

# 白桦和紫椴树干非结构性碳水化合物的空间变异\*

张海燕 王传宽\*\* 王兴昌 成方妍

(东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040)

**摘要** 以中国东北温带森林两个散孔材树种白桦和紫椴为对象, 研究落叶后树干木质部中非结构性碳水化合物(NSC)浓度的空间变异。结果表明: 两种树种的可溶性糖与淀粉的总和(TNC)与可溶性糖浓度均随树干径向深度增加而缓慢下降, 淀粉的径向变化不明显, 即使在树干径向深处仍存有大量的NSC。两种树种树干的TNC、可溶性糖和淀粉浓度从根颈到胸高降低, 之后逐渐升高, 最大值出现的高度因树种和TNC组分而异。两种树种树干糖淀粉比值的纵向变化趋势为: 白桦随树干升高而增大, 紫椴则随之减小。树干NSC储量估算的误差主要来源于NSC浓度的纵向变化, 其次是径向变化。喜光树种白桦的树干TNC浓度(1.0%干质量)显著低于耐阴树种紫椴(4.3%干质量), 可能与其生活史对策差异有关。采用考虑了树干NSC纵向和径向变化的取样方法, 可以有效地降低树木或林分水平上NSC储量估算的不确定性。

**关键词** 非结构性碳水化合物 木质部 径向和纵向变化 白桦 紫椴 耐阴性

**文章编号** 1001-9332(2013)11-3050-07 **中图分类号** S718.43 **文献标识码** A

**Spatial variation of non-structural carbohydrates in *Betula platyphylla* and *Tilia amurensis* stems.** ZHANG Hai-yan, WANG Chuan-kuan, WANG Xing-chang, CHENG Fang-yan (Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2013, 24(11): 3050–3056.

**Abstract:** Taking the two diffuse-porous tree species *Betula platyphylla* and *Tilia amurensis* in a temperate forest in Northeast China as test objects, this paper studied the spatial variation of the non-structural carbohydrates (NSC) concentrations in the stem xylem after leaf-fall. For the two tree species, the concentrations of total non-structural carbohydrate (TNC, soluble sugars plus starch) and soluble sugars in the stem xylem decreased gradually with the increasing depth from cambium to pith, whereas the starch concentration showed little radial variation. There was still a substantial amount of NSC in the inner wood close to pith. The concentrations of the NSC in the two species stems decreased gradually from the stump to the breast height, and then increased vertically. The maximum concentrations of the TNC, soluble sugars, and starch occurred at different heights, depending on the species and the TNC components. The ratio of sugar to starch showed a contrasting vertical trend for the two species, *i.e.*, increasing from the stump to the top for *B. platyphylla*, but decreasing for *T. amurensis*. The estimation error of the stem NSC storage was mainly from the axial variation, and then, from the radial variation of NSC concentration. The TNC concentration (1.0% dry mass) in the stem of shade-intolerant species *B. platyphylla* was significantly lower than that (4.3% dry mass) of shade-tolerant species *T. amurensis*, which could be related to their different life-history strategies. Applying the sampling protocols considering the axial and radial variations of NSC could effectively reduce the potential uncertainty in estimating the NSC storage at tree or stand level.

**Key words:** non-structural carbohydrates; xylem; radial and axial variation; *Betula platyphylla*; *Tilia amurensis*; shade tolerance.

\*“十二五”国家科技支撑计划项目(2011BAD37B01)和长江学者和创新团队发展计划项目(IRT1054)资助。

\*\*通讯作者. E-mail: wangck-cf@nefu.edu.cn

2013-02-21 收稿, 2013-08-26 接受.

植物中的碳水化合物可分为结构性碳水化合物和非结构性碳水化合物(NSC; 短期的代谢活动库, 主要是可溶性糖和淀粉)<sup>[1-2]</sup>。可溶性糖是植物体内

碳水化合物运输和利用的主要形式,淀粉是植物的主要贮存物质<sup>[2]</sup>. NSC 作为植物碳供需平衡关系的结果,反映了可供植物存活和生长的物质水平<sup>[3]</sup>. NSC 含量在很大程度上影响着植物的生长及其对环境的响应<sup>[4]</sup>. 因此,NSC 浓度和含量是反映植物生态对策的重要指标<sup>[5-6]</sup>.

