

DOI: 10.20103/j.stxb.202306191305

植可翔, 关欣, 黄苛, 王娇, 杨佳敏, 张伟东, 陈龙池, 杨庆朋. 杉木不同组织/器官非结构性碳水化合物含量及其对修枝的响应. 生态学报, 2024, 44(20): 9391-9400.

Zhi K X, Guan X, Huang K, Wang J, Yang J M, Zhang W D, Chen L C, Yang Q P. Non-structural carbohydrate content in different tissues/organs of Chinese fir and its response to pruning. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(20): 9391-9400.

杉木不同组织/器官非结构性碳水化合物含量及其对修枝的响应

植可翔^{1,2}, 关欣^{1,3}, 黄苛^{1,3}, 王娇^{1,2}, 杨佳敏^{1,2}, 张伟东^{1,3}, 陈龙池^{1,3}, 杨庆朋^{1,3,*}

1 中国科学院沈阳应用生态研究所, 森林生态与管理重点实验室, 沈阳 110016

2 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 101408

3 湖南会同森林生态系统国家野外科学观测研究站, 亚热带森林生态系统结构与功能湖南省重点实验室, 会同 418307

摘要: 了解杉木非结构性碳水化合物(NSC)含量的分配格局及其对修枝的响应有助于加深对杉木生理特性的认识, 为杉木人工林设立合理的修枝强度提供参考。以 18 年生杉木人工林为对象, 设置了 3 个修枝强度处理, 分别为对照、轻度修枝(保留冠长的 75%)和重度修枝(保留冠长的 50%)。用单因素方差分析比较了杉木不同组织/器官中 NSC 及其组分(可溶性糖、淀粉)含量的差异以及修枝对细根、粗根的 NSC 及其组分含量的影响, 用重复测量方差分析研究了修枝与叶龄、枝条年龄以及树干高度对 NSC 及其组分含量的影响。结果表明, 各组织/器官间 NSC 及其组分含量存在显著差异。具体来说, 上冠叶、中冠叶和树皮的可溶性糖含量最高, 分别为(90.00±3.62)、(90.28±3.83) mg/g 和(89.72±3.16) mg/g, 粗根中的淀粉含量最高, 达到了(78.08±20.85) mg/g, 而上冠叶片的总 NSC 含量最高, 为(148.25±4.89) mg/g。此外, 随着叶龄的增加, 中冠叶片的可溶性糖含量显著上升, 而随着枝条年龄的增加, 上冠和下冠枝条平均可溶性糖含量分别下降了 45.4% 和 53.1%, NSC 含量则分别下降了 32.9% 和 39.7%。树干中 NSC 及其组分含量存在显著的空间变异, 各组织(树皮、边材和心材)间可溶性糖和淀粉含量的沿树干高度的变化趋势并不相同。而修枝对细根和粗根的 NSC 及其组分含量并没有显著影响。此外, 轻度修枝中, 下冠叶片的平均淀粉含量分别比重度修枝和对照高 18.6% 和 19.1%, 且总 NSC 含量也分别高 15.3% 和 23.7%, 而重度修枝并未影响杉木各组织/器官 NSC 及其组分的含量。研究表明, 杉木整体 NSC 含量存在显著的空间变异, 且适度修枝能够提高下冠叶片以及整体冠层的 NSC 含量, 提高杉木的碳源供应。

关键词: 非结构性碳; 修枝; 分配格局; 杉木

Non-structural carbohydrate content in different tissues/organs of Chinese fir and its response to pruning

ZHI Kexiang^{1,2}, GUAN Xin^{1,3}, HUANG Ke^{1,3}, WANG Jiao^{1,2}, YANG Jiamin^{1,2}, ZHANG Weidong^{1,3}, CHEN Longchi^{1,3}, YANG Qingpeng^{1,3,*}

1 Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

2 College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408, China

3 Huitong National Research Station of Forest Ecosystem, Hunan Key Laboratory for Structure and Ecosystem Service of Subtropical Forest, Huitong 418307, China

Abstract: Investigating the distribution pattern of non-structural carbohydrate content (NSC) in Chinese fir and its response to pruning is helpful to further understand the physiological characteristics of Chinese fir, and provide support for

基金项目: 国家重点研发计划项目(2021YFD2201302, 2022YFF1303003)

收稿日期: 2023-06-19; 网络出版日期: 2024-07-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yqp226@iae.ac.cn

the establishment of reasonable pruning intensity in Chinese fir plantation. A pruning experiment was conducted in 18-year-old Chinese fir plantation, with control, low intensity pruning (75% crown length retention) and high intensity pruning (50% crown length retention). One-way ANOVA was used to compare the contents of NSC and its components (soluble sugar and starch) in different tissues/organs, as well as the effect of pruning on the contents of NSC and its components of fine roots and coarse roots. Repeated measurement ANOVA was used to analyze the effect of needle age, twig age, or tree height and pruning on the content of NSC and its components. The results showed that, the content of NSC and its components varied significantly among different tissues/organs of Chinese fir. Specifically, the soluble sugar contents of upper canopy needle, middle canopy needle and bark were the highest, with (90.00 ± 3.62) , (90.28 ± 3.83) , and (89.72 ± 3.16) mg/g, respectively. The starch content ((78.08 ± 20.85) mg/g) in the coarse root was the highest, and the total NSC content in the upper canopy needle was the highest with (148.25 ± 4.89) mg/g. Moreover, the soluble sugar content in the middle canopy needle increased significantly with increasing needle age. In contrast, as twig age increased, the average soluble sugar content in the upper and lower twig decreased by 45.4% and 53.1%, respectively, and the average NSC content decreased by 32.9% and 39.7%, respectively. There is significant spatial variation in the content of NSC and its components in stem, and the soluble sugar and starch content of bark, sapwood, and heartwood varied differently with tree height. However, no significant effect of pruning on the contents of NSC and its components of fine roots and coarse roots was observed. In addition, the average starch content of the lower canopy needle under low intensity pruning was 18.6% and 19.1% higher, and the total NSC content was 15.3% and 23.7% higher than that of high intensity pruning and control, respectively. While high intensity pruning did not affect the contents of NSC and its components in all tissues/organs of Chinese fir. This study indicated that there is significant spatial variation in the NSC content of Chinese fir, and the low intensity pruning increase the NSC content of the lower canopy needle and the overall canopy NSC content compared to high intensity pruning, enhancing the carbon supply for Chinese fir.

