

DOI: 10.5846/stxb201401260198

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化合物的影响. 生态学报, 2014, 34(21): 6090-6100.

Du Y, Han Y, Wang C K. The influence of drought on non-structural carbohydrates in the needles and twigs of *Larix gmelinii*. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(21): 6090-6100.

干旱对兴安落叶松枝叶非结构性碳水化合物化合物的影响

杜 尧, 韩 轶*, 王传宽

(东北林业 大学生态研究中心, 哈尔滨 150040)

摘要:降水格局的变化以及极端干旱的频繁发生是全球气候变化的重要特征之一。为了揭示干旱对树木碳代谢的影响,通过控雨试验研究兴安落叶松(*Larix gmelinii* Rupr.)枝叶的非结构性碳水化合物(NSC)及其组分(可溶性糖和淀粉)的浓度对降水减少的响应,探索枝叶 NSC 浓度与土壤含水率的关系。控雨试验包括减雨 100% (100%RE)、减雨 50% (50%RE) 和对照 (CK) 3 个处理;控雨时期为 2012 年生长季(6 月至 8 月)。结果表明,叶 NSC 浓度对干旱处理的响应比枝更显著。控雨处理对枝叶总 NSC 浓度影响不显著($P > 0.05$),试验期间叶总 NSC 平均浓度变化在 9.45—14.12 mg/g 范围内;枝总 NSC 平均浓度变化在 7.72—9.26 mg/g 之间。然而,不同处理之间的叶片可溶性糖浓度差异显著。100%RE 最高(8.98 ± 0.31) mg/g、50%RE 次之(8.45 ± 0.13) mg/g、CK 最低(7.73 ± 0.32) mg/g。相反,叶淀粉浓度以 CK 最高(2.99 ± 0.22) mg/g、50%RE 次之(2.68 ± 0.32) mg/g、100%RE 最低(2.63 ± 0.17) mg/g。叶可溶性糖与淀粉浓度的比值的大小顺序为:CK (2.27) < 50%RE (2.51) < 100%RE (3.70)。叶可溶性糖浓度、可溶性糖浓度和淀粉浓度的比值与土壤含水率呈显著的负相关关系($P < 0.05$),而叶淀粉浓度有随土壤含水率升高而增高趋势,但相关关系不显著($P > 0.05$)。叶 NSC 总浓度、枝 NSC 及其组分浓度与土壤含水率的关系均不显著($P > 0.05$)。研究表明,短期干旱对兴安落叶松树体内总 NSC 浓度的影响不显著,树木可以通过将淀粉转化成可溶性糖的方式维持其正常的呼吸作用等生理活动。

关键词:控雨试验;可溶性糖;淀粉;土壤含水率;气候变化

The influence of drought on non-structural carbohydrates in the needles and twigs of *Larix gmelinii*

DU Yao, HAN Yi*, WANG Chuankuan

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Global climate change is characterized by variations in precipitation patterns and frequency of drought events. Extreme drought events may lead to large-area tree death and thus changes in the geographical distribution of vegetation, of which the underlying mechanisms are still unclear. It has been postulated that carbon starvation may be responsible for the drought-induced tree death, which, however, needs to be tested with a well-designed controlled experiment. In this study, we conducted a rainfall exclusion experiment on Dahurian larch (*Larix gmelinii* Rupr.) plantation during the growing season of 2012 and examined the concentrations of non-structural carbohydrates (NSC) in twigs and needles of the larch. The experiment included three treatments: 100% rainfall exclusion (100% RE), 50% rainfall exclusion (50% RE) and control (CK, i.e., ambient rainfall). Our objectives were to (1) compare the concentration of NSC components in the needles and twigs among the treatments; and (2) explore relationships between NSC concentrations in needles or twigs and soil moisture. Three trees were randomly selected for each treatment. The twigs and needles from upper, mid and lower crowns in the southern direction were monthly sampled and mixed, respectively, for each tree from early June to late August

基金项目:国家“十二五”科技支撑项目(2011BAD37B01); 长江学者和创新团队发展计划(IRT1054)

收稿日期:2014-01-26; 修订日期:2014-08-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hanyi@nefu.edu.cn

of 2012. A modified phenol-sulphuric method was used to determine the concentrations of soluble sugars and starch. For a specific sample, the total concentration of NSC was obtained by summing the concentrations of the sugars and starch. There was no significant effect of the treatments on the total NSC concentrations in both needles and twigs ($P > 0.005$). The mean concentrations of total NSC in needles varied from 9.45 mg/g to 14.12 mg/g, and those in twigs ranged between 7.72 mg/g and 9.26 mg/g. However, the concentration of soluble sugars in needles differed significantly among the treatments ($P < 0.05$). The sugar concentration in needles was highest for the 100% RE treatment (8.98 ± 0.31) mg/g, followed by the 50% RE treatment (8.45 ± 0.13) mg/g, and the lowest for the CK (7.73 ± 0.32) mg/g. In contrary, the starch concentration in needles ranked as the CK (2.99 ± 0.22) mg/g $>$ 50% RE (2.68 ± 0.32) mg/g $>$ 100% RE (2.63 ± 0.17) mg/g. The ratio of soluble sugars to starch in the needles ranked as the CK (2.27) $<$ 50% RE (2.51) $<$ 100% RE (3.70). There was a significant negative relationship between soil moisture and concentration of soluble sugars or ratio of sugar to starch in needles ($P < 0.05$). The concentration of starch in needles tended to increase with soil moisture increasing, but their correlation was insignificant ($P > 0.05$). There were no significant correlations between soil moisture and the total NSC concentration in needles, and between soil moisture and the concentrations of total NSC or component concentrations in twigs ($P > 0.05$). This study illustrated that the short-term drought stress had no significant effect on the total NSC concentration, but resulted in a transfer of starch into soluble sugar that maintained tree metabolic activities and survival during the drought event.

