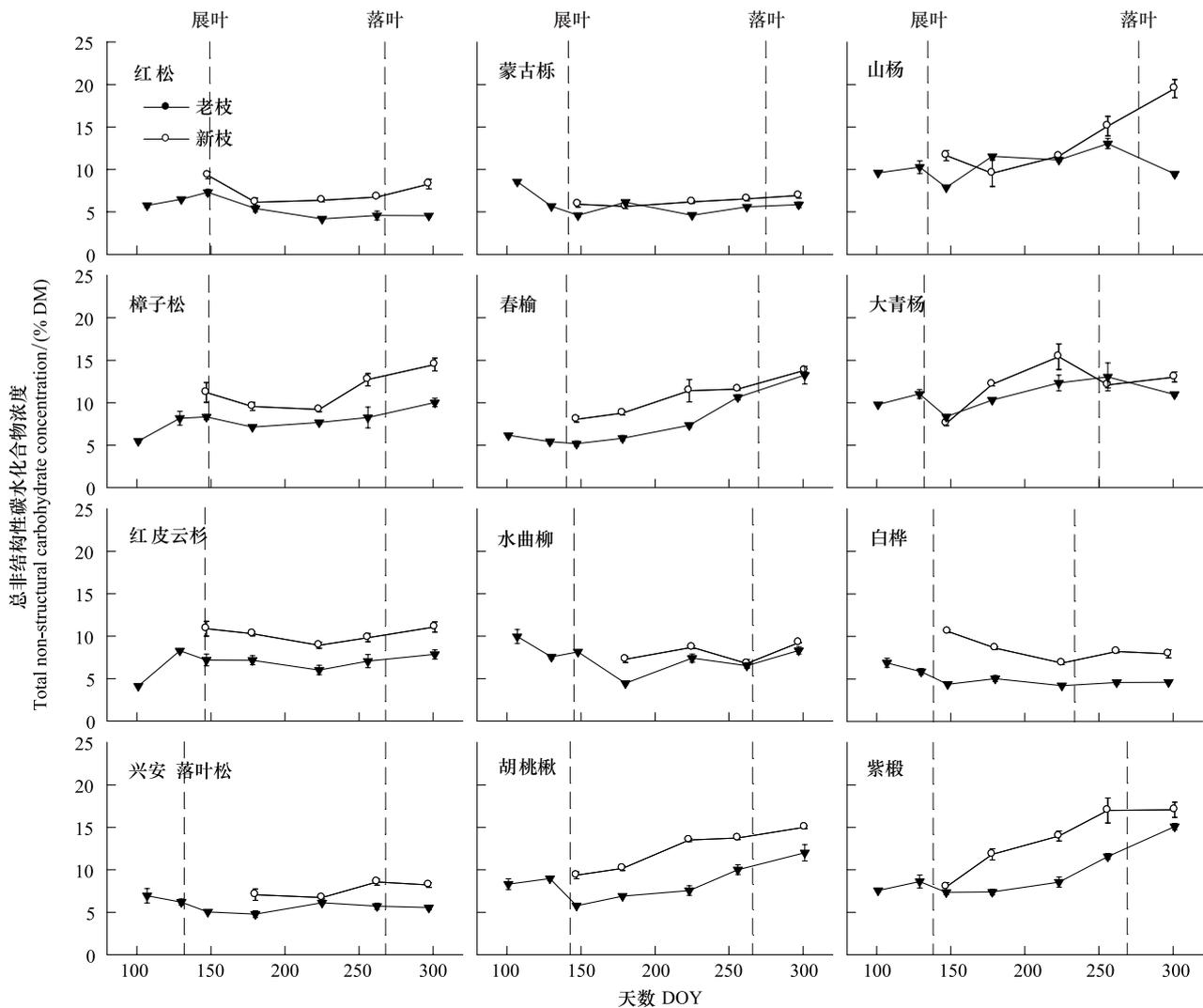


图 3 12 个树种新枝和老枝的总非结构性碳水化合物浓度的季节动态(平均值 \pm 标准误, $n=3$)

Fig.3 Seasonal variations in total non-structural carbohydrate (TNC) concentration in new twigs and old branches for the 12 tree species ($n=3$)

