

DOI: 10.5846/stxb201808091693

章异平, 曹鹏鹤, 徐军亮, 海旭莹, 吴文霞, 焦保武, 沈梦文, 王瑞. 秦岭东段栓皮栎叶片非结构性碳水化合物含量的季节动态研究. 生态学报, 2019, 39(19): - .
Zhang Y P, Cao P H, Xu J L, Hai X Y, Wu W X, Jiao B W, Shen M W, Wang R. Seasonal dynamics of non-structural carbohydrate contents in leaves of *Quercus variabilis* growing in the east Qinling Mountain range. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(19): - .

秦岭东段栓皮栎叶片非结构性碳水化合物含量的季节动态研究

章异平¹, 曹鹏鹤^{1,2}, 徐军亮^{1,*}, 海旭莹^{1,3}, 吴文霞¹, 焦保武⁴, 沈梦文¹, 王瑞¹

1 河南科技大学林学院, 河南洛阳 471000

2 南京林业大学生物与环境学院, 江苏南京 210037

3 西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100

4 全宝山林场, 河南洛宁 471717

摘要: 研究树木叶片非结构性碳水化合物 (Nonstructural carbohydrate, NSC) 组分的季节变化是掌握树木碳代谢规律的基础, 也有利于判断以往研究仅凭生长季单次或几次 (<5 次) 的取样方法是否存在一定局限性。本研究以秦岭东段栓皮栎 (*Quercus variabilis* Blume) 优势群落为研究对象, 在其分布的海拔上下限 (650 m 和 970 m), 于 2016 年 5 月至 2017 年 5 月, 通过月尺度周期性取样 (共计 9 次), 测定栓皮栎叶片 NSC 及其组分含量, 并观测同期叶片物候变化。结果显示: (1) 栓皮栎叶片 NSC 及其组分季节变化差异显著 ($p < 0.05$), 可溶性糖、淀粉和 NSC 变异系数分别为 20.99%、52.28% 和 25.96%; (2) 整体而言, 栓皮栎叶片 NSC 最小值在展叶初期 (3 月末—4 月初, 5% 左右), 最大值在展叶末期 (5 月上旬, 12% 左右), 之后 NSC 呈持续下降趋势。不同海拔 NSC 极值出现时间略有不同, 叶片物候可能是影响年内极值的主要原因。 (3) 栓皮栎叶片 NSC 组成以可溶性糖为主 (65%), 这可能是树种在暖温带所采取的生长策略。 (4) 海拔对栓皮栎叶片 NSC 及其组分影响差异不显著, 低海拔栓皮栎叶片 NSC 及其组分含量略大于高海拔。研究结果说明, 栓皮栎叶片 NSC 含量存在明显的季节波动, 适当加大 NSC 采样频率对于正确理解树木碳代谢十分必要。

关键词: 非结构性碳水化合物 (NSC); 栓皮栎; 叶片物候; 季节动态; 海拔

Seasonal dynamics of non-structural carbohydrate contents in leaves of *Quercus variabilis* growing in the east Qinling Mountain range

ZHANG Yiping¹, CAO Penghe^{1,2}, XU Junliang^{1,*}, HAI Xuying^{1,3}, WU Wenxia¹, JIAO Baowu⁴, SHEN Mengwen¹, WANG Rui¹

1 College of Forestry, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471000, China

2 College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

3 College of Forestry, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

4 Henan Province Luoning Quanbao Mountain Forestry Farm, Luoning 471717, China

Abstract: Nonstructural carbohydrate (NSC) in plant tissues is a reservoir for carbon that fluctuates seasonally depending on the balance between supply via photosynthesis and demand for growth and respiration (the source-sink dynamics concept). High NSC concentration in tree tissue is generally interpreted as excessive supply relative to demand at that moment. Research into the seasonal dynamics of NSC concentrations in tree tissues throughout the year is indispensable to

基金项目: 国家自然科学基金 (41401063, 41801026); 河南科技大学博士科研基金 (4026-13480057); 河南科技大学 SRTP (2018385, 2018395)

收稿日期: 2018-08-09; **网络出版日期:** 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xujunliang@haust.edu.cn

