

生长季末期干旱胁迫对刺槐幼苗非结构性碳水化合物的影响

张 婷¹, 曹 扬², 陈云明², 刘国彬^{1,2}

(1. 中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100;

2. 西北农林科技大学黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 以一年生刺槐(*Robinia pseudoacacia*)幼苗为研究对象,通过在生长季末期设置包含保持土壤含水量为田间持水量 70%的对照组和停止水分补给的干旱处理组的盆栽试验,研究该时期干旱胁迫对刺槐幼苗非结构性碳水化合物(NSC)的影响。随着干旱胁迫时间的延长,处理组幼苗功能叶生物量、净光合速率、气孔导度均持续降低,至第 12 天时分别降至对照组的 10.91%,5.70%和 3.63%,且整个试验期间其均显著低于基本保持不变的对照组($P<0.01$)。干旱处理组幼苗叶、枝、树干、粗根、细根可溶性糖含量均增加,且显著高于对照组,分别为对照组的 1.12,1.05,1.13,1.26,1.29 倍($P<0.05$);但淀粉含量均降低,并显著低于对照组,分别为对照组的 84.0%,94.8%,63.3%,70.5%,89.4%($P<0.05$);NSC 含量均降低,叶和细根 NSC 含量显著高于对照组,分别为对照组的 1.03 倍和 1.01 倍,枝、树干、粗根 NSC 含量均显著低于对照组,分别为对照组的 96.6%,70.5%,78.2%($P<0.05$);可溶性糖和淀粉含量的比值均增加,且显著高于对照组,分别为对照组的 1.33,1.10,1.79,1.82,1.44 倍($P<0.05$)。就整株水平而言,干旱处理组幼苗 NSC 含量随干旱胁迫时间的延长而降低($P<0.05$),在第 6,9,12,15 天时,其分别是对照组的 84.0%,79.2%,76.3%,67.5%。除枝和细根 NSC 含量外,不同器官 NSC 及其组分含量、可溶性糖与淀粉含量的比值、整株水平 NSC 含量均与土壤含水量、叶生物量、气孔导度和净光合速率显著相关($P<0.05$)。生长季末期干旱胁迫导致刺槐幼苗提前大量落叶、净光合速率降低、淀粉向可溶性糖转化增加,导致淀粉积累减少,进而 NSC 被提前消耗,且以树干和粗根中的消耗最显著。

关键词: 淀粉; 光合速率; 可溶性糖; 落叶; 水分胁迫; 叶生物量

中图分类号: Q948.1; Q945.79

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242(2016)05-0297-08

DOI: 10.13870/j.cnki.stbcbx.2016.05.049

Effects of Drought Stress on Non-structural Carbohydrates of *Robinia pseudoacacia* Saplings at the End of the Growing Season

ZHANG Ting¹, CAO Yang², CHEN Yunming², LIU Guobin^{1,2}

(1. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and

Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100; 2. State Key Laboratory of Soil

Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100)

Abstract: One-year-old *Robinia pseudoacacia* saplings were subjected to 70% of field capacity (control) and progressive drought stress (treatment) to study the effects of drought stress on non-structural carbohydrates (NSC) of *R. pseudoacacia* saplings at the end of the growing season. While leaf biomass, stomatal conductance and net photosynthetic rates of saplings under control generally exhibited no significant differences throughout the experiment ($P<0.05$), those under treatment decreased with the intensification of drought stress ($P<0.01$). Soluble sugar concentrations and the ratios of soluble sugars to starch in different tissues under treatment all increased with drought progression, but were significantly higher than those under control ($P<0.05$). Contrarily, starch and NSC concentrations in each tissue under treatment all decreased with drought progression ($P<0.05$). Except NSC in leaves and fine roots, starch and NSC concentrations under treatment were all lower than those under control ($P<0.05$). NSC concentrations in branches, stems and coarse roots were 96.6%, 70.5%, and 78.2% of those under control, respectively. At the whole sapling level, NSC concentrations under treatment decreased throughout the experiment, and were significantly lower than those under control ($P<0.05$), and were 84.0%, 79.0%, 76.3% and 67.5% of those under control on the 6th, 9th, 12th and 15th days, respectively. Soluble sugar, starch and NSC concentrations and the ratios of soluble sugars to starch in different sapling tissues, except NSC concentrations in branches and fine roots,

收稿日期: 2016-03-15

资助项目: 国家自然科学基金(41201088, 41371506); 教育部博士点基金(20120204120014); 中国科学院西部之光(K318021304)

第一作者: 张婷(1986—), 女, 博士研究生, 主要从事流域生态学研究。E-mail: ttzhang115@163.com

通信作者: 刘国彬(1958—), 男, 博士, 研究员, 主要从事流域生态学研究。E-mail: gblu@ms.iswc.ac.cn

and NSC concentrations at the whole sapling level were all significantly correlated with soil water content, leaf biomass, stomatal conductance and net photosynthetic rates. Our results suggested that the premature defoliation and decrease of photosynthetic rate of *R. pseudoacacia* saplings resulted from drought stress at the end of the growing season could facilitate the transformation of starch to soluble sugars and then decrease the accumulation of starch, as a result, would induce the premature consuming of NSC, which would mainly occur to stems and coarse roots.

