

常绿阔叶林林下6种木本植物叶片非结构性碳水化合物的动态特征*

杨芳^{1,2} 王振孟² 朱大海³ 阳小成¹ 向双^{2**}

¹成都理工大学环境学院 成都 610059

²中国科学院成都生物研究所, 中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室 成都 610041

³龙溪-虹口国家级自然保护区管理局 成都 611830

摘要 植物叶片非结构性碳水化合物 (NSC) 不仅为植物代谢提供重要能量, 还能一定程度上反映植物对外界环境的适应策略。以亚热带常绿阔叶林林下6种植物: 茶 (*Camellia sinensis*)、细枝桉 (*Eurya loquaiana*)、润楠 (*Machilus pingii*)、短刺米槠 (*Castanopsis carlesii*)、大叶山矾 (*Symplocos grandis*) 和薄叶山矾 (*Symplocos anomala*) 为对象, 研究各物种抽枝展叶进程中叶片大小、比叶重 (LMA)、光合色素以非结构性碳水化合物及其组分含量的动态变化, 分析NSC组分之间及与光合色素与LMA间的相互关系, 探讨展叶过程中引起叶片NSC差异的原因。结果表明: (1) 各物种单叶面积随叶片展开而增加直至8月下旬达到最大, 为9.20 (茶)–40.81 cm² (大叶山矾); 而LMA在展叶初期下降后随叶片展开逐步升高, 直到次年1月下旬还在持续缓慢增加, 因各物种不同, 最大值为82.90–152.10 g/m²; 光合色素则在展叶进程中逐渐增加, 6月下旬达到较高值后在整个夏秋季维持较高的含量, 次年1月有所下降。 (2) 在整个当年生叶片生长进程中, 6种植物叶片可溶性糖含量总体上由展叶初期逐渐增加, 而淀粉含量随着叶片的生长成熟逐渐降低; 各物种NSC含量为87.00 (薄叶山矾)–163.35 mg/g (细枝桉), 除大叶山矾和薄叶山矾外, NSC含量随着叶片生长进程逐渐增加; (3) 各物种可溶性糖含量随着淀粉含量的增加而降低, 叶绿素含量随着LMA的增加而显著增加, 可溶性糖与LMA具有显著的正相关关系, 而淀粉与LMA呈显著负相关 ($R^2 = 0.51-0.86$, $P < 0.004$), 表明展叶后期部分淀粉转化为可溶性糖, 这与展叶后期林内光资源的可利用性以及植物的生理活动相关。综上所述, 随着展叶进程, 非结构性碳水化合物及其组分具有不同的变化规律, 一方面与叶片增大增厚进程中的生理活动有关, 另一方面也反映了叶片功能属性间的权衡关系, 研究结果可为阐明亚热带常绿阔叶林林下木本植物展叶期的碳代谢提供理论基础, 亦丰富了森林植物生活史对策理论。(图6 参53)

关键词 非结构性碳水化合物 (NSC); 可溶性糖; 淀粉; 光合色素; 比叶重 (LMA); 亚热带常绿阔叶林
CLC Q945.79

Dynamic characteristics of non-structural carbohydrates in leaves of six woody plants from an evergreen broad-leaved forest*

YANG Fang^{1,2}, WANG Zhenmeng², ZHU Dahai³, YANG Xiaocheng¹ & XIANG Shuang^{2**}

¹ College of Ecology and Environment, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059, China

² CAS Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization & Ecological Restoration and Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

³ Longxi-Hongkou National Nature Reserve Administration, Chengdu 611830, China

Abstract Non-structural carbohydrates (NSC) in plant leaves not only reflect the carbon supply of the plants but also their adaptation strategies to environmental conditions. Six species of subtropical woody plants from an evergreen broad-leaved forest, including *Camellia sinensis*, *Eurya loquaiana*, *Machilus pingii*, *Castanopsis carlesii*, *Symplocos grandis*, and *Symplocos anomala*, were evaluated in this study. Dynamic changes in leaf area, leaf mass per area (LMA), photosynthetic pigment content, and non-structural carbohydrates and their components in leaves at different developmental stages were monitored, and the relationships between these traits were analyzed. The reasons for the differences in NSC among leaves are discussed. (1) During the entire leaf expansion process, individual leaf area increased over time until homeostasis was attained, and maximum values were observed in late August and ranged from 9.20 cm² (*C. sinensis*) to 40.81 cm² (*S. grandis*). Leaf mass per

收稿日期 Received: 2018-11-11 接受日期 Accepted: 2019-02-26

*国家自然科学基金项目 (31370594) 和国家“十三五”重点研发计划项目 (2017YFC0505002) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (31370594) & the National Key Research and Development Program of the Thirteenth Five-year Plan of China (2017YFC0505002)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: xiangshuang@cib.ac.cn)

area decreased during the initial leaf spreading period and then continuously increased until the end of January of the following year. Maximum LMA values varied between different species, and the maximum values ranged between 82.90-152.10 g/m². Chlorophyll content increased during the entire year. High chlorophyll content was maintained throughout summer and autumn after reaching high values in late June and then slightly decreased in January of the following year. (2) Soluble sugar and NSC contents in the leaves of the six plants showed similar trends and gradually increased from the early stage of leaf expansion through the full expansion stage, whereas starch content presented the opposite trend. NSC content ranged from 87.00 mg/g (*S. anomala*) to 163.35 mg/g (*E. loquaiana*) and gradually increased with the leaf growth process, except in *S. grandis* and *S. anomala*. (3) Soluble sugar content decreased as starch content increased and was positively correlated with LMA, and chlorophyll content increased as LMA increased, whereas starch content was negatively correlated with LMA ($R^2 = 0.51-0.86$, $P < 0.004$). This suggests that starch may convert to soluble sugar during the late stage of leaf development, which may be due to light availability and physical activities of the plants in the forest. The aforementioned results demonstrate that NSCs in the leaves of undergrowth plants from an evergreen broad-leaved forest show different dynamic changes and storage characteristics during different leaf development stages. Changes in photosynthetic pigments and LMA were related to NSC accumulation. NSC and the components varied with leaf development stage, which may be related to physical activities during leaf expansion and thickening and may be reflected in trade-off relationships among functional traits. These results provide a theoretical basis for elucidating carbon metabolism during the unfolding stage in subtropical woody species from evergreen broad-leaved forests and expand upon the life history theories of forest plants adapting to the understory environment.

Keywords non-structural carbohydrates (NSC); soluble sugar; starch; photosynthetic pigment; leaf mass per area (LMA); subtropical evergreen broad-leaved forest.

碳水化合物作为植物光合作用的主要产物,不仅是植物新陈代谢过程中重要的供能物质,还对维持植物体正常的生理代谢活动具有重要作用^[1-2].植物体内的碳水化合物通常可分为结构性碳水化合物 (Structural carbohydrates, SC) 和非结构性碳水化合物 (Non-structural carbohydrates, NSC)^[3-4]. SC (如木质素和纤维素) 主要用于植物体的形态构建^[4-5], NSC主要用于植物的生理代谢活动,并在一定程度上可以反映植物整体的碳供应水平及其对环境条件的适应性^[6-7]. NSC主要包括可溶性糖 (如葡萄糖、蔗糖、果糖等) 和淀粉^[8],可溶性糖是光合作用的直接产物,是碳运输和代谢过程中的主要形式,用于满足植物当前生命活动需要,并起到调节渗透压的作用;植物体内可溶性糖的含量在植物生长发育过程中变化很大^[9],且与环境因子变化密切相关,是植物通过生理调节适应环境变化的重要机制^[10].淀粉是植物NSC主要的相对可溶性糖较为长期的贮存形式,主要供应植物将来需求^[11-13].两者在一定条件下可以相互转换^[14].叶片作为植物光合作用的器官,其NSC及其组分是植物光合作用的主要产物,也是植物合成各种物质的基础^[15].通过研究植物叶片NSC及其组分含量的变化,可以了解植物碳水化合物的供应与转化状况^[16].