Key Words: non-structural carbohydrate; pruning; allocation pattern; Chinese fir

非结构性碳水化合物(NSC)是植物光合作用的重要产物,主要由葡萄糖、蔗糖等可溶性糖和淀粉组成,是植物生长和生理代谢过程中极其重要的供能物质^[1-2]。植物体内 NSC 库的大小反映了碳吸收(光合同化)和碳消耗(呼吸和生长)的供需平衡以及对外界环境变化的响应,是了解植物生长和生态策略的重要指标^[3-5]。

NSC 的分配是树木多个生态生理过程的综合作用结果,受多种因素的影响^[6]。例如,乔木冠层结构的复杂性会引起光照、水分、CO₂浓度等的差异,因此导致不同冠层位置叶片光合速率以及叶、枝 NSC 含量存在差异^[7-8]。光合速率引起的不同冠层位置叶片 NSC 含量差异也可能与叶龄相关。例如,当年生针叶可能由于叶片尚未成熟,光合能力较低而引起 NSC 含量也较低^[9]。此外,树干作为生物量的主体,是储存 NSC 的主要器官,NSC 含量沿树干也被发现存在径向以及纵向变化^[10-11]。探索树木 NSC 在各组织/器官中的分配格局和空间变异不仅可以加深对树木生理特性的理解,还有助于增加对整树 NSC 含量估算的准确性,对了解树木生长策略以及生理生态意义重大。但以往对 NSC 含量的研究主要以幼树为对象,或仅对树木局部组织取样研究^[6],缺乏对成年树木 NSC 分配格局的了解。

修枝是指通过对树冠下层枯枝、消耗枝进行人为修剪去除,是生产无节良材,提高木材质量的重要人工林经营措施^[12]。合理的修枝能够优化器官的养分运输和分配,促进树木的生长^[13]。因此,制订适宜的修枝强度对人工林树木的生长和木材生产至关重要。深入分析树木各器官/组织 NSC 含量随修枝强度的变化,能够了解不同修枝强度下树木的能量供应和生长状况,为确定合理的修枝强度提供指导。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国亚热带地区的主要造林树种,杉木人工林居我国人工林面积的首位,在木材生产和森林碳循环中发挥重要作用^[14-15]。全面了解杉木 NSC 含量的空间变异及其对修枝的响应有助于加深对杉木生理特性和生态策略的认识,对提高杉木人工林生产力以及木材质量具有重要意义。为

此,本研究以杉木人工林为研究对象,设置不同强度的修枝处理,旨在探究以下科学问题:(1)杉木各组织/器官间 NSC 及其组分含量是否存在差异,各组织/器官中 NSC 及其组分含量如何沿冠层或树干高度发生空间变异;(2)修枝是否影响各组织/器官中 NSC 及其组分含量?

1 试验地概况

试验地位于湖南省会同县中国科学院森林生态实验站的杉木人工林中(26°48'N,109°36'E),该地区属中亚热带季风性湿润气候,海拔 300—500 m。年均温为 16.5℃,降水量 1200—1400 mm 且集中在夏季^[16]。试验地较为平坦,坡度小于 3°,土壤类型为山地红黄壤,pH 为 4—6。杉木新叶一般在 3 月上旬长出,在 5 月中旬成熟。主要林下植被包括芒草 (*Miscanthus* sp)、芒箕 (*Dicranopteris dichotoma*) 和蕨类 (*Pteridium aquilinum*) 等^[17]。

2 研究方法

2.1 试验设计

2004 年在试验地种植生长良好且长势相似的 1 年生杉木幼苗,株行距为 2 m。2012 年 4 月,用完全随机试验设计对杉木进行 3 种修枝处理,分别为对照(CK,不修枝)、轻度修枝(Low intensity pruning,保留冠长的 75%)和重度修枝(High intensity pruning,保留冠长的 50%)。各处理包含 4 个重复,共 12 个小区,单个小区面积为 10 m × 10 m,各小区样木的基本特征如表 1 所示。各小区间隔 10 m 以上,用于防止边缘效应。0—10 cm 土层的土壤有机碳含量为 19.08 g/kg,土壤无机氮含量为 19.11 mg/kg,有效磷含量为 2.24 mg/kg。

表 1 各小区样木基本特征

Table 1 Basic characteristics of the sampled trees in each block

修枝处理 Pruning treatment	胸径 Diameter at breast height / cm	树高 Tree height / m	修枝处理 Pruning treatment	胸径 Diameter at breast height / cm	树高 Tree height / m
CK	19.30	16.70	HP	20.20	17.80
	21.00	17.95		19.40	16.10
	19.00	18.10		19.50	16.60
	17.30	15.60		19.30	17.30
LP	18.90	17.03		18.80	15.90
	19.30	18.10		22.00	17.80

CK: 对照 Control; LP: 轻度修枝 Low intensity pruning; HP: 重度修枝 High intensity pruning

2.2 样品的采集和指标测定

2022 年 7 月,在 12 个小区中各选取一株代表林分状态的杉木,于树干基部伐倒。伐倒后分别在树干 0 m、2 m、4 m、6 m、8 m、10 m、12 m、14 m 处横切面上截取厚度 1—2 cm 的圆盘,用于收集树皮、边材和心材样品。树冠层按照高度均为为上、中、下冠并分别截取带叶的完整枝条用于收集不同年龄的叶片和枝条样品。在树干基部周围随机挖掘根系用于收集粗根和细根。所采集的样品分装于自封袋并迅速放入冰盒中带回。

采集回来的圆盘获取树皮后,用生长锥采集边材(靠近树皮颜色较浅的部分)和心材(靠近髓心颜色较深的部分)。依据枝条基部的芽鳞痕将样枝细分为不同年龄的枝段,考虑到各冠层的枝条年龄差异,上冠、中冠和下冠枝条分别从当年生取到 3 年生、5 年生和 7 年生枝,根据颜色和所在枝段将叶片从当年生取到 3 年生叶。根系在洗掉泥沙后按直径分为粗根(2—5 mm)和细根(≤2 mm)。所有样品分装于信封中,先放入烘箱中于 105℃ 杀青 30 min 后,再于 65℃ 烘至恒重,最后用球磨仪将样品研磨粉碎后过 0.25 mm 的筛子用作 NSC 含量的分析。

本研究中 NSC 定义为可溶性糖和淀粉的总和,可溶性糖和淀粉含量参照蒽酮比色法进行测定^[18]。用万分之一天平称量粉碎后的干样 10 mg 放入试管中,加入 5 mL 蒸馏水,80℃ 水浴提取 30 min,待冷却后于

