



云南普洱季风常绿阔叶林非结构性碳水化合物 及其组分随环境的变化

刘万德^{1,2},苏建荣^{1,2*},李帅锋^{1,2},郎学东^{1,2},徐崇华³,王发忠³,钟华⁴

(1 中国林业科学研究院 资源昆虫研究所,昆明 650224;2 云南普洱森林生态系统国家定位观测研究站,昆明 650224;3 云南太阳河省级自然保护区管护局,云南普洱 665000;4 普洱市思茅区万掌山林场,云南普洱 665000)

摘要:为探索植物非结构性碳水化合物(NSC)组分随环境的变化特征,在云南普洱季风常绿阔叶林原始林选取6块60 m×60 m样地进行野外调查,各样地分别选择重要值前10位的物种进行取样,通过测定不同样地主要物种的NSC及其组分和样地环境因素,分析其非结构性碳水化合物与环境的关系。结果显示:(1)云南普洱季风常绿阔叶林植物中总体淀粉、可溶性糖、NSC含量分别为13.91%、3.31%、17.21%,淀粉和NSC含量在各器官中排序依次为根>干>枝>叶,而可溶性糖含量排序依次为叶>根>枝>干;淀粉、可溶性糖、NSC含量变异最大值分别为叶片19.09%、干15.32%和根16.30%。(2)云南普洱季风常绿阔叶林植物不同器官中淀粉含量仅与凋落物厚度、土壤pH及速效钾、全钾存在显著正或负相关关系,可溶性糖含量与海拔高度及土壤理化性质存在显著正或负相关关系;但茶梨与红椎中淀粉含量与土壤有效磷或全磷存在显著正相关关系,茶梨各器官中可溶性糖含量与所有环境因子均无显著相关性,红椎根中可溶性糖含量与pH值、枝中可溶性糖含量与全钾分别呈显著负相关关系;短刺椎各器官中淀粉含量与所有环境因子均无显著相关性,可溶性糖含量则与水解性氮、有效磷含量呈显著负相关关系,与坡度、全钾含量、凋落物厚度呈显著正相关关系。(3)单因素回归分析显示,海拔高度、有机质、水解性氮、全氮影响季风常绿阔叶林的总体可溶性糖含量,而其淀粉含量则主要受pH值影响。研究发现,季风常绿阔叶林NSC受环境因子影响,但不同NSC组分的环境影响因子不同。

关键词:季风常绿阔叶林;可溶性糖;淀粉;变异系数;相关性分析

中图分类号:Q945.79

文献标志码:A

Effect of Environment Factors on Non-structural Carbohydrates and Its Components in Monsoon Broad-leaved Evergreen Forest in Pu'er, Yunnan Province

LIU Wande^{1,2}, SU Jianrong^{1,2*}, LI Shuaifeng^{1,2}, LANG Xuedong^{1,2},
XU Chonghua³, WANG Fazhong³, ZHONG Hua⁴

(1 Research Institute of Resources Insect, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, China; 2 Pu'er Forest Ecosystem Research Station, China's State Forestry Administration, Kunming 650224, China; 3 Yunnan Taiyanghe Nature Reserve Administration, Pu'er, Yunnan 665000, China; 4 Simao district Wanzhangshan Forestry Farm of Pu'er, Pu'er, Yunnan 665000, China)

Abstract: In order to explore the effects of environments on nonstructural carbohydrates (NSC), we select-

收稿日期:2017-05-01;修改稿收到日期:2017-09-08

基金项目:林业公益性行业专项经费(201404211);国家自然科学基金(31370592,31200461);云南省科技人才和平台计划(2017HB095);国家林业局云南普洱森林生态系统国家定位观测研究站建设项目

作者简介:刘万德(1979—),男,博士,副研究员,主要从事恢复生态学、生物多样性保育及森林生态学。E-mail:liuwande@126.com

*通信作者:苏建荣,研究员,主要从事保护生物学及恢复生态学。E-mail:jianrongsu@vip.sina.com

ed the top ten species of importance value to sample in each plot basing on the field investigation in six 60 × 60 m plots established in old-growth forest of monsoon evergreen broad-leaved forest in Yunnan. The contents of the starch, soluble sugar and NSC in the foliages, twigs, stems and roots of the dominant tree species and environmental factors were measured, and the correlations between the environmental factors and the contents of the starch, soluble sugar and NSC were assessed. The results showed that: (1) the contents of starch, soluble sugar and NSC were 13. 91%, 3. 31% and 17. 21% in monsoon evergreen broad-leaved forest in Pu'er in Yunnan, respectively. The sequence of the starch and NSC contents in each organ were roots > stems > twigs > foliages, but the sequence of the soluble sugar content was foliages > roots > twigs > stems. Tree organs with the highest coefficient of variation in starch content, soluble sugar content and NSC content were the foliages (19. 09%), stems (15. 32%) and roots (16. 30%), respectively. (2) The starch content in trees was significantly correlated with the litter thickness, soil pH and potassium; while the soluble sugar content was significantly correlated with the elevation and the soil physical and chemical properties. The starch contents in both *Anneslea fragrans* and *Castanopsis hystrix* were significantly correlated with the soil phosphorus. However, no significant correlations were found between the soluble sugar contents in *A. fragrans* and all the studied environmental factors. The soluble sugar contents in the roots and twigs in *C. hystrix* were significantly negatively correlated with soil pH and total potassium, respectively. Additionally, there were no significant relationships between the starch contents in *Castanopsis echidnocarpa* and all environmental factors. While the soluble sugar content in *C. echidnocarpa* was significantly negatively correlated with both the soil available nitrogen and phosphorus, and significantly positively correlated with slope, litter thickness and soil total potassium. (3) The soluble sugar content in monsoon broad-leaved evergreen forest trees was significantly affected by elevation, soil organic matter and nitrogen using a linear regression analysis, and the starch content was significantly affected by soil pH. The results show that environment affects NSC in monsoon broad-leaved evergreen forest, but different NSC component have different influence factors.

