

内蒙古白音敖包沙地云杉生长季非结构性 碳水化合物含量动态

王逸然 郑成洋[†] 曾发旭

北京大学城市与环境学院生态学系, 北京 100871; [†]通信作者, E-mail: zhengcy@pku.edu.cn

摘要 为更好地了解我国北方常绿针叶树中非结构性碳水化合物(NSC)的季节动态变化规律,以我国特有树种——沙地云杉(*Picea mongolica*)为研究对象,对生长季沙地云杉叶、枝、根、树皮等不同器官中的 NSC 含量进行测定。结果显示,沙地云杉不同器官中淀粉含量的变化规律基本上一致,5 月达到最大值,此后逐渐下降,8—10 月均维持在较低水平,说明芽萌发时所需的淀粉可能来自 4—5 月光合产物的积累;可溶性糖含量在 5 月略低,此后逐渐上升,10 月达到最高,增加的可溶性糖可能并非来自当年生长期结束前所积累的淀粉。分析结果表明,温度、降水等气候因子与沙地云杉不同器官中淀粉、可溶性糖及 NSC 含量的相关性并不显著。

关键词 沙地云杉; 非结构性碳水化合物; 季节动态; 温度和降水

中图分类号 Q948

Seasonal Dynamic Changes of Non-structural Carbohydrate in Tissues of *Picea mongolica* in Baiyinaobao

WANG Yiran, ZHENG Chengyang[†], ZENG Faxu

Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871;

[†] Corresponding author, E-mail: zhengcy@pku.edu.cn

Abstract To understand seasonal dynamic of non-structural carbohydrate (NSC) in evergreen conifers, the authors analyzed the soluble sugar, starch and NSC content of leaf, branch, bark and root system of *Picea mongolica* from April to October. The results indicate that starch abundance in different organs of *Picea mongolica* reach the highest point in May, then decrease gradually and maintain at a low level from August to October. This might be reasoned that germination required starch is accumulated through photosynthesis from April to May. The soluble sugar content is slight low in May, raise gradually and reach the highest point in October. However, starch accumulated during the growth season may not account for soluble sugar increment in winter. No significant correlation is detected between *Picea mongolica* different organs' starch, soluble sugar, and NSC content to monthly mean temperature and precipitation.

Key words *Picea mongolica*; non-structural carbohydrate; seasonal dynamic changes; temperature and precipitation

碳水化合物是植物光合作用的主要产物,依据其存在形式,可分为结构性碳水化合物和非结构性碳水化合物(NSC)^[1-2]。NSC 主要由以蔗糖、葡萄糖等为主的可溶性糖和淀粉组成,其代谢活动和含

量变化直接影响植物的生长发育,可以反映树木生长过程中碳同化和消耗的平衡关系^[3]。了解当前气候条件下植物组织中 NSC 含量的季节动态变化,有助于了解植物在一年中的生长情况以及植物对环

境条件的适应机制,可以帮助预测未来气候变化条件下树木的响应,并为全球碳循环变化的模拟提供理论依据^[4-5]。一些生态学热点问题也可以通过研究树木 NSC 含量的动态变化来解释,例如,木本植物如何响应持续升高的 CO₂ 浓度水平及全球温度^[6],树线形成的原因^[7-8],植物如何应对干旱、低温等环境胁迫^[9-10]。

已有研究表明,树木 NSC 的季节变化规律受树木生活型、生长型和环境气候的影响^[5],表现出复杂的规律性。Hoch 等^[11]在瑞士对温带常见的包括落叶阔叶树、落叶针叶树和常绿针叶树在内的 10 种树木的叶、枝和树干中 NSC 含量进行了研究,结果表明,落叶树叶中的淀粉、可溶性糖及总 NSC 含量表现出较一致的动态变化趋势,6 月生长初期最高,此后不断减少,至 10 月落叶前最低;常绿针叶树叶中的淀粉及 NSC 含量在 4 月显著升高,可溶性糖含量变化并不显著。Würth 等^[12]对 17 种主要热带树种的研究表明,热带树木 NSC 含量的季节变化与水分条件有关,旱季 NSC 含量高于雨季。不同树种 NSC 含量的季节动态也有明显的种间差异^[13-15]。Newell 等^[16]的研究结果显示,4 月旱季结束时,马鞭槲(*Luehea seemannii*)的 NSC 含量最高,腰果木(*Anacardium excelsum*)的 NSC 峰值则出现在 8、9 月的雨季。Michelot 等^[17]的研究发现,山毛榉(*Fagus sylvatica*)树干中的可溶性糖含量在 4—8 月呈现先减后增的趋势,无梗花栎(*Quercus petraea*)则呈现明显的递增趋势。

目前,关于树木 NSC 含量季节变化的研究尚存在不足。多数研究中的采样频率较低,仅选取生长初期、生长旺盛期和生长末期等若干时间节点进行采样(例如 Hoch 等^[11]仅在 3、4、6、8 和 10 月进行 5 次采样),不能很好地反映植物在生长季的 NSC 动态变化规律。另外,多数研究中样本种类不够全面,只选取叶、枝、根、树干等器官中的 2~3 种,或只针对某一种器官进行研究,对常绿针叶树的叶和枝采样时也未考虑其年龄^[18-20],部分研究中实验材料采用木本植物的幼苗^[21-23],缺乏对成熟树木个体各器官中 NSC 含量的完整年际动态监测。

沙地云杉(*Picea mongolica*)是我国珍稀濒危树种,分布范围窄,面积小^[24]。沙地云杉林是陆地上非常特殊的森林生态系统类型,是沙地森林草原景观的重要组成部分,也是一道天然屏障,对防风固沙、控制土壤沙化有重要作用^[25]。目前尚没有对

这一特殊物种非结构性碳水化合物季节动态的研究。本研究通过对生长季成熟沙地云杉个体叶、枝、根、树干等不同器官中可溶性糖和淀粉含量的测定,揭示沙地云杉各器官中可溶性糖及淀粉含量的生长季变化规律,了解沙地云杉在当前气候条件下的生长情况,从而为这一特殊的森林生态系统类型如何响应未来气候变化提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