Keywords: starch; photosynthetic rate; soluble sugar; defoliation; water stress; leaf biomass

近年来,随着全球气候变化,干旱事件的强度、频率和持续时间不断增加,干旱胁迫导致森林中乔木生长不良甚至大面积死亡事件在世界范围内均有发生,且呈加剧趋势^[1]。非结构性碳水化合物(NSC)作为参与乔木生命过程的重要物质,主要由可溶性糖和淀粉组成,它在很大程度上影响着乔木的生长发育和对环境因子的响应^[2]。McDowell 等^[3]认为在干旱胁迫下,乔木体内 NSC 的变化有助于解释干旱导致森林生长不良和死亡的机理。越来越多的研究发现,NSC 在乔木应对干旱胁迫中发挥着重要作用。当乔木受干旱胁迫时,其体内储存的 NSC 可作为光合产物供应不足时的碳源缓冲物质暂时供应乔木生长和代谢;可作为渗透调节物质,以维持膨压,促进细胞吸水;还具有气穴化修复功能,以维持导管的水分传导功能^[2,4]。因此,研究干旱胁迫对乔木 NSC 的影响机制是全面揭示乔木如何抵御环境干旱的基础^[2]。

干旱胁迫下乔木 NSC 的动态变化受诸多因素的影响,如树种、树龄及干旱胁迫的程度、持续时间、发生时期等^[5-7]。对非等水型树种犹他桧(*Juniperus monosperma*)和等水型树种可食松(*Pinus edulis*)的研究发现,干旱胁迫下前者比后者维持较高的 NSC 含量以满足渗透调节需要^[6]。Anderegg 等^[8]认为,由于大树比幼树储存更多的 NSC,两者具有不同的抗旱能力,干旱胁迫对后者 NSC 的影响比前者更大。Zhang 等^[7]研究发现,短期干旱胁迫对 NSC 没有显著影响,但持续强烈的干旱胁迫会显著降低刺槐 NSC 含量。Galvez 等^[9]研究发现,生长季初期干旱胁迫会显著增加乔木 NSC 含量。Anderegg 等^[8]发现,生长季旺盛期干旱胁迫对乔木 NSC 含量没有显著影响。然而,现有关于干旱胁迫发生时期对乔木 NSC 的影响研究主要集中在生长季初期和旺盛期,缺乏对生长季末期的研究。生长季末期乔木应对干旱胁迫的方式、叶片光合活性、生长速率、NSC 的储存和消耗特征等均不同于生长季初期和旺盛期,因而该时期干旱胁迫对乔木 NSC 的影响也可能有异于生长季初期和旺盛期^[3-4]。同时,生长季末期是乔木 NSC 积累的关键时期,该时期干旱胁迫可能对 NSC 积累产生影响。NSC 积累对乔木应对秋冬季节干旱和寒冷等外界胁迫以及来年春季乔木发芽和生长具

有重要作用^[4,10]。因而,研究生长季末期干旱胁迫对乔木 NSC 的影响,有助于进一步认识生长季不同时期干旱胁迫对乔木 NSC 的影响机制。

本文以刺槐(*Robinia pseudoacacia*)为研究材料,该树种原产北美洲,于 19 世纪 70 年代引种至我国,因其耐干旱、贫瘠的特点,被作为黄土高原地区用于水土流失治理和退耕还林工程的主要人工林树种^[11-12]。然而,在水土流失严重、季节性干旱频发的黄土半干旱丘陵区,人工营造的刺槐林普遍存在季节性枯梢和生长不良的现象,严重时还会形成“小老树”甚至死亡,限制了其生态防护作用^[12]。以往干旱胁迫对刺槐的影响研究主要集中在气孔变化^[13]、生物量分配^[11]、渗透调节和活性氧清除机制^[14]等方面,而从 NSC 变化,特别是不同器官 NSC 响应特征方面的研究却较少涉及。因此,本研究拟通过采用盆栽控水试验研究生长季末期不同干旱胁迫程度对刺槐一年生幼苗 NSC 动态变化的影响,阐明其幼苗 NSC 对生长季末期干旱胁迫的响应机制,以期揭示黄土丘陵区林木季节性枯梢与生长不良的机制和造林初期幼苗的抚育管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料与试验处理

本试验在陕西杨凌黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室防雨旱棚内进行(34.282 3°N,108.074 4°E)。该地区海拔 530 m,属于暖温带大陆性季风气候区,夏季炎热多雨,冬季寒冷干燥。多年平均降水量 632 mm,且降水分布不均,主要集中在 7—9 月。年均温为 12.9 °C。土壤类型为土垫旱耕人为土。

2013 年 4 月 10 日,在当地苗木生产基地选择基径(平均 6.19 mm)、树高(平均 102.5 cm)、根系和长势一致,经播种育苗得到的一年生实生刺槐幼苗,于当天将苗木植入高 30 cm、内径 27 cm 的塑料桶内,每桶 1 株。幼苗植入前采用清水冲洗根系,吸水纸吸去表面水分,并称取鲜重。供试土壤统一采用当地撂荒 5 a 草地表层 30 cm 土壤,类型为土垫旱耕人为土。装土前采取了过筛除杂和均匀化处理,每桶约 14 kg 土壤。试验期间保持桶内土壤处于自然肥力和田间持水量(重量含水量 19.98%),并随机均匀地

置于试样场内,以保证幼苗成活和试验处理的一致性。苗木栽植 34 d 后(5 月 14 日)控水至田间持水量 70%左右,并一直保持至干旱处理前。

根据该地区刺槐年生长阶段的划分,生长季末期的范围通常为 8 月 25 日至 10 月 25 日,本试验于 2013 年 9 月 6 日开始对幼苗进行干旱胁迫处理^[11]。此时幼苗平均基径为 12.05 mm,树高为 115.5 cm,生长良好,无叶片变黄、落叶现象。供试刺槐幼苗共 36 株,随机选取 4 株用于干旱处理前气体交换特征和 NSC 含量测定。剩余 32 株苗木随机分为 2 组(每组 16 盆),分别为保持田间持水量约 70%的对照组和停止水分供应的干旱处理组。试验持续到干旱处理组幼苗叶子全部变黄脱落为止(9 月 21 日),共持续 15 d。土壤含水量由每日 18:00 称重获取。

1.2 气体交换特征测定和样品采集

在干旱处理开始后的第 6,9,12,15 天时在对照和干旱处理组中分别随机选取 4 株幼苗进行光合测定和破坏性取样。净光合速率和气孔导度测定用 LI-6400 便携式光合仪在上午 9:00—11:00 间进行。测定时光源为内置红蓝光源,光合有效辐射设为 1 000 μmol/(m²·s),参比室 CO₂ 浓度设为 385 μmolCO₂/mol,样品室流速设为 500 μmol/s。在树冠中部东、西、南、北 4 个方向和顶部选择未完全变黄的成熟叶片 5 片进行测定。