gain insight into tree carbon supply status and nutrient metabolism, and thus an understanding of the tree growth mechanism. To determine the seasonal dynamics, i.e., the fluctuation and amplitude of NSC content in tree tissues, we conducted a field observational study by monitoring the NSC concentrations in leaves of the Chinese cork oak (*Quercus variabilis* Blume), and synchronously observing the phenology of those trees at some unevenly-aged secondary oak forests growing at its lower and upper distribution limits (650 m to 970 m a.s.l.) in the east Qinling Mountain range. Sampling intervals were set semimonthly/monthly during the leaf unfolding period from March to May, and monthly/bimonthly during the tree's full growing season from June to November. The time series of observation and sampling spanned from May 2016 to May 2017. The results reviewed some facts and phenomena, and a few inferences could be drawn. (1) The NSC concentrations in the oak tree leaves varied significantly with seasonal rhythms ($p < 0.05$). The coefficients of variation for soluble sugar, starch and NSC in leaves were 20.99%, 52.28%, and 25.96%, respectively. (2) The minimum and maximum concentrations of NSC in tree leaves were observed in mid-March/April and mid-May, respectively, with a slight difference between the two altitudes. At the lower elevation site, the minimum and maximum contents of NSC in oak leaves appeared in late March (5.69%) and early May (12.29%), respectively; whereas at the upper elevation, the minimum and maximum contents of NSC occurred in mid-April (4.54%) and early May (12.76%), respectively. After that, the NSC concentrations in oak leaves continuously declined from May to November throughout the growing season. The minimum and maximum NSC content could be partly explained by the simultaneous leaf phenological dynamics. During the period of bud break and leaf development (from March to April), canopy rebuilding consumed much of the carbohydrate reserves. Considering the deficit in carbon supply via the initial photosynthetic event coupled with the high carbon demand for growth, it was reasonable that the NSC concentration in *Q. variabilis* leaves reached their minimum during this period of leaf flourishing. (3) Soluble sugar was the major contributor to total NSC in oak leaves, accounting for ca. 65% of the total. As soluble sugars performed immediate functions whereas starch acted mostly as reservoirs for future use, it could be inferred that the *Q. variabilis*, a deciduous tree species growing typically in the warm temperate zone, developed this physiological feature naturally as its life strategy to survive the harsh winters of the temperate climate. (4) However, the NSC concentrations in leaves did not vary significantly with elevational changes. Generally, the NSC concentrations in leaves at the lower elevation sites were higher than that at the upper elevational sites. In conclusion, seasonal fluctuations of NSC in leaves of *Q. variabilis* varied significantly with the tree's phenological rhythms, particularly in the spring when the new growing season began. Therefore, increasing the sampling frequency of NSC and reducing the interval time is necessary for further understanding of NSC metabolism in relation to tree growth.

Key Words: nonstructural carbohydrate; *Quercus variabilis*; leaf phenology; seasonal dynamics; altitude

碳水化合物是植物光合作用的主要产物,依据其存在形式的不同,可进一步细分为结构性碳水化合物(SC, Structural Carbohydrate)和非结构性碳水化合物(NSC, Nonstructural Carbohydrate)^[1],其中 NSC 承担着植物生长代谢的能量供给角色^[2]。植物组织中 NSC 含量的大小(主要是可溶性糖和淀粉),被认为是植物碳同化与碳消耗(即供应与需求)平衡关系的结果。因此,研究植物组织中 NSC 含量的变化有助于掌握植物体内的碳平衡机制,了解植物的生理生态过程及其对环境的响应和适应机制。

叶片是植物光合作用的主要器官,是植物碳水化合物的源^[3]。当光合速率较高时,意味着植株碳水化合物供应充足,多余的碳水化合物常常以 NSC 形式在叶片中(或其他器官)积累;反之当碳水化合物供应不足时,叶片中 NSC 含量下降。因此,叶片是研究植物 NSC 含量的理想器官^[4]。树木叶片 NSC 含量受生物因子和非生物因子的共同影响,呈现复杂的规律性。前者主要指物种特性、生长阶段等因子,而后者主要指温度、水分、土壤等因子^[5]。刘万德^[6]对 20 个季风常绿阔叶树种 NSC 含量的变异来源研究指出,物种的生物学特性差异是影响 NSC 含量变化的主要因素。同一时间,不同生长型(乔木、灌木、藤本)、生活型(常绿、落叶)物

种的叶片 NSC 含量会存在明显差异^[7]。此外,受年内生长阶段影响,如萌芽、抽枝等,树木 NSC 含量随时间亦存在明显的季节波动^[8]。落叶树种冠层重建时,枝条 NSC 含量常常处于最低值^[9]。Song^[10]发现龟甲竹(*Phyllostachys heterocycla* (Carr.) Mitford)叶片 NSC 含量的最低值出现在 7 月,此时枝条正好进入快速生长期。相反,Hoch 等^[11]发现温带常见落叶阔叶树种,叶片 NSC 及其组分含量在 6 月生长初期含量最高,此后呈下降趋势,至 10 月落叶前最低。另一方面,叶片中 NSC 含量受温度、水分、光照等因素影响较大,其中温度和水分对 NSC 含量的影响比较突出^[12]。此类研究常分析不同海拔、纬度等地理要素对 NSC 的影响。NSC 随海拔的变化规律,常被用来研究高山林线的形成机理,为验证“碳平衡失调”假说或者“生长抑制”假说提供更多数据支持和案例研究^[13-14];NSC 随纬度的变化规律,常被用来研究植物分布的空间格局和驱动力,讨论植物的环境适应机制^[15]。

目前,关于树木叶片 NSC 含量的研究尚存在以下不足:(1)采样频次较低:多数对于叶片 NSC 的研究,多在生长周期内单次采样或者采样间隔较长^[16-17],获得数据对于树木在一个生长季的生理活动参考意义具有偶然性。(2)对叶片物候阶段缺乏同步性观测:探究叶片 NSC 含量季节动态原因时,对于叶片物候的关注较少。比如 Hoch 等^[11]由于缺乏同期叶片物候数据,只能给出月尺度上叶片 NSC 的变化趋势,无法合理解释其变化产生的原因。Foster^[18]基于 Meta 分析指出,叶片物候对树体内 NSC 含量及生长有直接影响。与落叶针叶树种相比,温带落叶阔叶树种更依赖存储于叶片和枝条中的 NSC,对叶片生长响应更加敏感。目前,结合叶片物候开展的树木叶片 NSC 季节动态研究主要集中在北美、北欧和地中海区域^[19-20],国内相关研究尚未见报道。由于不同气候区域,水分和热量的季节分布存在明显差异,不同于地中海气候,暖温带季风气候下树木叶片 NSC 的季节动态变化规律仍有待进一步研究。