Key words: monsoon broad-leaved evergreen forest; soluble sugar; starch; coefficient of variation; correlation analysis

植物非结构性碳水化合物 (nonstructural carbohydrate, NSC) 主要包括可溶性糖和淀粉^[1]。作为植物主要长期能量储存物质之一, 淀粉是植物贮藏器官中最主要的碳水化合物^[2-3], 而可溶性糖则是植物体中可被重新利用的光合产物, 参与植物的各种生理代谢活动^[4-5], 同时, 二者在植物体内一定条件下存在相互转化关系。因此, NSC 是树木生长代谢过程中重要的能量供应物质^[6-7] 和植物生命活动的重要反应物^[3, 7], 参与植物的新陈代谢过程^[8]。其浓度大小反映了植物体内的碳供需关系及植物在生长季中的生长情况^[9], 其组成与分配则是反映植物生态对策的重要指标^[10]。

NSC 及其组分含量受多种环境因素影响。温度作为影响植物光合作用的主要因子之一, 其数值波动必然影响植物体内 NSC 含量与分布^[11]。在高海拔地区, 温度限制假说认为, 高山林线树木生长的限制因素并不是碳供应不足, 而是高海拔地区低温限制了植物光合同化产物转化为结构性物质, 从而表现为限制树木生长^[12-15]。水分作为植物光合作用的参与者和物质运输的载体, 其较低的含量不仅

影响碳同化的产量, 还改变了碳水化合物在植物各组织和器官间的分配格局^[16], 研究表明树木 NSC 含量在干、湿季间的差异主要受水分含量影响^[17-20]。传统理论认为, 大气 CO₂ 浓度的增加会提高植物的光合作用效率, 从而进一步刺激植物生长^[21]。长期 CO₂ 浓度增加试验研究显示, 环境 CO₂ 浓度的增加并没有加速树木生长^[22], 但却使树木体内 NSC 的累积量明显增加^[23-24]。综上所述, 目前对影响 NSC 含量的环境因素研究主要集中于温度、水分及 CO₂ 浓度, 少量研究涉及到土壤 N 含量^[5, 25-26], 而对土壤其它理化性质和地形因子等的相关研究则鲜有报道。

季风常绿阔叶林是中国最复杂、生产力最高、生物多样性最丰富的地带性植被类型之一, 对保护环境和维持全球碳平衡等都具有极重要的作用, 尤其是在中国亚热带地区的生态环境建设, 乃至全国的可持续发展中占据举足轻重的地位^[27]。本研究拟通过对云南普洱季风常绿阔叶林中主要物种根、茎、枝、叶的取样及环境因子的测定, 分析 NSC 在不同器官中的含量, 探讨环境因子对 NSC 含量的影响。

1 研究地和研究方法

1.1 研究区概况

研究区域位于云南省中南部的普洱市,地理位置为 $22.03^{\circ}\sim 24.83^{\circ}\text{N}$, $99.15^{\circ}\sim 102.32^{\circ}\text{E}$,海拔 $317\sim 3370\text{m}$ 。该区地处热带北缘向南亚热带的过渡地区,气候主要受印度洋及太平洋季风控制,形成夏秋季多雨、冬春季干旱、年温差小、日温差大、干湿季明显的气候特征。该地区年平均气温 17.7°C ,年降水量 1547.6 mm ,雨水主要集中在5~10月份,占全年降水量的87.3%,年平均蒸发量 1590 mm ,相对湿度82%。土壤以赤红壤为主。

季风常绿阔叶林是该地区主要的森林植被类型之一。由于森林距离人类活动区域较近,季风常绿阔叶林常被砍伐作为薪炭、改造成茶园及农地等,只有在极偏远地区和保护区保存有部分原始林。季风常绿阔叶林中,乔木主要以短刺锥(*Castanopsis echinocarpa*)、红锥(*Castanopsis hystrix*)、西南木荷(*Schima wallichii*)等为优势树种;灌木则以珍珠伞(*Ardisia maculosa*)、小叶干花豆(*Fordia microphylla*)等为主;草本植物多为毛果珍珠茅(*Scleria herbacea*)及蕨类(*Pteridophyta*)等;同时群落中乔木的树干和林冠上附生有蕨类和兰科植物,此外,

板根现象和层间植物是该地区季风常绿阔叶林的一个重要特征。

1.2 样品采集、测定及环境要素数据获取

在对季风常绿阔叶林原始林6块 $60\text{ m}\times 60\text{ m}$ 样地野外调查的基础上,通过整理数据,选取每块样地重要值前10位的物种进行取样和测定。本次共采集物种20种,每个样地中采集对象物种个体多度之和均超过样地总个体多度的85%,所选物种信息见表1。样品采集过程中,原则上每个物种均选择大树(胸径DBH $>22.5\text{ cm}$)作为取样对象,但由于部分物种如红花木犀榄(*Olea rosea*)、密花树(*Rapanea nerifolia*)、大头茶(*Gordonia axillaris*)、香花木姜子(*Litsea panamona*)及毛银柴(*Aporusa villosa*)等在调查过程中未发现有DBH $>22.5\text{ cm}$ 的植株,因此,以上5个物种选择DBH $>10\text{ cm}$ 的树木作为样品采集对象,其它物种均选择DBH $>22.5\text{ cm}$ 的植株作为取样对象。在每个样地中,针对入选物种选取3株健康、生长良好的树木进行取样:利用人工爬树与高枝剪结合的方法,于树冠外层、内层、中间层分别取枝条,混合后作为单株树木叶片和枝条样品;采用内径5 mm的生长锥在树高1 m处垂直向钻取树心,混合后作为树干样品;采用挖掘法取树木根系作为树根样品。所有样品

表1 研究区取样物种信息

Table 1 The information of species sampled in studied site

物种 Species	科 Family	属 Genus
袍丝锥 <i>Castanopsis calathiformis</i>	壳斗科 Fagaceae	锥属 <i>Castanopsis</i>
红椎 <i>Castanopsis hystrix</i>	壳斗科 Fagaceae	锥属 <i>Castanopsis</i>
短刺锥 <i>Castanopsis echinocarpa</i>	壳斗科 Fagaceae	锥属 <i>Castanopsis</i>
泥柯 <i>Lithocarpus fenestratus</i>	壳斗科 Fagaceae	柯属 <i>Lithocarpus</i>
截果柯 <i>Lithocarpus truncatus</i>	壳斗科 Fagaceae	柯属 <i>Lithocarpus</i>
耳叶柯 <i>Lithocarpus grandifolius</i>	壳斗科 Fagaceae	柯属 <i>Lithocarpus</i>
西南木荷 <i>Schima wallichii</i>	山茶科 Theaceae	木荷属 <i>Schima</i>
茶梨 <i>Anneslea fragrans</i>	山茶科 Theaceae	茶梨属 <i>Anneslea</i>
大头茶 <i>Gordonia axillaris</i>	山茶科 Theaceae	大头茶属 <i>Gordonia</i>
粗壮润楠 <i>Machilus robusta</i>	樟科 Lauraceae	润楠属 <i>Machilus</i>
普文楠 <i>Phoebe puwenensis</i>	樟科 Lauraceae	桢楠属 <i>Phoebe</i>
红叶木姜子 <i>Litsea rubescens</i>	樟科 Lauraceae	木姜子属 <i>Litsea</i>
香花木姜子 <i>Litsea panamona</i>	樟科 Lauraceae	木姜子属 <i>Litsea</i>
毛银柴 <i>Aporusa villosa</i>	大戟科 Euphorbiaceae	银柴属 <i>Aporusa</i>
艾胶算盘子 <i>Glochidion lanceolarium</i>	大戟科 Euphorbiaceae	算盘子属 <i>Glochidion</i>
粗叶木 <i>Lasianthus chinensis</i>	茜草科 Rubiaceae	粗叶木属 <i>Lasianthus</i>
岭罗麦 <i>Tarennoidea wallichii</i>	茜草科 Rubiaceae	岭罗麦属 <i>Tarennoidea</i>
猴耳环 <i>Pithecellobium clypearia</i>	豆科 Leguminosae	猴耳环属 <i>Pithecellobium</i>
密花树 <i>Rapanea nerifolia</i>	紫金牛科 Myrsinaceae	密花树属 <i>Rapanea</i>
红花木犀榄 <i>Olea rosea</i>	木犀科 Oleaceae	木犀榄属 <i>Olea</i>

