

林分密度和种植点配置对杨树各器官非结构性碳水化合物影响

曹鹏鹤, 徐璇, 孙杰杰, 王玉超, 韩梦华,
郭佳欢, 冯会丽, 王维枫

(南京林业大学 生物与环境学院, 江苏 南京 210037)

摘要: 【目的】探究林分密度和种植点空间配置对树木各器官非结构性碳水化合物 (NSC) 的影响, 了解杨树 *Populus* 在生长季的碳代谢特征。【方法】试验林分以密度为一级因素, 种植点配置为二级因素, 采用嵌套设计。于‘南林 95’杨 *P. × euramericana* ‘Nanlin 95’ 生长季 (7 月) 选取叶、枝、树干和粗根 4 个器官, 测定各个器官中 NSC (可溶性糖和淀粉) 的质量分数。【结果】在生长季, 杨树各器官中可溶性糖质量分数从大到小依次为叶、根、枝、干, 淀粉质量分数从大到小依次为干、根、枝、叶。不同林分密度和种植点配置的杨树叶中可溶性糖质量分数差异极显著 ($P < 0.01$), 根中可溶性糖和淀粉质量分数受种植点配置影响极显著 ($P < 0.01$), 总体上枝和树干受林分密度和种植点配置影响差异不显著。尽管林分 NSC 总储量在 2 种密度间 (278 和 400 株·hm⁻²) 差异不显著, 但林分 NSC 总储量在种植点配置间差异显著 ($P < 0.05$)。【结论】在生长季, 苏北地区杨树优先将碳资源供给地上部分, 其中首要的储存器官是树干。一定密度范围内 (278~400 株·hm⁻²), 杨树叶中可溶性糖随林分密度增大而升高。林分密度相同时, 正方形的种植点配置方式更有助于杨树个体对 NSC 的积累, 促进植株生长发育, 增强林分的固碳潜力。图 6 表 2 参 35

关键词: 可溶性糖; 淀粉; 非结构性碳水化合物 (NSC); 林分密度; 种植点配置; 杨树

中图分类号: S718.5 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2022)02-0297-10

Effects of stand density and spacing configuration on the non-structural carbohydrate in different organs of poplar

CAO Penghe, XU Xuan, SUN Jiejie, WANG Yuchao, HAN Menghua,
GUO Jiahuan, FENG Huili, WANG Weifeng

(College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China)

Abstract: [Objective] With an exploration of the effects of stand density and spacing configurations on the non-structural carbohydrate (NSC) of poplar throughout the growing season, this study is aimed to investigate the NSC concentration in various organs of poplar under different stand conditions. [Method] Employing the nested design with density set as the first factor and plant spacing set as the second factor, foliage, branches, stems, and roots of *Populus × euramericana* ‘Nanlin 95’ were sampled from the experimental stands, in July, their poplar growing season before the soluble sugar and starch in each of them were measured. [Result] The soluble sugar content in the four organs of poplar followed the order of foliage > root > branch > stem during the growing season whereas the starch concentration followed the order of stem > root > branch > foliage. There was a significant difference in the content of soluble sugar among poplar leaves with different densities and plant spacings ($P < 0.01$). The contents of soluble sugar and starch in roots

收稿日期: 2021-03-15; 修回日期: 2021-10-30

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31700555); 江苏省自然科学基金资助项目 (BK20170927)

作者简介: 曹鹏鹤 (ORCID: 0000-0003-4918-3613), 从事森林生态系统碳循环研究。E-mail: caopenghe0428@163.com。通信作者: 王维枫 (ORCID: 0000-0002-9752-6185), 教授, 博士, 博士生导师, 从事森林生态学和气候变化下森林生态系统适应性经营研究。E-mail: wang.weifeng@njfu.edu.cn

were significantly affected by the spacing configurations ($P < 0.01$), while the influence of stand density and spacing configuration on NSC in branch and stem was not significant and the total NSC content of stand was not significantly affected by stand densities (a comparison between 278 and 400 plants $\cdot$ hm $^{-2}$), but significantly affected by spacing configurations ($P < 0.05$). [Conclusion] For poplars in northern Jiangsu Province during the growing season, the carbon resources are generally distributed to the parts above the ground with the stems as the primary storage organ. Within a certain density range (278–400 plants $\cdot$ hm $^{-2}$), the sugar content in poplar leaves would increase with an increase in density. With the same stand densities, the square configuration would be conducive to the accumulation of NSC in poplar organs, which could in turn promote plant growth and stand development, increasing the carbon sequestration potential of the stand. [Ch, 6 fig. 2 tab. 35 ref.]

Key words: soluble sugar; starch; non-structural carbohydrate(NSC); stand density; spacing configuration; poplar

植物通过光合作用固定大气中的碳并产生碳水化合物,不同的碳水化合物在植物生长发育过程中的作用不同^[1]。结构性碳水化合物(SC)主要用于植物的结构组织构建,非结构性碳水化合物(NSC)参与植物的生理代谢和渗透调节等过程,是植物进行生理调节的物质基础^[2]。葡萄糖、果糖和蔗糖等可溶性糖及淀粉,是NSC的主要组成部分^[3]。植物利用可溶性糖调节自身生理状态,同时将部分碳水化合物合成淀粉作为储能物质。当植物面临碳资源不足时,可将淀粉再活化形成可溶性糖以及时补充碳资源^[4]。植物体内的NSC水平受生物和环境因素影响较大,土壤水分、气温、光照、损伤、常绿树种的叶龄以及植物自身休眠与否等^[5-6]都在不同程度上调控着植物体内的NSC水平^[7-8]。除此之外,所有影响植物生长的因素也都会改变NSC在不同器官间的分配格局。NSC及其组分的含量水平是植物在不同生长阶段中碳收支平衡的体现,反映了植物的生长状态和碳代谢差异^[9],因此对树木中NSC进行探究是研究树木适应性和固碳潜力的关键。