明树枝生长节律与 NSC 的功能统一。

目前对于树木繁殖是否消耗大量 C 储备仍存在有争议。经典理论认为,树木大量繁殖会消耗其内部的 C 储备和养分,或者减缓树干和根生长^[14,25]。本研究的水曲柳、胡桃楸、山杨和大青杨在发芽(展叶)期间产生了大量花絮,其老枝 TNC 浓度明显下降。Ichie 等^[41]的研究表明,日本温带落叶树种在繁殖期间会消耗部分已往的 C 储备。意外的是,春榆在春季也大量结实,初夏即结束繁殖投入,但其老枝 TNC 在春季并没有明显下降。此外,胡桃楸和紫椴的果实成熟期在 9 月,但生长季后期两树种新枝和老枝的 TNC 浓度却明显回升,这似乎符合 Hoch 等^[42]报道的树木繁殖不消耗 C 储备的结论。但很少有研究在探讨 TNC 消耗与繁殖投入的关系时关注树木生物量和生长量的年际波动。对于要想解决结实 C 投入与 TNC 消耗是否存在关系的争论,需要进一步研究树木的整体 C 平衡,因为 TNC 存储和繁殖消耗只是光合产物的一小部分,而更多的 C 用于营养器官的生长和呼吸作用^[3]。

3.3 新枝和老枝 NSC 浓度的关系

本研究的 12 个温带树种的新枝和老枝 TNC 浓度(分别为 5.6%—19.5%干重和 4.1%—15.0%干重)大体上处于以往研究的温带树种的变化范围之内^[5,19,21,30]。除了山杨和大青杨之外,其他树种新枝和老枝的淀粉浓度的季节变化基本同步(图 2),这与 Wong 等^[17]研究的糖槭(*Acer saccharum*)新枝和老枝(去皮)结果较一致。生长季中期,新枝和老枝 TNC 均以可溶性糖为主,这与以往其他树种(欧洲山毛榉、无梗花栎、颤杨)的研究结果一致^[21,30,39]。尽管 Hoch 等^[5]和 Schädel 等^[19]研究的温带树种树枝(去皮)TNC 以淀粉为主,但 Barbaroux 等^[30]报道的温带树种树枝皮中 TNC 以可溶性糖为主,而木质部以淀粉为主。这表明是否带皮测量会影响到可溶性糖和淀粉浓度相对含量的比较。此外,Barbaroux 等^[30]还发现不同径级树枝的 TNC 浓度也不同。

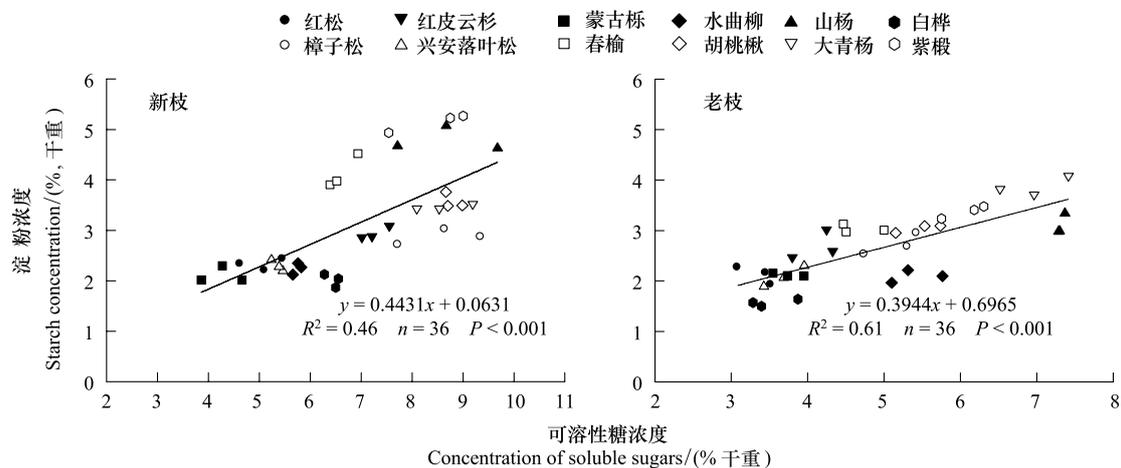


图 4 12 个树种新枝和老枝的可溶性糖和淀粉浓度季节均值的种间关系

Fig 4 Relationships between the concentrations of soluble sugars and starch in new twigs and old branches for the 12 tree species. The seasonal mean concentrations were used in the regressions