Key Words: rainfall exclusion; soluble sugar; starch; soil moisture; climate change

碳水化合物是植物光合作用的主要产物,按其存在形式可分为结构性碳水化合物 (Structural Carbohydrate, SC) 和非结构性碳水化合物 (Non-structure Carbohydrate, NSC) 两种。SC 包括木质素、纤维素等,主要用于植物体的形态建成。NSC 主要由葡萄糖、淀粉等组成,是参与植株生命代谢的重要物质^[1]。NSC 浓度是植物生长过程中碳缺乏或者剩余的重要度量指标^[2],其浓度的增减决定了植物的碳平衡 (植物光合作用与呼吸作用和植物生长)^[3-4],也间接显示了碳水化合物在植物体内的分配动态^[5-6]。可溶性糖是植物体内碳水化合物运输的主要形式,也是碳水化合物暂贮的形式之一,并起到调节渗透压的作用;淀粉是植物主要的长期储存物质之一;两者在一定条件下可以互相转换。当可溶性糖积累到较高水平时,可转化为成淀粉而形式积累;相反,当可溶性糖含量较低时,淀粉又可转化为糖来维持正常的生理活动^[7]。

环境因素的改变可成为植物生长的限制因子,改变植物体内碳代谢和碳平衡,从而影响植物体正常的生理代谢功能^[2,5-10]。人类活动所引起的全球气候变化越来越受人们的关注,其中相对于气候持续变暖趋势,降水格局的变化、极端干旱事件的频发及其区域差异具有更大的不确定性^[11],干旱可表述

为降水的短缺或当水的供应不能满足植物对水的需求时的状况,是指由水分收支或供求不平衡所形成的水分短缺现象。干旱视其程度,可划分为由轻到重的不同等级,如轻旱、中旱、重旱、特旱等^[12]。干旱严重影响了植物的生存和生长^[13-14]。水分在许多地区都是陆地生态系统的重要控制因子,而干旱必将带来植物生长以及体内 NSC 浓度及其分配的变化,从而对植物生理活动产生影响。相关研究表明,当水分胁迫出现时,植物体内会发生一系列生理和生化变化来响应或适应干旱环境^[15-17]。一些研究显示,树木组织中 NSC 的含量在干旱时期达到了最大值,甚至开花或结果的植物体中仍然具有较高的 NSC 含量^[18]。因此,研究植物体内不同器官或组织中的 NSC 浓度及其分配格局的变化可以全面了解树木生长与环境因子之间的关系,更加深入地理解生物地球化学碳循环过程,尤其是有助于预测和评估未来全球气候变化对森林生态系统碳循环过程的影响。

东北森林占我国森林面积和蓄积量的 1/3 以上,在维持陆地生态系统碳平衡中具有重要作用^[18]。兴安落叶松 (*Larix gmelinii* Rupr.) 是我国北方森林的优势组成树种。由于树木的叶片与光合作用强度紧密相关^[19],NSC 浓度的分布与距离叶片

(碳源)的距离有关^[20],距离碳源近的组织比距离碳源远的组织优先得到 NSC^[21]。因此本试验选择兴安落叶松的枝和叶作为研究其对降水减少响应的器官。为了探讨干旱胁迫对森林生态系统的影响,本研究以兴安落叶松为研究对象,利用控制生长季降雨试验,研究植物体内非结构性碳水化合物浓度的变化对降水减少的反应,旨在揭示兴安落叶松体内碳供应情况对降水变化的响应,为预测今后全球变化背景下植物因干旱胁迫导致碳饥饿死亡提供过程提供科学数据和研究理论。

1 试验材料和方法

1.1 研究地概况

试验样地位于黑龙江帽儿山森林生态站(45°24' N, 127°28' E),该地区具有大陆性温带季风气候,冬季寒冷干燥,夏季短促湿热。平均年降水量 629 mm,72%的降水集中于 6—8 月,年蒸发量 864 mm。年平均气温 3.1 °C,年平均总日照时数 1857 h,无霜期约为 120—140 d,平均海拔 400 m。土壤为地带性暗棕色森林土壤。植被属于长白植物区系^[22]。试验样地平均坡度 < 3°,所选试验材料为兴安落叶松人工林,栽种于 2004 年,树间距为 1.5 m,平均胸径 6.02 cm,平均树高 6.64 m。

1.2 试验设计与方法

本试验通过不同程度的减少降雨,降低土壤湿度,减少对植物水分的供应,从而出现植物体内水分收支不平衡的水分短缺。试验共随机选取 3 个面积为 25 m × 25 m 的兴安落叶松人工林样地,每个样地分为 3 个面积为 10 m × 10 m 不同处理的样方,处理分别为减雨 100% (100%RE)、减雨 50% (50%RE) 和对照 (CK) 3 个处理,共有 9 个样方。每个样方包含 25 棵兴安落叶松,样方间距离为 5 m。控雨装置分为减雨控制和样地周围土壤侧向控水控制。减雨控制在 2012 年 5 月份搭建完成,在植物生长旺盛,且风速较低,便于进行降水处理的 6—8 月进行减雨控制;50%RE 处理装置采用林下镀锌管架以及上面放置的条状透明有机玻璃板来截取 50%左右降雨(由于存在树干径流的影响,遮挡面积设为 60%);100%RE 装置采用镀锌管支架及其顶部放置透明有机玻璃板,在整个林冠上截取全部降雨,有机玻璃板的高度略高于树冠。样地周围土壤侧向控水的方法

为,每个样方周围挖 1m 深的沟,用抗老化塑料膜在沟内将样地围起来后将土壤回填到样地周围,将样地与周围土壤隔离起到侧向控水的作用。

在落叶松纯林中 0—10 cm、10—20 cm 和 20—30 cm 土层内的根量分别占总根量的 55.16%、27.19%和 16.15%^[23]。所以本试验在每个兴安落叶松样方内用 CS620/CD620 便携式土壤水分传感器测定 10 cm 深度土壤含水率。叶片和枝的非结构性碳浓度每个月取样进行 1 次测定,每个样方随机选取 3 棵兴安落叶松进行取样。自树冠南向上、中、下 3 个冠层随机获取样枝,采取其树叶和树枝,均匀混合不同冠层的枝叶作为树叶和树枝样品。所有样品获取后立即置于冷藏箱(0—4 °C)保存,带回实验室后用微波炉杀青 90 s^[24],然后在 75 °C 恒温箱中烘至恒重;粉碎后备样,以作 NSC 分析^[25]。

1.3 NSC 样品分析

本文将 NSC 定义为可溶性糖(葡萄糖、蔗糖、果糖等)和淀粉的总和^[26]。可溶性糖和淀粉的浓度采用改进的苯酚浓硫酸法测定^[27]。

蔗糖标准液的配制:将分析纯蔗糖在 80 °C 恒温箱中烘至恒重,称取 0.1 g 样品(精确至 0.0001 g),加少量水溶解后转入 100 mL 容量瓶中,并用蒸馏水定容成不同浓度的蔗糖标准液。