林分密度和种植点配置是人工林造林的重要技术措施,合理的林分密度和空间配置有助于植株的良好生长,可以优化树木生长的地上空间结构。林分密度与种植点配置共同调控了地上部分和地下根系的协调发展和碳分配格局。不同的造林方式通过改变林分采光时间、光照角度和林分内微环境的气象条件等影响地上冠层的光合作用,同时也作用于林分地下根系生长及其对水肥的吸收效率。研究表明:林分密度影响造林树种的生长状况(树高、胸径等)^[10]和林下土壤理化性质^[11]等。不同林分密度和栽种配置可构建不同的生长空间,林木在不同的生长空间中调节碳资源在各组织间的分配,加强自身的竞争能力和对环境的适应性。有研究指出:红桦 *Betula albosinensis* 幼苗的光合适应性受林分密度的调控,随林分密度的增加,苗木的二氧化碳同化率升高^[12]。林分密度对不同树种碳分配的影响各异,高密度林分中紫果云杉 *Picea purpurea* 针叶中淀粉和可溶性糖含量均表现为较高水平^[13],并且林分密度增大也能够促进杂交杨 *Populus canadensis*×*Populus maximowiczii* 向地下部分投资碳资源^[14]。然而也有研究表明:苹果 *Malus* × *domestica* 中低密度配置时,具有更高的可溶性糖和NSC含量^[15]。当林分密度为中低水平时,林分环境中土壤微生物多样性较高,碳代谢能力更强^[16]。林分密度对不同树种NSC含量的影响存在差异,密度影响树木各器官NSC分布仍需进一步探讨。种植点配置对树木的生物特性也有一定的影响,相比于长方形种植点配置,正方形配置中的林分板材质量更优^[17],并且林分根系生长空间更加均一,根系对养分的吸收能力更高^[18]。然而关于种植点配置对树木内部各器官NSC分布影响的相关研究较少。

NSC代谢是生态系统中植物碳循环过程重要的组成部分^[19],对NSC的合理分配和调节是植物生长发育的基础。杨树 *Populus* 作为一种快速生长型的落叶乔木,具有明显的生长季和休眠季之分,树木在生长季对养分的快速消耗使NSC在各器官之间的分配特征更加明显。因此,本研究以苏北地区杨树人工林为研究对象,对不同林分密度和种植点配置下树木中NSC的分配和利用进行了研究,以期营造高效固碳人工林提供科学参考。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

本研究地位于江苏省宿迁市泗洪林场马浪湖分场(33°33'N, 118°32'E),地处江苏中北部洪泽湖

西岸，属北亚热带和暖温带季风气候交界区，年平均气温为 14.4 ℃，无霜期为 197 d，年平均降水量为 973 mm，降水主要集中在 6—8 月，土壤母质为洪泽湖淤积土，土壤质地多为中壤至轻黏。

研究地中栽植的杨树品种为‘南林 95’杨 *Populus × euramericana* ‘Nanlin 95’，杨属 *Populus* 黑杨派，具有品质优良、环境适应性广、速生等特点，是长江中下游区域人工造林的主栽品种之一。于 2007 年以 1 年生带根幼苗进行试验林造林^[20]。该试验林以高 (400 株·hm⁻²)、低 (278 株·hm⁻²) 2 个种植密度造林，在高、低林分密度下均设置有正方形和长方形 2 种植点配置 (表 1)。不同林分密度和种植点配置下各设置 3 个 30 m × 60 m 的试验小区 (3 个重复)，并使用胸径尺和激光测距测高仪 (Nikon F550，日本) 调查了整个林分中共计 632 棵杨树的胸径 (cm) 和树高 (m) 用于估算生物量。

表 1 试验林分及其土壤 0~20 cm 土层概况

Table 1 Basic status of experimental stands and basic characters of 0~20 cm soil layer

林分密度/(株·hm ⁻²)	株行距	种植点配置	平均树高/m	平均胸径/cm	土壤pH
400 (高密度)	3.0 m×8.0 m	长方形	21.63 ± 2.30	21.20 ± 2.60	6.69 a
	5.0 m×5.0 m	正方形	23.37 ± 3.02	22.21 ± 3.05	6.64 a
278 (低密度)	4.5 m×8.0 m	长方形	23.06 ± 2.30	25.25 ± 3.23	6.54 a
	6.0 m×6.0 m	正方形	25.86 ± 2.84	27.15 ± 3.41	6.77 a

说明：土壤pH数据后相同字母表示差异不显著($P>0.05$)

1.2 样品采集

于 2018 年 7 月中旬 (杨树生长季)，分别在高密度正方形配置 (400 株·hm⁻²，5.0 m × 5.0 m)、高密度长方形配置 (400 株·hm⁻²，3.0 m × 8.0 m)、低密度正方形配置 (278 株·hm⁻²，6.0 m × 6.0 m) 和低密度长方形配置 (278 株·hm⁻²，4.5 m × 8.0 m) 的样地中选取 2 株与标准木相似的、健康、直立、生长状态良好和无病虫害的样株进行取样。每样株取健康叶片 (大于 30 片) 和 1 年生嫩枝 (3~5 枝，干质量大于 10 g)，叶和枝样品均采集于冠层中上部向阳位置^[21]，采样时间为 8:00—11:00。使用生长锥在胸径处于南北向、东西向各钻取树干木芯样品 2 支，在距离根茎 50 cm 位置处人工挖掘 2~10 mm 的粗根样品 (由于细根采集样本过少，不作为研究对象)，将采集好的样品立刻装入配有冰板的保温箱中低温保存并带回实验室备用 (<24 h)。在实验室将样品清洗干净后，放入烘箱中 65 ℃ 烘干至恒量，然后用组织研磨仪磨粉，室温避光处保存待测。

1.3 测定指标

采用改进的苯酚硫酸法^[22]提取样品中的淀粉和可溶性糖，根据可溶性糖和淀粉的不同紫外吸光值，计算单位组织样品中的可溶性糖和淀粉的质量分数 (可溶性糖和淀粉占 NSC 的绝大部分，本研究以可溶性糖和淀粉质量分数之和为 NSC 总量^[23])。

1.4 NSC 库估算

根据生物量方程，来估算杨树各器官的生物量^[24]。各器官中 NSC 储量由 NSC 含量和生物量计算得出，单株 NSC 储量通过各个器官中 NSC 储量加权得出，林分 NSC 储量由林分密度和单株 NSC 储量计算得到。

$$\lg W_{\text{叶}} = 0.4489 \lg (D^2 H) - 1.1455; \quad (1)$$

$$\lg W_{\text{枝}} = 0.9911 \lg (D^2 H) - 2.3791; \quad (2)$$

$$\lg W_{\text{干}} = 1.0659 \lg (D^2 H) - 2.1305; \quad (3)$$

$$\lg W_{\text{根}} = 0.7061 \lg (D^2 H) - 1.2588. \quad (4)$$

式 (1)~(4) 中： $W_{\text{叶}}$ 为叶生物量； $W_{\text{枝}}$ 为枝生物量； $W_{\text{干}}$ 为树干生物量； $W_{\text{根}}$ 为根生物量； D 为胸径 (cm)； H 为树高 (m)。