在森林生态系统中,光照是影响植物建立、生长和存活的最主要环境因子之一^[17-18].对热带湿润森林碳水化合物存储的研究显示,随着植物耐荫性的增加,碳水化合物浓度逐渐增大,反映了碳水化合物的储存与光需求间的负相关^[19].在新热带森林中的研究同样显示了碳水化合物的存储能够提高幼苗的耐荫性及耐逆性^[20-21],但对水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*) 幼苗遮荫处理也会降低了溶性糖、淀粉及NSC浓度^[22],表明光资源的可利用性与植物体非结构性碳的重要关系.同时,作为反映植物叶片结构建成和光合能力的比

叶重 (LMA) 与光资源和其他叶片属性也有着十分复杂的关系,通常LMA随光强的增加而增大,光照条件好,叶绿素含量增加,单位面积的叶片光合速率高,碳同化积累的有机物较多,因此,很多研究表明,LMA与叶片的光合能力呈正相关^[23-25];但随着LMA增加,叶片增厚、密度增加,单位质量的光合效率会降低,体现出植物建成成本的增加.目前,有关不同耐荫性植物的NSC与光照、叶绿素以及LMA的关系研究较少,其内在机理还不十分明确.耐荫植物的叶片较阳性植物叶片薄,LMA小,另一方面为了减少消耗,耐荫植物通过增加NSC的积累^[20],降低呼吸速率 (R_d , dark respiration) 尽可能地保存资源^[26-27].有假说认为耐荫植物比非耐荫植物能保持高浓度的碳水化合物^[20],但证据非常紊乱^[28-29].耐荫植物一般具有光合色素物质含量较高的特征^[30],叶绿素含量高,叶绿素a/b值低,黄色素含量低^[31],减少以黄色素为媒的能量损耗机制的投资.但一些研究也认为叶绿素a/b与光线的强弱没有关系^[32].

前人有关影响叶片NSC含量的研究主要集中于温度和水分^[15],但植物叶片NSC含量与光合色素以及LMA变化的相关性研究较少,有关植物抽枝展叶进程中NSC含量的动态变化与植物相关属性关系的研究还有待进一步深化.因此,我们通过对青城山亚热带常绿阔叶林不同植物当年生叶片的动态研究,分析不同物种抽枝展叶进程中NSC含量及其组分的动态变化以及与光合色素和LMA相关关系,试图回答以下科学问题: (1) 当年生叶片在展叶过程中NSC的动态变化; (2) 不同物种之间碳代谢特征以及对光资源的竞争对策; (3) 叶片功能属性之间的关系以及生活史特征,为更好地阐明亚热带常绿阔叶林林下植物碳代谢和生长适应对策提供理论依据.

1 材料与方法

1.1 研究区域与样地概况

研究地点位于四川省都江堰市青城山风景区,地处四川盆地西缘山地著名的“华西雨屏带”的中北段(N30°54', E103°35'),全境周围120 km,保护区面积1 522 hm²。气候温和湿润,属亚热带温湿型气候,年平均温度15.2℃,最热月气温平均温24.7℃,最冷月平均温4.6℃;平均相对湿度81%;年降水量1 225.1 mm;无霜期271 d,受大气环流和地形的影响,云天多、日照少,最大太阳辐射量在7月,最小在1月(数据由成都市气象局提供)。青城山地质地貌上以“丹岩沟谷,赤壁陡崖”为特征,土壤类型主要为山地黄壤,母岩为侏罗纪紫色砂岩、泥岩和砾岩的坡积物^[33-34]。

1.2 样品采集与处理

样地位于青城山前山“天然图画”景区附近,选取典型的亚热带常绿阔叶林群落,样地坡向为西南向,乔木上层优势种主要包括栲树(*Castanopsis fragesii*)、桢楠(*Phoebe zhennan*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*);乔木亚层优势种主要包括大叶山矾(*Symplocos grandis*)、短刺米槠(*Castanopsis carlesii*)、润楠(*Machilus pingii*)、异叶榕(*Ficus heteromorpha*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、黄牛奶树(*Symplocos laurina*);灌木层优势种主要包括大叶山矾、茶(*Camellia sinensis*)、黄常山(*Dichroa febrifuga*)、鹅掌柴(*Schefflera delavayi*)、柃木属(*Eurya*)、女贞属(*Ligustrum*)和一些乔木幼苗。林内物种丰富,大部分林下木本植物于3月下旬至4月上旬开始抽枝展叶,展叶时期的划分主要以叶片增加进程为依据,前期增加缓慢,中期有一个明显叶片快速增大期,后期以叶片面积呈现平稳增长为据。于2017年3月开始对样地内抽枝展叶的茶(*Camellia sineis*)、细枝柃(*Eurya loquaiana*)、润楠(*Machilus pingii*)、短刺米槠(*Castanopsis carlesii*)、大叶山矾(*Symplocos grandis*)和薄叶山矾(*S. anomala*)随机各选取5株健康植株(3种乔木,3种灌木,植株高度范围为70-120 cm),每株选取冠层外部3个不同方位(西南、西北、东北)的枝条进行标签标记,测量叶片长宽,因物种差异,测量叶片约为15-30片;展叶早期每周测量一次,展叶中期每10-15 d测量一次,展叶后期叶片形态基本建成,则每隔一个月测一次,直到叶片大小不再增加。另选取3株与标记植株长势相同的植株,在每株3个不同方位枝条上,选取与标记样株物候期和形态相似的叶片进行采样,共采集样品13-15次(茶共采样14次,短刺米槠共采样13次),每根枝条摘取10片左右,每株共计30-40片叶片,混匀后放入自封袋低温保存并带回实验室后分成两份,一份鲜叶样用于叶绿素测量;另一份置烘箱105℃下杀青20 min,然后在65℃下烘干至恒重用于LMA和NSC的测定。

1.3 测定方法

NSC为可溶性糖(葡萄糖、果糖、蔗糖等)和淀粉的总和^[35],可溶性糖和淀粉的浓度采用改良的蒽酮比色法测定^[36]。将烘干至恒重的样品粉碎,称取粉碎后50 mg左右的样品于10 mL离心管中,将研磨后的样品加80%乙醇,沸水浴加热40 min,提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,采用高氯酸法提取可溶性糖溶液后离心管中的

