

中南林业科技大学学报

Journal of Central South University of Forestry & Technology

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第8期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.08.013

论文标题： 性别和发育阶段对绒毛白蜡叶片碳水化合物分配的影响

作　　者： 吴庆鑫，游 珊，徐 晴，等

收稿日期： 2025-07-19

引文格式： 吴庆鑫,游珊,徐晴,等.性别和发育阶段对绒毛白蜡叶片碳水化合物分配的影响[J].中南林业科技大学学报,2026,46(8):130-137,158.

Wu Q X, You S, Xu Q, et al. Effects of gender and developmental stages on carbohydrate allocation in leaves of *Fraxinus velutina*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(8):130-137,158.

相关论文推荐

Recommended articles

基于SSR标记的白蜡群体遗传多样性和群体结构分析

Analysis of the genetic diversity and population structure of *Fraxinus* spp. populations based on SSR markers

绒毛白蜡嫩枝扦插生根的解剖学特征与内源激素变化

Anatomy and endogenous hormone changes of softwood cutting rooting of *Fraxinus velutina*

美国白蜡嫩枝扦插生根特性

The rooting characteristics of *Fraxinus americana* softwood cuttings

利用酵母双杂交系统筛选绒毛白蜡FvCAMTA1互作蛋白

Screening of FvCAMTA1-interactive proteins in *Fraxinus velutina* using yeast two hybrid system

绒毛白蜡‘青碧’不同半同胞家系的耐盐性评价

Evaluation of salt tolerance of the different half-sib families of Fraxinus velutina ‘Qingbi’

基于SSR荧光标记的白蜡核心种质构建

Construction of core collection of *Fraxinus* based on SSR molecular markers

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.08.013 http: //qks.csuft.edu.cn

性别和发育阶段对绒毛白蜡叶片碳水化合物分配的影响

吴庆鑫[1]，游 珊[1]，徐 晴[2]，孟晓倩[3]，陈 涛[3]，王文学[3]，张新娜[1]

（1. 北京林业大学 a. 森林培育与保护教育部重点实验室；b. 城市林业研究中心，北京 100083；
2. 北京百花山国家级自然保护区管理处 , 北京 102311；3. 北京市西山试验林场管理处，北京 100095）

摘 要：【目的】探究雌雄异株植物碳水化合物的差异机制，解析绒毛白蜡 *Fraxinus velutina* 不同性别植株在不同发育阶段的碳水化合物分配模式的差异，为性二态植物碳代谢调控与城市森林经营提供科学依据。【方法】分别在植株坐果期（S1）、果实膨大期（S2）、果实成熟期（S3）进行采样，测定其非结构性碳水化合物与结构性碳水化合物含量。【结果】发育阶段及其与性别的交互作用对结构性碳水化合物和部分非结构性碳水化合物含量影响显著（$P < 0.05$）。绒毛白蜡雌雄株叶片纤维素含量呈先升后降趋势，S1 时期雌株显著低于雄株；雌雄株木质素含量持续下降，雌株各阶段木质素含量均低于雄株，S2 时期差异显著（$P < 0.05$）。非结构性碳水化合物方面，雌株淀粉含量从 S1 到 S2 时期下降程度明显，S2 时期雌株显著低于雄株（$P < 0.05$）；果糖含量先降后升，S2 时期雌株显著低于雄株；蔗糖含量先降后升，S2 时期雌株显著低于雄株（$P < 0.05$）。相关性分析表明，雌株纤维素与淀粉、可溶性糖等非结构性碳水化合物多呈负相关，雄株淀粉与可溶性糖及其组分多呈正相关，体现出碳代谢协同性与碳分配权衡策略。【结论】绒毛白蜡雌雄株因生活史策略分化，在发育进程中呈现碳水化合物分配的性别差异：雄株叶片结构性碳水化合物（纤维素、木质素）含量整体偏高，以结构性碳水化合物优势支撑营养生长，雌株对非结构性碳水化合物（淀粉、可溶性糖）的调动更灵活，通过非结构性碳水化合物的动态调控适应生殖需求。

关键词：绒毛白蜡；雌雄异株；性别二态性；碳水化合物分配；发育阶段

中图分类号：S718.43 **文献标志码：**A **文章编号：**1673-923X(2026)08-0130-08

Effects of gender and developmental stages on carbohydrate allocation in leaves of *Fraxinus velutina*

Wu Qingxin[1], You Shan[1], Xu Qing[2], Meng Xiaoqian[3], Chen Tao[3], Wang Wenxue[3], Zhang Xinna[1]

(1. a. The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education; b. Research Center for Urban Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Administration Office of Beijing Baihuashan National Nature Reserve, Beijing 102311, China; 3. Beijing Xishan Experimental Forest Farm Management Office, Beijing 100095, China)

Abstract:【Objective】To explore the differential mechanisms of carbohydrates in dioecious plants, this study took *Fraxinus velutina* as the research object. It aimed to analyze the differences in carbohydrate allocation patterns between male and female plants at different developmental stages, thereby providing a scientific basis for the regulation of carbon metabolism in sexually dimorphic plants and the management of urban forests. 【Method】Specimens were gathered during the fruiting phase (S1), fruit expansion period (S2), and fruit ripening stage (S3). Branches in the upper southern section of the trees were tested to determine the levels of non-structural and structural carbohydrates. 【Result】 Growth stages and their combined effect with gender notably affect structural carbohydrates and some non-structural carbohydrates ($P < 0.05$). In both genders of *F. velutina*, leaf cellulose content first increases and then decreases, with females showing significantly lower levels than males at S1. Lignin content declines steadily, and females have lower levels in all stages, with

收稿日期（Received）：2025-07-19 **修订日期**（Revised）：2025-10-17

基金项目：国家自然科学基金项目（32271832）；北京林业大学“5 • 5 工程”科研创新团队项目（BLRC2023B06）。

第一作者：吴庆鑫（2512522809@qq.com），硕士研究生。

通信作者：张新娜（zhangxinna0513@163.com），副教授，博士，博士研究生导师。

引文格式：吴庆鑫 , 游珊 , 徐晴 , 等 . 性别和发育阶段对绒毛白蜡叶片碳水化合物分配的影响 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2026,46(8): 130-137,158.