1.5 数据处理

采用嵌套方差分析法，分析不同林分密度和种植点配置间杨树人工林总 NSC 储量以及个体单株

叶、枝、干和根中 NSC 及组分含量的差异性水平, 显著水平为 0.05。使用单因素方差分析 (ANOVA) 比较杨树不同器官间 NSC 及其组分含量的差异性, 并使用最小显著差异法 (LSD) 进行多重对比 ($P < 0.05$)。利用 Pearson 相关分析法, 估算杨树各器官 NSC 及组分含量间的相关关系。以上分析均使用 SPSS 23.0 完成, 用 Origin 2017 作图。

2 结果与分析

2.1 杨树各器官的 NSC 质量分数

从图 1 可见: 杨树各器官的 NSC 及其组分质量分数存在显著差异 ($P < 0.05$), 从叶、枝、到干的可溶性糖质量分数依次递减, 到根部有所升高。杨树各器官中的淀粉质量分数从树干位置 (最高) 开始, 向地上部分 (枝、叶) 和地下部分递减, 而 NSC 总量在各个器官中从大到小依次为根、枝、叶、干。杨树叶、枝、干、根的可溶性糖质量分数占 NSC 总量的比例分别为 62.3%、33.2%、15.9% 和 36.8%, 淀粉质量分数占 NSC 总量的比例分别为 37.7%、66.8%、84.1% 和 63.2%。

从图 2 可见: 养分利用的就近原则使 NSC 及组分质量分数的显著相关关系主要发生在相邻器官之间。枝中可溶性糖分别与叶的 NSC 和淀粉呈显著负相关关系 ($P < 0.05$); 树干可溶性糖与根的 NSC 及各组分均为显著正相关 ($P < 0.05$)。器官内部 (叶、根) 对碳资源的利用与储存则主要表现为显著正相关 ($P < 0.05$), 体现了 NSC 及组分在不同器官间以及器官内调节与分配关系的多样性。

2.2 不同林分密度和种植点配置下杨树各器官可溶性糖质量分数

从图 3 可见: 林分密度对不同器官中可溶性糖质量分数的影响存在差异。不同林分密度下杨树叶中可溶性糖质量分数差异极显著 ($P < 0.01$), 枝、干和根中可溶性糖质量分数则不受林分密度影响。种植点配置对可溶性糖质量分数的影响因器官而异, 不同配置下杨树叶、根中的可溶性糖质量分数差异极显著 ($P < 0.01$), 树干中可溶性糖质量分数差异显著 ($P < 0.05$), 枝中可溶性糖质量分数在不同配置间差异不显著。

根与叶中可溶性糖分布相一致, 均为同密度下正方形配置高于长方形配置。不同配置林分杨树树干中可溶性糖表现趋势不同, 高密度林分表现为正方形配置大于长方形配置, 而低密度林分则表现为正方形配置小于同密度下的长方形配置。

2.3 不同林分密度和种植点配置下杨树各器官淀粉质量分数

从图 4 可见: 杨树地上部分各器官中淀粉质量分数均不受林分密度和种植点配置的影响。林分密度对地下部分 (根) 的淀粉影响也不显著, 然而不同种植点配置对杨树根中淀粉质量分数的影响差异极显著 ($P < 0.01$)。高密度下, 正方形配置的杨树根中淀粉质量分数极显著高于长方形配置 ($P < 0.01$); 与之相似, 低密度林分条件下正方形配置的杨树根中淀粉同样极显著高于长方形配置 ($P < 0.01$)。

2.4 不同林分密度和种植点配置下杨树各器官 NSC 质量分数

从图 5 可见: 杨树叶中 NSC 质量分数在不同林分密度间差异显著 ($P < 0.05$), 其他器官中 NSC 质量分数受林分密度影响差异不显著, 高密度林分的杨树叶中 NSC 质量分数显著高于低密度林分。叶中 NSC 质量分数受种植点配置的影响显著 ($P < 0.05$), 根中 NSC 质量分数受种植点配置的影响极显著 ($P < 0.01$), 其他器官中 NSC 质量分数在不同林分密度和种植点配置下差异不显著。整体上, 相同林分密度的杨树叶和根中 NSC 质量分数均表现为对应的正方形配置大于长方形配置。

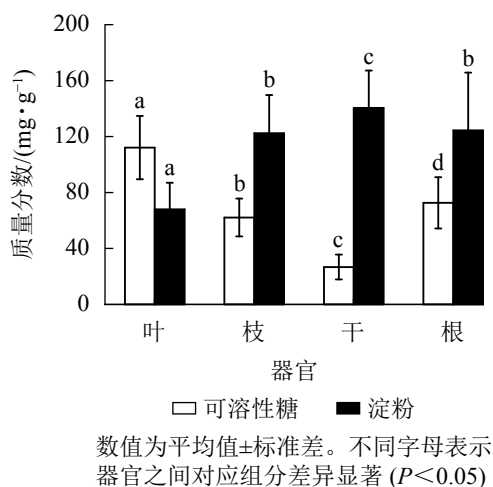


图 1 杨树不同器官的非结构性碳水化合物 (NSC) 质量分数

Figure 1 Non-structural carbohydrates (NSC) concentrations in the different organs of poplar