剩余固体物提取淀粉溶液,可溶性糖及淀粉含量均以干物质中葡萄糖含量表示。叶绿素浓度的测定参考王学奎方法^[37],LMA测定参考Xiang等方法^[38]。

1.4 数据处理与统计分析

将每个日期采集的6种物种(每个物种3株, $N = 3$)叶片磨碎后测定的可溶性糖、淀粉以及NSC含量计算平均值,即为每个物种不同采样时期的可溶性糖、淀粉和NSC含量。不同时期可溶性糖、淀粉含量占NSC的百分比为不同组分NSC百分比。对每个展叶时期的可溶性糖、淀粉以及NSC含量求算数平均值即为不同展叶期的非结构性碳水化合物及其组分含量。

数据统计分析于SPSS 22.0软件系统下完成。NSC、可溶性糖、淀粉含量用算术平均值表示,采用单因素方差分析和LSD多重比较检验不同物种叶片可溶性糖、淀粉和NSC含量的差异,显著水平设为 $\alpha = 0.05$;采用线性回归考查可溶性糖、淀粉含量、光合色素及LMA之间的相关关系。图表绘制主要由Excel 2007和Origin 9.0完成。

2 结果与分析

2.1 不同物种展叶物候动态

各物种抽枝的时间始于3月底至4月初,短刺米槠相比于其他5个物种现叶时间大约晚7 d(图1)。自展叶初期(3月底-4月中旬),各物种的叶片持续生长,展叶初期生长缓慢,展叶中期(茶4月中旬-6月底,细枝柃4月中旬-5月中旬,短刺米槠4月中旬-5月底,润楠4月中旬-5月底,大叶山矾4月中旬-5月中旬,薄叶山矾4月中旬-5月底)生长迅速。观测开始时,茶叶片最小,仅有0.009 6 cm²,短刺米槠次之,叶片大小为0.084 cm²,润楠又次之,叶片大小为0.095 cm²,大叶山矾叶片仅有0.36 cm²,细枝柃(0.23 cm²)和薄叶山矾(0.21 cm²)叶片大小相差不大,短刺米槠展叶初期叶片最大,为0.75 cm²;展叶完成后,大叶山矾增长速率最快,叶片增长了40.45 cm²,茶叶片次之,增长了30.86 cm²,润楠又次之,增长了20.38 cm²,薄叶山矾(9.91 cm²)和短刺米槠(9.71 cm²)叶片大小增长量相差不大,但薄叶山矾的增长速率大于短刺米槠,细枝柃叶片大小增长量最少为8.97 cm²。茶的整个展叶期持续时间最长,约为87 d,细枝柃和大叶山矾展叶期持续时间最短,约为44 d。

展叶过程伴随着叶片的增厚,展叶初期各物种叶面积增长缓慢,一些物种如大叶山矾、薄叶山矾以及润楠的LMA还呈现小幅下降的趋势;展叶中期各物种随着叶面积的快速增长,LMA呈现先下降再升高的趋势;展叶后期各物种叶片形态基本建成,LMA呈现出持续升高直至逐步稳定的状态,而茶在整个展叶期维持着相对缓慢稳定的持续增加趋势,其成熟叶片也达到一个较高的LMA(图2)。

2.2 不同物种叶片非结构性碳水化合物及其组分的动态变化

各物种叶片可溶性糖含量与NSC含量的变化趋势相似,与淀粉含量的变化趋势相反(图3)。展叶初期(3月底-4月中旬),各物种NSC、可溶性糖以及淀粉含量变化缓慢,除细枝柃和大叶山矾外,其余物种可溶性糖含量小于淀粉含量。展叶中期,大叶山矾(4月中旬-5月中旬)的可溶性糖含量与NSC

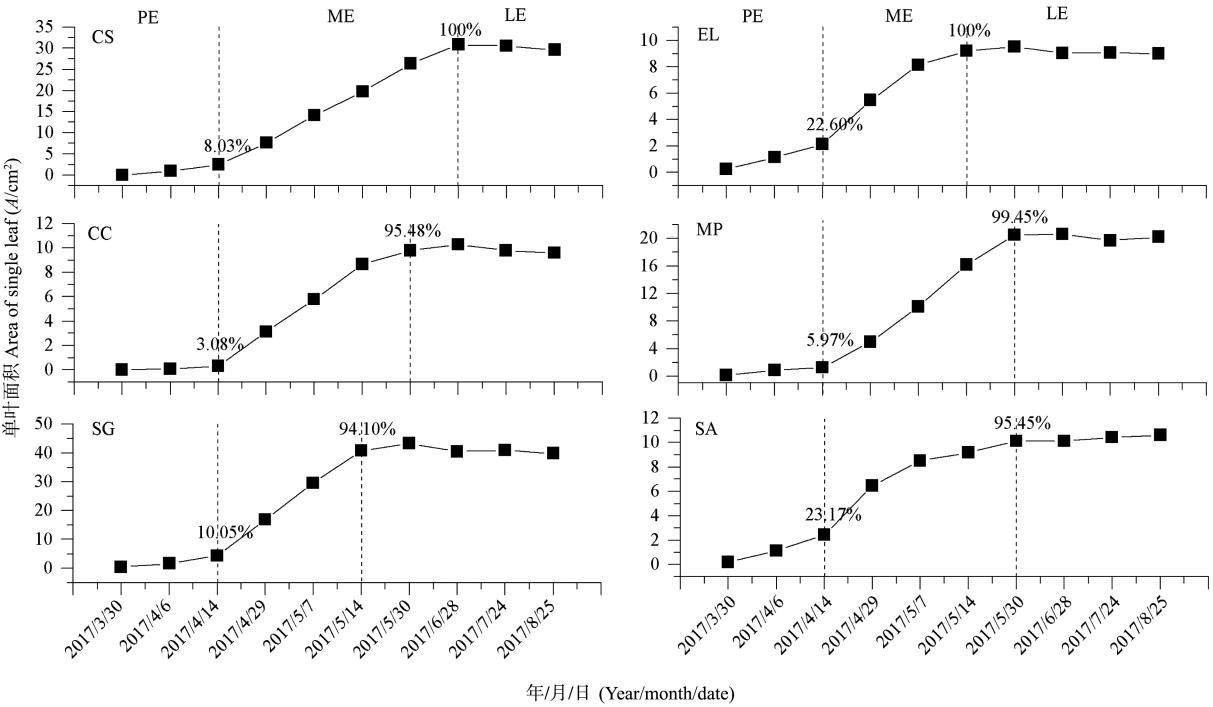


图1 不同物种展叶期单叶面积的动态变化. CS: 茶; EL: 细枝桉; CC: 短刺米槠; MP: 润楠; SG: 大叶山矾; SA: 薄叶山矾. PE: 展叶初期; ME: 展叶中期; LE: 展叶后期. 数字代表该时期的单叶面积占最大单叶面积的比例.
Fig. 1 Dynamic changes of individual leaf area in different species at leaf development stage. CS: *Camellia sineis*; EL: *Eurya loquaiana*; CC: *Castanopsis carlesii*; MP: *Machilus pingii*; SG: *Symplocos grandis*; SA: *S. anomala*. PE: Preliminary stage of leaf expansion; ME: Metaphase of leaf development; LE: Late leaf expansion. The number represents the ratio of single leaf area to the largest single leaf area in this period.

