

引用格式:李志琪,吴俊文,陈刚,等. 中幼龄林华山松非结构性碳水化合物季节变化[J]. 西北植物学报, 2024, 44(5): 0782-0791. [LI Z Q, WU J W, CHEN G, et al. Seasonal variations of non-structural carbohydrates of young and middle-age *Pinus armandii* plantations[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(5): 0782-0791.] DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.20230635

中幼龄林华山松非结构性碳水化合物季节变化

李志琪^{1,2}, 吴俊文^{1,2*}, 陈刚^{1,2}, 段贵河^{1,2}, 文程敬^{1,2}

(1 西南林业大学 西南地区生物多样性保育国家林业局重点实验室, 昆明 650224; 2 西南林业大学 西南山地森林资源保育与利用教育部重点实验室, 昆明 650224)

摘要 【目的】探究不同龄林华山松非结构性碳水化合物(NSC)及其组分在各器官的分配随季节变化特征, 对于揭示不同龄林华山松的碳分配机制有重要意义。【方法】以幼、中龄林华山松为研究对象, 通过周期性采样, 测定不同龄林华山松不同器官 NSC 及其组分含量, 探究其年内季节动态变化。【结果】(1)不同龄林华山松植株 NSC 及其组分在各器官间的分配规律基本一致, 淀粉含量表现为根>叶>枝>茎, 且茎中淀粉含量显著低于其他器官, 可溶性糖和 NSC 含量在叶、根、枝间差异不明显; 茎中糖淀比显著高于其他器官。(2)在整个生长季内, 华山松 NSC 及其组分主要受季节影响, 季节×器官间交互作用的影响次之, 林龄的影响最小。(3)在不同龄林中各器官 NSC 及其组分之间的相关性基本一致, 除幼龄林糖淀比与淀粉、NSC, 中龄林糖淀比与淀粉为负相关外, 其余指标之间均为正相关。【结论】华山松各器官 NSC 及其组分含量存在明显的季节波动, 当环境变化时不同器官间的碳供需协同变化, 有利于华山松生长, 并增强其应对极端环境的抵抗力和适应性。

关键词 非结构性碳水化合物; 华山松; 季节动态; 器官; 碳分配

中图分类号 S791.241 文献标志码 A

Seasonal variations of non-structural carbohydrates of young and middle-age *Pinus armandii* plantations

LI Zhiqi^{1,2}, WU Junwen^{1,2*}, CHEN Gang^{1,2}, DUAN Guihe^{1,2}, WEN Chengjing^{1,2}

(1 Key Laboratory of Biodiversity Conservation in Southwest China, State Forestry Administration, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2 Key Laboratory for Forest Resources Conservation and Utilization in the Southwest Mountains of China, Ministry of Education, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract [Objective] It is of great significance to explore the distribution of NSC (non-structural carbohydrate) and their components in different organs with seasonal changes for revealing the mechanism of carbon distribution in different age *Pinus armandii*. [Methods] The contents of NSC and their components in different organs of young and middle-aged *P. armandii* were determined by periodic sampling to explore the seasonal changes of *P. armandii* during the year. [Results] (1) The distribution pattern of NSC and their components in different age *P. armandii* was the same among all organs, where the starch content was in the order: Roots > leaves > branches > stems. The starch content in stems was significantly lower than that in other organs, while the content of soluble sugar and NSC in leaves, roots and branches was not significantly different. The ratio of sugar to starch in stems was significantly higher than that in other

收稿日期: 2023-10-12; 修改稿收到日期: 2023-12-08

基金项目: 华山松和云南松人工林针叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值季节变化研究项目(2019FD074)

作者简介: 李志琪(1999—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事森林培育研究。E-mail: 1223367887@qq.com

* 通信作者: 吴俊文, 副教授, 硕士生导师, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: wujunwen@swfu.edu.cn

organs. (2) During the growing season, NSC and their components were mainly affected by seasons, followed by the interaction between seasons and organs, and the influence of forest age was the least. (3) The correlation between NSC and their components in different *P. armandii* organs was the same. Except the negative correlation between the ratio of sugar to starch and starch, NSC in young-aged *P. armandii* and the ratio of sugar to starch and starch in middle-aged *P. armandii*, the other indexes were positively correlated. [Conclusion] NSC and their components in various organs of *P. armandii* had obvious seasonal fluctuations. When the environment changed, the carbon supply and demand of different organs changed synergistically, which was conducive to the growth of *P. armandii*, and enhanced its resistance and adaptability to cope with extreme environment.

Key words non-structural carbohydrates; *Pinus armandii*; seasonal variation; organ; carbon allocation

非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)是光合作用生产过剩时形成的碳水化合物临时贮存库^[1],其含量的变化在很大程度上反映植物的代谢过程、生长状况^[2]和应对环境变化的生存策略。NSC 主要包括可移动的可溶性糖和不可移动的淀粉^[3],二者在能量供给上扮演着不同的角色且它们之间的相互转化机制是植物抵御胁迫环境的关键^[4]。植物不同器官的功能具有差异性,叶片是光合作用的重要场所;茎是树木生物量的主体^[5];枝条是重要的运输枢纽,它与树木整体的碳供应状况密切相关;根系是 NSC 主要的储存器官之一。研究表明,植物 NSC 含量存在明显的季节差异,一般情况下,在休眠季节可溶性糖含量能够达到峰值,与此相反淀粉含量的峰值则出现在生长季节^[6]。NSC 含量及其分配在物种及器官之间表现出差异性和不确定性^[7],在不同季节存在多样性。例如秦岭南段不同海拔处栓皮栎(*Quercus variabilis*)枝条 NSC 含量季节变化并不明显^[8];兴安落叶松(*Larix gmelinii*)不同根序淀粉的浓度随季节呈现出先下降再上升至峰值后下降的趋势^[9]; Song 等^[10]对毛竹(*Phyllostachys edulis*)叶片 NSC 含量季节变化研究发现,NSC 含量在夏季最低。不同林龄间 NSC 含量及其组分存在差异。

黄土高原不同林龄刺槐(*Robinia pseudoacacia*)NSC 随林龄的增加,叶片 NSC 含量先增加后减小,枝、干和根 NSC 含量逐渐增加^[11]。沙生植物木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)从幼龄林到成龄林阶段,其 NSC 含量呈现先上升后下降趋势^[12];不同林龄胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)NSC 含量具有差异,但不同器官 NSC 分配方式相同^[13]。在林分发展过程中开展 NSC 及各组分的动态研究十分必要,这有利于量化森林生态系统中 NSC 含量在不同林龄中的时间模式,也有助于了解林分在 1 年中的生长状态。