可溶性糖的提取:称取粉碎干样 60 mg,加入 80%乙醇 10 mL,萃取 24 h 后用 4000 r/min 离心 10 min,将离心后的上清液倾入 50 mL 容量瓶;在残留沉淀物中再加入 80%乙醇 5 mL,继续离心 5 min,获取上清液;定容后即可用于可溶性糖浓度测定。

淀粉的提取:将上述提取后的残余物烘干后,加入蒸馏水 10 mL;混匀后置于沸水浴糊化 15 min;冷却至 60 °C 以下,加入 0.5%的淀粉酶溶液 1 mL,置于 60 °C 恒温水浴锅保温 1 h 后,加热至沸腾,使酶失活;然后 2000 r/min 离心 5 min,压滤、定容后即可用于淀粉浓度测定。

可溶性糖和淀粉浓度测定:取含 20—80 μg 糖溶液 1 mL,转移到玻璃管中,加入 1 mL (溶于 80%乙醇的) 28%苯酚溶液,然后立即将 5 mL 浓硫酸加入液面,摇晃玻璃管 1 min,静置 15 min,采用紫外可见分光光度计(T6 新世纪,北京普析通用仪器有限责任公司,北京),在 490 nm 处测吸光值,再根据蔗糖的标准曲线计算出可溶性糖和淀粉的浓度^[25]。

1.4 数据分析

NSC 浓度=可溶性糖浓度+淀粉浓度。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和重复测量方差分析(Repeated measure ANOVA)比较不同处理和组织中 NSC 浓度的显著性差异。用 Pearson 相关性分析枝叶中 NSC 浓度与土壤含水量之间的相关关系。所有的统计分析均采用 SPSS 17.0 统计软件完成。所有图用 Sigma Plot 10.0 完成。

2 结果

2.1 非结构性碳水化合物浓度在不同处理间的差异

土壤含水率、枝叶 NSC 及其组分浓度均有显著性季节变化(表 1,图 1)。控雨处理和取样时间及其交互作用对土壤含水率、兴安落叶松叶和枝的可溶性糖浓度、淀粉浓度、总 NSC 的浓度以及可溶性糖浓度与淀粉浓度的比值均有明显影响(表 1)。不同程度控雨处理的土壤含水率有显著性差异(图 1),干旱极大的降低了土壤含水率($P < 0.05$)。兴安落叶松叶片可溶性糖浓度在生长季内受到降水减少的显

著影响($P < 0.05$),干旱增加了叶片内季节平均可溶性糖浓度,100%RE 样方内兴安落叶松叶片可溶性糖浓度最高(8.98 ± 0.31) mg/g、50%RE 处理次之(8.45 ± 0.13) mg/g、CK 最低(7.73 ± 0.32) mg/g。与 CK 相比,100%RE 和 50%RE 分别导致叶片可溶性糖浓度增加了 16.17%和 9.31%;降水减少微弱地降低了叶片的淀粉浓度($P > 0.05$),这一现象与可溶性糖浓度变化的趋势相反。CK 样方内兴安落叶松叶片淀粉浓度的季节平均值最高(2.99 ± 0.22) mg/g, 50%RE 次之(2.68 ± 0.32) mg/g,100%RE 最低(2.63 ± 0.17) mg/g。降水减少对叶片总 NSC 浓度影响不大,处理间差异不显著($P > 0.05$),整个生长季叶片的总 NSC 浓度都维持在 9.45—14.12 mg/g 范围内。降水减少显著增加了叶片可溶性糖浓度与淀粉浓度的比值($P < 0.05$),叶片可溶性糖浓度与淀粉浓度的比值从 CK(2.27)上升到 50%RE (2.51)、100%RE (3.70)。枝内 NSC 浓度在整个试验期间受干旱处理影响不显著($P > 0.05$),只有在干旱初期枝内淀粉浓度随降水减少而降低。

表 1 不同处理和测定时间的非结构性碳水化合物及其组分浓度的重复测量方差分析

Table 1 Repeated measures ANOVA of concentrations of nonstructural carbohydrate (NSC) and its components by treatment and measuring time

非结构性碳水化合物组分 Non-structure carbohydrate components	变异来源 Source of variations	针叶 Needle			枝 Twig		
		自由度 df	F	P	自由度 df	F	P
可溶性糖 Soluble sugar	处理	2	10.1	< 0.01	2	0.34	> 0.05
	时间	2	23.7	< 0.01	2	19.9	< 0.01
	处理×时间	4	0.38	> 0.05	4	0.17	> 0.05
淀粉 Starch	处理	2	0.87	> 0.05	2	0.57	> 0.05
	时间	2	47.0	< 0.01	2	22.3	< 0.01
	处理×时间	4	0.65	> 0.05	4	0.66	< 0.01
总非结构性碳水化合物 Total non-structural carbohydrate	处理	2	0.03	> 0.05	2	0.03	> 0.05
	时间	2	47.7	< 0.01	2	12.3	< 0.01
	处理×时间	4	0.15	> 0.05	4	0.59	> 0.05
可溶性糖/淀粉之比 Soluble sugar/starch	处理	2	3.56	< 0.05	2	0.95	> 0.05
	时间	2	71.7	< 0.01	2	23.9	< 0.01
	处理×时间	4	1.23	> 0.05	4	0.55	> 0.05

2.2 非结构性碳水化合物组分浓度在不同处理下枝叶中的分配

叶片内总 NSC 浓度高于枝内总 NSC 浓度,其中叶片内可溶性糖浓度高于枝内,而叶片内淀粉浓度比枝内低(图 2)。降水减少处理对叶片总 NSC 浓度影响较小($P > 0.05$),但叶片中可溶性糖浓度有随

着降水减少而增加的趋势,降水的减少导致叶片内可溶性糖浓度占总 NSC 浓度的百分比随之增加且差异显著($P < 0.05$): CK (72.14%) < 50%RE (75.94%) < 100%RE (77.36%)。叶片中淀粉浓度占总 NSC 浓度的百分比有随着降水减少而减小的趋势,但差异不显著($P > 0.05$)。枝内总 NSC 浓度极