10000 g 离心 10 min, 取上清液, 用于可溶性糖的测定。静置沉淀后除去上清液, 残渣加 1 mol/L H_2SO_4 5 mL, 80°C 水浴提取 40 min, 待冷却后于 10000 g 离心 10 min, 取上清液, 用于淀粉的测定。可溶性糖或淀粉含量的测定: 取 500 μ L 上清液, 加入 2.5 mL 0.4% 蒽酮-浓硫酸, 充分震荡后, 沸水浴 5 min, 冷却至室温后, 在 640 nm 处测吸光度值, 并利用蔗糖制作标准曲线。

2.3 数据处理

利用 SPSS 21.0 软件对数据进行统计分析, 用重复测量方差分析探究叶龄/枝条年龄、修枝处理及其交互作用对 NSC 及其组分含量的影响, 以及探究树干高度、修枝处理及其交互作用对 NSC 及其组分含量的影响。用单因素方差分析探究修枝处理对细根、粗根的 NSC 及其组分含量的影响, 以及探究不同组织/器官间 NSC 含量及其组分的差异显著性, 采用 Duncan 法比较各组间的差异性 (显著性水平为 $P < 0.05$)。作图通过 R 4.0.3 完成。图中所有数据均为平均值 \pm 标准误 ($n = 4$)。

3 结果与分析

3.1 杉木各组织/器官 NSC 及其组分含量的差异

可溶性糖、淀粉以及总 NSC 含量在杉木各组织/器官间存在显著差异 (图 1)。上冠叶、中冠叶和树皮的可溶性糖含量最高, 分别为 (90.00 ± 3.62) 、 (90.28 ± 3.83) 、 (89.72 ± 3.16) mg/g。在冠层组织/器官中, 下冠枝条的可溶性糖含量较低, 与粗根和细根的含量相当。边材与心材的可溶性糖含量最低 ((30.63 ± 2.39) 、 (27.91 ± 1.60) mg/g), 约为树皮含量的 1/3。相比之下, 除粗根外, 杉木各组织/器官间淀粉含量相近, 集中在 $(45.40 - 53.79)$ mg/g 范围内。粗根淀粉含量显著高于其余组织/器官, 达到 (78.08 ± 20.85) mg/g。上冠叶片的总 NSC 含量最高 ((148.25 ± 4.89) mg/g), 与中冠叶、上冠枝、中冠枝、树皮、粗根的差异不显著, 但显著高于下冠叶、下冠枝和细根。边材和心材的总 NSC 含量最低, 分别为 (75.62 ± 3.57) mg/g 和 (73.37 ± 3.46) mg/g。不同冠层叶

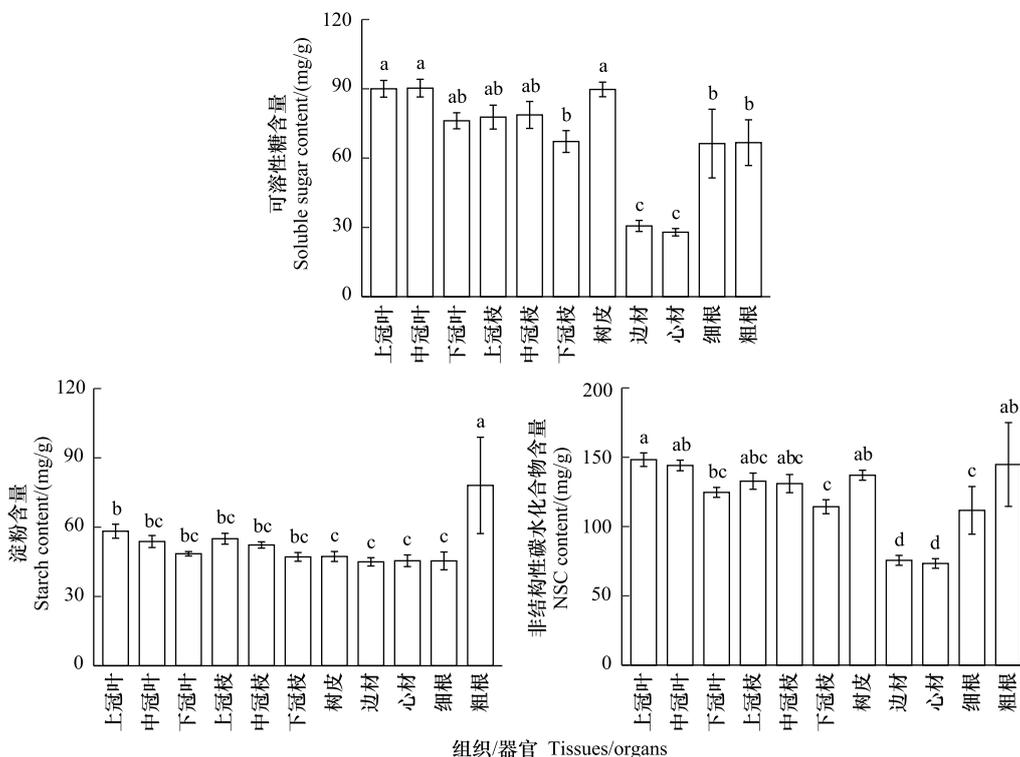


图 1 杉木不同组织/器官非结构性碳水化合物 (NSC) 及其组分含量

Fig. 1 Contents of nonstructural carbohydrate (NSC) and its components in different tissues/organs of Chinese fir
不同小写字母代表不同组织/器官之间差异显著 ($P < 0.05$)

片总 NSC 含量存在显著差异,而不同冠层的枝条间无显著差异。

3.2 叶龄与修枝强度对不同冠层叶片 NSC 及其组分含量的影响

叶龄和修枝强度分别对中冠叶片的可溶性糖含量和下冠叶片的淀粉、总 NSC 含量存在显著影响(图 2)。中冠叶片的可溶性糖含量随叶龄的增加而显著上升($P=0.048$)。上冠叶片的淀粉含量表现出先下降(当年生到 1 年生)再上升(1 年生到多年生)的趋势。另外,在下冠叶片中,轻度修枝的淀粉和总 NSC 含量显著高于对照和重度修枝($P=0.004$; $P=0.030$)。轻度修枝下冠叶片平均淀粉含量分别比重度修枝和对照高 18.6% 和 19.1%,总 NSC 含量分别高 15.3% 和 23.7%。尽管叶龄和修枝均对中冠叶片淀粉含量无显著效应,但两者的相互作用表现显著,从当年生到 3 年生叶,轻度修枝的淀粉含量先上升后下降,而对照和重度修枝的淀粉含量则先下降后上升($P=0.023$)。