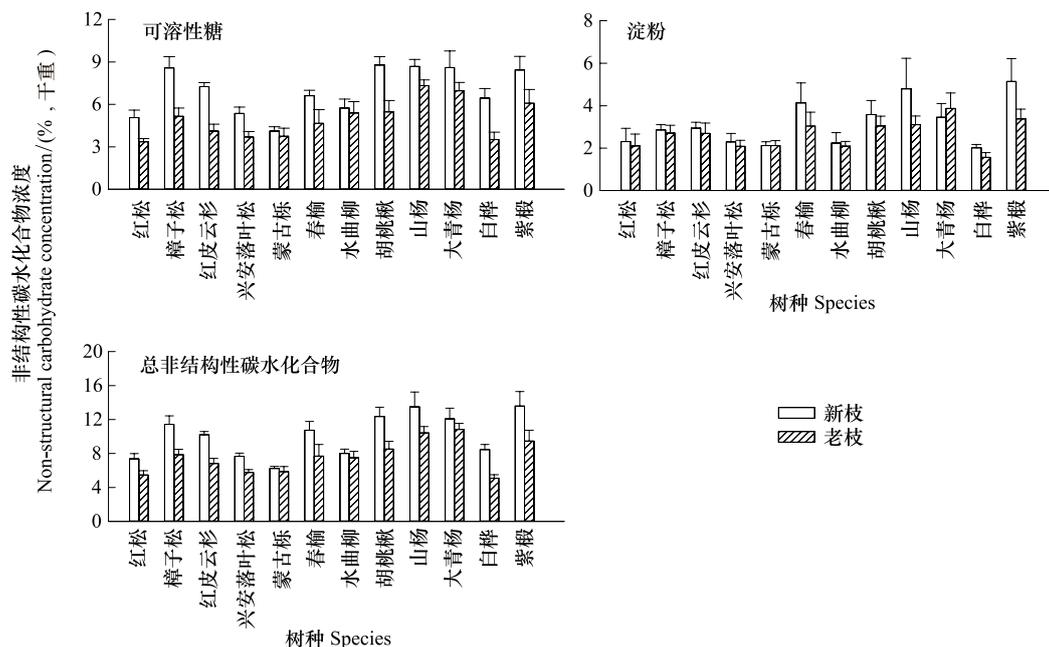


图 5 12 个树种新枝和老枝的可溶性糖、淀粉和总非结构性碳水化合物浓度的季节均值(平均值±标准偏差, $n=7$)

Fig.5 Seasonal mean concentrations of soluble sugars, starch and total non-structural carbohydrate in new twigs and old branches for the 12 tree species ($n=7$)

Lacointe 等^[43]研究发现,核桃(*Juglans regia*)的幼嫩组织比其他组织优先获取 TNC。为了增强树种之间的对比性,本研究中所所有树种的树枝均没有去皮,且分当年枝和多年枝比较分析。由于以往研究的取样方式各异,这限制了各研究之间的进一步比较。

新枝或老枝的可溶性糖和淀粉浓度关系显著(图 4),这表明含可溶性糖多的树种,其淀粉也较丰富。新枝或老枝的可溶性糖浓度高于淀粉,一方面是因为树枝皮的可溶性糖浓度较高^[30,44],进而导致树枝的可溶性糖浓度高于淀粉;另一方面是因为淀粉不可移动而被认为是长期储备物质,而可溶性糖可随时被调用于树木的各种生理活动^[30,44]。

尽管 NSC 在新枝和老枝之间存在极显著的正相关关系,但新枝 TNC 和可溶性糖浓度普遍高于老枝(图 1,图 3),这与以往研究结果一致^[21,30]。本研究的新枝淀粉浓度也略高于老枝,而 Landhäusser 和 Loeffers^[21]研究的颤杨(*Populus tremuloides*)在 3—9 月期间老枝淀粉浓度高于新枝。由于新枝与老枝在年龄和生物量方面存在较大差异,其生理功能也不完全相同。比如,老枝 TNC 与枝长生长期存在极显著的关系(图 6),但新枝 TNC 则与其枝长生长期关系不显著。由于各树种间新枝的直径相差较

