

DOI: 10.5846/stxb201904290880

申静霞, 李迈和, 于飞海, 贺云龙, 袁秀锦, 雷静品. 川西云杉幼苗非结构性碳水化合物对土壤温度和水分变化的响应. 生态学报, 2021, 41(2): 503-512.

Shen J X, Li M H, Yu F H, He Y L, Yuan X J, Lei J P. Response of non-structural *Picea balfouriana* seedling carbohydrates to soil temperature and moisture. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(2): 503-512.

川西云杉幼苗非结构性碳水化合物对土壤温度和水分变化的响应

申静霞^{1,2}, 李迈和^{3,4}, 于飞海⁵, 贺云龙¹, 袁秀锦⁶, 雷静品^{1,2,*}

1 中国林业科学研究院林业研究所 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091

2 南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京 210037

3 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016

4 瑞士联邦森林、雪和景观研究院, 瑞士苏黎世 CH-8903

5 台州学院 浙江省植物进化生态与保护重点实验室, 台州 318000

6 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091

摘要: 选取 5 年生川西云杉 (*Picea balfouriana*) 幼苗作为试验材料, 于生长季模拟土壤温度和水分变化, 研究不同土壤温度和水分处理对幼苗各器官生物量和非结构性碳水化合物 (NSC) 浓度的影响, 以期加深对高海拔树木碳水化合物的理解, 并为全球气候变化下植物的生理生态响应和动态变迁研究提供基础数据。于人工气候室内采用嵌套设计, 设置 5 个土壤温度梯度 (2、7、12、17、22 °C), 每个温度处理下 3 个土壤水分处理 (干旱处理、正常水分含量处理、饱和水分含量处理)。每 9 株幼苗为同一个处理, 共 135 株幼苗。试验处理 4 个月后, 测定幼苗各器官生物量、可溶性糖、淀粉和 NSC 浓度。土壤温度对幼苗总生物量无显著影响, 但土壤低温显著降低了根生物量和根冠比; 干旱和饱和水分胁迫在较高的土壤温度处理下显著降低了根生物量和根冠比。随着土壤温度降低, 各器官可溶性糖、淀粉和 NSC 浓度并未降低, 反而呈现出升高或不变的趋势。在土壤低温处理下 (2 和 7 °C) 干旱显著降低了当年生叶的淀粉和 NSC 浓度以及当年生枝的淀粉浓度; 在 2 和 7 °C 时, 干旱和饱和水分胁迫显著降低了根中淀粉和 NSC 浓度。土壤低温和水分胁迫对幼苗地上地下生物量分配影响显著, 分配给光合器官的生物量相对增多。土壤低温并没有导致碳受限, 甚至各器官 NSC 浓度随着土壤温度降低有升高的趋势, 因此, 土壤低温下非结构性碳水化合物的不足不是限制川西云杉幼苗存活和生长的原因, 从侧面支持了林线形成的“生长抑制”假说。此外, 干旱胁迫在土壤低温下很可能会导致川西云杉的“碳饥饿”。

关键词: 川西云杉幼苗; 土壤温度; 土壤水分; 非结构性碳水化合物; 林线

Response of non-structural *Picea balfouriana* seedling carbohydrates to soil temperature and moisture

SHEN Jingxia^{1,2}, LI Maihe^{3,4}, YU Feihai⁵, HE Yunlong¹, YUAN Xiujin⁶, LEI Jingpin^{1,2,*}

1 State Forestry Administration Key Laboratory of Forest Silviculture, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

2 Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

3 Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences Shenyang 110016, China

4 Swiss Federal Research Institute WSL, Zuercherstrasse CH-8903

5 Zhejiang Provincial Key Laboratory of Plant Evolutionary Ecology and Conservation, Taizhou University, Taizhou 318000, China

6 Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

基金项目: 西部地区高山森林退化机制与恢复技术研究项目 (CAFYBB2014ZD001)

收稿日期: 2019-04-29; 网络出版日期: 2020-11-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: leijp@caf.ac.cn

Abstract: To better understand the carbohydrates of timberline trees, and to obtain basic data to study the physiological and ecological responses, and dynamic changes of trees under global climate change, five-year-old *Picea balfouriana* seedlings were selected as experimental materials to study the effects of different soil temperatures and moisture treatments on their biomass and non-structural carbohydrate (NSC) concentrations. A nested design was used in a walk-in artificial climate chamber to set five treatments for soil temperature at (2, 7, 12, 17, and 22 °C and three for soil moisture conditions (drought, normal moisture, and saturated moisture), respectively. Each of the nine seedlings were given the same treatment; totaling 135 seedlings. After four months, their biomass, and concentrations of soluble sugar, starch, and NSC were measured. Results showed no significant effect of soil temperature on the total biomass, but low soil temperatures significantly reduced root biomass and root to shoot ratio. Drought and saturated water stress significantly reduced root biomass and root to shoot ratio under higher soil temperatures. The concentrations of soluble sugar, starch, and NSC in different organs increased or remained unchanged with decreasing soil temperature. At soil temperatures of 2 °C and 7 °C, drought significantly reduced starch and NSC concentrations in annual needles and starch concentration in annual branches, while drought and saturated water stress significantly reduced starch and NSC concentrations in the roots. Low temperatures and water stress significantly affected the distribution of aboveground and underground biomass, that allocated to photosynthetic organs increased significantly. Low temperatures did not lead to carbon limitation, and even the NSC concentrations tended to increase with decreasing soil temperatures. The results supported the “growth limit” hypothesis of the timberline in some cases. Drought stress could lead to carbon starvation of *Picea balfouriana* seedlings at low soil temperatures.