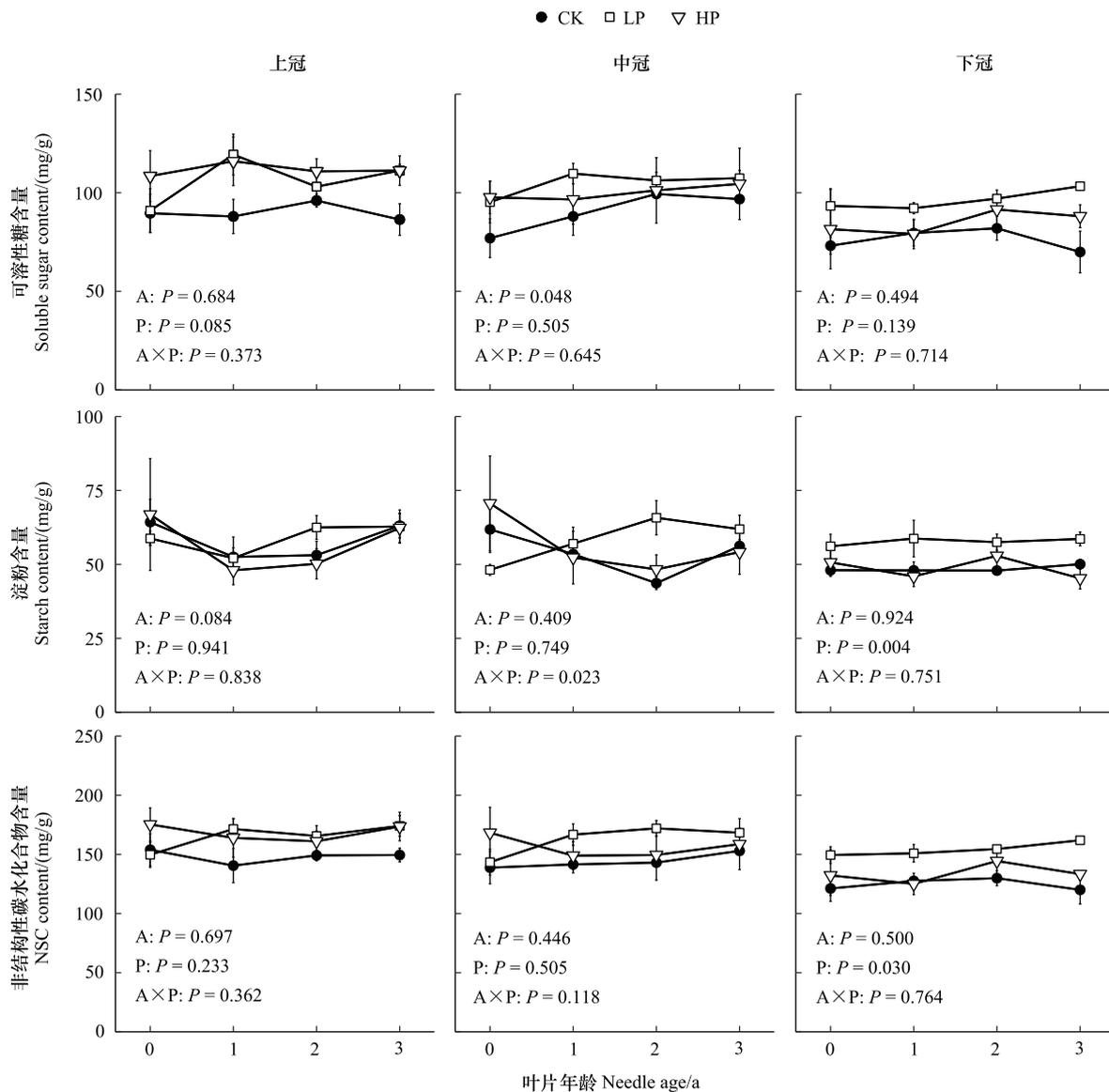


图 2 不同修枝强度下不同年龄上冠、中冠和下冠叶片 NSC 及其组分含量

Fig.2 Contents of NSC and its components in different age needles of upper canopy, middle canopy and lower canopy under different pruning intensities

CK: 对照 Control; LP: 轻度修枝 Low intensity pruning; HP: 重度修枝 High intensity pruning; A: 叶龄 Needle age; P: 修枝 Pruning

3.3 枝条年龄与修枝强度对不同冠层枝条 NSC 及其组分含量的影响

年龄显著影响着杉木上冠和下冠枝条的可溶性糖和总 NSC 含量,但修枝强度仅对上冠枝条的可溶性糖含量存在显著影响(图 3)。具体地,上冠枝条和下冠枝条的可溶性糖含量随枝条年龄增加而显著下降($P < 0.001$; $P = 0.008$),从当年生到 3 年生/7 年生,上冠和下冠枝条平均可溶性糖含量分别下降了 45.4% 和 53.1%。可溶性糖的下降也间接导致着上冠枝条和下冠枝条总 NSC 含量呈现相似趋势($P < 0.001$; $P = 0.022$),从当年生到 3 年生/7 年生,上冠和下冠枝条平均 NSC 含量分别下降了 32.9% 和 39.7%。此外,尽管不同修枝强度间上冠多年生枝条的可溶性糖含量相近,但对照组当年生枝条可溶性糖含量(96.79 ± 1.19) mg/g 要显著低于轻度修枝(129.39 ± 12.14) mg/g 和重度修枝(139.61 ± 12.63) mg/g)。