表 2 研究区样地环境因子

Table 2 Environment factors in plots (mean \pm SD)

环境因子 Environment factor	样地 Plot					
	I	II	III	IV	V	VI
海拔 Elevation/m	1 293	1 288	1 313	1 534	1 488	1 490
坡度 Slope/°	15	24	20	10	10	15
郁闭度 Canopy density	0.90	0.85	0.85	0.85	0.80	0.80
凋落物厚度 Litter thickness/cm	4.9	4.2	3.6	4.5	3.2	3.5
土壤水分含量 Soil water content/%	24.31	23.92	24.07	31.27	26.63	29.45
全氮 Total N/%	0.15 \pm 0.03	0.15 \pm 0.05	0.19 \pm 0.06	0.29 \pm 0.09	0.24 \pm 0.08	0.19 \pm 0.07
速效钾 Available K/(mg/kg)	64.93 \pm 23.78	191.51 \pm 75.38	176.88 \pm 51.92	153.54 \pm 44.44	106.77 \pm 39.43	105.48 \pm 32.91
有效磷 Available P/(mg/kg)	9.33 \pm 4.67	5.83 \pm 4.22	6.71 \pm 3.58	15.70 \pm 7.43	14.47 \pm 9.34	11.60 \pm 9.06
水解性氮 Available N/(mg/kg)	153.34 \pm 41.06	136.33 \pm 36.82	168.21 \pm 38.72	313.08 \pm 110.73	254.52 \pm 90.00	256.96 \pm 82.31
全钾 Total K/%	0.22 \pm 0.10	1.34 \pm 0.26	0.83 \pm 0.14	0.58 \pm 0.22	0.31 \pm 0.09	0.52 \pm 0.12
全磷 Total P/%	0.029 \pm 0.002	0.030 \pm 0.004	0.030 \pm 0.004	0.043 \pm 0.003	0.032 \pm 0.009	0.036 \pm 0.005
pH	4.44 \pm 0.17	4.72 \pm 0.18	4.81 \pm 0.16	4.65 \pm 0.24	4.61 \pm 0.35	4.92 \pm 0.23
有机质 Organic matter /%	45.82 \pm 8.85	37.31 \pm 15.37	46.79 \pm 12.84	91.00 \pm 27.81	78.79 \pm 32.50	48.73 \pm 18.71

野外获取并标记后立即放入密封袋,并放入硅胶干燥,当日带回室内后立即用微波炉进行杀青。所有样品在实验室内烘干至恒重后粉碎过筛,用于 NSC 及其组分测定。样品主要测定可溶性糖、淀粉和 NSC 的含量。测定方法采用改进的苯酚浓硫酸法^[7, 14]测定。

环境数据选取样地所在的海拔、坡度、郁闭度、凋落物厚度及土壤理化性质。其中海拔、坡度、郁闭度、凋落物厚度等在样地调查过程中直接测定;土壤理化性质则通过在样地四角及中心取 0~10 cm 土样约 500 g,利用国标方法测定土壤含水量、pH 值、全氮、全磷、全钾、水解性氮、速效磷、速效钾及有机质。具体结果见表 2。

1.3 数据分析

非结构性碳水化合物含量用算术平均值表示。变异系数 (coefficient of variation, CV) 采用公式 ($CV = \text{标准差}/\text{平均值} \times 100\%$) 计算得出。利用 Pearson 相关系数分析所有物种不同器官及主要物种不同器官 NSC 及其组分与环境因子的相关性;利用回归分析探索各环境因子对 NSC 及其组分解释量。所有数据均采用 SPSS 19.0 统计软件进行处理与分析,显著度水平为 0.05。

2 结果与分析

2.1 季风常绿阔叶林 NSC 及其组分含量

季风常绿阔叶林中淀粉浓度合计为 13.91%,而根中浓度最高为 23.26%,其次为树干(12.41%),而在叶片中最低仅为 8.38%;其可溶性糖浓度合计为

3.31%,并以叶片中最高(5.55%),其次为根(2.84%),而在树干中最低(2.03%);与淀粉浓度相似,NSC 浓度在不同器官中由高到低依次为根、干、枝、叶(表 3)。同时,在季风常绿阔叶林中,淀粉浓度变异系数最高值出现在叶片中(19.09%),枝中淀粉浓度变异最小(10.02%);可溶性糖浓度变异系数最高值出现在树干中(15.32%),叶片中变异最小(9.98%);NSC 浓度变异系数最高值出现在根中(16.30%),枝中变异最小(8.89%)。

2.2 NSC 与环境因子的相关性分析

季风常绿阔叶林树干和叶片中淀粉含量与所有环境因子均无显著相关性,但其根中淀粉含量与凋落物厚度显著负相关,与土壤 pH 显著正相关,而其枝中淀粉含量与土壤速效钾、全钾含量显著正相关(表 4)。同时,树干中可溶性糖含量与海拔高度、土壤全氮、水解性氮、有机质显著负相关;根中可溶性糖含量则与海拔高度、土壤水分、土壤全氮、有效磷、水解性氮、有机质显著负相关;叶片中可溶性糖含量仅与坡度显著正相关;枝中可溶性糖含量则与海拔高度、土壤全氮、有效磷、水解性氮、有机质显著负相关(表 4)。

2.3 主要物种 NSC 随环境因子的变化特征

表 5 显示,季风常绿阔叶林的主要物种茶梨树干中淀粉含量与坡度显著负相关,而与有效磷显著正相关,叶片中淀粉含量则与土壤水分含量、土壤全磷显著正相关;茶梨各器官中可溶性糖含量与所有环境因子均无显著相关性。红椎根中淀粉含量与 pH 值、叶片中淀粉含量与土壤全磷含量分别呈显著

表3 云南普洱季风常绿阔叶林主要植物 NSC 含量及其变异系数(CV)

Table 3 Contents and coefficient of variation (CV) of NSC in monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu'er, Yunnan Province (mean \pm SD)/%

器官 Organ	淀粉 Starch		可溶性糖 Soluble sugar		NSC	
	均值 Mean	CV	均值 Mean	CV	均值 Mean	CV
干 Stem	12.41 \pm 1.57	12.64	2.03 \pm 0.31	15.32	14.45 \pm 1.64	11.35
根 Root	23.26 \pm 4.27	18.38	2.84 \pm 0.34	12.04	26.10 \pm 4.25	16.30
叶 Foliage	8.38 \pm 1.60	19.09	5.55 \pm 0.55	9.98	13.92 \pm 1.73	12.43
枝 Twig	11.59 \pm 1.16	10.02	2.81 \pm 0.33	11.93	14.40 \pm 1.28	8.89
合计 Total	13.91 \pm 1.65	15.03	3.31 \pm 0.33	12.32	17.21 \pm 1.79	12.24