Wu Q X, You S, Xu Q, et al. Effects of gender and developmental stages on carbohydrate allocation in leaves of *Fraxinus velutina*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(8):130-137,158.

a marked difference at S2 ($P < 0.05$). Regarding non-structural carbohydrates: female starch content drops dramatically from S1 to S2 and is significantly lower than that of males at S2 ($P < 0.05$); fructose content first decreases and then increases, with females were significantly lower at S2; sucrose content follows a similar trend, with females showing significantly lower levels at S2 ($P < 0.05$). Correlation analysis indicates that in females, cellulose is mostly negatively associated with non-structural carbohydrates (such as starch and soluble sugars), while in males, starch is mostly positively associated with soluble sugars and their components. This reflects gender-specific coordination in carbon metabolism and trade-off strategies in carbon allocation.【Conclusion】 Owing to distinct life history strategies, male and female *F. velutina* exhibit differences in carbohydrate allocation during development: males retain higher levels of structural carbohydrates in leaves, relying on the advantages of cellulose and lignin to support vegetative growth; females display more adaptable mobilization of non-structural carbohydrates, adjusting starch and soluble sugars dynamically to meet reproductive needs.
Keywords: *Fraxinus velutina*; dioecy; sexual dimorphism; carbohydrate allocation; growing stage

雌雄异株植物是维持陆地生态系统结构与功能的关键组分，兼具经济价值与生态价值，不仅通过维持物种多样性保障生态系统的稳定性，还为人类社会的可持续发展提供了深远支持[1-3]。因为雌雄异株植物个体生活史不同，在繁殖策略方面的投资成本亦不同[4]，所以雌雄植株在生长发育、资源配置、空间分布和生理特性等方面表现出明显的性别差异[5-7]。研究发现，水曲柳 *Fraxinus mandshurica* 叶片光合对外源激素种类、配比具有明显的性别差异响应[8]，且雌株叶片的光合特性主要受限于氮素[9]。同为白蜡属植物的绒毛白蜡，因雌雄个体的生活史策略不同，不同发育阶段的光合特征及叶功能性状也存在显著的性别二态性[10]。

植物通过光合作用将 CO_2 经一系列化学反应后固定为碳水化合物，其存在形式决定功能差异，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）[11]。SC 主要由纤维素（Cell）、木质素（Lig）等构成，在植物形态构建中起关键作用；NSC 以淀粉（SS）和可溶性糖（Sta）为主要组分，可直观反映树木整体的碳供给水平（如不足或盈余）[12]。当植物碳库水平较低时，NSC 可通过动态调节发挥缓冲作用，其含量变化是碳同化与碳消耗平衡关系（即碳供给与需求关系）的直接体现[13]。当碳同化率相较于耗碳率高时，NSC 的含量就会随之增加，反之则会减少。研究发现，树木储存一定的 NSC 有助于改善其生存能力，NSC 所产生的缓冲效应使植物在面对外界干扰时具有更好的适应能力[14]。对青杨 *Populus cathayana* 的研究表明，随着去叶强度的增加，雌株叶片中的非结构性碳水化合物（NSC）含量始终高于雄株，且雄株的 NSC 含量下降幅度大于雌株。这一结果说明，在去叶条件下，雌株具有更强的稳定性和耐性[15]。对秦岭栓皮栎 *Quercus variabilis* 的研究发现，其叶片中可溶性糖、淀粉及其他非结构性碳水化合物的含量随季节更替呈现明显差异，非结构性碳水化合物含量的最小值出现在展叶初期，最大值出现在展叶末期，此后则呈持续下降的趋势[16]。对中幼林华山松 *Pinus armandii* 的研究显示，其叶片及其他器官中的 NSC 含量均存在显著的季节变化规律[17]。可见，不同种类的植物在不同生长时期，叶片中结构性碳水化合物与非结构性碳水化合物的含量呈阶段性变化特征。

绒毛白蜡 *Fraxinus velutina* 为木犀科 Oleaceae 梣属 *Fraxinus L.* 的落叶乔木，且为雌雄异株。绒毛白蜡因具备固碳释氧能力强、繁殖难度低、环境适应性佳、耐盐碱[18]及耐水涝等优良特性，在我国北方地区被广泛选作造林树种和行道树树种。为进一步探究雌雄异株植物碳水化合物的差异机制，本研究以华北地区典型雌雄异株植物绒毛白蜡为对象，聚焦其在不同生长时期叶片中结构性碳水化合物和非结构性碳水化合物含量的动态变化，分析性别与发育阶段耦合下的碳水化合物分配规律，为深入理解雌雄异株植物碳代谢的性别二态性提供理论支撑。

1　材料与方法

1.1　采样方法

研究样地位于北京市海淀区温泉镇温泉苗圃（40°02′N，116°09′E），该区域属暖温带大陆性季风气候，四季分明，降水主要集中在夏季，冬季寒冷干燥，月平均气温 4.1 ℃，年日照时数约为 2 445 h。采样频率以绒毛白蜡树种生长时期来确定，2021 年 6 月开始采样，每隔 2 个月采样 1 次，共采样 3 次，分别为植株的坐果期（S1）、果实膨大期（S2）、果实成熟期（S3）。样地规格为 10 m×30 m，雄株 22 株，雌株 9 株，株间距为 3 m，样树平均树高 7.4 m，胸径 13.8 cm。使用高枝剪进行样品采集，剪取样树上部南面未遮

阴、生长状况良好且无病虫害的枝条，手动筛选出当年生健康叶片。所采集的目标枝条枝龄限定为 1 ～ 2 年生，此类枝条处于营养生长与生殖生长的过渡阶段，其叶片生理指标可有效反映植株碳分配的动态特征。保证采集叶片的鲜质量大于 50 g，将叶片样品统一标号后装入自封袋内。当天带回实验室后，先使用烘箱在 120 ℃下杀青处理 30 min，再于 75 ℃下烘至恒质量，随后将烘干样品粉碎并过 0.15 mm 孔径筛后保存。

1.2 生理指标测定方法

1.2.1 生长阶段划分

参照绒毛白蜡的生长发育规律，将其生长时期划分为 4 个阶段：4 月为花期，6 月为坐果期，8 月为果实膨大期，10 月为果实成熟期。由于绒毛白蜡属于先花后叶植物，4 月树木尚未萌发新叶，因此选取 6 月、8 月、10 月作为采样时间，依次记为 S1、S2、S3。