栓皮栎(*Quercus variabilis* Blume)是东亚地区天然分布最广泛的树种之一^[21],在林业生产和生态环境保护中发挥着重要作用,是研究植物对气候变化响应与适应机理的理想树种^[22]。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,采用月尺度周期性取样的方法,研究栓皮栎叶片 NSC 及其组分含量的年内变化规律;并进一步结合同期叶片物候观测,探讨叶片生长阶段对 NSC 含量的影响;在栓皮栎集中分布的上下限,对比高低海拔叶片 NSC 含量的差异性,分析海拔对叶片 NSC 含量的影响。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本次研究的野外样地设置在河南省洛宁县秦岭东段全宝山国有林场,位于秦岭余脉熊耳山的北坡(34°5'43" N—34°10'56" N,111°22'32" E—113°32'28" E)。林场最高海拔 2100 m 左右,地形起伏较大,坡度 36°—50°,土壤以棕壤为主。受暖温带大陆性季风气候的影响,研究区年平均气温 10.5℃,年平均降水量 863.3 mm,年蒸发量 1562.8 mm,全年无霜期 186 天^[23]。该区主要植被类型有壳斗科(*Fagaceae*)、胡桃科(*Juglandaceae*)、禾本科(*Gramineae*)等。栎属植物(*Quercus*)在低海拔(< 1000 m)常为优势种,以次生林群落分布较多,栓皮栎(*Q. variabilis*)在此范围内常形成纯林。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可知(图 1),在观测期内(2016 年 5 月—2017 年 5 月),低海拔和高海拔的空气温度相接近,年均值分别为 13.4℃和 12.7℃。但土壤温度低海拔大于高海拔,年均值分别为 13.4℃和 11.7℃。同期,土壤含水量低海拔低于高海拔,年均值分别为 12.6%和 17.9%。整体而言,与高海拔相比,低海拔生境呈现温度较高、水分较低的特点。

1.2 叶片样品的采集

采样时间为 2016 年 5 月至 2017 年 5 月,采样频率展叶期每 15—30 天采样一次,非展叶期每 1—2 个月采样一次,共计采样 9 次,每次采样时间为 9 点—14 点(2016 年 6 月低海拔由于道路原因未取样)。在高低海拔分别设置大小为 10 m×10 m 样地,在样地中,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。使用高枝剪,剪取样树上部南向未遮荫枝条,手工筛选摘取健康叶片若干(叶片鲜重大于