内蒙古自治区白音敖包自然保护区位于赤峰市克什克腾旗西北部、浑善达克沙地东部边缘,地理坐标为 117°05'—117°20'E, 43°30'—43°36'N, 海拔 1300~1500 m, 年均温为 -1.4℃, 1 月均温为 -23.4℃, 7 月均温为 17.4℃, 全年无霜期平均为 78 天, 年降水量 360~440 mm, 年平均蒸发量为 1035.6 mm^[26-27]。沙地云杉集中分布在白音敖包地区的沙地上, 面积约 15 hm², 林相整齐, 长势好, 面积大, 是该保护区主要的保护对象^[27]。沙地云杉应属于蒙古植物分布区唯一的特有树种, 但沙地云杉林种类组成中也常混有兴安、华北植物分布区成分, 草原植物资源十分丰富, 主要以旱生草本植物为主^[28]。

1.2 样品采集与分析

在保护区内选取 5 棵长势相似、生长健康、光照条件良好、生长在不同坡位和坡向的沙地云杉(表 1), 采集每棵树的叶、枝、树皮(韧皮部和形成层)、根等器官, 其中叶和枝均分为当年新生、一年生和两年生以上(老) 3 个龄级进行采样, 根按径级分为粗根(≥5 mm)和细根(<5 mm)进行采样。叶和枝样品均采自距地面 3~5 m 朝东南方向的固定位置, 以避免方位及冠层高度的影响^[29]。每棵树每个器官每次采集 3 个样品, 将其淀粉及可溶性糖含量的均值作为该器官的值。每次采集时间均为下午 13:00—15:00, 以消除日动态差异的影响。2013 年 4—10 月生长季期间, 每月月初、月中、月末各采集样品 1 次。因天气寒冷, 故根和树皮样品从 4 月末开始采集。沙地云杉根系发达, 个体密度低, 采集根样品时采用粗根追踪, 并取分支根后回填原土, 尽量减小扰动面积。沙地云杉 5 月底至 6 月初芽开始萌发, 故当年生新叶与当年生新枝样品从 6 月开始采集。所有植物样品均在采集后 1 小时内经液氮冷冻处理, 低温保存, 带回实验室研磨。

将研磨后的样品加 80% 乙醇, 沸水浴加热, 提

表 1 5 株沙地云杉采样个体的基本特征
Table 1 Essential characteristics of five *Picea mongolica* sample trees

编号	树高/m	胸径/cm	冠幅/(m×m)	坡位	坡向	坡度
1	8.0	23.7	4.4×4.4	中坡	北偏西 25°	3°
2	20.0	45.8	5.0×4.5	中坡	南偏东 20°	3°
3	16.0	29.0	4.0×4.5	中坡	北偏东 80°	3°
4	16.5	33.9	14.8×4	中坡	南偏东 15°	5°
5	18.0	48.4	7.0×5	—	—	0°

取样品中的可溶性糖。上清液采用硫酸蒽酮法测定可溶性糖含量, 固体提取物采用 Smith 等^[30]的酶解法测定淀粉含量。可溶性糖及淀粉含量均以干物质中的葡萄糖百分比(%DM)表示。

从中国气候数据共享网(<http://cdc.cma.gov.cn>)选择距采样点最近的林西县气象台站(43°36'N, 118°04'E)的气候记录, 获得白音敖包地区 2013 年的温度和降水数据。将每月所采 3 次样品中淀粉、可溶性糖含量的均值作为该月沙地云杉的淀粉及可溶性糖含量, NSC 含量为淀粉和可溶性糖含量之和。采用方差分析(ANOVA)和 Tukey 多重比较法分析不同个体、不同组织中淀粉、可溶性糖及 NSC 浓度差异的显著性。采用 Pearson 相关分析法, 对 NSC 含量与气候数据进行相关性分析。统计分析采用 SPSS 16.0 完成。

2 结果分析

2.1 不同器官中淀粉、可溶性糖及 NSC 含量

将 5 棵沙地云杉各组织中的淀粉及可溶性糖含量进行方差分析, 结果表明, 每种组织 5 棵沙地云杉个体间的淀粉及可溶性糖含量差异不显著(表 2)。

表 2 树木个体间淀粉及可溶性糖含量的差异
Table 2 Comparison of starch content and soluble sugar content among the five *Picea mongolica* individuals

器官	淀粉		可溶性糖	
	F	P	F	P
新叶	0.19	0.94	2.45	0.08
新枝	0.51	0.73	2.52	0.07
一年叶	0.01	1.00	1.71	0.17
一年枝	0.68	0.61	2.28	0.08
老叶	0.05	0.99	2.08	0.11
老枝	0.14	0.97	2.07	0.11
细根	0.80	0.53	0.13	0.97
粗根	0.32	0.86	0.44	0.78
树皮	0.10	0.98	1.26	0.31

将 5 棵沙地云杉所测得淀粉及可溶性糖含量的结果求算术平均值, 并用方差分析和 Tukey 多重比较法分析不同组织中淀粉(表 3)、可溶性糖(表 4)及 NSC (表 5)含量差异的显著性。

沙地云杉当年生叶、一年生叶和老叶中的淀粉含量有相似的季节动态变化规律, 且淀粉含量无显著差异。除 7 月新枝中的淀粉含量显著低于一年生枝和老枝外, 其他月份当年生枝、一年生枝和老枝中的淀粉含量无显著差异, 且有相似的季节动态变化规律。粗根中的淀粉含量略高于细根, 其中 8 月与 10 月差异显著, 但粗根和细根中淀粉含量的季节动态变化规律相似。

沙地云杉当年生叶、一年生叶和老叶中可溶性糖含量的季节动态变化规律基本上一致, 但 7, 8 月当年生新叶中的可溶性糖含量显著低于一年生叶和老叶。与叶不同, 6 月新枝中的可溶性糖含量显著高于一年生枝和老枝。此外, 当年生新枝、一年生枝和老枝中的可溶性糖含量季节动态变化规律相似。除 8 月外, 粗根和细根中的可溶性糖含量无显著差异, 且年动态变化规律相似。

沙地云杉当年生叶、一年生叶和老叶中 NSC 含量的季节动态变化规律基本上一致, 但 7, 8 月当年生新叶中的 NSC 含量显著低于一年生叶和老叶, 5, 6 月老叶中的 NSC 含量显著高于一年生叶。与叶不同, 6 月时新枝中的 NSC 含量显著高于一年生枝和老枝, 8 月一年生枝中的 NSC 含量显著高于当年生新枝和老枝。除 8 月外, 粗根和细根中的 NSC 含量无显著差异, 且季节动态变化规律相似。