Key Words: *Picea balfouriana* seedling; soil temperature; soil moisture; non-structural carbohydrates; timberline

全球气候变化对陆地生态系统植物的生长和分布产生的影响不仅是学术研究的热点领域,而且作为全球性问题得到国际社会广泛关注^[1-3]。高山地区由于其生态较为脆弱且垂直变化大,低温、干旱、强风和积雪等环境胁迫均有可能限制植物的生长发育^[4],因此相较于陆地其它地区,高海拔地区植物对气候变化更为敏感^[5-7],尤其是高山林线交错带,被认为是研究全球气候变化的理想场所^[8-10]。温度^[11-14]和水分^[15-16]被认为是高山树木分布上限形成的关键因子。因此,研究林线树木生长和生理对温度与水分变化的响应对于预测林线的动态变迁及山地森林恢复具有重要意义^[17-18]。

生长季的土壤低温与植物存活和生长密切相关,很可能是导致高山林线形成的关键因子^[14,19],尤其是生长季的土壤低温与高山林线的形成密切相关^[12-14]。Körner^[19]提出土壤低温限制了细胞分化抑制了树木对碳水化合物化合物的利用,从而抑制了树木的生长发育导致垂直分布上限的形成。碳水化合物是植物生长发育必需的物质,对生长季植物维持自身生长,冬季植物维持正常呼吸、防止细胞间结冰安全越冬以及来年早春植物的复苏发挥着至关重要作用^[20-22]。高海拔树木长期生活在高寒恶劣的环境中,碳水化合物生产、储存及供应对高山树木的生存与生长发育尤为重要。针对土壤低温下林线树木碳水化合物储存、分配和利用的研究,形成了以碳水化合物为基础的两个主要假说:“碳受限”假说^[3,23-28]和“生长受限”假说^[5,11,19-22,29-31]。提出的这两个假说迄今为止没有统一的结论,另外,由于将地上和地下温度严格分离较为困难,因此加强土壤温度变化与植物碳水化合物关系的研究,有利于进一步对这两个假说进行验证。

水分同温度一样对植物的存活、生长及各项生理机能的正常运行也十分关键^[15-16,32-34]。有研究表明,降水量随着海拔攀升而增加,并且由于气温和土壤温度降低,蒸发量变小且植物蒸腾速率显著降低,因此高海拔地区树木在生理上并不缺水^[19,35]。但也有研究表明高海拔地区的树木仍处于生理缺水状态^[16,36],这很可能是温度和水分共同作用的结果,低温限制了植物对水分的吸收及水分在树干中的运输^[36-37],同时较低的蒸腾作用降低了水分拉力也限制了对水分的吸收利用^[38]。因此,水分也可能是限制树木垂直分布的原因^[5,15],并且研究温度与水分间的交互作用对高山树木生长和生理影响具有重要意义。

川西云杉(*Picea balfouriana* Rehd'et Wils)主要分布在我国西南地区海拔 3300—4300m 的森林垂直分布界限地带,是云杉属中分布海拔最高的树种,经常被选作高海拔森林更新荒山造林树种^[39]。高山林线区严酷的环境可能并不足以导致树木死亡或生长受阻,却能强烈限制幼苗的存活和定居等森林更新过程^[40-41],因此幼树能否成功定居对于高山林线的位置变化至关重要^[42]。本研究以 5 年生川西云杉幼苗为研究材料,采用严格的室内控制实验,将土壤温度和土壤水分相结合,探究川西亚高山地区土壤温度和水分变化对高山树木碳水化合物生产、储存和供应生理过程的影响,以期验证川西云杉树线形成的“碳受限”假说和“生长受限”假说,完善对林线树木碳水化合物的研究,并为全球气候变化下林线树木的生理生态响应和动态变迁研究提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 植物材料与土壤采集

以四川省阿坝州金川县苗木基地(30°28'01"N, 101°50'02"E)人工培育的 5 年生川西云杉幼苗(*Picea balfouriana*)作为试验材料,试验用土取自该地区海拔 3800m 川西云杉 160 年天然林林下土壤,土壤为棕色针叶林土,pH 值为 5.92,土壤质量含水量为 57%(土壤质量含水量=土壤水重量/干土重量×100%)。该树种分布区年平均气温 7.8℃,生长季平均气温 17℃;年平均降水量 600—1000mm,6—9 月降水量占全年降水量的 80%,年平均相对湿度 70%左右。于 2016 年 6 月初将川西云杉幼苗移栽至不透水的圆柱形塑料容器(直径 10cm;高 20cm)中,移栽时土壤高度为 15cm,并保持根系位置一致,为保持土壤温度和湿度在土壤表面撒约 1cm 厚的蛭石。

1.2 试验设计

选择 135 株长势良好且一致的川西云杉幼苗,于 2016 年 6 月上旬转移到 3 个环境条件完全相同的步入式人工气候室内,气候室内温度保持在 17℃。每个气候室布设 5 个低温循环水箱(YHX-0510,宁波江南仪器厂,中国)控制土壤温度^[43]。为检验 Körner 等^[11,19]关于全球林线位置受生长季 6.7℃左右土壤温度控制的假说,在整个试验期间设定从冰点以上 2℃到 7℃(6.7℃左右)到高于 7℃的土壤温度梯度,即 5 个土壤温度处理:2, 7, 12, 17, 22℃。每个低温循环水箱中有 9 株川西云杉幼苗,连同培养容器被安置在水箱中,水箱中水的高度设置为高出培养容器中土壤表面 1cm,用泡沫板封闭水箱,使土壤温度保持在 5 个温度(2、7、12、17 和 22℃)。每个水箱随机选择 3 株植物材料作干旱处理,3 株植物材料作正常水分含量处理(对照处理),其余 3 株作饱和水分含量处理,分别用 Dry、Normal 和 Wet 表示。本试验共 135 株川西云杉幼苗[5 个温度处理×3 个水分处理×3 个气候室×3 株川西云杉幼苗],试验设计如图 1。选择土壤温湿度测试计(SS101, Dowdon technology Co., Ltd., 深圳, 中国)指示的 3 个土壤湿度水平直接作为试验需要的 3 个土壤水分处理:干旱处理(土壤质量含水量为 35%—40%)、正常水分含量处理(土壤质量含水量为 55%—60%)、饱和水分含量处理(土壤质量含水量为 75%—80%)。使用土壤温湿度测试计监测土壤温度和湿度,发现大概在浇水后的第 4 至 5 天土壤湿度会降低至设置范围以外,于是试验期间每隔 5d 的下午 5:00 进行浇水,使土壤湿度保持在我们设定的范围。

