DOI: 10.5846/stxb201312182983
李娜妮,何念鹏,于贵瑞.中国东北典型森林生态系统植物叶片非结构性碳水化合物研究.生态学报,2016,36(2): - .
Li N N, He N P, Yu G R.Evaluation of leaf non-structural carbohydrate contents in typical forest ecosystems in northeast China.Acta Ecologica Sinica, 2016,36(2): - .

中国东北典型森林生态系统植物叶片非结构性碳水化合物研究

李娜妮[1,2],何念鹏[1,*],于贵瑞[1]
1 中国科学院地理科学与资源研究所 生态系统网络观测与模拟重点实验室,北京 100101
2 中国科学院大学,北京 100049

摘要:植物叶片的非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC)不仅可以反应植物的碳供应状况,也能反应植物对外界环境的适应策略。本文利用传统的蒽酮比色法测定了东北三个典型森林生态系统(呼中、凉水和长白山)242 种常见植物叶片的非结构碳水化合物,探讨了温带主要森林植物叶片 NSC 沿纬度梯度的变化趋势及其在物种—生活型—群落间的分布规律。实验结果表明:三个典型森林生态系统植物叶片可溶性糖、淀粉和 NSC 含量均呈偏正态分布,多数物种的含量偏中低水平;242 种植物叶片可溶性糖、淀粉和 NSC 的平均含量分别为 63.31、65.66 和 128.96 mg/g。在所调查的森林生态系统中,叶片可溶性糖、淀粉和 NSC 含量在不同生活型中表现各异。此外,乔木植物叶片的可溶性糖、淀粉和 NSC 含量从北到南呈递增趋势,呼中最低,凉水次之,长白山最高。乔木淀粉含量均表现为落叶树种大于常绿树种,可溶性糖和 NSC 含量变化趋势复杂。本文结果不仅为阐明东北主要森林生态系统植被碳代谢和生长适应对策提供数据基础,而且对理解植物对未来气候变化的响应机理提供数据支撑。

关键词:淀粉; 非结构性碳水化合物; 可溶性糖; 生活型; 森林; 生态系统

Evaluation of leaf non-structural carbohydrate contents in typical forest ecosystems in northeast China

LI Nani[1,2], HE Nianpeng[1,*], YU Guirui[1]
1 *Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100101, *China*
2 *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*

Abstract: Carbohydrates are utilized as an energy source during metabolism. Additionally, they are the primary photosynthates, and are important in other metabolic processes in plants. Plant carbohydrates are classified as either structural carbohydrates (SCs) or non-structural carbohydrates (NSCs). SCs, such as lignin and cellulose, are primarily used for the construction of plant morphology. NSCs, such as glucose and starch, are mainly used in metabolic processes. The NSC contents in leaves represent not only the supply of carbon, but also, to some extent, the adaptation mechanisms of plant species in response to the environmental changes. Leaf NSCs are mainly composed of soluble sugars and starch. The soluble sugars in leaves are primarily glucose, sucrose, and fructose, and play important roles in plant physical adaptation mechanisms. In contrast, starch is used for long-term energy storage.

We used the anthrone colorimetric method to determine the NSC levels (soluble sugar + starch) in the leaves of 242

基金项目:国家自然科学基金重大项目(31290221);公益性行业科研(20120902);国家科技支撑计划(2012BAC01B08)
收稿日期:2013-12-18; **网络出版日期**:2015- -
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: henp@ igsnrr.ac.cn

plant species that are commonly found in three forest ecosystems in northeast China (Huzhong, Liangshui, and Changbaishan). We assessed the variations in NSC contents at the species, plant life form, and community levels. We also analyzed the changing trends in the leaf NSC content and its components with temperature. The frequency distributions for leaf NSC and its components were highly skewed, and the content levels of leaf NSCs and their components were medium to low in most plant species. The average concentrations of soluble sugars, starch, and NSCs in 242 plant species were 63.31, 65.66, and 128.96 mg/g, respectively. These values varied significantly across plant life forms. The leaf soluble sugar content in trees was 76.87 mg/g, which was significantly higher than that in shrubs and herbs. The leaf starch content in herbs was 71.92 mg/g, which was significantly higher than that in trees and shrubs. The NSC content in trees was 133.82 mg/g, and was higher than that in shrubs and herbs. Furthermore, leaf soluble sugars, starch, and NSC in trees increased from north to south in the three forest ecosystems. The average soluble sugars content in trees in Huzhong, Liangshui, and Changbaishan were 58.60, 65.91, and 99.96 mg/g, respectively, the average starch contents in trees in Huzhong, Liangshui, and Changbaishan were 55.83, 65.07, and 75.93 mg/g, respectively, and the average NSC contents in trees in Huzhong, Liangshui, and Changbaishan were 111.14, 121.32, and 153.72 mg/g, respectively. The leaf starch contents were higher in deciduous trees than in evergreen trees, but there were no apparent differences between the leaves of deciduous and evergreen trees in terms of soluble sugar.

In conclusion, these data support the carbon limitation hypothesis, which states that NSC contents decline with decreasing temperature from south to north owing to reduced carbon assimilation. Our findings provide basic data on carbon metabolism and the adaptation strategies of plant species in a typical forest ecosystem in northeast China, and provide new insights into the underlying mechanisms and responses of plant species to future climate changes.