对多数成年树木而言,树干是生物量的主体,也是树木 NSC 的主要储存器官<sup>[7-9]</sup>. 研究树干 NSC 的径向和纵向变化规律,不仅可以了解树木的生理特征随树木发育的变化过程,还可以显著降低整树 NSC 含量估算的不确定性<sup>[8,10]</sup>. 在成年树干横断面上,木质部通常分为边材和心材两部分<sup>[11]</sup>. 边材可输导液流,存储营养、水分和碳水化合物<sup>[12]</sup>;而心材则沉积了大量树脂、胶质和鞣质等物质<sup>[11]</sup>. 因此,正确区分边材和心材,对于认识整树的生理生态功能至关重要. Magel 等<sup>[13]</sup>发现,环孔材树种刺槐(*Robinia pseudoacacia*)树干径向从外向内,NSC 浓度逐渐降低,至心材几乎不存在 NSC. 而 Piispanen 和 Saranpää<sup>[14]</sup>在散孔材树种欧洲白桦(*Betula pendula*)树干径向内部却发现了淀粉,认为该树种在直径达到 20 cm 时仍然没有心材形成. 由此可见,NSC 的存储是边材的重要特征,NSC 的径向变化可能与树木是否形成心材有关<sup>[7,13]</sup>. 白桦(*Betula platyphylla*)和紫椴(*Tilia amurensis*)是东北温带森林中常见的两种散孔材树种,其木质部颜色和含水量径向变化很小,用肉眼无法判断是否形成心材,因此有必要测量其木质部 NSC 的径向格局,从存储功能方面阐明两者是否形成心材.

与径向变化不同,目前 NSC 浓度沿树干的纵向变化没有统一的结论. 于丽敏等<sup>[15]</sup>研究发现,红松(*Pinus koraiensis*)、兴安落叶松(*Larix gmelinii*)和蒙古栎(*Quercus mongolica*)树干胸高和冠中部位的 NSC 浓度在 7 月差异不显著. 然而,欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)和无梗花栎(*Quercus petraea*)随树干升高 TNC 先降后升(树干基部 0 m 除外),两树种 TNC 的纵向变化可达 42.3% 和 53.1%<sup>[8]</sup>. 为了减少种间比较的不确定性和 NSC 总量估算的误差,有必要

分析树干 NSC 空间变化规律.

以往研究认为,不同耐阴性树种具有不同的 NSC 存储策略,增加 NSC 的投入可能有利于阴蔽条件下幼树的存活<sup>[5,16]</sup>. 然而,幼树的这一特性是否在成年后得以保留下来还未见报道. 对比不同耐阴性的成年树木 NSC 浓度有利于阐明树木的抗逆性. 白桦是喜光树种,而紫椴的耐阴性较强. 目前尚未见这两种树种成年树木 NSC 的报道. 本文研究了白桦和紫椴树干木质部 NSC 浓度的径向(最外侧木质部至髓心)和纵向(4 个高度)的变化,并在此基础上量化了 5 种取样方法估算树干 NSC 产生的相对误差,比较了两种树种树干的 NSC 存储差异. 笔者假设:1) 两种树种的树干径向内部存在 NSC;2) 两种树种的树干 NSC 总量的估算误差主要来源于径向变化;3) 喜光树种白桦的 NSC 浓度显著低于耐阴树种紫椴.

## 1 研究区域与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究地位于黑龙江帽儿山森林生态站(45.40° N, 127.66° E),平均海拔 400 m, 平均坡度 10° ~ 15°, 地带性土壤为暗棕色森林土. 气候属于大陆性季风气候, 年均降水量 629 mm, 降水主要集中在 6—8 月; 年均蒸发量 864 mm; 年均气温 3.1 °C, 1 月平均气温 -18.5 °C, 7 月平均气温 22.0 °C; 无霜期 120 ~ 140 d. 现有植被是原地带性植被——阔叶红松林受到多次人为干扰后演替成的天然次生林和人工林, 代表着东北东部山区典型的森林类型<sup>[17]</sup>.

### 1.2 供试材料及取样

为了尽可能减小光照条件的影响, 分别随机选取白桦和紫椴优势木各 3 株, 所测样木的基本特征见表 1. 在树木完全落叶后, 分别于 2010 年 10 月 24 日(白桦)和 2011 年 10 月 29 日(紫椴)采用内径 5 mm 生长锥在每株样木树干南向的根颈(离地面 10 cm, ST)、胸高(离地面 1.3 m, BH)、冠基(第一活枝在树干的着生高度, CB)和冠中(CM)4 个高度各钻取深至髓心的树芯 3 根, 装入封口袋中并编号, 立即置于 0 ~ 4 °C 冷藏箱中保存, 带回实验室后, 树芯

表 1 样木基本特征

Table 1 Basic characteristics of the sampled trees (mean±SE, n=3)

树种 Species	树高 Tree height (m)	胸径 DBH (cm)	根颈 Stump (cm)	胸高 Breast height (cm)	冠基 Crown base (cm)	冠中 Middle of the crown (cm)
白桦 <i>B. platyphylla</i>	23.2±0.5	34.7±2.2	43.1±2.3	32.4±2.2	25.5±2.0	20.0±1.4
紫椴 <i>T. amurensis</i>	20.8±2.0	46.1±3.6	54.2±4.4	42.3±3.6	26.0±1.9	21.8±2.0

根颈、胸高、冠基和冠中均为去皮直径 Stump, breast height, crown base and middle of the crown stand for the diameter of debark.