试验期间,气候室内光照时间 14h,空气相对湿度 70%,白天/夜间温度 17/17℃。2016 年 10 月上旬生长季末期,将全部川西云杉幼苗收获。

1.3 幼苗生长和生理指标测定

待收获后,将幼苗的各个器官分离(当年生叶、当年生枝、多年生叶、多年生枝、茎、根),放入烘箱于 70℃烘至恒重,记录幼苗各器官干质量。

使用普通研磨仪(FW100, Test Instrument Co., Ltd., 天津, 中国)和球磨仪(MM400, Retsch, 德国)将幼苗各器官分别研磨,然后通过孔径为 0.3mm 的标准分样筛,过筛后的植物样品用于可溶糖、淀粉和 NSC 浓度(可溶性糖浓度与淀粉浓度之和)的测定,含量为浓度与生物量的乘积。由于当年生叶和当年生枝的干物质

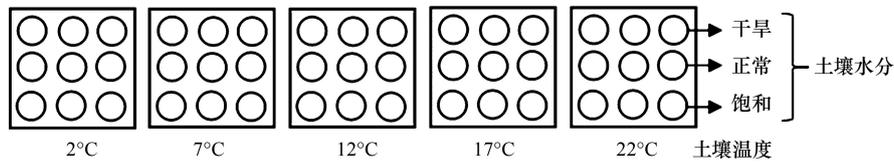


图1 试验设计简图

Fig.1 Schematic diagram of experimental design

含量过低,将同一个气候室内相同处理的3株幼苗的器官分别混合在一起研磨。

1.4 数据处理和分析

利用 SPSS 22.0 进行数据统计分析,以嵌套双因素方差(Two-way ANOVA)分析检验土壤温度、土壤水分、二者交互作用、气候室及同一个系统内的个体对生物量、可溶性糖、淀粉和 NSC 浓度的影响,差异显著性水平设定为 0.05。同一个系统内的个体被作为随机因素嵌套在土壤水分处理中。当检测到土壤温度与土壤水分的交互作用有显著影响时,用 Bonferroni 校正进行事后检验,比较 5 个土壤温度处理下土壤水分处理之间生长和生理特性的差异以及同一土壤水分处理下 5 个土壤温度处理对植物生长和生理影响的差异。分析前,对所有数据进行正态性和方差同质性检验。利用 SigmaPlot 12.5 进行柱状图的绘制。

2 结果与分析

2.1 土壤温度和土壤水分对生物量的影响

土壤温度对茎生物量和根冠比影响显著,对总生物量和其它部分生物量均无显著影响(表 1)。在正常水分含量处理下,土壤温度对根生物量和根冠比有显著影响(图 2),根生物量和根冠比随土壤温度降低显著降低,可能是由于低温会降低根系对土壤养分和水分的吸收速率,导致根的生长受到抑制。土壤水分对总生物量、多年生叶生物量、根生物量和根冠比影响显著(表 1)。干旱处理显著降低了 12 °C 时的总生物量和茎生物量;干旱处理和饱和水分含量处理对根生物量和根冠比有较显著的影响(图 2),干旱处理和饱和水分含量处理显著降低了 17 和 22 °C 时的根生物量和根冠比,同时也显著降低了 12 °C 时的根生物量。土壤温度和土壤水分对根冠比的影响存在显著的交互作用(表 1),在不同的土壤温度处理下,干旱和饱和水分含量处理对根冠比的影响有不同表现,在 12 和 22 °C 时显著降低了根冠比,而随着温度降低影响不再显著;土壤温度降低显著减小了正常水分含量处理下的根冠比,而对干旱和饱和水分含量处理下的根冠比无显著影响(图 2)。

表 1 土壤温度和土壤水分对幼苗各器官生物量的影响 (F)Table 1 Results (F) of two-way ANOVA on effects of soil temperature and moisture on biomass

指标 Index	土壤温度 Soil temperature (T)	土壤水分 Soil moisture (M)	土壤温度×土壤水分 (T×M)	气候室 Chamber	个体 Individual
总生物量 Total biomass/g	1.458	7.744 **	0.843	0.917	0.808
当年生叶生物量/g Annual needle biomass	1.298	1.487	1.023	2.274	2.690
当年生枝生物量/g Annual branch biomass	1.087	0.442	0.964	0.904	2.745
多年生叶生物量/g Perennial needle biomass	2.016	3.636 *	0.394	1.955	1.300
多年生枝生物量/g Perennial branch biomass	2.042	0.602	0.918	0.594	2.934
茎生物量 Stem biomass/g	2.595 *	1.800	1.120	0.321	2.792
根生物量 Root biomass/g	1.439	15.045 **	1.246	0.552	0.379
根冠比 Root to shoot ratio	2.866 *	15.123 **	1.979 *	0.455	3.662 *