Key Words: starch; non-structural carbohydrate; soluble sugar; life form; forest; ecosystem

碳水化合物作为植物光合作用的主要产物,在植物体内的存在形式通常可分为结构性碳水化合物和非结构性碳水化合物[1]。结构性碳水化合物(如木质素和纤维素)主要用于支持植物体的形态构建[2],非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC)则是参与植物生命过程的重要物质[3],是植物碳吸收与碳消耗关系的一种度量[4],通常可以反应植物整体的碳供应状况[5-6]、可供植物生长利用的物质水平[7]和对外界环境的适应策略[6]。植物非结构性碳水化合物主要包括可溶性糖和淀粉[8]。可溶性糖是植物可被重新利用的光合作用产物,主要包括葡萄糖、果糖和蔗糖等。植物体内可溶性糖的含量在植物生长发育过程中变化很大[5],且与环境因子变化密切相关,是植物通过生理调节适应环境变化的重要机制[4]。淀粉是植物主要的长期能量储存物质之一,是植物贮藏器官中最主要的碳水化合物[9]。通过研究植物体内非结构性碳水化合物及其组分的含量变化,可以了解植物碳水化合物的供应状况[10]。

叶片作为植物光合作用的器官,其非结构性碳水化合物及其组分是植物光合作用的主要产物,也是植物合成各种物质的基础。目前,植物叶片的非结构性碳水化合物对温度变化的响应的研究较少,其中有两种机理性假说被较多地用于解释环境温度对植物叶片碳水化合物含量的影响[11]。第一种假说为“碳平衡失调”假说[12],该假说认为:低温导致碳供应不足,碳水化合物水平下降[8],不能满足植物生长需要。该假说目前主要用于解释高山林线的形成。第二种假说为“植物叶片渗透压调节假说”,该假说认为:低温等胁迫条件导致植物叶片中非结构性碳水化合物含量的增加,渗透势增加,提高溶质浓度,降低水势以适应低温环境,维持自身正常生长代谢[13]。然而,对上述两种假设的验证集中于垂直海拔梯度[12]和控制实验[13],它们是否在不同纬度带上森林生态系统中适用仍值得商榷。此外,本文试图探讨植物叶片非结构性碳水化合物在物种-生活型-群落之间是否具有规律性变化以及能否反应该地区植物对温度的响应。

目前草原生态系统植物 NSC 含量的变化以及对温度和水分的响应已有研究,比如白可喻等人对荒漠草原 12 种牧草贮藏 NSC 含量变化规律进行了研究[14],但这些研究大多集中在个体水平[8][12-14],系统地在生态

系统尺度开展的研究仍未见报道。本文以温带典型森林生态系统 242 种植物叶片为研究对象,通过比较分析植物叶片 NSC 及其组分的含量变化,揭示温带典型森林生态系统植物叶片 NSC 及其组分的含量沿纬度带的变化趋势以及 NSC 在不同生活型植物之间的分布规律,为更好地阐明森林生态系统植被碳代谢和生长适应对策提供基础数据,为研究植物对气候变化及地带性植被生物学提供理论基础。

1　研究地区概况和研究方法

1.1　样地选择和研究区概况

研究地点选择在大兴安岭、小兴安岭和长白山地区。上述三个森林生态系统是我国温带最具有代表性的森林生态系统。为了保证不受人为因素或者尽量少受人为因素干扰,所有采样点均选择在国家级自然保护区内(大兴安岭的呼中自然保护区、小兴安岭的凉水自然保护区和长白山自然保护区)。具体概况见表 1。

表 1　研究区地理概况及基本气候信息

Table 1　Basic geographical and climatic information of the study sites

采样点 Sites	纬度/(N) Latitude	经度/(E) Longitude	年平均温度 Mean annual temperature /℃	年均降水量 Mean annual precipitation/mm	平均海拔 Altitude/m
呼中保护区	51°46′	123°01′	- 3.67	473	812
凉水保护区	47°11′	128°54′	0.01	648	400
长白山保护区	42°24′	128°05′	2.79	691	784

呼中自然保护区位于我国大兴安岭伊勒呼里山北坡、呼玛河中上游[15]。地处东经 123°01′,北纬 51°46′,海拔高度为 812 m,年平均温度为-3.67 ℃,年平均降雨量为 473 mm,降水量季节分配变化较大,降雨量主要集中在夏季。地带性土壤主要为棕色针叶林土,植被类型主要为寒温带针叶林。主要优势乔木为落叶松(*Larix gmelinii* Rupr.)、樟子松(*Pinus sylvestris* L.)和白桦(*Betula platyphylla* Suk.)等,灌木层主要有兴安杜鹃(*Rhododendron dauricum* L.)、杜香(*Ledum palustre* L.)和笃斯越桔(*Vaccinium uliginosum* L.)等,常见的草本植物主要有小叶章(*Deyeuxia angustifolia* Vickery.)和东方草莓(*Fragaria orientalis* Losinsk.)等[16]。

凉水自然保护区位于黑龙江省伊春市带领区境内。地处东经 128°54′,北纬 47°11′,海拔高度为 400 m,年平均温度为 0.01 ℃,年平均降雨量为 648 mm,且多集中在夏季。地带性土壤为暗棕色森林土,植被类型为温带红松针阔叶混交林。主要优势乔木有红松(*P. koraiensis* Siebold & Zucc.)、红皮云杉(*Picea koraiensis* Nakai.)、落叶松(*L. gmelinii* Rupr.)、白桦(*B. platyphylla* Suk.)等,优势灌木主要有刺五加(*Acanthopanax senticosus* Harms.)、石蚕叶绣线菊(*Spiraea chamaedryfolia* L.)、早花忍冬(*Lonicera praeflorens* Batalin.)等[17]。林下草本植物主要有山茄子(*Brachybotrys paridiformis* Maxim.)、溪木贼(*Equisetum fluviatile* L.)、东北蹄盖蕨(*Athyrium brevifrons* Nakai.)等[18]。