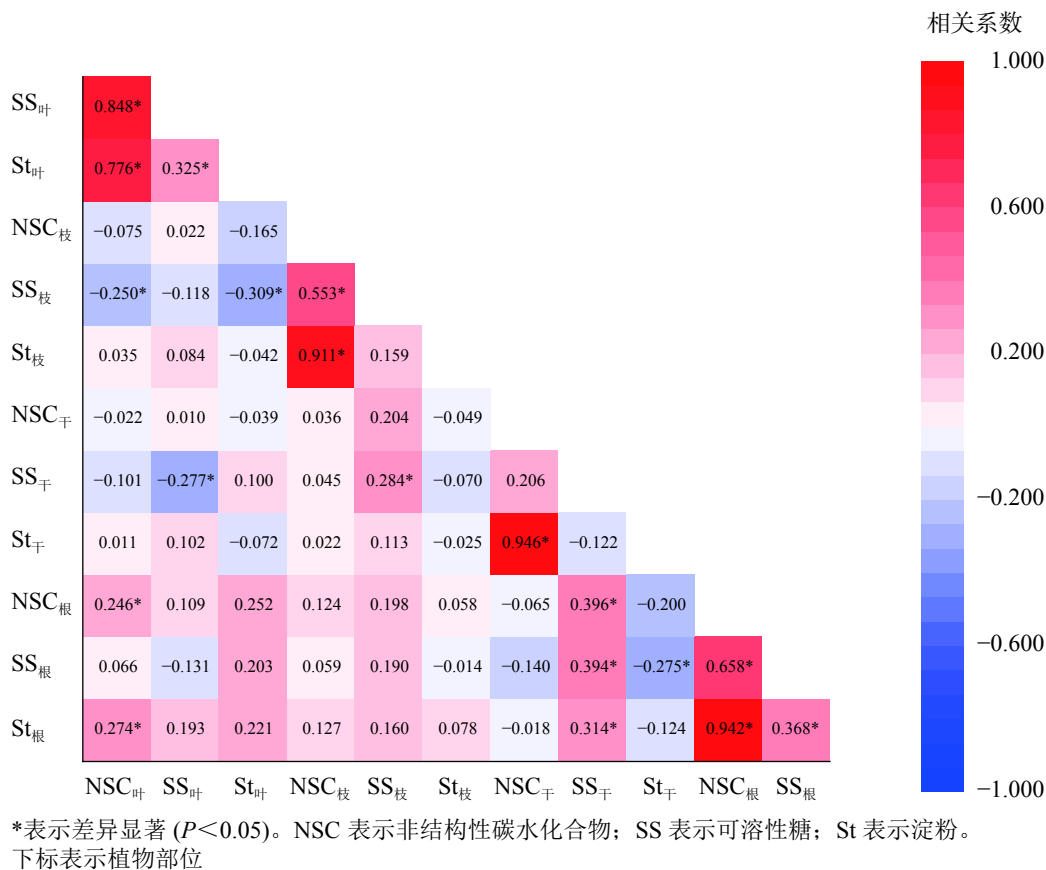


图 2 杨树各器官非结构性碳水化合物及各组分的相关关系

Figure 2 Correlation analysis of non-structural carbohydrate content and its components among poplar organs

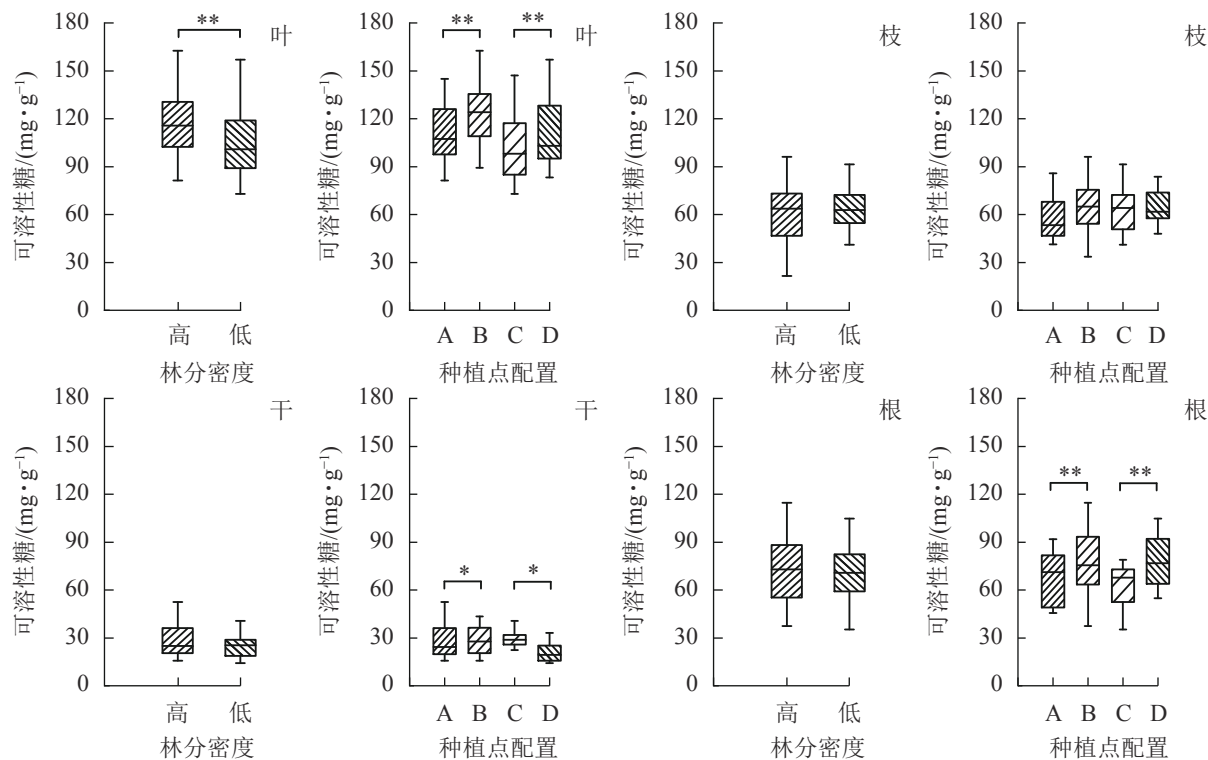
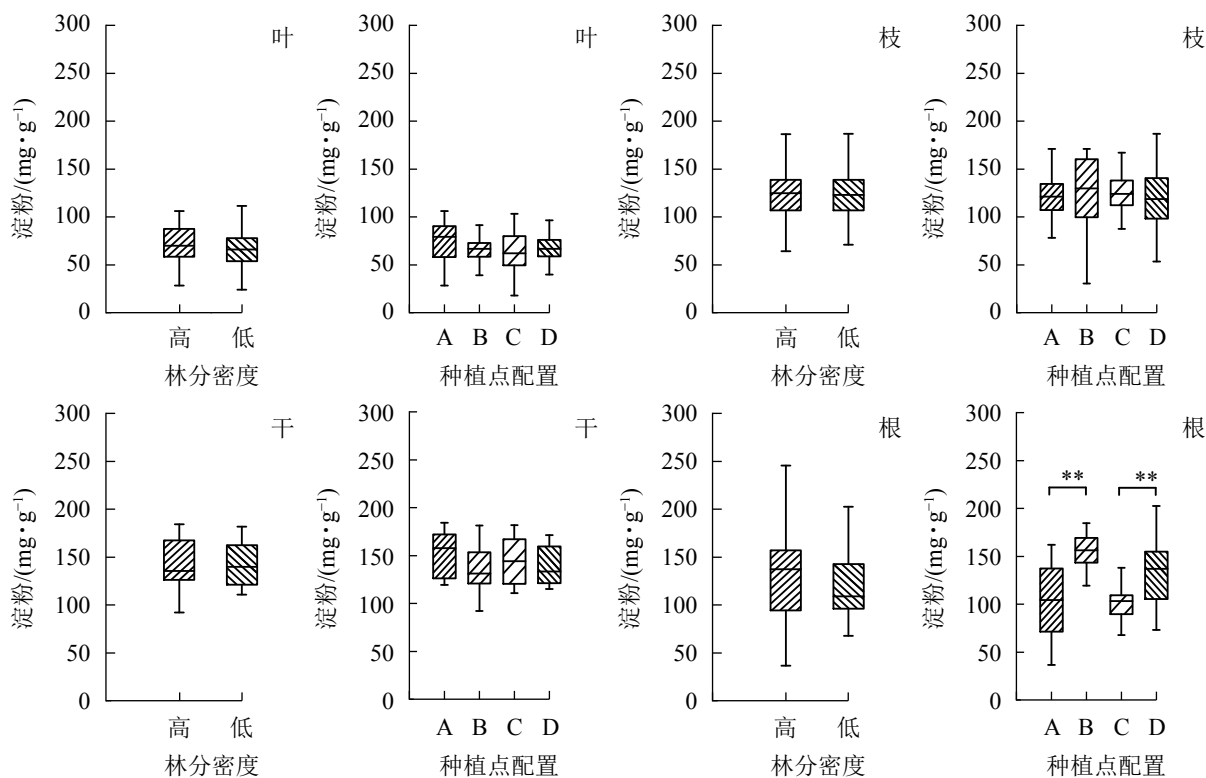


