

DOI:10.12171/j.1000-1522.20210233

典型黑土区不同水土保持树种的非结构性 碳水化合物特征及种间差异

邹青勤 王奕淞 蒋治岩 陈祥伟 王秀伟

(森林生态系统可持续经营教育部重点实验室(东北林业大学), 东北林业大学林学院, 黑龙江 哈尔滨 150040)

摘要:【目的】探究典型黑土区主要水土保持树种的非结构性碳水化合物(NSC)在器官水平的分配规律及其种间差异, 以为水土保持植物的科学选择与培育提供理论依据。【方法】选取典型黑土区 5 种水土保持树种(小叶锦鸡儿、榆叶梅、白桦、糖槭和红皮云杉)作为研究对象, 采集植物叶片、枝条、干材、树皮及树根, 测定并比较各器官可溶性糖、淀粉及总 NSC 的含量。【结果】(1)NSC 含量在树种和器官之间均差异显著($P < 0.05$)。5 种树种中叶和根 NSC 含量较高, 树干中可溶性糖含量最低, 根中淀粉含量最高, 叶片中含量最低。红皮云杉叶和枝的可溶性糖含量显著高于其他树种, 糖槭干和根淀粉含量和 NSC 显著高于其他树种。(2)不同生活型树种的 NSC 及其组分的含量和分配也有明显差异, 乔木叶片的可溶性糖和 NSC 含量高于灌木, 乔木淀粉含量均表现为落叶树种大于常绿树种。(3)红皮云杉将更多的 NSC 分配到地上部分, 榆叶梅将更多的 NSC 分配到地下部分。(4)落叶灌木将大多数的 NSC 分配到细根和中根上, 乔木(红皮云杉)选择将细根作为根系储存 NSC 的主要组织。【结论】可溶性糖和淀粉在各器官中分配不同, 叶和根分别是非结构性碳水化合物的合成与储存结构, 乔木树的 NSC 分配利于叶片碳同化和光合作用。在 5 种树种中, 红皮云杉、榆叶梅和糖槭均具有抗旱性, 此外, 红皮云杉还具有良好的耐寒性, 可以更好地适应低温干旱的生长环境, 因此红皮云杉、榆叶梅和糖槭是研究区域适应能力相对较强的水土保持树种。

关键词: 水土保持树种; 器官; 非结构性碳水化合物; 可溶性糖; 淀粉

中图分类号: S727.22; S157 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2021)10-0001-08

引文格式: 邹青勤, 王奕淞, 蒋治岩, 等. 典型黑土区不同水土保持树种的非结构性碳水化合物特征及种间差异 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(10): 1-8. Zou Qingqin, Wang Yisong, Jiang Zhiyan, et al. Non-structural carbohydrate allocation and interspecific differences of different soil and water conservation tree species in typical black soil region [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(10): 1-8.

Non-structural carbohydrate allocation and interspecific differences of different soil and water conservation tree species in typical black soil region

Zou Qingqin Wang Yisong Jiang Zhiyan Chen Xiangwei Wang Xiuwei

(Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management of Ministry of Education, School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China)

Abstract: [Objective] This paper aims to investigate the distribution of non-structural carbohydrates (NSC) in major soil and water conservation tree species in typical black soil region and their interspecific differences at organ level. [Method] Five species of soil and water conservation trees (*Caragana microphylla*, *Amygdalus triloba*, *Betula platyphylla*, *Acer negundo* and *Picea koraiensis*) were selected as the research objects, the concentrations of soluble sugar, starch and total non-structural carbohydrate (NSC)

收稿日期: 2021-06-21 修回日期: 2021-07-05

基金项目: 国家重点研发计划课题(2018YFC0507003), 黑龙江省应用技术与开发计划项目(GA20B401), 中央高校基本科研业务费专项(2572019BA15、2572020DR02)。

第一作者: 邹青勤。主要研究方向: 植物生理生态学。Email: ojrk@qq.com 地址: 150040 黑龙江省哈尔滨市香坊区和兴路 26 号东北林业大学林学院。

责任作者: 王秀伟, 副教授, 博士生导师。主要研究方向: 植物生理生态学。Email: wxgreat@nefu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

in different organs were determined and compared. [Result] Within the same tree species, the concentration of NSC and its components in different organs had significant differences ($P < 0.05$). The mean concentration of soluble sugar in leaves was the highest, and that in trunk was the lowest. The mean concentration of starch and NSC in roots was the highest. The average concentrations of soluble sugar and NSC in shrub leaves were lower than those in trees, and the average concentrations of starch and NSC in deciduous roots were higher than those in evergreen trees. Evergreen trees (*Picea koraiensis*) allocated more NSC in the aboveground part, while deciduous tree species (*Amygdalus triloba*, *Betula platyphylla*, *Acer negundo*) allocated more NSC in the underground part. Deciduous shrub species (*Caragana microphylla* and *Amygdalus triloba*) were chosen to allocate most NSC to fine roots and medium roots, deciduous trees (*Betula platyphylla* and *Acer negundo*) were chosen to allocate most NSC to coarse roots, and evergreen trees (*Picea koraiensis*) were chosen to fine roots as the main tissue for storing NSC. [Conclusion] *Acer negundo* is not suitable for afforestation in arid area, but *Picea koraiensis* can be afforested under different site conditions. This study analyzed and compared the NSC allocation strategies of five species, reflecting the growth adaptation strategies of soil and water conservation species, in order to provide theoretical basis for scientific selection and cultivation of soil and water conservation plants.