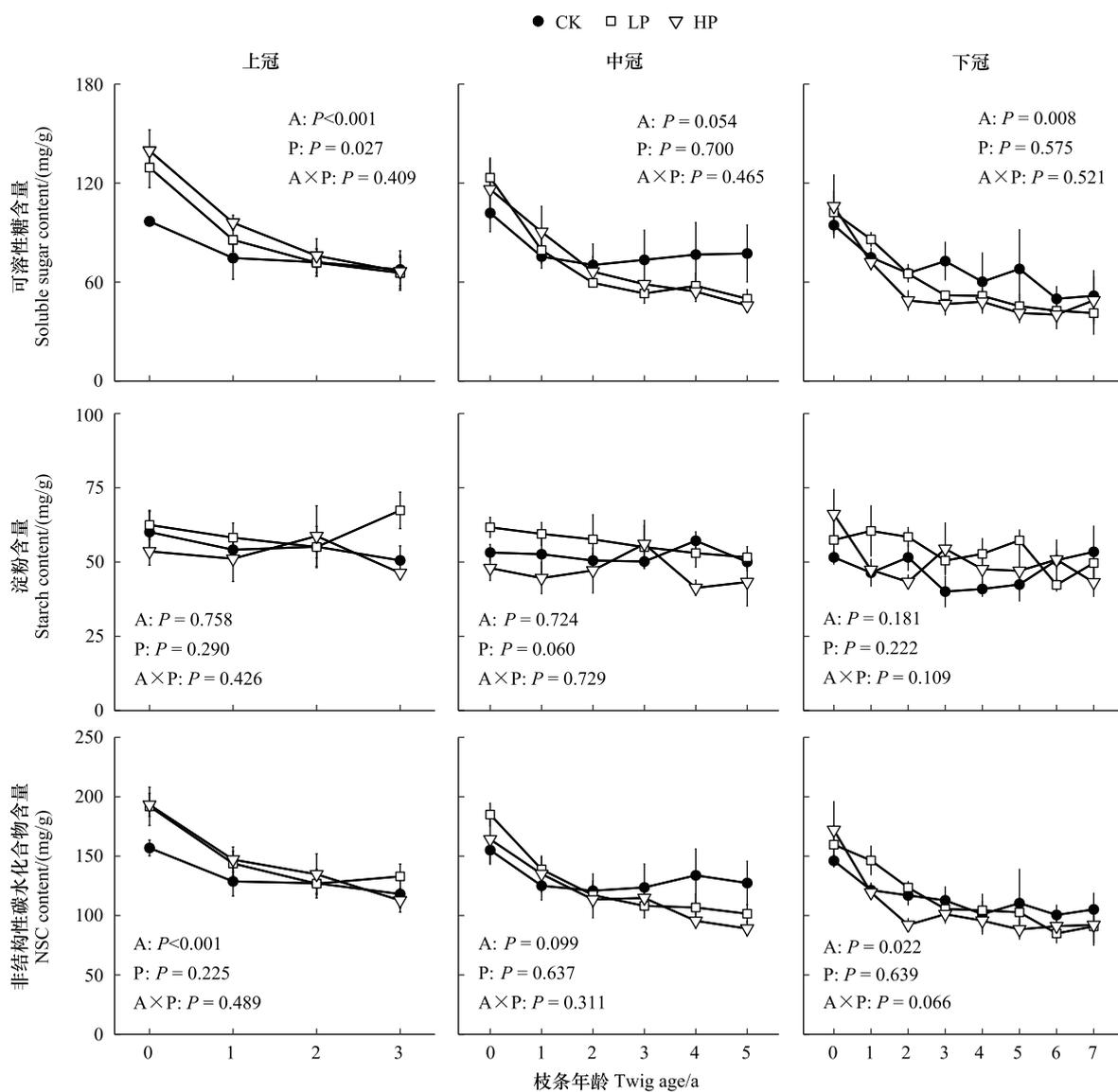


图 3 不同修枝强度下不同年龄上冠、中冠和下冠枝条 NSC 及其组分含量

Fig.3 Contents of NSC and its components in different age twigs of upper canopy, middle canopy and lower canopy under different pruning intensities

3.4 树干高度与修枝强度对树皮、边材和心材 NSC 及其组分含量的影响

除边材的淀粉含量和树皮的 NSC 含量外,树干高度对树皮、边材和心材的可溶性糖、淀粉和总 NSC 含量均存在显著影响,而不同修枝强度间的结果则并不显著(图 4)。值得注意的是,随树干高度的增加,各组织间

可溶性糖和淀粉含量的变化趋势并不相同。树皮的可溶性糖表现出逐渐上升的趋势,而边材表现为逐渐下降,心材则是先下降而后上升。另外,树皮的淀粉含量随树高逐渐下降,但心材的淀粉含量随树高逐渐上升。最后,边材和心材的 NSC 含量都总体表现出随树高先下降后上升的趋势。总体来说,从 0 m 到 14 m,树皮可溶性糖和淀粉含量的变幅达到了 20.9%和 29.3%,心材淀粉含量的变幅达到了 26.7%。