由于 NSC 含量具有显著的日变化,因此采样固定在下午 14:00—17:00 进行。土表以上分未全黄叶、全黄叶、枝、树干取样,土表以下分粗根(直径>2 mm)、细根(直径<2 mm)取样。所采样品用蒸馏水冲洗,吸水纸吸去表面水分后立即用微波炉高温档杀青 90 s,以防止相关酶促反应对 NSC 的影响。将杀青后的样品置于恒温鼓风干燥箱中于 80 ℃烘至恒重,称重后用球磨粉碎机粉碎过 0.25 mm 筛,储存用于 NSC 含量测定。粉碎时将未全黄叶和全黄叶混合。

表 1 对照组和干旱处理组土壤水分含量、功能叶生物量、气孔导度、净光合速率动态变化

天数/ d	水分含量/%	叶生物量/g		气孔导度/(molH ₂ O·m ⁻² ·s ⁻¹)		净光合速率/(μmolCO ₂ ·m ⁻² ·s ⁻¹)	
	处理	对照	处理	对照	处理	对照	处理
0	70.00	11.46±0.35a	11.46±0.35a	0.133±0.015a	0.133±0.0154a	7.487±0.173a	7.487±0.173a
6	48.62	10.51±0.92aA	4.64±0.57bB	0.129±0.006aA	0.042±0.001bB	7.506±0.180aA	4.034±0.361bB
9	42.63	10.88±0.33aA	4.22±0.32bB	0.122±0.007aA	0.016±0.001cB	6.944±0.103aA	1.250±0.067cB
12	35.34	10.92±0.54aA	1.19±0.16cB	0.126±0.008aA	0.007±0.002dB	6.883±0.234aA	0.250±0.067dB
15	31.80	10.66±0.63a	0.00	0.1171±0.0046a		3.9468±0.1436a	

注:同列数据后不同小写字母表示不同天数间差异显著(P<0.05);同行数据后不同大写字母表示处理和对照组间差异显著(P<0.05)。

2.2 干旱胁迫对叶、枝、树干、粗根和细根可溶性糖含量的影响

干旱胁迫持续时间和强度对不同器官可溶性糖含量均具有显著影响(图 1,P<0.05)。干旱处理组不同器官可溶性糖含量与对照组变化趋势一致,均随持续时间

1.3 NSC 含量测定

将 NSC 分可溶性糖和淀粉分别测定,两者含量之和即为 NSC 含量。可溶性糖和淀粉含量的测定均用蒽酮比色法^[15],两者含量均由葡萄糖标线上读得,淀粉含量乘以换算系数 0.9。

1.4 数据处理

整株水平 NSC 含量通过不同器官 NSC 含量加权平均计算得到,方法如下:

$$C=\frac{\sum C_iB_i}{\sum B_i}$$

式中:C 为整株水平 NSC 含量(mg/g);C_i 为叶、枝、树干、粗根、细根 NSC 含量(mg/g);B_i 为对应器官生物量(g)。

本文统计分析采用 SPSS(17.0)软件。干旱对叶、枝、树干、粗根、细根 NSC 及其组分含量、可溶性糖和淀粉含量的比值、整株水平 NSC 含量在生长季末期连续采样过程中的影响用两因素方差分析(Two way ANOVA)。用 Bonferroni 多重比较法进行差异显著性检验,显著性水平设为 α=0.05。用 Pearson 相关系数表征不同器官 NSC 及其组分含量、可溶性糖和淀粉含量的比值、整株水平 NSC 含量与土壤水分含量、叶生物量、气体交换特征间的相关性,在 α=0.05 水平上进行双尾检验。图形绘制采用 Excel 2010 软件。

2 结果与分析

2.1 叶生物量和气体交换特征动态变化

试验期间,随时间延长,干旱处理组土壤水分含量逐渐显著降低,到第 15 天时降为田间持水量的 32%(P<0.05);未全黄叶生物量持续降低(P<0.05),到第 15 天时叶片全部变黄,叶生物量为 0,而对照组未发生显著变化,维持在 11.0 g 左右(P>0.05);叶片气孔导度和净光合速率均呈下降趋势,且显著低于基本保持不变的对照组(P<0.01),到第 12 天时其分别降为对照组的 5.70%和 3.63%,此时其光合作用基本停止(表 1)。

延长呈增加趋势(图 1,P<0.05),试验结束时,干旱处理组叶、枝、树干、粗根、细根可溶性糖含量分别比干旱处理前增加 23.0%,43.5%,45.7%,56.7%,50.5%。在整个干旱处理期间,除第 9 天和 12 天时两组枝中的可溶性糖含量无显著差异(P>0.05),干旱处理组叶、

枝、树干、粗根、细根可溶性糖含量均显著高于对照组 ($P<0.05$),其分别为对照组的 1.12,1.05,1.13,1.26,1.29 倍。相关分析表明,不同器官可溶性糖含量与土壤水分含量、叶生物量、气孔导度和净光合速率均呈显著负相关(表 2, $P<0.05$)。