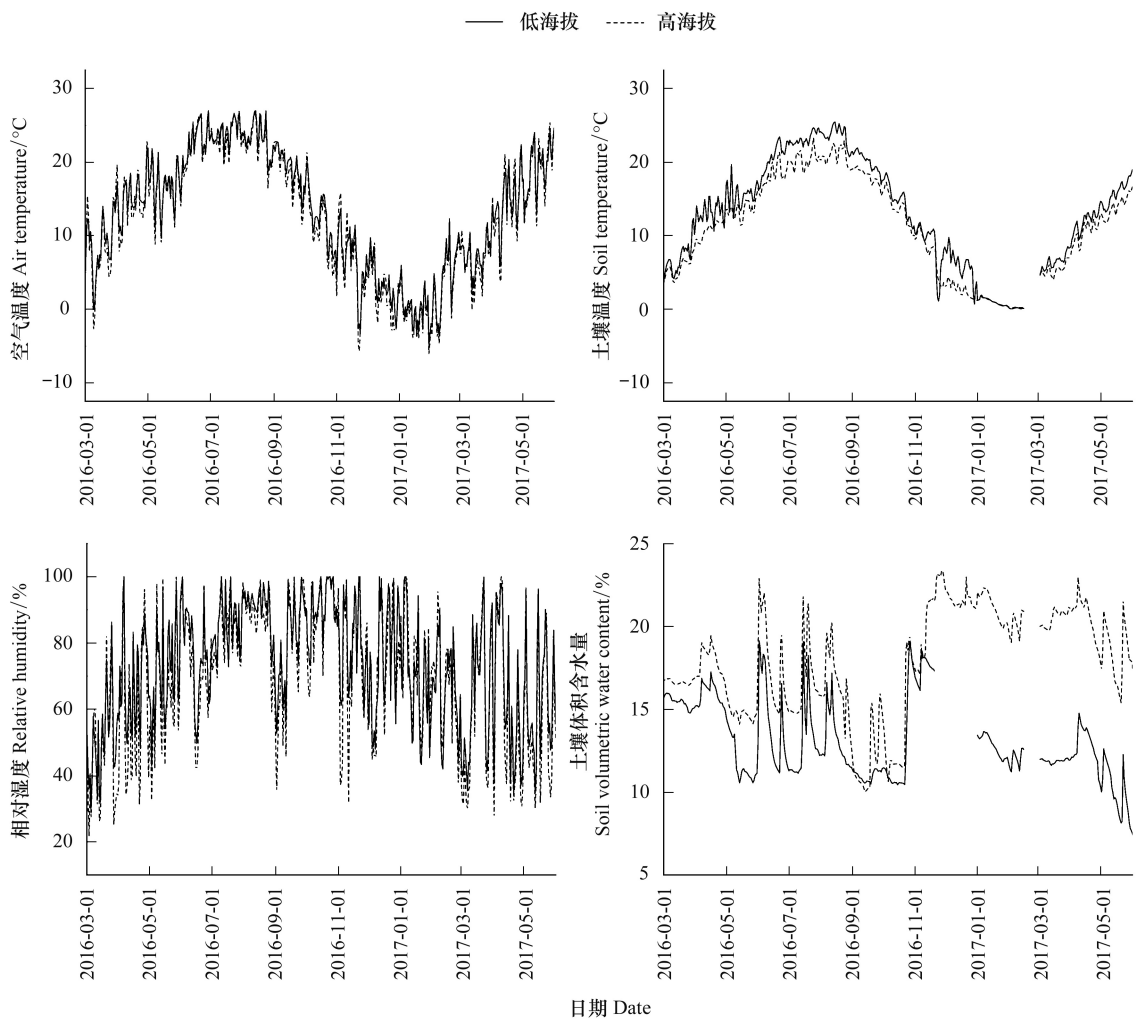


图1 研究区高低海拔环境因子特征

Fig.1 Characteristics of high and low altitude environmental factors in the study area

50 g) 混匀装袋,将样品统一标号后立即放入冷藏箱中保存。带回实验室清洗表面污渍,放入烘箱中 120 ℃ 杀青 2 小时,75 ℃ 烘干数小时至样品恒重,将烘干样品粉碎过 40 目筛。

表 1 样地基本情况

Table 1 Basic outlines of sample plots							
样地 Plot	海拔/m Altitude	坡度/° Slope	坡向 Aspect	林分郁闭度 Canopy density	平均树龄 Average age	平均树高/m Average height	平均胸径/cm Average DBH
低海拔样地	650	25	阳坡	0.9	26	16	16
高海拔样地	970	28	阳坡	0.8	30	15	16

DBH: diameter at breast height

1.3 非结构性碳水化合物测定

称取叶片样品粉末 0.1g(±0.001 g,精确至万分位),采用蒽酮浓硫酸法分别测定叶片中可溶性糖(soluble sugar,SS)和淀粉(starch,S)的吸光值^[24]。根据葡萄糖标准曲线,换算成叶片可溶性糖和淀粉的含量(%)。叶片中非结构性碳水化合物(NSC)含量为可溶性糖和淀粉含量之和。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%)^[25]。

1.5 数据处理

采用单因素方差分析方法, 比较叶片 NSC 及其组分含量随时间变化的差异性; 采用配对样本 t 检验, 分析海拔对叶片 NSC 及其组分的影响, 显著性水平均设定为 $\alpha = 0.05$ 。样品数据使用 SPSS20.0 for windows (SPSS, USA) 进行统计分析, 采用 Origin 9.0 完成图表制作。

2 结果分析

2.1 栓皮栎叶片可溶性糖 (SS) 含量的季节动态

低海拔栓皮栎叶片可溶性糖含量随时间存在显著变化 ($p < 0.05$, 图 2), 从 5 月到 10 月, 可溶性糖含量波动幅度较小 (6% 左右), 11 月迅速上升 (7.53%)。2017 年 3 月到 4 月中旬期间, 可溶性糖含量为年内最低值, 仅有 4% 左右。2017 年 5 月和 2016 年 5 月含量基本一致。

与低海拔相比, 高海拔可溶性糖含量随时间波动较小, 差异不显著 ($p = 0.131$)。5 月—6 月和 10 月—11 月, 可溶性糖出现幅度较大的波动, 分别为 6.81%—4.52% 和 5.47%—3.14%。其余时间, 可溶性糖的含量在 5% 左右, 且两年同期基本一致。

2.2 栓皮栎叶片淀粉含量的季节变化

低海拔栓皮栎叶片淀粉含量随时间存在极显著差异 ($p = 0$, 图 3)。从 5 月~8 月期间, 淀粉含量下降 (5.89%—3.96%), 8 月—11 月, 淀粉含量在 4% 左右波动, 2017 年 3 月中旬—4 月末, 淀粉含量持续上升, 在 5 月出现大幅下降达到最低值 0.96%。

与低海拔相似, 高海拔淀粉含量随时间亦存在显著差异 ($p < 0.05$)。5 月~11 月, 淀粉含量总体呈下降趋势, 从 6% 左右降低到 3% 左右。2017 年 3 月中旬~4 月中旬, 淀粉含量小幅下降, 4 月之后, 淀粉含量持续上升 (0.65%—3.30%)。

2.3 栓皮栎叶片 NSC 含量的季节动态变化

高低海拔叶片 NSC 含量随时间变化均存在显著差异 ($p < 0.05$, 图 4), 高低海拔之间略有差异, 但变化趋势基本一致。总体上, 叶片 NSC 含量在 5 月—11 月处于下降趋势, 在 2017 年 3 月—4 月末呈上升趋势。低海拔的波动幅度较小 (5.69%—12.29%), 而高海拔叶片 NSC 含量波动幅度较大 (4.54%—12.76%)。