正相关;树干中可溶性糖含量与凋落物厚度显著正相关,根中可溶性糖含量与pH值、枝中可溶性糖含量与全钾分别呈显著负相关。短刺椎树干、根、叶片、枝中淀粉含量与所有环境因子均无显著相关性;树干中可溶性糖含量与水解性氮含量显著负相关,叶片中可溶性糖含量与有效磷含量显著负相关,而与坡度、全钾含量显著正相关,枝中可溶性糖含量与坡度、凋落物厚度显著正相关(表5)。以上结果说明环境因子对NSC及其组分的影响存在物种和器官差异,即树木不同器官中NSC及其组分浓度是由物种自身、器官及环境因子综合作用的结果。

2.4 NSC 变化的环境解释

单因素回归分析显示,海拔高度、有机质、水解性氮、全氮等环境因子明显影响季风常绿阔叶林的可溶性糖含量,而其淀粉含量则主要受pH值影响;各项回归方程均在单因素上能够较好地解释NSC成分的变化,且其解释率均超过60%(表6)。

3 讨 论

本研究结果显示,季风常绿阔叶林中NSC平均浓度为17.21%,明显高于中国及美洲温带树种(0.8%~13.9%)^[7, 28-29]及中国东北3种典型森林生态系统的平均值(11.41%~15.37%)^[3],但处于热带林树种(1.0%~20.4%)^[10, 16]变化范围内。在树种各器官中,NSC主要分布于根中,叶片中最低,这与于丽敏等^[7]的研究结果略有不同。根系作为植物的固定和土壤中水分及养分吸收器官,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”^[30]。同时,较高的NSC浓度也是耐阴物种长期忍受隐蔽环境^[31]、提高其存活率^[32]及在适宜环境下迅速生长^[31]的生活史策略之一。同时,本研究季风常绿阔叶林中淀粉浓度为13.91%,同样高于

温带树种及中国东北3种典型森林生态系统的平均值^[3],而处于热带林树种变化范围内^[16]。与NSC相似,季风常绿阔叶林中淀粉浓度同样在根中最高,叶片中最低。淀粉与NSC在各器官中分布规律的一致性与淀粉是NSC中最主要的成分^[7]密切相关。另外,由于叶片光合作用产生的可溶性糖在植物各器官间的运输,导致叶片中仅有少量多余可溶性糖转化为淀粉,降低了其淀粉浓度。与淀粉和NSC的分布表现不同,季风常绿阔叶林中可溶性糖主要分布于叶片中,而树干中最低,这与叶片是可溶性糖主要生产器官,树干主要发挥支撑功能密切相关;同样,季风常绿阔叶林可溶性糖平均浓度(3.31%)也均处于热带、温带树种及森林生态系统变化范围内。NSC及其组分在热带、亚热带(本研究区域)、温带等不同气候带间的差异反映了物种对环境的适应和生长策略的差异。

可溶性糖是参与植物生命代谢的重要物质,其含量高低与环境密切相关,也是植物对逆境胁迫的一种适应性反应。本研究结果显示,植物不同器官中可溶性糖含量与海拔、土壤养分(土壤全氮、水解性氮、有效磷、有机质)呈负相关关系。有关NSC与海拔关系的研究显示,NSC含量随海拔升高而增加^[14, 33-34],本研究结果与之不同。以往有关NSC与海拔关系的研究均以林线附近区域为研究对象,海拔高度较高,跨度大,并且林线区域均存在温度限制(林线区域温度较低)。而本研究区域不属于林线区域,海拔高度在1200~1600 m之间,温度不属于植物生长限制因子,“碳平衡失调”假说与“生长限制”假说均不适用于本研究区域。因而,本研究的器官可溶性糖含量与海拔的负相关更可能是与植物自身特性及微生境有关。在高海拔区域,植物为了适应更大的风力,增加了植物组织的密度,而在以干物质为计算单位的可溶性糖含量计算中,植物组织密

表4 云南普洱季风常绿阔叶林主要物种NSC含量与环境因子的相关性

Table 4 The correlation between NSC contents and environment factors for the dominant species in monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu'er, Yunnan Province

NSC组分 NSC component	器官 Organ	海拔 Elevation	坡度 Slope	郁闭度 Canopy density	凋落物厚度 Thickness of litter	土壤水分 Soil water content	全氮 Total N	速效K Available K	有效P Available P	水解性N Available N	全鉀 Total K	全磷 Total P	pH	有机质 Organic matter
干 Stem		-0.22	0.73	-0.27	-0.21	-0.09	-0.42	0.58	-0.55	-0.28	0.79	0.19	0.77	-0.60
根 Root		0.16	0.34	-0.75	-0.82*	0.04	0.07	0.62	-0.19	0.08	0.54	0.09	0.87*	-0.13
淀粉 Starch	叶 Foliage	0.15	-0.17	-0.25	-0.33	0.16	-0.17	-0.54	0.05	0.13	-0.51	0.30	0.40	-0.24
	枝 Twig	-0.31	0.78	-0.21	-0.22	-0.27	-0.29	0.84*	-0.58	-0.36	0.97*	-0.13	0.56	-0.44
合计 Total		0.04	0.49	-0.65	-0.70	0.00	-0.14	0.56	-0.34	-0.04	0.59	0.15	0.94**	-0.35
干 Stem		-0.88*	0.62	0.61	0.44	-0.80	-0.93**	-0.22	-0.75	-0.90*	0.15	-0.64	-0.37	-0.82*
根 Root		-0.95**	0.80	0.48	0.21	-0.92**	-0.96**	0.04	-0.90*	-0.99**	0.37	-0.74	-0.16	-0.90*
可溶性糖 Soluble sugar	叶 Foliage	-0.43	0.86*	-0.14	-0.19	-0.31	-0.58	0.57	-0.74	-0.48	0.80	-0.02	0.71	-0.75
	枝 Twig	-0.87*	0.78	0.53	0.29	-0.71	-0.93**	-0.01	-0.89*	-0.87*	0.30	-0.42	0.06	-0.95**
合计 Total		-0.86*	0.91*	0.35	0.16	-0.74	-0.95**	0.20	-0.95**	-0.90*	0.54	-0.46	0.19	-0.99**
干 Stem		-0.38	0.82*	-0.14	-0.12	-0.23	-0.58	0.51	-0.67	-0.44	0.79	0.06	0.66	-0.73
根 Root		0.09	0.40	-0.72	-0.81	-0.04	-0.01	0.62	-0.26	0.01	0.58	0.03	0.86*	-0.20
NSC	叶 Foliage	0.00	0.12	-0.28	-0.37	0.05	-0.34	-0.31	-0.19	-0.04	-0.21	0.28	0.60	-0.46
	枝 Twig	-0.51	0.91*	-0.06	-0.13	-0.43	-0.51	0.76	-0.76	-0.56	0.96**	-0.23	0.52	-0.65
合计 Total		-0.12	0.62	-0.54	-0.62	-0.14	-0.31	0.55	-0.49	-0.20	0.64	0.06	0.91*	-0.51