Key words: soil and water conservation tree species; organ; non-structural carbohydrate (NSC); soluble sugar; starch

碳水化合物不但是植物光合作用的主要产物,而且是新陈代谢过程中重要的能源物质,对于维持植物体正常的生理活动具有极其重要的作用^[1]。非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC)是树木体内碳水化合物过量生产而积累的物质^[2],其浓度和含量通常能够反映植物的总体碳供应情况^[3]和阶段性的碳获取-支出平衡^[4],还能反映植物对外部环境干扰的抗性^[5]。NSC是植物能量最主要的储存形式,植物受到环境干扰时可以将其提取出来维持自身的正常生长^[6]。植物NSC大部分是淀粉、可溶性糖,另外还包含了糖醇以及微量的脂类物质^[7]。可溶性糖是碳运输和代谢过程中的主要形式,以用于满足植物正常的生命活动需求;淀粉是植物体内储藏的高分子碳水化合物,用于能量的长期储存和供应^[8-9],在特定情况下两者可实现相互转化,在植物新陈代谢、抵抗逆境胁迫过程中发挥重要作用^[10]。

东北典型黑土区是中国谷物生产的重要产区。由于长期过度开发及不可持续的土地利用,造成该地区土壤生产力重大损失^[11]。植物防治是治理水土流失的根本方法^[12]。营造水土保持林在改善生态环境的过程中占有重要的地位,其中特定立地条件下水土保持树种的选择是重中之重。植物通过生长生理生态过程的综合作用来影响碳水化合物的分配,植物的碳水化合物分配策略被认为是在其所处环境下进行各种生命活动的最优解^[13]。有研究表明,植物通常在体内储存NSC来抵御水分胁迫,以适应干旱环境^[14]。两种杨树(*Populus* spp.)无性系 Tristis 和

Eugenei 通过将淀粉转化成可溶性糖来耐寒^[15],白榆(*Ulmus pumila*)通过储备淀粉以提高抗逆性,以适应贫瘠生境^[16]。也有研究表明不同树种具有不同的NSC分配策略,树种间NSC含量差异也较大^[17]。本文选择典型黑土区5种主要的水土保持树种,对这些树种不同器官的总非结构性碳水化合物及其2种组分(可溶性糖类和淀粉)的含量和分配进行比较,探讨水土保持树种NSC分配策略的潜在相同点以及种间差异,旨在为了解和揭示水土保持植物的适应策略提供数据参考。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

试验在地处黑龙江省西北部干旱地区的克山农场,位于克山县与讷河市交界地带,地理位置 $125^{\circ}07'40'' \sim 125^{\circ}37'30''E$ 、 $48^{\circ}11'15'' \sim 48^{\circ}24'07''N$,平均海拔315 m,坡度 $2^{\circ} \sim 6^{\circ}$ 。气候类型属中温带大陆性季风气候,其年均降雨量接近502.5 mm,夏季高温多雨,降雨量占全年降雨量的68.3%;该区域年平均气温 $1.3^{\circ}C$,极端最高气温 $36.5^{\circ}C$,最低气温 $-37.6^{\circ}C$,冬季低温干旱,无霜期120 d;研究区土壤类型以黑钙土为主,植被主要有落叶针、阔叶林植被、草原草甸植被、沼泽植被和农业植被5种类型,其中水土保持树种包括长白落叶松(*Larix olgensis*)、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、小黑杨(*Populus* × *xiaohei*)、白皮柳(*Salix pierotii*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、榆叶梅(*Amygdalus triloba*)和糖槭(*Acer negundo*)等^[18]。

1.2 野外取样

试验开始于 2019 年 8 月, 选取克山农场苗圃中 3 种生活型: 落叶灌木(小叶锦鸡儿 *Caragana microphylla*、

榆叶梅)、落叶乔木(白桦 *Betula platyphylla*、糖槭)、常绿乔木(红皮云杉)共 5 种水土保持树种作为研究对象, 均为 2011—2012 年栽植(表 1)。

表 1 5 种水土保持树种基本信息

Tab. 1 Basic information of five tree species of soil and water conservation

树种 Tree species	代码 Code	生活型 Life form	平均冠幅 Average crown breadth/cm		平均树高 Average tree height/cm	平均地径 Average ground diameter/cm	树龄/a Tree age/year	备注 Note
			南北 North and south	东西 East and west				
			小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	CM				
榆叶梅 <i>Amygdalus triloba</i>	AT	落叶灌木 Deciduous shrub	97.8	91.0	143.7	15.5	8	丛生 Clump
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	BP	落叶乔木 Deciduous tree	52.0	52.0	329.0	4.7	7	单株 Single plant
糖槭 <i>Acer negundo</i>	AN	落叶乔木 Deciduous tree	89.3	118.3	338.3	4.4	8	单株 Single plant
红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	PK	常绿乔木 Evergreen tree	66.7	60.0	79.5	3.1	8	单株 Single plant