长白山自然保护区位于吉林省东南部长白山林区,地处东经 128°05′,北纬 42°24′,海拔高度为 784 m,年平均温度为 2.79 ℃,年平均降雨量为 691 mm,降水量季节分配变化较大,降雨量主要集中在生长季节 6—9 月份[19]。土壤类型为山地暗棕色森林土,植被类型主要为红松阔叶混交林。乔木层的主要建群种有红松(*P. koraiensis* Siebold & Zucc.)、紫椴(*Tilia amurensis* Rupr.)、蒙古栎(*Quercus mongolica* Fisch.)等,优势种有落叶松(*L. gmelinii* Rupr.)、臭冷杉(*Abies nephrolepis* Maxim.)、榆树(*Ulmus pumila* L.)等[20],灌木层主要有毛榛(*Corylus mandshurica* Maxim.)、刺五加(*A. senticosus*Harms)、东北茶藨子(*Ribes mandshuricum* Kom.)和狗枣猕猴桃(*Actinidia kolomikta* Rupr& Maxim.)等。林下草本植物的常见种有山茄子(*B. paridiformis* Maxim.)、透骨草(*Phryma leptostachya* L.)等。

1.2　研究方法

1.2.1　野外取样

2013 年 7 月 1—8 日,依次在呼中,凉水和长白山自然保护区进行样品采集。在每个采样地点,选取具有

代表性的 30 m × 40 m 样地,重复数 4 个。在每个样地内采集乔木、灌木和草本叶片。乔木样品采集:每个树种选择生长正常的树木,再根据不同层次和方位,用高枝剪或人工爬树的方法采集树冠中上部东南西北 4 个不同方向的小枝 4 个,获取叶片的混合样品;本研究以每个样地内的 1 株树为 1 个重复,4 株树作为 4 个重复[21]。灌木样品采集:在 30 m × 40 m 样地内采集灌木中部偏上叶片,获得混合叶片样品。草本样品采集:采集样地内各个物种的地上部鲜叶,获得混合叶片样品。野外采样后,将采集到的叶子及时放入内置冰块的保温箱中,回到室内对叶片进行简单筛选,并擦净表面污物,随后放入冰箱进行常规冷冻保存。本研究物种采集情况如下:呼中 92 个物种、凉水 105 个物种,长白山 115 个物种;如果考虑到不同地点重复出现的物种,共采集了 242 种植物的叶片样品,其中乔木有 39 种,灌木 57 种,草本 134 种。

1.2.2 样品分析

选取冷冻的植物鲜叶,剪碎混匀,每份称取 0.2 g,每个树种 4 个重复; 放入 20 mL 试管中,加蒸馏水并用塑料薄膜封口,在沸水浴中提取叶片可溶性糖溶液,冷却后进行过滤定容。采用高氯酸法,提取可溶性糖溶液过滤后试管中的剩余残渣中的淀粉溶液, 本文的测试方法采用经典的蒽酮比色法[22-23],利用紫外可见分光光度计(UV-1700,岛津仪器有限公司,苏州)在 630 nm 处对可溶性糖和淀粉的吸光值进行测定并计算其含量。

1.2.3 数据分析方法

数据统计分析在 Excel 2003 和 SPSS 12.0 软件系统下完成。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)分析不同生活型植物叶片可溶性糖、淀粉和非结构性碳水化合物的差异显著性水平,显著性水平为 $P = 0.05$,图表绘制主要由 Excel 2003 和 Origion 8.0 来完成。

2 结果与分析

2.1 物种水平非结构性碳水化合物

2.1.1 可溶性糖含量

东北三个典型森林生态系统 242 种植物叶片的可溶性糖含量存在很大的变异幅度,变化范围为 13.52—218. 45 mg/g,分布在 110 mg/g 以下的物种数占 90%以上(图 1D)。其中,呼中 92 种植物叶片可溶性糖含量的变化范围为 13.52—218. 45 mg/g,平均值为 55.31 mg/g(图 1A);凉水 105 种植物叶片可溶性糖含量值的变化范围为 13.97—141.57 mg/g,平均值为 56.25 mg/g(图 1B);长白山 114 种植物叶片可溶性糖含量值的变化范围为 16.42—210.63 mg/g,平均值为 77.80 mg/g(图 1C)。三个典型森林生态系统植物叶片可溶性糖含量均呈偏正态分布,分布范围集中在 10—150 mg/g 的物种数均占 90%以上。

2.1.2 淀粉含量

东北三个典型森林生态系统 242 种植物叶片淀粉含量的变化范围为 8.46—188.68 mg/g,90%的物种分布在 130 mg/g 以下(图 1H)。呼中植物叶片淀粉含量的变化范围为 8.46—188.68 mg/g,均值为 55.83 mg/g(图 1E)。凉水的变化范围为 12.68—225.55 mg/g,均值为 65.07 mg/g(图 1F)。长白山的变化范围为 12.68—225.55 mg/g 均值为 75.93 mg/g(图 1G)。三个典型森林生态系统淀粉含量值呈偏正态分布,90%的分布范围集中在 8.46—188.68 mg/g 之间。

2.1.3 非结构性碳水化合物含量

242 种植物叶片 NSC 的变化范围为 33.45—379.72 mg/g,90%以上的物种分布在 30—240 mg/g 之间(图 1L)。呼中植物叶片 NSC 含量的变化范围为 33.80—379.72 mg/g,平均值为 114.14 mg/g(图

1I)。凉水植物叶片 NSC 含量的变化范围为 33.69—301.75 mg/g,平均值为 121.32 mg/g(图 1J)。长白山植物叶片 NSC 含量值的变化范围为 32.45—337.51 mg/g,平均值为 153.72 mg/g(图 1K)。三个典型森林生态系统 NSC 含量值呈偏正态分布,90%的分布范围集中在 30—300 mg/g 之间。