其组分浓度以及组分浓度比例均不受降水减少的影响 ($P > 0.05$)。

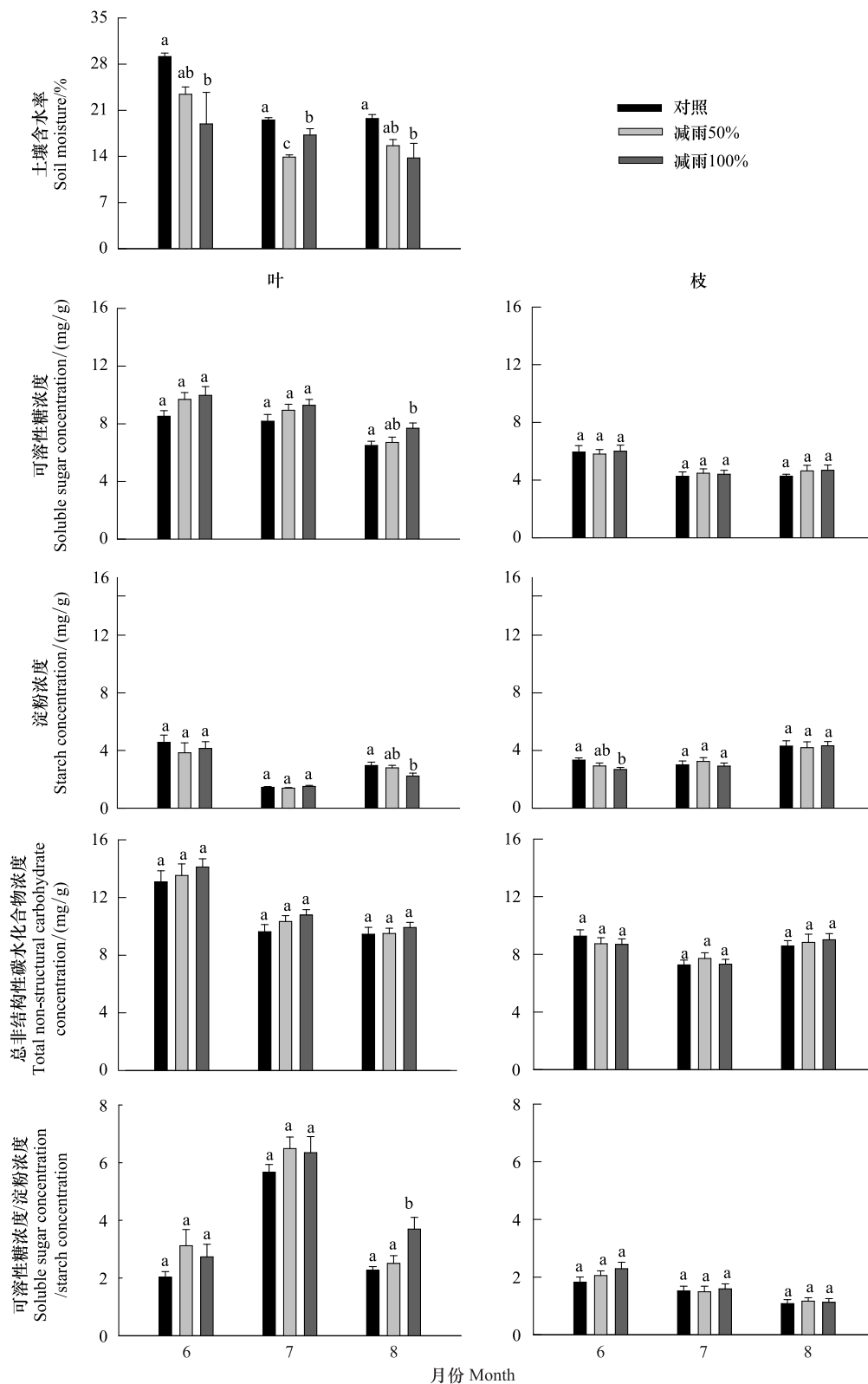


图1 不同控雨处理枝叶非结构性碳水化合物及其组分浓度的时间动态

Fig.1 Temporal dynamics in concentrations of nonstructural carbohydrates (NSC) and components in the needles and twigs for the treatments

图中 a, b, c 表示显著性差异组别 ($\alpha = 0.05$)

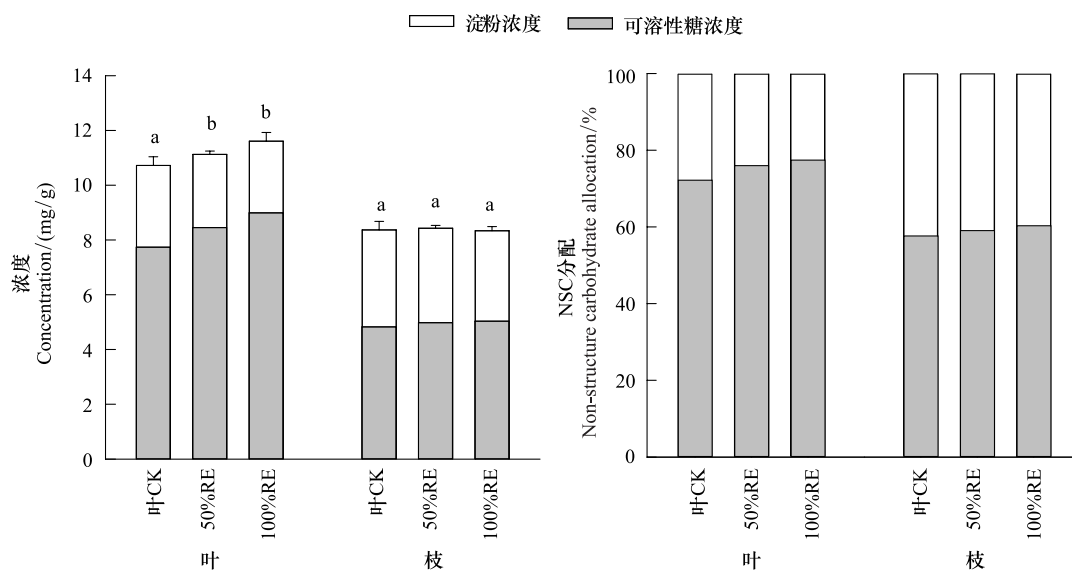


图2 不同控雨处理枝叶非结构性碳水化合物及其组分浓度

Fig.2 Concentration of nonstructural carbohydrates (NSC) and its components in the needles and twigs for the treatments

图中 a, b 表示可溶性糖浓度显著性差异组别 ($\alpha = 0.05$)