* 表示 0.05 水平上差异显著; ** 表示 0.01 水平上差异显著

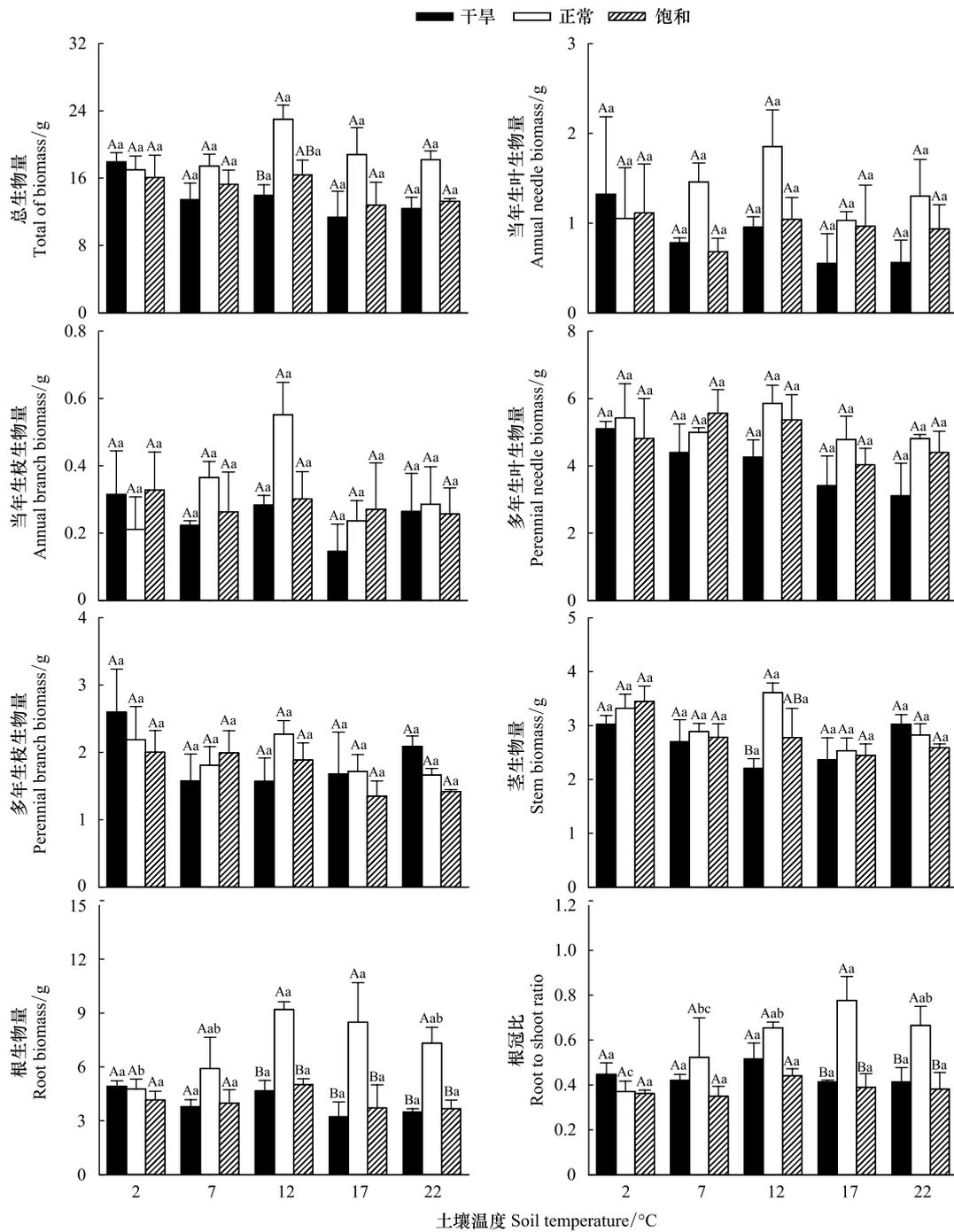


图2 不同土壤温度和水分处理下川西云杉幼苗各器官生物量及分配(平均值±标准误差)

Fig.2 Biomass and root to shoot ratio of *Picea balfouriana* seedlings under different soil temperature and moisture treatments at the end of the experiment

不同大写字母表示不同土壤水分处理间差异显著;不同小写字母表示不同土壤温度处理间差异显著($P < 0.05$)

2.2 土壤温度和土壤水分对非结构性碳水化合物的影响

土壤温度对当年生叶中 NSC 浓度、淀粉浓度以及可溶性糖/淀粉比值影响显著,但对可溶性糖浓度无显著影响(表 2)。正常水分含量处理下,当年生叶中淀粉和 NSC 浓度随土壤温度降低显著升高(图 3);饱和和水分含量处理下,淀粉浓度在 22 °C 时显著低于其它 4 个温度处理,且这 4 个温度处理间无显著差异,NSC 浓度

在 22 °C 时显著低于 7 和 12 °C (图 3); 干旱处理下, 低温显著增大了可溶性糖/淀粉比值; 饱和水分含量处理下, 可溶性糖/淀粉比值在 22 °C 时显著高于其它 4 个温度处理, 且 4 个温度处理间无显著差异(图 4)。土壤温度对茎和根中可溶性糖、淀粉和 NSC 浓度影响显著(表 2)。在正常水分含量处理下, 茎中可溶性糖浓度在 7 °C 显著高于 17 °C; 在干旱处理下, 茎中可溶性糖和 NSC 浓度在 7 °C 时最高, 且显著高于 17 和 22 °C (图 3)。土壤温度对根中可溶性糖、淀粉和 NSC 浓度均有显著影响(表 2)。在正常水分含量处理下, 随着土壤温度降低, 根中可溶性糖浓度呈显著增高趋势, 可溶性糖浓度在 2 和 7 °C 显著高于 17 °C; 在饱和水分含量处理下, 根中可溶性糖浓度在 7 °C 最高, 且显著高于 22 °C (图 3); 正常水分含量处理下, 根中淀粉浓度在 12 °C 最高, 且显著高于 22 °C; 干旱处理下, 随着土壤温度降低, 根中淀粉和 NSC 浓度有增大趋势, 在 7 °C 时显著高于 17 °C (图 3)。正常水分含量处理下, 根中 NSC 浓度在 2 和 12 °C 显著高于 22 °C; 饱和水分含量处理下, 根中 NSC 浓度在 7 °C 时最高, 显著高于 2 和 22 °C (图 3)。因此, 土壤低温并没有导致碳受限, 反而显著增大了当年生叶和根中 NSC 浓度, 这可能是由于在相对较低的温度下, 植物会增加 NSC 浓度来避免细胞间和细胞内结冰。

表 2 土壤温度和土壤水分对各器官可溶性糖、淀粉及 NSC 浓度的影响 (F)/%

Table 2 Results (F) of two-way ANOVA on effects of soil temperature and moisture on soluble sugar, starch and NSC concentration