华山松(*Pinus armandii*)是松科(Pinaceae)松属(*Pinus*)常绿乔木,是中国特有的五针松树种,其针叶、花粉及松脂药用价值较高,材质优良可作为建筑和家具材料^[14],是中国西部重要的造林树种,在生态安全和区域经济方面发挥着重要作用^[15]。目前,关于华山松的研究不断深入,在群落结构及演替趋势、病虫害防治、育苗造林技术、遗传改良、植物多样性等^[16]方面取得丰硕的研究成果,但针对华山松不同林龄和器官 NSC 含量及其组分的季节性动态变化的研究相对较为有限。

基于此,本文通过在 1 年内对中、幼龄林华山松的根、茎、枝、叶取样并分析,以探究 NSC 在华山松不同器官的分布规律和不同龄林华山松 NSC 随季节的变化规律,为探讨华山松林应对季节性碳分配提供数据支持,有助于揭示环境变化背景下华山松的生长适应机制,并为其经营关键技术的制定提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

研究野外试验地位于云南省昆明市宜良县国有花园林场内(101°27'—101°28'E, 26°11'—26°25'N),海拔为 1 300~2 800 m,该研究区受到亚热带季风气候的影响,冬春干燥少雨,夏季较湿润,全年无极端天气,冬无严寒,夏有凉热,年平均降雨量 912.2 mm,年平均气温 16.3 °C,该地区主要土壤类型为红壤,约占 85%。

在全面深入踏查后,根据一致性、典型性和代表性的原则选取华山松人工林内具备相同或相似立地条件区域,设置 30 m×30 m 矩形样地,用森林罗盘仪对边界进行闭合导线测量(闭合差 1/200)以提高样地设置的准确性,幼、中龄林内各设置 3 块样地,各样地间设置宽度至少为 5 m 的缓冲带,样地基本情况详见表 1。

表 1 样地调查基本信息

Table 1 Basic information of the sample plot survey

林分类型 Stand types	林龄/年 Stand age /Year	样地号 Land sample number	海拔 Elevation /m	经纬度 Longitude and latitude	平均胸径 DBH /cm	平均树高 Average height/m
中龄林 Middle-aged forests	23	1	2 346	103°05'09"E 24°54'04"N	21.27	13.33
		3	2 339	103°05'09"E 24°53'48"N	21.73	13.53
		6	2 299	103°05'33"E 24°53'49"N	18.33	10.90
幼龄林 Young-aged forests	12	2	2 368	103°05'09"E 24°54'03"N	12.97	8.07
		4	2 329	103°05'38"E 24°53'48"N	12.23	7.27
		5	2 335	103°5'37"E 24°53'48"N	12.13	6.40

1.2 样品采集方法与预处理

华山松的生长前期在春季,生长初期在夏季,生长旺盛期在秋季,生长末期则在冬季。从 2021 年 1 月初开始,于春、夏、秋、冬 4 个季节(1,5,8,11 月份)以每季度 1 次的频率到研究区采样,共计采样 4 次。在每块样地中随机选择 3 株具有平均树高、胸径^[17]的华山松作为标准木。用高枝剪法^[18]采集枝条和针叶,取样标准为剪取每株标准木的南向树冠中上部长势良好的树枝,根据节点获取当年生和 1 年生枝条,之后将枝条和针叶分离。用内径 5 mm 的生长锥采集树干样品,取样部位为标准木胸径处(距离地面约 1.3 m 的位置)。用挖掘法^[19]在距离标准木 1 m 处用小铁锹挖掘 0—20 cm 深土层的细根,并挑选出直径小于 2 mm 的细根混合作为样品^[20]。相同样地内采集的不同器官样品分别均匀混合装袋标记作为 1 个重复,幼、中龄林均得到 3 个重复。

将样品迅速带回实验室清洗去除表面污渍,先放入烘箱中以 105 °C 杀青 30 min 后再以 75 °C 将样品烘至恒重,最后将样品磨碎至通过 0.125 mm (120 目)筛,用于后续非结构性碳水化合物含量的测定。

1.3 测定方法

用蒽酮比色法^[21]测定样品中可溶性糖(soluble sugar, SS),用苯酚硫酸比色法^[22]测定淀粉(starch, ST),根据葡萄糖标准曲线,换算成各器官中可溶性糖和淀粉含量,其中 NSC 含量是可溶性糖和淀粉含量的总和^[23-24],以单位质量的养分含量(g/kg)表示,糖淀比(ratio of sugar to starch, SS/ST)用质量比。

1.4 数据分析

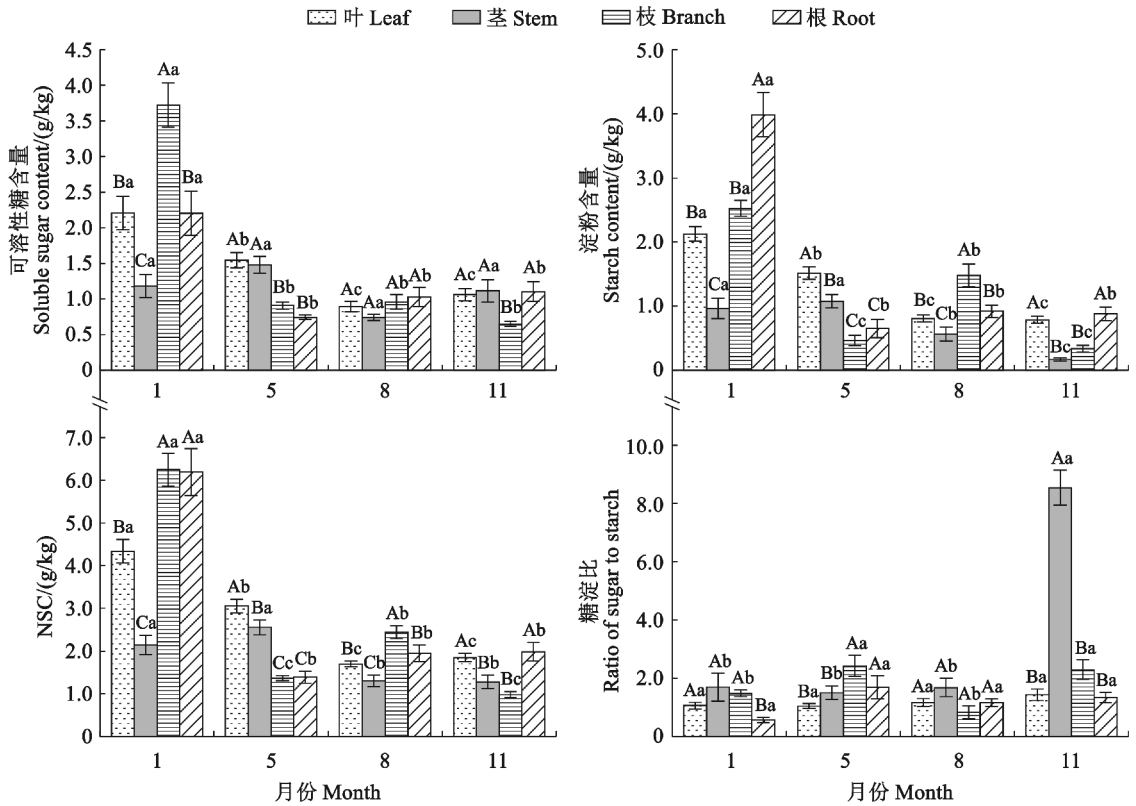
用 SPSS 26.0 进行数据统计分析,通过描述性统计分析华山松各器官 NSC 及其组分含量统计学特征,变异系数(coefficient of variation, CV) = 标准偏差/平均数 × 100%;经检验所得数据符合正态分布特征和方差齐性要求,用单因素方差分析法(one-way ANOVA)分析相同季节不同器官、相同器官不同季节、相同龄林不同器官的 NSC 及其组分含量差异显著性,用 LSD(least-significant different)进行多重比较;用 GLM 模型中的双因素方差分析检验季节、器官和林龄对 NSC 及其组分的影响;用 Pearson 相关性分析探究不同龄林各器官中 NSC 及其组分的相关关系。用 Origin 2021 和 Excel 2013 完成绘图和表格制作。