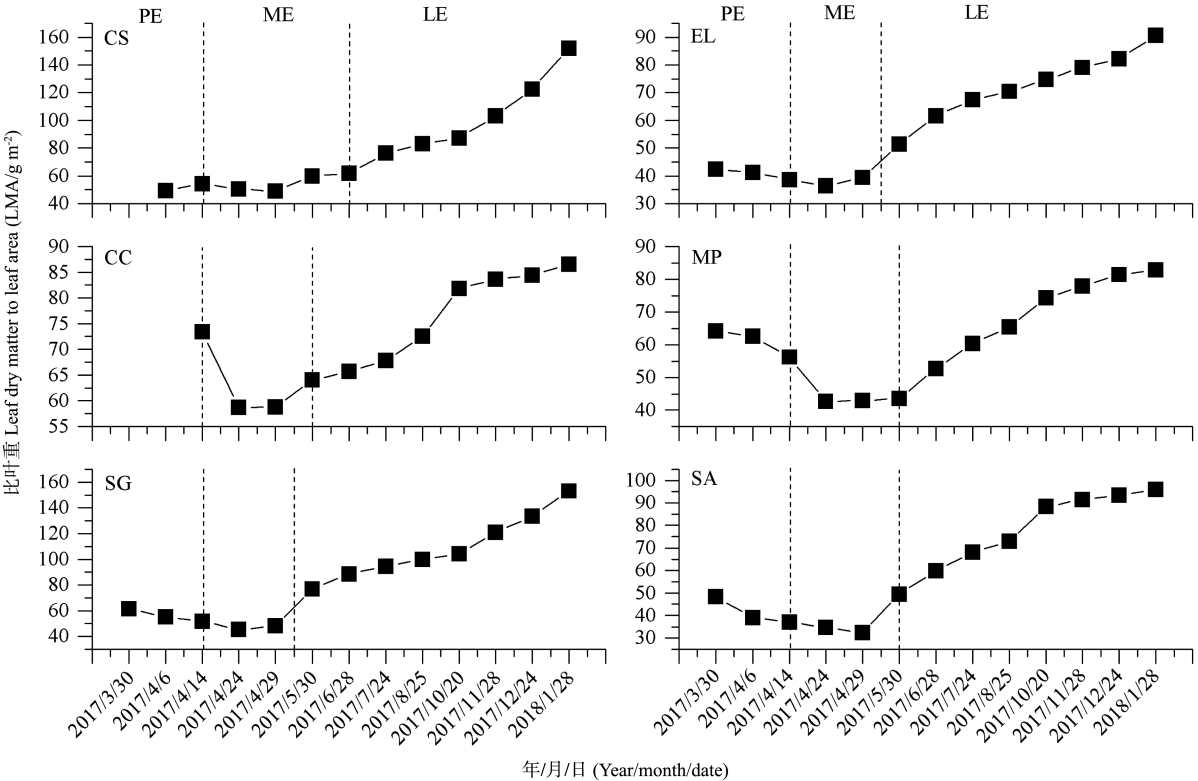


图2 不同物种展叶期比叶重 (LMA) 的动态变化 (平均值±SD, N = 3). CS: 茶; EL: 细枝桉; CC: 短刺米槠; MP: 润楠; SG: 大叶山矾; SA: 薄叶山矾. PE: 展叶初期; ME: 展叶中期; LE: 展叶后期.
Fig. 2 Dynamic change of leaf mass per area (LMA) at different leaf development stages (mean ± SD, N = 3). CS: *Camellia sineis*; EL: *Eurya loquaiana*; CC: *Castanopsis carlesii*; MP: *Machilus pingii*; SG: *Symplocos grandis*; SA: *S. anomala*. PE: Preliminary stage of leaf expansion; ME: Metaphase of leaf development; LE: Late leaf expansion.

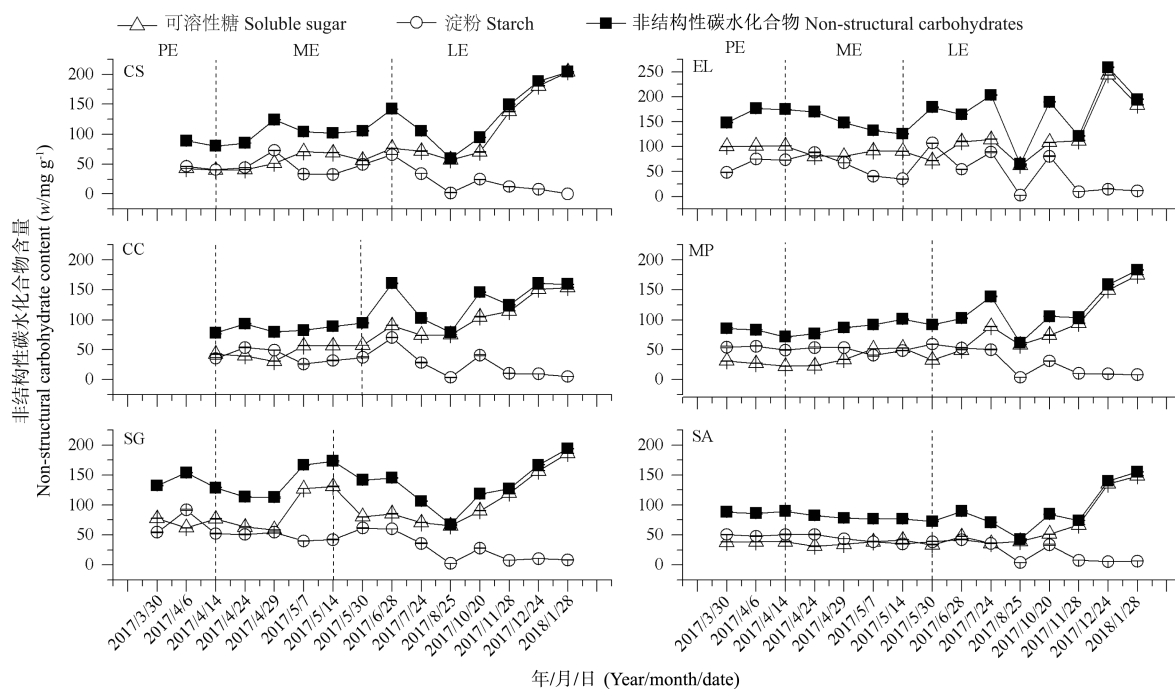


图3 不同物种展叶期叶片非结构性碳水化合物及其组分含量的动态变化 (平均值 $\pm$ SD, $N=3$)。CS: 茶; EL: 细枝柃; CC: 短刺米槠; MP: 润楠; SG: 大叶山矾; SA: 薄叶山矾。PE: 展叶初期; ME: 展叶中期; LE: 展叶后期。

Fig. 3 Dynamic changes of non-structural carbohydrates and their components in leaves of different species at leaf expansion stage (mean $\pm$ SD, $N=3$). CS: *Camellia sineis*; EL: *Eurya loquaiana*; CC: *Castanopsis carlesii*; MP: *Machilus pingii*; SG: *Symplocos grandis*; SA: *S. anomala*. PE: Preliminary stage of leaf expansion; ME: Metaphase of leaf development; LE: Late leaf expansion.