苗圃内按树种随机选取地径相近的植株各 3 株作为样木。在离地面 5 cm 的树干处将样木锯断, 将地上部分分为叶、枝、干、皮 4 个部分; 地下部分采用全挖法将整个根系挖出, 用自来水冲洗干净, 冲洗的时候要防止细根被水冲洗掉。然后按照其直径大小分为粗根(≥ 10 mm)、大根(5 ~ 10 mm)、中根(2 ~ 5 mm)、细根(≤ 2 mm)4 个部分, 将植株的叶、枝、干、皮和根各器官用蒸馏水冲洗两次。每棵标准木收集的叶、枝、干、皮和根分别混合为一份样品, 每个树种取 3 棵标准木。将所有样品装入自封袋并放入 0 ~ 4 °C 冷藏箱中, 当日带回实验室, 样品在微波炉 105 °C 下杀青 30 s, 然后将样品封装贴好标签, 在烘干箱中 80 °C 条件下烘干至恒质量。称量植株各部位干质量, 用来计算幼苗 NSC 总量及其在各器官中的分配比例。之后用粉碎机进行粉碎处理, 将粉末过 100 目筛后装入自封袋进行低温保存用于分析和测定。

1.3 非结构性碳水化合物测定

本研究将 NSC 定义为可溶性糖类(葡萄糖、蔗糖、果糖等)和淀粉的总和^[19]。可溶性糖类和淀粉的含量采用改进的苯酚浓硫酸法测定^[20]。

称取 60 mg 样品放入 15 mL 离心管中, 加 10 mL 80% 乙醇溶液过夜静置提取 24 h, 然后 4 000 r/min 离心 10 min。将离心后的上清液倾入 100 mL 容量瓶, 残留沉淀中加 5 mL 80% 乙醇再次 4 000 r/min 离心 5 min, 然后将提取的上清液再次倾入 25、50 或 100 mL 的容量瓶中, 蒸馏水定容, 用于总糖分析。

将乙醇提取后的残余物干燥, 然后加 10 mL 蒸馏水混匀, 于沸水浴糊化 15 min, 冷至 60 °C 以下, 加 1 mL 0.5% 的 α -淀粉酶溶液, 于 60 °C 恒温水浴

锅保温 1 h, 加 1 滴碘-碘化钾溶液应不呈蓝色, 若呈蓝色, 重复上述步骤, 直至酶解液加碘-碘化钾溶液后不呈蓝色为止, 加热至沸腾使酶失活, 然后 2 000 r/min 离心 5 min, 过滤, 将滤液转移到容量瓶中, 定容用于淀粉含量分析。

总糖和淀粉含量分析, 将 1 mL 定容后的待测溶液转移到玻璃管中, 加入 1 mL(溶于 80% 乙醇的)28% 苯酚, 然后立即加入 5 mL 浓硫酸, 摇晃玻璃管 1 min, 静止 15 min, 然后用紫外分光光度计(Genesys 10S UV-Vis)在 490 nm 处测量吸光值。按照葡萄糖的标准曲线计算出可溶性糖和淀粉的含量。

1.4 数据分析及处理

树木各器官中 NSC 及其组分总质量由各组分 NSC 含量和其生物量的乘积获得。采用双因素方差分析(two-way ANOVA)分析树种与器官及其交互作用对可溶性糖、淀粉和 NSC 含量的影响, 对 5 个树种不同器官的可溶性糖、淀粉及 NSC 含量的差异进行单因素方差分析(one-way ANOVA), 运用 Duncan 检验法进行多重比较。所有数据分析绘图均采用 R 4.1.0(R Core Team, 2021)。

2 结果与分析

2.1 树种和器官间 NSC 差异

分析结果表明, 树种、器官和其交互作用对 NSC、淀粉和可溶性糖类的含量均存在显著影响($P < 0.05$) (表 2)。从器官平均值来看, 叶的可溶性糖和 NSC 平均含量最高为 138.6 和 151.0 g/kg, 树干的可溶性糖和 NSC 平均含量最低, 分别是 23.2 和 37.9 g/kg, 淀粉平均含量最低的器官是叶片 12.4 g/kg, 而树根中的淀粉平均含量最高为 160.5 g/kg。从可溶性糖来看, 红皮云杉叶和枝可溶性糖含量显著高于其他

表 2 5 种树种的非结构碳水化合物及其组分含量的双因素方差分析

Tab. 2 Two-factor ANOVA on concentration of non-structural carbohydrate and its components for five tree species

非结构性碳水化合物组分 Non-structural carbohydrate (NSC) component	变异来源 Source of variation	df	F	P
可溶性糖 Soluble sugar	树种 Tree species	4	20.1	< 0.01
	器官 Organ	4	63.9	< 0.01
	树种 × 器官 Tree species × organ	16	10.8	< 0.01
淀粉 Starch	树种 Tree species	4	96.4	< 0.01
	器官 Organ	4	172.2	< 0.01
	树种 × 器官 Tree species × organ	16	25.7	< 0.01
总量 Total	树种 Tree species	4	11.6	< 0.01
	器官 Organ	4	139.5	< 0.01
	树种 × 器官 Tree species × organ	16	21.3	< 0.01

