

# 芦芽山不同海拔白杆非结构性碳水化合物含量动态

王彪<sup>1,2</sup> 江源<sup>1,2,3\*</sup> 王明昌<sup>1,2</sup> 董满宇<sup>1,2</sup> 章异平<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>北京师范大学中药资源保护与利用北京市重点实验室, 北京 100875; <sup>2</sup>北京师范大学资源学院, 北京 100875; <sup>3</sup>北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875

**摘要** 高山林线对环境变化具有高度的敏感性, 但林线形成机制仍然没有明确的结论。为了检验高山林线形成是由碳限制还是生长限制决定, 并探讨林线树种适应高山环境的生理生态机制, 选择山西省吕梁山脉北端芦芽山, 沿3个海拔梯度测定了林线树种白杆(*Picea meyeri*)各组织非结构性碳水化合物(NSC)及其组分含量。结果表明: 白杆总体及各组织NSC含量均随海拔升高而增加, 林线树木不存在碳限制; 白杆NSC源、汇均随海拔升高而增加, 源-汇比在3个海拔之间没有差异, 表明源-汇平衡关系对海拔的适应性, 林线树木碳源活动没有受到限制; 各组织中可溶性糖与淀粉的比值随海拔升高呈增大趋势, 说明树木生长的环境越寒冷, 树木组织中表现出越明显的保护策略, 也可能暗示林线区域的树木更多地受到生长限制。研究结果在一定程度上支持“生长限制”假说。

**关键词** 海拔, 非结构性碳水化合物, 源-汇平衡, 可溶性糖与淀粉比值, 白杆, 林线

**引用格式:** 王彪, 江源, 王明昌, 董满宇, 章异平 (2015). 芦芽山不同海拔白杆非结构性碳水化合物含量动态. 植物生态学报, 39, 746–752. doi: 10.17521/cjpe.2015.0071

## Variations of non-structural carbohydrate concentration of *Picea meyeri* at different elevations of Luya Mountain, China

WANG Biao<sup>1,2</sup>, JIANG Yuan<sup>1,2,3</sup>, WANG Ming-Chang<sup>1,2</sup>, DONG Man-Yu<sup>1,2</sup>, and ZHANG Yi-Ping<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Beijing Municipal Key Laboratory of Traditional Chinese Medicine Protection and Utilization, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; <sup>2</sup>College of Resources Science and Technology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; and <sup>3</sup>State Key Laboratory of Earth Surface Process and Resource Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

### Abstract

**Aims** The alpine timberline is highly sensitive to environmental changes, although the mechanism controlling timberline formation is still inconclusive. Our objectives in this study were to test whether the alpine timberline formation is determined by carbon limitation or growth limitation, and explore physiological and ecological mechanisms of timberline tree species adapting to alpine environments. We examined the concentrations of the overall nonstructural carbohydrates (NSC) and tissues NSC of *Picea meyeri* at the end of growing season and in three elevations (low, medium and timberline) along an altitudinal gradient on the north slope of Luya Mountain, Shanxi, China.

**Methods** We collected samples of leaf, stem and fine root tissues of *P. meyeri* on September 15, 2013. The total soluble sugar concentration of plant tissue was measured by an anthrone-sulfuric acid colorimetric method, and starch was extracted by a perchloric acid method.

**Important findings** The overall NSC and tissues NSC increased significantly with elevation, suggesting that there was no carbon limitation at the alpine timberline. The NSC source and sink are all increased significantly with elevation, and there is no significant difference in the source-sink ratio among three elevations, indicating an adaptation of source-sink balances to altitudes and no restriction of carbon source activity in timberline trees. The ratio of sugar to starch in tissues showed an increasing trend with elevation, which suggests that the colder the environment was, the stronger the protective strategy adopted in plant tissues through resource investments, implying more growth limitation in trees near timberlines. The research results appear to support the “growth limit” hypothesis to some degree.