2.2 生长季淀粉、可溶性糖及 NSC 含量的变化趋势

2.2.1 不同器官中淀粉含量的变化趋势

沙地云杉叶中的淀粉含量在一年中波动变化显著(图 1(a))。4—7 月, 沙地云杉叶中淀粉含量较高, 5 月最高可达 2.5%DM 左右, 此后叶中淀粉含量迅

表 3 沙地云杉不同器官中淀粉含量比较
Table3 Difference of starch content in different parts

月份	新叶	一年叶	老叶	新枝	一年枝	老枝	细根	粗根
4		1.57±0.33 ^a	1.61±0.29 ^a		0.74±0.11 ^a	0.78±0.11 ^a	2.01±0.31 ^a	2.77±0.71 ^a
5		2.41±0.2 ^a	2.65±0.34 ^a		1.35±0.29 ^a	1.60±0.16 ^a	2.37±0.82 ^a	2.44±0.37 ^a
6	1.23±0.34 ^a	1.38±0.34 ^a	1.65±0.11 ^a	0.72±0.18 ^a	0.66±0.18 ^a	0.81±0.15 ^a	1.09±0.26 ^a	1.12±0.24 ^a
7	1.22±0.26 ^a	1.61±0.43 ^a	1.63±0.36 ^a	0.49±0.08 ^b	0.65±0.14 ^{ab}	0.73±0.13 ^a	1.43±0.21 ^a	1.89±0.38 ^a
8	0.77±0.10 ^{ab}	0.84±0.08 ^a	0.62±0.15 ^b	0.45±0.06 ^a	0.50±0.09 ^a	0.46±0.07 ^a	0.93±0.17 ^b	1.27±0.18 ^a
9	0.37±0.12 ^a	0.34±0.09 ^a	0.32±0.11 ^a	0.39±0.05 ^a	0.42±0.08 ^a	0.35±0.03 ^a	1.00±0.32 ^a	1.17±0.35 ^a
10	0.18±0.09 ^a	0.25±0.08 ^a	0.23±0.06 ^a	0.37±0.10 ^a	0.38±0.07 ^a	0.41±0.05 ^a	1.25±0.35 ^b	2.19±0.49 ^a

注: 数据为“算术平均值±标准差($n=5$)”, 小写字母表示差异显著($p<0.05$)。

表 4 沙地云杉不同器官中可溶性糖含量比较
Table 4 Difference of soluble sugar content in different parts

月份	新叶	一年叶	老叶	新枝	一年枝	老枝	细根	粗根
4		10.71±0.59 ^a	10.24±0.20 ^a		4.9±0.14 ^a	4.55±0.41 ^a	5.88±1.88 ^a	5.37±0.74 ^a
5		8.26±0.48 ^b	9.41±0.67 ^a		4.2±0.39 ^a	3.75±0.08 ^a	4.62±0.50 ^a	4.82±0.48 ^a
6	8.88±0.46 ^{ab}	8.61±0.62 ^b	9.62±0.42 ^a	6.94±1.58 ^a	4.69±0.45 ^b	3.95±0.45 ^b	4.06±0.47 ^a	4.36±0.45 ^a
7	7.63±0.50 ^b	8.9±0.74 ^a	9.67±0.57 ^a	5.01±0.43 ^a	4.53±0.21 ^{ab}	4.39±0.43 ^b	4.98±0.56 ^a	5.36±0.81 ^a
8	9.16±0.85 ^b	11.04±1.30 ^a	10.88±0.76 ^a	4.54±0.34 ^b	5.29±0.44 ^a	4.62±0.38 ^{ab}	5.36±0.22 ^b	5.78±0.24 ^a
9	9.92±1.05 ^a	10.8±0.69 ^a	10.88±0.90 ^a	4.89±0.51 ^a	4.96±0.52 ^a	4.56±0.42 ^a	5.51±0.51 ^a	5.31±0.65 ^a
10	10.54±1.65 ^a	10.29±2.20 ^a	11.51±2.11 ^a	5.64±1.30 ^a	6.3±1.04 ^a	5.53±0.57 ^a	6.34±0.98 ^a	6.92±1.17 ^a

注: 数据为“算术平均值±标准差($n=5$)”, 小写字母表示差异显著($p<0.05$)。

表 5 沙地云杉不同器官中 NSC 含量比较
Table 5 Difference of NSC content in different parts

月份	新叶	一年叶	老叶	新枝	一年枝	老枝	细根	粗根
4		12.28±0.82 ^a	11.85±0.15 ^a		5.65±0.20 ^a	5.33±0.46 ^a	7.89±1.64 ^a	8.15±1.42 ^a
5		10.67±0.41 ^b	12.06±0.58 ^a		5.55±0.43 ^a	5.36±0.22 ^a	6.99±1.28 ^a	7.26±0.59 ^a
6	10.11±0.66 ^{ab}	9.99±0.82 ^b	11.27±0.42 ^a	7.66±1.68 ^a	5.34±0.51 ^b	4.77±0.56 ^b	5.15±0.61 ^a	5.48±0.60 ^a
7	8.85±0.73 ^b	10.51±1.04 ^a	11.30±0.74 ^a	5.50±0.45 ^a	5.19±0.27 ^a	5.12±0.49 ^a	6.41±0.51 ^a	7.26±1.06 ^a
8	9.93±0.88 ^b	11.89±1.26 ^a	11.49±0.7 ^a	4.99±0.30 ^b	5.79±0.40 ^a	5.08±0.36 ^b	6.29±0.26 ^b	7.06±0.24 ^a
9	10.29±0.96 ^a	11.14±0.61 ^a	11.20±0.82 ^a	5.28±0.51 ^a	5.38±0.48 ^a	4.91±0.41 ^a	6.51±0.83 ^a	6.48±0.61 ^a
10	10.72±1.59 ^a	10.54±2.12 ^a	11.74±2.06 ^a	6.01±1.28 ^a	6.68±1.00 ^a	5.95±0.55 ^a	7.59±1.16 ^a	9.11±1.32 ^a