表5 云南普洱季风常绿阔叶林主要物种NSC含量与环境因子的相关性

Table 5 The correlation between environment factors and contents of NSC for three main species in monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu'er, Yunnan Province

物种 Species	NSC组分 NSC component	器官 Organ	海拔 Elevation	坡度 Slope	郁闭度 Canopy density	凋落物厚度 Thickness of litter	土壤水分 Soil water content	全氮 Total N	速效K Available K	有效P Available P	水解性N Available N	全钾 Total K	全磷 Total P	pH	有机质 Organic matter
干 Stem		干 Stem	0.66	-0.83*	-0.42	-0.20	0.45	0.47	-0.64	0.81*	0.60	-0.70	0.17	-0.38	0.64
根 Root		根 Root	-0.29	0.18	-0.26	-0.43	-0.47	-0.64	-0.50	-0.31	-0.42	-0.24	-0.41	0.08	-0.56
淀粉 Starch	叶 Foliage	0.78	-0.67	-0.40	-0.13	0.85*	0.49	-0.48	0.69	0.78	-0.59	0.86*	0.29	0.43	
	枝 Twig	-0.06	-0.30	0.56	0.47	0.11	0.06	-0.46	0.11	0.07	-0.58	0.18	-0.29	0.07	
合计 Total		0.30	-0.49	-0.30	-0.28	0.19	-0.09	-0.89*	0.35	0.23	-0.73	0.40	-0.24	0.01	-0.75
干 Stem		干 Stem	0.20	-0.39	-0.49	-0.58	-0.15	0.03	-0.50	0.30	0.08	-0.49	-0.39	-0.22	0.18
根 Root		根 Root	-0.09	0.25	0.09	0.15	0.18	-0.38	-0.18	-0.26	-0.07	0.00	0.50	0.49	-0.50
茶梨 Amomum fragrans	可溶性糖 Soluble sugar	叶 Foliage	-0.23	0.49	0.34	0.57	0.04	-0.17	0.53	-0.30	-0.19	0.71	0.21	0.06	-0.22
	枝 Twig	-0.81	0.73	0.74	0.56	-0.54	-0.69	0.21	-0.80	-0.73	0.40	-0.24	0.01	-0.75	
合计 Total		-0.50	0.69	0.46	0.58	-0.20	-0.56	0.32	-0.59	-0.48	0.63	0.09	0.12	-0.62	
干 Stem		干 Stem	0.59	-0.77	-0.46	-0.30	0.33	0.40	-0.64	0.73	0.51	-0.69	0.05	-0.36	0.57
根 Root		根 Root	-0.29	0.20	-0.25	-0.40	-0.44	-0.66	-0.51	-0.33	-0.42	-0.23	-0.36	0.12	-0.59
NSC	叶 Foliage	0.67	-0.44	-0.23	0.15	0.88*	0.41	-0.22	0.55	0.70	-0.24	0.98*	0.32	0.33	
	枝 Twig	-0.25	-0.09	0.67	0.54	-0.03	-0.12	-0.35	-0.10	-0.12	-0.41	0.10	-0.25	-0.13	
合计 Total		0.21	-0.38	-0.22	-0.17	0.16	-0.22	-0.88*	0.25	0.14	-0.72	0.19	-0.02	-0.13	

续表5 Continued Table 5

物种 Species	NSC 组分 NSC component	器官 Organ	海拔 Elevation	坡度 Slope	郁闭度 Canopy density	凋落物厚度 Thickness of litter	土壤水分 Soil water content	全氮 Total N	速效 K Available K	有效 P Available P	水解性 N Available N	全磷 Total P	pH	有机质 Organic matter
淀粉 Starch	干 Stem	0.58	-0.25	-0.58	-0.65	0.69	0.45	-0.04	0.28	0.64	-0.21	0.72	0.76	0.14
	根 Root	0.36	0.15	-0.61	-0.76	0.37	0.43	0.50	-0.05	0.39	0.28	0.44	0.90*	0.03
	叶 Foliage	0.55	-0.29	-0.36	-0.05	0.84	-0.05	-0.49	0.39	0.54	-0.30	0.93*	0.37	-0.10
	枝 Twig	-0.06	0.53	-0.25	-0.04	-0.02	-0.24	0.56	-0.28	-0.17	0.76	0.05	0.27	-0.28
合计 Total	干 Stem	0.51	0.16	-0.75	-0.70	0.64	0.29	0.40	0.04	0.50	0.34	0.74	0.98*	-0.08
	根 Root	-0.66	0.25	0.84	0.98**	-0.50	-0.81	-0.30	-0.37	-0.68	-0.02	-0.32	-0.70	-0.50
	叶 Foliage	0.32	-0.31	-0.38	-0.28	0.00	0.45	0.03	0.45	0.24	0.02	-0.36	-0.33	0.63
	枝 Twig	0.44	-0.82	-0.07	-0.17	0.37	0.49	-0.75	0.65	0.53	-0.93*	0.16	-0.23	0.55
合计 Total	干 Stem	0.00	-0.60	0.31	0.29	-0.26	0.20	-0.60	0.46	0.00	-0.63	-0.58	-0.92*	0.57
	根 Root	0.36	0.11	-0.61	-0.78	0.35	0.47	0.49	-0.02	0.40	0.25	0.39	0.87	0.08
	叶 Foliage	0.64	-0.36	-0.45	-0.12	0.87	0.04	-0.50	0.50	0.61	-0.30	0.89*	0.31	0.03
	枝 Twig	-0.02	0.50	-0.28	-0.06	0.01	-0.22	0.54	-0.25	-0.14	0.74	0.07	0.27	-0.25
合计 Total	干 Stem	0.55	0.11	-0.78	-0.73	0.67	0.34	0.38	0.10	0.54	0.31	0.74	0.97*	-0.02
	根 Root	0.16	0.21	-0.79	-0.76	0.01	-0.26	-0.01	-0.12	0.01	0.16	0.09	0.68	-0.34
	叶 Foliage	-0.18	-0.12	-0.09	-0.31	-0.33	-0.43	-0.73	-0.10	-0.25	-0.61	-0.32	-0.09	-0.34
	枝 Twig	0.23	0.27	-0.54	-0.42	0.17	0.28	0.81	-0.02	0.18	0.74	0.14	0.53	0.15
合计 Total	干 Stem	0.02	0.35	-0.71	-0.72	-0.12	-0.37	0.08	-0.26	-0.13	0.28	-0.01	0.68	-0.45
	根 Root	0.16	0.21	-0.79	-0.76	0.01	-0.26	-0.01	-0.12	0.01	0.16	0.09	0.68	-0.34
	叶 Foliage	-0.18	-0.12	-0.09	-0.31	-0.33	-0.43	-0.73	-0.10	-0.25	-0.61	-0.32	-0.09	-0.34
	枝 Twig	0.23	0.27	-0.54	-0.42	0.17	0.28	0.81	-0.02	0.18	0.74	0.14	0.53	0.15
合计 Total	干 Stem	0.02	0.35	-0.71	-0.72	-0.12	-0.37	0.08	-0.26	-0.13	0.28	-0.01	0.68	-0.45
	根 Root	0.04	-0.15	-0.35	-0.48	-0.32	0.14	0.04	0.13	-0.05	-0.04	-0.61	-0.29	0.26
	叶 Foliage	-0.67	0.95**	0.22	0.14	-0.52	-0.61	0.70	-0.84*	-0.68	0.93*	-0.29	0.34	-0.72
	枝 Twig	-0.67	0.46	0.94**	0.84*	-0.41	-0.34	0.26	-0.51	-0.54	0.33	-0.27	-0.42	-0.32
合计 Total	干 Stem	-0.65	0.63	0.21	0.04	-0.76	-0.47	0.45	-0.60	-0.70	0.61	-0.80	-0.25	-0.40
	根 Root	0.16	0.19	-0.80	-0.79	-0.02	-0.24	-0.01	-0.11	0.00	0.16	0.04	0.64	-0.31
	叶 Foliage	-0.32	0.07	-0.06	-0.30	-0.46	-0.58	-0.63	-0.27	-0.40	-0.46	-0.40	-0.03	-0.51
	枝 Twig	0.17	0.32	-0.46	-0.35	0.14	0.25	0.85*	-0.07	0.13	0.79	0.12	0.50	0.12
合计 Total	干 Stem	-0.04	0.40	-0.68	-0.71	-0.19	-0.41	0.12	-0.32	-0.20	0.34	-0.09	0.64	-0.48