2 结果与分析

2.1 华山松各器官 NSC 及其组分含量随季节的变化

幼、中龄林华山松各器官 NSC 及其组分含量在生长季节均呈现出一定程度的动态变化(图 1、图 2)。随春-夏-秋-冬的季节变化,在幼、中龄林的各器官中可溶性糖、淀粉、NSC 含量有极显著差异($P < 0.01$);糖淀比在叶片中无显著差异($P > 0.05$),在根系中有显著差异($P < 0.05$),在其他器官中均极显著差异($P < 0.01$)。

在幼龄林各器官 NSC 及其组分的季节动态中(图 1),叶可溶性糖含量为 0.89~2.21 g/kg,淀粉含量为 0.78~2.13 g/kg,NSC 含量为 1.70~4.33 g/kg,糖淀比为 1.04~1.44,除糖淀比外,其余指标表现为从 1—8 月显著下降。茎可溶性糖含量为 0.74~1.48 g/kg,淀粉含量为 0.17~1.08 g/kg,NSC 含量为 1.28~2.55 g/kg,糖淀比为 1.50~8.54;从 5 月开始淀粉含量呈下降趋势、可溶性糖含量先下降后上升,NSC 含量下降后趋于稳定,8 月之后糖淀比显著上升并达最大值。枝可溶性糖含量为 0.65~3.72 g/kg,淀粉含量为 0.34~2.25 g/kg,NSC 含量为 0.98~6.25 g/kg,糖淀比为 0.56~1.69;在整个生长季可溶性糖含量呈下降趋势,淀粉、NSC 含量为下降—上升—下降,糖淀比则为上升—下降—上升。根可溶性糖含量为 0.74~2.20 g/kg,淀粉含量为 0.65~3.99 g/kg,NSC 含量为 1.39~6.19 g/kg,糖淀比为 0.56~1.68;在整个生长季,糖淀比基本为上升趋势,其余指标先下降后趋于稳定。



不同小写字母表示 NSC 及其组分在同一器官不同季节间差异显著($P < 0.05$);不同大写字母表示 NSC 及其组分在同一季节不同器官间差异显著($P < 0.05$)。下同。

图 1 华山松幼龄林各器官 NSC 及其组分的季节动态

Different lowercase letters indicate that NSC and their components were significantly different in different seasons in the same organ ($P < 0.05$). Different capital letters indicate that NSC and their components were significantly different among different organs in the same season ($P < 0.05$). The same as below.

Fig. 1 Seasonal dynamics of NSC and their components in various organs of young-aged *P. armandii* forests

在中龄林各器官 NSC 及其组分的季节动态中(图 2)叶可溶性糖含量为 0.86~3.34 g/kg,淀粉含量为 0.66~2.15 g/kg,NSC 含量为 1.52~5.48 g/kg,糖淀比为 1.15~1.57;除糖淀比外,其余指标先下降后趋于稳定。茎可溶性糖含量为 0.68~1.56 g/kg,淀粉含量为 0.24~0.87 g/kg,NSC 含量为 1.11~2.42 g/kg,糖淀比为 0.82~2.14;可溶性糖、NSC 含量先升高再下降后趋于稳定;淀粉含量在 5 月后显著下降并达到最低值;糖淀比在 8 月后显著上升并达最高值。枝可溶性糖含量为 0.57~2.02 g/kg,淀粉含量为 0.29~2.08 g/kg,NSC 含量为 0.86~4.10 g/kg,糖淀比为 0.70~2.12;可溶性糖含量在整个生长季先下降后基本不变,淀粉、NSC 含量为下降—上升—下降,糖淀比则为上升—下降—上升。根可溶性糖含量为 0.83~2.67 g/kg,淀粉含量为 0.57~3.68 g/kg,NSC 含量为 1.29~6.35 g/kg,糖淀比为 0.82~1.17;可溶性糖、淀粉、NSC 含量在

整个生长季先下降,8 月后趋于稳定;糖淀比在 1—5 月显著上升随后基本不变。

幼、中龄林华山松各器官可溶性糖含量在秋季(8 月)无显著差异($P > 0.05$),在其他季节表现为显著差异($P < 0.05$);淀粉、NSC 含量在各生长季有显著差异($P < 0.05$);幼龄林中糖淀比在秋季(8 月)无显著差异($P > 0.05$),在其他季节差异显著($P < 0.05$)。中龄林中糖淀比在夏季(5 月)无显著差异($P > 0.05$),在其他季节差异显著($P < 0.05$)。综上所述,相同季节,幼、中龄林各指标在不同器官间差异显著。幼龄林中,春季可溶性糖、NSC 主要分配到枝条,淀粉主要分配到根系。除糖淀比外,各指标在夏季主要分配到针叶,在秋季主要集中于枝条,在冬季主要存在于根系和针叶。在中龄林,除糖淀比外,春、冬季各指标主要集中于根系,夏季主要分配到针叶,秋季主要存在于枝条。在整个生长季,幼、中龄林糖淀比普遍在茎出现最大值。

