

长白山岳桦体内碳素供应状况

周永斌¹ 吴栋栋¹ 于大炮²

(1. 沈阳农业大学林学院 沈阳 110161 ;2. 中国科学院沈阳应用生态研究所 沈阳 110016)

关键词: 岳桦;非结构性碳水化合物;树木线;长白山

中图分类号: S718.43 文献标识码: A 文章编号: 1001-7488(2010)03-0161-05

Carbon Supply Status in the *Betula ermanii* in Changbai Mountain

Zhou Yongbin¹ Wu Dongdong¹ Yu Dapao²

(1. Forestry College, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161;

2. Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016)

Abstract: The experimental sites were set on the north slope of Changbai Mountain. This paper investigated the tissue non-structural carbohydrates (NSC) content of *Betula ermanii* at the different elevations up to timberline during the growing season. The results indicated that the overall altitudinal trends of NSC in the *Betula ermanii* were increasing along elevation gradients, and no depletion of carbon reserves was found near the tree limit, suggesting that sink limitation determines woody plant life across this timberline ecotone community. The results also suggest that the stronger frost resistance of the plants located at a timberline elevation would be associated with their stronger synthesis of the carbohydrates.

Key words: *Betula ermanii*; nonstructural carbohydrates; timberline; Changbai Mountain

低温条件常常驱动的碳缺乏导致高海拔处植物生长缓慢,生长季的高寒低温更是限制高海拔地区树木向上分布的关键因素之一。高海拔地区的不利环境限制了林木的分布,从而形成各种森林分布的界限,即高山树木线(Tranquillini,1979;Körner,2003a)。全球高山树木线历经多年的争论仍未找到一种普适的、能够解释全球高山树木线现象的理论(Körner,1998;2003a;2003b)。一些学者总结了高山树木线成因的5类假说(Körner,1998;2003a;李迈和等,2005):1)热量(气候)控制假说(Perkins *et al.*,1995);2)干扰假说(Grace *et al.*,1993);3)更新繁殖障碍假说(Smith *et al.*,2003;Sveinbjörnsson *et al.*,1996;Wardle,1981);4)碳源限制假说(Schulze *et al.*,1967;Stevens *et al.*,1991);5)生长抑制假说(Tranquillini,1979;Körner,1998)。其中前3种假说都可以解释在一定地域的高山树木线现象,但就全球观点来说,“碳源限制”或“生长抑制”假说是最有可能在全球尺度上解释高山树木线现象的假说。“碳源限制”假说(source-limitation hypothesis)认为(Stevens *et al.*,1991):低温、干旱、生长季节较短及其他环境胁迫因素,限制了植物的光合同化功能,

使植物的碳吸收与碳消耗关系失调,导致碳供应不足,进而引起树木线的形成;而“生长抑制”假说(sink or growth-limitation hypothesis)(Körner,1998)的前提条件是碳供应充足(不存在“碳源受限”问题),低温导致充足的碳不能被生长所利用,从而使生长受限,导致高山树木线的形成。目前更多的研究支持“生长抑制”假说(Hoch *et al.*,2002;2003;Piper *et al.*,2006;Shi *et al.*,2006;2008;Smith *et al.*,2007),但这些树木线研究大都集中于针叶树种,对阔叶树的研究尚少,对长白山岳桦(*Betula ermanii*)树木线成因的研究则未见报道。

长白山岳桦天然林主要分布于海拔1700~2000m(石培礼等,2000;于大炮等,2004;周晓峰等,2002;邹春静等,2004),它是长白山高海拔地区的主要植被类型,对其碳素供应状况进行研究有助于了解岳桦适应高山环境的生理生态机制、检验高山树木线的形成机制,以及提供区域性树木线研究资料。因此,本文分析研究了长白山自然保护区内不同季节不同海拔岳桦非结构性碳水化合物(nonstructural carbohydrates,NSC)的含量(基于单位干物质量计算)变化,以期探讨长白山树木线形成的原因。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况 研究区位于长白山自然保护区内海拔 1 700~2 050 m 的北坡。土壤为山地生草森林土。冬季寒冷多风,夏季多雨湿润。年平均气温 $-2.3 \sim 3.8$ °C。无霜期为 74~83 天。年降水量 967.3~1 400.0 mm,降水量各年度季节分配变化较大。风大是该地区主要气候特征之一,风速 1 月最大 8 月最弱。积雪时间 199~219 天。在海拔 1 700~2 000 m 存有东亚地区最完整的岳桦林带,几乎为纯林,郁闭度在 0.4~0.6,平均树高 7~12 m,平均胸径 18~30 cm。在海拔 2 000 m 以上,以斑块状镶嵌分布于高山苔原带,并逐渐向上扩展(石培礼等, 2000;陈大珂等, 1985)。