含量开始升高, 增长幅度较大, 但其余物种可溶性糖含量以及NSC含量增长幅度较小, 变化比较平缓。展叶后期 (茶6月-次年1月, 细枝柃5月中旬-次年1月, 短刺米槠5月底-次年1月, 润楠5月底-次年1月, 大叶山矾5月中旬-次年1月, 薄叶山矾5月底-次年1月), 除细枝柃外, 其余物种可溶性糖与NSC含量先下降再升高, 淀粉含量则处于下降-升高-下降的趋势。茶淀粉含量在1月最低为 0.0005 ± 0.01 mg/g, 其余物种淀粉含量在8月最低[(2.29 ± 0.06) mg/g-(3.77 ± 0.05) mg/g]。

可溶性糖是直接供能物质, 在植物体内非常活跃。除细枝柃的可溶性糖在NSC中的占比在展叶前期较高外, 其余物种可溶性糖含量皆呈现逐步增加趋势, 淀粉含量在NSC中的比重逐渐下降, 尤其到展叶后期, 可溶性糖在NSC中的占比更是达到了80%以上。

2.3 不同物种间叶片可溶性糖、淀粉以及NSC含量的差异性

由图4可以看出, 可溶性糖含量与NSC含量均为细枝柃最高, 其次为大叶山矾, 薄叶山矾最低, 淀粉含量中以细枝柃最高, 其次为大叶山矾, 短刺米槠最低。茶(83.31 ± 0.39 mg/g)和短刺米槠(80.57 ± 0.45 mg/g)间可溶性糖含量差异性不显著, 其余物种间的可溶性糖含量差异性显著。淀粉含量中, 茶(33.26 ± 0.14 mg/g)、短刺米槠(30.87 ± 0.59 mg/g)和薄叶山矾(32.56 ± 0.48 mg/g)间无显著差异, 大叶山矾(39.79 ± 0.44 mg/g)和润楠(38.64 ± 0.57 mg/g)间也无显著差异。NSC含量中主要表现为茶(116.57 ± 0.46 mg/g)和短刺米槠(111.44 ± 0.75 mg/g)、短刺米槠(111.44 ± 0.75 mg/g)和

润楠(102.83 ± 0.78 mg/g)间差异性不显著, 其余物种间差异性显著。

2.4 不同物种叶片光合色素含量的动态变化

各物种在展叶初期光合色素含量较低, 随着叶片逐步展开到中期, 各物种光合色素含量开始增加, 展叶后期, 各物种的Chl、Chl a以及Chl b含量快速增加至最高, 11月-次年1月(展叶后期), 各物种Chl、Chl a以及Chl b含量呈现波动趋势, 但Car的含量缓慢升高(图5)。

2.5 叶片属性间的关系

各物种可溶性糖含量随着淀粉含量的增加而降低($R^2=0.52$, $P<0.001$), 分物种的两者也具有显著的负相关关系($R^2=0.16-0.56$, $P<0.001$, 结果未显示)。叶绿素含量随着LMA的增加而显著增加, 分物种的两者也具有显著的负相关关系($R^2=0.58-0.83$, $P<0.001$, 结果未显示)。可溶性糖与LMA具有显著的正相关关系($R^2=0.61$, $P<0.001$), 而淀粉与LMA呈显著负相关($R^2=0.51$, $P<0.001$)。表明展叶过程伴随着叶片增厚, 光合与碳代谢等生理功能增强及内在属性密切相关(图6)。

3 讨论与结论

3.1 不同物种叶片非结构性碳水化合物的动态变化

NSC含量的变化可以直接反映植物体内碳供需关系及植物在生长季的生长情况^[39]。本研究表明, 展叶初期以及展叶中期, 可溶性糖、淀粉以及NSC含量变化缓慢, 可能是与新

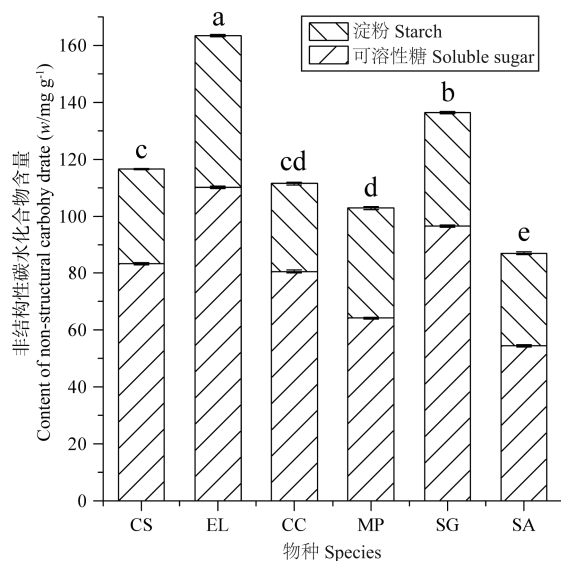


图4 不同物种间叶片可溶性糖、淀粉以及NSC含量的差异性比较(平均值 $\pm$ SD, $N=3$)。CS: 茶; EL: 细枝柃; CC: 短刺米槠; MP: 润楠; SG: 大叶山矾; SA: 薄叶山矾。小写字母表示各物种间NSC含量的差异性。

Fig. 4 Comparison of soluble sugar, starch and NSC content in leaves of different species at leaf expansion stage (mean $\pm$ SD, $N=3$). CS: *Camellia sineis*; EL: *Eurya loquaiana*; CC: *Castanopsis carlesii*; MP: *Machilus pingii*; SG: *Symplocos grandis*; SA: *S. anomala*. Lowercase letters denote the difference in NSC content among species.

叶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,因此不足以产生大量碳源供其生长有关^[40]。展叶后期,可溶性糖与NSC快速升高,淀粉含量持续下降,这主要

是因为随着气温升高、叶绿素增加、光合作用增强,光合产物逐渐增加而补充了碳储备^[41-42]。这与张海燕等对中国温带12个树种枝中NSC浓度比较的研究结果^[40]相似,他们发现常绿树种展叶后新枝和老枝的NSC浓度逐渐上升,秋冬季,树枝NSC浓度上升的同时,NSC组分间也在发生转化,可溶性糖浓度逐渐升高并伴随着淀粉下降,较高的可溶性糖浓度可以帮助树木抵御寒冷。本研究NSC含量的动态变化具有明显的季节动态,从春季到夏季,夏季到秋季,NSC的上升幅度较小,秋季到冬季,NSC大幅度上升。这与欧阳明等对亚热带常绿与落叶树种NSC的季节动态比较的研究结果^[43]一致,他们发现落叶和常绿树种叶与枝的可溶性糖、淀粉含量的季节动态明显,从春季到夏季过程中,落叶树种叶可溶性糖、一年生枝淀粉含量大幅上升,同时伴随多年生枝淀粉大幅下降;而常绿树叶可溶性糖和枝淀粉变化较慢。有研究表明,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^[44-45]。低温胁迫下可溶性糖的积累有助于阻止胞内冰对植物的伤害^[46]。淀粉是植物主要的长期能量储存物质,淀粉的积累直接限制光合作用^[47]。随着冬季的来临,较高的可溶性糖含量可以帮助植物抵御寒冷,很多研究都发现了这种现象^[26, 46, 48]。而本研究最重要的发现是可溶性糖含量在展叶期间持续增加是NSC持续增加的主要原因,淀粉与可溶性含量的波动以及互相转换与植物对非结构性碳的利用与贮存动态密切相关,揭示了植物内在生理生态机制。