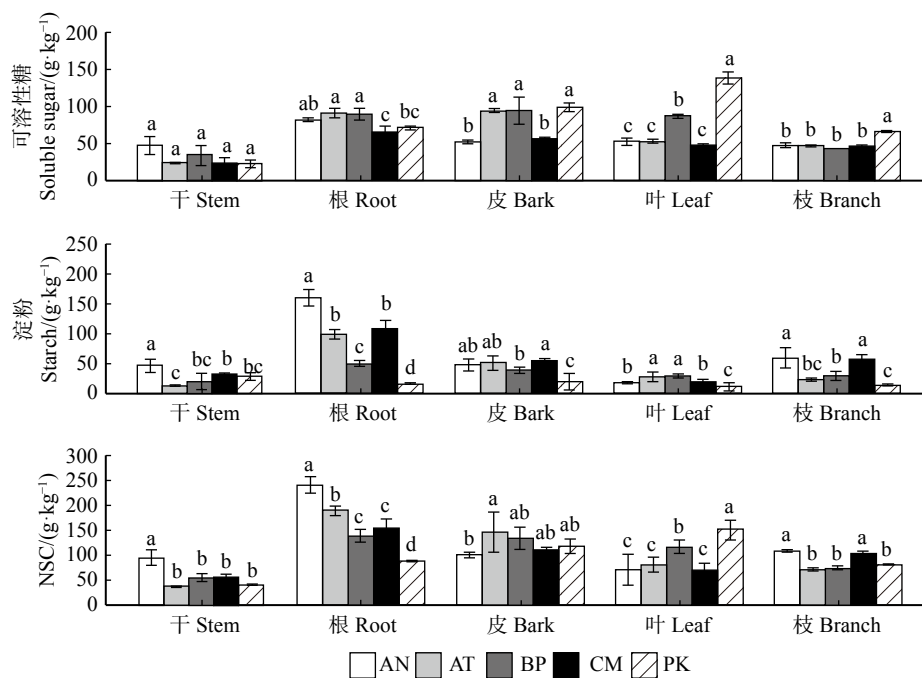
树种, 白桦和糖槭叶可溶性糖含量高于小叶锦鸡儿和榆叶梅。从淀粉来看, 糖槭干和根淀粉和 NSC 含量显著高于其他树种, 白桦和糖槭除干以外的各器官淀粉含量都显著高于红皮云杉。红皮云杉叶 NSC 显著高于其他树种(图 1)。

2.2 NSC 在根系中的分布

5 种树种按不同根系径级分, 其 NSC 及组分的含量没有统一的模式。在可溶性糖方面, 榆叶梅和红皮云杉根系的可溶性糖含量是随着根径的增大而降低, 糖槭各径级根系的可溶性糖含量较一致。在淀粉方面, 糖槭粗根淀粉含量(173.7 g/kg)高于细

根(166.0 g/kg), 其他树种都是细根 > 粗根。糖槭的大根(279.8 g/kg)和中根(294.9 g/kg)NSC 平均含量最高, 其他树种则是中根和细根。糖槭根系的可溶性糖、淀粉和 NSC 含量都是细根 < 粗根。

细根中榆叶梅可溶性糖含量(137.2 g/kg)显著高于其他树种, 小叶锦鸡儿最低为 58.6 g/kg; 榆叶梅(107.4 g/kg)和白桦(112.1 g/kg)的中根可溶性糖平均含量显著高于其他 3 种树种; 在大根和粗根中, 可溶性糖含量的种间差异没有在较小根径部位中的明显。根系 4 个组织的淀粉和 NSC 含量最大的都是糖槭, 最小的都是红皮云杉(图 2)。



AN. 糖槭; AT. 榆叶梅; BP. 白桦; CM. 小叶锦鸡儿; PK. 红皮云杉。不同字母代表相同器官不同树种之间有差异 ($P < 0.05$)。下同。AN, *Acer negundo*; AT, *Amygdalus triloba*; BP, *Betula platyphylla*; CM, *Caragana microphylla*; PK, *Picea koraiensis*. Different letters represent differences in the organs of tree species ($P < 0.05$). Same as below.

图 1 5 种树种各器官的非结构碳水化合物及其组分含量

Fig. 1 Concentrations of NSC and its components in the organs of five tree species

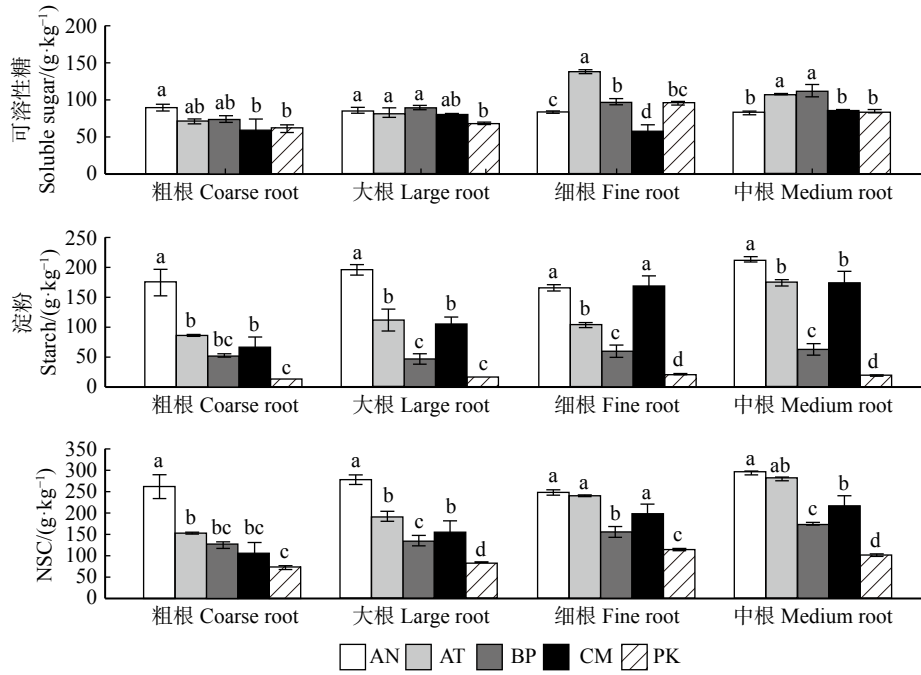


图 2 5 种种根系内的非结构碳水化合物及其组分含量

Fig. 2 Concentrations of NSC and its components in the roots of five tree species