1.2 研究方法 1) 取样 根据岳桦林在长白山北坡的分布特征,在研究区域选取 5 个具有代表性的样点(A1:1 700 m, A2:1 800 m, A3:1 900 m, A4:2 000 m, A5:2 050 m)。在每个样点采用样圆法,以随机选择的若干株岳桦对象木($n \geq 5$)为中心,测量半径 10 m 以内所有岳桦林木的胸径、树高,并根据调查结果选定 5 株具有平均长势的样树。采样日期分别为 2008 年 6 月 20 日(生长季节初期)、7 月 15 日(生长季节中期)和 8 月 25 日(生长季节末期),每次采样时间为 9:00—14:00。采样时分别平行采集叶、枝及(树干)木质部样品。叶样取自新梢中部的成熟叶片,4 个方位等量取样进行混合;枝样取 1 年生直径 < 3 mm 的带皮枝条;木质部取样用直径 5 mm 的生长锥,在胸高处平行于斜坡的相对两侧分别钻取 2 个树芯,每树芯截取外侧 3 cm 木质部混合成每木木质部样。所取样品统一编号,立即放入冷藏箱中并马上送实验室进行各项指标的测定,每一指标重复 3 次。

2) 可溶性糖含量的测定 测定方法参照上海植物生理学会(1985)的《植物生理学实验手册》,略作修改。

可溶性糖的提取:将植物样品材料在 105 °C 杀青,后于 80 °C 烘干至恒质量,磨碎后称取 0.1 g 样品,加入 80% 乙醇 10 mL,于沸水浴中提取 10 min,然后 4 000 $r \cdot \min^{-1}$ 离心 10 min,收集上清液于 50 mL 容量瓶中,反复 3 次,合并上清液,定容,即为可溶性糖提取液。

蒽酮试剂的配制:取 100.0 mg 蒽酮溶于 100 mL 70% 稀 H_2SO_4 (76 mL 浓 H_2SO_4 加到 30 mL 水中),冷却至室温后使用(临用新配)。

可溶性总糖含量测定:取 0.1 mL 可溶性糖提取

液,加入 5 mL 蒽酮试剂,90 °C 水浴中反应 15 min,测定 OD_{620} 。以不含提取液的上述反应混合液作空白调零,制作标准曲线。

3) 叶片淀粉含量的测定 采用高氯酸法(Wang *et al.*, 1993),用上述离心后的沉淀物测定植物样品中的淀粉含量。沉淀物加入体积分数 30% 的高氯酸 10 mL,静置过夜,然后于 80 °C 水浴中继续准确提取 10 min,冷却,4 000 $r \cdot \min^{-1}$ 离心 10 min,取上清液定容到 50 mL 的容量瓶中,用蒽酮比色法测定 620 nm 波长下的消光值,再根据葡萄糖的标准曲线计算出淀粉的含量。

1.3 数据分析方法 NSC 含量 = 可溶性总糖含量 + 淀粉含量。数据统计分析采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同数据组间的差异, $P < 0.05$ 为差异显著,用 Excel 2003 软件制图。

2 结果与分析

2.1 岳桦叶片 NSC 含量的变化 由图 1 可以看出:6 月,岳桦叶片中的 NSC 含量(干质量)随海拔升高呈增加的趋势,在 A5 处达到最大值,各海拔含量均与 A5 差异显著;7 月,岳桦叶片中的 NSC 含量随海拔升高亦呈增加的趋势,在 A5 处达到最大值,A1, A2, A3 之间差异不显著,但与 A5 差异均显著;8 月,岳桦叶片中的 NSC 含量随海拔升高变化不明显,除最低值 A1 外,各海拔之间差异不显著,但本研究另外观察到随海拔升高,叶片不断变小,岳桦比叶面积随海拔升高不断降低,换算为单位面积的质量后,则 NSC 含量随海拔升高呈增加的趋势,即各海拔之间含量差异显著。此外,淀粉含量与可溶性总糖含量的比值,在不同月份的叶片中均表现出随海拔升高而不断减小的趋势,以 7 月最为显著,从 0.91 降低到 0.72,即淀粉含量占 NSC 含量的比例不断降低。