从最外侧木质部(自形成层起)至髓心,每2 cm 划分为一段<sup>[10,18]</sup>,接近髓心的腐烂树芯或长度<2 cm 的不作分析。所有样品均用微波炉高温(600 W)杀青90 s,使酶变性<sup>[10]</sup>;65 ℃烘干至恒量;粉碎备用。

### 1.3 样品分析

本文中 NSC 泛指可溶性糖、淀粉和 TNC(可溶性糖与淀粉的总和);糖淀粉比值则作为区分 TNC 组分(可溶性糖、淀粉)浓度的一个指标<sup>[19]</sup>。可溶性糖和淀粉浓度均采用改进的苯酚硫酸法测定<sup>[20]</sup>,具体试验方法参考于丽敏等<sup>[15]</sup>。NSC 浓度均用%干质量(DM)表示。

### 1.4 数据处理

采用三因素方差分析(ANOVA)比较树种、树干高度、木质部径向深度及其交互作用对 NSC 浓度的效应,显著性水平设定为  $\alpha=0.05$ 。所有数据均采用 SPSS 16.0 软件进行分析,SigmaPlot 10.0 软件作图。

为了寻求树干 NSC 储量的合适估算方法,本文利用以下 6 种方法分别估算了树干木质部 NSC 总量,并以第 6 种方法为标准,量化其他 5 种方法估算所产生的相对误差:1)忽略树干 NSC 浓度和木材密度(由钻取树芯的干质量和体积计算得到)的径向和纵向变化,利用胸高最外侧 4 cm 树芯 NSC 浓度计算树干 NSC 总量,记为 AR4;2)忽略树干 NSC 浓度和木材密度的径向和纵向变化,利用胸高整个树芯的算术平均 NSC 浓度计算树干 NSC 总量,记为 AR;3)忽略树干 NSC 浓度的纵向变化,利用胸高各段树芯的圆环质量加权平均 NSC 浓度计算树干 NSC,记为 A;4)忽略树干 NSC 浓度的径向变化,利用树干 4 个高度整个树芯的算数平均 NSC 浓度计算树干 NSC,记为 R;5)忽略树干木材密度的径向和纵向变化,利用 4 个高度各段树芯的圆环面积加权平均 NSC 浓度计算树干 NSC,记为 D;6)考虑树干 NSC 浓度和木材密度的径向和纵向变化,利用 4 个高度各段树芯的质量加权平均 NSC 浓度和面积加权密度计算树干 NSC,该方法最接近于圆盘取样,记为 DL。为了消除树木个体大小对不同树种 NSC 总量的影响,将胸径统一标准化为 40 cm,用异速生长方程估算树干生物量<sup>[17]</sup>。树皮生物量按比例剔除:白桦为 11.0% (张海燕,未发表数据),紫椴为 14.9%<sup>[21]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 非结构性碳水化合物浓度的径向变化

两树种树干径向不同深度的TNC和可溶性糖

表 2 非结构性碳水化合物浓度和糖淀粉比值影响因子的方差分析

Table 2 ANOVA of factors influencing the concentrations of non-structural carbohydrates (NSC) and the ratio of sugar to starch

非结构性碳水化合物组分 NSC component	变异来源 Source of variation	自由度 <i>df</i>	F	P
总非结构性 碳水化合物	树种 Species	1/156	874.8	<0.001
TNC	高度 Height	3/156	3.9	0.011
可溶性糖	深度 Depth	9/156	3.4	0.001
Soluble sugar	树种 Species	1/156	380.0	<0.001
高度 Height	3/156	2.5	0.066	
深度 Depth	9/156	3.7	0.001	
淀粉	树种 Species	1/156	1389.4	<0.001
Starch	高度 Height	3/156	3.8	0.012
深度 Depth	9/156	0.7	0.735	
糖淀粉比值	树种 Species	1/156	1.1	0.297
Ratio of sugar to starch	高度 Height	3/156	3.0	0.035
深度 Depth	9/156	3.0	0.004	

浓度差异极显著( $P<0.01$ ),但淀粉差异不显著( $P=0.735$ ,表 2)。树干 4 个高度的 NSC 浓度径向变化趋势基本相同,TNC 和可溶性糖浓度均随树干径向深度的增加而缓慢降低或波浪式降低(图 1),淀粉径向变化不明显。紫椴 NSC 浓度显著高于白桦(表 2,图 1)。白桦和紫椴根颈、胸高、冠基和冠中 4 个高度树干 TNC 浓度从外到内径向分别平均减少了 34.0% 和 22.0%,可溶性糖浓度分别平均减少了 46.3% 和 29.5%,淀粉浓度分别平均减少了 11.8% 和 9.4%。两种树种糖淀粉比值差异不显著( $P=0.297$ ),但径向差异极显著( $P<0.01$ ,表 2),均随树干径向从外向内略有减小(结果未给出)。