2.3 非结构性碳水化合物及其组分的分配特征

5 个树种的 NSC 分配特征差异性显著 (图 3)。红皮云杉有着和其他 4 种种种截然不同的 NSC 分配策略。从可溶性糖分布特征来看,红皮云杉叶中可溶性糖的含量(60.55%)显著高于其他树种,小叶锦鸡儿树枝中可溶性糖的含量(49.22%)显著高于其他树种,糖槭树干中的可溶性糖含量(30.59%)显著

高于其他树种。从淀粉分布特征来看,红皮云杉的叶和树枝中的淀粉含量占其总量的 58.60%,而榆叶梅和糖槭则以分配给根为主,地下部分淀粉含量分别占总量的 72.22% 和 60.65%。从 NSC 分布特征看,红皮云杉地上部分 NSC 占总量的 82.17%,其中叶和树枝最高,分别占 57.08% 和 17.85%;小叶锦鸡儿地上部分的 NSC 占总量的 56.36%,其中树枝的占

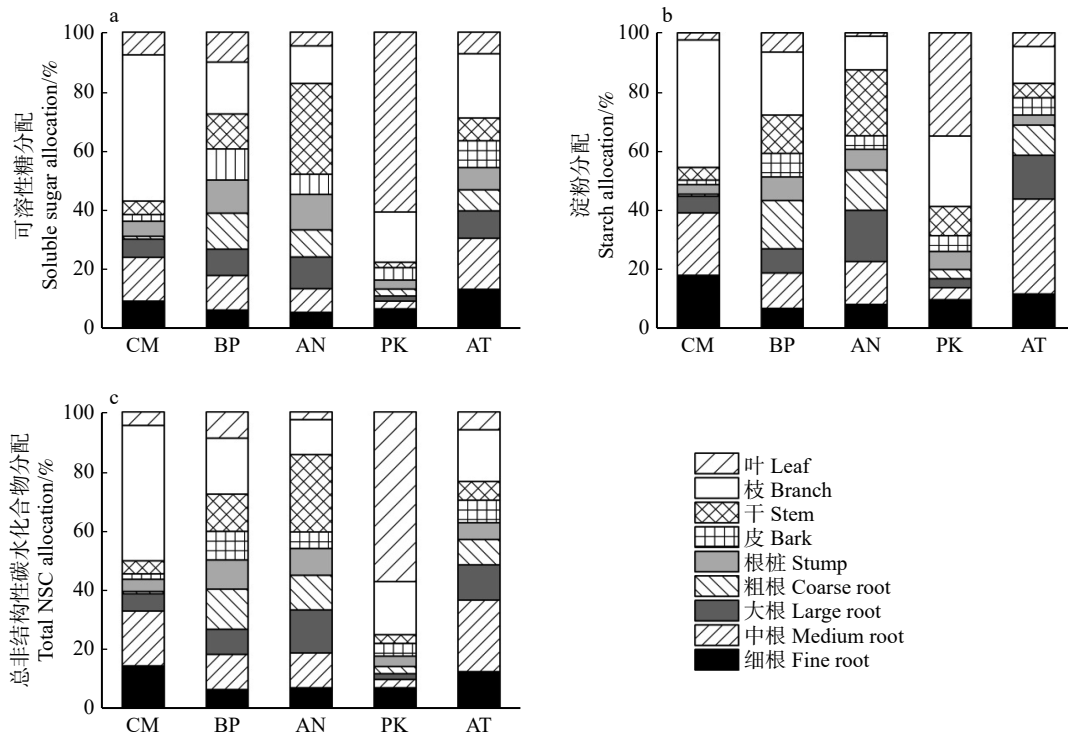


图 3 5 种种各器官的非结构碳水化合物及其组分的分配

Fig. 3 Allocation of NSC and its components in the organs of five tree species

比达到 45.57%, NSC 含量的分配特征和可溶性糖、淀粉的分配特征基本保持一致。榆叶梅和糖槭地下部分 NSC 占比要高于其他树种, 分别占总量的 62.69% 和 54.08%。在根系组织来看, 5 种树种 NSC 含量分配无明显规律, 其中榆叶梅和小叶锦鸡儿 NSC 含量分布的大小顺序均为中根 > 细根 > 大根 > 粗根。红皮云杉细根 NSC 含量在总根系中占比最大, 达到 40.55%。

3 讨 论

3.1 不同器官间 NSC 及其组分的含量差异

NSC 各组分含量在不同植物器官之间差异显著, 本研究发现, NSC 含量在叶和根中较高, 树干中可溶性糖含量最低, 淀粉含量在根中最高, 叶片中最低。这反映了植物不同器官在生长发育过程中存在的功能差异。这与之前刘万德等^[21]所报道的常绿阔叶的可溶性糖和淀粉含量特征相符, 说明植物体内的碳主要储存在叶片和根中。叶片是植物主要的光合器官, 是碳水化合物的源^[22], 又因为它具有较高的代谢速率以及需要时刻保持正常的细胞膨压, 所以其 NSC 组成由可溶性糖含量主导^[23]。而树干为了修复上部栓塞, 便于水分运输, 将大部分可溶性糖分配于边材中, 而心材中没有或浓度较低, 树干的主要组成部分是心材, 边材所占比例较小, 因此, 树干中的可溶性糖浓度与其他器官相比较低^[24]。本研究所有器官中叶片淀粉含量最低, 可能是因为树木通过叶片进行光合作用, 产生的可溶性糖可以运输到植物的各个部位以用于细胞的新陈代谢, 只有临时储存在叶片中少量的可溶性糖转化为淀粉^[25]。根系的淀粉和 NSC 含量最高, 主要是因为根部的生理和代谢活动非常活跃, 植物维持根的生长和发挥其功能需要消耗大量的能量, 使得它成为树木的 NSC 库^[26]。这种不同器官间的碳供需协同变化, 可增强其应对极端环境(如干旱)的抵抗性, 有利于植物更好地适应水土流失的生存环境。