2.2 岳桦枝条 NSC 含量的变化 图 2 表明,枝条中 NSC 含量变化与叶片比较相似。6 月,岳桦枝条中的 NSC 含量随海拔升高变化不显著,除在 A1 处达到最小值外,其余各海拔之间差异不显著;7 月,岳桦枝条中的 NSC 含量随海拔升高呈增加的趋势,但只有 A1 与 A3, A4, A5 差异均显著,其余各海拔之间含量差异不显著;8 月,岳桦枝条中的 NSC 含量随海拔升高呈增加的趋势,其中 A1, A2, A3 之间以及 A4(树木线), A5 之间差异不显著,但这两者之间差异显著。此外,淀粉含量与可溶性总糖含量的比值,在不同月份的叶片中均表现出随海拔升高而不断减小的趋势,以 7 月最为显

著,从 0.93 降低到 0.65,即淀粉含量占 NSC 含量的比例不断降低。

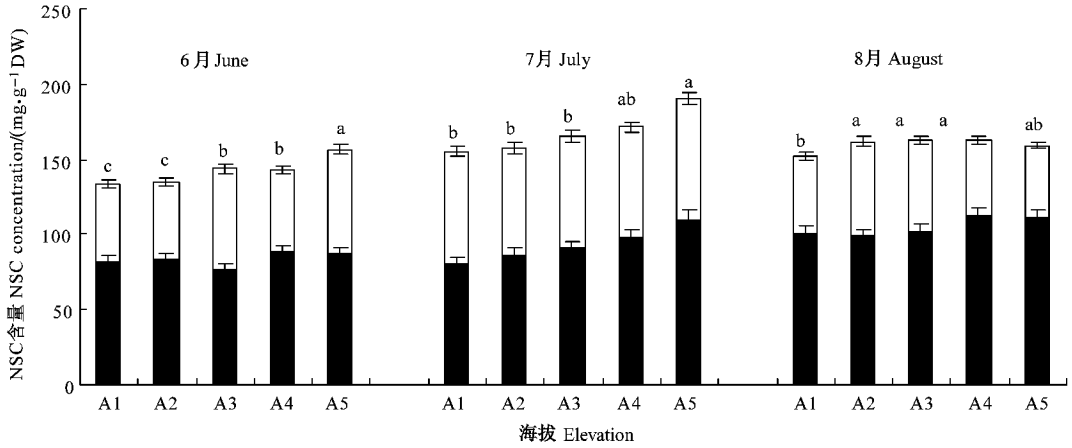


图 1 岳桦叶片非结构性碳水化合物(NSC)含量

Fig. 1 Concentrations of non-structural carbohydrates (NSC) in leaves of *B. ermanii*

A1 1 700 m ;A2 1 800 m ;A3 1 900 m ;A4 2 000 m ;A5 2 050 m .

不同字母为 0.05 显著水平 Different letters indicate significant differences at the 0.05 level among elevations by LSD test. 下同 The same below .