器官 Organ	指标 Index	土壤温度 Soil temperature (T)	土壤水分 Soil moisture (M)	土壤温度×土壤水分 (T×M)	气候室 Chamber
当年生叶 Annual needle	非结构性碳水化合物浓度	8.099 **	18.663 **	2.627 *	0.727
	可溶性糖浓度	2.205	2.663	1.135	0.136
	淀粉浓度	8.700 **	37.212 **	4.265 **	0.761
	可溶性糖/淀粉比值	5.427 **	70.151 **	7.255 **	0.206
当年生枝 Annual branch	非结构性碳水化合物浓度	1.534	9.768 **	0.456	0.940
	可溶性糖浓度	0.431	3.730 *	0.412	0.678
	淀粉浓度	2.255	18.469 **	0.787	0.437
茎 Stem	非结构性碳水化合物浓度	10.121 **	6.136 **	1.543	3.200
	可溶性糖浓度	8.682 **	3.646 *	0.812	6.283 **
	淀粉浓度	4.201 **	3.674 *	1.737	0.389
根 Root	非结构性碳水化合物浓度	5.384 **	10.799 **	3.847 **	8.646 **
	可溶性糖浓度	3.870 **	1.696	2.133	1.401
	淀粉浓度	3.658 **	9.076 **	3.036 **	8.787 **

土壤水分对当年生叶中淀粉浓度、NSC 浓度和可溶性糖/淀粉比值影响显著(表 2)。在 2 和 7 °C 时, 干旱显著降低了当年生叶淀粉和 NSC 浓度; 饱和水分含量处理显著增大了 17 °C 时当年生叶中淀粉和 NSC 浓度, 同时显著增大了 12 °C 时当年生叶中淀粉浓度(图 3); 在 2, 7, 12 和 22 °C 时, 干旱显著增大了可溶性糖/淀粉比值(图 4)。土壤水分对当年生枝中可溶性糖、淀粉和 NSC 浓度均有显著影响(表 2)。在 2 °C 时, 干旱处理下当年生枝中淀粉和 NSC 浓度显著低于饱和水分含量处理; 在 7 °C 时, 淀粉浓度在干旱处理下也显著低于饱和水分含量处理(图 3)。土壤水分对茎中可溶性糖、淀粉和 NSC 浓度影响显著(表 2), 干旱显著降低了 22 °C 时茎中 NSC 浓度(图 3)。土壤水分对根中淀粉和 NSC 浓度影响显著(表 2), 在 2, 12 和 17 °C 时, 干旱处理显著降低了根中淀粉和 NSC 浓度, 在 2 °C 时, 水分饱和含量处理也同样显著降低了根中淀粉和 NSC 浓度(图 3)。由以上结果可知, 干旱对各器官 NSC 浓度的负面影响较大, 尤其是对当年生叶中淀粉和 NSC 浓度影响最为显著。