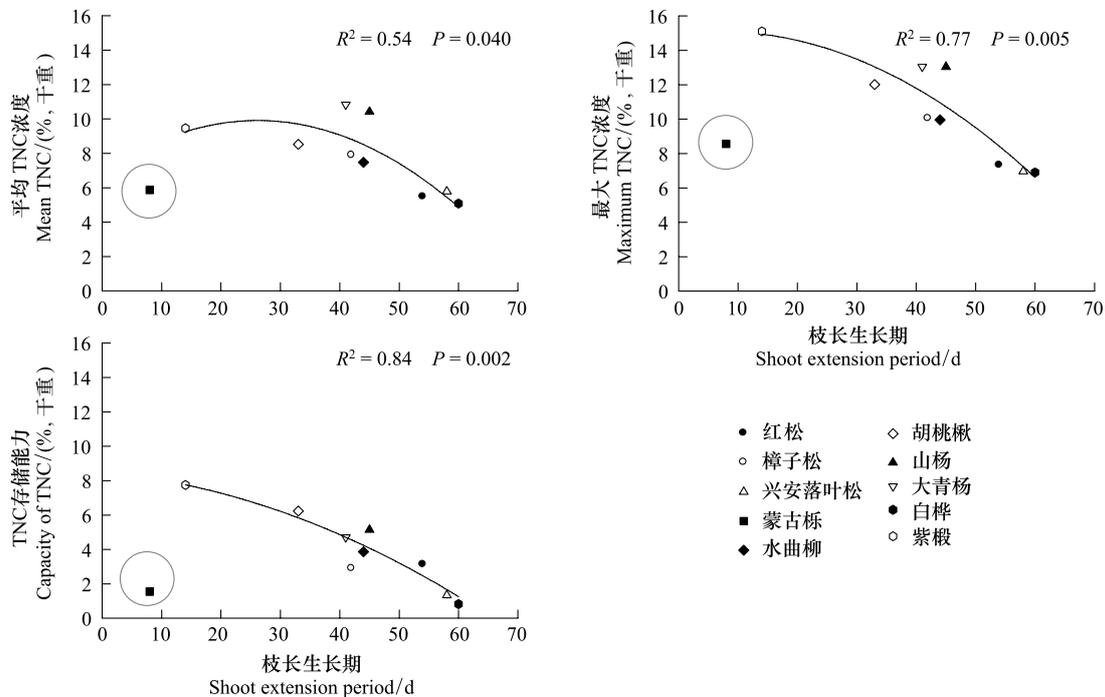


图 6 10 个树种老枝的总非结构性碳水化合物浓度季节均值、最大值和存储能力与枝长生长期关系; 蒙古栎新枝在夏季出现两次生长, 回归分析时将其剔除(图中圆圈)

Fig.6 Relationships of seasonal mean, seasonal maximum and storage capacity of total non-structural carbohydrates in old branches with shoot extension period for the 10 tree species; Mongolian oak was excluded in the regression because of a second extension of new twig in summer

大,例如:胡桃楸粗壮的新枝直径常常达到 1 cm,而红皮云杉的新枝直径则往往不足 0.2 cm,因此不宜将枝条直径限定在 1 cm 以下比较来解释种间变异。本研究将老枝直径限定在 3 cm 以内是为了减小连续取样对树木产生的破坏,同时也包括了年龄 5 年以上的老枝,大大地减小了年龄不同引起的不确定性。

总之,温带森林 12 个树种的树枝 NSC 存在明显的季节动态,与叶物候和枝长生长期紧密相关。从功能上讲,老枝是重要的 NSC 存储器官,而新枝则是主要的 NSC 汇之一。新枝的枝长生长期与老枝 TNC 存储能力显著负相关,表明树木 TNC 存储与生长功能相互协调。

致谢:感谢于丽敏和成方妍在试验中提供的帮助,帽儿山森林生态站提供了野外基础支持。

References:

- [1] Luo Z B, Calfapietra C, Liberloo M, Scarascia-Mugnozza G, Polle A. Carbon partitioning to mobile and structural fractions in poplar wood under elevated CO₂(EUROFACE) and N fertilization. *Global Change Biology*, 2006, 12(2): 272-283.
- [2] Chapin F, Schulze E, Mooney H. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1990, 21(1): 423-447.
- [3] Kozłowski T T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *The Botanical Review*, 1992, 58(2): 107-222.
- [4] Körner C. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, 2003, 91(1): 4-17.
- [5] Hoch G, Richter A, Körner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26(7): 1067-1081.
- [6] Würth M K R, Peláez-Riedel S, Wright S J, Körner C. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia*, 2005, 143(1): 11-24.
- [7] Sala A, Woodruff D R, Meinzer F C. Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiology*, 2012, 32(6): 764-775.
- [8] Wiley E, Helliker B. A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth. *New Phytologist*, 2012, 195(2): 285-289.
- [9] Poorter L, Kitajima K. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology*, 2007, 88(4): 1000-1011.
- [10] 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.