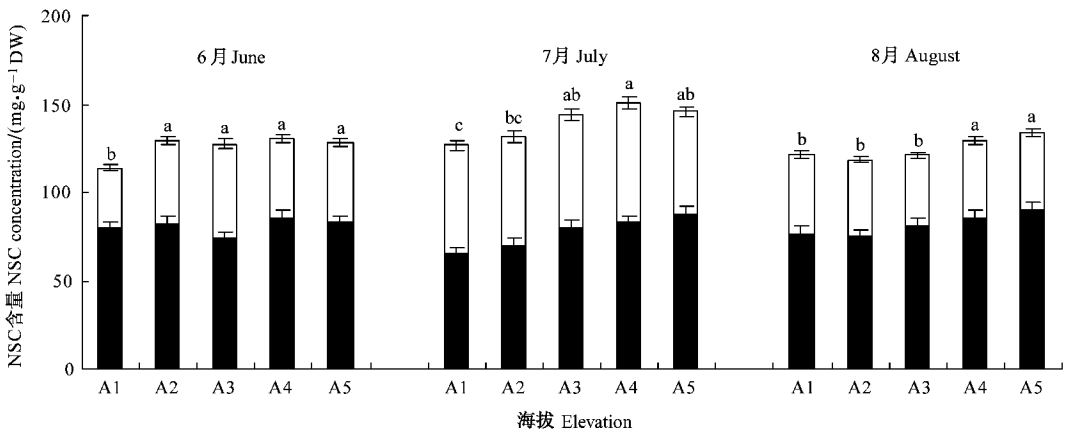


图 2 岳桦枝条非结构性碳水化合物(NSC)含量

Fig. 2 Concentrations of non-structural carbohydrates (NSC) in branch of *B. ermanii*

2.3 岳桦树干木质部 NSC 含量的变化 由图 3 可以看出,树干木质部中的 NSC 含量比较稳定。6 月,岳桦树干木质部中的 NSC 含量随海拔升高变化不明显,除在 A4 处达到最大值外,其余各海拔差异不显著;7 月,岳桦树干木质部中的 NSC 含量随海拔升高呈增加的趋势,表现在 A1 ,A2 与 A5 之间差异均显著;8 月,岳桦树干木质部中的 NSC 含量随海拔升高增加的趋势不显著,只在 A2 与 A5 之间差异显著。

综合图 1 2 3 可以看出,同一海拔,岳桦不同器官中 NSC 含量在同一季节由低到高的顺序均为叶片、枝条、树干木质部,叶片是主要的碳素供应者。岳桦不同器官中淀粉含量与可溶性总糖含量的比值由低到高的顺序也为叶片、枝条、树干木质部,在叶片和枝条中比值低于 1,在树干木质部中比值大于

3,可见在岳桦树干内淀粉是主要的碳源。

3 结论与讨论

高海拔地区具有高寒低温和强烈辐射等不利于植物生长的生态条件,长期生长于此环境下的林木既需要足够的碳水化合物维持其生长,也需要充足的可溶性碳水化合物来提高其在低温环境下的生存能力(Körner 2003)。在森林植物中,碳的贮藏形式是 NSC(包括淀粉、蔗糖、葡萄糖和果糖等)和脂肪(Fischer *et al.* ,1991)。研究植物体内储存的碳水化合物含量及其季节变化,可以了解植物体内碳素的供应状况及其对树木线形成的影响(Körner ,2003 ;李迈和等 2005 ;Li *et al.* ,2001 ;2002)。NSC 是植物休眠后恢复生长的主要碳供应者,并能在植物光合作用不足时起到缓冲作用(Li *et al.* ,2002)。植物组

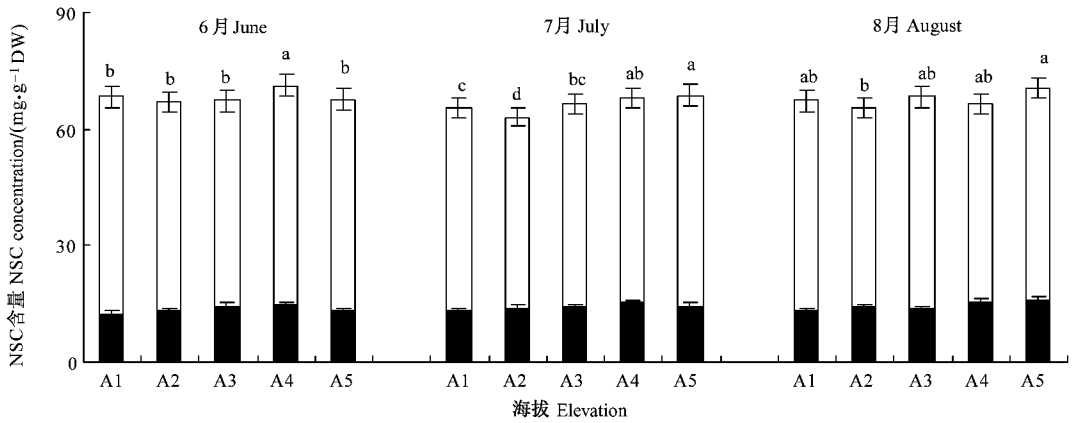


图3 岳桦树干木质部非结构性碳水化合物(NSC)含量

Fig. 3 Concentrations of non-structural carbohydrates (NSC) in stem wood of *B. ermanii*