土壤温度和水分对当年生叶和根中淀粉浓度、NSC 浓度和可溶性糖/淀粉比值的影响存在显著的交互作用(表 2), 不同水分处理下, 土壤温度的影响有不同表现。

3 讨论

在本研究中, 土壤温度降低对川西云杉幼苗总生物量无显著影响, 但显著降低了根生物量和根冠比, 这与

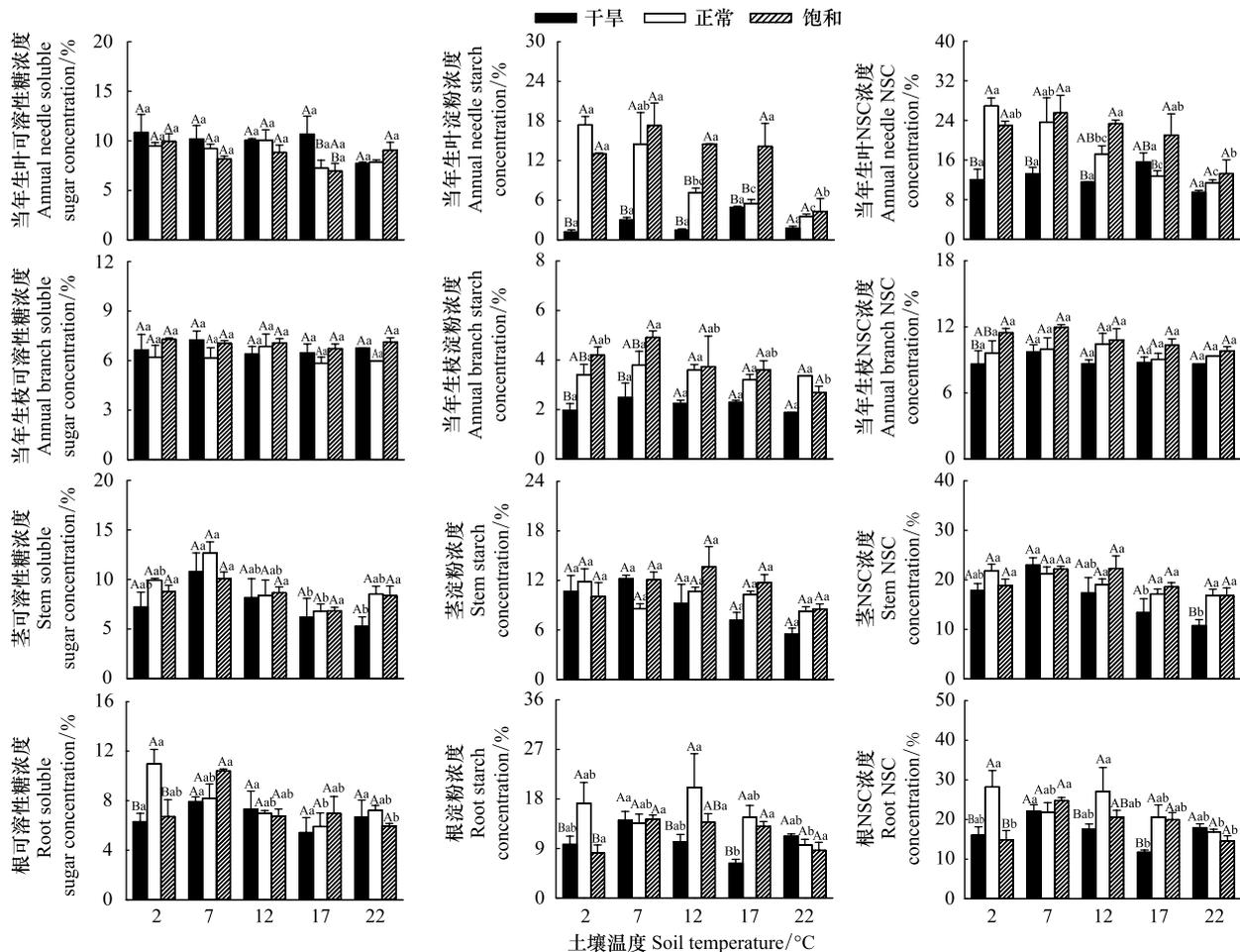


图3 不同土壤温度和水分处理下川西云杉幼苗各器官可溶性糖、淀粉和 NSC 浓度

Fig.3 Soluble sugar, starch and NSC concentration in different parts of *Picea balfouriana* seedlings under different soil temperature and moisture treatments at the end of the experiment

不同大写字母表示不同土壤水分处理间差异显著;不同小写字母表示不同土壤温度处理间差异显著 ($P < 0.05$)

Domisch 等^[44] 和 Lahti 等^[45] 的研究结果是一致的,可能是由于在低温环境下,低温会严重制约根系对土壤养分和水分的吸收速率,导致根的生长受到抑制^[36]。刘新圣等^[46] 研究也发现随着海拔的升高,为了应对低温胁迫植物会将更多的生物量分配给光合器官,非光合器官的生物量相对减小。但也有研究表明土壤温度降低导致生长速率降低,植物各器官的生物量均会呈现出显著减小的趋势^[47-48]。本研究结果表明,干旱和饱和水分胁迫显著降低了根生物量和根冠比,且在土壤温度较高时影响显著。但有研究表明,幼苗的根冠比随着土壤含水量的降低显著提高^[33,49],植物受到干旱胁迫时,根系首先做出感应,根比重增加,在严重土壤水分亏缺条件下幼树光合产物倾向于向地下分布转移,增大根系竞争水分和营养成分的能力^[49-50]。而本研究结果与此恰相反,很可能是水分和温度共同作用的结果。此外,本研究发现土壤温度与水分胁迫存在明显的交互作用,随着土壤温度的降低,水分胁迫对根生物量和根冠比的影响由显著变得不再显著,这一结果表明,此时低温对植物的影响要远大于水分。

本研究结果表明,川西云杉幼苗叶片中 NSC 浓度随着土壤温度的降低并没有降低,反而有显著升高的趋势,这可能是由于在相对较低的温度下,植物会增加 NSC 浓度来避免细胞间和细胞内结冰^[21-22],但 NSC 浓度随着温度的降低之所以呈现出升高的趋势也可能是由于植物的生长在低温条件下受到了抑制,因此产生了浓缩效应,但在本研究中,随着温度降低川西云杉的生长并未受到显著抑制,且当年生叶的生物量也未发生显著

变化,即土壤温度降低对 NSC 含量也无显著影响,因此随着土壤温度降低川西云杉并没有表现出碳受限,这也从侧面支持了“生长受限”假说。这一结果说明,随着土壤温度降低,叶片仍能维持正常水平的光合作用或者仍能保持一定水平的光合产量。对可溶性糖/淀粉比值的分析发现,正常水分条件下,土壤温度对可溶性糖/淀粉比值无显著影响,但以往的研究表明,可溶性糖/淀粉比值在植物抵御低温胁迫中发挥着重要作用^[51],生长在高海拔的树木不仅依赖于 NSC,而且需要足够高的可溶性糖/淀粉比值才能顺利越冬^[52],植物组织中的可溶性糖/淀粉比值随温度降低会呈现出显著升高的趋势^[31,53],休眠期的树木为抵御严寒,组织中的可溶性糖/淀粉比值也显著高于生长季^[3]。

干旱对碳同化、碳利用和碳储存过程均存在负面影响^[54],研究表明干旱胁迫对 NSC 浓度影响显著,干旱显著降低了当年生叶中 NSC 浓度,这可能是由于干旱胁迫下植物气孔关闭限制了植物的光合作用,导致光合产物减少,长期下去植物开始调动和利用植物体内储存的可溶性碳水化合物维持植物生长^[33,55],但本研究还发现土壤低温显著加重了干旱胁迫对植物 NSC 浓度的影响,这与 Adams 等^[56]的研究结果是相反的,Adams 研究发现,在相同的干旱胁迫条件下,植物在较高的温度对碳水化合物有更大的消耗,同时呼吸作用增强也会加剧对碳水化合物的消耗,而温度较低时,植物本身对碳的需求减少,呼吸作用也相对减弱,因此干旱胁迫下可溶性碳水化合物会呈现出随着温度升高而降低的趋势。本研究发现,土壤低温下,干旱显著提高了当年生叶中可溶性糖/淀粉比值,这意味着适度的干旱可能会有利于川西云杉幼苗抵御低温胁迫,但是在低温条件下,干旱也显著降低了当年生叶中 NSC 浓度,即很可能导致植物的碳饥饿,不利于植物抵御低温胁迫,土壤低温和干旱对川西云杉非结构性碳水化合物影响的交互作用有待进一步研究。

4 结论

土壤温度对川西云杉幼苗地上和地下生物量的分配有显著影响,土壤低温显著降低了根冠比。川西云杉幼苗在土壤低温下并未表现出碳受限,NSC 浓度反而有显著升高的趋势,这也从侧面支持了林线形成的“生长抑制”假说。这一结果说明,川西云杉幼苗在土壤低温下仍然能维持正常水平的光合作用或者叶片仍能保持一定水平的光合产量。此外,土壤温度和水分对非结构性碳水化合物的影响存在显著的交互作用,干旱在低温处理下对川西云杉幼苗的 NSC 浓度有显著影响,因此在土壤低温下干旱很可能导致川西云杉的“碳饥饿”。这些结果表明未来在模拟全球气候变化影响的模型中应该考虑土壤温度的影响,以便更准确地预测全球气候变化的影响。

由于川西云杉幼苗针叶较粗硬,为光合指标的测定带来了困难,因此建议下一步着重将光合作用与养分元素、碳水化合物三者结合起来进行探究,以期完善我们对高山树木碳水化合物供应与积累生理过程的理解。

参考文献 (References):

- [1] Walther G R, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee T J C, Fromentin J M, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 2002, 416(6879): 389-395.
- [2] Oreskes N. Beyond the ivory tower. The scientific consensus on climate change. *Science*, 2004, 306(5702): 1686.