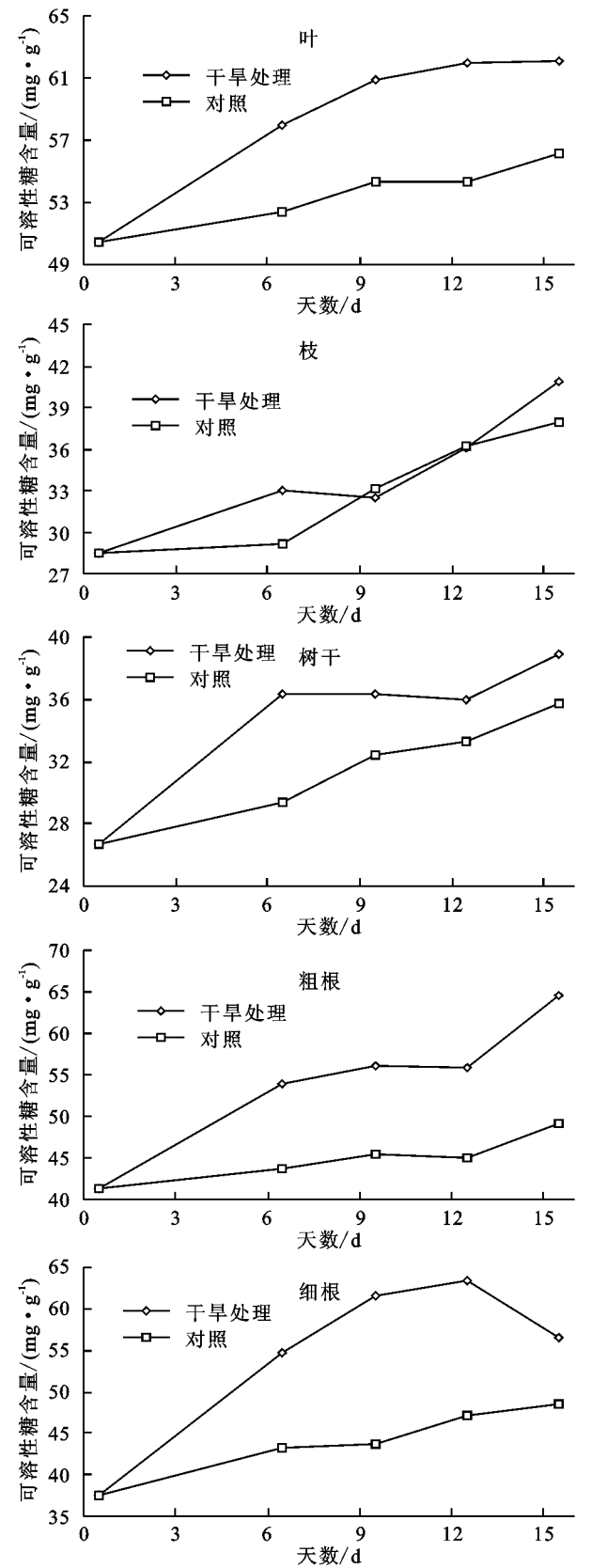


图 1 干旱处理组和对照组不同器官可溶性糖含量的动态变化

表 2 土壤含水量和主要生长、生理指标与不同器官可溶性糖、淀粉、NSC 及可溶性糖与淀粉含量比值的相关性					
指标	器官	土壤含水量	叶生物量	光合速率	气孔导度
可溶性糖	叶	-0.934 *	-0.934 *	-0.924 *	-0.909 *
	枝	-0.897 *	-0.895 *	-0.866 *	-0.818 *
	树干	-0.880 *	-0.882 *	-0.831 *	-0.917 *
	粗根	-0.911 *	-0.919 *	-0.871 *	-0.886 *
	细根	-0.885 *	-0.875 *	-0.884 *	-0.894 *
淀粉	叶	0.982 *	0.979 *	0.961 *	0.933 *
	枝	0.938 *	0.909 *	0.910 *	0.903 *
	树干	0.969 *	0.964 *	0.927 *	0.928 *
	粗根	0.969 *	0.954 *	0.963 *	0.953 *
	细根	0.816 *	0.816 *	0.791 *	0.724 *
NSC	叶	0.782 *	0.772 *	0.749 *	0.705 *
	枝	0.332	0.28	0.33	0.397
	树干	0.950 *	0.943 *	0.912 *	0.889 *
	粗根	0.964 *	0.950 *	0.956 *	0.938 *
	细根	0.405	0.411	0.377	0.293
可溶性糖与淀粉含量比值	整株	0.859 *	0.827 *	0.844 *	0.796 *
	叶	-0.956 *	-0.954 *	-0.940 *	-0.893 *
	枝	-0.917 *	-0.911 *	-0.885 *	-0.835 *
	树干	-0.950 *	-0.948 *	-0.903 *	-0.934 *
	粗根	-0.946 *	-0.937 *	-0.928 *	-0.911 *
	细根	-0.964 *	-0.957 *	-0.947 *	-0.901 *

注: * 表示在 $\alpha=0.05$ 水平上显著(双尾检验)。

2.3 干旱胁迫对叶、枝、树干、粗根和细根淀粉含量的影响

干旱胁迫持续时间和强度对不同器官淀粉含量也均有显著影响(图 2, $P<0.01$)。干旱处理组叶和细根的淀粉含量与对照组变化一致,均随持续时间延长显著降低,至第 15 天时其分别比干旱处理前降低 50.8%和 36.4%,而其他器官淀粉含量变化趋势均不同于对照组(图 2, $P<0.05$)。随时间延长,干旱处理组枝、树干和粗根淀粉含量显著降低,第 15 天时其分别比干旱处理前降低 8.8%,33.3%和 29.3%,但对照组枝淀粉含量没有显著变化,树干、粗根的均显著增加。整个干旱处理期间,干旱处理组所有器官的淀粉含量均显著低于对照组对应器官淀粉含量($P<0.05$),干旱处理组叶、枝、树干、粗根、细根淀粉含量分别是对照组的 84.0%,94.8%,63.3%,70.5%,89.4%。相关分析表明,不同器官淀粉含量与土壤水分含量、叶生物量、气孔导度和净光合速率均呈显著正相关(表 2, $P<0.05$)。

2.4 干旱胁迫对叶、枝、树干、粗根和细根 NSC 含量的影响

干旱持续时间和强度及其交互作用对枝和粗根 NSC 含量均具有显著影响(图 3, $P<0.05$),但干旱持续时间对树干 NSC 含量没有显著影响($P=0.713$),干旱强度对细根 NSC 含量没有显著影响($P=0.650$),干