### 2.2 非结构性碳水化合物浓度的纵向变化

树干 TNC 和淀粉质量加权平均浓度在树干 4 个高度间差异显著,但可溶性糖浓度的差异不显著( $P=0.066$ ,表 2)。然而,分树种检验时高度之间 NSC 差异不显著( $P>0.128$ ,图 2)。两种树种树干 NSC 浓度纵向变化趋势相似,均随树干升高而先降后升,但白桦的 TNC 和可溶性糖浓度的相对变化(最大值与最小值的差值除以最大值)更明显。白桦树干 TNC、可溶性糖和淀粉浓度分别波动于 0.80% (胸高) ~ 1.29% DM (冠中)、0.40% (胸高) ~ 0.84% DM (冠中) 和 0.45% (胸高) ~ 0.47% DM (冠基) 之间,相对变化分别为 38.0%、52.4% 和 4.3%。紫椴 TNC、可溶性糖和淀粉浓度分别波动于 4.15% (胸高) ~ 4.50% DM (冠中)、2.42% (胸高) ~ 2.53% DM (冠中) 和 1.73% (胸高) ~ 1.97% DM (冠中) 之间,相对变化分别为 7.8%、4.4% 和 12.2%。两树种

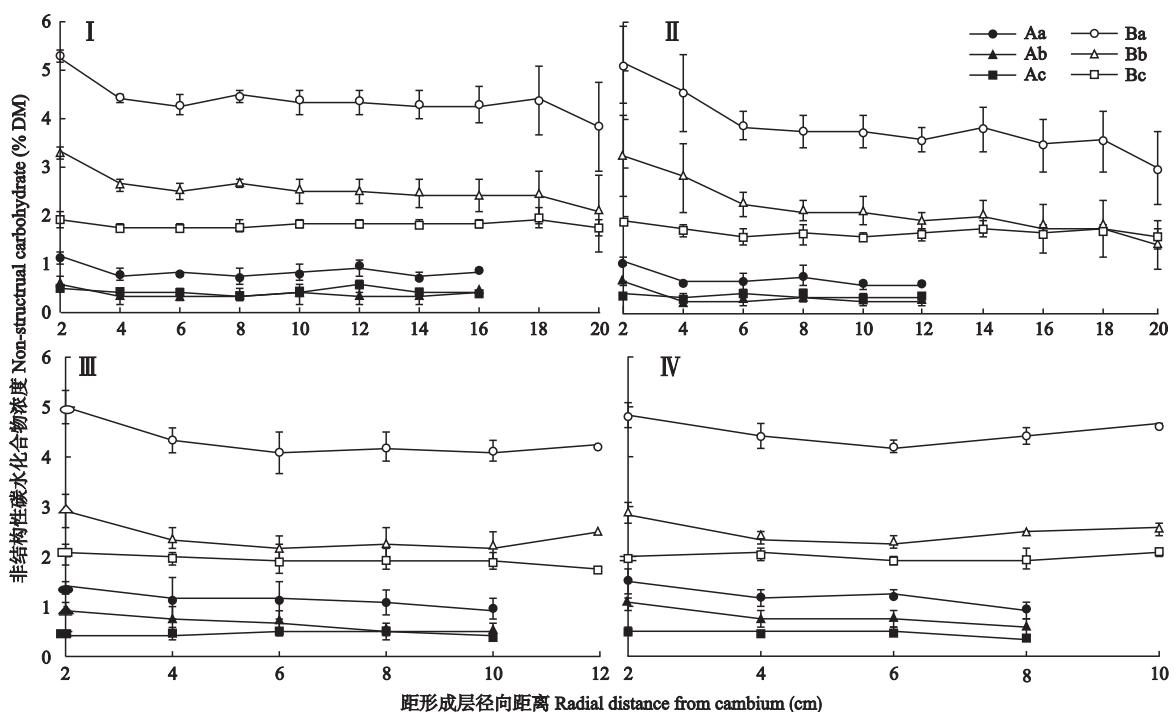


图1 不同高度树干总非结构性碳水化合物、可溶性糖和淀粉浓度的径向变化

Fig. 1 Radial variations in the concentrations of total non-structural carbohydrates, soluble sugar and starch in stems at different heights (mean $\pm$ SE, n=3).

a) 总非结构性碳水化合物 Total non-structural carbohydrates; b) 可溶性糖 Soluble sugar; c) 淀粉 Starch. A:白桦 *Betula platyphylla*; B:紫椴 *Tilia amurensis*. I:根颈 Stump; II:胸高 Breast height; III:冠基 Crown base; IV:冠中 Middle of the crown. 下同 The same below.