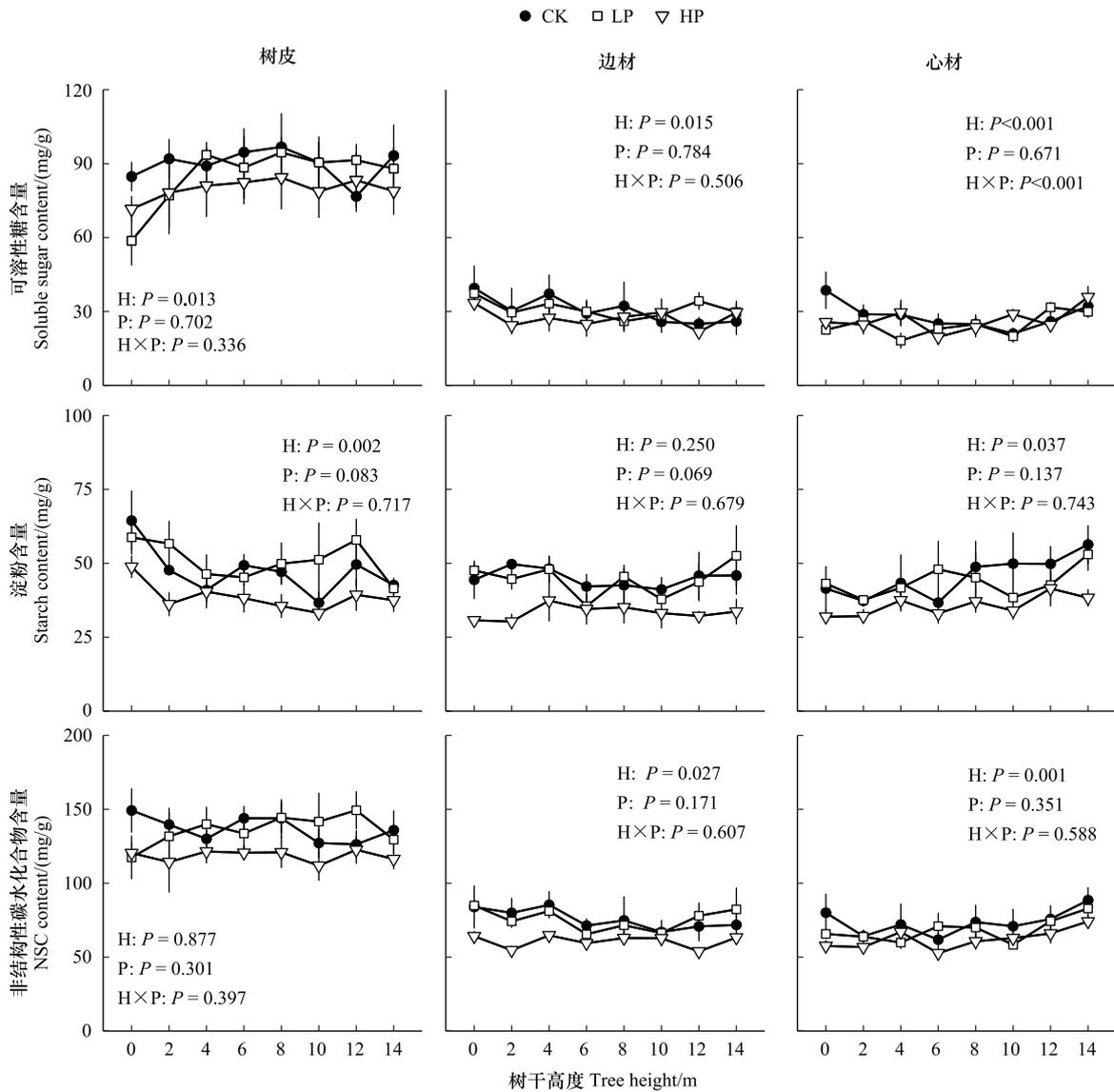


图 4 不同修枝强度下不同高度树皮、边材和心材的 NSC 及其组分含量

Fig.4 Contents of NSC and its components in different height bark, sapwood, heartwood under different pruning intensities

3.5 修枝强度对根系 NSC 及其组分含量的影响

在地下部,细根和粗根的可溶性糖、淀粉以及总 NSC 含量在不同修枝强度下无显著差异。在对照中,细根的可溶性糖含量为(66.28±14.87)mg/g,在轻度修枝和重度修枝中则分别为(44.87±2.51)mg/g 和(52.92±3.10)mg/g。对照中细根的总 NSC 含量为(111.68±17.19)mg/g,轻度修枝和重度修枝总 NSC 含量相比对照分别下降了 16.2%和 21.5%。相似的,对照中粗根的总 NSC 含量为(144.77±30.23)mg/g,相比对下轻度修枝和重度修枝分别下降了 4.7%和 19.2%,但这些差异并不显著。

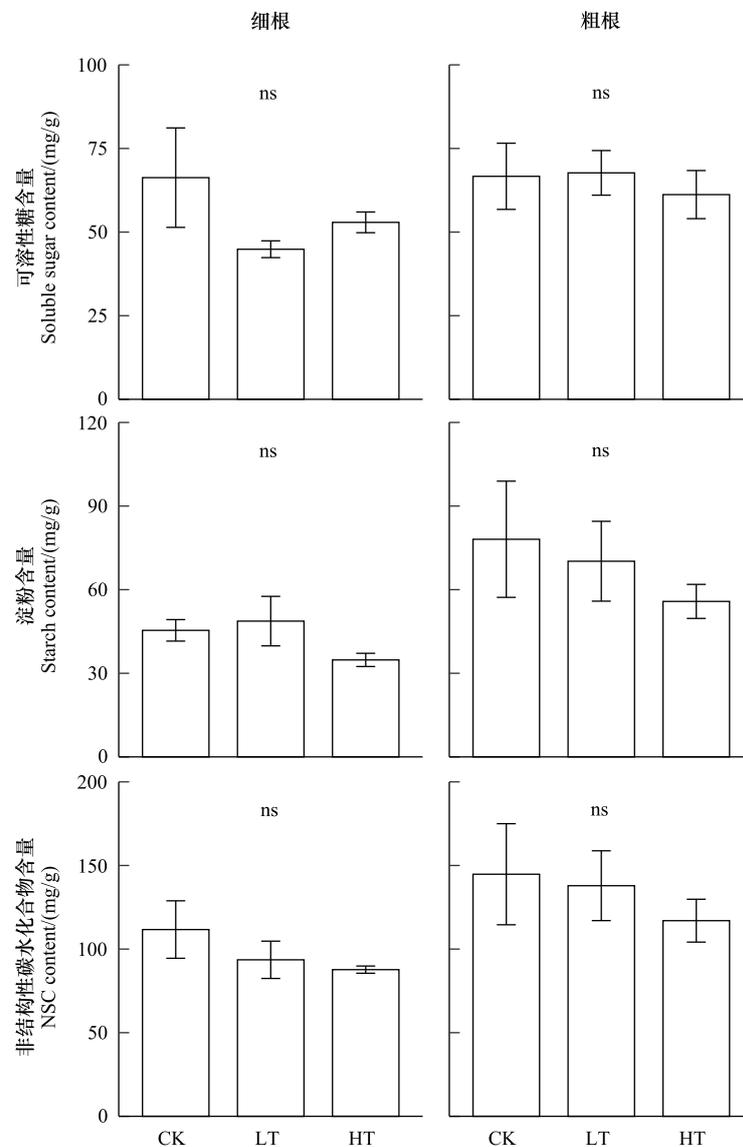


图5 不同修枝强度下细根、粗根 NSC 及其组分含量

Fig.5 Contents of NSC and its components in fine roots and coarse roots under different pruning intensities

4 讨论

4.1 杉木各组织/器官间 NSC 含量的空间变异

研究发现杉木不同组织/器官间 NSC 及其组分(可溶性糖、淀粉)含量存在显著差异。NSC 在不同组织/器官中的分配模式被认为是植物适应环境的综合体现^[19]。叶片是 CO₂ 的同化器官,因此可溶性糖含量最高,尤其是中上冠层。同化的可溶性糖从叶片经树枝、树皮向下运输到生长活性较强的根系,这导致了树枝、树皮和根系中较高的可溶性糖含量。研究结果表明可溶性糖在植物体内的分配遵循着同化物利用的就近原则和“源-汇”关系^[20]。淀粉作为缓解碳供应不足的储存物质,被认为较多分布在树干、根系和枝条等器官中,以往研究普遍发现树干是淀粉的主要储存器官^[6, 21]。本研究发现杉木粗根中淀粉含量最高,与徐军亮等^[22]在栓皮栎(*Quercus variabilis*)中发现粗根比茎干淀粉含量更高的结果一致。除此之外,叶片中也含有大量淀粉,尤其在上冠叶片中。叶片同化 CO₂ 的碳代谢产物会以淀粉的形式暂时储存在叶片中,随后降解并运出叶片。较高的叶片淀粉积累会引发“光合适应”,降低叶片的光合速率^[23]。因此,杉木叶片中淀粉高的特性不利于其