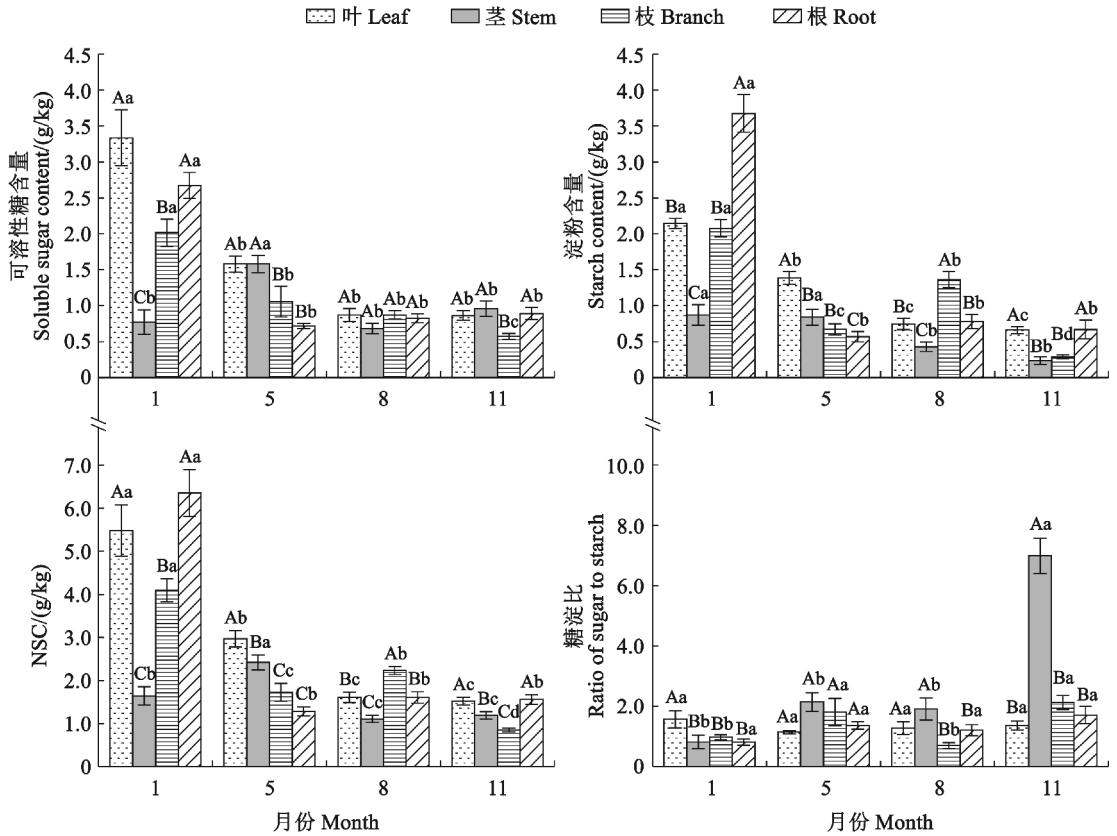


图2 华山松中龄林各器官 NSC 及其组分的季节动态

Fig. 2 Seasonal dynamics of NSC and their components in various organs of middle-aged *P. armandii* forests

2.2 华山松各器官 NSC 及其组分含量特征

幼、中龄林华山松各器官 NSC 及其组分含量在整个生长季内的变异特征不同(表 2)。幼龄林针叶可溶性糖、淀粉、NSC 含量及糖淀比的均值分别为 1.43 g/kg、1.31 g/kg、2.73 g/kg、1.18, 中龄林对应指标的均值分别为 1.66 g/kg、1.23 g/kg、2.90 g/kg、1.34。

在幼龄林中针叶可溶性糖、淀粉含量均值高于中龄林, NSC 含量、糖淀比均值小于中龄林。幼龄林茎各指标平均值分别为 1.13 g/kg、0.69 g/kg、1.82 g/kg、3.36, 中龄林茎各指标的均值分别为 1.00 g/kg、0.59 g/kg、1.59 g/kg、2.97; 幼龄林枝各指标的均值分别为 1.56 g/kg、1.20 g/kg、2.76 g/kg、1.76, 中龄林枝各指标的均值分别为 1.13 g/kg、1.10 g/kg、2.23 g/kg、1.40; 幼龄林茎和枝的 NSC 及其组分含量均值均大于中龄林。根系各指标在幼龄林中分别为 1.27 g/kg、1.61 g/kg、2.88 g/kg、1.19, 在中龄林中分别为 1.28 g/kg、1.42 g/kg、2.70 g/kg、1.28; 幼龄林根系的可溶性糖含

量、糖淀比均值小于中龄林, 淀粉、NSC 含量高于中龄林。变异系数(CV)能够反映数据的离散程度, $CV \leq 10\%$ 是弱变异, $10\% < CV < 100\%$ 是中等变异, $CV \geq 100\%$ 是强变异。中龄林根系淀粉含量、幼龄林及中龄林茎中糖淀比(变异系数分别为 105.37%、139.21%、108.89%)均存在强变异, 且极差较高, 说明在根系和茎中, 这 2 个指标浓度波动较大。

2.3 华山松 NSC 整体差异影响因素

对不同龄林华山松各器官在不同季节中的 NSC 及其组分含量进行双因素方差分析, 结果(表 3)表明, 林龄对可溶性糖含量、糖淀比有显著影响($P < 0.05$); 季节、器官及其交互作用分别对 NSC 及其组分含量有极显著影响($P < 0.01$); 林龄 \times 器官只对可溶性糖含量有极显著影响($P < 0.01$)。可溶性糖、淀粉、NSC 含量主要受季节影响, 季节 \times 器官间交互作用的影响次之, 林龄对其影响最小; 糖淀比受季节 \times 器官间交互作用的影响最大, 其次是季节影响, 林龄对其影响最小且不显著。

表 2 华山松各器官 NSC 及其组分含量的统计学参数

Table 2 Statistical parameters of the contents of NSC and their components in various organs of *P. armandii*

指标 Indexe	林龄 Stand age	器官 Organ	均值 Mean /(g/kg)	值范围 Value range /(g/kg)	CV /%
可溶性糖 含量 Soluble sugars content	幼龄 Young- age	叶 Leaf	1.43±0.66a	0.64~3.87	46.12
		茎 Stem	1.13±0.45a	0.39~2.05	40.27
		枝 Branch	1.56±1.36a	0.54~5.35	87.26
	中龄 Middle- age	根 Root	1.27±0.77a	0.59~3.27	60.80
		叶 Leaf	1.66±1.35a	0.55~5.97	81.04
		茎 Stem	1.00±0.50b	0.00~2.09	50.27
淀粉 含量 Starches content	幼龄 Young- age	枝 Branch	1.13±0.69b	0.43~3.05	61.16
		根 Root	1.28±0.87a	0.49~3.23	68.39
		叶 Leaf	1.31±0.61a	0.54~2.49	46.95
	中龄 Middle- age	茎 Stem	0.69±0.48b	0.06~1.71	69.59
		枝 Branch	1.20±0.96a	0.14~3.24	79.90
		根 Root	1.61±1.51a	0.19~5.70	93.95
NSC	幼龄 Young- age	叶 Leaf	1.23±0.64a	0.36~2.54	51.81
		茎 Stem	0.59±0.40b	0.00~1.34	66.56
		枝 Branch	1.10±0.74a	0.20~2.82	67.47
	中龄 Middle- age	根 Root	1.42±1.50a	0.30~5.93	105.37
		叶 Leaf	2.73±1.19b	1.38~6.15	43.43
		茎 Stem	1.82±0.75b	0.49~3.49	41.05
糖淀 比 Ratios of sugar to starch	幼龄 Young- age	枝 Branch	2.76±2.20b	0.71~8.59	79.68
		根 Root	2.88±2.16a	0.97~8.89	75.07
		叶 Leaf	2.90±1.86a	0.94~7.95	64.29
	中龄 Middle- age	茎 Stem	1.59±0.68b	0.58~3.14	42.72
		枝 Branch	2.23±1.30a	0.67~5.25	58.40
		根 Root	2.70±2.30a	0.91~8.36	84.95
糖淀 比 Ratios of sugar to starch	幼龄 Young- age	叶 Leaf	1.18±0.44b	0.68~2.85	37.08
		茎 Stem	3.36±2.67a	0.47~25.17	139.21
		枝 Branch	1.76±1.03b	0.30~3.97	58.44
	中龄 Middle- age	根 Root	1.19±0.78b	0.18~4.07	65.42
		叶 Leaf	1.34±0.58b	0.53~3.01	43.00
		茎 Stem	2.97±0.23a	0.00~17.61	108.89
中龄 Middle- age	枝 Branch	1.40±0.96b	0.33~4.96	68.55	
	根 Root	1.28±0.64b	0.39~2.91	49.97	