组织中的 NSC 含量可被看作是植物碳同化与碳消耗之间平衡关系的结果(Chapin *et al.*, 1990), 组织中的 NSC 含量高于正常生长的组织意味着碳供应充足, 没有碳限制; 碳储备缺乏(或周期性缺乏)则意味着碳供给不足。因此, 通过与较低海拔正常生长的树木组织中的 NSC 含量进行比较, 可以检验生长在高海拔上限的林木是否碳供应不足或生长受限制(Hoch *et al.*, 2002; 2003)。

本研究显示, 6、7月, 不同海拔长白山岳桦叶片中的 NSC 含量差异均显著, 而8月不显著, 但换算为单位面积的质量后, 则差异显著。这可能与采用干物质作为计算单位有关, 因为随海拔升高, 植物组织细胞的变小和细胞壁厚度的增加, 从而会导致得出 NSC 的质量分数比实际值低。类似的情况见于 Piper 等(2006)的研究报告。6、7月, 枝条中的 NSC 含量在不同海拔间差异不十分显著, 8月, 枝条中的 NSC 含量在树木线(A4)附近差异比较显著, 这可能是因为 6、7月处于生长季初期, 叶片处于发育早期和生长期, 根据同化物就近分配理论, 其同化产物主要用于自身生长, 这导致枝条不能从叶片获得充足的碳素; 而8月, 叶片已经成熟, 与生长在低海拔的同一树种相比, 树木线附近的叶片光合作用并没有明显减弱(李迈和等, 2005; Piper *et al.*, 2006), 使得枝条能从叶片获得充足的碳素, 而高海拔较低的夜间温度减少了植物的呼吸损耗(Tranquillini, 1979; Wieser, 1997), 于是随海拔升高枝条中积累的碳素增加, 并在树木线处达到比较显著的差异。不同月份, 树干木质部中的 NSC 含量随海拔升高差异不显著, 这反映了树干碳素含量的相对稳定性。不同月份, 同一器官(叶片或枝条)中的可溶性糖在 NSC 含量中所占的比例均随海拔升高而增加, 淀粉则相反, 这与可溶性碳水化合物能增强植物抗寒性的传统理

论相吻合(潘庆民等, 2002), 但与 Shi 等(2006; 2008)的研究结果不同, 这与海拔升高、温度降低, 植物为抵御低温逆境而改变碳投资方向, 向着增加可溶性糖的方向转化有关。此外, 不同器官 NSC 含量的差异也不同, 枝叶中可溶性糖含量明显高于树干木质部, 这与枝叶距离光合器官近和本身是光合器官从而能够积累较高浓度有关, 而淀粉作为贮藏物质, 一般在木质部中和根系中积累较多。

从上述分析可以清楚看出, 不同月份, 长白山树木线(A4)及其以上(A5)地区的岳桦林木, 各种器官中均含有较多的非结构性碳水化合物, 并不低于甚至显著高于低海拔的含量, 因此不存在“碳供应不足”现象。与 Hoch 等(2003)和 Shi 等(2006; 2008)的研究结果相似, 支持 Körner(1998)关于温带树线并非由“碳供应不足”导致的观点。此外, 岳桦林木体内供应充足的非结构碳水化合物, 塑造了其极强的抗性, 为其能够适应高寒生境, 在短暂的生长季内完成它的整个生活周期, 奠定了坚实的生理生化基础。

参 考 文 献

- 陈大珂, 冯宗炜. 1985. 长白山系高山及亚高山植被 // 中国科学院长白山森林生态系统定位站. 森林生态系统研究. 北京: 中国林业出版社, 49-56.
- 李迈和, Kröuchi N. 2005. 全球高山林线研究现状与发展方向. 四川林业科技, 26(4): 36-42.
- 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 等. 2002. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展. 植物学通报, 19(1): 30-38.
- 上海植物生理学会. 1985. 植物生理学实验手册. 上海: 上海科学技术出版社, 134-138.
- 石培礼, 李文华. 2000. 长白山林线交错带形状与木本植物向苔原侵展和林线动态的关系. 生态学报, 20(4): 573-580.
- 于大炮, 周莉, 董百丽, 等. 2004. 长白山北坡岳桦种群结构及动态分析. 生态学杂志, 23(5): 30-34.