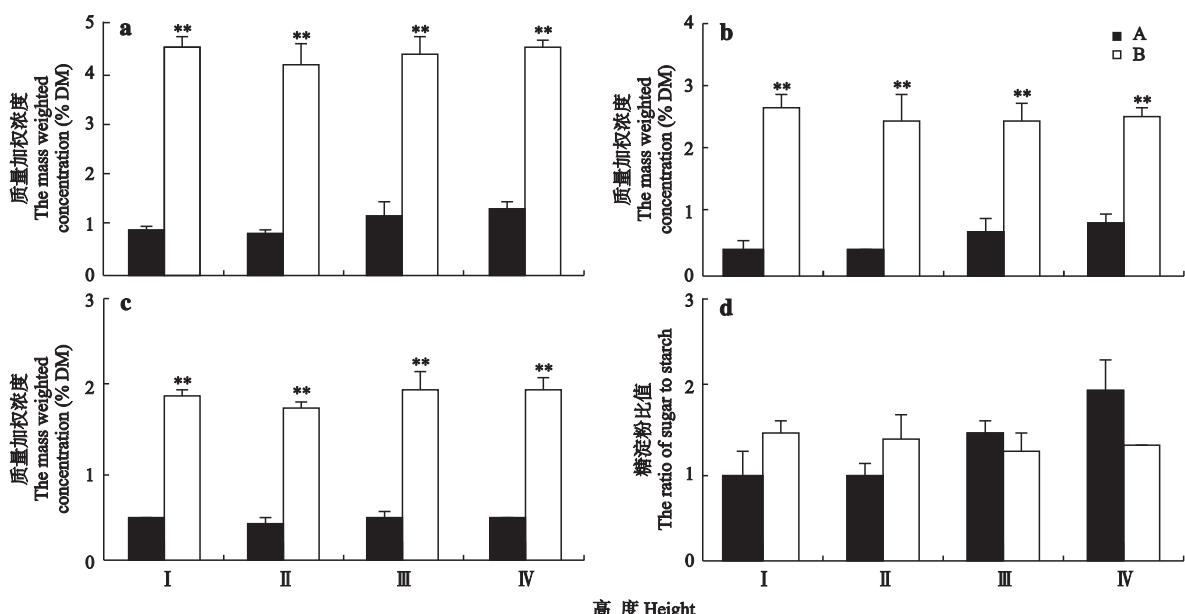


图2 树干非结构性碳水化合物质量加权平均浓度和糖淀粉比值的纵向变化

Fig. 2 Axial variations in the mass-weighted mean of NSC concentrations and the ratio of sugar to starch in stems (mean $\pm$ SE, n=3). d) 糖淀粉比值 Ratio of sugar to starch. 下同 The same below. \* \* P<0.01.

糖淀粉比值纵向变化趋势为:随树干升高,白桦增大,紫椴则减小。然而,除了白桦根颈和胸高部位,两种树种的糖淀粉比值均略大于1,说明TNC以可溶

性糖为主。

### 2.3 树干木质部NSC估算误差

与利用4个高度的各段树芯所对应的圆环质量

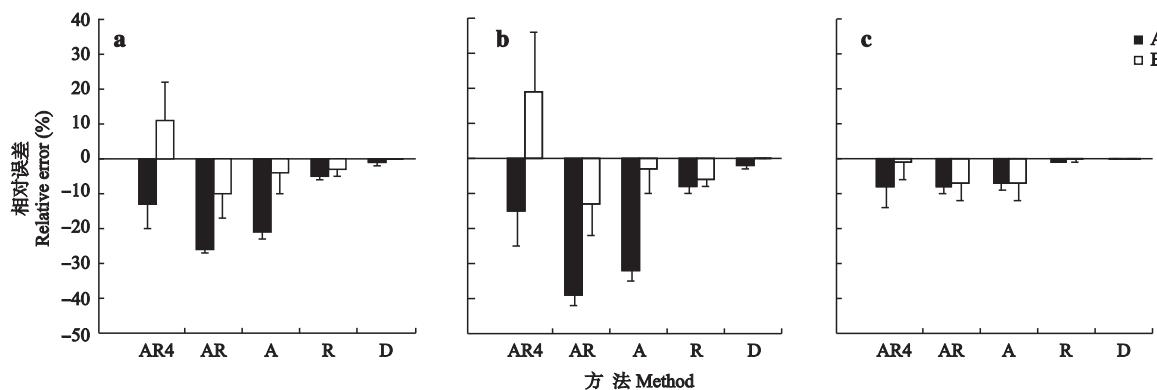


图3 5种取样方法估算树干非结构性碳水化合物总量的相对误差

Fig.3 Relative errors of the estimation of contents of non-structural carbohydrates (NSC) in stem with five sampling methods.

加权非结构性碳水化合物浓度(DL)方法估算整个树干NSC总量相比,用AR4、AR、A、R和D5种方法估算出的相对误差因估算方法和树种而异(图3)。白桦的相对误差绝对值大于紫椴(淀粉除外);其中可溶性糖的平均误差(-39.3%~19.4%)>TNC(-26.1%~11.2%)>淀粉(-8.3%~-0.2%)。除了紫椴的AR4法高估TNC和可溶性糖之外,其他方法都有不同程度的低估;其中AR法低估的最多,白桦的TNC、可溶性糖和淀粉总量分别低估26.1%、39.3%和8.3%;紫椴分别低估10.2%、12.8%和7.3%。D方法的估算误差很小,白桦和紫椴NSC总量平均低估1.0%和0.1%。