2.4 栓皮栎叶片物候变化及同期 NSC 含量变化

3 月底, 低海拔栓皮栎叶芽开始膨大 (budbreak), 而高海拔发生这一变化的时间在 4 月初。基于叶片物候实测数据, 利用 Gompertz 方程拟合得到 (图 5, 表 1), 低海拔栓皮栎在 4 月上旬开始展叶, 4 月中旬展叶中期, 4 月下旬至 5 月上旬完全展叶。与之相比, 叶片物候高海拔比低海拔平均晚 3 天左右。

低海拔栓皮栎叶片展叶初期, 叶片 NSC 含量呈低值 (图 4); 4 月中旬, 随着叶片面积的增大, 叶片 NSC 含量升高; 4 月下旬, 栓皮栎叶片进入展叶末期, 同期叶片 NSC 含量达到高值。与低海拔相同, 随叶片生长, 高海

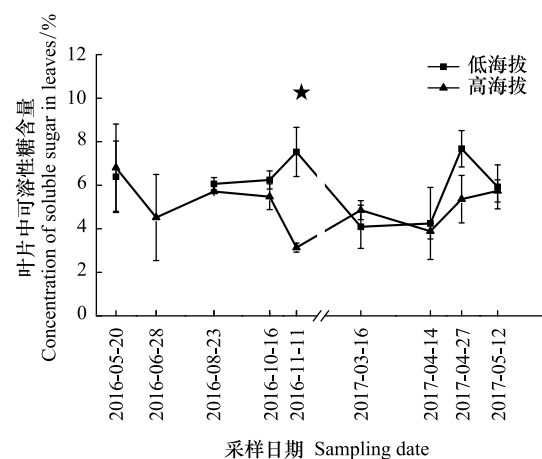


图 2 高低海拔栓皮栎叶片可溶性糖含量的季节动态

Fig.2 Seasonal dynamics of soluble sugar content in leaves of *Quercus variabilis* at high and low altitudes

图中★号表示同一采样日不同海拔间差异性显著

拔栓皮栎叶片 NSC 含量增加,在展叶末期(5 月上旬),叶片 NSC 含量达到高值(9.03%)。

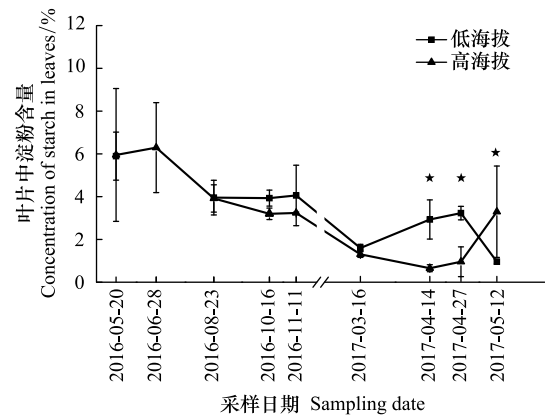


图 3 高低海拔栓皮栎叶片淀粉含量的季节动态
Fig.3 Seasonal dynamics of starch content in leaves of *Quercus variabilis* at high and low altitudes

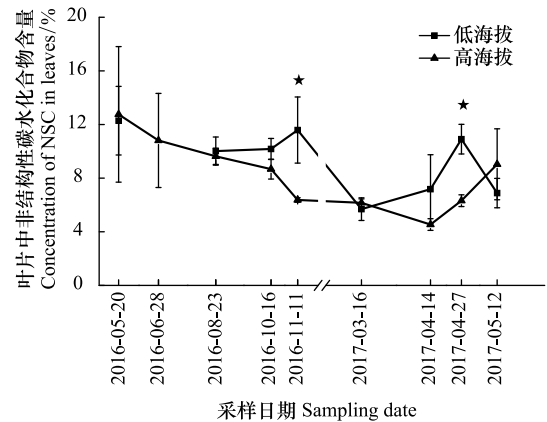


图 4 高低海拔栓皮栎叶片 NSC 含量的季节动态
Fig.4 Seasonal dynamics of non-structural carbohydrate (NSC) content in leaves of *Quercus variabilis* at high and low altitudes

表 1 栓皮栎叶片物候主要阶段日期

Table 1 The main phase dates of leaf phenology of *Quercus variabilis*

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
低海拔	4 月 9 日	4 月 19 日	5 月 7 日
高海拔	4 月 12 日	4 月 22 日	5 月 10 日

2.5 栓皮栎叶片 NSC 及其组分随海拔的变化

除生长初和生长季末外,同一日期高低海拔叶片中 NSC 含量差异均不显著($p > 0.05$,图 4)。仅在 2016 年 11 月底和 2017 年 4 月末,高低海拔叶片 NSC 含量有显著性差异($p=0.024$)。从整体看,不同海拔叶片 NSC 的变化趋势基本一致,即 NSC 含量低海拔大于高海拔。叶片 NSC 各组分含量(可溶性糖和淀粉)在高低海拔间差异亦不显著($p > 0.05$,图 2,图 3),仅在个别时间出现差异。

3 讨论

3.1 栓皮栎叶片 NSC 及其组分含量的季节动态变化

栓皮栎叶片 NSC 及其组分(可溶性糖和淀粉)含量存在明显的季节动态变化($p < 0.05$)。可溶性糖、淀粉和 NSC 变异系数分别达到 20.99%、52.28%和 25.96%。这说明年内生长阶段对栓皮栎叶片 NSC 有重要影响。整体上看,NSC 及其组分最小值出现在展叶前期(3 月末—4 月初),最大值出现在展叶末期(5 月上旬),5 月—11 月呈逐渐下降趋势,不同海拔之间略有波动。