表 6 云南普洱季风常绿阔叶林主要物种 NSC 与环境因子的回归分析

Table 6 Regression analysis between NSC and environment factors in monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu'er, Yunnan Province

环境因子 Environment factor(<i>x</i>)	物种 NSC 含量 NSC content in species (<i>y</i>)	回归方程 Regression equation	<i>R</i> ²	<i>P</i>
海拔 Elevation	干中可溶性糖 Soluble sugar in stems	$y=1.26\ln(1/x)$	0.772	0.021
	根中可溶性糖 Soluble sugar in roots	$y=1.25\ln(1/x)$	0.897	0.004
	枝中可溶性糖 Soluble sugar in twigs	$y=1.23\ln(1/x)$	0.749	0.026
	可溶性糖合计 Total soluble sugar	$y=1.24\ln(1/x)$	0.736	0.029
有机质 Organic matter	干中可溶性糖 Soluble sugar in stems	$y=0.003+2.51\ln(1/x)$	0.676	0.045
	根中可溶性糖 Soluble sugar in roots	$y=0.001+2.51\ln(1/x)$	0.815	0.014
	枝中可溶性糖 Soluble sugar in twigs	$y=0.001+2.67\ln(1/x)$	0.891	0.005
	可溶性糖合计 Total soluble sugar	$y=0.001+2.88\ln(1/x)$	0.995	0.000
水解性氮 Available N	干中可溶性糖 Soluble sugar in stems	$y=0.001+2.65\ln(1/x)$	0.810	0.015
	根中可溶性糖 Soluble sugar in roots	$y=2.61\ln(1/x)$	0.951	0.001
	枝中可溶性糖 Soluble sugar in twigs	$y=2.36\ln(1/x)$	0.727	0.031
	可溶性糖合计 Total soluble sugar	$y=2.49\ln(1/x)$	0.793	0.017
全氮 Total N	干中可溶性糖 Soluble sugar in stems	$y=1.007+2.22\ln(1/x)$	0.910	0.003
	根中可溶性糖 Soluble sugar in roots	$y=0.641+2.08\ln(1/x)$	0.919	0.003
	枝中可溶性糖 Soluble sugar in twigs	$y=0.668+2.06\ln(1/x)$	0.867	0.007
	可溶性糖合计 Total soluble sugar	$y=0.422+2.13\ln(1/x)$	0.903	0.004
坡度 Slope	叶中可溶性糖 Soluble sugar in foliages	$y=1.451+0.58\ln(1/x)$	0.744	0.027
	可溶性糖合计 Total soluble sugar	$y=1.999+0.36\ln(1/x)$	0.898	0.004
	干中 NSC NSC in stems	$y=57.08-592.08(1/x)$	0.676	0.045
	枝中 NSC NSC in twigs	$y=3.92x-40.745$	0.821	0.013
速效钾 Available K	枝中淀粉 Starch in twigs	$y=0.109+0.99\ln(1/x)$	0.725	0.031
凋落物厚度 Thickness of litter	根中淀粉 Starch in roots	$y=61.36x-8.25x^2-87.40$	0.993	0.001
土壤水分 Soil water content	根中可溶性糖 Soluble	$y=0.133+1.04\ln(1/x)$	0.853	0.009
有效磷 Available P	根中可溶性糖 Soluble	$y=3.645-0.08x$	0.810	0.015
	枝中可溶性糖 Soluble sugar in twigs	$y=2.27+0.21x-0.01x^2$	0.948	0.012
	可溶性糖合计 Total soluble sugar	$y=3.43+0.07x-0.007x^2$	0.947	0.012
全钾 Total K	枝中淀粉 Starch in twigs	$y=9.86+2.72x+0.03x^2$	0.936	0.016
	枝中 NSC NSC in twigs	$y=12.50+3.00x$	0.912	0.003
pH	根中淀粉 Starch in roots	$y=557.27x-57.15x^2-1332.08$	0.886	0.038
	淀粉合计 Total starch	$y=57.75-205.49(1/x)$	0.896	0.004
	根中 NSC NSC in roots	$y=129.81-486.06(1/x)$	0.758	0.024
	NSC 合计 Total NSC	$y=62.65-212.94(1/x)$	0.821	0.013

度的增加引起了稀释效应^[14, 35], 降低了可溶性糖含量。与此同时, 各样地的微生境条件, 特别是土壤水分含量影响了可溶性糖含量与海拔的关系。在本研究的6个样地中, 高海拔样地土壤水分含量较高, 而低海拔样地土壤水分含量较低。一方面, 高水分含量区域促进了植物的生长, 将可溶性糖转化成植物的新生组织; 另一方面, 低水分含量区域限制了植物碳的投资, 影响了植物合成结构性物质的次生代谢过程, 导致了植物可溶性糖的积累^[21, 36]。因此, 植物组织密度及土壤水分含量在不同海拔区域的变化