2.3 非结构性碳水化合物浓度与土壤水分的相关关系

本研究中,土壤含水率与叶片可溶性糖浓度、可溶性糖浓度和淀粉浓度的比值存在显著线性相关关系(图3),叶片可溶性糖浓度、可溶性糖浓度和淀粉浓度的比值随着土壤含水率的降低而显著升高($P < 0.05$)。当土壤含水率从 23.51% 减少到 12.62% 时,叶片可溶性糖浓度从 4.30 mg/g 升高到 9.60 mg/g,叶片可溶性糖浓度和淀粉浓度的比值从 2.44 升高到 4.18。随着土壤含水率的降低叶片淀粉浓度有降低的趋势,但差异不显著($P > 0.05$)。叶片 NSC 总浓度的变化与土壤含水率关系不显著($P > 0.05$)。枝内 NSC 浓度及其各组分浓度与土壤含水量均不存在显著相关关系($P > 0.05$)。

2.4 叶片非结构性碳水化合物浓度随干旱进程的变化

本研究中,土壤含水率与叶可溶性糖浓度、淀粉浓度的相关关系均随时间出现显著性变化(表1,图4)。从图中各组分与土壤含水率的相关关系可以看出,随着干旱时间的延长,叶可溶性糖浓度与淀粉浓度与土壤含水率的关系更加明显。在干旱处理初期(6、7月份),叶片可溶性糖浓度、淀粉浓度和可溶性糖浓度与淀粉比值跟土壤含水率关系不显著(均为 $P > 0.05$),土壤含水率的变化并没有引起 NSC 各组分的变化,叶片可溶性糖浓度、淀粉浓度、可溶性糖

浓度与淀粉浓度的比值均保持在一个相对平稳的水平。当干旱时间延长,在干旱处理末期(8月份),叶片可溶性糖、淀粉及其比值与土壤含水率出现明显的相关关系(均为 $P < 0.05$)。8月份叶片的可溶性糖浓度随着土壤含水率的减少而升高;叶片淀粉浓度随着土壤含水率的减少而降低;叶片可溶性糖浓度与淀粉浓度的比值也与土壤含水率为极显著负相关关系,而叶片总 NSC 浓度仍然不受土壤含水率负相关的趋势($P > 0.05$)。

3 讨论

本研究发现降雨减少极大地减少了土壤含水率,叶片在土壤含水率显著下降后总 NSC 浓度保持不变,其中可溶性糖浓度显著上升,淀粉浓度略有下降(图1)。这个结果与 Adams 等的研究中从干旱开始至树木死亡的中期可溶性糖浓度上升淀粉浓度下降的现象接近^[28]。Patakas 也曾发现在干旱胁迫发生时,葡萄叶子内淀粉浓度减少^[29]。在本试验中,尽管干旱使可溶性糖浓度显著上升,但总 NSC 浓度保持不变,这与 McDowell 发现 NSC 在干旱胁迫初期上升并在干旱后期大幅度下降的现象不同,原因可能是 McDowell 的研究处于树木已经即将死亡阶段^[30]。

叶片的可溶性糖浓度、可溶性糖浓度和淀粉浓度比值与土壤含水率量均为线性显著负相关(图3),

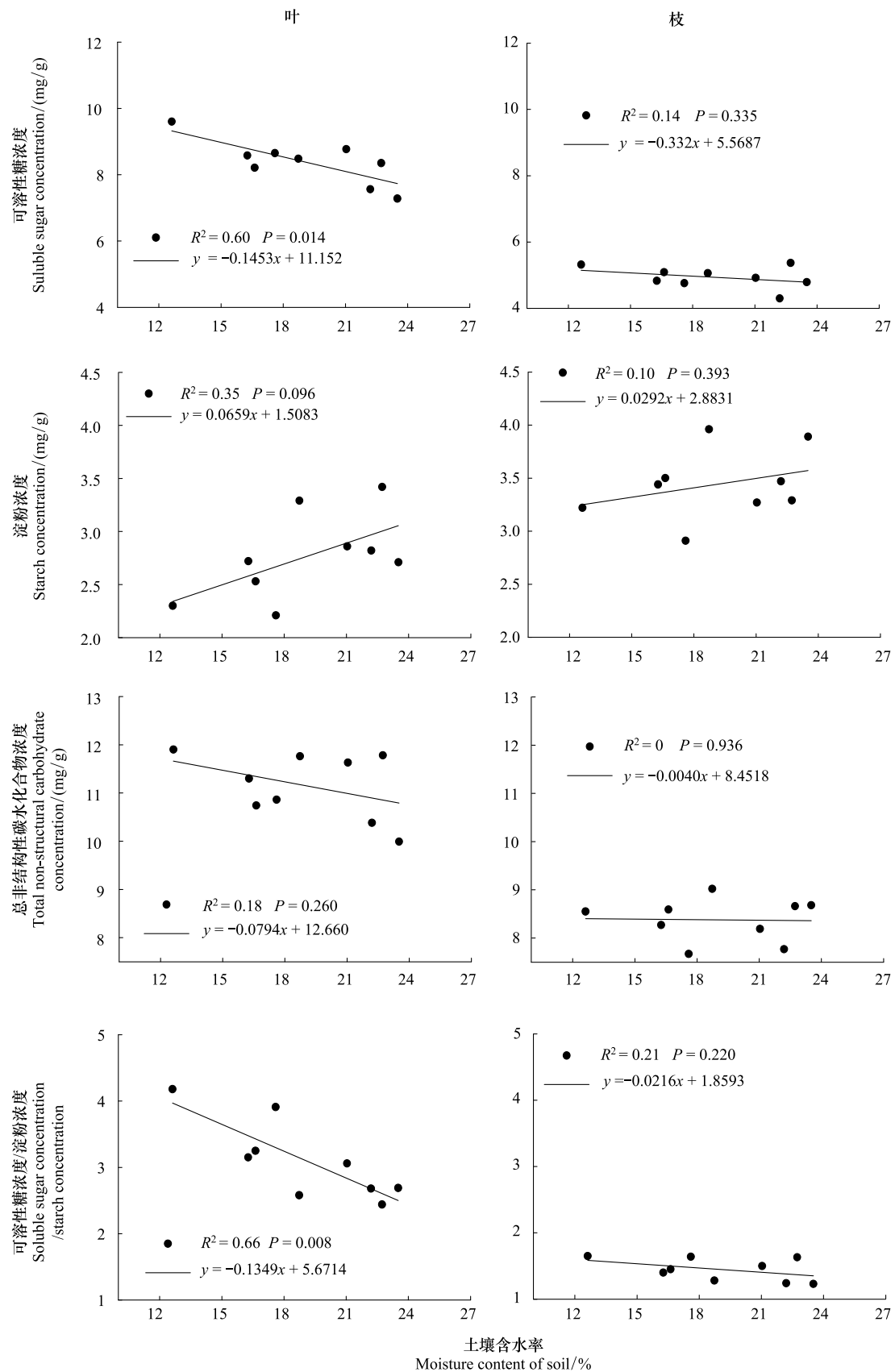


图3 枝叶可溶性糖浓度、淀粉浓度、总 NSC 浓度、可溶性糖浓度与淀粉浓度比值与土壤含水率的关系

Fig.3 Relationships between concentrations of soluble sugars, starch, and total NSC, and ratio of soluble sugar to starch in needles and twigs and soil moisture