1.2.2 结构性碳水化合物指标测定

纤维素含量测定采用硝酸乙醇法，木质素含量测定采用浓硫酸法 [19]。

1.2.3 非结构性碳水化合物指标测定

1）可溶性糖含量测定：取 0.1 g 烘干磨碎的叶片样品，置于 10 mL 离心管中，加入 5 mL 的 80% 乙醇溶液，80 ℃水浴搅拌浸提 30 min；冷却后 10 000 r/min 离心 3 min，沉淀后用 80% 乙醇重复提取 3 次，合并上清液并定容至 25 mL 容量瓶。上清液采用蒽酮比色法测定可溶性糖含量，以葡萄糖标准液绘制标准曲线，留存沉淀用于淀粉含量测定。

2）淀粉含量测定：将上述沉淀蒸干乙醇，加 2 mL 蒸馏水摇匀，沸水浴糊化 15 min；冷却后加入 2 mL 的 9.2 mol/L 高氯酸溶液，搅拌水解 15 min，再加 4 mL 蒸馏水混匀，离心机转速调为 10 000 r/min 离心 3 min，上清液随即转移至 20 mL 容量瓶。沉淀加 2 mL 的 4.6 mol/L 高氯酸溶液搅拌提取 15 min，加 6 mL 蒸馏水混匀后离心，合并上清液定容；同样采用蒽酮比色法测定淀粉含量，以葡萄糖标准液绘制标准曲线。

3）葡萄糖、果糖和蔗糖含量测定：采用高效液相色谱法 [20]。

1.3 数据分析

本研究采用单因素方差分析，比较叶片结构及非结构性碳水化合物各组分含量随发育阶段的变化差异，分析绒毛白蜡生长时期及性别差异对叶片结构性及非结构性碳水化合物各组分含量变化的影响。运用 SPSS 23.0 软件进行数据分析处理，采用 Graphpad Prism 10.1.2 软件完成图表绘制。

2 结果与分析

2.1 性别和发育阶段对碳水化合物含量的方差分析

发育阶段、性别及二者交互作用对绒毛白蜡叶片碳水化合物含量存在不同程度的影响（表 1）。其中，发育阶段及其与性别的交互作用对纤维素、木质素、淀粉、果糖含量均存在显著影响（$P < 0.05$）；性别及其与发育阶段的交互作用对蔗糖含量影响显著（$P < 0.05$）；而发育阶段与性别对葡萄糖、可溶性糖含量无显著调控效应。

2.2 不同发育阶段结构性碳分配的性别间差异

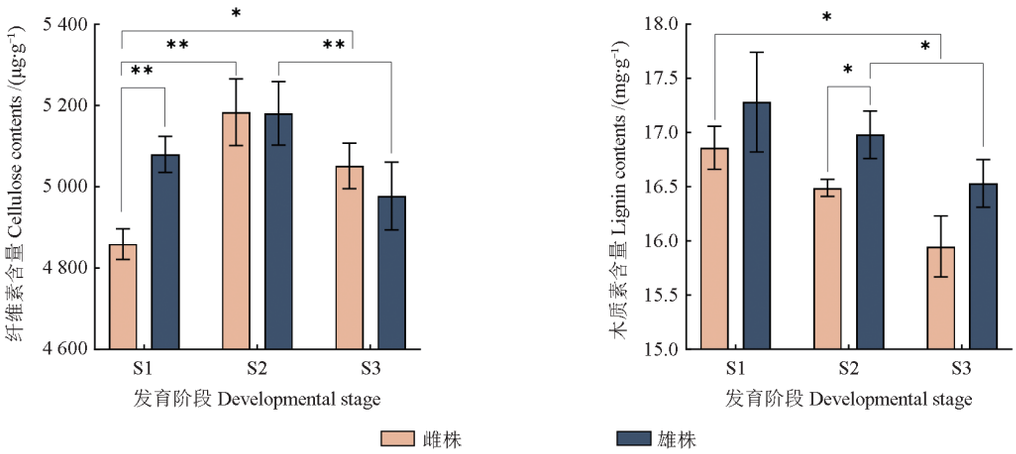
由图 1 可知，随着发育的进行，雌雄株绒毛白蜡叶片中纤维素含量先上升后下降，雌株 S1 时期纤维素含量显著低于雄株，S2 和 S3 时期雌雄株绒毛白蜡叶片纤维素含量无显著差异。雌株 S2 和 S3 时期纤维素含量相较于 S1 时期均显著增加；雄株 S3 时期纤维素含量比 S2 时期显著减少。雌雄绒毛白蜡叶片中木质素含量在 S1、S2、S3 时期均呈下降趋势；S1、S2、S3 时期雌株木质素含量均低于雄株；在 S2 时期，雌株中木质素含量显著低于雄株；雄株 S3 时期木质素含量相较于 S2 时期显著减少，雌株 S3 时期木质素含量相较于 S1 时期显著减少。

表 1 不同发育阶段绒毛白蜡雌雄植株个体碳水化合物含量的双因素方差分析 †

Table 1 Two-factor ANOVA of carbohydrates content in male and female individuals of *Fraxinus velutina* at different development stages

变异来源 Source	纤维素含量 Cell content	木质素含量 Lig content	淀粉含量 Sta content	可溶性糖含量 SS content	果糖含量 Fru content	蔗糖含量 Suc content	葡萄糖含量 Glu content
性别 Gender	0.864	3.141	1.118	2.128	3.856	6.274*	0.097
发育阶段 Development stages	6.206**	3.344*	3.627*	0.671	4.897**	2.123	1.053
性别 * 发育阶段 Gender×Development stages	4.425**	3.277*	2.791*	1.643	4.550*	3.507*	0.734

† * 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著。* and ** indicate significant differences at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.



* 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著。下同。* and ** indicate significant differences at the 0.05 and 0.01 levels, respectively. The same below.