**Key words** elevation, nonstructural carbohydrate, source-sink balance, ratio of soluble sugar to starch, *Picea meyeri*, timberline

**Citation:** Wang B, Jiang Y, Wang MC, Dong MY, Zhang YP (2015). Variations of non-structural carbohydrate concentration of

*Picea meyeri* at different elevations of Luya Mountain, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 746–752. doi: 10.17521/cjpe.2015.0071

作为最明显的生态界限之一,高山林线由于其特殊的结构、功能及对气候变化的高度敏感性,已经成为全球气候变化研究的热点区域之一(Li *et al.*, 2001, 2002)。全球高山林线归根结底是一条低温界限,其形成被认为是生长季低温影响了树木碳平衡,从而限制树木海拔分布的结果(Körner, 1998, 2003a; Hoch & Körner, 2003; Körner & Paulsen, 2004; Shi *et al.*, 2008)。关于高山林线形成的原因已经争论了逾百年(Körner, 2003a),并提出了多种假说(Körner, 2003b; Li *et al.*, 2008a)。Körner (2003a)和李迈和和Kräuchi (2005)将这些假说总结为5类,即环境胁迫假说、干扰假说、更新繁殖障碍假说、碳平衡失调假说和生长限制假说,并认为“碳平衡失调”或“生长限制”假说最有可能在全球尺度上解释高山林线现象。“碳平衡失调”假说(Stevens & Fox, 1991)认为:低温、干旱、生长季节较短及其他环境胁迫因素,使植物的碳吸收与碳消耗关系失调,导致碳供应不足,进而引起高山林线的形成。“生长限制”假说(Körner, 1998; Li *et al.*, 2002)的前提条件是碳供应充足(即不存在“碳平衡失调”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,导致高山林线的形成。但是,对于高山林线的形成是由于碳供应不足还是低温导致树木生长受限,至今仍然没有明确的结论(Shi *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2008a, 2008b)。

生长于低温环境下的高山林线树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等不利环境下的生存能力(Körner, 2003b; 李迈和和Kräuchi, 2005)。评价植物碳供应状态的一种可行方法是分析植物体内非结构性碳库的大小(Shi *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2008a, 2008b)。非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)是树木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,因此在很大程度上影响着植株的生长及对环境的响应(Li *et al.*, 2001, 2002; Hoch & Körner, 2003; Körner, 2003b)。植物组织中NSC含量(主要是可溶性糖和淀粉)的大小可看作是植物碳同化与碳消耗(即供应与需求)之间平衡关系的结果。树木组织中NSC含量随海拔升高而减少,碳限制随海拔增加,则意味着林线附近树木碳供应不足(碳平衡失调假说)。相反,树

木组织形成受到限制(生长限制假说),由于树木生长的碳需求减小,则NSC含量随海拔升高而增加(Li *et al.*, 2008a)。

白杆(*Picea meyeri*)是我国的特有树种,主要分布在华北地区,垂直分布海拔为1 600–2 700 m,是芦芽山亚高山高山暗针叶林的主要建群种和林线构成树种。本研究以华北芦芽山林线树种白杆为试验材料,通过比较分析从低海拔到高山林线白杆叶片、树干木质部及根等组织的NSC及其组分(可溶性糖、淀粉)含量的变化规律,以及源-汇平衡关系,以检验高山林线形成的“碳平衡失调”假说和“生长限制”假说,探讨芦芽山林线树种适应高山环境的生理生态机制,并为多点大尺度研究林线树种的适应机制提供基础数据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

研究地位于山西省吕梁山脉北端(38.58°–38.75° N, 111.83°–112.08° E)管涔山主峰芦芽山。最高峰荷叶坪海拔2 787 m,其余山峰海拔在2 000 m左右。该区属暖温带半湿润区,具有明显的大陆性气候特点,夏季凉爽多雨,冬季寒冷干燥。根据距芦芽山最近的山西省五寨县气象站(海拔1 401 m)的观测数据,该地区年降水量384–679 mm,主要集中在6–8月,年平均气温4–7 °C,1月平均气温–8––12 °C,7月平均气温20–25 °C,无霜期130–170天(江源等, 2009)。

芦芽山植被具有明显的垂直地带性,低中山以暖温带落叶阔叶林和落叶阔叶灌丛为主;海拔1 850–2 700 m地带为以白杆和华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)为建群种的寒温带针叶林;海拔2 450–2 772 m为亚高山灌丛草甸带(江源等, 2009)。土壤随海拔升高,呈现垂直地带性分布,依次为山地褐土、山地淋溶褐土、棕色森林土和亚高山草甸土(张金屯, 1989)。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 样品采集