注: 数据为“算术平均值±标准差($n=5$)”, 小写字母表示差异显著($p<0.05$)。

速减少, 8—10 月, 叶中淀粉含量均维持在较低水平, 冬季最低时不足 0.5%DM。

枝中的淀粉含量在一年中的变化规律与叶相似(图 1(b)), 4 月迅速上升, 5 月最高可达 1.5%DM 左右, 此后迅速下降至 0.8%DM 左右, 6—10 月持续下降, 9, 10 月最低可达 0.4%DM 左右。与叶中的淀

粉含量相比, 枝中淀粉含量的最高值偏低约 40%DM, 最低值略高于叶。

根与树皮中的淀粉含量最高值出现在 4 月(图 1(c)), 但由于根与树皮的样品采集从 4 月下旬开始, 故所显示的 4 月的淀粉含量应偏高。根中淀粉含量 4—5 月最高, 达到 2.5%DM 左右, 但此后并非呈逐

渐下降趋势,在7月和10月均出现淀粉含量增加的现象,整个生长季中的最低值约为1%DM。树皮中的淀粉含量变化规律与叶和枝基本上一致,5月达到最高(约3.5%DM)后便逐渐下降,10月降至1%DM以下。

2.2.2 不同器官中可溶性糖含量的变化趋势

与淀粉含量的变化情况不同,沙地云杉各器官中的可溶性糖含量在生长季中的波动变化幅度均不大,且变化趋势与淀粉含量相反。

5月叶中的可溶性糖含量最低,7月开始呈上升趋势,可溶性糖含量维持在8%DM~12%DM(图2(a))。枝中的可溶性糖含量与叶呈现相同的变化规律,可溶性糖含量约为4%DM~6%DM(图2(b))。根与树皮中的可溶性糖含量6月最低,分别约为4%DM和6%DM,此后根中的可溶性糖含量逐月上升,10月达到6.5%DM左右,而树皮中的可溶性糖含量6—7月迅速上升,达8.5%DM左右(图2(c))。

2.2.3 不同器官中可溶性糖与淀粉含量比值的变化趋势

可溶性糖和淀粉含量的比值可以在一定程度上反映非结构性碳水化合物的代谢和转化。图3显示,所有器官每月的可溶性糖和淀粉含量的比值均大于1,表明在生长季沙地云杉不同器官中可溶性糖含量始终高于淀粉含量。叶中可溶性糖和淀粉含量的比值4—7月保持在6左右的相对稳定水平,其中5月最低,约为3.5,从8月开始快速上升,10月最高,可达50以上。枝中可溶性糖和淀粉含量的比值与叶表现出较为一致的变化规律,4—7月保持在6左右(其中新叶略高,约为10),5月最低(约为2~4),此后不断上升,但10月的最高值只有15左右。根中可溶性糖和淀粉含量的比值在生长季波动幅度更小,4—7月在2~4之间波动,5月最低,8—9月上升到5左右,达到最大值,10月又略有下降。树皮中可溶性糖和淀粉含量的比值则表现为从4月(约为2)至10月(约为11)不断上升的趋势。

2.2.4 不同器官中 NSC 含量的变化趋势

因为沙地云杉中的可溶性糖含量始终高于淀粉含量,且至少高出2倍以上,所以沙地云杉中的NSC含量季节动态变化规律与可溶性糖含量相似(图4)。

叶中的NSC含量在10%DM~12%DM之间波动,6月相对较低。枝中的NSC含量4—9月稳定在5%DM~6%DM,10月略高。根与树皮中的NSC

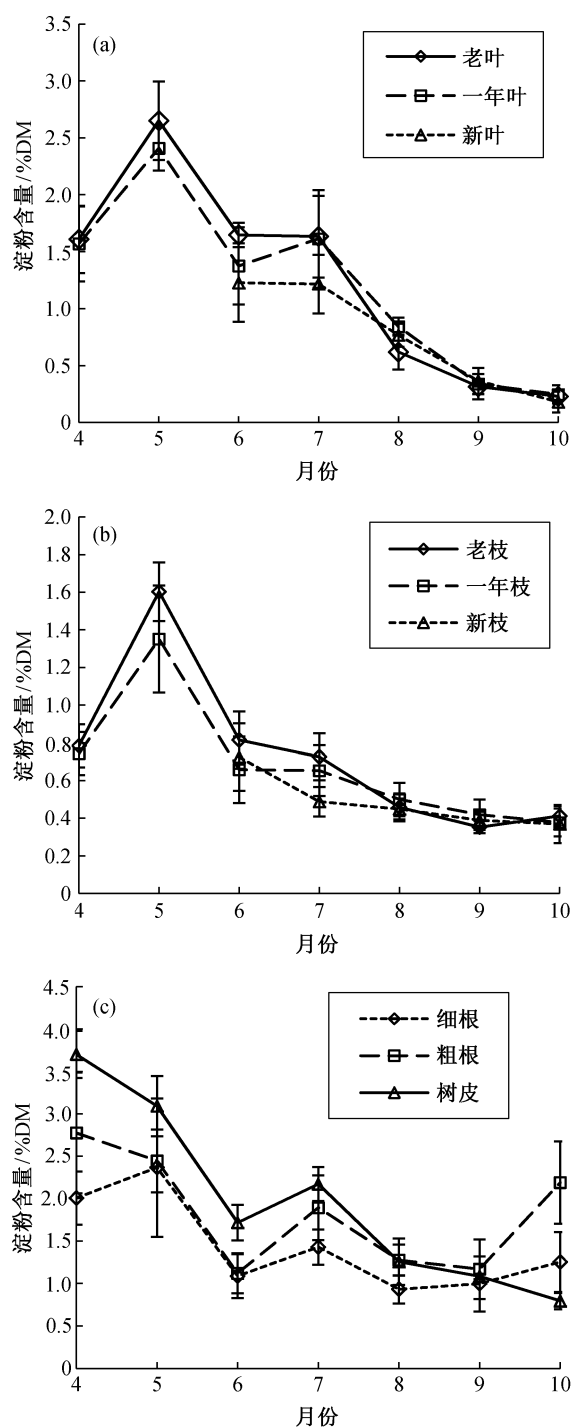


图1 沙地云杉不同器官中的淀粉含量及季节动态 (平均值 \pm SD, $n=5$)

Fig. 1 Starch content and the seasonal dynamic changes of starch content of different parts