注:不同小写字母表示 NSC 及其组分在不同器官间差异显著 ($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicate that NSCs and their components are significantly different among different organs ($P<0.05$).

表 3 华山松 NSC 及其组分含量的变异来源分析

Table 3 Analysis of variation sources of NSC and its components in *P. armandii*

变异来源 Sources of variation	指标 Index	SS	df	MS	F
林龄 Stand age	可溶性糖含量 Soluble sugar content	0.438	1	0.438	1.363
	淀粉含量 Starch content	0.923	1	0.923	5.216*
	NSC	2.632	1	2.632	4.616*
	糖淀比 Ratio of sugar to starch	0.957	1	0.957	0.299
季节 Season	可溶性糖含量 Soluble sugar content	93.129	3	31.034	96.693**
	淀粉含量 Starch content	134.659	3	44.886	253.714**
	NSC	444.804	3	148.268	260.079**
	糖淀比 Ratio of sugar to starch	201.263	3	67.088	20.972**
器官 Organ	可溶性糖含量 Soluble sugar content	8.491	3	2.830	8.816**
	淀粉含量 Starch content	29.192	3	9.731	55.001**
	NSC	57.768	3	19.256	33.777**
	糖淀比 Ratio of sugar to starch	182.304	3	60.768	18.996**
林龄× 季节 Stand age× Season	可溶性糖含量 Soluble sugar content	0.544	3	0.181	0.565
	淀粉含量 Starch content	0.234	3	0.078	0.441
	NSC	1.132	3	0.377	0.662
	糖淀比 Ratio of sugar to starch	1.675	3	0.558	0.174
林龄× 器官 Stand age× Organ	可溶性糖含量 Soluble sugar content	4.184	3	1.395	4.345**
	淀粉含量 Starch content	0.125	3	0.042	0.235
	NSC	4.335	3	1.445	2.535
	糖淀比 Ratio of sugar to starch	4.269	3	1.423	0.445
季节× 器官 Season× Organ	可溶性糖含量 Soluble sugar content	44.971	9	4.997	15.564**
	淀粉含量 Starch content	69.499	9	7.722	43.648**
	NSC	185.475	9	20.608	36.149**
	糖淀比 Ratio of sugar to starch	340.737	9	37.860	11.835**

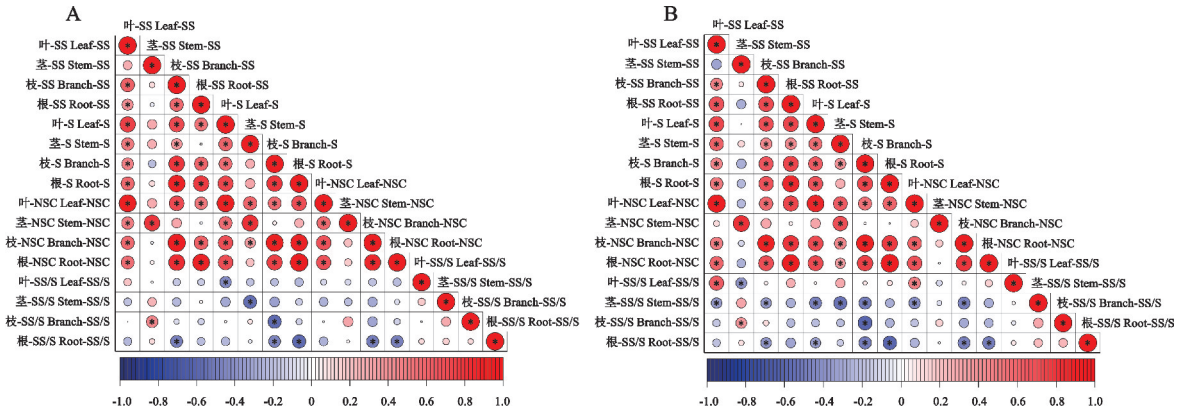
注:SS、df、MS 分别代表平方和、自由度、均方,*表示 $P<0.05$, **表示 $P<0.01$ 。

Note: SS, df, and MS represent sum of squares, degree of freedom, and mean squares, * indicates $P<0.05$, ** indicates $P<0.01$.

2.4 华山松各器官 NSC 及其组分的相关性

对幼、中龄林华山松各器官 NSC 及其组分进行 Person 相关分析,结果(图 3)表明,在不同龄林中各器官 NSC 及其组分之间的相关性基本一致。幼、中龄林可溶性糖与淀粉、NSC 显著正相关($P < 0.05$),淀粉与 NSC 极显著正相关($P < 0.01$);幼龄林糖淀比与淀粉、

NSC 显著负相关($P < 0.05$);中龄林糖淀比与淀粉极显著负相关($P < 0.01$),随林龄的变化,幼龄林的相关系数略大于中龄林。进一步分析各器官 NSC 及其组分之间的相关性,说明幼、中龄林中除针叶外,各器官 NSC 与淀粉的相关系数大于与可溶性糖的相关系数,即除针叶外,不同器官 NSC 含量主要受淀粉调控。



SS, 可溶性糖; S, 淀粉; NSC, 非结构性碳水化合物; SS/S, 糖淀比。* 表示 $P \leq 0.05$ 。

图 3 华山松幼龄林(A)和中龄林(B)不同器官内 NSC 及其组分之间的相关系数

SS, soluble sugar. S, starch. NSC, non-structural carbohydrates. SS/S, ratio of sugar to starch. * indicates $P \leq 0.05$.