旱持续时间和强度的交互作用对叶 NSC 含量的影响也不显著($P=0.092$)。试验期间,干旱处理组叶和细根 NSC 含量变化与对照组一致。

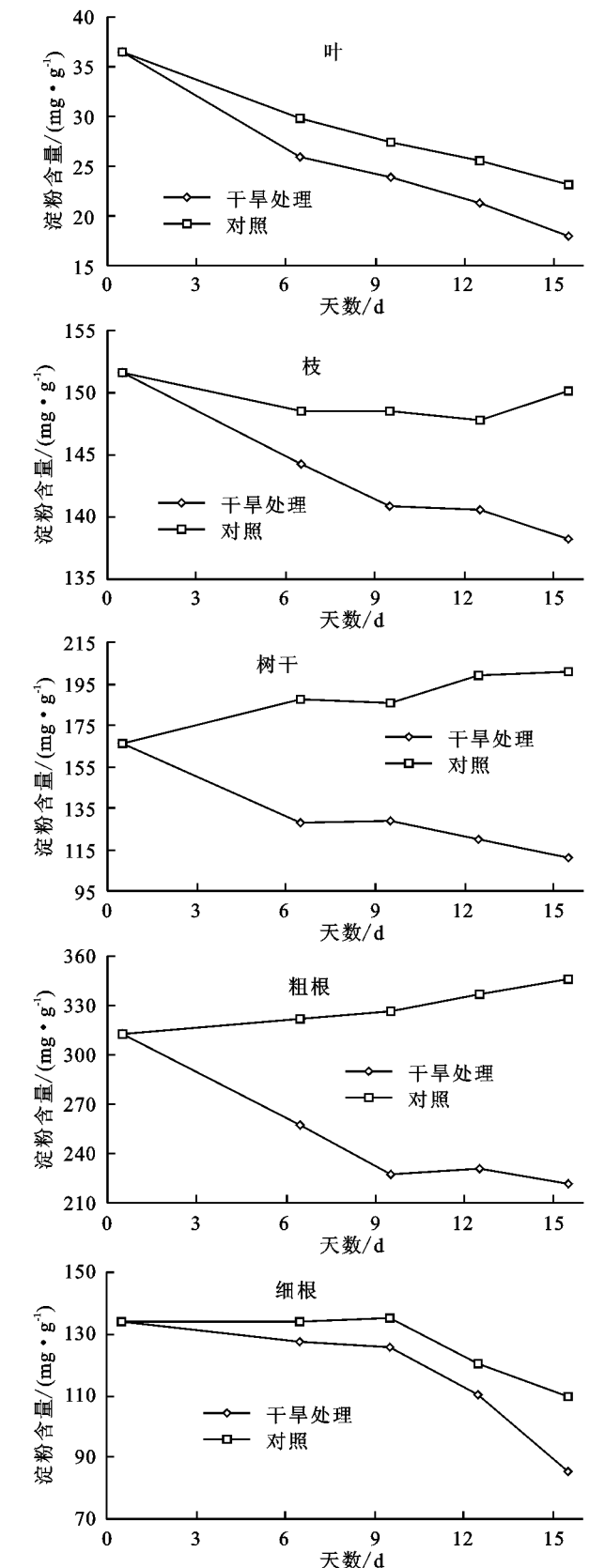


图 2 干旱处理组和对照组不同器官淀粉含量的动态变化
随时间延长,叶显著降低,至第 15 天时较干旱处理前降低 8.0%;细根在第 0—12 天显著增加,第

12—15 天显著降低至干旱处理前的 82.7%(图 3);枝在第 0—9 天时显著降低,第 9—15 天显著增加至和干旱处理前没有显著差异,而对照组枝 NSC 含量随时间没有显著变化;树干和粗根 NSC 含量的变化趋势与对照组相反,随时间延长显著降低,第 15 天时其较干旱处理前分别降低 22.4%,19.2%。总体来看,干旱处理组的叶和细根 NSC 含量显著高于对照组,分别是对照组的 1.03,1.01 倍,而枝、树干和粗根 NSC 含量均显著低于对照组,分别为对照组的 96.6%,70.5%,78.2%。但干旱处理组第 15 天的叶、第 6 天的枝和第 12 天的细根 NSC 含量和对照组对应器官的没有显著性差异($P>0.05$),第 15 天细根 NSC 含量显著低于对照组($P<0.05$)。相关分析表明,叶、树干、粗根 NSC 含量与土壤水分含量、叶生物量、气孔导度和净光合速率呈显著正相关($P<0.05$),但枝和细根 NSC 含量与其相关性不显著(表 2, $P>0.05$)。

2.5 干旱胁迫对叶、枝、树干、粗根和细根可溶性糖与淀粉含量比值的影响

干旱持续时间和强度对不同器官可溶性糖与淀粉含量的比值均具有显著影响(图 4,表 2, $P<0.05$)。干旱处理组叶、枝、细根可溶性糖与淀粉含量的比值变化与对照组一致,均随时间的延长显著升高,在第 15 天时分别为干旱处理前的 2.51,1.58,2.36 倍(图 4, $P<0.05$)。但干旱处理组树干和粗根随时间延长均显著升高($P<0.05$),至第 15 天时其分别为干旱处理前的 2.17,2.21 倍,而对照组没有显著变化($P>0.05$)。在整个干旱处理期间,干旱处理组不同器官可溶性糖与淀粉含量比值均显著高于对照组($P<0.05$),叶、枝、树干、粗根、细根分别是对照组的 1.33,1.10,1.79,1.82,1.44 倍。相关分析表明,不同器官淀粉含量与土壤水分含量、叶生物量、气孔导度和净光合速率均呈显著负相关(表 2, $P<0.05$)。

2.6 干旱胁迫对整株水平 NSC 含量的影响

就整株水平而言,随时间延长,干旱处理组 NSC 含量显著降低,由干旱处理前的 203.36 mg/g 显著降低至第 15 天的 159.70 mg/g;对照组则呈增加趋势,第 15 天时增加至 236.75 mg/g(表 3, $P<0.05$)。干旱处理组 NSC 含量在整个干旱处理期间均显著低于对照组($P<0.05$),在测定的第 6,9,12,15 天时,分别是对照组的 84.0%,79.2%,76.3%和 67.5%,说明生长季末期对照组刺槐幼苗处于 NSC 积累期,而干旱胁迫则导致处理组幼苗开始显著消耗储存的 NSC。同时,相关分析表明,整株水平 NSC 含量与土壤水分含量、叶生物量、气孔导度和净光合速率呈显著正相关(表 2, $P<0.05$)。