2.2 不同生活型植物叶片非结构性碳水化合物

2.2.1 可溶性糖含量

不同生活型植物叶片可溶性糖含量有所差异。东北三个典型森林生态系统乔木可溶性糖含量为 76.87

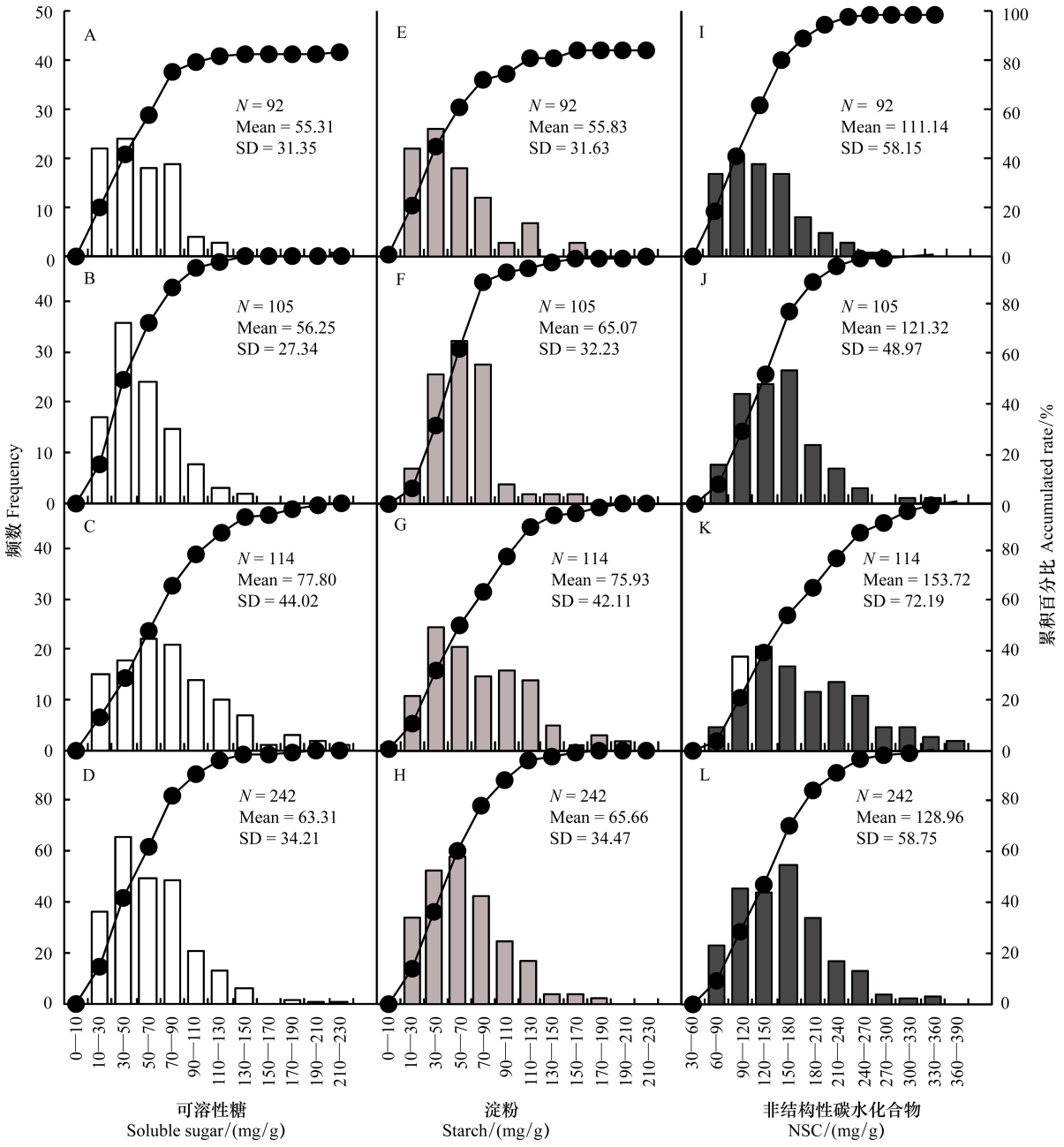


图 1　东北典型森林生态系统植物叶片非结构性碳水化合物分布

Fig. 1　Distributions of leaf non-structural carbohydrates (NSC) in typical forest Ecosystems in northeast China

A, E, I 代表呼中; B, F, J 代表凉水; C、G、K 代表长白山; D, H, L 代表三个典型森林生态系统

mg/g,显著高于灌木和草本的可溶性糖含量($P < 0.05$),其次为草本植物叶片可溶性糖含量为 60.66 mg/g,灌木植物叶片可溶性糖含量最低,为 59.57 mg/g(图 2D)。呼中、凉水和长白山植物均表现为乔木叶片的可溶性糖含量最高,分别为 58.60、65.91 和 99.96 mg/g(图 2A, B, C)。

2.2.2　淀粉含量

东北三个典型森林生态系统草本叶片淀粉含量为 71.92 mg/g,显著高于乔木和灌木叶片淀粉含量($P < 0.05$),灌木次之,乔木最低,其淀粉含量分别为 57.73 和 56.95 mg/g(图 2H)。呼中、凉水和长白山植物均表现为草本叶片的淀粉含量最高,分别为 58.04、70.70 和 81.01 mg/g(图 2E, F, G)。