含量6月最低,分别为5.5%DM和7.5%DM左右,此后根中的NSC含量逐渐升高,10月最高可达8%DM左右,而树皮中的NSC含量7月升至最高(10.5%DM左右),8—10月呈逐渐下降趋势。

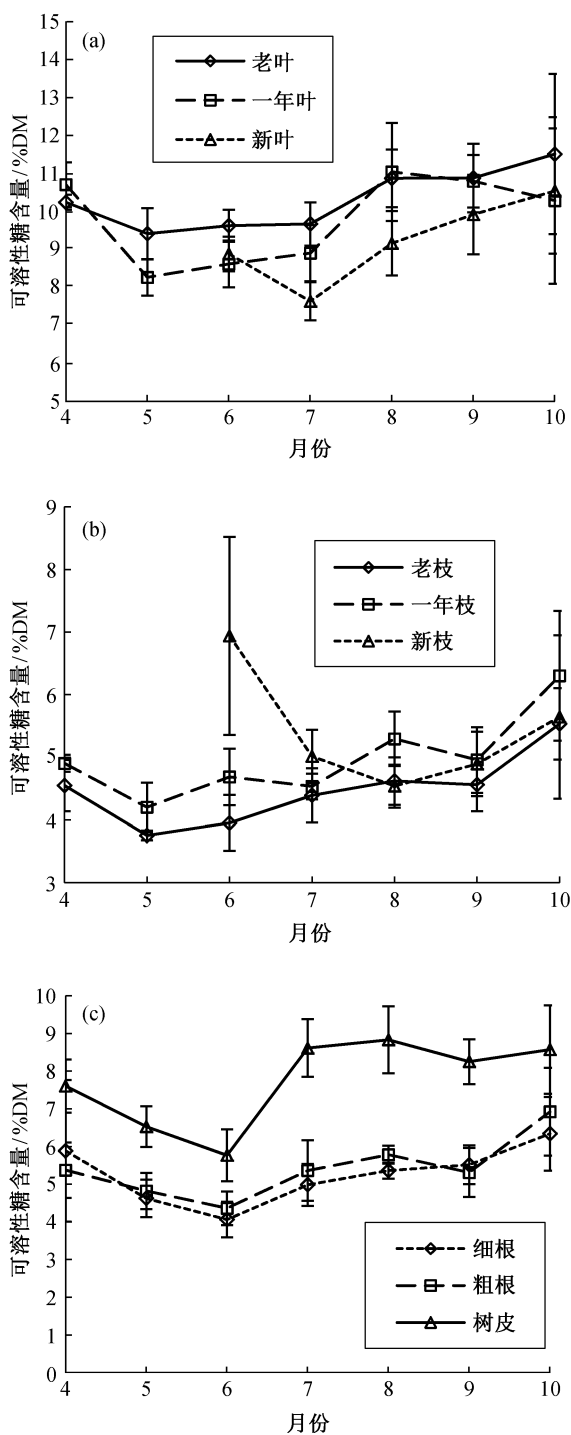


图 2 沙地云杉不同器官中的可溶性糖含量及季节动态 (平均值 \pm SD, $n=5$)

Fig. 2 Soluble sugar content and the seasonal dynamic changes of soluble sugar content of different parts

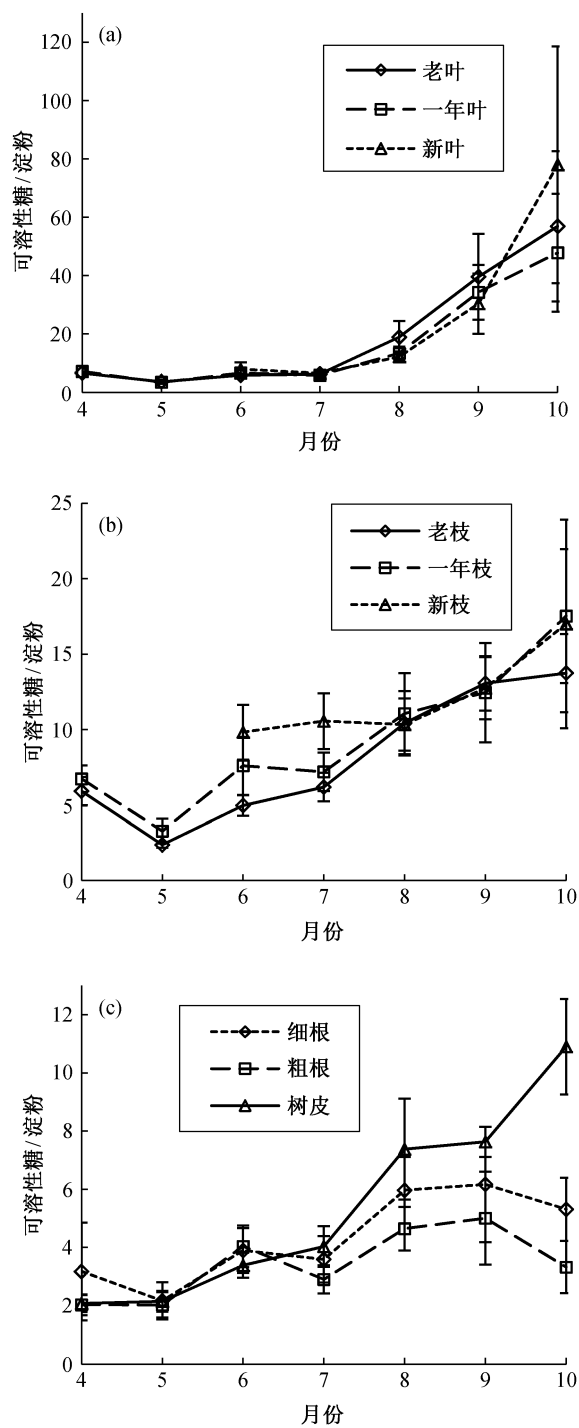


图 3 沙地云杉不同器官中可溶性糖含量与淀粉含量的比值(平均值 \pm SD, $n=5$)