图 3 不同林分密度和种植点配置对杨树各器官中可溶性糖的影响

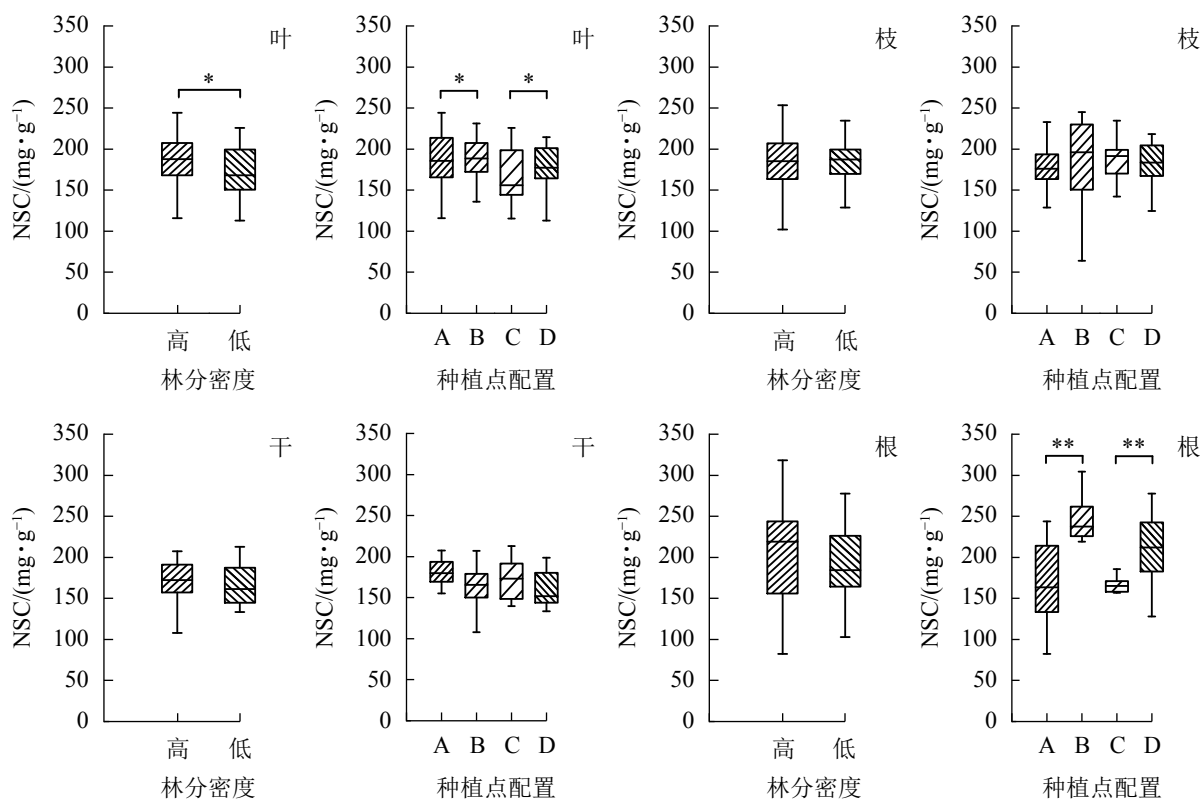
Figure 3 Effect of stand densities and spacing configurations on soluble sugar in different organs of poplar



数值为平均值±标准差。*表示差异显著 ($P<0.05$); **表示差异极显著 ($P<0.01$)。高、低林分密度分别表示 400、278 株·hm⁻²; A、B、C、D 分别表示株行距为 3.0 m×8.0 m、5.0 m×5.0 m、4.5 m×8.0 m、6.0 m×6.0 m

图 4 不同林分密度和种植点配置对杨树各器官中淀粉的影响

Figure 4 Effect of stand densities and spacing configurations on starch in different organs of poplar



数值为平均值±标准差。*表示差异显著 ($P<0.05$); **表示差异极显著 ($P<0.01$)。高、低林分密度分别表示 400、278 株·hm⁻²; A、B、C、D 分别表示株行距为 3.0 m×8.0 m、5.0 m×5.0 m、4.5 m×8.0 m、6.0 m×6.0 m