以该地区高山林线树种白杆为研究对象,根据白杆林在芦芽山北坡的分布特征,在林线(2 740 m)、中海拔(2 400 m)和低海拔(2 040 m)各设置一个样地,进行采样。研究表明,NSC在生长季末期较稳

定,在NSC大量消耗的时期后,能更好地反映碳源和碳汇之间的净平衡,是最适合进行海拔对照研究的时期(Hoch *et al.*, 2002; Yu *et al.*, 2014),因此采样均在生长季末(2013年9月15日)进行。为了减小光照和针叶表面温度的差异对碳水化合物的影响,每次采样均在中午进行(Li *et al.*, 2008b)。

在每个样点选取直立、健康、无损伤、非孤立、大小(年龄、树高、胸径)基本一致的白杆5株,分别采集叶、茎干木质部、粗根(直径>5 mm)及细根(直径<2 mm)样品。叶片样本取自上坡方向未遮阴的一年生和两年生成熟枝条,进行混合;木质部取样采用直径为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;细根(直径<2 mm,带皮)样品采用挖掘法,在5–30 cm深度的土层获取;在每株样树的基部,即分枝等级最高的根处用生长锥钻取3个根芯作为粗根样品。所取样品统一编号后,在野外立即放入冷藏箱中保存,并于当日带回驻地用微波炉杀青90 s (Li *et al.*, 2002),根部样品需将泥土洗净。然后,将所有样品放在65–70 °C恒温箱中烘至恒质量(Li *et al.*, 2008a),备用。

1.2.2 样品分析方法

可溶性糖、淀粉含量的测定: 分别将烘干的叶片、细根及茎干木质部样品粉碎过1 mm网筛,采用蒽酮浓硫酸法测定可溶性糖含量,高氯酸法测定淀粉的含量,具体方法参考Li等(2008a, 2008b)文献。NSC为可溶性糖与淀粉含量的总和。NSC浓度均用百分比干质量表示。

1.3 数据分析

白杆总体NSC、总体可溶性糖及总体淀粉含量用各组织含量之和的均值表示,碳同化器官叶中NSC含量为“源”,碳贮藏器官茎干、粗根和细根中NSC含量的均值为“汇”(Li *et al.*, 2008b)。

所有数据均采用SPSS 18.0软件进行分析。采用one-way ANOVA方法分析白杆各组织NSC及其组分含量在不同海拔的差异显著性水平,并采用Duncan检验法进行多重比较。

2 结果和分析

2.1 不同海拔白杆NSC及源-汇含量

从表1可以看出,林线白杆总体NSC含量显著高于中低海拔(林线(14.56%) >中海拔(12.62%) >低

海拔(12.09%))。白杆各组织NSC含量均表现为随海拔升高而增加的趋势,且各海拔之间差异显著。林线各组织NSC含量均显著高于低海拔(图1)。与NSC含量相似,白杆NSC源、汇含量均随海拔升高而增加(表1)。林线树木NSC源(23.12%)显著高于中低海拔,中海拔(19.48%)与低海拔(19.49%)之间无显著差异;白杆NSC汇表现为林线(11.71%)高于中低海拔,且差异显著,中海拔(10.33%)略大于低海拔(9.62%) (表1)。白杆总体及各组织NSC含量均表现为林线高于中低海拔,表明生长在高山林线的白杆并没有表现出碳供应不足的现象(表1; 图1)。林线与中低海拔NSC源-汇比几乎没有差异。白杆NSC源含量(19.48%–23.12%)比NSC汇含量(12.38%–14.85%)高1.9–2.0倍,林线与低海拔白杆NSC源-汇比均为2.0 (表1)。

表1 不同海拔白杆总体非结构性碳水化合物(NSC)含量、NSC源和汇含量及其比值

Table 1 Non-structural carbohydrate (NSC) across tissues, NSC in source (needles) and sink (carbon storage organs-fine roots and stem sapwood), and source-sink ratio of NSC (SSR-NSC = source NSC/sink NSC) in *Picea meyeri* growing at different elevations