- [11] Lacoite A. Carbon allocation among tree organs: a review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Annals of Forest Science*, 2000, 57(5): 521-533.
- [12] Richardson A D, Carbone M S, Keenan T F, Czimczik C I, Hollinger D Y, Murakami P, Schaberg P G, Xu X. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytologist*, 2013, 197(3): 850-861.
- [13] Gaudinski J B, Torn M S, Riley W, Swanston C, Trumbore S E, Joslin J, Majdi H, Dawson T E, Hanson P J. Use of stored carbon reserves in growth of temperate tree roots and leaf buds: analyses using radiocarbon measurements and modeling. *Global Change Biology*, 2009, 15(4): 992-1014.
- [14] Kramer P J, Kozlowski T T. *Physiology of Woody Plants*. Orlando: Academic Press, 1979.
- [15] 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.
- [16] Michelot A, Simard S, Rathgeber C, Dufréne E, Damesin C. Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree Physiology*, 2012, 32(8): 1033-1045.
- [17] Wong B L, Baggett K L, Rye A H. Seasonal patterns of reserve and soluble carbohydrates in mature sugar maple (*Acer saccharum*). *Canadian Journal of Botany*, 2003, 81(8): 780-788.
- [18] Spann T M, Beede R H, DeJong T M. Seasonal carbohydrate storage and mobilization in bearing and non-bearing pistachio (*Pistacia vera*) trees. *Tree Physiology*, 2008, 28(2): 207-213.
- [19] Schädel C, Blochl A, Richter A, Hoch G. Short-term dynamics of nonstructural carbohydrates and hemicelluloses in young branches of temperate forest trees during bud break. *Tree Physiology*, 2009, 29(7): 901-911.
- [20] Hansen J, Beck E. Seasonal changes in the utilization and turnover of assimilation products in 8-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees. *Trees-Structure and Function*, 1994, 8(4): 172-182.
- [21] Landhäusser S M, Loeffers V J. Seasonal changes in carbohydrate reserves in mature northern *Populus tremuloides* clones. *Trees-Structure and Function*, 2003, 17(6): 471-476.
- [22] Landhäusser S M. Aspen shoots are carbon autonomous during bud break. *Trees-Structure and Function*, 2011, 25(3): 531-536.
- [23] Gaucher C, Gougeon S, Mauffette Y, Messier C. Seasonal variation in biomass and carbohydrate partitioning of understory sugar maple (*Acer saccharum*) and yellow birch (*Betula alleghaniensis*) seedlings. *Tree Physiology*, 2005, 25(1): 93-100.
- [24] Palacio S, Maestro M, Montserrat-Marti G. Seasonal dynamics of non-structural carbohydrates in two species of Mediterranean sub-shrubs with different leaf phenology. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 59(1): 34-42.
- [25] Kozlowski T T, Keller T. Food relations of woody plants. *The Botanical Review*, 1966, 32(4): 293-382.
- [26] Kozlowski T T. Shoot growth in woody plants. *The Botanical Review*, 1964, 30(3): 335-392.
- [27] Lechowicz M J. Why do temperate deciduous trees leaf out at different times? Adaptation and ecology of forest communities. *The American Naturalist*, 1984, 124(6): 821-842.
- [28] Marks P L. On the relation between extension growth and successional status of deciduous trees of the northeastern United States. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1975, 102(4): 172-177.
- [29] Polgar C A, Primack R B. Leaf-out phenology of temperate woody plants: from trees to ecosystems. *New Phytologist*, 2011, 191(4): 926-941.
- [30] Barbaroux C, Bréda N, Dufréne E. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). *New Phytologist*, 2003, 157(3): 605-615.
- [31] Zhou X F, Wang Y H, Zhao H X. Growth rhythm of some important tree species. *Journal of Northeast Forestry Institute*, 1981, 1(2): 49-60.
- [32] Wang C K. Biomass allometric equations for 10 co-occurring tree species in Chinese temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 2006, 222(1/3): 9-16.
- [33] Li M C, Kong G Q, Zhu J J. Vertical and leaf-age-related variations of nonstructural carbohydrates in two alpine timberline species, southeastern Tibetan Plateau. *Journal of Forest Research*, 2009, 14(4): 229-235.
- [34] Buisse J, Merckx R. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue. *Journal of Experimental Botany*, 1993, 44(10): 1627-1629.
- [35] Yu L M, Wang C K, Wang X C. Allocation of nonstructural carbohydrates for three temperate tree species in Northeast China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(12): 1245-1255.
- [36] Ludovici K H, Allen H L, Albaugh T J, Dougherty P M. The influence of nutrient and water availability on carbohydrate storage in loblolly pine. *Forest Ecology and Management*, 2002, 159(3): 261-270.
- [37] Fischer C, Höll W. Food reserves of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) I. Seasonal changes in the carbohydrate and fat reserves of pine needles. *Trees-Structure and Function*, 1991, 6(3): 147-155.
- [38] Wang W J, Zu Y G, Wang H M. Review on the photosynthetic function of non-photosynthetic woody organs of stem and branches. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(4): 1583-1595.