Fig. 3 Correlation coefficients between NSC and their components in different organs of young forest (A) and middle-aged forest (B) of *P. armandii*

3 讨论

3.1 华山松非结构性碳水化合物的分配特征

NSC 作为能量物质在树木生长代谢过程中发挥重要作用,其在不同植物组织中的含量和分配能够反映植物器官应对碳供应状况以及适应环境变化的差异^[25-26]。在幼龄林中,可溶性糖含量在枝中最高,这与高丽源^[27]的研究结果类似,蒙古栎(*Quercus mongolica*)、春榆(*Ulmus japonica*)和五角槭(*Acer mono*)枝条的木质部在生长季前期以可溶性糖为主,原因在于可溶性糖通常被认为既可以调节植物的渗透压,又能够直接为植物的生长和代谢供能,而淀粉则是作为植物的主要储能物质^[28]。树木在生长季为了更加高效利用 NSC,枝条中的 NSC 一般以可溶性糖形式为主。淀粉、NSC 含量在根系中最高,这与刘万德等^[29]对云南普洱季风常绿阔叶林的研究结果一致,分析原因为干旱胁迫下华山松幼苗以降低生长速率的形式确保长期干旱下的碳供应,根系作为 NSC 的“汇”,NSC 在根系中以淀粉的形式储存起来,同时根系作为养分的“源”,为充分获得和利用有限的水分,叶片产生的光合同化物优先运输到根系以保持和提高根系活力,促进根系生长。在中龄林中,可溶性糖、NSC 含量在叶中最高,传统上,能通过

光合作用来制造碳水化合物的植物组织和器官被认为是碳源^[30]。根据这个定义,具有生理活性的针叶可以作为碳源,当植物体在生长、呼吸及养分吸收等消耗的碳水化合物的活动与储存不产生竞争时,针叶中的储存量提高。淀粉含量在根系中最高,说明华山松的根系是淀粉的存储器官,华山松通过将根系中存储的淀粉转化为可溶性糖来维持代谢促进吸水,从而应对水分亏缺的生境。中、幼龄林糖淀比在茎中最高,说明茎在树木生长过程中消耗大量的淀粉,可溶性糖分配到茎中较多,以提供生长和呼吸的需要并增强防御,既有助于树干外侧新生组织细胞的加粗生长,同时也能够避免树干内部形成栓塞^[31],高浓度的可溶性糖可增强膜透性,提高细胞的渗透调节能力,不仅可保障木质部水分的长距离运输,以满足地上部分的水分需求,还能够在外侧木质部面临更大的温度波动时增加御寒、防冻的能力^[32]。

3.2 华山松非结构性碳水化合物的季节变化规律

植物 NSC 含量在不同生长阶段的动态特征能够作为植物生长规律及其对环境变化适应策略的反映^[11]。水分是植物生长发育的主要限制性因素,植物在缺水环境下可通过一系列生理、生化反应来调节自身代谢过程,以减轻胁迫威胁,维持正常生长发

育及生理代谢^[33]。在本研究中,春季(1月份),幼龄林中可溶性糖含量在枝中显著高于其他器官,说明在降水较少情况下,叶片光合作用合成的碳水化合物主要供给枝条,便于维持渗透压,是提高植物生存安全的主动储存。淀粉主要储存于根系中,其含量较高有利于抵御不良环境,根和枝中的 NSC 显著高于其他器官,茎中除糖淀粉外各指标含量最低,说明茎用于伸长和加粗生长的碳利用降低。在中龄林中,NSC 及其组分在叶和根系中较高,说明在缺少水分的情况下,相较于光合和呼吸作用,华山松的生长发育速度会先下降,茎和枝的碳利用率下降,光合同化碳水化合物含量大于植物正常生理代谢需求^[34],叶和根系作为重要的存储器官,其含有的 NSC 及其组分含量因盈余而上升。Savi 等^[35]认为栓塞动力学与 NSC 之间的转化有密切的关联,茎木质部的栓塞恢复与干旱胁迫结束时可溶性碳水化合物的含量有关。到了夏季(5月),各器官中可溶性糖、淀粉和 NSC 含量下降,这与李娜妮等^[28]的研究类似,森林植物叶片可溶性糖、淀粉和 NSC 含量与降水呈显著负相关关系。幼、中龄林中可溶性糖、淀粉、NSC 含量在叶茎中较高,在生长季初期,研究区降雨增强,地上部分器官恢复程度较大,叶片的光合产物盈余,同时为修复茎木质部的栓塞,需要更多的淀粉降解为可溶性糖。根系位于光合产物运输路径的末端,是重要的碳汇及储存器官,当碳供给短缺时,根系受影响最大^[36]。根系中可溶性糖含量下降说明可溶性糖作为根系呼吸消耗和春季再生的能源被转移利用,这与刘香萍等^[37]的研究结果一致。枝是树体与叶片间重要的 NSC 运输通道^[18]。在秋季(8月),幼、中龄林各器官可溶性糖含量相差不大,淀粉、NSC 含量在枝中较高,在茎中最低,说明在快速生长季,叶片光合作用大量积累的物质通过枝回到树体,而茎干利用更多的碳进行结构性生长而非储存 NSC^[38]。冬季(11月),不同龄林中 NSC 及其组分含量在根中较高,是因为在生长季末期,枝条将光合产物从“源”(叶片)到“汇”(根)自上向下运输,地上部分生长减缓,植物光合作用的产物被更多地分配到地下用于根系的生长并在根系中储存^[39]。

3.3 华山松非结构性碳水化合物变异来源分析

华山松各器官 NSC 及其组分受树种本身和季节的影响不同。可溶性糖、淀粉、NSC 含量主要受季节的影响,季节×器官间交互作用对它们的影响

次之。Martinez-Vilalta 等^[40]根据所查阅的 121 个发表文献中了解到,在自然生境下 177 个物种的 NSC 测定数据,对林木 NSC 及其组分年季变化特征进行分析,结果表明,在 1 年内总 NSC、淀粉和可溶性糖的季节性变化较明显。糖淀粉比受季节与器官间交互作用的影响最大,其次是受季节影响,林龄对其影响最小且不显著。杜梦甜等^[9]的研究中,季节和根系等级的交互作用对糖淀粉比有极显著影响,与本研究结果类似。在一株林木上,根、茎、叶、花、果实等不同器官之间 NSC 会相互转移,为植物细胞分裂分化和植物体生长发育提供能源物质,以维持自身生理代谢活动,也用于植物自身形态与结构的构建^[41-42]。不同器官分配到的 NSC 含量的差异,一方面是由于植物个体碳的合成和分配机制,另一方面是由于植物群落对环境适应性。季节对树木 NSC 及其组分的影响来源于不同季节的光照、温度、水分对植株生长发育的影响。如 Sala 等^[43]认为,在树木长时间处于土壤水分亏缺的情况下,为了避免细胞快速失水,叶片会降低膨压从而逐渐关闭气孔,因此光合作用也受到抑制,导致碳同化效率降低。生长季是诸多生态因子的综合体现,因此,对植物 NSC 及其组分含量季节变化的研究还须做更深入的探究。