Fig. 3 Ratio of soluble sugar content and starch content of different parts

2.3 淀粉、可溶性糖与气候因子的关系

白音敖包地区 2013 年的月均温、月降水数据如图 5 所示。淀粉、可溶性糖及 NSC 含量与温

度、降水的相关性分析见表 6。

白音敖包地区 4—5 月升温较快, 此时沙地云杉中淀粉含量也快速增加, 但可溶性糖含量呈下降

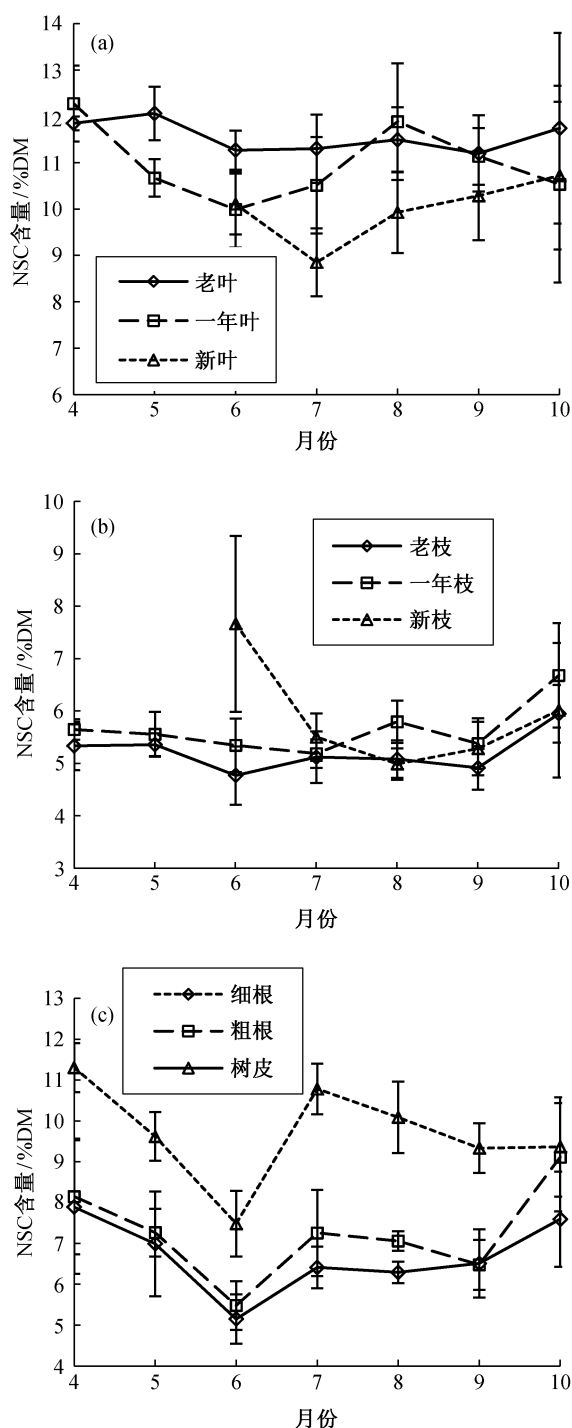


图4 沙地云杉不同器官中的NSC含量及季节动态
(平均值 \pm SD, $n=5$)

Fig. 4 NSC content and the seasonal dynamic changes of NSC content of different parts

趋势。7—8月全年气温达到最高值,此时可溶性糖含量呈上升趋势,淀粉含量却呈不断下降趋势,8月淀粉含量已经呈现出较低水平。9—10月气温快速

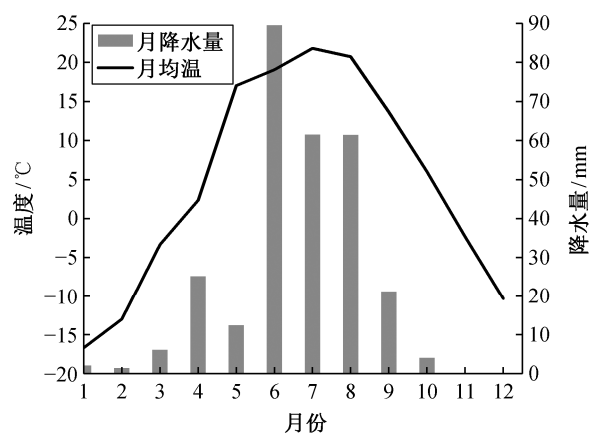


图5 白音敖包地区2013年月平均温度与月降雨量

Fig. 5 Monthly mean temperature and precipitation at Baiyinaobao in 2013

下降,除根外的其他器官淀粉含量降至最低,根中的淀粉含量略有上升;可溶性糖含量随着温度的不断降低呈不断增加的趋势。除粗根外,不同器官中的淀粉含量与月均温均呈正相关关系且不显著。除新叶中的可溶性糖含量与月均温呈显著的负相关关系外,其他各器官中的可溶性糖含量与月均温均呈不显著的负相关关系。不同器官中的NSC含量与月均温均呈不显著的负相关关系。

白音敖包地区5月降水量最小,此时可溶性糖含量有所下降,但淀粉含量达到生长季的最高值。6—8月是该地区降水最集中的月份,其中6月是全年降水量最大的月份,这可能是导致淀粉含量在6月快速下降并低于7月的一个原因。老枝、一年生枝、细根和粗根中的淀粉含量与月降水量呈不显著的负相关关系,其他各器官中的可溶性糖含量与月降水量均呈正相关关系,其中新叶表现为显著的正相关关系。不同器官中的可溶性糖含量与月降水量均呈不显著的负相关关系。除新枝外,其他器官中的NSC含量均与月降水量呈负相关关系,其中细根表现为显著的负相关关系。

3 结果与讨论

非结构性碳水化合物的含量变化可直接反映植物体内的碳供需关系及植物在生长季中的生长情况。沙地云杉各器官中淀粉含量的最高值均出现在5月萌芽前,8—10月均维持在较低水平,而可溶性糖含量的变化规律与此相反,5月相对偏低,最高值出现在10月。这一动态变化规律与沙地云杉的

表 6 沙地云杉不同器官中淀粉、可溶性糖及 NSC 含量与月均温和月降水量的相关系数
Table 6 Correlation index between the starch content, soluble sugar content and NSC content of different parts and monthly mean temperature and precipitation