- 周晓峰, 王晓春, 韩士杰, 等. 2002. 长白山岳桦 - 苔原过渡带动态与气候变化. 地学前缘 9 (1): 227 - 231.
- 邹春静, 王晓春, 韩士杰. 2004. 长白山岳桦种群过渡带位置的研究. 应用生态学报, 15 (12): 2217 - 2220.
- Chapin F S, Schulze E D, Mooney H A. 1990. The ecology and economics of storage in plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 21 : 423 - 447.
- Fischer C, Höll W. 1991. Food reserves of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.): I. Seasonal changes in the carbohydrate and fat reserves of pine needles. Trees, 5 : 187 - 195.
- Grace J, James J. 1993. Physiology of trees at treeline// Alden J. Forest development in cold climates. New York : Plenum Press, 105 - 114.
- Hoch G, Körner C. 2003. The carbon charging of pines at the climate treeline : a global comparison. Oecologia, 135 : 10 - 21.
- Hoch G, Popp M, Körner C. 2002. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. Oikos, 98 : 361 - 374.
- Körner C. 2003a. Alpine plant life : functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2nd ed. Berlin : Springer.
- Körner C. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. Oecologia, 115 : 445 - 459.
- Körner C. 2003b. Carbon limitation in trees. Journal of Ecology, 91 : 4 - 17.
- Li M H, Hoch G, Körner C. 2001. Spatial variability of mobile carbohydrates within *Pinus cembra* trees at the Alpine treeline. Phytos, 41 : 203 - 312.
- Li M H, Hoch G, Körner C. 2002. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. Trees, 16 : 331 - 337.
- Perkins T D, Adams G T. 1995. Rapid freezing induces winter injuring symptomatology in red spruce foliage. Tree Physiology, 15 : 259 - 266.
- Piper F, Cavieres L, Reyes-Diaz M, et al. 2006. Carbon sink limitation and frost tolerance control performance of the tree *Kageneckia angustifolia* D. Don (Rosaceae) at the treeline in central Chile. Plant Ecology, 185 : 29 - 39.
- Schulze E D, Mooney H A, Dunn E L. 1967. Wintertime photosynthesis of bristlecone pine (*Pinus aristata*) in the White Mountains of California. Ecology, 48 : 1044 - 1047.
- Shi P, Körner C, Hoch G. 2006. End of season carbon supply status of woody species near the treeline in western China. Basic and Applied Ecology, 7 : 370 - 377.
- Shi P, Körner C, Hoch G. 2008. A test of the growth-limitation theory for alpine tree line formation in evergreen and deciduous taxa of the eastern Himalayas. Functional Ecology, 22 : 213 - 220.
- Smith A M, Stitt M. 2007. Coordination of carbon supply and plant growth. Plant, Cell and Environment, 30 : 1126 - 1149.
- Smith W K, Germino M J, Hancock T E, et al. 2003. Another perspective on altitudinal limits of alpine timberlines. Tree Physiology, 23 : 1101 - 1112.
- Stevens G C, Fox J F. 1991. The causes of treeline. Annual Review of Ecology and Systematics, 22 : 177 - 191.
- Sveinbjörnsson B, Kauhanen H, Nordell O. 1996. Treeline ecology of mountain birch in the Tornetrask area. Ecological Bulletins, 45 : 65 - 70.
- Tranquillini W. 1979. Physiological ecology of the alpine timberline : tree existence at high altitude with special reference to the European Alps. Berlin : Springer, 1 - 137.
- Wang F, Sanz A, Brenner M L, et al. 1993. Sucrose synthase, starch accumulation, and tomato fruit sink strength. Plant Physiology, 101 : 321 - 327.
- Wardle P. 1981. Is the alpine timberline set by physiological tolerance reproductive capacity, or biological interactions. Proceedings of the Ecological Society of Australia, 11 : 53 - 66.
- Wieser G. 1997. Carbon dioxide gas exchange of cembra pine (*Pinus cembra*) at the alpine timberline during winter. Tree Physiology, 17 : 473 - 477.

(责任编辑 郭广荣)