3.2 NSC 在根系中的分布

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^[27], 并在根中储存。从根系组织来看, 5 种树种 NSC 含量分配无明显规律, 植物都将 NSC 分配给粗根和细根, 其粗根具有储存和机械支撑作用^[28], 细根则主要用于吸收土壤中的水分及养分。大量的生理活动如离子的吸收、同化和运输等需要较多的能量供应, 导致植物根系成为 NSC 的“汇”和养分的“源”^[23]。红皮云杉以细根作为根系储存 NSC 的主要组织, 这与于丽敏等^[13]研究发现蒙古栎会把中根和粗根中的可溶

性糖转移到细根中以应对干旱胁迫的结果相符, 说明非结构性碳水化合物利用与储存与植物抗旱性密切相关, 也可能是水土保持树种适应干旱生境的重要机制。榆叶梅和红皮云杉根系径级与可溶性糖浓度成反比, 我们推测这可能与不同径级根系的不同功能和抗旱性有关。榆叶梅和红皮云杉通过增加细根中的可溶性糖浓度来提高吸水能力, 这可能是树木为了应对干旱环境而形成的一种适应机制。糖槭根系中淀粉和 NSC 浓度显著高于其他树种, 同时糖槭将淀粉更多地分配给根系, 这可能与秋季落叶有关, 根中需要积累大量的淀粉来增强抗逆性, 为春季生长做准备^[29]。榆叶梅将更多的 NSC 储存在根中, 这可能是植物通过提高根系的吸水性来适应干旱环境以维持树木生长代谢需求。

3.3 不同生活型树种间 NSC 及其组分的分配

本研究发现, 灌木叶片的可溶性糖和 NSC 含量低于乔木, 与李娜妮等^[30]研究结果相似, 森林群落中的优势层为乔木层, 光合作用最强, 叶片的碳同化能力最大, NSC 和可溶性糖作为植被光合作用的主要产物, 所以其浓度也会最高。该结果与乔木层处于优势层等基本理论一致。但本研究中乔木树种糖槭叶片的可溶性糖浓度较低, 这个结果解释了秋季糖槭叶片颜色变红, 叶片中的可溶性糖转化为花色素苷, 导致可溶性糖浓度降低^[31]。淀粉是能量长期储存物质之一, 其浓度积累可能会影响光合作用^[32]。本研究中, 乔木淀粉浓度均表现为落叶树种(白桦和糖槭)大于常绿树种(红皮云杉), 这可能是因为春季生长初期落叶树种需要大量能量来展叶以维持整个树体的生理活动(靠根系吸收不能满足), 所以在休眠期积攒更多的 NSC, 其中以可储存的淀粉为主, 而常绿树种此时可以利用老叶进行光合作用^[33]。并且红皮云杉作为针叶树种, 可能是因为针叶树将根中的淀粉转化为可溶性糖以增强根部呼吸代谢等生理活动, 从而提高吸水能力来更好地适应干旱环境^[34]。

研究还发现, 乔木(红皮云杉)叶的可溶性糖浓度显著高于其他树种, 这可能因为采样时间处于植物生长季后期, 即将迎来漫长且低温的休眠期, 通过提高可溶性糖占比来增加细胞溶质的浓度、降低冰点调节水势, 从而抵御低温胁迫^[35]; 乔木(红皮云杉)作为常绿树种, 其枝的可溶性糖含量显著高于其他树种, 这与张海燕等^[36]对中国温带 12 个树种枝中 NSC 浓度比较的研究结果相似, 他们发现常绿树种秋冬季新枝和老枝的 NSC 含量逐渐上升, 可溶性糖含量逐渐升高, 较高的可溶性糖浓度可以帮助树木抵御寒冷。

红皮云杉叶和枝条 NSC 显著高于其他树种, 这

与赵镭等^[37]研究发现亚热带常绿树种的非结构性碳水化合物含量显著高于落叶树幼苗的结果相符, 红皮云杉作为常绿树种, 其他树种均为落叶树种, 可见, 落叶和常绿树种叶和枝的 NSC 存储特征不同, 常绿树具有较高的 NSC 存储能力, 而落叶阔叶可溶性糖储存能力有限, 在冬季落叶树种逐渐落叶, 而常绿树种通过保留叶片来过冬。还有可能是因为常绿树种在生长季初期未开始迅速生长, 而落叶树种的老龄叶以淀粉形式积累了大量 NSC 的缘故^[33]。本研究还发现, 红皮云杉将更多的可溶性糖和 NSC 分配到地上部分, 这可能是该植物为了更快地生长将更多的碳分配给地上部分, 以便增强与其他树种的光利用与竞争能力, 于丽敏等^[13]在研究中同样发现蒙古栎为增强光竞争优势和获得更多的光合产物将碳投资在地上生长。