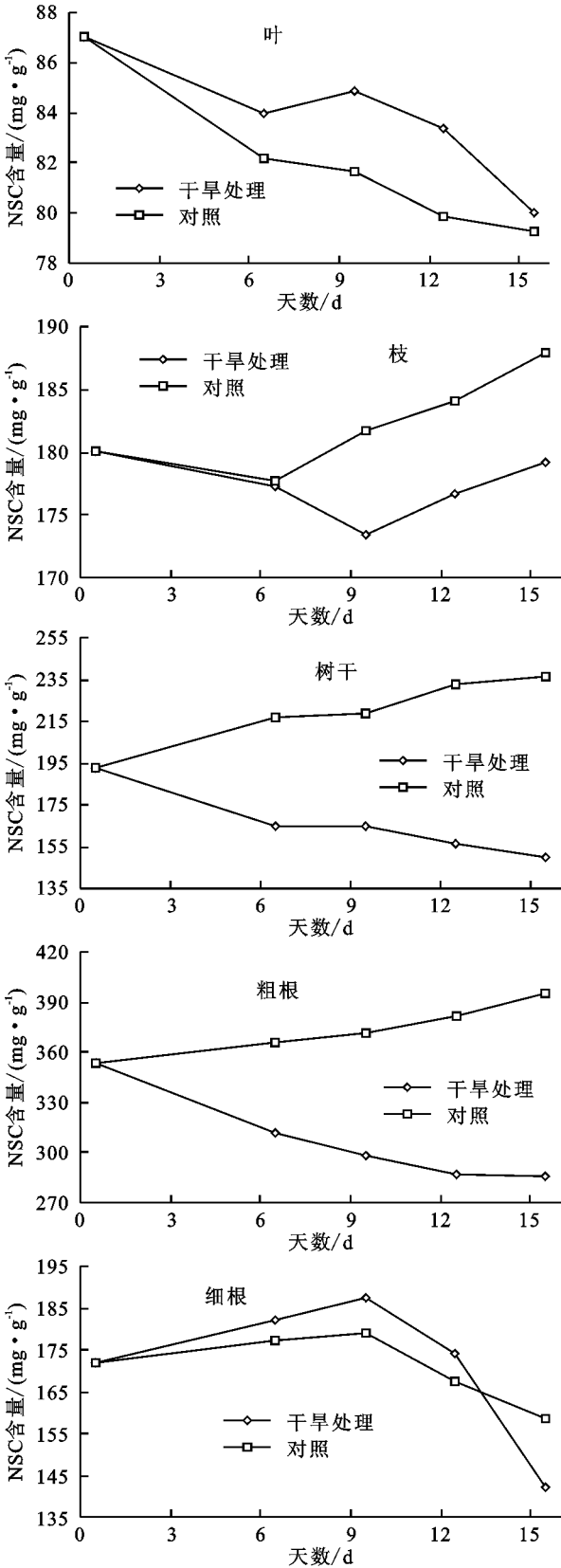


图 3 干旱处理组和对照组不同器官 NSC 含量的动态变化

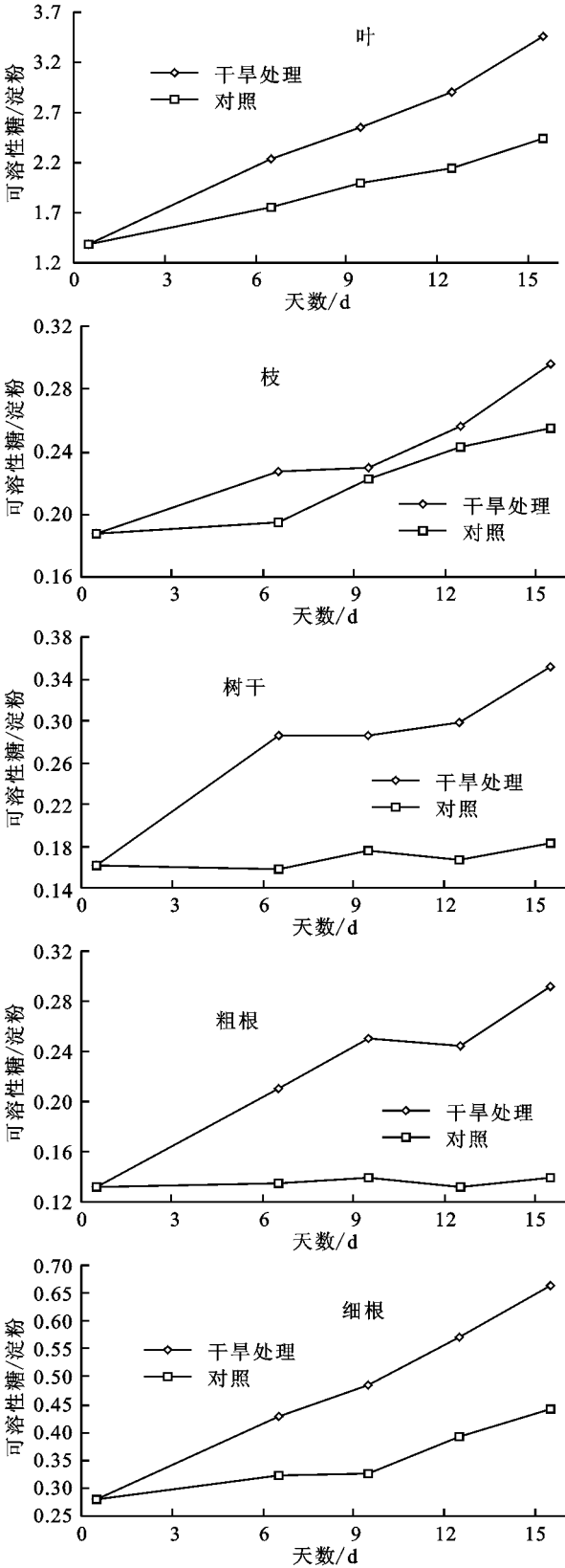


图 4 干旱处理组和对照组不同器官可溶性糖和淀粉含量比值的动态变化

表 3 干旱处理组和对照组整株水平上 NSC 含量的动态变化

天数/d	0	6	9	12	15
对照	203.36±4.93d	218.26±1.47cA	226.86±2.41bA	224.48±2.55bA	236.75±2.38aA
处理	203.36±4.93a	183.41±3.00bB	179.59±7.18bB	171.36±5.72bcB	159.70±2.76cB