2.2.3　非结构性碳水化合物含量

东北三个典型森林生态系统乔木叶片 NSC 含量为 133.82 mg/g,略高于灌木和草本叶片 NSC 含量,草本次之

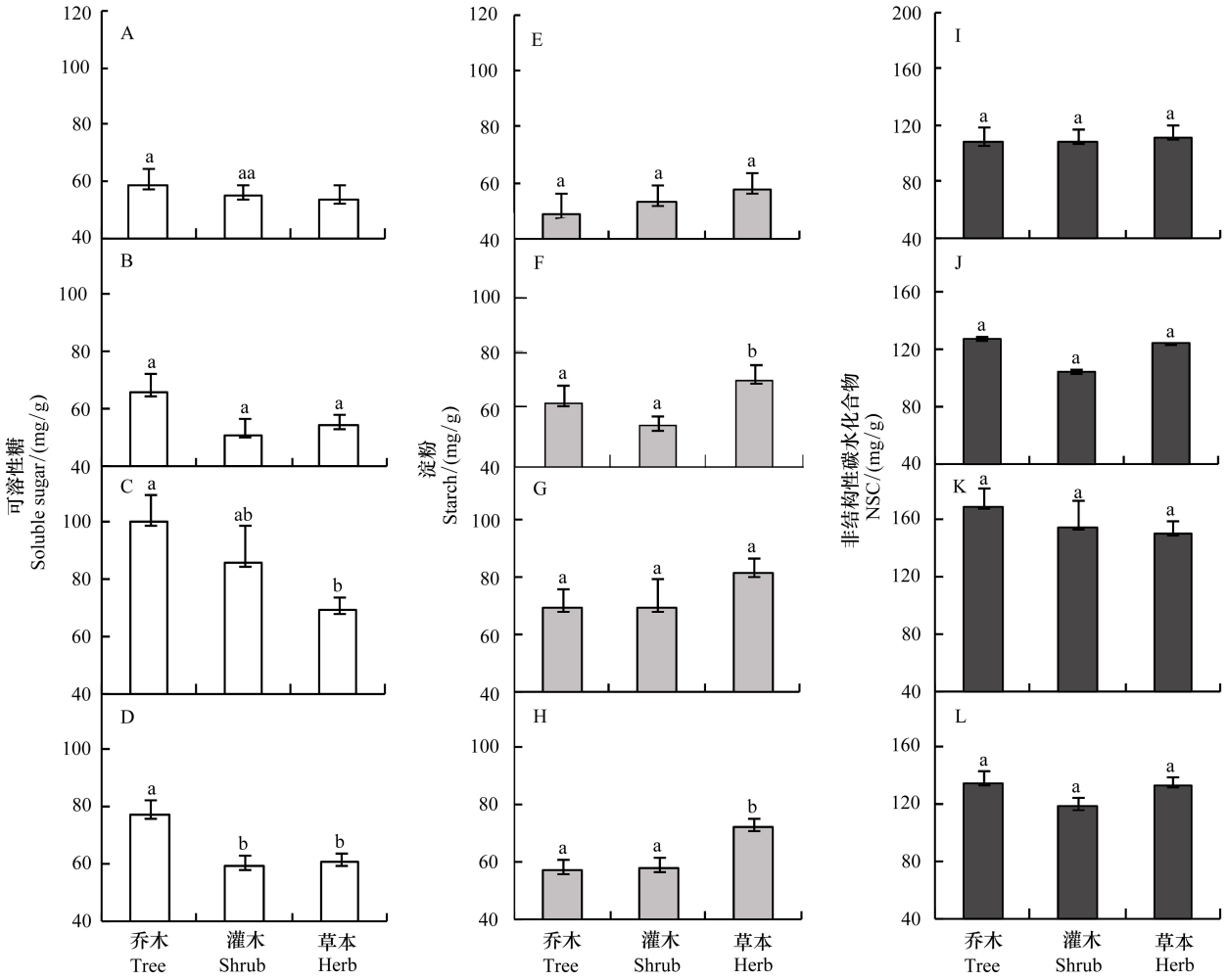


图 2 不同生活型植物叶片非结构性碳水化合物含量

Fig. 2 Comparisons of leaf non-structural carbohydrates (NSC) among different plant life forms in northeast China

A, E, I 代表呼中; B, F, J 代表凉水; C, G, K 代表长白山; D, H, L 代表东北三个典型森林生态系统

(132.59 mg/g),灌木最低(117.30 mg/g)(图 2L)。呼中草本叶片 NSC 含量略高于灌木和乔木(图 2I)。凉水和长白山乔木叶片 NSC 含量最高,分别为 128.12 和 169.03 mg/g,略高于灌木和草本叶片 NSC 含量(图 2J, K)。

2.3 乔木叶片非结构性碳水化合物含量

2.3.1 乔木叶片非结构性碳及其组分含量

东北三个典型森林生态系统乔木叶片可溶性糖、淀粉和 NSC 含量沿着纬度(或温度梯度)从北到南表现为递增趋势,表现为呼中 < 凉水 < 长白山(图 3)。乔木叶片可溶性糖含量从北到南呈递增趋势:呼中(58.60 mg/g)< 凉水(65.91 mg/g)< 长白山(99.96 mg/g)(图 3A)。乔木叶片淀粉含量表现为:呼中(55.83 mg/g)< 凉水(65.07 mg/g)< 长白山(75.93 mg/g)(图 3B)。乔木叶片 NSC 含量从北到南呈递增趋势:呼中 (111.14 mg/g)< 凉水 (121.32 mg/g)< 长白山(153.72 mg/g)。