海拔 Elevation (m)	NSC总体含量 Overall NSC (%)	NSC源 NSC in source (%)	NSC汇 NSC in sink (%)	源-汇比 SSR-NSC
2 040	12.09 <sup>b</sup>	19.49 <sup>b</sup>	9.62 <sup>b</sup>	2.0 <sup>a</sup>
2 400	12.62 <sup>b</sup>	19.48 <sup>b</sup>	10.33 <sup>a</sup>	1.9 <sup>a</sup>
2 740	14.56 <sup>a</sup>	23.12 <sup>a</sup>	11.71 <sup>a</sup>	2.0 <sup>a</sup>

不同小写字母表示不同海拔间的差异显著(Duncan多重比较,  $p < 0.05$ )。Small letters indicate significant difference among different elevations (Duncan test,  $p < 0.05$ ).

2.2 不同海拔白杆可溶性糖与淀粉含量

2.2.1 可溶性糖含量

由表2可以看出,海拔对白杆总体可溶性糖含量有显著影响。林线树木总可溶性糖含量(10.32%)显著大于中低海拔(8.59%和8.57%)。不同海拔叶片和茎干组织可溶性糖含量差异极显著,而不同海拔间细根和粗根可溶性糖含量差异不显著(图1)。叶片和茎干可溶性糖含量均在中间海拔出现最小值(分别为17.87%和1.85%),且林线的含量(21.79%和3.45%)均显著大于中低海拔;细根和粗根可溶性糖含量表现为随海拔升高而增加,林线(13.52%和2.52%)与低海拔(11.94%和1.87%)差异显著(图1)。

2.2.2 淀粉含量

与总体可溶性糖含量相似,白杆总体淀粉含量随海拔升高而增加(表2)。林线淀粉含量(4.24%)显著

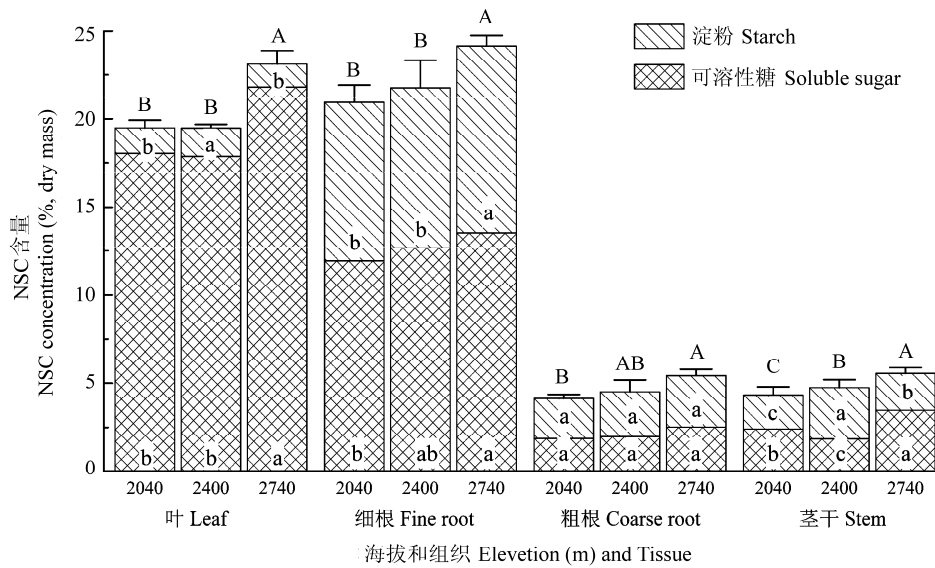


图1 不同海拔白杆各组织非结构性碳水化合物(NSC)含量(可溶性糖含量与淀粉含量之和)(平均值±标准偏差,  $n = 5$ )。不同大写字母(表示NSC)和小写字母(上部字母代表淀粉, 下部字母代表可溶性糖)表示同一组织不同海拔间NSC差异显著( $p < 0.05$ , Duncan test)。

Fig. 1 Non-structural carbohydrate (NSC) concentrations in tissues of *Picea meyeri* growing at different elevations (mean  $\pm$  SD,  $n = 5$ ). Capital (for NSC) and small letters (uppercase letters for sugars, and lowercase letters for starch) indicate significant differences ( $p < 0.05$ , Duncan test) among different altitudes.