图 5 不同林分密度和种植点配置对杨树各器官非结构性碳水化合物 (NSC) 的影响

Figure 5 Effect of stand densities and spacing configurations on non-structural carbohydrate (NSC) in different organs of poplar

2.5 不同林分密度和种植点配置下林分总 NSC 储量特征

根据生物量估测公式 (1)~(4), 得到单株生物量 (表 2)。由表 2 可知: 杨树单株生物量在不同林分密度间差异极显著 ($P<0.01$), 低密度杨树单株生物量显著大于高密度单株生物量; 杨树单株生物量在不同种植点配置间差异极显著 ($P<0.01$)。在林分密度相同的情况下, 杨树单株生物量均表现为正方形配置大于长方形配置。

表 2 不同林分密度及种植点配置中单株生物量方差分析

Table 2 Variance analysis of individual tree biomass in stands with different stand densities and spacing configurations			
林分密度/(株·hm ⁻²)	单株生物量/(kg·株 ⁻¹)	种植点配置(株行距)	单株生物量/(kg·株 ⁻¹)
400 (高密度)	239.28 ± 83.11**	长方形(3.0 m×8.0 m)	216.77 ± 64.03**
		正方形(5.0 m×5.0 m)	257.82 ± 91.96**
278 (低密度)	373.41 ± 122.58**	长方形(4.5 m×8.0 m)	325.39 ± 102.73**
		正方形(6.0 m×6.0 m)	417.76 ± 122.76**

说明: **表示差异极显著($P<0.01$)

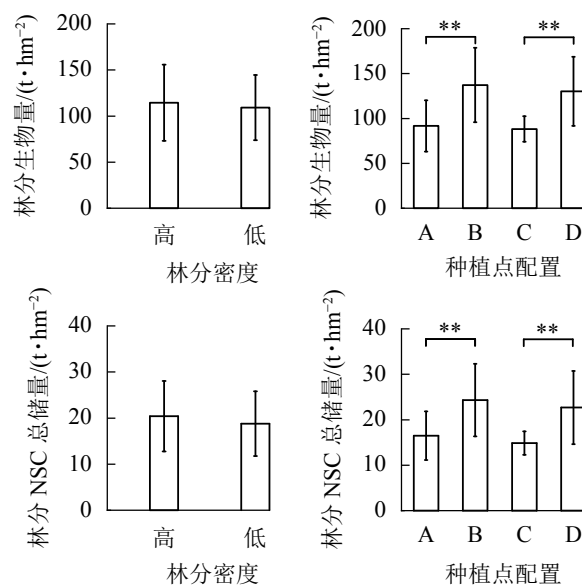
从图 6 可见: 林分总生物量和林分 NSC 总储量受种植点配置的影响极显著 ($P<0.01$)。当林分密度为 400 和 278 株·hm⁻² 时, 林分总生物量和总 NSC 储量受林分密度的影响不显著。相同林分密度下林分 NSC 总储量均表现为正方形配置高于长方形配置。

3 讨论

3.1 生长季杨树各器官 NSC 分配特征

碳资源是植物生长发育的代谢基础, 植物按照一定比例将碳分配至各个器官中^[3]。杨树的叶、枝、干、根 4 个器官中, 可溶性糖从大到小依次为叶、根、枝、干, 淀粉从大到小依次为干、根、枝、叶。糖类在器官间分配格局主要受“源—汇”关系和同化物利用的就近原则影响^[9], 在叶和根系等生长性强的器官中居多^[25], 其次是离生长中心较近的器官较多, 这与刘万德等^[26]的结果相似。而淀粉作为暂时储存物质, 当光合产物的消耗大于合成时, 淀粉被重新活化为可溶性糖, 用于缓冲碳资源不足^[27]。因此淀粉主要分布在干、根和枝等储存器官中, 叶中仅有少量淀粉存在。然而有研究表明: 兴安落叶松 *Larix gmelinii* 和红松 *Pinus koraiensis* 的根具有较高的可溶性糖^[28], 这与本研究结果不一致。但是该地区蒙古栎 *Quercus mongolica* 可溶性糖含量在器官间的分布与本研究结果相似。此外, 蒙古栎和兴安落叶松根中的淀粉含量处于相对较高的水平值^[28], 这与本研究中树干淀粉最高, 根部淀粉次之的结果不一致, 这可能由不同针阔树种及气候差异所引起。上述 2 个树种所处样地年均气温和降水量分别为 3.1 °C 和 629 mm, 而本研究中样地年均气温和降水量分别

为 14.4 °C 和 973 mm。长期的低温驯化驱动蒙古栎和兴安落叶松将淀粉更多地转移并储存于地下根系, 当低温来临时转化为可溶性糖增加根系细胞中的渗透物质, 以避免根系因“根际低温”而出现生长被抑制的现象^[29]。相比之下, 杨树处于相对温湿的环境中则不需要在根系中储存大量的淀粉来应对低温胁迫, 因此淀粉被更多的储存在树干中。尽管根系和树干均为主要的储存器官^[30], 但还没有明确的研究证



数值为平均值±标准差。**表示差异极显著 ($P<0.01$)。高、低林分密度表示 400、278 株·hm⁻²; A、B、C、D 分别表示株行距为 3.0 m×8.0 m、5.0 m×5.0 m、4.5 m×8.0 m、6.0 m×6.0 m

图 6 不同密度和种植点配置对林分生物量和非结构性碳水化合物 (NSC) 储量的影响

Figure 6 Effect of different densities and spacing configurations on biomass and non-structural carbohydrate (NSC) reserves in the stand level

明根系和树干储存的主次关系, 储存器官的优先级可能受到多种因素影响。本研究中苏北地区杨树在生长季将碳更多地分配到地上部分, 把树干作为主要的储存器官, 这也可能是杨树生长于该地区所形成的一种适应性策略。