- [39] Bazot S, Barthes L, Blanot D, Fresneau C. Distribution of non-structural nitrogen and carbohydrate compounds in mature oak trees in a temperate forest at four key phenological stages. *Trees-Structure and Function*, 2013, doi:10.1007/s00468-013-0853-5.
- [40] Horowitz M E, Fahey T J, Yavitt J B, Feldpausch T R, Sherman R E. Patterns of late-season photosynthate movement in sugar maple saplings. *Canadian Journal of Forest Research*, 2009, 39(12): 2294-2298.
- [41] Ichie T, Igarashi S, Yoshida S, Kenzo T, Masaki T, Tayasu I. Are stored carbohydrates necessary for seed production in temperate deciduous trees? *Journal of Ecology*, 2013, 101(2): 525-531.
- [42] Hoch G, Siegwolf R T W, Keel S G, Körner C, Han Q M. Fruit production in three masting tree species does not rely on stored carbon reserves. *Oecologia*, 2013, 171(3): 653-662.
- [43] Lacoite A, Kajji A, Daudet F, Archer P, Frossard J. Mobilization of carbon reserves in young walnut trees. *Acta Botanica Gallica*, 1993, 140(4): 435-441.
- [44] Chantuma P, Lacoite A, Kasemsap P, Thanisawanyangkura S, Gohet E, Clément A, Guilliot 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.

参考文献:

- [31] 周晓峰, 王义宏, 赵惠勋. 几个主要用材树种的生长节律(一). *东北林业学院学报*, 1981, 1(2): 49-60.
- [35] 于丽敏, 王传宽, 王兴昌. 三种温带树种非结构性碳水化合物的分配. *植物生态学报*, 2011, 35(12): 1245-1255.
- [38] 王文杰, 祖元刚, 王慧梅. 林木非同化器官树枝(干)光合功能研究进展. *生态学报*, 2007, 27(4): 1583-1595.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.33 ,No.18 Sep. ,2013 (Semimonthly)
CONTENTS

Development of agroecology in USA	HUANG Guoqin, McCullough Patrick E. (5449)
Research progress on water footprint	MA Jing, PENG Jian (5458)
Analysis and evaluation of the eco-economic systems of the main crops (rice, cotton and rapeseed) in Jiangxi Province, China	SUN Weimin, OU Yizhi, HUANG Guoqin (5467)
Relationship among drought, hydraulic metabolic, carbon starvation and vegetation mortality	DONG Lei, LI Jiyue (5477)
Reviews on the ecological stoichiometry characteristics and its applications	ZENG Dongping, JIANG Liling, ZENG Congsheng, et al (5484)
Composition and fractal features of purple soil aggregates during the vegetation restoration processes in the Three Gorges Reservoir Region	WANG Yihao, GENG Yanghui, HUANG Zhonghua (5493)
Impacts of different surface covers on soil respiration in urban areas	FU Zhihong, HUYAN Jiaoqi, LI Feng, et al (5500)
Chilling sensitivities of three closely related plants with different invasiveness in South China	WANG Yutao, LI Chunmei, LI Shaoshan (5509)
The flower syndrome and pollination adaptation of desert rare species <i>Eremosparton songoricum</i> (litv.) Vass.(Fabaceae)	SHI Xiang, LIU Huiliang, ZHANG Daoyuan, et al (5516)
Competitive effect of <i>Pistia stratiotes</i> to rice and its impacts on rice yield and soil nutrients	SHEN Shicai, XU Gaofeng, ZHANG Fudou, et al (5523)
Photosynthetic physiological ecology characteristics of rare medicinal plants <i>Bletilla striata</i>	WU Mingkai, LIU Hai, SHEN Zhijun, et al (5531)
Photosynthetic responses to Solar UV radiation of <i>Gracilaria lemaneiformis</i> cultured under different temperatures and CO ₂ concentrations	YANG Yuling, LI Wei, CHEN Weizhou, et al (5538)
The effect of soil oxygen availability on greenhouse gases emission in a double rice field	QIN Xiaobo, LI Yu'e, WAN Yunfan, et al (5546)
Effects of nitrogen management on NH ₃ volatilization and nitrogen use efficiency under no-tillage paddy fields	MA Yuhua, LIU Bing, ZHANG Zhisheng, et al (5556)
Study on characteristics of net photosynthetic rate of two kinds of tree shape and Impact Factors in Korla fragrant pear	SUN Guili, XU Min, LI Jiang, et al (5565)
Effects of sand burial on growth, survival, photosynthetic and transpiration properties of <i>Agriophyllum squarrosum</i> seedlings	ZHAO Halin, QU Hao, ZHOU Ruilian, et al (5574)
Effects of using plastic film as mulch combined with bunch planting on soil temperature, moisture and yield of spring wheat in a semi-arid area in drylands of Gansu, China	WANG Hongli, SONG Shangyou, ZHANG Xucheng, et al (5580)
Study on soil aggregates stability of mulberry ridge in Rocky Desertification based on Le Bissonnais method	WANG Sanshu, HUANG Xianzhi, SHI Dongmei, et al (5589)
Effects of fertilization on nitrogen loss with different forms via runoff and seepage under <i>Phyllostachy praecox</i> stands	CHEN Peipei, WU Jiasen, ZHENG Xiaolong, et al (5599)
Characteristics of physiological groups of soil nitrogen-transforming microbes in different vegetation types in the Loess Gully region, China	XING Xiaoyi, HUANG Yimei, AN Shaoshan, et al (5608)
Effects of vegetation types on soil microbial biomass C, N, P on the Loess Hilly Area	ZHAO Tong, YAN Hao, JIANG Yueli, et al (5615)
Influence of mulching management on soil microbe and its relationship with soil nutrient in <i>Phyllostachys praecox</i> stand	GUO Ziwu, YU Wenxian, CHEN Shuanglin, et al (5623)
Effect of rainfall on the seasonal variation of soil respiration in Hulunber Meadow Steppe	WANG Xu, YAN Yuchun, YAN Ruirui, et al (5631)
Spatial heterogeneity of fine roots in a subtropical evergreen broad-leaved forest and their sampling strategy based on soil coring method	HUANG Chaochao, HUANG Jinxue, XIONG Decheng, et al (5636)
Changes of leaf traits and WUE with crown height of four tall tree species	HE Chunxia, LI Jiyue, MENG Ping, et al (5644)
Sap flow dynamics of <i>Populus alba</i> L.× <i>P.talassica</i> plantation in arid desert area	ZHANG Jun, LI Xiaofei, LI Jianguai, et al (5655)
Effects of simulated temperature increase and vary little quality on litter decomposition	LIU Ruipeng, MAO Zijun, LI Xinghuan, et al (5661)
The effects of leaf stoichiometric characters on litter turnover in an arid-hot valley of Jinsha River, China	YAN Bangguo, JI Zhonghua, HE Guangxiong, et al (5668)
Comparison of concentrations of non-structural carbohydrates between new twigs and old branches for 12 temperate species	ZHANG Haiyan, WANG Chuankuan, WANG Xingchang (5675)
Combined effects of root cutting, auxin application, and potassium fertilizer on growth, sugar, nicotine ratio, and organic potassium index of flue-cured tobacco	WU Yanhui, XUE Lixin, XU Zicheng, et al (5686)
Effects of photoperiod and high fat diet on energy intake and thermogenesis in female <i>Apodemus chevrieri</i>	GAO Wenrong, ZHU Wanlong, MENG Lihua, et al (5696)
Effects of dietary chlorogenic acid supplementation on antioxidant system and anti-low salinity of <i>Litopenaeus vannamei</i>	WANG Yun, LI Zheng, LI Jian, et al (5704)