生长,这可能归因于其较低的光合产物输出速率。这些结果表明,粗根和叶片也是杉木淀粉的主要储存部位。在 NSC 总量方面,杉木各冠层叶片 NSC 含量存在显著的空间变异,而各冠层枝条间 NSC 含量相近(图 1),这与张海燕^[24]等发现温带树种各冠层叶片间 NSC 含量差异不显著的结果不一致。这可能是由于上层叶片能够接受更多光照,光合能力更高,因此能产生更多的 NSC。值得注意的是,本研究发现杉木心材存在与边材相当的 NSC 含量。相似的,一些研究也发现心材(或树干内部)存在大量 NSC^[11, 25-26]。尽管目前对于心材 NSC 的运输和利用机制仍待探究,但结果表明,在估算杉木整体 NSC 含量时,忽略心材会导致严重的 NSC 储量低估。

4.2 叶龄/枝条年龄以及树干高度对 NSC 含量的影响

研究发现叶龄对叶片 NSC 及其组分含量无显著影响(图 2),但枝条年龄显著控制着枝条 NSC 及其组分含量(图 3)。叶龄是影响常绿针叶光合速率的重要因素,光合能力的差异可能会体现在不同叶龄的叶片 NSC 含量上。例如,Li 等^[27]对 7 月阿尔卑斯山瑞士五针松(*Pinus cembra*)的研究发现,1 年生叶 NSC 含量显著高于当年生叶;张海燕等^[24]对生长季中期红松(*Pinus koraiensis*)的研究发现,NSC 含量随叶龄的增加而上升。然而,这些差异都随生长季进入末期后减少或消失。杉木叶龄对叶片 NSC 含量缺乏控制可能部分归因于试验地中杉木新叶一般在 5 月中旬发育成熟^[28],本研究的取样在 7 月进行,当年生叶和多年生叶间的光合能力差异较小。与叶龄不同的是,枝条年龄主要决定着离光合器官的距离。幼枝生长在枝条顶端,相比老枝更靠近树冠,可以优先获得光合产物且组织活力也更高。因此,随着枝条年龄的增加,本研究发现可溶性糖和 NSC 含量逐渐降低的趋势(图 3)。相似的,张海燕等^[29]的研究也发现,新枝的总 NSC 和可溶性糖浓度普遍高于老枝。

目前对于树干中 NSC 及其组分含量的纵向变化研究较少,尤其是将树干径向部位(树皮、边材和心材)分开的具体研究。本研究结果表明,树干的 NSC 以及组分含量存在一定的纵向变化,且各部位不同组分的变化趋势不同(图 4)。树皮中可溶性糖含量随树高逐渐上升,而淀粉含量则呈现出相反的趋势,这与 Piispanen 和 Saranpää^[30]对欧洲白桦(*Betula pendula*)树干的研究一致。此外,边材中可溶性糖含量随树干高度降低,而 NSC 总量先下降而上升。心材的淀粉含量逐渐上升,而可溶性糖和 NSC 总量先下降后上升。这些结果说明,尽管变化梯度较小,但树干 NSC 及其组分的纵向变化是复杂的,在树皮、边材和心材中呈现出不同的变化规律。同时,这种复杂的纵向分配格局还可能伴随着季节变化以及种间差异^[31-32]。

4.3 杉木 NSC 含量对修枝的响应

研究结果表明,轻度修枝显著提高了下冠叶片的淀粉含量以及 NSC 含量(图 2),这可能是由于杉木树冠下层的部分枝条处于光补偿点以下,修枝减少了这些枝条带来的能量消耗^[33],或因为生理补偿机制提高了剩余叶片的光合速率^[34-36],从而提高了叶片光合产物的积累。但除此之外,修枝并未引起杉木各组织/器官 NSC 及其组分含量的变化。这可能是由于修枝会导致植物因伤口愈合、维持生长等原因消耗 NSC 迅速进行应急响应^[37-38],从而使植物 NSC 含量的分配格局发生暂时的变化,而本研究中的结果建立在杉木经历修枝的 10 年后,未能观察到这些短期响应。尽管如此,仍观察到轻度修枝对杉木下冠叶片 NSC 含量的积极效应,这说明轻度修枝能够长期提高杉木冠层 NSC 含量。相比之下,重度修枝对杉木 NSC 含量没有显著影响。

5 结论

杉木各组织/器官间 NSC 及其组分的含量存在显著差异。不同冠层高度的叶片间 NSC 含量差异明显,但枝条间的差异较小。枝条年龄显著影响着 NSC 及其组分含量,随枝条年龄的升高,可溶性糖和 NSC 含量逐渐下降。树干中 NSC 及其组分含量存在纵向变化,且不同组织(树皮、边材和心材)的变化趋势不一。不同修枝强度对杉木 NSC 含量的影响不同,轻度修枝提高了杉木冠层 NSC 含量,而重度修枝对杉木 NSC 含量缺乏显著效应。研究结果为估算杉木整体 NSC 储量提供了参考,有助于理解成年杉木 NSC 含量的分配格局。

参考文献 (References):