大于低海拔(3.53%), 而与中海拔(4.03%)差异不显著(表2)。除粗根外, 各组织淀粉含量在海拔上均差异显著。其中, 叶片和茎干淀粉含量均在中海拔出现最大值(1.61%, 2.89%), 且林线叶片含量(1.32%)略低于低海拔(1.45%); 细根和粗根淀粉含量与可溶性糖含量变化一致, 随海拔升高而增加, 且林线与中低海拔差异显著(图1)。

表2 不同海拔白杆总体可溶性糖、淀粉含量及其比值  
Table 2 Concentrations of soluble sugar, starch and ratios of total soluble sugars to starch in *Picea meyeri* growing at different elevations

海拔 Elevation (m)	可溶性糖 Soluble sugar (%)	淀粉 Starch (%)	可溶性糖/淀粉 Sugar/ Starch ratio
2 040	8.57 <sup>b</sup>	3.53 <sup>b</sup>	2.4 <sup>a</sup>
2 400	8.59 <sup>b</sup>	4.03 <sup>a</sup>	2.1 <sup>a</sup>
2 740	10.32 <sup>a</sup>	4.24 <sup>a</sup>	2.4 <sup>a</sup>

不同小写字母表示不同海拔间的差异显著(Duncan多重比较,  $p < 0.05$ )。Small letters indicate significant difference among different elevations (Duncan test,  $p < 0.05$ ).

2.2.3 可溶性糖与淀粉含量的比值

白杆总体可溶性糖和淀粉的比值在海拔上差异不大, 为林线(2.4)=低海拔(2.4)>中海拔(2.1)(表2)。叶片、粗根与茎干可溶性糖含量与淀粉含量比值均表现为在中海拔比值最小(分别为11.12、0.78、0.64), 林线比值最大(分别为16.50、0.87、1.64), 不同海拔

叶片和茎干比值差异极显著, 粗根不同海拔差异不显著; 细根可溶性糖含量与淀粉含量之比则相反, 在中海拔比值最大(1.40), 林线比值最小(1.27), 但各海拔之间比值差异不显著(表3)。

表3 不同海拔白杆各组织可溶性糖含量与淀粉含量比值  
Table 3 The ratio of soluble sugar concentration and starch concentration in tissues of *Picea meyeri* at different elevations

海拔 Elevation (m)	叶 Leaf	细根 Fine root	粗根 Coarse root	茎干 Stem
2 040	12.56 <sup>b</sup>	1.33 <sup>a</sup>	0.85 <sup>a</sup>	1.27 <sup>b</sup>
2 400	11.12 <sup>b</sup>	1.40 <sup>a</sup>	0.78 <sup>a</sup>	0.64 <sup>c</sup>
2 740	16.50 <sup>a</sup>	1.27 <sup>a</sup>	0.87 <sup>a</sup>	1.64 <sup>a</sup>

不同小写字母表示不同海拔间的差异显著(Duncan多重比较,  $p < 0.05$ )。Small letters indicate significant difference among different elevations (Duncan test,  $p < 0.05$ ).

3 讨论

3.1 不同海拔白杆NSC的变化

对芦芽山林线白杆各组织NSC含量的研究结果显示, 生长在高山林线的树木生长季末期并没有表现出碳供应不足的现象。相反, 本研究结果发现林线白杆总体NSC含量和各组织NSC含量均显著高于中低海拔(图1; 表1), 与Yu等(2014)、Hoch和Körner(2003, 2012)、Shi等(2006, 2008)以及周永斌等(2009)