图 1　不同发育阶段叶片结构性碳水化合物的性别间差异

Fig. 1　Sexual differences in structural carbohydrates during leaf development

2.3　不同发育阶段非结构性碳分配的性别间差异

由图 2 可知，雌株 S2 时期淀粉含量相较于 S1 时期显著下降，S3 时期淀粉含量仍保持低水平；而雄株淀粉含量在 S1 和 S2 时期均无显著变化，S3 时期淀粉含量略有下降。雌株淀粉含量在 S2 时期显著低于雄株。雌雄株的果糖含量随发育阶段推进均呈现先下降后上升的趋势，两者的变化趋势基本一致。雌株 S2 时期果糖含量相较于 S1 时期显著减少，S3 时期果糖含量相较于 S2 时期显著增多。结果表明，雌株在果实发育中期的果糖含量显著低于雄株，雄株全时期果糖含量无显著差异。雌株 S2 时期蔗糖含量相较于 S1 时期显著降低，而 S3 时期蔗糖含量表现出上升态势。雄株蔗糖含量也表现为先下降后上升趋势，在 S2 时期下降，在 S3 时期上升，整体蔗糖含量无显著差异。S2 时期雌株蔗糖含量显著低于雄株。

绒毛白蜡雌雄株叶片葡萄糖含量的动态变化趋势表现出一致性，从 S1 时期至 S3 时期呈先减少后增加的变化规律。S2 时期雌株葡萄糖含量与 S1 时期相比，呈现出显著下降趋势（$P < 0.05$）。绒毛白蜡雌雄株叶片中可溶性糖含量的动态变化同样具有一致性，从 S1 时期到 S2 时期，雌雄株绒毛白蜡可溶性糖含量均减少；S3 时期雌雄株可溶性糖含量较 S2 时期均有一定幅度回升，雄株可溶性糖含量显著增加，且雄株可溶性糖含量显著高于雌株。雌雄株绒毛白蜡葡萄糖含量在发育过程中均呈现出先下降后上升的趋势，整体表现为雌株高于雄株。

2.4　结构性碳水化合物、非结构性碳水化合物与性别的相关性分析

由图 3 可知，在雌株绒毛白蜡中，纤维素含量与淀粉、可溶性糖及葡萄糖含量均呈显著负相关（$P < 0.05$），与果糖、蔗糖含量则呈极显著负相关（$P < 0.01$）。结果表明，雌株叶片中结构性碳水化合物（纤维素）的积累可能对非结构性碳水化合物（淀粉、可溶性糖及其组分）的合成产生抑制作用，或促进其分解代谢过程。非结构性碳水化合物各组分间的相关性分析结果显示，淀粉含量与果糖含量呈显著正相关（$P < 0.05$），与可溶性糖、葡萄糖、蔗糖含量呈极显著正相关（$P < 0.01$），说明淀粉作为碳储备物质，与可溶性糖及其单糖组分之间存在动态转化机制。此外，可溶性糖含量与葡萄糖、蔗糖含量均呈极显著正相关（$P < 0.01$），葡萄糖与果糖、蔗糖含量均呈极显著正相关（$P < 0.01$），果糖与蔗糖含量呈极显著正相关（$P < 0.01$）。这表明非结构性碳水化合物各组分在雌株碳代谢过程中具有协同变化特征。

在雄株绒毛白蜡中，淀粉含量与果糖、可溶性糖、葡萄糖、蔗糖含量呈极显著正相关（$P < 0.01$），说明雄株淀粉的积累与可溶性糖及其组分的合成之间存在紧密的正向调控关联。可溶性糖含量与葡萄糖、果糖、蔗糖含量均呈极显著正相关（$P < 0.01$），葡萄糖与果糖、蔗糖之间以及果糖与蔗糖之间同样呈极显著正相关（$P < 0.01$），该结果与雌株一致，表明雄株非结构性碳水化合物各组分间也存在高度的代谢协同性。

综上，雌雄株绒毛白蜡非结构性碳水化合物组分间的显著正相关关系，揭示出其碳代谢过程中存在活跃的糖类物质转化网络；而纤维素与非结构性碳水化合物之间的负相关关系，可能反映了结构性碳水化合物与非结构性碳水化合物在碳分配中的权衡策略。