器官	温度			降水		
	淀粉	可溶性糖	NSC	淀粉	可溶性糖	NSC
新叶	0.867	-0.880*	-0.799	0.936*	-0.740	-0.536
一年叶	0.258	-0.458	-0.41	0.148	-0.265	-0.239
老叶	0.233	-0.457	-0.476	0.147	-0.424	-0.627
新枝	0.527	-0.116	-0.032	0.874	0.384	0.460
一年枝	0.155	-0.487	-0.562	-0.148	-0.327	-0.545
老枝	0.169	-0.537	-0.611	-0.099	-0.418	-0.732
细根	0.034	-0.722	-0.674	-0.422	-0.661	-0.913*
粗根	-0.329	-0.669	-0.652	-0.636	-0.544	-0.707
树皮	0.513	-0.176	-0.294	0.052	-0.283	-0.290

注: *表示在 0.05 水平显著。

生长节律相关, 也与 Hoch 等^[11]、Hou 等^[31]、Chen 等^[32]的结果一致。徐文铎^[27]指出, 白音敖包地区的沙地云杉约在 5 月中旬进入活跃生长期, 一般在 5 月底至 6 月初芽开始萌发, 5 月下旬至 6 月进入生长高峰, 当进入 7 月, 开始出现持续高温天气时, 沙地云杉的生长逐渐减缓, 直至最终进入休眠期, 停止生长。

沙地云杉当年生新叶中的可溶性糖含量在萌发生长初期比一年生叶和老叶偏低, 同一时期当年生新枝中的可溶性糖含量却比一年生枝和老枝偏高。可溶性糖是直接参与植物生长的重要营养物质, 在芽萌发初期, 新叶及新枝的形成需要大量可溶性糖, 且刚刚形成的新叶光合能力尚不稳定, 因此新叶和新枝中的可溶性糖含量会与老叶和老枝存在差异。一般认为, 可溶性糖是直接用于细胞新陈代谢的能源物质, 而淀粉难以直接利用, 是植物组织内主要的长期储存物质之一^[33], 所以在展叶、快速生长和繁殖期时, 可溶性糖处于较低水平。沙地云杉可溶性糖含量在生长季末期处于较高水平, 可溶性糖与淀粉的比值在 8—10 月随温度下降不断升高, 这一结果与 Wong 等^[34]的研究一致。生长末期及冬季休眠期植物组织中可溶性糖大量积累, 可能与增加细胞中溶质的浓度、降低冰点、提高抗冻性有关^[35]。可溶性糖也是木本植物应对温度和水分等环境胁迫的必需物质储备。已有研究显示, 冬季温度降低时, 植物中的可溶性物质逐渐增加以增强抗寒性, 春季温度上升, 解除环境胁迫时降低^[36, 37]。

另一方面, 可溶性糖作为渗透调节物质, 可以降低水势, 增加细胞的持水力, 对冷冻引起的脱水具有减缓作用, 对细胞膜也有保护作用^[38]。但是, 关于树木抗寒适应中可溶性糖的来源, 目前尚无定论, 尽管本研究结果显示在 10 月可溶性糖与淀粉的比值最高, 但沙地云杉中的淀粉含量自 8 月起就处于较低水平, 而可溶性糖含量在 8—10 月仍不断上升, 因此在冬季为抵御低温而增加的可溶性糖可能并非来自生长旺盛期所积累的淀粉。

在芽苞开放之前, 植物尚未开始生长, 此时植物以淀粉的形式储存同化产物^[39], 淀粉大量积累用于生长期的能量供应以及应对低温、萌发更新等时期的可溶性糖供应不足^[23, 40]。在此后的整个生长期, 树木各部分组织都十分活跃, 同化产物被用于树木各部分, 淀粉大量消耗, 因此从 6 月起, 各部分的淀粉含量开始减少。根系是树木主要的贮藏器官, 地上部分生长结束后, 植物的光合产物被分配用于地下根的生长^[41], 并在根中储存, 故根中的淀粉含量在 10 月反而有所上升。由于 6—8 月沙地云杉叶、枝中的淀粉含量不断下降, 而可溶性糖含量不断增加, 因此, 在生长旺盛期, 沙地云杉光合作用合成的淀粉除用于各部分生长外, 可能还分解转化为可溶性糖在各部分积累储存。本研究结果显示, 沙地云杉叶、枝中的淀粉含量在 4 月仍维持在较低水平, 而在萌发前(5 月)淀粉含量迅速上升至峰值。与落叶树不同, 此时沙地云杉叶、枝中用于供应生长和芽萌发所需营养和能量的高淀粉含量可

能不仅来自上一年各部分所储存可溶性糖以及根中所储存淀粉的转运和转化,也来自萌发前的光合作用合成。落叶树叶片的寿命较短,秋季会枯黄脱落,因此需要在生长旺盛期储存 NSC,以供应它们越冬期间以及来年春天树木生长和萌发的营养和能量需要^[20,42]。常绿植物却能保留叶片越冬,叶片寿命较长,可在芽萌发前老叶即开始光合作用。Aerts^[43]和 Moore^[44]的研究表明,在早春季节,常绿植物有可能会保持相对较高的光合速率,以增加自身碳积累。Zhang 等^[18]对中国温带 12 个树种枝中 NSC 浓度的比较结果也表明,在展叶期间,落叶树种枝中 NSC 含量的下降幅度比常绿树种更明显。由于植物组织中 NSC 的合成、转化、储存等过程十分复杂,因此沙地云杉芽萌发前所积累淀粉的准确来源仍需要进一步研究(如采用同位素标记等方法)。

沙地云杉不同器官中 NSC 含量全年相对稳定,体现出沙地云杉维持一定的 NSC 水平以满足生长需要以及应对严酷环境的适应机制。传统观点认为,NSC 的储存过程是一个被动过程,即在满足植物呼吸、生长等过程的需求后,富余的部分才在植物体内储存^[4,45]。无论是生长旺盛期还是休眠期,沙地云杉中 NSC 含量全年相对稳定这一结果可以说明,植物始终需要维持一定的 NSC 储存量用于维持渗透压、应对环境胁迫以及经历极端环境后的重新萌发^[46],用于储存的 NSC 可能并不是满足其他碳消耗后多出部分的被动储存^[47]。