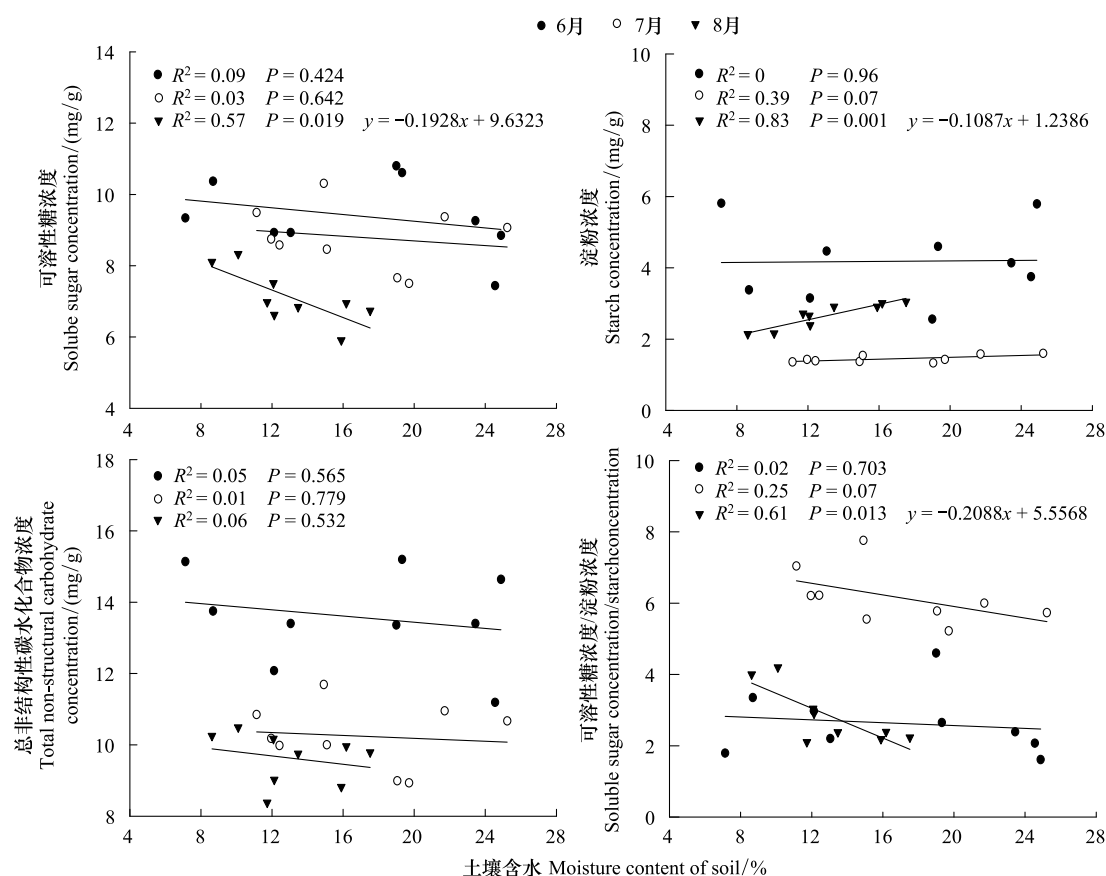


图4 不同月份叶可溶性糖浓度、淀粉浓度、总 NSC 浓度、可溶性糖浓度与淀粉浓度比值与土壤含水率的关系

Fig.4 Relationships between concentrations of soluble sugars, starch, and total NSC, and ratio of soluble sugar to starch in needles and soil moisture in different months

此结果表明,随着土壤含水率的减少,可溶性糖浓度增加而淀粉浓度相对减少。可能的原因是:可溶性糖是植物长期忍受干旱环境的重要渗透调节物质^[31-33],是植物细胞中浓度较高的一大类物质,在细胞渗透调节中是主要贡献者。植物可以根据土壤水分情况调节植物体内细胞的渗透势,使植物保持一定的含水量,维持一定的膨压,从而使植物在水分浓度变化时进行正常的生理过程^[31, 33]来抵御并适应干旱的胁迫^[34-36]。这种渗透调节功能是植物适应环境能力的重要生理基础^[13, 36-39]。碳水化合物的代谢功能随着水分胁迫的发展,使储存的糖类和新陈代谢的关系复杂化^[40-42],水分胁迫可使淀粉向可溶性糖转化。淀粉作为 NSC 的储存体,干旱胁迫加剧时在植物体内起到调节渗透压作用的可溶性糖的增加可能是来自淀粉的水解^[43-45]。所以本试验中兴安落叶松用分解淀粉增加可溶性糖的方式,维持细胞的水势和水分平衡来调节渗透势维持细胞活力、保证呼吸作用适应极端环境,因为在干旱胁迫下生存比

生长更重要。通过可溶性糖浓度的增加,可以增加渗透调节物质的浓度,使水分保持在细胞中。对干旱胁迫下的落叶松来说来说这是一种节省能量维持正常生理代谢的适应对策。

本试验中兴安落叶松枝内 NSC 浓度及其组分浓度的季节动态变化与以往张海燕的研究结果一致^[19],在展叶后 NSC 浓度有所下降后又有上升趋势。而降水减少对枝内 NSC 影响不大,NSC 组分浓度和分配比例也没有受到土壤含水率下降的影响(图 2)。叶片可溶性糖浓度增加,在干旱条件下树木叶片中的 NSC 浓度依然高于枝 NSC 浓度,与对照正常降水条件下相同(图 2)。以往研究也发现植物组织和器官中的 NSC 浓度在干旱季节高于湿润季节^[18],并且干旱对叶片 NSC 浓度的影响程度要大于对树枝的影响程度。而树枝可溶性糖浓度处理间差异尽管不显著,但有随着干旱加剧而升高的趋势,可能是因为碳的平衡是依据可溶性糖和储存的其他化合物而建立的,它们可以在干旱开始树木衰退的初