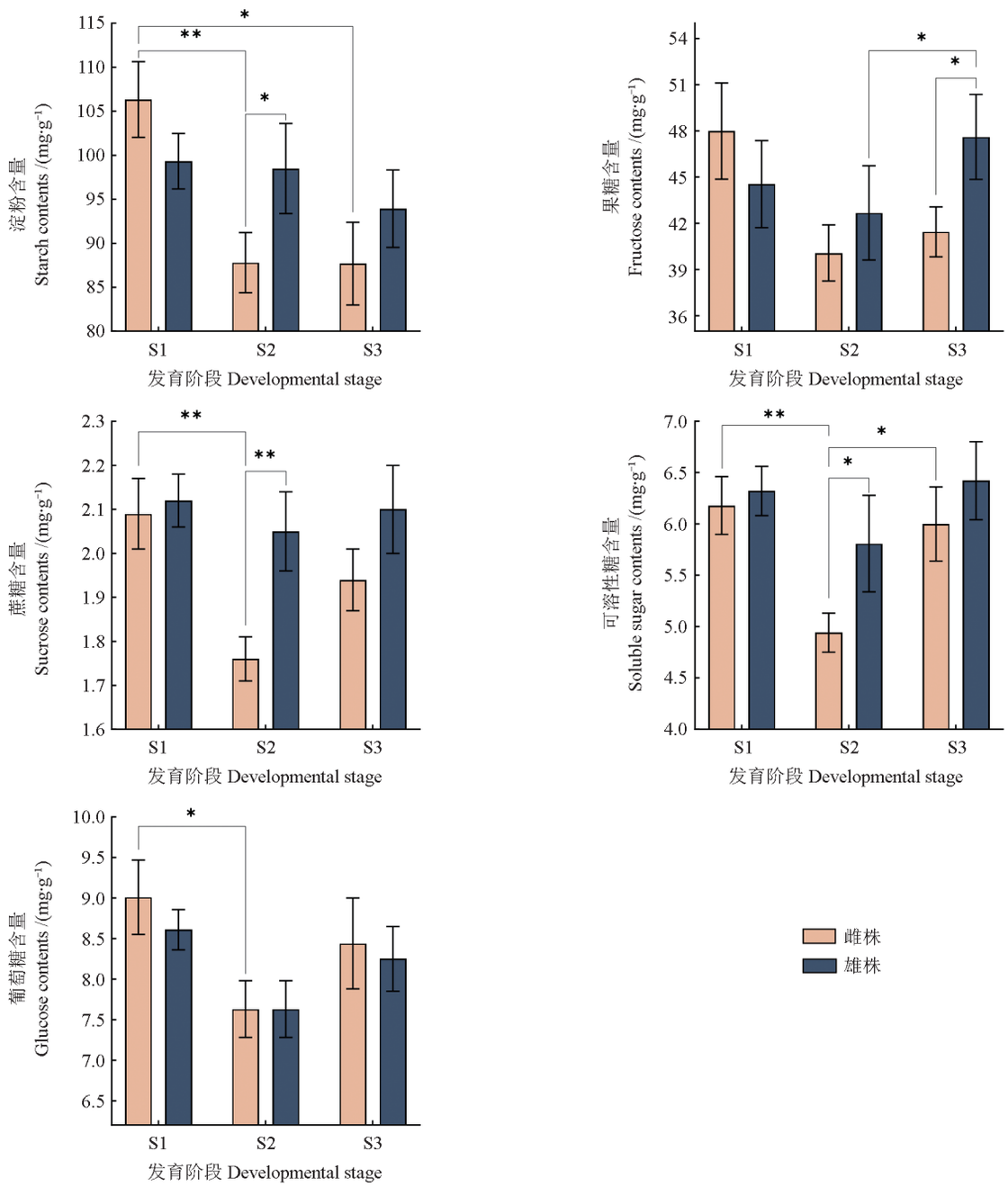


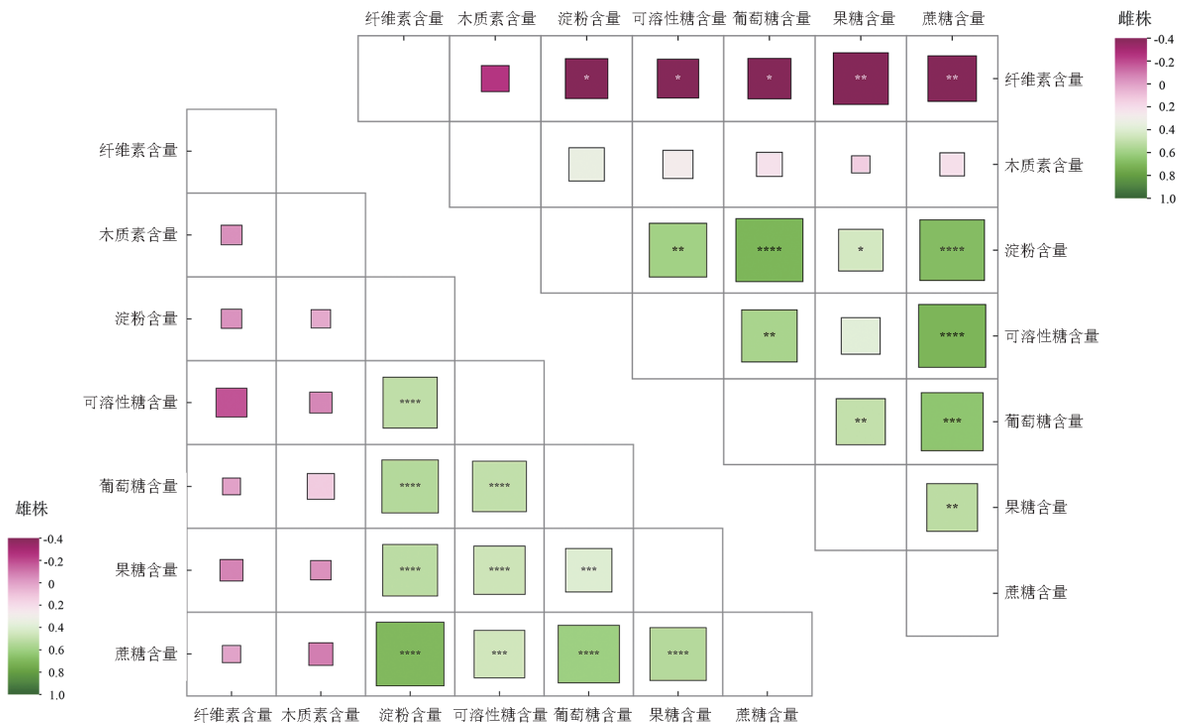
图 2 不同发育阶段叶片非结构性碳水化合物的性别间差异

Fig. 2 Sexual differences of non-structural carbonhydrates in leaves at different developmental stages

3 讨 论

研究表明，树木的不同发育阶段对雌雄植株的碳水化合物分配具有显著影响。尽管发育阶段与植株性别的交互作用对部分非结构碳水化合物的分配影响不显著，但不同时期雌雄株之间的碳水化合物含量仍存在不同程度的差异。进一步研究不同发育阶段雌雄株各类碳水化合物的动态变化发现，在 S1 时期，雄株的纤维素、木质素、果糖和蔗糖含量更高，而雌株的淀粉、葡萄糖和可溶性糖含量更丰富；在 S2 时期，雄株的木质素、淀粉、可溶性糖、葡萄糖、果糖和蔗糖含量更高，雌株则在纤维素含量上占优势；在 S3 时期，雄株的木质素、淀粉、可溶性糖、果糖和蔗糖含量更高，而雌株的纤维素和葡萄糖含量更高。

雌雄株绒毛白蜡叶片纤维素含量与木质素含量均呈下降趋势，雌雄株纤维素含量变化均呈先上升后下降趋势，而木质素含量均呈逐渐递减趋势。从 S1 发育至 S2 时期，雌雄株均需大量生长叶片以进行光合作用，同时需要养分供给来构建细胞壁等结构，从而促使纤维素合成增多。雌株需将较多光合产物用于果实构建等生殖过程，分配到叶片纤维素合成的资源相应减少；而雄株在生殖过程中无需投入此类资源，因此雌株叶片的



* 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著。*** 和 **** 分别表示在 0.001 和 0.000 1 水平上差异显著。
* and ** were respectively significant at 0.05 and 0.01 levels. *** and **** were respectively significant at 0.001 and 0.000 1 levels.