叶在整个植物体中是代谢最为旺盛的组织之一,同时也是植物重要的 NSC 源^[2]。有研究发现,不同树种间叶片物候的差异性,会直接影响树木碳分配的年内动态变化^[26-27]。因此,叶片物候变化会很大程度的影响

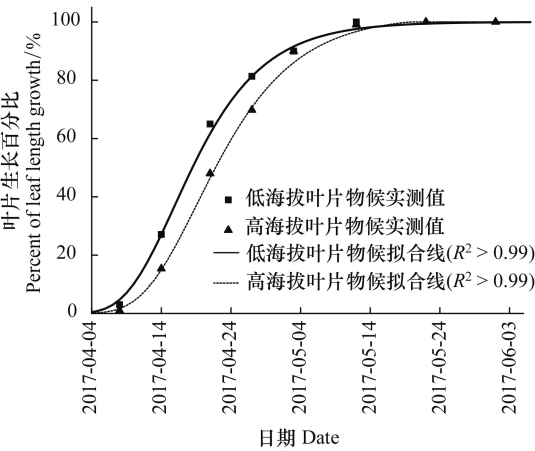


图 5 研究区高低海拔栓皮栎叶片物候实测值及 Gompertz 方程拟合曲线
Fig.5 Measured values and Gompertz fitting curve of leaf phenology of high and low altitude *Quercus variabilis* in the study area

着叶片内 NSC 及其组分的变化。3 月末—4 月初,叶片正处于展叶初期,此时叶片生理结构和形态结构都处于初始阶段。生长中的叶片需要能量投入,故叶片的能量消耗大于能量积累。所以,这一阶段,叶片 NSC 及其组分都处于最低水平(图 4,图 2,图 3)。到 5 月上旬,栓皮栎进入展叶末期阶段,叶片的生理结构和形态结构都已经完成。此时叶片的光合效率在生理上达到最佳状态,叶片能量积累大于能量消耗,因此叶片 NSC 及其组分在 5 月(展叶末期)达到一年中的最高水平。5 月之后,树木茎干进入径向生长快速阶段(微树芯获取的径向生长数据,待发表),大量的能量用于树体木质部的生长,因此叶片新生成的碳更多地被输送到树木其他部位,叶片 NSC 积累处于下降状态。

目前,国内有关叶片 NSC 季节动态的研究,由于采样频率较低,尚无法精确捕捉叶片物候对其 NSC 变化的影响。欧阳明^[17]研究发现,三种落叶树枫香(*Liquidambar formosana* Hance)、银杏(*Ginkgo biloba* Linn.)、二球悬铃木(*Platanus × acerifolia* (Ait.) Willd.) 叶中可溶性糖含量分别在 4 月份和 10 月份达到最低值和最高值,而常绿树种叶片可溶性糖含量的季节波动小。但落叶树种可溶性糖含量的季节变化是否与叶片物候有关,叶片特性对不同生活型树种可溶性糖季节波动的差异性是否存在影响,鉴于采样时间间隔过长(>3 个月),无法给出合理解释。国外研究中,Klein^[19]在连续三年月周期采样基础上,同步监测叶片、枝条和茎干的 NSC 及其组分含量,利用碳平衡法分析得到,欧洲三种常见落叶阔叶树展叶所需碳量在 7.0—10.5 kg。这部分能量 90%由枝条中的淀粉提供,同期叶片所能积累的 NSC 含量十分有限。展叶初期,欧洲鹅耳枥(*Carpinus betulus* L.),欧洲水青冈(*Fagus sylvatica* Linn.)和无梗花栎(*Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl.) 三种树展叶的顺序性,与其枝条淀粉含量依次下降的时间顺序相一致。在展叶中期(展叶>50%),新叶作为碳源的能力逐渐增强,其碳供应量占树体碳需求量的 30%左右^[28]。展叶末期,叶片 NSC 上升,且枝条中 NSC 含量迅速恢复到展叶前水平。这表明,叶片物候不仅仅会影响叶片中 NSC 的含量,还会间接影响树体其他器官(如枝条) NSC 含量^[29]。

NSC 组分主要由可溶性糖和淀粉组成。两者在能量供给上扮演不同的角色。通常可溶性糖是植物的直接供能物质^[30],而淀粉是植物的长期储能物质,常常作为可溶性糖的一种中间转化形式^[31]。本研究区域位于秦岭东段熊耳山,属于暖温带向北亚热带过渡区,该地区的栓皮栎叶片 NSC 组成中,可溶性糖比重大,占 NSC 总量的 65%左右,而淀粉仅占 35%。这与东北地区红皮云杉(*Picea koraiensis* Nakai)、落叶松(*Larix gmelinii* (Ruprecht) Kuzeneva)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica* Rupr.), NSC 含量以淀粉为主的研究结论有较明显差异^[3]。这可能是因为东北地处较寒冷的中温带,树木需要合成更多的淀粉应对低温环境,维持树体在较寒冷环境下可以保持正常的生理活动^[16]。与之相比,我们的研究区要比前者的研究区,年平均气温要高 7.7℃左右。与常绿树种不同,落叶树木叶片基本不需要储存过多的淀粉来应对低温环境,而是选择可以直接利用的可溶性糖,方便树木在生长中调配利用碳^[17]。与我们的推测相同,邓云鹏^[32]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,栓皮栎叶片淀粉含量均呈现随纬度增加而线性增加趋势,同时成年树(DBH > 15 cm)叶片可溶性糖含量亦呈现随纬度增加而降低的趋势,即随着区域温度的升高,栓皮栎叶片更倾向于以可溶性糖形式存储 NSC。