期到死亡发生时的时间内支持树木生长。而树木 NSC 浓度的分布与距离叶片(碳源)的距离有关^[20], 距离碳源近的组织比距离碳源远的组织优先得到 NSC, 而且生长中的器官或组织会优先得 NSC^[46], 剩余的则分配到储藏器官中储存起来^[21]。尽管叶片是消耗 NSC 的主要器官之一, 但它具有更强的碳同化能力, 因此叶片是 NSC 浓度最高的器官^[47]。枝里储存的 NSC 可以从环境胁迫发生开始持续树木生长至少一年或数年, 所以在干旱胁迫的前几个月里树枝的可溶性糖浓度不会变化十分明显^[48]。叶片内总 NSC 浓度上升的同时, 枝内总 NSC 浓度及其组分浓度均维持在一定范围内没有因为降水减少而发生变化, 说明叶片可溶性糖浓度的增加不是来之枝部分的转移。因此, 兴安落叶松在遇到干旱情况时, 首先发生反应的是叶片部分, 其淀粉转化为可溶性糖来维持总 NSC 浓度的稳定, 枝部分发生了干旱滞后的效应。

本研究中, 在干旱初期(6、7 月份)干旱对兴安落叶松叶片的影响较小, 可溶性糖浓度和淀粉浓度与土壤含水率的相关性均不显著(图 4), 但是随着干旱时间延长(8 月份), 干旱对叶片开始出现显著影响, 叶片可溶性糖和淀粉发生转化导致其浓度分别升高和降低, 并与土壤含水率显著相关。由此可见, 较短时间的干旱对兴安落叶松的影响较小, 树木枝叶内 NSC 浓度及其组分浓度都不受降水减少影响; 但是随着干旱时间延长, 干旱的影响将会越来越明显, 叶片内淀粉逐渐减少, 分解变成可溶性糖, 从而来维持 NSC 总量的不变。

4 结论

与对照组相比较在遇到干旱情况时, 兴安落叶松首先发生反应的是叶片部分, 枝部分发生了干旱滞后的效应; 兴安落叶松在干旱胁迫下叶片内可溶性糖浓度增加的同时淀粉浓度降低, 通过淀粉水解成可溶性糖维持总 NSC 不变, 从而保持正常的生理活动; 在干旱初期, 降水减少对叶片 NSC 影响不大, 但随着干旱进程的加剧, 干旱对兴安落叶松的影响逐渐明显。

致谢: 黑龙江帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站提供的野外基础支持, 王晓春和孙慧珍提

供气象数据支持, 特此致谢。

References:

- [1] Pan Q M, Han X G, Bai Y F, Yang J C. Advances in physiology and ecology studies on stored non-structure arbohydrides in plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 2002, 19(1): 30-38.
- [2] Körner C. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, 2003, 91(1): 4-17.
- [3] Mooney H A. The carbon balance of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1972, 3(1): 315-346.
- [4] Chapin F S, Schulze E, Mooney H A. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1990, 21(1): 423-447.
- [5] Shi P, Körner C, Hoch G. A test of the growth-limitation theory for alpine tree line formation in evergreen and deciduous taxa of the eastern Himalayas. *Functional Ecology*, 2008, 22(2): 213-220.
- [6] Li P, Sun Y F, Wang S G, Wang X D, Cai X H, Zhu W Z, Paolo C, Li M H. Altitudinal changes in leaf mass per unit area and tissue non-structural carbohydrates content of *Abies fabri* on Gongga Mountain of Southwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(1): 8-12.
- [7] Latt C R, Nair P K R, Kang B T. Reserve carbohydrate levels in the boles and structural roots of five multipurpose tree species in a seasonally dry tropical climate. *Forest Ecology and Management*, 2001, 146(1/3): 145-158.
- [8] Li M, Hoch G, Körner C. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. *Trees*, 2002, 16(4/5): 331-337.
- [9] Li M H, Kröuchi N. The state of knowledge on alpine treeline and suggestions for future research. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 2005, 26(4): 36-42.
- [10] Shi P, Körner C, Hoch G. End of season carbon supply status of woody species near the treeline in western China. *Basic and Applied Ecology*, 2006, 7(4): 370-377.
- [11] Bernstein L, Bosch P, Canziani O. IPCC, 2007: climate Change 2007: synthesis report. Contribution of working groups. II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.
- [12] Wang J S, Li Y H, Wang R Y, Feng J Y, Zhao Y X. Preliminary analysis on the demand and review of progress in the field of meteorological drought research. *Journal of Arid Meteorology*, 2012, 30(4): 497-508.
- [13] An Y Y, Liang Z S, Hao W F. Growth and physiological responses of the *Periploca sepium* Bunge seedlings to drought stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(3): 716-725.
- [14] Shan C J, Han R L, Liang Z S. Antioxidant properties of four native grasses in Loess Plateau under drought stress. *Acta*