图 3　绒毛白蜡雌雄株碳水化合物之间的 Pearson 相关性

Fig. 3　The Pearson correlation of carbohydrates between female and male individuals of *Fraxinus velutina*

纤维素含量显著低于雄株。从 S2 到 S3 时期，叶片基本发育完整，果实不再需要营养输送，叶片内的纤维素含量逐渐降低，且雌雄株叶片的纤维素含量无显著差异，这可能是因为果实发育阶段主要利用的是 NSC，因此对 SC 含量没有产生大幅度影响，使得叶片生长与资源分配达到平衡。研究结果表明，雌株纤维素与淀粉、可溶性糖、果糖以及蔗糖呈负相关，S2 时期雌株纤维素含量上升，而可溶性糖、淀粉、果糖以及蔗糖含量均呈现出不同程度的下降趋势；S3 时期雌株纤维素含量下降，而淀粉、可溶性糖、果糖以及蔗糖含量均有不同程度上升。这说明在果实发育期间，作为结构性碳的纤维素与非结构性碳之间可能存在相互转化关系。本研究中，从 S1 到 S3 时期，绒毛白蜡叶片木质素含量逐渐递减。对玉米 *Zea mays* L. 的研究发现，其木质素含量随发育期推进逐渐降低，这与本研究结果一致 [21]。植株生长前期为构建基本结构，木质素会有所积累；而进入生长后期，发育重心转向营养物质向生殖器官的运输，对木质素合成的需求和资源投入减少，从而导致其含量下降。雌株在生殖生长过程中消耗大量资源，用于木质素合成的资源相对较少；雄株生长模式不同，资源分配更倾向于维持较高木质素水平，以保证植株结构稳定等，雄性植株生长状况优于雌株 [22]。雌株木质素含量低于雄株，且在 S3 时期差异显著，可能是该阶段雌株生殖生长旺盛，资源竞争更激烈所致。

碳汇过程、物候节律与碳储备三者间存在复杂的动态耦合关系。NCS 含量的季节动态变化，不仅受生态系统碳汇强度的驱动性影响，还与植物物候过程存在紧密的内在关联。对落叶树种来说，春季物候期萌发生长过程需要调用并消耗大量碳储备 [23]，这种碳分配策略使得落叶树种叶片中的 NSC 含量在不同发育时期会呈现出明显的季节性变化。通常认为，落叶树种在春季因嫩枝光合效能较低，缺乏具备显著光合作用能力的组织，不足以改变枝条的碳源碳汇状态 [24]。绒毛白蜡为花叶同放，其开花与新叶生长主要消耗枝条中积累的有机物。在 S1 时期，雌株的花芽膨大、开花授粉，以保障繁殖的延续，这一过程需要消耗大量的碳储备；花期结束、坐果完成后，雌株需将光合作用产生的碳水化合物输送至果实中，而树木在繁殖阶段会动用部分碳储备，以满足该时期的养分需求 [25]。从 S1 到 S2 时期，雌株叶片的淀粉含量显著降低，而雄株叶片的淀粉含量变化较小。随着发育进程推进，绒毛白蜡雌株叶片中储存的淀粉与可溶性糖消耗量大于同时期的雄株，这可能源于雌雄株资源分配模式的差异：雌株需

为果实发育提供能量补给并满足自身生长需求，而雄株同时期消耗淀粉与可溶性糖主要用于自身生长发育。进入 S3 时期后，雄株叶片可溶性糖含量显著上升，同时伴随淀粉的少量消耗；雌株叶片同样积累可溶性糖，但淀粉含量未出现明显变化。上述结果验证了性别对绒毛白蜡资源分配格局具有显著影响 [26]。有研究发现，雌雄异株植物东北鼠李 *Rhamnus schneideri* 在不同生长发育阶段的资源消耗与获取存在差异，这与本研究结果一致 [27]。已有研究表明，树木可通过调节 NSC 组分含量来适应环境变化，较高的可溶性糖含量有助于树木应对温度变化 [28]，且可溶性糖被认为可随时用于树木各项生理活动 [29]。从 S2 时期到 S3 时期，雌雄株叶片光合能力增强，光合产物含量增加，叶片合成的 NSC 可供给枝条生长及呼吸代谢的碳需求，因此雌雄株的可溶性糖含量在 S3 时期均有所升高；但 S3 时期雌株仍需为果实发育提供能量，因此雌株的可溶性糖含量低于雄株。

非结构性碳水化合物各组分间具有动态转化特性 [30]，例如蔗糖、果糖与葡萄糖之间可发生相互转化，作为同分异构体的葡萄糖与果糖，能通过差向异构作用实现相互转化，且二者含量变化呈现显著相关性；而蔗糖作为可溶性糖的主要运输形态及淀粉合成前体物质，在光合作用生成后，会经由韧皮部运输至“库”组织，并被水解为果糖和葡萄糖。在本研究中，绒毛白蜡雄株中可溶性糖、葡萄糖、果糖与蔗糖之间呈极显著正相关（$P < 0.01$），其含量变化趋于一致。同时，雄株中以上 4 种非结构性碳水化合物含量在 S1、S2、S3 时期的变化趋势基本一致，均为先减少后增加。

4 结 论

综上所述，绒毛白蜡雌雄异株树木在生存演化过程中，由于生活史策略的分化，不同发育阶段的结构性碳水化合物与非结构性碳水化合物的分配存在差异。研究整个生长期发现，绒毛白蜡雄株展现更强生长势，叶片结构性碳水化合物含量高于雌株，这可能是因为雄株叶片面积较大，需更多养分支撑结构构建；而雌株在全生育期对非结构性碳水化合物的调动更加灵活，这可能是因为雌株需要及时调整自身碳供应以满足生殖过程的需要。本研究阐释了不同性别绒毛白蜡在各发育阶段的碳水化合物分配差异，为深入理解性别对性二态植物生长发育机制的影响提供了理论依据。

参考文献：

[1] 唐学玺 . 环境胁迫下雌雄异株植物的差异响应特征及研究进展 [J]. 中国海洋大学学报 (自然科学版),2020,50(7):74-81.
Tang X X. Characteristics and research progress of sex-specific responses to environmental stresses in dioecious plants[J]. Periodical of Ocean University of China,2020,50(7):74-81.