3.2 不同物种叶片NSC含量的差异

NSC的储存特征反映了植物的生存策略^[49]。可溶性糖是植物直接利用并从中获取能量的物质,其浓度的高低体现

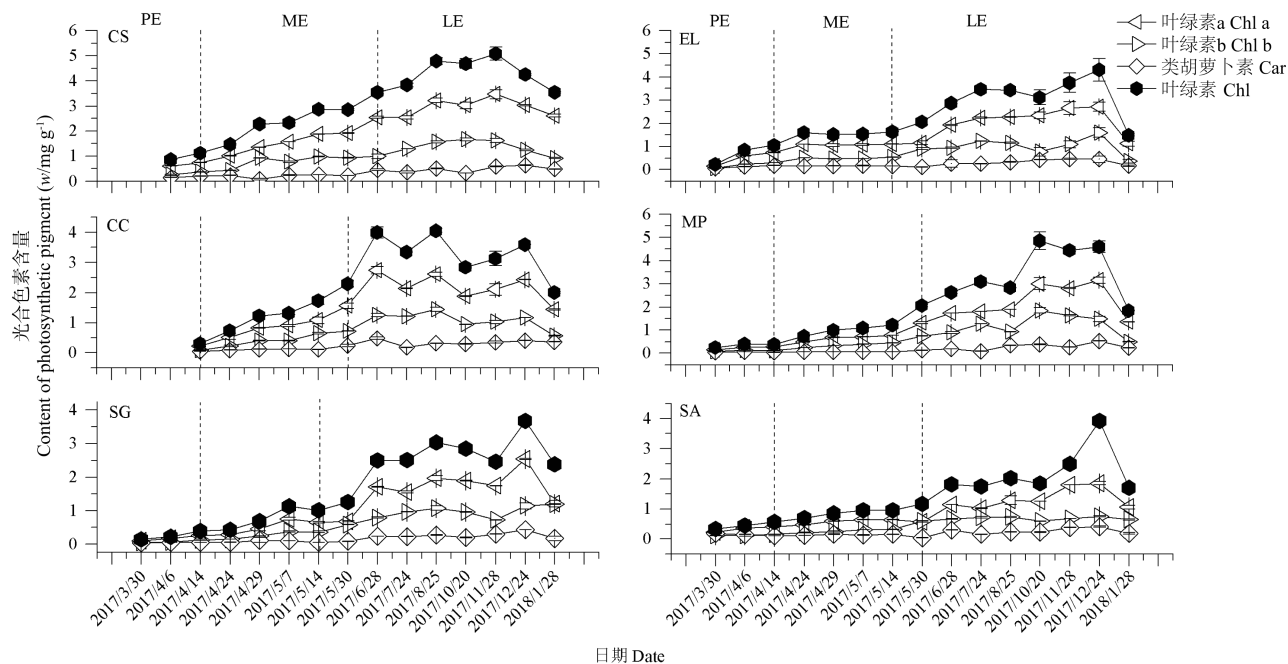


图5 不同物种展叶期叶片光合色素含量的动态变化(平均值 $\pm$ SD, $N=3$)。CS: 茶; EL: 细枝柃; CC: 短刺米槠; MP: 润楠; SG: 大叶山矾; SA: 薄叶山矾。PE: 展叶初期; ME: 展叶中期; LE: 展叶后期。

Fig. 5 Dynamic changes of photosynthetic pigment content in leaves of different species during leaf development stages (mean $\pm$ SD, $N=3$). CS: *Camellia sineis*; EL: *Eurya loquaiana*; CC: *Castanopsis carlesii*; MP: *Machilus pingii*; SG: *Symplocos grandis*; SA: *Symplocos anomala*. PE: Preliminary stage of leaf expansion; ME: Metaphase of leaf development; LE: Late leaf expansion.

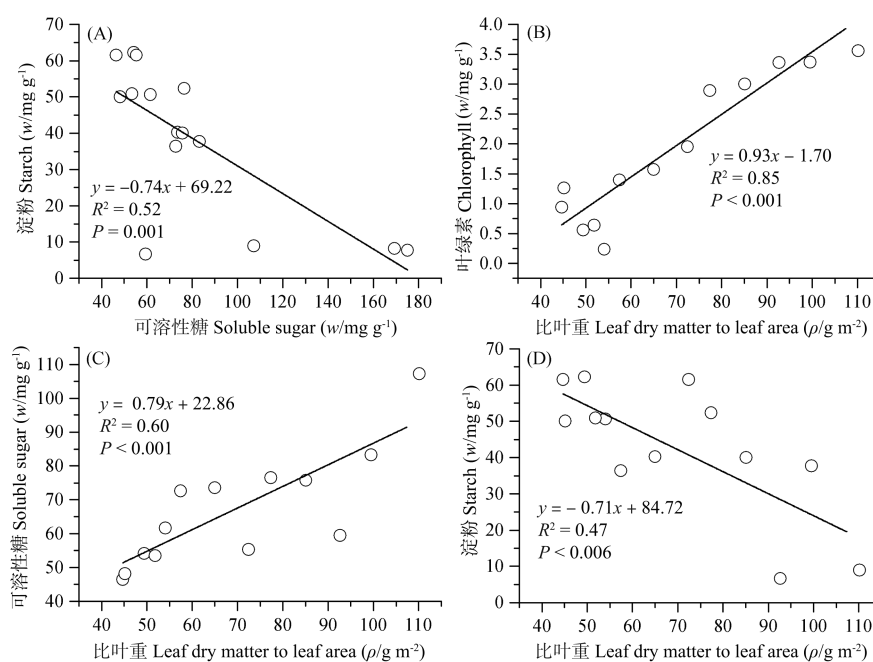


图6 不同物种展叶期叶片功能属性之间的关系。(A)可溶性糖vs.淀粉含量;(B)叶绿素含量与LMA;(C)可溶性糖vs.LMA;(D)淀粉vs.LMA。CS: 茶; EL: 细枝桉; CC: 短刺米楮; MP: 润楠; SG: 大叶山矾; SA: 薄叶山矾。

Fig. 6 Relationship between leaf functional traits of different species during leaf expansion. (A) soluble sugar vs. starch content, (B) Chlorophyll content vs. LMA, (C) soluble sugar vs. LMA; (D) Starch content vs. LMA. CS: *Camellia sinese*; EL: *Eurya loquaiana*; CC: *Castanopsis carlesii*; MP: *Machilus pingii*; SG: *Symplocos grandis*; SA: *S. anomala*.