- Ecologica Sinica, 2012, 32(4): 1174-1184.
- [15] Knapp A K, Fay P A, Blair J M, Collins S L, Smith M D, Carlisle J D, Harper C W, Danner B T, Lett M S, McCarro J K. Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland. *Science*, 2002, 298(5601): 2202-2205.
- [16] Weltzin J F, Loik M E, Schwinning S, Williams D G, Fay P A, Haddad B M, Harte J, Huxman T E, Knapp A K, Lin G H, Pockman W T, Shaw M R, Small E E, Smith M D, Smith S D, Tissue D T, Zak J C. Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *Bioscience*, 2003, 53(10): 941-952.
- [17] Knapp A K, Beier C, Briske D D, Classen A T, Luo Y, Reichstein M, Smith M L, Smith S D, Bell J L, Fay P A, Heisler J L, Leavitt S W, Sherry R, Smith B, Weng E. Consequences of more extreme precipitation regimes for terrestrial ecosystems. *Bioscience*, 2008, 58(9): 811-821.
- [18] Würth M K R, Pelaez-Riedl S, Wright S J, Körner C. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia*, 2005, 143(1): 11-24.
- [19] Zhang H Y, Wang C K, Wang X C. Comparison of concentrations of non-structural carbohydrates between new twigs and old branches for 12 temperate species. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(18): 5675-5685.
- [20] Lacoite A, Kajji A, Daudet F A, Archera P, Frossarda J S, Saint-Joanis B, Vandame M. Mobilization of carbon reserves in young walnut trees. *Acta Botanica Gallica*, 1993, 140(4): 435-441.
- [21] Chapin F S, Matson P A, Mooney H A. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer, 2002.
- [22] Wang C K, Yang J Y, Zhang Q Z. Soil respiration in six temperate forests in China. *Global Change Biology*, 2006, 12(11): 2103-2114.
- [23] Zhang Y D, Shen Y X, Bai S B, Wang Z Q. Effects of the mixed on root growth and distribution of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*. *Scientia Silvae Sinicae*, 2001, 37(5): 16-23.
- [24] Hoch G, Richter A, Körner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(7): 1067-1081.
- [25] Yu L M, Wang C K, Wang X C. Allocation of nonstructural carbohydrates for three temperate tree species in Northeast China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(12): 1245-1255.
- [26] Hoch G, Popp M, Körner C. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. *Oikos*, 2002, 98(3): 361-374.
- [27] Buysse J A N, Merckx R. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue. *Journal of Experimental Botany*, 1994, 44(10): 1627-1629.
- [28] Adams H D, Germino M J, Breshears D D, Barron-Gafford G A, Guardiola-Claramonte M, Zou C B, Huxman T E. Nonstructural leaf carbohydrate dynamics of *Pinus edulis* during drought-induced tree mortality reveal role for carbon metabolism in mortality mechanism. *New Phytologist*, 2013, 197(4): 1142-1151.
- [29] Patakas A, Noitsakis B. Leaf age effects on solute accumulation in water-stressed grapevines. *Journal of Plant Physiology*, 2001, 158(1): 63-69.
- [30] McDowell N G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 2011, 155(3): 1051-1059.
- [31] Guicherd P, Peltier J P, Gout E, Bligny R, Marigo G. Osmotic adjustment in *Fraxinus excelsior* L.: malate and mannitol accumulation in leaves under drought conditions. *Trees*, 1997, 11(3): 155-161.
- [32] Peltier J P, Marigo D, Marigo G. Involvement of malate and mannitol in the diurnal regulation of the water status in members of Oleaceae. *Trees*, 1997, 12(1): 27-34.
- [33] Iannucci A, Russo M, Arena L, Fonzob N D, Martiniello P. Water deficit effects on osmotic adjustment and solute accumulation in leaves of annual clovers. *European Journal of Agronomy*, 2002, 16(2): 111-122.
- [34] S Z Y, Ma L Y, C F J. Growth and physiological characteristics of *Magnolia wufengensis* seedlings under drought stress. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2011, 31(1): 109-115.
- [35] L Y Q, L X L, Z S W, Chen H, Yue Y J, Mu C L, Liu J. Drought-resistant physiological characteristics of four shrub species in arid valley of Minjiang River, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(3): 870-877.
- [36] Ghaderi N, Siosemardeh A. Response to drought stress of two strawberry cultivars (cv. Kurdistan and Selva). *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2011, 52(1): 6-12.
- [37] Quarrie S A, Stojanović J, Pekić S. Improving drought resistance in small-grained cereals: a case study, progress and prospects. *Plant Growth Regulation*, 1999, 29(1/2): 1-21.
- [38] Silva E N, Ferreira-Silva S L, Viegas R A, Viégas R A, Silveira G J A. The role of organic and inorganic solutes in the osmotic adjustment of drought-stressed *Jatropha curcas* plants. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, 69(3): 279-285.
- [39] Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra S M A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, 2009, 29(1): 185-212.
- [40] Ryan M G. Tree responses to drought. *Tree Physiology*, 2011, 31(3): 237-239.
- [41] Zeppel M J B, Adams H D, Anderegg W R L. Mechanistic causes of tree drought mortality: recent results, unresolved questions and future research needs. *New Phytologist*, 2011, 192(4): 800-803.
- [42] Sala A, Woodruff D R, Meinzer F C. Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiology*, 2012, 32(6): 764-775.
- [43] Fischer C, Höll W. Food reserves of Scots pine (*Pinus sylvestris*

- L.). *Trees*, 1991, 5(4): 187-195.
- [44] Amundson R G, Kohut R J, Laurence J A, Fellows S, Colavito L J. Moderate water stress alters carbohydrate content and cold tolerance of red spruce foliage. *Environmental and Experimental Botany*, 1993, 33(3): 383-390.
- [45] Zwiazek J J. Cell wall changes in white spruce (*Picea glauca*) needles subjected to repeated drought stress. *Physiologia Plantarum*, 1991, 82(4): 513-518.
- [46] Lambers H, Chapin F S, Pons T L. *Plant Physiological Ecology*. New York: Springer, 1998.
- [47] Yin J J, Guo D L, He S Y, Zhang L. Non-structural carbohydrate, N, and P allocation patterns of two temperate tree species in a semi-arid region of Inner Mongolia. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2009, 45(3): 519-527.
- [48] Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 2006, 63(6): 625-644.
- 合物的生理生态学研究进展. *植物学通报*, 2002, 19(1): 30-38.
- [6] 李蟠, 孙玉芳, 王三根, 王小丹, 蔡小虎, 朱万泽, Paolo C, Li M H. 贡嘎山地区不同海拔冷杉比叶质量和非结构性碳水化合物含量变化. *应用生态学报*, 2008, 19(1): 8-12.
- [9] 李迈和, Kröuchi N. 全球高山林线研究现状与发展方向. *四川林业科技*, 2005, 26(4): 36-42.
- [12] 王劲松, 李耀辉, 王润元, 冯建英, 赵艳霞. 我国气象干旱研究进展评述. *干旱气象*, 2012, 30(4): 497-508.
- [19] 张海燕, 王传宽, 王兴昌. 温带 12 个树种新老树枝非结构性碳水化合物浓度比较. *生态学报*, 2013, 33(18): 5675-5685.
- [23] 张彦东, 沈有信, 白尚斌, 王政权. 混交条件下水曲柳落叶松根系的生长与分布. *林业科学*, 2001, 37(5): 16-23.
- [25] 于丽敏, 王传宽, 王兴昌. 三种温带树种非结构性碳水化合物的分配. *植物生态学报*, 2011, 35(12): 1245-1255.
- [47] 印婧婧, 郭大立, 何思源, 张蕾. 内蒙古半干旱区树木非结构性碳, 氮, 磷的分配格局. *北京大学学报*, 2009, 45(3): 519-527.

参考文献:

- [1] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 杨景成. 植物非结构性贮藏碳水化