### 3 讨 论

#### 3.1 非结构性碳水化合物浓度的径向变化

白桦和紫椴树干TNC和可溶性糖浓度均随树干径向深度的增加而略有下降(图1),与以往温带散孔材树种阔叶椴(*Tilia platyphyllos*)、鹅耳栎(*Carpinus betulus*)和欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)的研究结果一致<sup>[10,14,18,22]</sup>;但淀粉浓度的径向变化不显著(表2),与以往研究中散孔材树种的淀粉浓度的径向梯度不同<sup>[10,14,23]</sup>。这可能与不同材性树种树干木质部中射线薄壁细胞的径向分布以及NSC存储方式有关<sup>[14,22]</sup>。两种树种树干可溶性糖的径向梯度大于淀粉,可能与本文在休眠季节取样有关。由于树干径向外侧木质部面临更大的温度波动,因此更容易产生栓塞,而可溶性糖有利于抵御严寒和防止栓塞<sup>[24]</sup>。

以往的研究认为,边材的主要功能之一是存储营养物质、水分和碳水化合物<sup>[11~12]</sup>,而心材由死细胞构成且失去活性,几乎丧失存储功能<sup>[25]</sup>。然而,本研究结果显示,胸径粗为30~40 cm的白桦和紫椴

树干的最内部仍含有大量的NSC。Hoch等<sup>[10]</sup>和于丽敏等<sup>[15]</sup>也有过类似的研究报道。这些结果不但说明传统的心材定义存在疑点,而且有利于加深对树干水分运输与NSC存储关联机理的理解。

#### 3.2 非结构性碳水化合物浓度的纵向变化

白桦和紫椴的树干NSC具有相似的纵向变化趋势,大体上随树干升高而先降后升(图2)。这与Barbaroux等<sup>[8]</sup>报道的无梗花栎和欧洲山毛榉树干TNC浓度从树干胸高到顶部先降低后显著增加的结果相一致。但Sala和Hoch<sup>[26]</sup>发现,生长在干旱环境下的美国黄松(*Pinus ponderosa*)不同个体树干(边材近10年年轮)TNC浓度随树干升高而显著增加。Piispanen和Saranpää<sup>[14]</sup>报道,欧洲白桦树干的可溶性糖浓度随树干升高而增加,淀粉随之降低。Wong等<sup>[23]</sup>研究发现,在生长季,糖槭淀粉浓度随树干升高而显著增加;但生长季末期,淀粉浓度随树干升高而显著下降。可见,NSC的纵向分配格局不但与树种有关,而且受树木光合作用强度季节变化的影响。一般而言,树干上部往往存储更多的NSC(尤其是可溶性糖),可能与光合产物从冠层到地下的运输梯度一致<sup>[27]</sup>。同时,这也可能与树木的水分运输策略有关,因为树干上部更容易出现管道栓塞<sup>[28]</sup>,而NSC可以帮助树木修复栓塞<sup>[24,27,29]</sup>。白桦树干的糖淀粉比值随高度增加而增大,而紫椴的比值则随高度增加略有减小。这可能是白桦的TNC和可溶性糖浓度较低,为了保护树干高处脆弱的水分输导系统而增加可溶性糖的分配比例。

#### 3.3 非结构性碳水化合物浓度的种间差异

增加NSC存储是植物应对不良环境或潜在胁迫的对策之一<sup>[2,6,27,30]</sup>。因此,演替中后期树种倾向于存储更多的NSC,以便植物在受自然干扰(如昆虫取食、干旱等)后的恢复。然而,很少有研究将树

表3 温带树种胸高处树干总非结构性碳水化合物浓度

Table 3 Concentrations of total non-structural carbohydrates (TNC, % DM) at breast height of stem for temperate species

树种 Species	耐阴性 Shade tolerance	TNC (% DM)	取样时间 Sampling time	数据来源 Data source
大齿杨 <i>Populus grandidentata</i>	SIT	1.5	11月末 Late-Nov.	[32]
欧洲黑杨 <i>P. nigra</i>	SIT	1.5	9月初 Early-Sep.	[1]
颤杨 <i>P. tremuloides</i>	SIT	1.2	11月初 Early-Nov.	[33]
纸皮桦 <i>Betula papyrifera</i>	SIT	1.8	11月 Nov.	[34]
白桦 <i>B. platyphylla</i>	SIT	0.8	10-24	本研究 This study
鹅耳枥 <i>Carpinus betulus</i>	ST	4.0	10-01—02	[10]
阔叶椴 <i>Tilia platyphyllos</i>	ST	3.0	10-01—02	[10]
紫椴 <i>T. amurensis</i>	ST	4.2	10-29	本研究 This study
美国山毛榉 <i>Fagus grandifolia</i>	ST	3.0	11月 Nov.	[34]
欧洲山毛榉 <i>F. sylvatica</i>	ST	3.2	10月末 Late-Oct.	[22]
		3.8	10-01—02	[10]
欧洲甜樱桃 <i>Prunus avium</i>	ST	3.2	10-01—02	[10]
美洲红枫 <i>Acer rubrum</i>	ST	3.2	11月 Nov.	[34]
栓皮槭 <i>A. campestre</i>	ST	5.7	10-01—02	[10]
无梗花栎 <i>Quercus petraea</i>	ST	7.5	10-01—02	[10]

SIT:不耐阴树种 Shade intolerant species; ST:耐阴树种 Shade tolerant species.