的研究结果一致。因此, 根据NSC含量的大小反映了树木碳供需平衡, 碳水化合物在芦芽山林线并不是一种限制资源。

与低海拔相比, 林线地区存在较低的温度, 可能是导致林线树木具有较高NSC含量的主要原因(Hoch *et al.*, 2002, 2003; 刘艳红等, 2007)。因为, 传统的气体交换研究(Goldstein, 1994; Körner & Die-mer, 1994; Piper, 2006)结果显示高海拔与低海拔相比在光合作用强度方面并没有明显的劣势, 表明低温驯化植物(如林线树木)的生长过程, 可能对温度比光合作用更敏感(Grace *et al.*, 2002), 而高海拔较低海拔夜间的温度低, 可能出现“根际低温”(“凉脚”现象)导致高山林线树木不能利用充足的光合产物于细胞分化与生长(Körner & Paulsen, 2004), 同时夜间低温减少了植物的呼吸消耗, 导致NSC在植物组织中积累(施征等, 2012)。以往的研究也证实, 相比于常温中的植物, 低温中的植物生长率大大降低, 且组织NSC含量更高(Smith & Stitt, 2007; Hoch & Körner, 2009; Fajardo *et al.*, 2012)。此外, 众多研究表明林线树木受到水分胁迫, 可能是导致树木体内NSC含量较高的原因之一(郑云普等, 2014)。因为水分胁迫可能直接限制了碳的投资(即形成新的组织), 影响了植物合成结构性物质的次生代谢过程, 而不是降低光合作用, 从而导致植物组织NSC的积累(Runion *et al.*, 1999; Bacelar *et al.*, 2006; 郑云普等, 2014)。因此, 环境胁迫作用可能更多的是抑制新组织的形成, 并进一步抑制植物的生长, 而不是对碳供应过程的抑制, 从而在一定程度上支持了生长限制假说。

植物组织中NSC含量被用于评价光合作用的碳获得(源)与生长和呼吸过程的碳需求(汇)之间的平衡(Hoch *et al.*, 2002; Li *et al.*, 2002, 2008a; Körner, 2003b; Shi *et al.*, 2008)。高山林线树木源-汇活动受到低温等严酷环境因子的影响, 而一种较为平衡的碳源-汇关系有利于林线树木在严酷环境下生存(Li *et al.*, 2008b)。本研究发现生长季末林线白杆与中低海拔NSC源-汇比较为稳定, 约为2.0 (表1), 表明秋季源-汇关系对海拔的适应, 以及同化产物的分配较为平衡, 林线树木碳源活动没有受到限制。然而, Li等(2008b)对冷杉(*Abies fabri*)等3个物种的NSC源-汇关系的研究表明, 林线与低海拔NSC源-汇比在4月没有差异, 而7月林线树木显著低于低海拔。这种

结果的差异性可能是因为夏季林线树木碳汇活动较强, 碳源活动受限, 而秋季和冬季, 树木处于或即将进入休眠状态, 源-汇活动均较弱。这些结果也许可以进一步表明林线树木碳源活动并没有受限, 而是碳汇活动受限(生长受限)。

### 3.2 不同海拔可溶性糖、淀粉及其比值的变化

高山林线寒冷环境下, 植物的可持续性很大程度上取决于多年生器官中可溶性糖的积累(Morin *et al.*, 2007)。可溶性糖通过提高组织细胞液渗透压, 防止细胞内结冰, 保护植物顺利度过寒冷季节(Molina-Montenegro *et al.*, 2012)。本研究中, 林线树木可溶性糖含量高于低海拔树木(图1; 表2), 与周永斌等(2009)和Li等(2008a)的研究结果一致。其他一些研究显示, 林线树木叶片可溶性糖和低海拔没有差异(Hoch & Körner, 2003, 2005; Shi *et al.*, 2006)。这些研究结果表明, 在低温等严酷的环境下可溶性糖的有效性并没有限制林线树木的持续发展。Yu等(2014)认为这可能是因为生长季末期树木组织中可溶性糖含量水平与冬季树木存活密切相关, 而较高的可溶性糖含量是植物顺利度过寒冷而漫长的一种保护策略。同时, 植物组织的糖/淀粉比值也可能反映这种保护策略, 因为可溶性糖与淀粉的相互转化被公认为是一种有效的植物抗逆胁迫机制, 而它们的比例关系在高山植物抵御低温胁迫维持持续性中起着重要的作用(潘庆民等, 2002; 施征等, 2011)。Li等(2008a)提出生长在海拔高的树木不仅依赖于总的NSC含量, 而且需要足够高的糖/淀粉比值顺利越冬。以往的研究发现生长在23 °C的拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)叶片的糖/淀粉比例低于生长在5 °C下的叶片(Strand *et al.*, 2003), 树木休眠期(10月至翌年4月)枝和茎干中的可溶性糖/淀粉比例(2.78–3.72)高于生长季(1.14–1.56)(Zhu *et al.*, 2012), 本研究也发现林线树木组织可溶性糖/淀粉比值随海拔升高呈增大趋势(表3)。这表明糖/淀粉比例可能随温度降低而升高, 以及植物中糖/淀粉比例对环境条件的一种积极的适应性响应, 即树木生长的环境越寒冷, 树木组织中表现出越明显的保护策略。这种结果也可能暗示林线区域的树木更多地受到生长限制。