3.2 林分密度和种植点配置对杨树个体与林分水平 NSC 影响

人工造林时, 较高的碳资源储量是苗木健康生长的重要保障^[31]。碳水化合物的含量水平反映了林木的生长状态。整体上, 本研究中个体水平上仅叶器官中可溶性糖和总 NSC 质量分数在不同林分密度间存在显著差异 ($P < 0.05$), 且杨树叶中 NSC 及可溶性糖均表现为高密度 ($400 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$) 大于低密度 ($278 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$)。这可能是高密度林分提高了叶片光合作用, 进而促使叶中具有较多的光合产物。研究表明: 5 年生杨树树苗在较高的林分密度能有效地增加冠层的光拦截量, 提高冠层的光合效率^[32]; 并且在较低的林分密度中光能可能会被过多的耗散, 降低了冠层对光能的利用效率^[33]。林分水平的 NSC 储量在不同林分密度间差异不显著, 这与 TRUAX 等^[14]的研究结果一致, 可能是研究区种植密度梯度差较小的缘故。

总的来说, 在相同林分密度下不同种植点配置间杨树个体和林分水平上的 NSC 含量及总储量均表现为正方形配置大于长方形配置。与以往研究表明“宽行窄距”林分配置中个体具有更强生长潜力^[34]的结论不一致, 可能是由于当单株种植面积相似时, “宽行窄距”的配置使个体生长空间有所压缩, 个体在正方形配置的林分中具有更加均匀的生长空间, 对水分和光能的利用率有所提高^[35]。王琪等^[18]研究表明: 杨树细根对正方形配置的土地空间利用度更高。然而种植点配置对个体的影响具有较大的变异性, 当评估种植点配置对个体的效应时, 应结合造林密度、造林树种、林龄以及造林地环境条件等因素综合考虑种植点配置对个体的影响。

综上所述, 较高的林分密度促进了杨树叶中可溶性糖质量分数的升高。相同林分密度下不同配置间, 正方形配置对杨树叶、干和根中 NSC 质量分数具有促进作用, 正方形种植点配置更有利于杨树储备碳资源, 促进林分中个体的生长发育。未来进行营林活动时, 相同林分密度下应优先考虑正方形的种植点配置, 以促进个体积累更多的碳资源, 提升个体及林分水平的固碳增汇潜力。

4 参考文献

- [1] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 等. 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 Qingmin, HAN Xingguo, BAI Yongfei, *et al.* Advances in physiology and ecology studies on stored non-structure carbohydrates in plants [J]. *Chin Bull Bot*, 2002, **19**(1): 30 – 38.
- [2] HARTMANN H, TRUMBORE S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees: from what we can measure to what we want to know [J]. *New Phytol*, 2016, **211**(2): 386 – 403.
- [3] SMITH M G, MILLER R E, ARNDT S K, *et al.* Whole-tree distribution and temporal variation of non-structural carbohydrates in broadleaf evergreen trees [J]. *Tree Physiol*, 2017, **38**(4): 570 – 581.
- [4] HARTMANN H, ADAMS H D, HAMMOND W M, *et al.* Identifying differences in carbohydrate dynamics of seedlings and mature trees to improve carbon allocation in models for trees and forests [J]. *Environ Exp Bot*, 2018, **152**: 7 – 18.
- [5] 施征, 白登忠, 张维诚, 等. 青海云杉休眠前后非结构性碳水化合物含量随海拔变化[J]. 林业科学研究, 2017, **30**(6): 908 – 915.
SHI Zheng, BAI Dengzhong, ZHANG Weicheng, *et al.* Variation of nonstructural carbohydrates (NSC) in *Picea crassifolia* at the alpine treeline of Qilian Mountains before and after dormancy [J]. *For Res*, 2017, **30**(6): 908 – 915.
- [6] 杜秀芳, 刘盟盟, 贾丽, 等. 冷蒿非结构性碳水化合物代谢对机械损伤的响应[J]. 浙江农林大学学报, 2016, **33**(4): 629 – 635.
DU Xiufang, LIU Mengmeng, JIA Li, *et al.* Responses of non-structural carbohydrate metabolism to mechanical damage in *Artemisia frigida* [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2016, **33**(4): 629 – 635.
- [7] JACQUET J, BOSCH A, O'GRADY A, *et al.* Combined effects of defoliation and water stress on pine growth and non-structural carbohydrates [J]. *Tree Physiol*, 2014, **34**(4): 367 – 376.
- [8] 王小东, 汪俊宇, 周欢欢, 等. 模拟酸雨高温胁迫对桂花品种‘杭州黄’抗氧化酶活性和非结构性碳代谢的影响[J]. 浙