2.3.2 落叶与常绿乔木植物叶片非结构性碳水化合物及其组分含量

东北三个典型森林生态系统中落叶乔木与常绿乔木 NSC 及其组分含量有所差异,但差异不显著($P > 0.05$)。呼中落叶乔木可溶性糖含量(60.90 mg/g)、淀粉含量(51.24 mg/g)和 NSC 含量(112.14 mg/g)均大于常绿乔木的可溶性糖含量(26.42 mg/g)、淀粉含量(19.01 mg/g)和 NSC 含量(45.42 mg/g)(图 4)。凉水落叶乔木淀粉含量(64.31 mg/g)高于常绿乔木淀粉含量(50.28 mg/g),落叶乔木可溶性糖和 NSC 含量小于常绿乔木(图 4)。长白山落叶乔木可溶性糖含量(102.46 mg/g)、淀粉含量(72.44 mg/g)和 NSC 含量(174.90 mg/g)

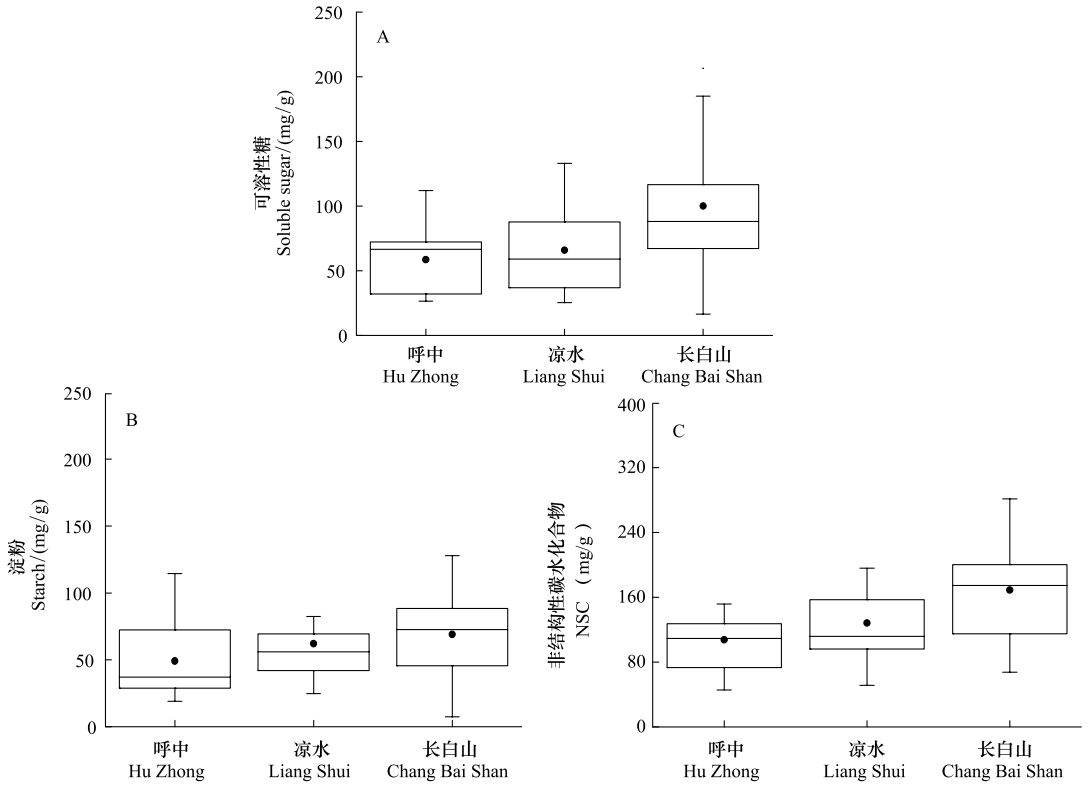


图 3　东北典型森林生态系统乔木叶片非结构性碳水化合物含量

Fig. 3　Comparisons of leaf non-structural carbohydrates (NSC) in trees in forests of northeast China

均大于常绿乔木的可溶性糖含量(72.44 mg/g)、淀粉含量(32.00 mg/g)和 NSC 含量(104.43 mg/g)(图 4)。

3　讨论

3.1　植物叶片非结构性碳水化合物的空间变异及其机理

温带三个典型森林生态系统中植物叶片可溶性糖、淀粉和 NSC 的空间分布格局一致,即从北到南呈递增趋势。本研究显示,在东北三个典型森林生态系统中,植物叶片可溶性糖含量、淀粉含量

和 NSC 含量均表现为呼中 < 凉水 < 长白山(图 1)。本研究所得结论验证了本文中所提到的"碳平衡失调"假说[12]。沿着纬度带从南到北,温度降低,低温导致植物体碳供应水平降低,碳水化合物供应不足[8]。证明了高山林线假说之一的"碳平衡失调"假说[12],也适用于解释东北典型森林生态系统中植物叶片可溶性糖、淀粉和 NSC 含量的变化趋势。但本结论与前言中所提到的"植物叶片渗透压调节假说"中的低温导致细胞渗透势增加,植物为了保持正常的新陈代谢,会增加体内的非结构性碳水化合物含量不符[13]。该假设在不同海拔梯度和控制实验研究中得到了证实,但在本文未得到证实,可能是因为本研究是在水平方向上探讨温度梯度对植物叶片 NSC 的影响,但是温度梯度是在东北这个大区域背景下,温度梯度太小验证不了"植物叶片渗透压调节假说"[13]。如果森林样带放大到具有极值温度区的情况下,NSC 及其组分含量的变化趋势是否会支持该假说,还有待进一步研究。