了碳利用量的大小^[21, 50]。本研究不同物种间NSC及其组分存在差异, 其中较耐荫的细枝桉的总NSC和可溶性糖含量最高和较高的淀粉含量, 一方面表明耐荫植物具有更高的NSC贮存^[51], 另一方面也表明该植物将更多的碳投资在即时生长, 以便增强与其他林下物种的光利用与竞争能力。这在以往的研究中也有体现, 例如于丽敏等研究发现, 蒙古栎 (*Quercus mongolica*) 为增强光竞争优势, 将更多的可溶性糖分配到地上部分^[50]。有研究表明, 不同耐荫性树种具有不同的NSC存储策略, 增加NSC的投入可能有利于荫蔽条件下树木的存活^[19, 52]。Kobe对2种常绿树种和2种落叶树种进行研究, 发现耐荫性高的物种比耐荫性低的物种拥有更高的非结构性碳水化合物浓度^[28]。本研究中, 林下长期耐荫灌木茶的NSC含量 (116.57 ± 0.46 mg/g) 低于喜阳大叶山矾 (136.31 ± 0.60 mg/g), 这与“耐荫树种较之阳性树种具有更高的NSC”的研究结果^[52]相反。造成这种相反结果的原因可能是, 在顶极群落中, 由于林下绝大多数物种均为耐荫性物种, 物种间耐荫性的差异并不足以导致NSC总含量的差异, 即林下不同物种NSC含量并非决定于物种耐荫性, 而NSC的组分构成以及其他属性如光合色素含量的变化等因素决定不同物种的光合作用及碳利用策略的差异。

3.3 光合色素和LMA与NSC的关系

叶片是植物光合作用的主要器官, 是碳水化合物的源^[53], LMA反映了植物的光合碳同化能力。随着展叶的进行, 叶面积不断增大, 叶片不断加厚, 各项生理活动逐步加强, 如光合作用逐渐增强, 碳同化能力增强, 用于生长的可溶性糖增加, 用于暂时贮存的淀粉含量随着展叶后期叶片生理功能的加强逐渐下降。本研究中各物种叶片光合色素和可溶性

糖与LMA均呈显著正相关, 淀粉与LMA呈显著负相关, 说明光合色素与NSC及其组分的变化主要与叶片伸展和加厚的成熟过程相关, 同时也伴随叶片生长季节动态中碳的利用和贮存之间的权衡关系。光合色素含量随展叶的进行逐渐增加, 冬季(12月-次年1月)有所下降, 这是因为随着展叶的进行, 叶片形态逐渐建成, 光合色素开始合成, 随着冬季来临, 光合色素含量下降, 可能是由于低温限制了光合色素的合成^[28]。

作为植物生命活动的重要反映物和树木生长代谢过程中重要的能量供应物质, 6种常绿阔叶林植物的NSC含量随展叶的进行逐渐增加, 且具有明显的季节动态, 说明NSC与叶物候紧密相关。不同物种间NSC含量差异显著, 反映了植物的不同生活史对策。

致谢 感谢青城山风景区管理局、都江堰林业局对本研究实验样地设置和维护给予大力支持, 以及何蕾蕾、左有璐、魏雪等在实验观测与采样中给予协助!

参考文献 [References]

- Ogren E, Nilsson T, Sundblad LG. Relationship between respiratory depletion of sugars and loss of cold hardiness in coniferous seedlings over-wintering at raised temperatures: indications of different sensitivities of spruce and pine [J]. *Plant Cell Environ*, 1997, **20** (2): 247-253
- Dietze MC, Sala A, Carbone MS, Czimczik CL, Mantooth JA, Richardson AD, Vargas R. Nonstructural carbon in woody plants [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2014, **65**: 667-668
- Li MH, Xiao WF, Wang SG, Cheng GW, Cherubini P, Cai XH, Wang XD,

- Zhu WZ. Mobile carbohydrates in Himalayan treeline trees: evidence for carbon limitation but not for growth limitation [J]. *Tree Physiol*, 2008, **28** (8): 1287-1296
- 4 Li MH, Hoch G, Körner C. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline [J]. *Trees*, 2002, **16**: 331-337
 - 5 潘庆明, 韩兴国, 白永飞, 杨景成. 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 QM, Han XG, Bai YF, Yang JC. Advances in physiology and ecology studies on stored non-structure carbohydrates in plants [J]. *Chin Bull Bot*, 2002, **19** (1): 30-38]
 - 6 Li MH, Xiao WF, Shi PL, Wang SG, Zhong YD, Liu XL, Wang XD, Cai XH. Nitrogen and carbon source-sink relationships in trees at Himalayan treeline compared with lower elevations [J]. *Plant Cell Environ*, 2008, **31** (10): 1377-1387
 - 7 Slewinski TL. Non-structural carbohydrate partitioning in grass stems: a target to increase yield stability, stress tolerance, and biofuel production [J]. *J Exp Bot*, 2012, **63** (13): 4647-4670
 - 8 Hoch G, Körner C. The carbon charging of pines at the climatic treeline a global comparison [J]. *Oecologia*, 2003, **135** (1): 10-21
 - 9 Trom ER, Sheath GW, Bryant AM. Seasonal variations in total nonstructural carbohydrates major element levels in *perennial ryegrass* and *paspalum* in a mixed pasture [J]. *New Zeal J Agric Res*, 1989, **32** (2): 157-165
 - 10 Hoch G, Richter A, Körner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees [J]. *Plant Cell Environ*, 2003, **26**: 1067-1081
 - 11 Yee D, Tissue DT. Relationships between non-structural carbohydrate concentration and flowering in a subtropical herb, *Heliconia caribaea* (Heliconiaceae) [J]. *Caribb J Sci*, 2005, **41** (2): 243-249
 - 12 Palacio S, Millard P, Maestro M, Montserrat-Marti G. Non-structural carbohydrates and nitrogen dynamics in mediterranean sub-shrubs: an analysis of the functional role of overwintering leaves [J]. *Plant Biol*, 2007, **9** (1): 49-58
 - 13 Bansal S, Germino MJ. Temporal variation of nonstructural carbohydrates in montane conifers: similarities and differences among developmental stages, species and environmental conditions [J]. *Tree Physiol*, 2009, **29** (4): 574-575
 - 14 Latt CR, Nair P, Kang BT. Reserve carbohydrate levels in the boles and structural roots of five multipurpose tree species in a seasonally dry tropical climate [J]. *For Ecol Manage*, 2001, **146** (1): 145-158
 - 15 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 NN, He NP, Yu GR. Evaluation of leaf non-structural carbohydrate contents in typical forest ecosystems in northeast China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, **36** (2): 430-438]
 - 16 施征, 白登忠, 雷静品, 肖文发. 祁连圆柏光合色素与非结构性碳水化合物含量对海拔变化的响应[J]. 西北植物学报, 2012, **32** (11): 2286-2292 [Shi Z, Bai DZ, Lei JP, Xiao WF. Variations of chloroplast pigments and non-structural carbohydrates of *Sabina przewalskii* along altitude in Qilian mountains timberline [J]. *Acta Bot Sin*, 2012, **32** (11): 2286-2292]
 - 17 Poorter L. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species [J]. *Funct Ecol*, 2001, **15**: 113-123
 - 18 Liu WD, Su JR. Effects of light acclimation on shoot morphology, structural, and biomass allocation of two *Xaxus* species in southwestern China [J]. *Sci Rep*, 2016 (6): 353-384
 - 19 Poorter L, Kitajima K. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species [J]. *Ecol*, 2007, **88** (4): 1000-1011
 - 20 Myers JA, Kitajima K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest [J]. *J Ecol*, 2007, **95**: 33-395
 - 21 Gaucher C, Gougeon S, Manfette Y. Seasonal variation in biomass and carbohydrate partitioning of understory sugar maple (*Acer saccharum*) and yellow birch (*Betula alleghaniensis*) seedlings [J]. *Tree Physiol*, 2005, **25**: 93-100
 - 22 Veneklaas E, den Ouden F. Dynamics of non-structural carbohydrates in two *Ficus* species after transfer to deep shade [J]. *Environ Exp Bot*, 2005, **54**: 148-154
 - 23 Rosati A, Esparza GD, Ejong TM, Pearcy RW. Influence of canopy light environment and nitrogen availability on leaf photosynthetic characteristics and photosynthetic nitrogen-use efficiency of field-grown nectarine trees [J]. *Tree Physiol*, 1999, **19**: 173-180
 - 24 Grassi G, Colom MR, Minotta G. Effect of nutrient supply on photosynthetic acclimation and photo inhibition of one-year-old foliage of *Picea abies* [J]. *Physiol Plantarum*, 2001, **111**: 245-254
 - 25 Vincent G. Leaf photosynthetic capacity and nitrogen content adjustment to canopy openness in tropical forest tree seedlings [J]. *J Trop Ecol*, 2001, **17**: 495-509
 - 26 Walters MB, Reich PB. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? [J]. *New Phytol*, 1999, **143**: 143-154
 - 27 Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species [J]. *Ecology*, 2006, **87**: 1733-1743
 - 28 Kobe RK. Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth [J]. *Oikos*, 1997, **80**: 226-233
 - 29 Kaelke CM, Dawson JO. The accretion of nonstructural carbohydrates changes seasonally in *Alnus incana* ssp. *rugosa* in accord with tissue type, growth, N allocation, and root hypoxia [J]. *Symbiosis*, 2005, **39**: 61-66
 - 30 Dymova OV, Golovko TK. Pigment apparatus in ajuga reptans plants as affected by adaptation to light growth conditions [J]. *Russ J Plant Physiol*, 2007, **54**: 39-45
 - 31 Lichtenthal HK, Babani F, Langsdorf G. Chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity in sun and shade leaves of trees [J]. *Photosynth Res*, 2007, **93**: 235-244
 - 32 Wyka TP, Duarte HM, Lüttge U. Redundancy of stomatal control for the circadian photosynthetic rhythm in *Kalanchoe daigremontiana* Hamet et perrier [J]. *Plant Biol*, 2005, **7**: 176-181
 - 33 李晓琴, 张果, 马丹炜. 青城山山地黄壤形成特点及性状研究[J]. 四