**基金项目** 国家自然科学基金(41171067和41271059)和中央高校基本科研业务经费专项资金(2013NT63)。

## 参考文献

- Bacelar EA, Santos DL, Moutinho-Pereira JM, Gonçalves BC, Ferrira HF, Correia CM (2006). 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. *Plant Science*, 170, 596–605.
- Fajardo A, Piper FI, Pfund L, Körner C, Hoch G (2012). Variation of mobile carbon reserves in trees at the alpine treeline ecotone is under environmental control. *New Phytologist*, 195, 794–802.
- Goldstein G, Meinzer FC, Rada F (1994). Environmental biology of a tropical treeline species, *Polylepis sericea*. In: Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC eds. *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge. 129–149.
- Grace J, Berninger F, Nagy L (2002). Impacts of climate change on the tree line. *Annals of Botany*, 90, 537–544.
- Hoch G, Körner C (2003). The carbon charging of pines at the climatic treeline: A global comparison. *Oecologia*, 135, 10–21.
- Hoch G, Körner C (2005). Growth, demography and carbon relations of *Polylepis* trees at the world's highest treeline. *Functional Ecology*, 19, 941–951.
- Hoch G, Körner C (2009). Growth and carbon relations of tree line forming conifers at constant vs. variable low temperatures. *Journal of Ecology*, 97, 57–66.
- Hoch G, Körner C (2012). Global patterns of mobile carbon stores in trees at the high-elevation tree line. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 861–871.
- 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.
- Hoch G, Richter A, Körner C (2003). Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 26, 1067–1081.
- Jiang Y, Yang YG, Dong MY, Zhang WT, Ren FP (2009). Stem radius growth of *Picea meyeri* and *Larix principis-rupprechtii* nearby the tree-line of Luya Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20, 1271–1277. (in Chinese with English abstract) [江源, 杨艳刚, 董满宇, 张文涛, 任斐鹏 (2009). 芦芽山林线白杆与华北落叶松径向生长特征比较. 应用生态学报, 20, 1271–1277.]
- Körner C (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115, 445–459.
- Körner C (2003a). *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 2nd edn. Springer, Berlin.
- Körner C (2003b). Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, 91, 4–17.
- Körner C, Diemer M (1994). Evidence that plants from high altitudes retain their greater photosynthetic efficiency under elevated CO<sub>2</sub>. *Functional Ecology*, 8, 58–68.
- Körner C, Paulsen J (2004). A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 31, 713–732.
- Li MH, Hoch G, Körner C (2001). Spatial variability of mobile carbohydrates within *Pinus cembra* trees at the alpine treeline. *Phyton*, 41, 203–213.
- Li MH, Hoch G, Körner C (2002). Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. *Trees*, 16, 331–337.
- Li MH, Kräuchi N (2005). The state of knowledge on alpine tree line and suggestions for future research. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 26(4), 36–42. (in Chinese with English abstract) [李迈和, Kräuchi 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.]
- Li MH, Xiao WF, Wang SG, Cheng GW, Cherubini P, Cai XH, Liu XL, Wang XD, Zhu WZ (2008a). Mobile carbohydrates in Himalayan treeline trees I. Evidence for carbon gain limitation but not for growth limitation. *Tree Physiology*, 28, 1287–1296.
- Li MH, Xiao WF, Shi PL, Wang SG, Zhong YD, Liu XL, Wang XD, Cai XH, Shi ZM (2008b). Nitrogen and carbon source-sink relationships in trees at the Himalayan treelines compared with lower elevations. *Plant, Cell & Environment*, 31, 1377–1387.
- Liu YH, An LZ, Guo FX, Xu SJ (2007). Studies on the relationship between the changes of fat, soluble sugar and flavonoids and the adaptation to environments of alpine subnival plants at the source of Ürümqi River. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 29, 947–952. (in Chinese with English abstract) [刘艳红, 安黎哲, 郭凤霞, 徐世健 (2007). 高山冰缘植物粗脂肪, 可溶性糖和类黄酮的含量变异与环境适应关系的研究. 冰川冻土, 29, 947–952.]