值得注意的是,低海拔叶片可溶性糖在 11 月份达到一个高值(7.53%),这可能与树木在落叶前为其他组织输送储冬的能量物质有关,从而确保树体安全过冬。高海拔由于温度较低落叶较早,可溶性糖高值在 10 月中旬左右出现,之后叶片可溶性糖开始下降。有研究表明,温带树种在其休眠期之前,要进行碳储备的过程,满足其抵抗胁迫和用于来年生长的碳需求^[19]。但由于本研究缺乏栓皮栎同期其他组织器官(如枝、茎、根)的 NSC 数据,树体的碳调配机制这一假设仍需后期数据论证分析。

3.2 海拔对栓皮栎叶 NSC 及其组分的影响

本研究结果显示,栓皮栎叶片 NSC 及其组分含量在高低海拔之间差异不显著。可能的原因有:一是采用干物质作为计算单位带来的稀释效应^[33],二是海拔高差过大(300 m)未能捕捉到转折点。目前,随海拔升高树木 NSC 含量的变化趋势,究竟是降低还是升高,仍存在争议。“碳平衡失调”假说认为,随海拔升高 NSC 含

量降低。高海拔由于低温、干旱、生长季较短等环境因素,使得植物碳吸收和碳消耗关系失调,导致碳供应不足。但“生长限制”假说认为,高海拔树木的碳供应是充足的,是低温导致充足的碳不能被生长利用,因此随海拔升高 NSC 含量升高。亦有研究表明,树木 NSC 含量对海拔升高的响应并不显著^[34]。Wang^[35]针对同一生境下,三个树种岳桦 (*Betula ermanii* Cham.)、笃斯越桔 (*Vaccinium uliginosum* Linn.) 和牛皮杜鹃 (*Rhododendron aureum* Georgi) NSC 含量的研究发现,NSC 含量随海拔的变化趋势受物种影响存在明显差异。由此可见,物种自身的生理生态特性,以及所处的生境特性(温度、水分、竞争等),都会不同程度的影响树木 NSC 含量对海拔的响应差异。

整体而言,栓皮栎叶片 NSC 含量低海拔大于高海拔,均值分别为 9.34% 和 8.25%。这可能意味着,与高海拔相比,低海拔(650 m)是更适合栓皮栎的生长区间,因为碳水化合物供应更充足。与高海拔生境相比,低海拔生境呈现土壤温度偏高约 2 °C、土壤水分含量偏低约 5% 的特征。通常认为,较高的温度会增加植物的呼吸损耗,导致植物组织中 NSC 消耗^[36];与之相反,一定程度的水分胁迫会限制碳用于新组织的形成和生长,致使植物组织中 NSC 积累^[37-39]。在这两种作用方式相反的环境因子的综合影响下,低海拔栓皮栎叶片 NSC 含量呈现较高值。温度和水分对栓皮栎 NSC 含量的影响是否存在抵消作用,栓皮栎又是如何权衡响应这两种正负影响,尚有待进一步细致研究。

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] 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.
- [3] 王文娜, 李俊楠, 王会仁, 谷加存. 不同树种叶片非结构性碳水化合物季节动态比较. 东北林业大学学报, 2014, 42(4): 46-49, 108.
- [4] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. 植物生态学报, 2004, 28(6): 844-852.
- [5] Liu J F, Arend M, Yang W J, Schaub M, Ni Y Y, Gessler A, Jiang Z P, Rigling A, Li M H. Effects of drought on leaf carbon source and growth of European beech are modulated by soil type. Scientific Reports, 2017, 7: 42462.
- [6] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 郎学东, 黄小波, 张志钧. 云南普洱季风常绿阔叶林主要树种非结构性碳水化合物变异分析. 应用生态学报, 2017, 53(6): 1-9.
- [7] Würth M K R, Peláez-Riedl S, Wright S J, Körner C. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. Oecologia, 2005, 143(1): 11-24.
- [8] Woodruff D R, Meinzer F C. Water stress, shoot growth and storage of non-structural carbohydrates along a tree height gradient in a tall conifer. Plant, Cell & Environment, 2011, 34(11): 1920-1930.
- [9] Newell E A, Mulkey S S, Wright S J. Seasonal patterns of carbohydrate storage in four tropical tree species. Oecologia, 2002, 131(3): 333-342.
- [10] Song X Z, Peng C H, Zhou G M, Gu H H, Li Q, Zhang C. Dynamic allocation and transfer of non-structural carbohydrates, a possible mechanism for the explosive growth of Moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla*). Scientific Reports, 2016, 6: 25908.
- [11] Hoch G, Richter A, Körner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. Plant, Cell & Environment, 2003, 26(7): 1067-1081.
- [12] McDowell N, Pockman W T, Allen C D, Breshears D D, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams D G, Yeepez E A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? New Phytologist, 2008, 178(4): 719-739.
- [13] Li M H, Hoch G, Körner C. Spatial variability of mobile carbohydrates within *Pinus cembra* trees at the alpine treeline. Phytos, 2001, 41(2): 203-213.
- [14] 王彪, 江源, 郭媛媛, 王明昌. 芦芽山白杆非结构性碳水化合物和氮含量随海拔梯度的变化. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2015, 51(5): 540-544.
- [15] 李娜妮, 何念鹏, 于贵瑞. 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, 2015, 35(9): 1846-1854.
- [16] 施征, 白登忠, 张维诚, 肖文发. 青海云杉休眠前后非结构性碳水化合物含量随海拔变化. 林业科学研究, 2017, 30(6): 908-915.
- [17] 欧阳明, 杨清培, 祁红艳, 刘骏, 马思琪, 宋庆妮. 亚热带落叶与常绿园林树种非结构性碳水化合物的季节动态比较. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2014, 38(2): 105-110.
- [18] Foster J R. Xylem traits, leaf longevity and growth phenology predict growth and mortality response to defoliation in northern temperate forests. Tree Physiology, 2017, 37(9): 1151-1165.
- [19] Klein T, Vitasse Y, Hoch G. Coordination between growth, phenology and carbon storage in three coexisting deciduous tree species in a temperate forest. Tree Physiology, 2016, 36(7): 847-855.