4 结 论

典型黑土区 5 个主要树种 NSC 主要是以叶和根作为合成和储存结构, 淀粉主要储存库为根, 相比树干, 叶片中的可溶性糖含量更高, 而淀粉则最低, 这种差异反映了不同器官在生长发育过程中的功能是不同的。不同功能型的树种, 其 NSC 含量差异显著, 乔木叶片的可溶性糖和 NSC 平均含量高于灌木, 落叶乔木的淀粉含量均大于常绿乔木。榆叶梅细根可溶性糖高, 更利于根系吸收水分; 糖槭体内储备淀粉含量高, 其抗逆性较强, 能更好地适应干旱贫瘠生境; 红皮云杉提高叶和枝的可溶性糖含量, 以利于植物抵御寒冷; 并且它以细根作为根系储存 NSC 的主要组织, 将根部淀粉转化成可溶性糖, 以利于更好地适应干旱贫瘠生境, 因此从养分储存和运输的角度分析, 红皮云杉、榆叶梅和糖槭是研究区域适应能力相对较强的水土保持树种。

参 考 文 献

- [1] 印婧婧, 郭大立, 何思源, 等. 内蒙古半干旱区树木非结构性碳、氮、磷的分配格局[J]. 北京大学学报(自然科学版), 2009, 45(3): 519-527.
- Yin J J, Guo D L, He S Y, et al. Non-structural carbohydrate, N, and P allocation patterns of two temperate tree species in a semi-arid region of Inner Mongolia[J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 2009, 45(3): 519-527.
- [2] Kozłowski T T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants[J]. *The Botanical Review*, 1992, 58(2): 107-222.
- [3] Chapin F. The ecology and economics of storage in plants[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1990, 21(1): 423-447.
- [4] Poorter L, Kitajima K. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species[J]. *Ecology*, 2007, 88(4): 1000-1011.
- [5] Würth M K R, Peláez-riedl S, Wright S J, et al. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest[J]. *Oecologia*, 2005, 143(1): 11-24.
- [6] 李蟠, 孙玉芳, 王三根, 等. 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[J]. 应用生态学报, 2008, 19(1): 8-12.
- Li P, Sun Y F, Wang S G, et al. Altitudinal changes in leaf mass per unit area and tissue non-structural carbohydrates content of *Abies fabri* on Gongga Mountain of Southwest China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(1): 8-12.
- [7] 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[J]. 植物学通报, 2002, 19(1): 30-38.
- Pan Q M, Han X G, Bai Y F, et al. Research progress on the physiological ecology of non-structural storage carbohydrates in plants[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2002, 19(1): 30-38.
- [8] Bansal S, Germino M J. Temporal variation of nonstructural carbohydrates in montane conifers: similarities and differences among developmental stages, species and environmental conditions[J]. *Tree Physiology*, 2009, 29(4): 559-568.
- [9] Palacio S, Millard P, Maestro M, et al. Non-structural carbohydrates and nitrogen dynamics in Mediterranean subshrubs: an analysis of the functional role of overwintering leaves[J]. *Plant Biology*, 2007, 9(1): 49-58.
- [10] Loewe A, Einig W, Shi L, et al. Mycorrhiza formation and elevated CO₂ both increase the capacity for sucrose synthesis in source leaves of spruce and aspen[J]. *New Phytologist*, 2000, 145(3): 565-574.
- [11] Xu X Z, Xu Y, Chen S C, et al. Soil loss and conservation in the black soil region of Northeast China: a retrospective study[J]. *Environmental Science and Policy*, 2010, 13(8): 793-800.
- [12] 景国臣, 鞠敏睿, 欧阳力. 黑土区几种人工林的水土保持效果分析[J]. 水利科学与寒区工程, 2019, 2(5): 42-47.
- Jing G C, Ju M R, Ouyang L. Analysis of soil and water conservation effect of several kinds of plantations in black soil area[J]. *Hydro Science and Cold Zone Engineering*, 2019, 2(5): 42-47.
- [13] 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[J]. 植物生态学报, 2011, 35(12): 1245-1255.
- Yu L M, Wang C K, Wang X C. Allocation of nonstructural carbohydrates for three temperate tree species in Northeast China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(12): 1245-1255.
- [14] 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素研究进展[J]. 应用生态学报, 2014, 25(4): 1188-1196.
- Zheng Y P, Wang H X, Lou X, et al. Changes of non-structural carbohydrates and its impact factors in trees: a review[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, 25(4): 1188-1196.
- [15] Nguyen P V, Dickmann D I, Pregitzer K S, et al. Late-season changes in allocation of starch and sugar to shoots, coarse roots, and fine roots in two hybrid poplar clones[J]. *Tree Physiology*, 1990, 7(1-4): 95-105.
- [16] 王凯, 宋琪, 张日升, 等. 科尔沁沙地防护林主要树种的非结构性碳水化合物分布特征[J]. 林业科学, 2020, 56(12): 39-48.