[2] 茼胜军 . 环境胁迫下杨树性别响应差异研究进展 [J]. 辽宁林业科技 ,2022(5):56-60,67.
Man S J. Research progress on sexuality-related response differences of poplar under environmental stress[J]. Liaoning Forestry Science and Technology,2022(5):56-60,67.

[3] 韩丽冬 , 沃晓棠 , 张苏 , 等 . 环境胁迫下雌雄异株植物的生理差异响应特征 [J]. 中国林副特产 ,2021(5):75-77.
Han L D, Wo X T, Zhang S, et al. Physiological differential response characteristics of dioecious plants under environmental stress [J]. Forest By-Product and Speciality in China,2021(5):75-77.

[4] 王艺彤 , 叶尔江 • 拜克吐尔汉 , 廖丹 , 等 . 雌雄异株植物髭脉槭不同生长阶段叶片元素计量特征与性二态间的相互关系 [J]. 植物生态学报 ,2024,48(6):760-769.
Wang Y T, Yeerjiang·Baiketuerhan, Liao D, et al. Correlation between elemental biometric characteristics and sexual dimorphism in leaves of dioecious *Acer barbinerve* at different growth stages[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2024,48(6):760-769.

[5] Yu Q, Barrett S C H, Wang X J, et al. Sexual dimorphism, temporal niche differentiation, and evidence for the Jack Sprat effect in an annual dioecious plant[J]. Journal of Systematics and Evolution,2022,60(5):1078-1091.

[6] Timerman D, Barrett S C H. The spatial ecology of sex ratios in a dioecious plant: relations between ramet and genet sex ratios[J]. Journal of Ecology,2019,107:1804-1816.

[7] 蔡泽宇 . 雌雄川滇柳对模拟干旱及氮沉降的生理响应及分子机制 [D]. 成都 : 中国科学院大学 (中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所),2022:1-8.
Cai Z Y. Physiological responses and molecular mechanisms of females and males *Salix rehderiana* under simulated drought and nitrogen deposition[D]. Chengdu: Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences,2022:1-8.

[8] 李晨晞 , 卫星 , 汤静文 , 等 . 水曲柳雌雄株叶片光合及化学计量特征对外源激素的响应 [J]. 北京林业大学学报 ,2023,45(12):80-89.
Li C X, Wei X, Tang J W, et al. Response of photosynthetic and stoichiometric characteristics of female and male leaves of *Fraxinus mandshurica* to exogenous hormones[J]. Journal of Beijing Forestry University,2023,45(12):80-89.

[9] 汤靖文 , 李晨晞 , 彭政淋 , 等 . 氮磷钾肥对水曲柳雌雄株叶片光合生理及化学计量特征的影响 [J]. 森林工程 ,2023,39(2):30-38,46.
Tang J W, Li C X, Peng Z L, et al. Effects of nitrogen, phosphorus and potassium fertilizers on photosynthetic physiological and stoichiometric characteristics of male and female leaves of *Fraxinus mandshurica*[J]. Forest Engineering, 2023,39(2):30-38,46.

[10] 张碧嘉 , 于淼 , 徐晴 , 等 . 性别和发育阶段对绒毛白蜡光合特征及叶功能性状的影响 [J]. 生态学报 ,2024,44(1):295-305.
Zhang B J, Yu M, Xu Q, et al. Effects of gender and development stages on photosynthetic characteristics and leaf functional traits of *Fraxinus velutina* Torr[J]. Acta Ecologica Sinica,2024,44(1):295-305.

[11] 回爽 . 沈阳城 - 郊梯度下三种观赏树种的物候特征及影响因素研究 [D]. 沈阳 : 沈阳农业大学 ,2020:12-15.
Hui S. Study on the phenological characteristics and influencing factors of three ornamental tree species in Shenyang urban-suburban gradient[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University,2020:12-15.

[12] Körner C. Carbon limitation in trees[J]. Journal of Ecology, 2003,91:4-17.

[13] Fajardo A, Piper F I, Pfund L, et al. Variation of mobile carbon reserves in trees at the alpine treeline ecotone is under environmental control[J]. New Phytologist,2012,195:794-802.

[14] Myers J A, Kitajima K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest[J]. Journal of Ecology,2007,95:383-395.

[15] 文小梅 , 鲜婷 , 刘俊雁 , 等 . 去叶对青杨雌雄植株生长和非结构性碳水化合物的影响 [J]. 生态学杂志 ,2021,40(1):41-48.
Wen X M, Xian T, Liu J Y, et al. Effects of defoliation on growth and non-structural carbohydrates in female and male *Populus cathayana*[J]. Chinese Journal of Ecology,2021,40(1): 41-48.

[16] 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 Y P, Cao P H, Xu J L, et al. Seasonal dynamics of non-structural carbohydrate contents in leaves of *Quercus variabilis* in the east Qinling mountain range[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019,39(19):7274-7282.

[17] 李志琪 , 吴俊文 , 陈刚 , 等 . 中幼龄林华山松非结构性碳水化合物季节变化 [J]. 西北植物学报 ,2024,44(5):782-791.
Li Z Q, Wu J W, Chen G, et al. Seasonal variations of non-structural carbohydrates of young and middle-age *Pinus armandii* plantations[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024,44(5):782-791.

[18] 王因花 , 燕丽萍 , 孔雨光 , 等 . 绒毛白蜡嫩枝扦插生根的解剖学与内源激素变化研究 [J]. 中南林业科技大学学报 , 2023,43(11):28-35,52.
Wang Y H, Yan L P, Kong Y G, et al. Anatomy and endogenous hormone changes of softwood cutting rooting of *Fraxinus velutiny*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2023,43(11):28-35,52.

[19] 刘永刚 , 冉宜骏 , 高铭泽 , 等 . 桑叶中纤维素和木质素含量的测定 [J]. 饲料研究 ,2019,42(7):58-60.
Liu Y G, Ran Y J, Gao M Z, et al. Determination of cellulose and lignin content in mulberry leaves[J]. Feed Research,2019, 42(7):58-60.