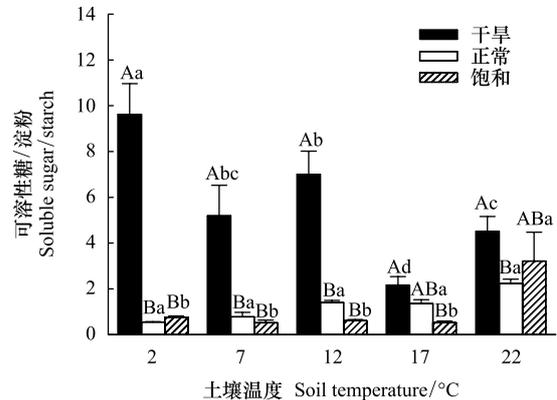


图4 不同土壤温度和水分处理下川西云杉幼苗当年生叶中可溶性糖与淀粉的比值

Fig.4 The ratio of soluble sugar to starch in annual needles of *Picea balfouriana* seedlings under different soil temperature and moisture treatments at the end of the experiment

不同大写字母表示不同土壤水分处理间差异显著;不同小写字母表示不同土壤温度处理间差异显著 ($P < 0.05$)

- [3] Zhu W Z, Cao M, Wang S G, Xiao W F, Li M H. Seasonal dynamics of mobile carbon supply in *Quercus aquifolioides* at the upper elevational limit. *PLoS One*, 2012, 7(3): e34213.
- [4] 李迈和, Norbert Krauchi. 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.
- [5] Körner C. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 1998, 115(4): 445-459.
- [6] Lloyd A H, Fastie C L. Spatial and temporal variability in the growth and climate response of treeline trees in Alaska. *Climatic Change*, 2002, 52(4): 481-509.
- [7] 董丹宏, 黄刚. 中国最高、最低温度及日较差在海拔高度上变化的初步分析. *大气科学*, 2015, 39(5): 1011-1024.
- [8] Payette S, Fortin M J, Gamache I. The subarctic forest-tundra: the structure of a biome in a changing climate: the shifting of local subarctic tree lines throughout the forest-tundra biome, which is linked to ecological processes at different spatiotemporal scales, will reflect future global changes in climate. *BioScience*, 2001, 51(9): 709-718.
- [9] Bekker M F. Positive feedback between tree establishment and patterns of subalpine forest advancement, Glacier National Park, Montana, U.S.A. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2005, 37(1): 97-107.
- [10] Smith W K, Germino M J, Johnson D M, Reinhardt K. The altitude of alpine treeline: a bellwether of climate change effects. *The Botanical Review*, 2009, 75(2): 163-190.
- [11] Körner C, Paulsen J. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 2004, 31(5): 713-732.
- [12] Li M H, Kräuchi N, Dobbertin M. Biomass distribution of different-aged needles in young and old *Pinus cembra* trees at highland and lowland sites. *Trees*, 2006, 20(5): 611-618.
- [13] 乌凤章, 王贺新, 徐国辉, 张自川. 木本植物低温胁迫生理及分子机制研究进展. *林业科学*, 2015, 51(7): 116-128.
- [14] 丛毓, 贺红土, 谷晓楠, 徐文茹, 刘凯, 宗盛伟, 杜海波. 高山林线形成机理研究进展. *应用生态学报*, 2016, 27(9): 3035-3041.
- [15] Tranquillini W. *Physiological ecology of the alpine timberline: tree existence at high altitudes with special reference to the european alps*. Berlin, Heidelberg: Springer, 1979: 334-334.
- [16] Kong G Q, Luo T X, Liu X S, Zhang L, Liang E Y. Annual ring widths are good predictors of changes in net primary productivity of alpine *Rhododendron* shrubs in the Sergyemla Mountains, southeast Tibet. *Plant Ecology*, 2012, 213(11): 1843-1855.
- [17] 蒋高明. 当前植物生理生态研究的几个热点问题. *植物生态学报*, 2001, 25(5): 514-519.
- [18] 许振柱, 周广胜. 陆生植物对全球变化的适应性研究进展. *自然科学进展*, 2003, 13(2): 113-120.
- [19] Körner C. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Berlin: Springer, 1999: 338.
- [20] Ögren E, Nilsson T, Sundblad L G. Relationship between respiratory depletion of sugars and loss of cold hardiness in coniferous seedlings overwintering at raised temperatures: indications of different sensitivities of spruce and pine. *Plant Cell & Environment*, 1997, 20(2): 247-253.
- [21] Körner C. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, 2003, 91(1): 4-17.
- [22] Morin X, Améglio T, Ahas R, Kurz-Besson C, Lanta V, Lebourgeois F, Miglietta F, Chuine I. Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species. *Tree Physiology*, 2007, 27(6): 817-825.
- [23] Sveinbjörnsson B, Smith M, Traustason T, Ruess R W, Sullivan P F. Variation in carbohydrate source-sink relations of forest and treeline white spruce in southern, interior and northern Alaska. *Oecologia*, 2010, 163(4): 833-843.
- [24] Genet M, Li M H, Luo T X, Fourcaud T, Clément-Vidal A, Stokes A. Linking carbon supply to root cell-wall chemistry and mechanics at high altitudes in *Abies georgei*. *Annals of Botany*, 2011, 107(2): 311-320.
- [25] 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.
- [26] Zhu W Z, Xiang J S, Wang S G, Li M H. Resprouting ability and mobile carbohydrate reserves in an oak shrubland decline with increasing elevation on the eastern edge of the Qinghai-Tibet Plateau. *Forest Ecology and Management*, 2012, 278: 118-126.
- [27] 雷静品, 肖文发, 黄志霖, 曾立雄, 王怀清, 李良俊. 三峡库区上游马尾松生长及其与气候变化的关系. *华中农业大学学报*, 2011, 30(4): 426-431.
- [28] 朱万泽, 冉飞, 李迈和, 王文志, 贾敏. 贡嘎山高山林线动态与生理形成机制. *山地学报*, 2017, 35(5): 622-628.
- [29] Shi P L, Körner C, Hoch G. End of season carbon supply status of woody species near the treeline in western China. *Basic and Applied Ecology*, 2006, 7(4): 370-377.
- [30] Shi P, Körner C, Hoch G. A test of the growth-limitation theory for alpine tree line formation in evergreen and deciduous taxa of the eastern Himalayas. *Functional Ecology*, 2008, 22(2): 213-220.
- [31] 王彪, 江源, 王明昌, 董满宇, 章异平. 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*, 2015, 39(7): 746-752.
- [32] Mengel K, von Braunschweig L C. The effect of soil moisture upon the availability of potassium and its influence on the growth of young maize plants (*Zea mays* L.). *Soil Science*, 1972, 114(2): 142-148.