- Wang K, Song Q, Zhang R S, et al. Distribution characteristics of non-Structural carbohydrate in main tree species of shelterbelt forests in Horqin Sandy Land[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2020, 56(12): 39–48.
- [17] Latt C R, Nair P, Kang B T. Reserve carbohydrate levels in the boles and structural roots of five multipurpose tree species in a seasonally dry tropical climate[J]. *Forest Ecology and Management*, 2001, 146(1–3): 145–158.
- [18] 李贝贝, 薛晶, 季晓慧, 等. 8种彩叶树在克山农场引种栽培试验[J]. *防护林科技*, 2020(8): 36–37, 47.
- Li B B, Xue J, Ji X H, et al. Introduction and cultivation test of eight species of colorful trees in Keshan Farm[J]. *Protection Forest Science and Technology*, 2020(8): 36–37, 47.
- [19] Hoch G, Popp M, Krner C. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline[J]. *Oikos*, 2002, 98(3): 361–374.
- [20] Jan B, Roel M. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1993, 44(10): 1627–1629.
- [21] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等. 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[J]. *林业科学*, 2017, 53(6): 1–9.
- Liu W D, Su J R, Li S F, et al. Variation of non-structural carbohydrates for the dominant species in a monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu'er, Yunnan Province[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2017, 53(6): 1–9.
- [22] Eissenstat D M, Yanair D. The ecology of root lifespan[J]. *Advances in Ecological Research*, 1997, 27: 1–60.
- [23] Sala A, Mencuccini M. Plump trees win under drought[J]. *Nature Climate Change*, 2014, 4(8): 666–667.
- [24] 张海燕, 王传宽, 王兴昌, 等. 白桦和紫椴树干非结构性碳水化合物的空间变异[J]. *应用生态学报*, 2013, 24(11): 3050–3056.
- Zhang H Y, Wang C K, Wang X C, et al. Spatial variation of non-structural carbohydrates in *Betula platyphylla* and *Tilia amurensis* stems[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(11): 3050–3056.
- [25] He W, Liu H, Qi Y, et al. Patterns in nonstructural carbohydrate contents at the tree organ level in response to drought duration[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(6): 3627–3638.
- [26] Loescher W H, Mccamant T, Keller J D. Carbohydrate reserves, translocation, and storage in woody plant roots[J]. *HortScience*, 1990, 25(3): 274–281.
- [27] Hartmann H, Trumbore S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees—from what we can measure to what we want to know[J]. *New Phytologist*, 2016, 211(2): 386–403.
- [28] Gaucher C, Gougeon S, Mauffette Y, et al. Seasonal variation in biomass and carbohydrate partitioning of understory sugar maple (*Acer saccharum*) and yellow birch (*Betula alleghaniensis*) seedlings[J]. *Tree Physiology*, 2005, 25(1): 93–100.
- [29] 欧阳明, 杨清培, 祁红艳, 等. 亚热带落叶与常绿阔叶林树种非结构性碳水化合物的季节动态比较[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2014, 38(2): 105–110.
- Ouyang M, Yang Q P, Qi H Y, et al. A comparison of seasonal dynamics of nonstructural carbohydrates for deciduous and evergreen landscape trees in subtropical region, China[J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2014, 38(2): 105–110.
- [30] 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的非结构性碳水化合物研究[J]. *生态学报*, 2016, 36(2): 430–438.
- Li N N, He N P, Yu G R. Evaluation of leaf non-structural carbohydrate contents in typical forest ecosystems in Northeast China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(2): 430–438.
- [31] 赵东辉, 高玉福, 刘继生, 等. 两种观赏槭树秋季叶片色素和可溶性糖含量的变化[J]. *延边大学农学学报*, 2018, 40(4): 32–37.
- Zhao D H, Gao Y F, Liu J S, et al. Changes of pigment and soluble sugar contents in autumn leaves of two ornamental maples[J]. *Agricultural Science Journal of Yanbian University*, 2018, 40(4): 32–37.
- [32] 马玥, 苏宝玲, 韩艳刚, 等. 岳桦幼苗光合特性和非结构性碳水化合物积累对干旱胁迫的响应[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(2): 513–520.
- Ma Y, Su B L, Han Y G, et al. Response of photosynthetic characteristics and non-structural carbohydrate accumulation of *Betula ermanii* seedlings to drought stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(2): 513–520.
- [33] 上官淮亮, 刘鸿雁, 胡国铮, 等. 干旱林区不同树种非结构性碳水化合物的季节格局及其主导因子[J]. *北京大学学报(自然科学版)*, 2019, 55(3): 553–560.
- Shangguan H L, Liu H Y, Hu G Z, et al. Seasonal patterns and their determinants of non-structural carbohydrates in different tree species at xeric timberline[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2019, 55(3): 553–560.
- [34] 王凯, 宋立宁, 吕林有, 等. 科尔沁沙地主要造林树种细根适应策略[J]. *干旱区资源与环境*, 2014, 28(12): 128–131.
- Wang K, Song L N, Lü L Y, et al. Fine root adaptive strategy of main afforestation tree species in Horqin Sandy Land[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2014, 28(12): 128–131.
- [35] Gibson S I. Plant sugar-response pathways: part of a complex regulatory web[J]. *Plant Physiology*, 2000, 124(4): 1532–1539.
- [36] 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[J]. *生态学报*, 2013, 33(18): 5675–5685.
- Zhang H Y, Wang C K, Wang X C. Comparison of concentrations of non-structural carbohydrates between new twigs and old branches for 12 temperate species[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(18): 5675–5685.
- [37] 赵镭, 杨海波, 王达力, 等. 浙江天童常见种幼苗的光合特性及非结构性碳水化合物储存[J]. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2011(4): 35–44.
- Zhao L, Yang H B, Wang D L, et al. Seedlings photosynthesis traits and non-structural carbohydrate storage of common species in Tianton National Forest Park, Zhejiang Province[J]. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, 2011(4): 35–44.

(责任编辑 范娟 孟瑶
责任编辑 徐程扬)