综合华山松地上和地下器官生长的同步分析,将更有助于正确理解华山松的碳供应机制及其对区域环境的生理生态适应机制。

4 结 论

(1)华山松幼、中龄林 NSC 及其组分在各器官间的分配规律基本一致,表现为淀粉含量根>叶>枝>茎,茎中淀粉含量显著低于其他器官,可溶性糖和 NSC 在叶、根、枝中含量差异不明显;茎糖淀粉比显著高于其他器官。华山松在生长过程中,NSC 的分配格局维持不变,有利于其快速生长。

(2)在整个生长季内,华山松 NSC 及其组分主要受季节影响,季节×器官间交互作用的影响次之。不同龄林各器官 NSC 及其组分最大值均出现在 1 月。不同龄林各指标最小值除幼龄林可溶性糖和 NSC 含量出现在 8 月外,其余各指标均出现在 11 月。

(3)在不同龄林中各器官 NSC 及其组分之间的相关性基本一致,除幼龄林糖淀粉比与淀粉、NSC,中龄林糖淀粉比与淀粉为负相关外,其余指标之间为正相关。

参考文献:

- [1] 樊志颖, 李江荣, 陈康, 等. 藏东南色季拉山林线植物非结构性碳水化合物的季节变动[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2022, 50(3): 40-48.
FAN Z Y, LI J R, CHEN K, *et al.* Seasonal variation in non-structural carbohydrates of timberline plants in the Sygera Mountain, southeast Tibet[J]. *Journal of Northwest A&F University* (Natural Science Edition), 2022, 50(3): 40-48.
- [2] YANG B, PENG C H, HARRISON S P, *et al.* Allocation mechanisms of non-structural carbohydrates of *Robinia pseud-acacia* L. seedlings in response to drought and waterlogging[J]. *Forests*, 2018, 9(12): 754.
- [3] HUANG J, WANG X M, ZHENG M H, *et al.* 13-year nitrogen addition increases nonstructural carbon pools in subtropical forest trees in southern China[J]. *Forest Ecology and Management*, 2021, 481: 118748.
- [4] 林夏珍, 刘林, 董婷婷, 等. 非结构性碳水化合物与氮分配对美洲黑杨和青杨耐盐能力的影响[J]. 植物生态学报, 2021, 45(9): 961-971.
LIN X Z, LIU L, DONG T T, *et al.* Effects of non-structural carbohydrate and nitrogen allocation on the ability of *Populus deltoides* and *P. cathayana* to resist soil salinity stress[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(9): 961-971.
- [5] 成方妍, 王传宽. 树种和组织对树干非结构性碳水化合物储量估测的影响[J]. 林业科学, 2016, 52(2): 1-9.
CHENG F Y, WANG C K. Impacts of tree species and tissue on estimation of nonstructural carbohydrates storage in trunk[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2016, 52(2): 1-9.
- [6] FURZE M E, HUGGETT B A, AUBRECHT D M, *et al.* Whole-tree non-structural carbohydrate storage and seasonal dynamics in five temperate species[J]. *New Phytologist*, 2019, 221(3): 1466-1477.
- [7] KANNENBERG S A, NOVICK K A, PHILLIPS R P. Coarse roots prevent declines in whole-tree non-structural carbohydrate pools during drought in an isohydric and an anisohydric species[J]. *Tree Physiology*, 2018, 38(4): 582-590.
- [8] 章异平, 曹鹏鹤, 徐军亮, 等. 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[J]. 生态学报, 2019, 39(19): 7274-7282.
ZHANG Y P, CAO P H, XU J L, *et al.* Seasonal dynamics of non-structural carbohydrate contents in leaves of *Quercus variabilis* growing in the east Qinling Mountain range[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(19): 7274-7282.
- [9] 杜梦甜, 王博一, 李京航, 等. 落叶松不同根序细根可溶性糖和淀粉浓度的差异和季节动态[J]. 植物研究, 2021, 41(4): 491-495.
DU M T, WANG B Y, LI J H, *et al.* Differences and seasonal dynamics of soluble sugar and starch concentrations in fine roots with different root orders of *Larix gmelinii*[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2021, 41(4): 491-495.
- [10] SONG X Z, PENG C H, ZHOU G M, *et al.* Dynamic allocation and transfer of non-structural carbohydrates, a possible mechanism for the explosive growth of Moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla*)[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 25908.
- [11] ZHANG Q Y, JIA X X, SHAO M A, *et al.* Unfolding non-structural carbohydrates from sapling to dying black locust on China's Loess Plateau[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2018, 37(3): 794-802.
- [12] 秦晶, 杜建会, 张琪, 等. 平潭岛海岸3种典型沙生植物非结构性碳水化合物含量特征研究[J]. 广西植物, 2020, 40(3): 395-402.
QIN J, DU J H, ZHANG Q, *et al.* Variations of non-structural carbohydrate contents in three typical psammophytes in the coast of Pingtan Island[J]. *Guihaia*, 2020, 40(3): 395-402.
- [13] 李菊艳. 不同林龄胡杨组织非结构性碳水化合物含量变化规律[J]. 干旱区资源与环境, 2021, 35(9): 185-192.
LI J Y. Changes of non-structural carbohydrate in organs of *Populus euphratica* at different ages[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2021, 35(9): 185-192.
- [14] 李小军, 李莲芳, 顾梦, 等. 氢氧化钠、温水和IBA浸种对华山松幼苗生长和生物量的影响[J]. 江西农业大学学报, 2022, 44(5): 1156-1168.
LI X J, LI L F, GU M, *et al.* Effects of seeds soaked with NaOH, warm water and IBA on growth and biomass accumulation of *Pinus armandii* seedlings[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2022, 44(5): 1156-1168.
- [15] 姚慧芳, 卢杰, 王超, 等. 波密岗乡华山松林优势植物空间格局及其关联性[J]. 西北林学院学报, 2021, 36(4): 110-117.
YAO H F, LU J, WANG C, *et al.* Spatial pattern and correlation of dominant plants in *Pinus armandii* forest in Bomi Gang township[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2021, 36(4): 110-117.
- [16] 王绍颖. 神农架华山松退化林植物多样性与群落演替趋势研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2023.
- [17] 王丽娜, 吴俊文, 董琼, 等. 抚育间伐对云南松非结构性碳和化学计量特征的影响[J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(8): 70-82.
WANG L N, WU J W, DONG Q, *et al.* Effects of tending and thinning on non-structural carbon and stoichiometric characteristics of *Pinus yunnanensis*[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2021, 43(8): 70-82.
- [18] 魏龙鑫, 章异平, 李艺杰, 等. 栓皮栎叶片和枝条非结构性碳水化合物调配关系研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2021, 45(2): 96-102.
WEI L X, ZHANG Y P, LI Y J, *et al.* Allocation of non-structural carbohydrates (NSC) contents in leaves and branches of *Quercus variabilis* during its growth process[J]. *Journal of Nanjing Forestry University* (Natural Sciences Edition), 2021, 45(2): 96-102.
- [19] 张建华, 张保全, 王润喜, 等. 天水市4种典型树种根系的力学特性[J]. 甘肃农业大学学报, 2022, 57(4): 129-136.
ZHANG J H, ZHANG B Q, WANG R X, *et al.* Study on root mechanical characteristics of four typical tree species in Tianshui City[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2022, 57(4): 129-136.
- [20] 赵亚芳, 徐福利, 王渭玲, 等. 华北落叶松根茎叶碳氮磷含量及其化学计量学特征的季节变化[J]. 植物学报, 2014, 49(5): 560-568.
ZHAO Y F, XU F L, WANG W L, *et al.* Seasonal variation in contents of C, N and P and stoichiometry characteristics in fine roots, stems and needles of *Larix principis-rupprechtii*