3.2　不同生活型非结构性碳水化合物含量的差异

在东北三个典型森林生态系统中,不同生活型植物叶片中可溶性糖、淀粉和 NSC 含量有所差异(图 2)。呼中、凉水和长白山乔木叶片可溶性糖含量和 NSC 含量最高(图 2 A, B, C, D, I, J, K, L),草本叶片淀粉含量最高(图 2 E, F, G, H)。森林生态系统在长期的竞争与适应过程中,形成了比较稳定的植被群落[24]。根据外貌特征森林群落主要可以分为乔木层、灌木层和草本层。乔木层为森林群落中的优势层,接收到的光照最强,光合作用最为充分,植物叶片的碳同化能力最大,NSC 和可溶性糖分别作为植被光合作用的主要产物和

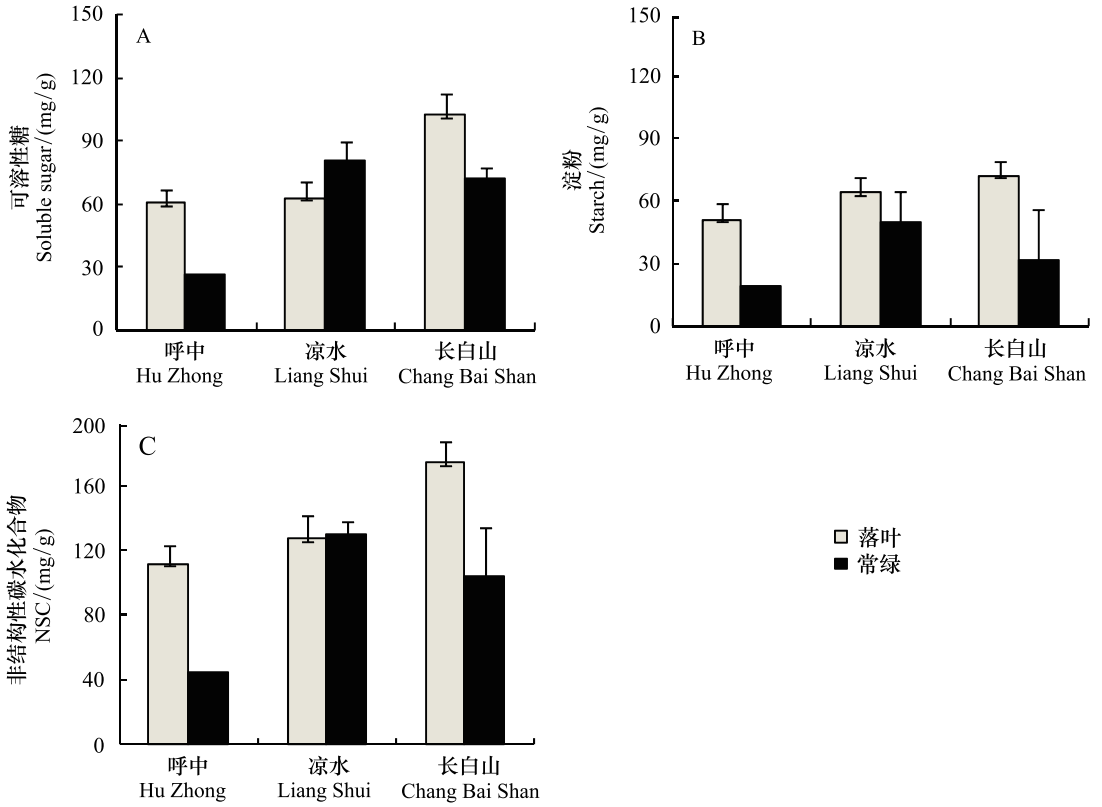


图 4 落叶乔木与常绿乔木叶片非结构性碳水化合物的比较(均值 ± 标准误)

Fig. 4 Comparisons of leaf non-structural carbohydrates (NSC) between deciduous and evergreen trees in northeast China Data represent the mean ± SE

可被重新利用的光合作用产物,推断其含量也会最高[25-26]。与乔木层相比,灌木层和草本层处于次优势层,由于乔木层的遮挡,吸收的太阳辐射低于乔木层,植物叶片的碳同化能力相对较弱,所以 NSC 和可溶性糖含量低于乔木层。

3.3 乔木非结构性碳水化合物含量的差异

乔木层作为森林群落中的优势层,关注乔木植物叶片的 NSC 及其组分含量对研究森林生态系统碳吸收与碳代谢有很大的贡献。与以往研究相比较,本研究中乔木叶片的 NSC 含量与 Hoch 等[4]对温带树种叶片 NSC 含量的研究结果相符(100—170 mg/g)。本文乔木的研究结果(133.82 mg/g)略低于印婧婧等[27]测得的内蒙古半干旱区植物叶片 NSC 含量的均值为 161 mg/g。施政等[10]对祁连圆柏 NSC 含量的研究结果大约为 40—50 mg/g,低于本文所测得的东北 242 种植物叶片的 NSC 含量。原因可能有两方面,一方面可能由其所处自然环境条件的差异性导致;另一方面可能由物种之间的差异性所致。乔木层作为东北典型森林生态系统的优势层,从南到北,随着温度的降低,NSC 含量呈递减的趋势,在一定程度上支持了“碳平衡失调”假说,当处于低温环境条件下时,植物既需要充足的碳水化合物维持其生长,也需要充足的可溶性碳水化合物来提高其在低温环境下的生存能力[6]。本研究中,呼中和长白山可溶性糖和 NSC 含量均表现为落叶乔木大于常绿乔木树种,三个典型森林生态系统的淀粉含量均表现为落叶乔木大于常绿乔木,可能是因为落叶树在落叶前积累更多的 NSC 储备,以应对冬季的维持呼吸消耗和早春展叶生长的需要[28]。

4 结论

东北典型森林生态系统 242 种植物叶片可溶性糖含量为 63.31 mg/g,淀粉含量为 65.66 mg/g,NSC 含量为 128.96 mg/g;沿着纬度带从北到南,可溶性糖、淀粉和 NSC 呈递增趋势,一定程度上验证了“碳平衡失调假说”。三个典型森林生态系统乔木叶片可溶性糖和 NSC 含量最高,草本叶片淀粉含量最高,该结果与乔木层

处于优势层等基本理论一致。东北三个典型森林生态系统乔木可溶性糖、淀粉和 NSC 含量从北到南呈递增趋势。三个典型森林生态系统中落叶乔木的淀粉含量均大于常绿乔木,可能是由于落叶树在落叶前需要积累更多的 NSC 储备的原因导致。

参考文献(References):

[1] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 杨景成. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展. 植物学通报, 2002, 19(1): 30-38.