mg/g

注:同列数据后不同大写字母表示处理和对照组间差异显著($P<0.05$);同行数据后不同小写字母表示不同天数间差异显著($P<0.05$)。

3 结论与讨论

研究表明,生长季末期干旱胁迫导致刺槐幼苗叶、枝、树干、粗根、细根可溶性糖含量增加,而淀粉含量降低,可溶性糖与淀粉含量的比值增加;枝、树干、粗根淀粉含量降低的幅度高于其可溶性糖含量增加的幅度,导致枝、树干、粗根 NSC 含量显著降低;而叶和细根淀粉含量降低的幅度低于可溶性糖含量增加的幅度,导致其 NSC 含量显著高于对照;枝、树干、粗根 NSC 含量降低的幅度高于叶和细根增加的幅度,导致整株水平 NSC 含量显著降低。另外,叶、树干、粗根 NSC 含量与土壤水分含量、叶生物量、气孔导度和净光合速率呈显著正相关,但枝和细根 NSC 含量与其相关性不显著。

本研究发现,生长季末期干旱胁迫导致刺槐幼苗枝、树干和粗根以及整株水平上的 NSC 含量均显著低于对照,且树干、粗根和整株水平 NSC 含量持续显著降低。这一结果与生长季其他时期的研究显著不同。对生长季初期和旺盛期的研究发现,干旱胁迫导致乔木 NSC 含量显著增加或保持不变^[8-9]。这可能是由生长季末期乔木特有的干旱胁迫应对方式、叶片光合活性、生长速率、NSC 的储存和消耗特征所致。叶生物量、气孔导度和净光合速率可较好反映与 NSC 来源有关的干旱胁迫应对方式。本研究发现,干旱胁迫下刺槐幼苗 NSC 含量与这些因子均显著相关。落叶作为乔木应对干旱胁迫的重要方式之一,其会发生在生长季的任何时期,但生长季初期和旺盛期干旱胁迫下乔木落叶的同时还会不断有新叶产生,另外,落叶对光合作用还具有上调作用,导致叶片净光合速率增加^[16],这些均可部分甚至全部抵消落叶导致的光合产物降低。然而,本研究发现,生长季末期干旱胁迫中刺槐幼苗没有任何新叶产生,且叶生物量持续显著降低,至干旱胁迫结束时叶片全部脱落;同时,也没有出现由落叶对光合作用上调引起的光合速率增加现象,相反,其叶气孔导度和净光合速率均持续显著降低。因而该时期干旱胁迫导致光合产物大大减少,进而引起 NSC 含量显著降低。另外,生长季末期刺槐幼苗特有的生长、光合产物在生长和 NSC 储存间的分配特征可能也是导致上述差异的原因。乔木的生长比光合作用对干旱胁迫的响应更敏感^[4]。生长季初期和旺盛期干旱胁迫下,用于生长的光合产物消耗的减少先于光合速率的降低,多余的光合产物即以 NSC 形式储存起来,因而该时期干旱胁迫导致 NSC 含量增加或不变。而不同于这两个时期,已有研究发现生长季末期刺槐幼苗生长基本停止^[11]。因

而,该时期干旱胁迫导致的光合速率降低将直接影响 NSC。同时,本研究发现,生长季末期对照组叶气孔导度和净光合速率仍维持在较高水平,而枝、树干、主根和整株水平 NSC 含量持续显著增加,表明生长季末期光合产物主要用于 NSC 积累。因而,生长季末期干旱胁迫导致刺槐幼苗整株水平 NSC 含量显著低于对照。NSC 含量的降低还可能与干旱胁迫导致乔木呼吸消耗相对光合速率显著增加有关^[17],呼吸消耗的相对增加导致乔木不得不消耗储存的 NSC,因而导致 NSC 储存的减少。然而本研究并没有测量干旱胁迫下乔木的呼吸代谢特征,未来有待于综合考虑乔木光合和呼吸特征,深入揭示干旱胁迫对 NSC 的影响机制。由此可见,生长季末期由于干旱胁迫引起落叶且没有新叶产生,乔木生长基本停止,光合产物主要用于 NSC 的积累,这些特点导致该时期干旱胁迫对 NSC 的影响显著不同于生长季其他时期。该时期干旱胁迫导致树干、粗根和整株水平 NSC 含量显著低于对照且持续显著降低,NSC 提前消耗。

本研究还发现,干旱胁迫导致枝、树干、粗根 NSC 含量显著低于对照,但叶和细根的显著高于对照;叶、树干、粗根 NSC 含量与土壤水分含量、叶生物量、气孔导度和净光合速率呈显著正相关,但枝和细根 NSC 含量与其相关性不显著。Hartmann 等^[18]研究也发现,干旱胁迫仅导致挪威云杉(*Picea abies*)根系 NSC 含量降低,而对叶和枝 NSC 含量没有显著影响。这可能与不同器官的“源汇”特征、功能重要性、NSC 在乔木中的运输特征有关。叶片作为最重要的 NSC 源器官,为乔木提供生长和代谢所需的碳源,其 NSC 最先被供应,而 NSC 在叶片应对干旱胁迫中发挥着重要功能^[2],同时干旱胁迫还可能导致其外运受阻^[4],因而干旱胁迫导致其 NSC 含量显著高于对照组。另外,一方面,NSC 在乔木体内自上向下运输且其供应服从就近原则^[2],由源器官输出的 NSC 优先供给离其最近的枝,因而导致干旱胁迫下尽管光合产物显著降低,但枝 NSC 含量在第 15 天和干旱处理前没有显著差异。另一方面,NSC 的供应又倾向于优先供给给最需要的器官^[18]。干旱胁迫中细根发挥着重要的吸水功能,因而其 NSC 得到优先供应,导致干旱处理组细根 NSC 含量显著高于对照组,而树干和粗根 NSC 含量显著低于对照组。然而,以往干旱胁迫对乔木 NSC 的影响研究多只考虑部分器官^[2],而本研究发现不同器官 NSC 对干旱胁迫的响应不同,这也可能是导致以往不同研究中干旱胁迫对乔木 NSC 影响不同的主要原因,因此,今后干旱胁迫对