- Molina-Montenegro MA, Gallardo-Cerda J, Flores TSM, Atala C (2012). The trade-off between cold resistance and growth determines the *Nothofagus pumilio* treeline. *Plant Ecology*, 213, 133–142.
- Morin X, Améglio T, Ahas R, Kurz-Besson C, Lanta V, Lebourgeois F, Miquetta F, Chuine I (2007). Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species. *Tree Physiology*, 27, 817–825.
- Pan QM, Han XG, Bai YF, Yang JC (2002). Advances in physiology and ecology studies on stored non-structure carbohydrates in plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 19, 30–38. (in Chinese with English abstract) [潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 杨景成 (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, 30–38.]
- Piper FI, Cavieres LA, Reyes-Díaz M, Corcuera LJ (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.
- Runion GB, Entry JA, Prior SA, Mitchell RJ, Rogers HH (1999). Tissue chemistry and carbon allocation in seedlings of *Pinus palustris* subjected to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and water stress. *Tree Physiology*, 19, 329–335.
- Shi Z, Bai DZ, Lei JP, Li MH, Xiao WF (2011). Advance on physioecological adaptation of alpine Plants to Mountainous Environment. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 31, 1711–1718. (in Chinese with English abstract) [施征, 白登忠, 雷静品, 李迈和, 肖文发 (2011). 高山植物对其环境的生理生态适应性研究进展. 西北植物学报, 31, 1711–1718.]
- Shi Z, Bai DZ, Lei JP, Xiao WF (2012). Variations of chloroplast pigments and non-structural carbohydrates of *Sabina przewalskii* along altitude in Qilian Mountains timberline. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 32, 2286–2292. (in Chinese with English abstract) [施征, 白登忠, 雷静品, 肖文发 (2012). 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. 西北植物学报, 32, 2286–2292.]
- Shi PL, 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 PL, 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 AM, Stitt M (2007). Coordination of carbon supply and plant growth. *Plant, Cell & Environment*, 30, 1126–1149.
- Stevens GC, Fox JF (1991). The causes of treeline. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22, 177–191.
- Strand A, Foyer CH, Gustafsson P, Gardestrom P, Hurry V (2003). Altering flux through the sucrose biosynthesis pathway in transgenic *Arabidopsis thaliana* modifies photosynthetic acclimation at low temperatures and the development of freezing tolerance. *Plant, Cell & Environment*, 26, 523–535.
- Yu DP, Wang QW, Liu JQ, Zhou WM, Qi L, Wang XY, Zhou L, Dai LM (2014). Formation mechanisms of the alpine Erman's birch (*Betula ermanii*) treeline on Changbai Mountain in Northeast China. *Trees*, 28, 935–947.
- Zhang JT (1989). Vertical zones of vegetation in Luya Mountain in Shanxi Province. *Scientia Geographica Sinica*, 9, 346–353. (in Chinese with English abstract) [张金屯 (1989). 山西芦芽山植被垂直带的划分. 地理科学, 9, 346–353.]
- Zhou YB, Wu DD, Yu DP, Sui CY (2009). Variations of non-structural carbohydrate content in *Betula ermanii* at different elevations of Changbai Mountain, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 118–124. (in Chinese with English abstract) [周永斌, 吴栋栋, 于大炮, 隋琛莹 (2009). 长白山不同海拔岳桦非结构碳水化合物含量的变化. 植物生态学报, 33, 118–124.]
- Zheng YP, Wang HX, Lou X, Yang QP, Xu M (2014). Changes of non-structural carbohydrates and its impact factors in trees: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 1188–1196. (in Chinese with English abstract) [郑云普, 王贺新, 娄鑫, 杨庆鹏, 徐明 (2014). 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. 应用生态学报, 25, 1188–1196.]
- Zhu WZ, Cao M, Wang SG, Xiao WF, Li MH (2012). Seasonal dynamics of mobile carbon supply in *Quercus aquifolioides* at the upper elevational limit. *PLoS ONE*, 7(3), e34213.

责任编辑: 李凤民 责任编辑: 李 敏