- 川师范大学学报(自然科学版), 2000, **23** (4): 445-447 [Li XQ, Zhang G, Ma DW. Study on specific property of yellow earth in Qingcheng mountain [J]. *J Sichuan Norm Univ (Nat Sci)*, 2000, **23** (4): 445-447]
- 34 曾晓阳, 高永恒. 青城山常绿阔叶林冠层结构对植被生物多样性的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2017, **52** (2): 65-70 [Zeng XY, Gao YH. Effect of canopy structure on plant diversity of evergreen broadleaved forest in Qingcheng mountain [J]. *J Gansu Agric Univ*, 2017, **52** (2): 65-70]
- 35 Hoch G, Popp M, Körner C. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline [J]. *Oikos*, 2002, **98**: 361-374
- 36 Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers PA, Smith F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances [J]. *Anal Chem*, 1956, **28** (3): 350-356
- 37 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 2版. 北京: 高等教育出版社, 2006 [Wang XK. Principles and Techniques of Plant Physiology and Biochemistry [M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press, 2006]
- 38 Xiang S, Reich PB, Sun S, Atkin OK. Contrasting leaf trait scaling relationships in tropical and temperate wet forest species [J]. *Funct Ecol*, 2013, **27** (2): 522-534
- 39 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 YR, Zheng CY, Zeng FX. Seasonal dynamic changes of non-structural carbohydrate in tissues of *Picea mongolica* in Baiyinaobao [J]. *Acta Sci Nat Univ Pek (Nat Sci)*, 2016, **52** (5): 967-976]
- 40 张海燕, 王全宽, 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 HY, Wang CK, Wang XC. Comparison of concentrations of non-structural carbohydrates between new twigs and old branches for 12 temperate species [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, **33** (18): 5675-5685]
- 41 朱志红, 孙尚奇. 高寒草甸矮生嵩草非结构碳水化合物的变化[J]. 植物学报, 1996, **38** (11): 895-901 [Zhu ZH, Sun SQ. Changes of total non-structural carbohydrates of *Kobresia humilis* in alpine meadow [J]. *Acta Bot Sin*, 1996, **38** (11): 895-901]
- 42 李守剑, 宋贺, 王进闯, 张远彬. 大气CO₂浓度和温度升高对岷江冷杉(*Abies faxoniana*)幼苗针叶化学特性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2012, **18** (6): 1027-1032 [Li SJ, Song H, Wang JC, Zhang YB. Effects of elevated CO₂ and temperature on needle chemistry of *Abies faxoniana* seedlings [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2012, **18** (6): 1027-1032]
- 43 欧阳明, 杨清培, 祁红燕, 刘骏, 马思琪, 宋庆妮. 亚热带落叶与常绿园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 [Ou YM, Yang QM, Qing HY, Liu J, Ma SQ, Song QN. A comparison of seasonal dynamics of nonstructural carbohydrates for deciduous and evergreen landscape trees in subtropical region, China [J]. *J Nanjing For Univ: Nat Sci Ed*, 2014, **38** (2): 105-110]
- 44 Moraga SP, Escobar R, Valenzuela AS. Resistance to freezing in three *Eucalyptus globulus* Labill subspecies [J]. *Electron J Biotechnol*, 2006, **9** (3): 310-314
- 45 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 [J]. *J Plant Physiol*, 2004, **161** (1): 131-133
- 46 Kozłowski TT. Carbohydrate sources and sinks in woody plants [J]. *Bot Rev*, 1992, **58**: 107-222
- 47 Zhang HY, Dong ST, Gao RZ. Research progresses of starch in plants [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1990: 423-427
- 48 Barbaroux C, Bréda N. Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees [J]. *Tree Physiol*, 2002, **22** (17): 1201-1210
- 49 赵镭, 杨海波, 王达力, 张娜, 王希华. 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): 36-44 [Zhao L, Yang HB, Wang, DL, Zhang N, Wang XH. Seedlings photosynthesis traits and non-structural carbohydrate storage of common species in Tiantong National Forest Park, Zhengjiang Province [J]. *J E Chin Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 2011 (4): 36-44]
- 50 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 LM, Wang CK, Wang XC. Allocation of nonstructural carbohydrates for three temperate tree species in Northeast China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2011, **35** (12): 1245-1255]
- 51 柳凤娟, 向双, 阳小成, 孙书存. 两种光照生境下4种常绿阔叶树的单位叶面积干重、光合能力与化学防御物质含量比较[J]. 应用与环境生物学报, 2010, **16** (4): 462-467 [Liu FJ, Xiang S, Yang XC, Sun SC. Comparative study on leaf mass per area, photosynthetic capacity, and chemical defense traits of four subtropical evergreen tree species in contrasting light conditions [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2010, **16** (4): 462-467]
- 52 王凯, 雷虹, 夏扬, 于国庆. 杨树幼苗非结构型碳水化合物对增加降水和氮添加的响应[J]. 应用生态学报, 2017, **28** (2): 399-407 [Wang K, Lei H, Xia Y, Yu GQ. Responses of non-structural carbohydrates of poplar seedlings to increased precipitation and nitrogen addition [J]. *Chinese J Appl Ecol*, 2017, **28** (2): 399-407]
- 53 Li MH, Hoch G, Körner C. Spatial variability of mobile carbohydrates within *Pinus cembra* trees at the alpine treeline [J]. *Phyton*, 2001, **41** (2): 203-213