- 江农林大学学报, 2019, **36**(1): 54 – 61.
- WANG Xiaodong, WANG Junyu, ZHOU Huanhuan, *et al.* Effects of simulated acid rain and heat stress on antioxidant enzyme activities and non-structural carbon metabolism of *Osmanthus fragrans* ‘Hangzhou Huang’ [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2019, **36**(1): 54 – 61.
- [9] 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.
- [10] 欧建德, 康永武. 造林密度对乳源木莲人工林生长形质及林分分化的影响[J]. 西南林业大学学报 (自然科学), 2019, **39**(4): 40 – 45.
- OU Jiande, KANG Yongwu. Planting density effects on the growth, stem-form quality and stand differentiation of *Manglietia yuyuanensis* plantation [J]. *J Southwest For Univ Nat Sci*, 2019, **39**(4): 40 – 45.
- [11] ALI A, DAI D, AKHTAR K, *et al.* Response of understory vegetation, tree regeneration, and soil quality to manipulated stand density in a *Pinus massoniana* plantation[J/OL]. *Glob Ecol Conserv*, 2019, **20**: e00775[2021-01-30]. doi: 10.1016/j.gecco.2019.e00775.
- [12] ZHANG Yuanbin, DUAN Baoli, QIAO Yunzhou, *et al.* Leaf photosynthesis of *Betula albosinensis* seedlings as affected by elevated CO₂ and planting density [J]. *For Ecol Manage*, 2008, **255**(5/6): 1937 – 1944.
- [13] WANG Jinchuang, DUAN Baolin, ZHANG Yuanbin, *et al.* Density-dependent responses of *Picea purpurea* seedlings for plant growth and resource allocation under elevated temperature [J]. *Trees*, 2013, **27**(6): 1775 – 1787.
- [14] TRUAX B, FORTIER J, GAGNON D, *et al.* Planting density and site effects on stem dimensions, stand productivity, biomass partitioning, carbon stocks and soil nutrient supply in hybrid poplar plantations[J/OL]. *Forests*, 2018, **9**(6): 293[2021-01-05]. doi: 10.3390/f9060293.
- [15] ZHANG Qingwei, HAN Mingyu, SONG Chunhui, *et al.* Optimizing planting density for production of high-quality apple nursery stock in China [J]. *N Z J Crop Hortic Sci*, 2015, **43**(1): 7 – 17.
- [16] 李智超, 张勇强, 厚凌宇, 等. 杉木人工林土壤微生物对林分密度的响应[J]. 浙江农林大学学报, 2020, **37**(1): 76 – 84.
- LI Zhichao, ZHANG Yongqiang, HOU Lingyu, *et al.* Response of soil microorganism to stand density in *Cunninghamia lanceolata* plantation [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2020, **37**(1): 76 – 84.
- [17] TUN T N, GUO Jiao, FANG Shengzuo, *et al.* Planting spacing affects canopy structure, biomass production and stem roundness in poplar plantations [J]. *Scand J For Res*, 2018, **33**(5): 464 – 474.
- [18] 王琪, 于水强, 王维枫, 等. 不同密度和植株配置形状的杨树人工林细根生物量特征研究[J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2020, **44**(1): 179 – 185.
- WANG Qi, YU Shuiqiang, WANG Weifeng, *et al.* Characteristics of fine-root biomass in poplar plantations with different planting densities and spacing configurations [J]. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 2020, **44**(1): 179 – 185.
- [19] DIETZE M C, SALA A, CARBONE M S, *et al.* Nonstructural carbon in woody plants [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2014, **65**: 667 – 687.
- [20] 燕亚飞, 田野, 方升佐, 等. 不同密度杨树人工林的外源无机氮输入及土壤无机氮库研究[J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2015, **39**(4): 69 – 74.
- YAN Yafei, TIAN Ye, FANG Shengzuo, *et al.* External nitrogen input and soil inorganic nitrogen pool in different stands of poplar plantations [J]. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 2015, **39**(4): 69 – 74.
- [21] HOCH G, RICHTER A, KÖRNER C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees [J]. *Plant Cell Environ*, 2003, **26**(7): 1067 – 1081.
- [22] BUYSSE J, MERCKX R. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue [J]. *J Exp Bot*, 1993, **267**(44): 1627 – 1629.
- [23] 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**(3): 361 – 374.
- [24] 唐罗忠, 生原喜久雄, 黄宝龙, 等. 江苏省里下河地区杨树人工林的碳储量及其动态[J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2004, **28**(2): 1 – 6.
- TANG Luozhong, HAIBARA K, HUANG Baolong, *et al.* Storage and dynamics of carbon in a poplar plantation in Lixiahe region, Jiangsu Province [J]. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 2004, **28**(2): 1 – 6.

- [25] 章异平, 曹鹏鹤, 徐军亮, 等. 秦岭东段栓皮栎叶片非结构性碳水化合物含量的季节动态[J]. 生态学报, 2019, **39**(19): 7274 – 7282.
ZHANG Yiping, CAO Penghe, XU Junliang, *et al.* Seasonal dynamics of non-structural carbohydrate contents in leaves of *Quercus variabilis* growing in the east Qinling Mountain range [J]. *Acta Ecol Sin*, 2019, **39**(19): 7274 – 7282.
- [26] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等. 云南普洱季风常绿阔叶林主要树种非结构性碳水化合物变异分析[J]. 林业科学, 2017, **53**(6): 1 – 9.
LIU Wande, SU Jianrong, LI Shuaifeng, *et al.* Variation of non-structural carbohydrates for the dominant species in a monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu'Er, Yunnan Province [J]. *Sci Silv Sin*, 2017, **53**(6): 1 – 9.
- [27] SALLEO S, TRIFILO P, ESPOSITO S, *et al.* Starch-to-sugar conversion in wood parenchyma of field-growing *Laurus nobilis* plants: a component of the signal pathway for embolism repair? [J]. *Funct Plant Biol*, 2009, **36**(9): 815 – 825.
- [28] 于丽敏, 王传宽, 王兴昌. 3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 Limin, WANG Chuankuan, WANG Xingchang. Allocation of nonstructural carbohydrates for three temperate tree species in northeast China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2011, **35**(12): 1245 – 1255.
- [29] 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, **39**(7): 746 – 752.
WANG Biao, JIANG Yuan, WANG Mingchang, *et al.* Variations of non-structural carbohydrate concentration of *Picea meyeri* at different elevations of Luya Mountain, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2015, **39**(7): 746 – 752.
- [30] BARBAROUX C, BREDA N, DUFRENE E. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*) [J]. *New Phytol*, 2003, **157**(3): 605 – 615.
- [31] MARTENS L A, LANDHUSSE S M, LIEFFERS V J. First-year growth response of cold-stored, nursery-grown aspen planting stock [J]. *New For*, 2007, **33**(3): 281 – 295.
- [32] 王宁宁, 黄娟, 丁昌俊, 等. 不同栽植密度下欧美杨叶片耐荫性与生物累积量的关系[J]. 林业科学研究, 2015, **28**(5): 691 – 700.
WANG Ningning, HUANG Juan, DING Changjun, *et al.* The relationship of shade tolerance of poplar and biomass production under different plantation density [J]. *For Res*, 2015, **28**(5): 691 – 700.
- [33] 骆丹, 王春胜, 曾杰. 西南桦幼林冠层光合特征及其对造林密度的响应[J]. 中南林业科技大学学报, 2020, **40**(4): 44 – 49.
LUO Dan, WANG Chunsheng, ZENG Jie. Photosynthetic characteristics in crown and its response to planting density of young *Betula alnoides* [J]. *J Cent South Univ For Technol*, 2020, **40**(4): 44 – 49.
- [34] 黄娟, 李丹, 王宁宁, 等. 不同配置方式杨树超短轮伐人工林光合特性及生长差异[J]. 林业科学, 2016, **52**(8): 131 – 137.
HUANG Juan, LI Dan, WANG Ningning, *et al.* Differences in photosynthetic characteristics and growth in short-rotation poplar of different spacing configurations [J]. *Sci Silv Sin*, 2016, **52**(8): 131 – 137.
- [35] 秦柱南, 孙超, 韩义, 等. 株行距配置对杨树生长及光合特性的影响[J]. 山东大学学报(理学版), 2014, **49**(7): 1 – 6.
QIN Zhunan, SUN Chao, HAN Yi, *et al.* Effect of plants spacing on growth and photosynthetic of poplar plantations [J]. *J Shandong Univ Nat Sci*, 2014, **49**(7): 1 – 6.