- Responses of desert plant diversity, community and interspecific association to soil salinity gradient ZHANG Xueni, LÜ Guanghui, YANG Xiaodong, et al (5714)
- Community characteristics in a chronosequence of karst vegetation in Mashan county, Guangxi WEN Yuanguang, LEI Liqun, ZHU Hongguang, et al (5723)
- Association between environment and community of *Pinus taiwanensis* in Daiyun Mountain LIU Jinfu, ZHU Dehuang, LAN Siren, et al (5731)
- The dynamics of soil fauna community during litter decomposition at different phenological stages in the subtropical evergreen broad-leaved forests in Sichuan basin WANG Wenjun, YANG Wanqin, TAN Bo, et al (5737)
- Seasonal dynamics and content of soil labile organic carbon of mid-subtropical evergreen broadleaved forest during natural succession FAN Yuexin, YANG Yusheng, YANG Zhijie, et al (5751)
- The stoichiometric characteristics of C, N, P for artificial plants and soil in the hinterland of Taklimakan Desert LI Congjuan, LEI Jiaqiang, XU Xinwen, et al (5760)
- A preliminary investigation on the population and behavior of the Tundra Swan (*Cygnus columbianus*) in Poyang Lake DAI Nianhua, SHAO Mingqin, JIANG Lihong, et al (5768)
- Effects of nutrient enrichment and fish stocking on succession and diversity of phytoplankton community CHEN Chun, LI Sijia, XIAO Lijuan, HAN Boping (5777)
- The depositional environment and organic sediment component of Dagze Co, a saline lake in Tibet, China LIU Shasha, JIA Qinxian, LIU Xifang, et al (5785)
- Spatiotemporal variation of interacting relationships among multiple provisioning and regulating services of Tibet grassland ecosystem PAN Ying, XU Zengrang, YU Chengqun, et al (5794)
- Spatial distribution of dissolved amino acids in Lake Taihu, China YAO Xin, ZHU Guangwei, GAO Guang, et al (5802)
- RS- and GIS-based study on ecological function regionalization in the Chaohu Lake Basin, Anhui Province, China WANG Chuanhui, WU Li, WANG Xinyuan, et al (5808)
- Trends of spring maize phenophases and spatio-temporal responses to temperature in three provinces of Northeast China during the past 20 years LI Zhengguo, YANG Peng, TANG Huajun, et al (5818)
- Species selection for landscape rehabilitation and their response to environmental factors in Poyang Lake wetlands XIE Dongming, JIN Guohua, ZHOU Yangming, et al (5828)
- Temporal and spatial pattern of the phytoplankton biomass in the Pearl River Delta WANG Chao, LI Xinhui, LAI Zini, et al (5835)
- Spatio-temporal dynamics of land use/land cover and its driving forces in Nanjing from 1995 to 2008 JIA Baoquan, WANG Cheng, QIU Erfa (5848)
- Changes of organic carbon and its labile fractions in topsoil with altitude in subalpine-alpine area of southwestern China QIN Jihong, WANG Qin, SUN Hui (5858)
- The carbon sink of urban forests and efficacy on offsetting energy carbon emissions from city in Guangzhou ZHOU Jian, XIAO Rongbo, ZHUANG Changwei, et al (5865)
- Groundwater salt content change and its simulation based on machine learning model in hinterlands of Taklimakan Desert FAN Jinglong, LIU Hailong, LEI Jiaqiang, et al (5874)
- Analysis of coordination degree between urban development and water resources potentials in arid oasis city XIA Fuqiang, TANG Hong, YANG Degang, et al (5883)
- Constructing an assessment indices system to analyze integrated regional carrying capacity in the coastal zones: a case in Nantong WEI Chao, YE Shufeng, GUO Zhongyang, et al (5893)
- Fish species diversity in Zhongjieshan Islands Marine Protected Area (MPA) LIANG Jun, XU Hanxiang, WANG Weiding (5905)
- Distribution and long-term changes of net-phytoplankton in the tidal freshwater estuary of Changjiang during wet season JIANG Zhibing, LIU Jingjing, LI Hongliang, et al (5917)
- Study of urban metabolic structure based on ecological network: a case study of Dalian LIU Gengyuan, YANG Zhifeng, CHEN Bin, et al (5926)
- Factors influencing of residents' tolerance towards wild boar in and near nature reserve: Taking the Heilongjiang Fenghuangshan Nature Reserve as the example XU Fei, CAI Tiju, JU Cunyong, et al (5935)
- Herdsmen's willingness to participate in ecological protection in Sanjiangyuan Region, China LI Huimei, ZHANG Anlu, WANG Shan, et al (5943)
- Analysis of first flush in rainfall runoff in Shenyang urban city LI Chunlin, LIU Miao, HU Yuanman, et al (5952)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于 1981 年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索生态学奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