NSC 的影响研究需要综合考虑不同器官。

NSC 在乔木休眠期新陈代谢、应对寒冷胁迫及第 2 年水分传导系统的建立和叶片的生长中占据决定性的地位^[2]。Dyckmans 等^[19]研究表明,乔木新形成的叶片中有 44% 的碳源来自于储存的 NSC。Galvez 等^[20]研究发现,NSC 含量较低的杨树(*Populus tremuloides*, *Populus balsamifera*) 苗木第 2 年未能正常发芽,且根系体积没有增加。而本研究干旱胁迫导致刺槐幼苗提前消耗储存的 NSC,且在第 15 天时其整株水平 NSC 含量降低至对照的 67%。NSC 含量的显著降低必然会对刺槐幼苗休眠期代谢和应对其他环境胁迫(寒冷、干旱等)、春季叶片萌发产生严重的不利影响。因此,生长季末期干旱胁迫导致乔木 NSC 含量降低,可能也是季节性干旱频发的黄土丘陵区林木枯稍和生长不良的原因之一^[3]。未来有待对非生长季 NSC 的变化特征和生长季初期树木萌发特征与 NSC 的关系进行研究,以全面揭示干旱导致森林生态系统退化甚至死亡的生理机制。同时,在营林初期加强生长季末期土壤的水管理,对于提高苗木的成活率和抵抗力具有至关重要的作用。

参考文献:

- [1] Allen C D, Macalady A K, Chenchouni H, et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests[J]. Forest Ecology and Management, 2010, 259(4): 660-684.
- [2] Dietze M C, Sala A, Carbone M S, et al. Nonstructural carbon in woody plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2014, 65: 667-687.
- [3] McDowell N G, Pockman W T, Allen C D, et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? [J]. New Phytologist, 2008, 178(4): 719-739.
- [4] Sala A, Woodruff D R, Meinzer F C. Carbon dynamics in trees: feast or famine? [J]. Tree Physiology, 2012, 32(6): 764-775.
- [5] Anderegg L D, Anderegg W R, Berry J A. Not all droughts are created equal: translating meteorological drought into woody plant mortality[J]. Tree Physiology, 2013, 33(7): 672-683.
- [6] Woodruff D R, Meinzer F C, Marias D E, et al. Linking nonstructural carbohydrate dynamics to gas exchange and leaf hydraulic behavior in *Pinus edulis* and *Juniperus monosperma* [J]. New Phytologist, 2015, 206(1): 411-421.
- [7] Zhang T, Cao Y, Chen Y, et al. Non-structural carbohydrate dynamics in *Robinia pseudoacacia* saplings under three levels of continuous drought stress [J]. Trees, 2015, 29(6): 1837-1849.
- [8] Anderegg W R, Anderegg L D. Hydraulic and carbohydrate changes in experimental drought-induced mortality of saplings in two conifer species [J]. Tree Physiology, 2013, 33(3): 252-260.
- [9] Galvez D A, Landhäusser S, Tyree M. Root carbon reserve dynamics in aspen seedlings: does simulated drought induce reserve limitation? [J]. Tree Physiology, 2011, 31(3): 250-257.
- [10] 杜尧, 韩轶, 王传宽. 干旱对兴安落叶松枝叶非结构性碳水化合物影响[J]. 生态学报, 2014, 34(21): 6090-6100.
- [11] 高小锋, 王进鑫, 张波, 等. 不同生长期干旱胁迫对刺槐幼树干物质分配的影响[J]. 生态学杂志, 2010, 29(6): 1103-1108.
- [12] 山仑. 怎样实现退耕还林还草[J]. 林业科学, 2000, 36(5): 2-4.
- [13] 郑淑霞, 上官周平. 黄土高原油松和刺槐叶片光合生理适应性比较[J]. 应用生态学报, 2007, 18(1): 16-22.
- [14] 柴胜丰, 蒋运生, 韦霄, 等. 干旱胁迫对槐树幼苗生长和生理生态特征的影响[J]. 浙江林业科技, 2008, 28(2): 43-47.
- [15] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [16] Eyles A, Pinkard E A, Davies N W, et al. Whole-plant versus leaf-level regulation of photosynthetic responses after partial defoliation in *Eucalyptus globulus* saplings [J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(6): 1625-1636.
- [17] Ayub G, Smith R A, Tissue D T, et al. Impacts of drought on leaf respiration in darkness and light in *Eucalyptus saligna* exposed to industrial-age atmospheric CO₂ and growth temperature [J]. New Phytologist, 2011, 190(4): 1003-1018.
- [18] Hartmann H, Ziegler W, Trumbore S. Lethal drought leads to reduction in nonstructural carbohydrates in Norway spruce tree roots but not in the canopy [J]. Functional Ecology, 2013, 27(2): 413-427.
- [19] Dyckmans J, Flessa H, Polle A, et al. The effect of elevated (CO₂) on uptake and allocation of ¹³C and ¹⁵N in beech (*Fagus sylvatica* L.) during leafing [J]. Plant Biology, 2000, 2(1): 113-120.
- [20] Galvez D A, Landhäusser S, Tyree M. Low root reserve accumulation during drought may lead to winter mortality in poplar seedlings [J]. New Phytologist, 2013, 198(1): 139-148.