- [20] Pérez-de-Lis G, García-González I, Rozas V, Olano J M. Feedbacks between earlywood anatomy and non-structural carbohydrates affect spring phenology and wood production in ring-porous oaks. *Biogeosciences*, 2016, 13(19): 5499-5510.
- [21] 高文强, 王小菲, 江泽平, 刘建锋. 气候变化下栓皮栎潜在地理分布格局及其主导气候因子. *生态学报*, 2016, 36(14): 4475-4484.
- [22] 刘茂松, 洪必恭. 中国壳斗科的地理分布及其与气候条件的关系. *植物生态学报*, 1998, 22(1): 41-50.
- [23] 曹新向, 丁圣彦, 李昊民. 河南省洛宁县全宝山国有林场植被的调查分析. *河南科学*, 2003, 21(2): 183-186.
- [24] 汤绍虎, 罗充. 植物生理学实验教程. 重庆: 西南师范大学出版社, 2012: 113-116
- [25] 李芳东, 吕德国, 秦嗣军, 杜国栋, 马怀宇, 刘国成. 生草覆盖对苹果展叶过程中光合特性的影响. *草业科学*, 2014, 31(3): 462-467.
- [26] Michelot A, Simard S, Rathgeber C, Dufrêne 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.
- [27] Palacio S, Camarero J J, Maestro M, Alla A Q, Lahoz E, Montserrat-Martí G. Are storage and tree growth related? Seasonal nutrient and carbohydrate dynamics in evergreen and deciduous Mediterranean oaks. *Trees*, 2018, 32(3): 777-790
- [28] Keel S G, Schädel C. Expanding leaves of mature deciduous forest trees rapidly become autotrophic. *Tree Physiology*, 2010, 30(10): 1253-1259.
- [29] 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.
- [30] Koch, K E, Wu Y, Xu J. Sugar and metabolic regulation of genes for sucrose metabolism: potential influence of maize sucrose synthase and soluble invertase responses on carbon partitioning and sugar sensing. *Journal of experimental botany*, 1996, 47(S1): 1179-1185.
- [31] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 徐崇华, 郎学东, 黄小波, 钟华. 云南普洱季风常绿阔叶林不同林层非结构性碳水化合物特征. *应用生态学报*, 2018, 29(3): 775-782.
- [32] 邓云鹏. 不同纬度栓皮栎非结构性碳水化合物和营养元素含量研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2016.
- [33] 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.
- [34] 吴杰, 潘红丽, 杜忠, 王三根, 石培礼, 刘兴良, 肖文发, 李迈和. 卧龙竹类非结构性碳水化合物与叶氮含量对海拔的响应. *生态学报*, 2010, 30(3): 610-618.
- [35] Wang Q W, Liu C G, Zhou W M, Qi L, Zhou L, Yu D P, Dai L M. Mobile carbon supply in trees and shrubs at the alpine treeline ecotone. *Plant Ecology*, 2018, 219(4): 467-479.
- [36] Körner C, Paulsen J. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 2004, 31(5): 713-732.
- [37] 杨振亚, 周本智, 陈庆标, 葛晓改, 王小明, 曹永慧, 童冉, 石洋. 干旱对杉木幼苗根系构型及非结构性碳水化合物的影响. *生态学报*, 2018, 38(18): 6729-6740.
- [38] Bacelar E A, Santos D L, Moutinho-Pereira J M, Gonçalves B C, Ferreira H F, Correia C M. Immediate responses and adaptative strategies of three olive cultivars under contrasting water availability regimes: Changes on structure and chemical composition of foliage and oxidative damage. *Plant Science*, 2006, 170(3): 596-605.
- [39] 郑云普, 王贺新, 娄鑫, 杨庆朋, 徐明. 木本植物非结构性碳水化合物变化及其影响因子研究进展. *应用生态学报*, 2014, 25(4): 1188-1196.