木的 NSC 与其在森林演替中扮演的角色联系起来。

本研究结果支持上述观点。紫椴作为我国温带顶级群落——阔叶红松林的重要伴生树种,是耐阴的演替后期树种,其树干 NSC 浓度显著高于喜光的演替先锋树种白桦(表 2,图 1~2)。笔者综合分析了文献中生长季末期测定的散孔材树种树干胸高 TNC 数据(表 3)发现,喜光树种的 TNC 浓度显著低于耐阴树种( $F_{1,13} = 16.3$ ,  $P = 0.001$ ),这也说明了耐阴树种倾向于增加 TNC 储备。在光照充足的森林演替先锋阶段,喜光树种通过高强度的光合作用提高枝干生长速率,获取更多的光照,从而在竞争中取胜<sup>[5,16]</sup>。但在森林演替后期,林冠层阴蔽条件不利于喜光树种的生长,因 NSC 存储较低而死亡率较高<sup>[5,16]</sup>;耐阴树种的幼树则可以通过忍耐阴蔽、降低生长速率、增加 NSC 投入、抵抗取食压力等,在碳收支失衡时期增加存活机会,提高存活率。这一特征是耐阴树种年幼树木的存活机制<sup>[5-6,16,31]</sup>,在树木达到主林层而不再受光照胁迫时仍然得以保留下来。但这一观点是否适于环孔材和无孔材树种尚需进一步验证。

### 3.4 树干木质部 NSC 总量的估算误差

为了量化 NSC 的径向、纵向和种间变化对树干 NSC 储量估算的影响,笔者比较了 6 种不同取样方法。总体而言,白桦树干 NSC 储量的估测相对误差大于紫椴(图 3)。这主要是由于白桦的径向(尤其是树干上部)和纵向的相对变化较大,并不是由绝对变化所决定的。以往研究常用的 AR4 取样法(见数据分析)对两种树种 TNC 和可溶性糖总量估算的平

均误差超过  $\pm 10\%$ 。Gholz 和 Cropper<sup>[35]</sup>也指出,仅用外侧边材估算整个树干的 TNC 浓度将可能产生较大的误差。尽管 Gough 等<sup>[32]</sup>只钻取最外侧 4 cm 的木质部,但利用 Hoch 等<sup>[10]</sup>的散孔材和环孔材的径向梯度模拟树干 TNC 浓度径向变化可减小尺度上推的误差。

树干 NSC 的纵向变化是树干 NSC 储量估算中另一个不可忽略的因素。如果采用忽略 NSC 纵向变化的 AR 取样法,白桦可溶性糖总量的估算误差可高达 39.3% (图 3);而采用考虑了纵向变化的 R 和 D 两种取样方法,则估算误差大大降低。由于树干 NSC 的垂直梯度往往大于径向梯度,因此推荐在树干不同高度取样测定 NSC 浓度,进而上推估算整个树干的 NSC 储量,可以有效地降低树木或林分水平上 NSC 储量估算的不确定性。

致谢 感谢帽儿山森林生态站提供野外基础支持。

### 参考文献

- [1] Luo ZB, Calfapietra C, Liberloo M, et al. Carbon partitioning to mobile and structural fractions in poplar wood under elevated CO<sub>2</sub> (EUROFACE) and N fertilization. *Global Change Biology*, 2006, **12**: 272–283
- [2] Pan Q-M (潘庆民), Han X-G (韩兴国), Bai Y-F (白永飞), et al. Advances in physiology and ecology studies on stored non-structure carbohydrates in plants. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 2002, **19** (1): 30–38 (in Chinese)
- [3] Chapin FS, Schulze ED, Mooney HA. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1990, **21**: 423–447
- [4] Loewe A, Einig W, Shi L, et al. Mycorrhiza formation