形成了植物不同器官中可溶性糖与海拔高度的负相关。

土壤能够为植物生长提供必需的营养元素(如氮、磷、钾等), 这些营养元素在植物体内发挥重要作用。氮是叶绿体、蛋白质的主要构成要素, 与植物的光合作用、干物质生产密切相关; 磷是植物遗传和能量物质的重要组成部分, 参与糖代谢和脂代谢等重要过程; 钾能够提高光合作用强度, 促进植物体内淀粉和糖的形成, 增强植物抗逆性和抗病能力。本研究发现土壤养分与植物可溶性糖含量存在显著的负

相关,这与克热木·伊力和新居直祐^[37]的研究结果相同,也与剡斌等^[38]及王雪等^[39]对氮肥的研究结果相一致。Cuzzuol 等^[40]指出,氮肥供应充足的 *Vernonia herbacea* 体内可溶性糖含量会较氮素供应受限的个体有很大的下降。较高的土壤养分促进了植物的生长,在叶面积、株高、胸径、枝条增大(多)的条件下,更多的碳水化合物用于植物新生组织的构建,降低了可溶性糖含量。同时,植物在吸收土壤养分的同时,需要光合作用提供碳骨架将无机态养分转化为有机态养分^[41],特别是在无机态氮吸收过程中,因此,高土壤养分条件下可溶性糖含量降低。

本研究结果显示,季风常绿阔叶林树干与叶片中的淀粉含量与所有环境因子均无显著相关性,但根中淀粉含量与凋落物厚度显著负相关,而与土壤 pH 显著正相关,枝中淀粉含量与土壤速效钾、全钾含量显著正相关。凋落物厚度直接影响土壤水分含量、养分含量及微生物活性,较高的土壤水分含量、养分含量及微生物活性在促进植物生长消耗可溶性糖的同时,促进了淀粉向可溶性糖的转化,从而降低了淀粉含量。而酸性条件下可以促进淀粉内部糖苷键的水解,导致了淀粉含量与 pH 正相关。枝中淀粉含量与土壤速效钾、全钾含量正相关则与钾能够提高光合作用强度、促进植物体内淀粉的形成有关。总之,淀粉作为季风常绿阔叶林 NSC 中最主要成

分,其含量变化与其所在生境密切相关。

4 结 论

作为植物生命活动的重要反应物和树木生长代谢过程中重要的能量供应物质,普洱季风常绿阔叶林中 NSC 平均浓度为 17.21%,其中淀粉浓度为 13.91%,可溶性糖浓度为 3.31%。在各器官分配中,根中 NSC 和淀粉浓度最高,叶片中可溶性糖浓度最高;NSC、淀粉及可溶性糖浓度变异系数最高值分别出现在根、叶片及树干中。普洱季风常绿阔叶林中 NSC 及其组分含量反映了物种对当地环境的适应及不同的生长策略。同时,NSC 各组分与环境的相关性分析显示,植物不同器官中可溶性糖含量与海拔高度、土壤养分(土壤全氮、水解性氮、有效磷、有机质)等环境因子显著负相关,但树干与叶片中的淀粉含量与所有环境因子均无显著相关性,根中淀粉含量与凋落物厚度显著负相关,而与土壤 pH 显著正相关,枝中淀粉含量与土壤速效钾、全钾含量显著正相关。NSC 各组分含量与环境的相关性与微生境条件引起的植物适应性反应密切相关。单因素回归分析显示,海拔高度、有机质、水解性氮、全氮影响着季风常绿阔叶林可溶性糖含量,而其淀粉含量则主要受 pH 值影响;各项回归方程均在单因素上能够较好地解释 NSC 成分的变化,其解释率均超过 60%。

参考文献:

- QUENTIN A G, PINKARD E A, RYAN M G, et al. Non-structural carbohydrates in woody plants compared among laboratories[J]. *Tree Physiology*, 2015, **35**(11): 1-20.
- 李东胜,史作民,刘世荣,等. 南北样带温带区栎属树种种子化学组成与气候因子的关系[J]. 生态学报, 2012, **32**(24): 7 857-7 865.
- LI D S, SHI Z M, LIU S R, et al. Relationships between chemical compositions of *Quercus* species seeds and climatic factors in temperate zone of NSTEC[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(24): 7 857-7 865.
- 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.
- CHANTUMA P, LACOINTE A, KASEMSAP P, et al. Carbohydrate storage in wood and bark of rubber trees submitted to different level of C demand induced by latex tapping[J]. *Tree Physiology*, 2009, **29**(8): 1 021-1 031.
- 吕茹冰,杜莹,鲍永新,等. 氮沉降对毛竹非结构性碳组成与分配的影响[J]. 生态学杂志, 2017, **36**(3): 584-591.
- LÜ R B, DU Y, BAO Y X, et al. Effects of simulated nitrogen deposition on the composition and allocation of non-structural carbohydrates of *Phyllostachys edulis*[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, **36**(3): 584-591.
- KOCH K. Carbohydrate-modulated gene expression in plants [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1996, **47**(1): 509-540.
- 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): 1 245-1 255.
- 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): 1 245-1 255.
- 白永飞,许志信,段淳清,等. 典型草原主要牧草植株贮藏碳水化合物分布部位的研究[J]. 中国草地, 1996, **1**: 7-9.
- BAI Y F, XU Z X, DUAN C Q, et al. A study on the distribution of carbohydrate reserves in the plants of typical steppe