[20] 鹿志伟 , 杨子平 , 张燕梅 , 等 . 高效液相色谱法测定剑麻叶片中的可溶性糖含量 [J]. 中国麻业科学 ,2017,39(4):189-194.
Lu Z W, Yang Z P, Zhang Y M, et al. Determination of soluble sugar in sisal leaf by HPLC[J]. Plant Fiber Sciences in China, 2017,39(4):189-194.

[21] 李志强 , 史威威 , 慕亚卿 , 等 . 饲用玉米不同收获期纤维含量变化动态研究 [J]. 中国奶牛 ,2008(12):19-22.
Li Z Q, Shi W W, Mu Y Q, et al. Study on the variation dynamic state of fiber content in forage maizes at different harvest time[J]. China Dairy Cattle,2008(12):19-22.

[22] 张天宇 . 繁殖代价对绒毛白蜡叶功能性状的影响 [D]. 北京 : 北京林业大学 ,2022:36-40.
Zhang T Y. Effects of reproduction efforts on leaf functional traits in *Fraxinus velutina* Torr[D]. Beijing: Beijing Forestry University,2022:36-40.

[23] 龚玉凤 , 吴兆飞 , 付永硕 , 等 . 气候变化对北京常见树种春季萌芽的影响 : 基于控制实验研究 [J]. 生态学报 ,2023,43(5): 1948-1958.
Gong Y F, Wu Z F, Fu Y S, et al. Effects of climate change on spring budburst of typical tree species in Beijing based on manipulative experiments[J]. Acta Ecologica Sinica,2023,43(5):1948-1958.

[24] 王文杰 , 祖元刚 , 王慧梅 . 林木非同化器官树枝 (干) 光合功能研究进展 [J]. 生态学报 ,2007,27(4):1583-1595.
Wang W J, Zu Y G, Wang H M. Review on the photosynthetic function of non-photosynthetic woody organs of stem and branches[J]. Acta Ecologica Sinica,2007,27(4):1583-1595.

[25] 赵海艳 , 宋子龙 , 徐萌 , 等 . 雌雄异株植物簇毛槭繁殖代价延迟效应研究 [J]. 北京林业大学学报 ,2019,41(8):84-93.
Zhao H Y, Song Z L, Xu M, et al. Delayed effects of reproductive costs in dioecious species *Acer barbinerve*[J]. Journal of Beijing Forestry University,2019,41(8):84-93.

[26] 任雅雪 . 雌雄异株绒毛白蜡的资源分配及生态服务功能评估 [D]. 北京 : 北京林业大学 ,2020:29-33.
Ren Y X. Reproductive resource allocation characteristics and ecosystem service assessment of dioecious species *Fraxinus velutina* Torr. [D]. Beijing: Beijing Forestry University,2020:29-33.

（下转第 158 页）

Cheng L, Li Y L, Ning Z Y, et al. Response mechanisms of woody plants to drought stress: a review based on plant hydraulic traits[J]. Acta Ecologica Sinica,2024,44(7):2688-2705.

[26] 吴子晗 , 章孙逊 , 张帆 , 等 . 未来气候情景下黑河中游灌溉缺水风险评估 [J]. 灌溉排水学报 ,2025,44(1):97-103.
Wu Z H, Zhang S X, Zhang F, et al. Assessing irrigation water shortage in the middle reaches of the Heihe river basin under future climate scenarios[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2025,44(1):97-103.

[27] 周梦佳 . 耐盐菊芋在不同施氮处理下的地下部微生物群落分析及其内生固氮寡养单胞菌促进菊芋生长的机制研究 [D]. 南京 : 南京农业大学 ,2020:9-10.
Zhou M J. The analysis of underground microbial community in salt-tolerant Jerusalem artichoke and the mechanism of endogenous nitrogen-fixing *Stenotrophomonas* to promote this growth under different nitrogen treatments[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University,2020:9-10.

[28] 于贵瑞 , 于宗绪 , 王秋凤 , 等 . 宏观生态系统科学理论研究和实践应用知识体系的构建 [J]. 应用生态学报 ,2025,36(8):2257-2269.
Yu G R, Yu Z X, Wang Q F, et al. Construction of a knowledge system for theoretical research and practical application of macroecosystem science [J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2025,36(8):2257-2269.

[29] 李维 . 为科学放生划定生态红线 [J]. 环境经济 ,2025(12):68-72.
Li W. Draw an ecological red line for scientific release[J]. Environmental Economy,2025(12):68-72.

[30] 董玉莲 . 基于“两山”理论的农村生态与经济协同发展探析 [J]. 农业经济 ,2023(9):57-59.
Dong Y L. On the coordinated development of rural ecology and economic development based on the theory of “Two Mountains”[J]. Agricultural Economy,2023(9):57-59.

[31] 卓静 , 朱延年 , 李韬 , 等 . 陕北黄土高原区生态服务价值对土地利用变化的响应 [J]. 水土保持研究 ,2022,29(5):336-342.
Zhuo J, Zhu Y N, Li T, et al. Response of ecological service value and quality to land use change in China’s Loess Plateau[J]. Research of Soil and Water Conservation,2022,29(5):336-342.

[本文编校：戴欧琳]

（上接第 137 页）

[27] 王俪玢 , 黄云浩 , 范春雨 , 等 . 东北鼠李生殖耗费的性别分异研究 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2020,40(12):69-74.
Wang L B, Huang Y H, Fan C Y, et al. Study on gender differentiation of reproduction cost in *Rhamnus schneideri* var. *manshurica* [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2020,40(12):69-74.

[28] Zhou Q, Shi H, He R, et al. Plastic and adaptive response of carbon allocation to temperature change in alpine treeline trees[J]. Environmental and Experimental Botany,2023,208:105271.

[29] Herrera-Ramírez D, Hartmann H, Römermann C, et al. Anatomical distribution of starch in the stemwood influences carbon dynamics and suggests storage-growth trade-offs in some tropical trees[J]. Journal of Ecology,2023,111:2532-2548.

[30] 李帆 , 田娜玲 , 余殿 , 等 . 林木非结构性碳水化合物的分布特征及影响因素研究进展 [J]. 温带林业研究 ,2025,8(1):39-44,62.
Li F, Tian N L, Yu D, et al. Research progress on the distribution characteristics and influencing factors of non-structural carbohydrates in forest trees[J]. Journal of Temperate Forestry Research, 2025,8(1):39-44,62.

[本文编校：戴欧琳]