- and elevated CO<sub>2</sub> both increase the capacity for sucrose synthesis in source leaves of spruce and aspen. *New Phytologist*, 2001, **145**: 565–574
- [5] Myers JA, Kitajima K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology*, 2007, **95**: 383–395
- [6] Poorter L, Kitajima K. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology*, 2007, **88**: 1000–1011
- [7] Magel E, Einig W, Hampp R. Carbohydrates in trees// Gupta AK, Kaur N, eds. Carbohydrate Reserves in Plants. Amsterdam: Elsevier Science, 2000.
- [8] Barbaroux C, Bréda N, Dufrêne E. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). *New Phytologist*, 2003, **157**: 605–615
- [9] Kramer PJ, Kozlowski TT. Physiology of Woody Plants. Orlando: Academic Press, 1979
- [10] Hoch G, Richter A, Körner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell and Environment*, 2003, **26**: 1067–1081
- [11] Wang X-C (王兴昌), Wang C-K (王传宽), Zhang Q-Z (张全智), et al. Growth characteristics of heartwood and sapwood of the major tree species in Northeastern China. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2008, **44**(5): 102–108 (in Chinese)
- [12] Spicer R. Senescence in secondary xylem: Heartwood formation as an active developmental program// Holbrook NM, Zwieniecki MA, eds. Vascular Transport in Plants. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2005: 457–475
- [13] Magel E, Jay-Allemand C, Ziegler H. Formation of heartwood substances in the stemwood of *Robinia pseudoacacia* L. II. Distribution of nonstructural carbohydrates and wood extractives across the trunk. *Trees: Structure and Function*, 1994, **8**: 165–171
- [14] Piispanen R, Saranpää P. Variation of non-structural carbohydrates in silver birch (*Betula pendula* Roth) wood. *Trees: Structure and Function*, 2001, **15**: 444–451
- [15] Yu L-M (于丽敏), Wang C-K (王传宽), Wang X-C (王兴昌). Allocation of nonstructural carbohydrates for three temperate tree species in Northeast China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2011, **35**(12): 1245–1255 (in Chinese)
- [16] Kobe RK. Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. *Oikos*, 1997, **80**: 226–233
- [17] Wang CK. Biomass allometric equations for 10 co-occurring tree species in Chinese temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 2006, **222**: 9–16
- [18] Gérard B, Bréda N. Radial distribution of carbohydrate reserves in the trunk of declining European beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science*, 2012, **63**: 625–644
- [19] Shi P, Körner C, Hoch G. End of season carbon supply status of woody species near the treeline in western China. *Basic and Applied Ecology*, 2006, **7**: 370–377
- [20] Buysse J, Merckx R. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue. *Journal of Experimental Botany*, 1993, **44**: 1627–1629
- [21] Zhan H-Z (詹鸿振), Liu C-Z (刘传照), Liu J-C (刘春). A study on biomass and nutrient content of hardwood-Korean pine forest. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 1990, **26**(1): 80–85 (in Chinese)
- [22] 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. *Tree Physiology*, 2002, **22**: 1201–1210
- [23] Wong BL, Baggett KL, Rye AH. Seasonal patterns of reserve and soluble carbohydrates in mature sugar maple (*Acer saccharum*). *Botany*, 2003, **81**: 780–788
- [24] Améglio T, Ewers FW, Cochard H, et al. Winter stem xylem pressure in walnut trees: Effects of carbohydrates, cooling and freezing. *Tree Physiology*, 2001, **21**: 387–394
- [25] Taylor AM, Gartner BL, Morrell JJ. Heartwood formation and natural durability: A review. *Wood and Fiber Science*, 2002, **34**: 587–611
- [26] Sala A, Hoch G. Height-related growth declines in ponderosa pine are not due to carbon limitation. *Plant, Cell and Environment*, 2009, **32**: 22–30
- [27] Sala A, Woodruff DR, Meinzer FC. Carbon dynamics in trees: Feast or famine? *Tree Physiology*, 2012, **32**: 764–775
- [28] Woodruff DR, Meinzer FC. Water stress, shoot growth and storage of non-structural carbohydrates along a tree height gradient in a tall conifer. *Plant, Cell and Environment*, 2011, **34**: 1920–1930
- [29] Nardini A, Lo Gullo MA, Salleo S. Refilling embolized xylem conduits: Is it a matter of phloem unloading? *Plant Science*, 2011, **180**: 604–611
- [30] Yin J-J (印婧婧), Guo D-L (郭大立), He S-Y (何思源), et al. Non-structural carbohydrate, N, and P allocation patterns of two temperate tree species in a semi-arid region of Inner Mongolia. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis* (北京大学学报·自然科学版), 2009, **45**(3): 519–527 (in Chinese)
- [31] Valladares F, Niinemets Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, **39**: 237–257
- [32] Gough CM, Flower CE, Vogel CS, et al. Whole-ecosystem labile carbon production in a north temperate deciduous forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2009, **149**: 1531–1540
- [33] Landhäußer SM, Lieffers VJ. Seasonal changes in carbohydrate reserves in mature northern *Populus tremuloides* clones. *Trees: Structure and Function*, 2003, **17**: 471–476
- [34] Richardson AD, Carbone MS, Keenan TF, et al. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytologist*, 2013, **197**: 850–861
- [35] Gholz HL, Cropper WP. Carbohydrate dynamics in mature *Pinus elliottii* var. *elliottii* trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 1991, **21**: 1742–1747

**作者简介** 张海燕,女,1984年生,博士研究生。主要从事树木生理生态研究。E-mail: ecozhanghy@126.com

**责任编辑** 李凤琴