- [1] Dietze M C, Sala A N, Carbone M S, Czimczik C I, Mantooth J A, Richardson A D, Vargas R. Nonstructural carbon in woody plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65: 667-687.
- [2] 刘青青, 马祥庆, 黄智军, 郭思, 王大洋, 王昌辉, 刘博. 光强对杉木幼苗形态特征和叶片非结构性碳含量的影响. *生态学报*, 2019, 39(12): 4455-4462.
- [3] Yang Q, Bejarano M D, Ma W C, Salam M, Pu B, Wei H, Su X L. Effects of long-term submergence on non-structural carbohydrates and N and P concentrations of *Salix matsudana* along the Three Gorges Reservoir. *Hydrobiologia*, 2023, 850(9): 2035-2047.
- [4] 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. *生态学报*, 2019, 39(19): 7274-7282.
- [5] Martínez-Vilalta J, Sala A N, Asensio D, Galiano L, Hoch G, Palacio S, Piper F I, Lloret F. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. *Ecological Monographs*, 2016, 86(4): 495-516.
- [6] 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.
- [7] Walcroft A, Le Roux X, Diaz-Espejo A, Dones N, Sinoquet H. Effects of crown development on leaf irradiance, leaf morphology and photosynthetic capacity in a peach tree. *Tree Physiology*, 2002, 22(13): 929-938.
- [8] 刘强, 董利虎, 李凤日, 李想. 长白落叶松冠层光合作用的空间异质性. *应用生态学报*, 2016, 27(9): 2789-2796.
- [9] 崔西甜, 袁凤辉, 王安志, 关德新, 吴家兵, 金昌杰. 树木叶片光合能力随叶龄变化研究进展. *世界林业研究*, 2017, 30(3): 18-23.
- [10] 王凯, 石亮. 科尔沁沙地 3 种主要造林树种树干非结构性碳水化合物的分布规律. *生态学杂志*, 2023, 42(8): 1841-1850.
- [11] 张海燕, 王传宽, 王兴昌, 成方妍. 白桦和紫椴树干非结构性碳水化合物的空间变异. *应用生态学报*, 2013, 24(11): 3050-3056.
- [12] Yang Q P, Liu L L, Zhang W D, Xu M, Wang S L. Different responses of stem and soil CO₂ efflux to pruning in a Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantation. *Trees*, 2015, 29(4): 1207-1218.
- [13] 王春胜, 曾杰. 林木修枝研究进展. *世界林业研究*, 2016, 29(3): 65-70.
- [14] Zheng W H, Li R S, Yang Q P, Zhang W D, Huang K, Guan X, Chen L C, Yu X, Wang Q K, Wang S L. Allocation patterns of nonstructural carbohydrates in response to CO₂ elevation and nitrogen deposition in *Cunninghamia lanceolata* saplings. *Journal of Forestry Research*, 2023, 34(1): 87-98.
- [15] 闫丽飞, 杨庆朋, 郑文辉, 黄苛, 赵峰侠. 杉木幼苗非结构性碳水化合物对遮阴及恢复光照的响应. *西北植物学报*, 2020, 40(2): 311-318.
- [16] Yang Q P, Zhang W D, Li R S, Xu M, Wang S L. Different responses of non-structural carbohydrates in above-ground tissues/organs and root to extreme drought and re-watering in Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) saplings. *Trees*, 2016, 30(5): 1863-1871.
- [17] Li R S, Yang Q P, Zhang W D, Zheng W H, Wang S L. Response of nonstructural carbohydrates to thinning and understory removal in a Chinese fir [*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook] plantation. *Trees*, 2018, 32(3): 801-808.
- [18] 钟彦, 刘正学, 秦洪文, 熊瑛, 向丽霞, 刘锐, 杨艳, 马睿. 冬季淹水对柳树生长及恢复生长的影响. *南方农业学报*, 2013, 44(2): 275-279.
- [19] Xiao L, Liu G B, Li P, Xue S. Nitrogen addition has a stronger effect on stoichiometries of non-structural carbohydrates, nitrogen and phosphorus in *Bothriochloa ischaemum* than elevated CO₂. *Plant Growth Regulation*, 2017, 83(2): 325-334.
- [20] 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.
- [21] 曹鹏鹤, 徐璇, 孙杰杰, 王玉超, 韩梦华, 郭佳欢, 冯会丽, 王维枫. 林分密度和种植点配置对杨树各器官非结构性碳水化合物的影响. *浙江农林大学学报*, 2022, 39(2): 297-306.
- [22] 徐军亮, 竹磊, 师志强, 武靖, 章异平. 栓皮栎粗根和茎干中非结构性碳水化合物含量的调配关系. *林业科学*, 2021, 57(1): 200-206.
- [23] 赵天宏, 王美玉, 张巍巍, 张鑫. 大气 CO₂ 浓度升高对植物光合作用的影响. *生态环境*, 2006, 15(5): 1096-1100.
- [24] 张海燕, 王传宽, 王兴昌. 5 个温带树种冠层枝叶非结构性碳水化合物浓度的空间变异. *生态学报*, 2015, 35(19): 6496-6506.
- [25] Hoch G, Richter A, Körner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(7): 1067-1081.
- [26] Zhang H Y, Wang C K, Wang X C. Spatial variations in non-structural carbohydrates in stems of twelve temperate tree species. *Trees*, 2014, 28(1): 77-89.
- [27] Li M H, Hoch G, Körner C. Spatial variability of mobile carbohydrates within *Pinus cembra* trees at the alpine treeline. *Phyton*, 2001, 41(2): 203-213.
- [28] Li R S, Yang Q P, Zhang W D, Zheng W H, Chi Y G, Xu M, Fang Y T, Gessler A, Li M H, Wang S L. Thinning effect on photosynthesis depends on needle ages in a Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantation. *The Science of the Total Environment*, 2017, 580: 900-906.
- [29] 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.
- [30] Piispanen R, Saranpää P. Variation of non-structural carbohydrates in silver birch (*Betula pendula* Roth) wood. *Trees*, 2001, 15(7): 444-451.
- [31] 杜建会, 邵佳怡, 李升发, 秦晶. 树木非结构性碳水化合物含量多时空尺度变化特征及其影响因素研究进展. *应用生态学报*, 2020, 31(4): 1378-1388.
- [32] 董涵君, 王兴昌, 苑丹阳, 柳荻, 刘玉龙, 桑英, 王晓春. 温带不同材性树种树干非结构性碳水化合物的径向分配差异. *植物生态学报*, 2022, 46(6): 722-734.
- [33] 张甜, 朱玉杰, 董希斌. 抚育间伐和修枝对落叶松用材林生长和冠层的影响. *东北林业大学学报*, 2017, 45(12): 8-11, 21.
- [34] Medhurst J L, Pinkard E A, Beadle C L, Worledge D. Photosynthetic capacity increases in *Acacia melanoxylon* following form pruning in a two-species plantation. *Forest Ecology and Management*, 2006, 233(2/3): 250-259.
- [35] 李广德, 张亚雄, 时海香, 王斐, 刘龙龙, 李豆豆, 贺曰林, 席本野. 修枝对 8 年生三倍体毛白杨生长及生理的短期影响. *中南林业科技大学学报*, 2018, 38(2): 30-35.
- [36] Li R S, Han J M, Guan X, Chi Y G, Zhang W D, Chen L C, Wang Q K, Xu M, Yang Q P, Wang S L. Crown pruning and understory removal did not change the tree growth rate in a Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantation. *Forest Ecology and Management*, 2020, 464: 118056.
- [37] Calatayud Á, Roca D, Gorbe E, Martínez P F. Physiological effects of pruning in rose plants cv. Grand Gala. *Scientia Horticulturae*, 2008, 116(1): 73-79.
- [38] Bore J K, Isutsa D K, Itulya F M, Ng'etich W K. Effects of pruning time and resting period on total non-structural carbohydrates, regrowth and yield of tea (*Camellia sinensis*L.). *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 2003, 78(2): 272-277.