参考文献

- [1] 郑云普,王贺新,娄鑫,等. 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
- [2] 潘庆民,韩兴国,白永飞,等. 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
- [3] Korner C. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, 2003, 91(1): 4–17
- [4] Chapin F S, Schulze E D, Mooney H A. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1990, 21(1): 423–447
- [5] Kozlowski T T. Carbohydrate sources and sinks in woody-plants. *Botanical Review*, 1992, 58(2): 107–222
- [6] Farrar J F, Williams M L. The effects of increased atmospheric carbon-dioxide and temperature on carbon partitioning, source-sink relations and respiration. *Plant Cell and Environment*, 1991, 14(8): 819–830
- [7] Yu D P, Wang Q W, Liu J Q, et al. Formation mechanisms of the alpine Erman's birch (*Betula ermanii*) treeline on Changbai Mountain in Northeast China. *Trees-Structure and Function*, 2014, 28(3): 935–947
- [8] Hoch G, Popp M, Korner C. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. *Oikos*, 2002, 98(3): 361–374
- [9] Kasuga J, Arakawa K, Fujikawa S. High accumulation of soluble sugars in deep supercooling Japanese white birch xylem parenchyma cells. *New Phytologist*, 2007, 174(3): 569–579
- [10] Gruber A, Pirkebner D, Florian C, et al. No evidence for depletion of carbohydrate pools in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) under drought stress. *Plant Biology*, 2012, 14(1): 142–148
- [11] Hüh G, Richter A, Korner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant Cell and Environment*, 2003, 26(7): 1067–1081
- [12] Würth M K R, Pelaez-Riedl S, Wright S J, et al. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia*, 2005, 143(1): 11–24
- [13] 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
- [14] 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
- [15] 王文娜,李俊楠,王会仁,等. 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
- [16] 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
- [17] Michelot A, Simard S, Rathgeber C, et al. 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
- [18] Zhang H, Wang C, Wang X. Spatial variations in non-structural carbohydrates in stems of twelve temperate tree species. *Trees-Structure and Function*, 2014, 28(1): 77–89
- [19] Richardson A D, Carbone M S, Keenan T F, et al. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstruc-

- tural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytologist*, 2013, 197(3): 850–861
- [20] Schaedel C, Bloechl A, Richter A, et al. 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
- [21] Yin C Y, Pu X Z, Xiao Q Y, et al. Effects of night warming on spruce root around non-growing season vary with branch order and month. *Plant and Soil*, 2014, 380(1/2): 249–263
- [22] 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
- [23] 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
- [24] 徐文铎. 沙地云杉新种的鉴定及其对我国北方生态环境建设意义. *应用生态学报*, 1999(3): 361
- [25] 罗菊春. 沙地云杉是防沙治沙的优良树种. *中国林业*, 2000(7): 38
- [26] 李春红, 蓝登明, 周世权, 等. 内蒙古白音敖包沙地云杉分类学研究. *干旱区资源与环境*, 2008, 22(2): 164–169
- [27] 徐文铎. 内蒙古白音敖包自然保护区沙地云杉林的基本特征、存在问题与解决途径. *生态学杂志*, 1993, 12(5): 39–44
- [28] 姜联合. 沙地云杉之源: 白音敖包保护区. *植物杂志*, 2001(4): 6
- [29] Mandre M, Tullus H, Kloseiko J. Partitioning of carbohydrates and biomass of needles in Scots pine canopy. *Zeitschrift fur Naturforschung C — a Journal of Biosciences*, 2002, 57(3/4): 296–302
- [30] Smith A M, Zeeman S C. Quantification of starch in plant tissues. *Nature Protocols*, 2006, 1(3): 1342–1345
- [31] Hou W. Seasonal fluctuation of reserve materials in the trunkwood of spruce (*Picea abies* (L.) Karst). *Journal of Plant Physiology*, 1985, 117(4): 355–362
- [32] Chen T, Pei H J, Zhang Y F, et al. Seasonal changes in non-structural carbohydrates and sucrose metabolism enzymes in two Sabina species. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, 34(1): 173–180
- [33] Dietze M C, Sala A, Carbone M S, et al. Nonstructural carbon in woody plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65: 667–687
- [34] 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-Revue Canadienne de Botanique*, 2003, 81(8): 780–788
- [35] Levitt J. Response of plants to environmental stresses. Chilling, freezing, and high temperature stresses. New York: Academic Press, 1980
- [36] Moraga S P, Escobar R, Valenzuela A S. Resistance to freezing in three *Eucalyptus globulus* Labill sub-species. *Electronic Journal of Biotechnology*, 2006, 9(3): 310–314
- [37] Kerepesi I, Banyai-Stefanovits E, Galiba G. Cold acclimation and abscisic acid induced alterations in carbohydrate content in calli of wheat genotypes differing in frost tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 161(1): 131–133
- [38] Kozłowski T T, Pallardy S G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Botanical Review*, 2002, 68(2): 270–334
- [39] Bergh J, McMurtrie R E, Linder S. Climatic factors controlling the productivity of Norway spruce: a model-based analysis. *Forest Ecology and Management*, 1998, 110: 127–139
- [40] Horowitz M E, Fahey T J, Yavitt J B, et al. Patterns of late-season photosynthate movement in sugar maple saplings. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne de Recherche Forestiere*, 2009, 39(12): 2294–2298
- [41] Senser M, Schotz F, Beck E. Seasonal-changes in structure and function of spruce chloroplasts. *Planta*, 1975, 126(1): 1–10
- [42] Regier N, Streb S, Zeeman S C, et al. Seasonal changes in starch and sugar content of poplar (*Populus deltoides*×*nigra* cv. Dorskamp) and the impact of stem girdling on carbohydrate allocation to roots. *Tree Physiology*, 2010, 30(8): 979–987
- [43] Aerts R. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology & Evolution*, 1995, 10(10): 402–407
- [44] Moore P. The advantages of being evergreen. *Nature*, 1980, 285: 535–535
- [45] Carbone M S, Czimczik C I, Keenan T F, et al. Age, allocation and availability of nonstructural carbon in mature red maple trees. *New Phytologist*, 2013, 200(4): 1145–1155
- [46] Verdaguer D, Ojeda F. Root starch storage and allocation patterns in seeder and resprouter seedlings of two Cape Erica (*Ericaceae*) species. *American Journal of Botany*, 2002, 89(8): 1189–1196
- [47] Sala A, Woodruff D R, Meinzer F C. Carbon dynamics in trees: feast or famine?. *Tree Physiology*, 2012, 32(6): 764–775