本期责任副主编 陈利顶 编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 33 卷 第 18 期 (2013 年 9 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 33 No. 18 (September, 2013)

编 辑 《生态学报》编辑部
地址:北京海淀区双清路 18 号
邮政编码:100085
电话:(010)62941099
www.ecologica.cn
shengtaixuebao@rcees.ac.cn

主 编 王如松

主 管 中国科学技术协会

主 办 中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
地址:北京海淀区双清路 18 号
邮政编码:100085

出 版 科 学 出 版 社
地址:北京东黄城根北街 16 号
邮政编码:100717

印 刷 北京北林印刷厂

发 行 科 学 出 版 社
地址:东黄城根北街 16 号
邮政编码:100717
电话:(010)64034563
E-mail: journal@cspg.net

订 购 全国各地邮局

国外发行 中国国际图书贸易总公司
地址:北京 399 信箱
邮政编码:100044

广告经营 京海工商广字第 8013 号
许 可 证

Edited by Editorial board of
ACTA ECOLOGICA SINICA
Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
Tel: (010)62941099
www.ecologica.cn
shengtaixuebao@rcees.ac.cn

Editor-in-chief WANG Rusong

Supervised by China Association for Science and Technology

Sponsored by Ecological Society of China
Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS
Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China

Published by Science Press
Add: 16 Donghuangchenggen North Street,
Beijing 100717, China

Printed by Beijing Bei Lin Printing House,
Beijing 100083, China

Distributed by Science Press
Add: 16 Donghuangchenggen North
Street, Beijing 100717, China
Tel: (010)64034563
E-mail: journal@cspg.net

Domestic All Local Post Offices in China

Foreign China International Book Trading
Corporation
Add: P.O.Box 399 Beijing 100044, China



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元