- [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2014, 49(5): 560-568.
- [21] DONG T F, DUAN B L, KORPELAINEN H, *et al.* Asymmetric pruning reveals how organ connectivity alters the functional balance between leaves and roots of Chinese fir[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(6): 1941-1953.
- [22] 鞠鹏杰, 黄长兵. 天童山阔叶林不同树种各器官非结构性碳水化合物储量及分配[J]. 西南农业学报, 2020, 33(2): 408-414.
- JU P J, HUANG C B. Estimation of non-structural carbohydrates storage in different organs of tree species in Tiantong Mountain hardwood forest[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2020, 33(2): 408-414.
- [23] 种培芳, 曾继娟, 单立山, 等. 干旱胁迫下荒漠草地植物红砂幼苗对外源 ABA 的生理响应[J]. 草地学报, 2016, 24(5): 1001-1008.
- CHONG P F, ZENG J J, SHAN L S, *et al.* The physiological response of desert grassland plant *Reaumuria soongorica* under drought stress to exogenous ABA[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 24(5): 1001-1008.
- [24] 宋琳, 雒文涛, 马望, 等. 极端干旱对草甸草原优势植物非结构性碳水化合物的影响[J]. 植物生态学报, 2020, 44(6): 669-676.
- SONG L, LUO W T, MA W, *et al.* Extreme drought effects on non-structural carbohydrates of dominant plant species in a meadow grassland[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, 44(6): 669-676.
- [25] JIN Y Q, LI J, LIU C G, *et al.* Carbohydrate dynamics of three dominant species in a Chinese savanna under precipitation exclusion[J]. *Tree Physiology*, 2018, 38(9): 1371-1383.
- [26] 王凯, 沈潮, 曹鹏, 等. 沙地樟子松幼苗干旱致死过程中非结构性碳水化合物的变化[J]. 应用生态学报, 2018, 29(11): 3513-3520.
- WANG K, SHEN C, CAO P, *et al.* Changes of non-structural carbohydrates of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings in the process of drought-induced mortality[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(11): 3513-3520.
- [27] 高丽源. 东北主要树种枝条和粗根不同组织非结构性碳水化合物浓度特征[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2020.
- [28] 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[J]. 西北植物学报, 2015, 35(9): 1846-1854.
- LI N N, HE N P, YU G R. Non-structural carbohydrates in leaves of tree species from four typical forests in China[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, 35(9): 1846-1854.
- [29] 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.
- [30] KOZLOWSKI T T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants[J]. *The Botanical Review*, 1992, 58(2): 107-222.
- [31] SCHENK H J, ESPINO S, ROMO D M, *et al.* Xylem surfactants introduce a new element to the cohesion-tension theory[J]. *Plant Physiology*, 2017, 173(2): 1177-1196.
- [32] SALA A, WOODRUFF D R, MEINZER F C. Carbon dynamics in trees: Feast or famine? [J]. *Tree Physiology*, 2012, 32(6): 764-775.
- [33] 孙小妹, 何明珠, 杨睿哲, 等. 白刺器官间非结构性碳水化合物与 C : N : P 计量比的关联性[J]. 生态学报, 2021, 41(3): 1081-1091.
- SUN X M, HE M Z, YANG R Z, *et al.* Correlation of non-structural carbohydrates with C : N : P stoichiometry among the organs of *Nitraria tangutorum*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(3): 1081-1091.
- [34] AYUB G, SMITH R A, TISSUE D T, *et al.* Impacts of drought on leaf respiration in darkness and light in *Eucalyptus saligna* exposed to industrial-age atmospheric CO₂ and growth temperature[J]. *New Phytologist*, 2011, 190(4): 1003-1018.
- [35] SAVI T, CASOLO V, LUGLIO J, *et al.* Species-specific reversal of stem xylem embolism after a prolonged drought correlates to endpoint concentration of soluble sugars[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 106: 198-207.
- [36] LANDHÄUSSER S M, LIEFFERS V J. Defoliation increases risk of carbon starvation in root systems of mature aspen [J]. *Trees*, 2012, 26(2): 653-661.
- [37] 刘香萍, 崔国文, 李国良, 等. 紫花苜蓿主根内非结构性碳水化合物累积及其与抗寒性的关系[J]. 中国草地学报, 2010, 32(2): 113-115.
- LIU X P, CUI G W, LI G L, *et al.* Relationships between non-structure carbohydrates accumulation in taproot of alfalfa and coldhardiness[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2010, 32(2): 113-115.
- [38] 徐军亮, 竹磊, 师志强, 等. 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[J]. 林业科学, 2021, 57(1): 200-206.
- XU J L, ZHU L, SHI Z Q, *et al.* Allocation of non-structural carbohydrates content in coarse roots and stems of *Quercus variabilis*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2021, 57(1): 200-206.
- [39] LI M H, XIAO W F, WANG S G, *et al.* Mobile carbohydrates in Himalayan treeline trees: I. Evidence for carbon gain limitation but not for growth limitation[J]. *Tree Physiology*, 2008, 28(8): 1287-1296.
- [40] MARTÍNEZ-VILALTA J, SALA A, ASENSIO D, *et al.* Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: A global synthesis[J]. *Ecological Monographs*, 2016, 86(4): 495-516.
- [41] 李婷婷, 薛璟祺, 王顺利, 等. 植物非结构性碳水化合物代谢及体内转运研究进展[J]. 植物生理学报, 2018, 54(1): 25-35.
- LI T T, XUE J Q, WANG S L, *et al.* Research advances in the metabolism and transport of non-structural carbohydrates in plants[J]. *Plant Physiology Journal*, 2018, 54(1): 25-35.
- [42] 张有福, 廉小芳, 陈春艳, 等. 不同海拔核桃叶中非结构性碳水化合物相关指标的变化及相关分析[J]. 植物资源与环境学报, 2019, 28(2): 18-24.
- ZHANG Y F, LIAN X F, CHEN C Y, *et al.* Variations of related indexes of non-structural carbohydrate in leaf of *Juglans regia* at different altitudes and related analysis[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2019, 28(2): 18-24.
- [43] SALA A N, PIPER F, HOCH G. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved [J]. *New Phytologist*, 2010, 186(2): 274-281.