- [33] 王森, 代力民, 姬兰柱, 李秋荣. 长白山阔叶红松林主要树种对干旱胁迫的生态反应及生物量分配的初步研究. 应用生态学报, 2001, 12(4): 496-500.
- [34] Gill R A, Campbell C S, Karlinsey S M. Soil moisture controls Engelmann spruce (*Picea engelmannii*) seedling carbon balance and survivorship at timberline in Utah, USA. Canadian Journal of Forest Research, 2015, 45(12): 1845-1852.
- [35] 崔海亭, 刘鸿雁, 戴君虎. 山地生态学与高山林线研究. 北京: 科学出版社, 2005.
- [36] Li C Y, Liu S R, Berninger F. Picea seedlings show apparent acclimation to drought with increasing altitude in the eastern Himalaya. Trees, 2004, 18(3): 277-283.
- [37] Ryan M G, Phillips N, Bond B J. The hydraulic limitation hypothesis revisited. Plant, Cell & Environment, 2006, 29(3): 367-381.
- [38] Magnani F, Borghetti M. Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in *Fagus sylvatica*. Plant, Cell & Environment, 1995, 18(6): 689-696.
- [39] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志-第7卷. 北京: 科学出版社, 1978.
- [40] 沈维, 张林, 罗天祥. 高山林线变化的更新受限机制研究进展. 生态学报, 2017, 37(9): 2858-2868.
- [41] Gieger T, Leuschner C. Altitudinal change in needle water relations of *Pinus canariensis* and possible evidence of a drought-induced alpine timberline on Mt. Teide, Tenerife. Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2004, 199(2): 100-109.
- [42] Holtmeier F K, Broll G. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. Global Ecology and Biogeography, 2005, 14(5): 395-410.
- [43] Asher C J, Ozanne P G, Loneragan J F. A method for controlling the ionic environment of plant roots. Soil Science, 1965, 100(3): 149-156.
- [44] Domisch T, Finér L, Lehto T. Effects of soil temperature on biomass and carbohydrate allocation in Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings at the beginning of the growing season. Tree Physiology, 2001, 21(7): 465-472.
- [45] Lahti M, Aphalo P J, Finér L, Ryyppö A, Lehto T, Mannerkoski H. Effects of soil temperature on shoot and root growth and nutrient uptake of 5-year-old Norway spruce seedlings. Tree Physiology, 2005, 25(1): 115-122.
- [46] 刘新圣, 张林, 孔高强, 罗天祥. 藏东南色季拉山急尖长苞冷杉林线地带地上生物量随海拔的变化特征. 山地学报, 2011, 29(3): 362-368.
- [47] Luo T X, Pan Y D, Ouyang H, Shi P L, Luo J, Yu Z L, Lu Q. Leaf area index and net primary productivity along subtropical to alpine gradients in the Tibetan Plateau. Global Ecology and Biogeography, 2004, 13(4): 345-358.
- [48] 尹华军, 赖挺, 程新颖, 蒋先敏, 刘庆. 增温对川西亚高山针叶林内不同光环境下红桦和岷江冷杉幼苗生长和生理的影响. 植物生态学报, 2008, 32(5): 1072-1083.
- [49] 尉秋实, 赵明, 李昌龙, 李爱德. 不同土壤水分胁迫下沙漠蒿的生长及生物量的分配特征. 生态学杂志, 2006, 25(1): 7-12.
- [50] 肖冬梅, 王森, 姬兰柱. 水分胁迫对长白山阔叶红松林主要树种生长及生物量分配的影响. 生态学杂志, 2004, 23(5): 93-97.
- [51] 施征, 白登忠, 雷静品, 李迈和, 肖文发. 高山植物对其环境的生理生态适应性研究进展. 西北植物学报, 2011, 31(8): 1711-1718.
- [52] Li M H, Xiao W F, Shi P L, Wang S G, Zhong Y D, Liu X L, Wang X D, Cai X H, Shi Z M. Nitrogen and carbon source-sink relationships in trees at the Himalayan treelines compared with lower elevations. Plant, Cell & Environment, 2008, 31(10): 1377-1387.
- [53] Strand Å, Foyer C H, Gustafsson P, Gardstrom P, Hurry V. Altering flux through the sucrose biosynthesis pathway in transgenic *Arabidopsis thaliana* modifies photosynthetic acclimation at low temperatures and the development of freezing tolerance. Plant, Cell & Environment, 2003, 26(4): 523-535.
- [54] Atkin O K, Macherel D. The crucial role of plant mitochondria in orchestrating drought tolerance. Annals of Botany, 2009, 103(4): 581-597.
- [55] Hartmann H, Trumbore S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees - from what we can measure to what we want to know. New Phytologist, 2016, 211(2): 386-403.
- [56] Adams H D, Guardiola-Claramonte M, Barron-Gafford G A, Villegas J C, Breshears D D, Zou C B, Troch P A, Huxman T E. Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(17): 7063-7066.