- [J]. *Grassland of China*, 1996, 1: 7-9.
- [9] 王逸然, 郑成洋, 曾发旭. 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[J]. 北京大学学报(自然科学版), 2016, 52(5): 967-976.
- WANG Y R, ZHENG C Y, ZENG F X. Seasonal dynamic changes of non-structural carbohydrate in tissues of *Picea mongolica* in Baiyinaobao[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2016, 52(5): 967-976.
- [10] MYERS J A, KITAJIMA K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest[J]. *Journal of Ecology*, 2007, 95(2): 383-395.
- [11] 孙清鹏, 许煌灿, 张方秋, 等. 低温胁迫对大叶相思和马占相思某些生理特性的影响[J]. 林业科学研究, 2002, 15(1): 34-40.
- SUN Q P, XU H C, ZHANG F Q, et al. Effects of low temperature stress on some physiological changes of *Acacia auriculaeformis* and *A. mangium* [J]. *Forest Research*, 2002, 15(1): 34-40.
- [12] SHI P, KÖRNER C, HOCH G. A test of the growth-limitation theory for alpine tree line formation in evergreen and deciduous taxa of the eastern Himalayas[J]. *Functional Ecology*, 2008, 22(2): 213-220.
- [13] 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): 1 287-1 296.
- [14] 周永斌, 吴栋栋, 于大炮, 等. 长白山不同海拔岳桦非结构碳水化合物含量的变化[J]. 植物生态学报, 2009, 33(1): 118-124.
- ZHOU Y B, WU D D, YU D P, et al. Variations of non-structural carbohydrate content in *Betula ermanii* at different elevations of Changbai Mountain, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(1): 118-124.
- [15] HOCH G, KÖRNER C. Growth, demography and carbon relations of *Polylepis* trees at the world's highest treeline[J]. *Functional Ecology*, 2005, 19(6): 941-951.
- [16] 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.
- [17] TISSUE D, WRIGHT S. Effect of seasonal water availability on phenology and the annual shoot carbohydrate cycle of tropical forest shrubs [J]. *Functional Ecology*, 1995, 9 (3): 518-527.
- [18] LATT C, Nair AIR P, KANG B. 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): 145-158.
- [19] 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): 1 846-1 854.
- 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): 1 846-1 854.
- [20] 杜尧, 韩轶, 王传宽. 干旱对兴安落叶松枝叶非结构性碳水化合物的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(21): 6 090-6 100.
- DU Y, HAN Y, WANG C K. The influence of drought on non-structural carbohydrates in the needles and twigs of *Larix gmelinii* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34 (21): 6 090-61 00.
- [21] 郑云普, 王贺新, 娄鑫, et al. 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[J]. 应用生态学报, 2014, 25(4): 1 188-1 196.
- 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): 1 188-1 196.
- [22] KÖRNER C, ASSHOFF R, BIGNUCOLO O, et al. Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂[J]. *Science*, 2005, 309(5 739): 1 360-1 362.
- [23] ROMAN A, GERHARD Z, CHRISTIAN K R. Growth and phenology of mature temperate forest trees in elevated CO₂ [J]. *Global Change Biology*, 2006, 12(5): 848-861.
- [24] LAITINEN K, LUOMALA E M, KELLOMÄKI S, et al. Carbon assimilation and nitrogen in needles of fertilized and unfertilized field-grown Scots pine at natural and elevated concentrations of CO₂[J]. *Tree Physiology*, 2000, 20(13): 881-892.
- [25] 潘俊峰, 王博, 崔克辉, 等. 氮肥对水稻节间和叶鞘非结构性碳水化合物积累转运特征的影响[J]. 中国水稻科学, 2016, 30(3): 273-282.
- PAN J F, WANG B, CUI K H, et al. Effects of nitrogen application on accumulation and translocation of non-structural carbohydrates in internodes and sheaths of rice[J]. *Chinese Journal of Rich Science*, 2016, 30(3): 273-282.
- [26] 毛子军, 贾桂梅, 刘林馨, 等. 温度增高、CO₂浓度升高、施氮对蒙古栎幼苗非结构碳水化合物积累及其分配的综合影响[J]. 植物生态学报, 2010, 34(10): 1 174-1 184.
- MAO Z J, JIA G M, LIU L X, et al. Combined effects of elevated temperature, elevated CO₂ and nitrogen supply on non-structural carbohydrate accumulation and allocation in *Quercus mongolica* seedlings[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(10): 1 174-1 184.
- [27] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等. 南亚热带季风常绿阔叶林不同演替阶段物种-面积关系[J]. 应用生态学报, 2011, 22(2): 317-322.
- LIU W D, SU J R, LI S F, et al. Species-area relationship at different succession stages of monsoon evergreen broad-leaved forest in south subtropical area of Yunnan Province[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(2): 317-322.
- [28] 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): 3 050-3 056.

- 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): 3 050-3 056.
- [29] 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.
- [30] EISSENSTAT D, YANAI R. The ecology of root lifespan [J]. *Advances in Ecological Research*, 1997, **27**(1): 1-60.
- [31] WALTERS M B, KRUGER E L, REICH P B. Growth, biomass distribution and CO₂ exchange of northern hard-wood seedlings in high and low light: relationships with successional status and shade tolerance [J]. *Oecologia*, 1993, **94**(1): 7-16.
- [32] CANHAM C D, KOBE R K, LATTY E F, *et al.* Interspecific and intraspecific variation in tree seedling survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves [J]. *Oecologia*, 1999, **121**(1): 1-11.
- [33] 王彪, 江源, 王明昌, 等. 芦芽山不同海拔白杆非结构性碳水化合物含量动态 [J]. 植物生态学报, 2015, **36**(7): 746-752.
- WANG B, JIANG Y, WANG M C, *et al.* Variations of non-structural carbohydrate concentration of *Picea meyeri* at different elevations of Luya Mountain, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, **36**(7): 746-752.
- [34] YU D, WANG Q, LIU J, *et al.* Formation mechanisms of the alpine Erman's birch (*Betula ermanii*) treeline on Changbai Mountain in Northeast China [J]. *Trees*, 2014, **28**(3): 935-947.
- [35] PIPER F I, CAVIERES L A, REYES-DÍAZ M, *et al.* Carbon sink limitation and frost tolerance control performance of the tree *Kageneckia angustifolia* D. Don (Rosaceae) at the treeline in central Chile [J]. *Plant Ecology*, 2006, **185**(1): 29-39.
- [36] BACELAR E A, SANTOS D L, MOUTINHOPEREIRA J M, *et al.* Immediate responses and adaptative strategies of three olive cultivars under contrasting water availability regimes: Changes on structure and chemical composition of foliage and oxidative damage [J]. *Plant Science*, 2006, **170**(3): 596-605.
- [37] 克热木·伊力, 新居直祐. 不同氮素施用量对葡萄叶、枝、根碳水化合物含量的影响 [J]. 新疆农业大学学报, 2001, **24**(1): 64-68.
- KARIM · ALI, NII N. Effect of different amount of nitrogen fertilizer on carbohydrate content in leaves, shoots and roots of grape [J]. *Journal of Xinjiang Agricultural University*, 2001, **24**(1): 64-68.
- [38] 刁斌, 牛俊义, 崔政军, 等. 氮磷用量对胡麻非结构性碳水化合物积累转运及产量的影响 [J]. 中国土壤与肥料, 2015, (2): 63-69.
- YAN B, NIU J Y, CUI Z J, *et al.* Effect of nitrogen and phosphorus fertilization on accumulation, translocation of non-structure carbohydrate and yield of oil flax [J]. *Soil and Fertilizer Sciences*, 2015, (2): 63-69.
- [39] 王雪, 雍文涛, 庾强, 等. 半干旱典型草原养分添加对优势物种叶片氮磷及非结构性碳水化合物含量的影响 [J]. 生态学杂志, 2014, **33**(7): 1 795-1 802.
- WANG X, LUO W T, YU Q, *et al.* Effects of nutrient addition on nitrogen, phosphorus and non-structural carbohydrates concentrations in leaves of dominant plant species in a semiarid steppe [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, **33**(7): 1 795-1 802.
- [40] CUZZUOL G R F, de CARVALHO M A M, ZAIDAN L B P. Growth, photosynthate partitioning and fructan accumulation in plants of *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby under two nitrogen levels [J]. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 2005, **17**(17): 401-410.
- [41] GEBBING T, SCHNYDER H. Pre-anthesis reserve utilization for protein and carbohydrate synthesis in grains of wheat [J]. *Plant Physiology*, 1999, **121**(3): 871-878.

(编辑:裴阿卫)