[2] 江志坚, 黄小平, 张景平. 环境胁迫对海草非结构性碳水化合物储存和转移的影响. 生态学报, 2012, 32(19): 6242-6250.

[3] 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.

[4] Hoch G, Richter A, Körner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. Plant, Cell and Environment, 2003, 26(7): 1067-1081.

[5] Trom E R, Sheath G W, Bryant A M. Seasonal variations in total nonstructural carbohydrate and major element levels in *perennial ryegrass* and *paspalum* in a mixed pasture. New Zealand Journal of Agriculture Research, 1989, 32(2): 157-165.

[6] 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.

[7] 史建伟, 张育平, 王孟本, 李俊英, 张国明. 植物体内非结构性碳水化合物变化及其影响因素. 湖北农业科学, 2008, 47(1): 112-115.

[8] 李迈和, Kräuchi N K. 全球高山林线研究现状与发展方向. 四川林业科技, 2005, 26(4): 36-42.

[9] 李东胜, 史作民, 刘世荣, 耿丽君. 南北样带温带区栎属树种种子化学组成与气候因子的关系. 生态学报, 2012, 32(24): 7857-7865.

[10] 施征, 白登忠, 雷静品, 肖文发. 祁连圆柏光合色素与非结构性碳水化合物含量对海拔变化的响应. 西北植物学报, 2012, 32(11): 2286-2292.

[11] 李蟠, 孙玉芳, 王三根, 王小丹, 蔡小虎, 朱万泽, Paolo C, 李迈和. 贡嘎山地区不同海拔冷杉比叶质量和非结构性碳水化合物含量变化. 应用生态学报, 2008, 19(1): 8-12.

[12] Körner C. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. 2nd ed. Berlin, Heidelberg Springer-Verlag, 2003.

[13] 周永斌, 吴栋栋, 于大炮, 隋琛莹. 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, 2009, 33(1): 118-124.

[14] 白可喻, 赵萌莉, 许志信, 卫智军, 韩国栋. 荒漠草原 12 种牧草贮藏碳水化合物含量变化规律的研究. 内蒙古草业, 1997, 29(1): 42-46.

[15] 刘志华, 常禹, 胡远满, 李月辉, 王金海, 荆国志, 张红新, 张长蒙. 呼中林区与呼中自然保护区森林粗木质残体储量的比较. 植物生态学报, 2009, 33(6): 1075-1083.

[16] 吕久俊, 李秀珍, 胡远满, 王宪伟, 刘宏娟, 邴龙飞. 呼中自然保护区多年冻土活动层厚度的影响因子分析. 生态学杂志, 2007, 26(9): 1369-1374.

[17] 刘宏伟, 陈立新, 马海娟, 乔璐, 张杰. 凉水自然保护区主要森林类型土壤磷季节动态及有效性. 东北林业大学学报, 2010, 38(4): 62-65.

[18] 王轶, 邹莉, 王义. 凉水自然保护区原始阔叶红松林土壤微生物的主要生理类群及分布. 东北林业大学学报, 2008, 36(3): 16-17, 48-48.

[19] 姜超, 黄珍, 方晓雨, 程艳霞. 长白山 5 种槭属植物光合及反射光谱特性. 应用与环境生物学报, 2013, 19(4): 713-717.

[20] 胡嵩, 张颖, 史荣久, 韩斯琴, 李慧, 徐慧. 长白山原始红松林次生演替过程中土壤微生物生物量和酶活性变化. 应用生态学报, 2013, 24(2): 366-372.

[21] 任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 方华军, 孙晓敏. 中国东部南北样带森林生态系统 102 个优势种叶片碳氮磷化学计量学统计特征. 应用生态学报, 2012, 23(3): 581-586.

[22] Dubois M, Gilles K A, Hamilton J K, Rebers P A, Smith F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Analytical Chemistry, 1956, 28(3): 350-356.

[23] Hewitt B R. Spectrophotometric determination of total carbohydrate. Nature, 1958, 182(4630): 246-247.

[24] Schulze E D. Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations // Physiological Plant Ecology II. Berlin Heidelberg: Springer, 1982: 615-676.

[25] Litton C M, Ryan M G, Knight D H. Effects of tree density and stand age on carbon allocation patterns in postfire lodgepole pine. Ecological Applications, 2004, 14(2): 460-475.

[26] Rachmilevitch S, Huang B, Lambers H. Assimilation and allocation of carbon and nitrogen of thermal and nonthermal Agrostis species in response to high soil temperature. New Phytologist, 2006, 170(3): 479-490.

[27] 印婧婧, 郭大立, 何思源, 张蕾. 内蒙古半干旱区树木非结构性碳、氮、磷的分配格局. 北京大学学报: 自然科学版, 2009, 45(3): 519-527.

[28] Kobe R K. Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. Oikos, 1997, 80: 226-233.