

DOI: 10.5846/stxb201811202518

李亚楠,张淞著,张藤子,魏亚伟,李慧,周永斌,朱文旭,殷有.干旱-高钙对麻栎幼苗非结构性碳水化合物含量和分配的影响.生态学报,2020,40(7):2277-2284.

Li Y N, Zhang S Z, Zhang T Z, Wei Y W, Li H, Zhou Y B, Zhu W X, Yin Y. Effects of drought-high calcium on non-structural carbohydrate contents of *Quercus acutissima*. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(7): 2277-2284.

## 干旱-高钙对麻栎幼苗非结构性碳水化合物含量和分配的影响

李亚楠<sup>1</sup>,张淞著<sup>1,2</sup>,张藤子<sup>1</sup>,魏亚伟<sup>1,2</sup>,李慧<sup>1,2</sup>,周永斌<sup>1,2</sup>,朱文旭<sup>1,2</sup>,殷有<sup>1,2,\*</sup>

1 沈阳农业大学林学院,沈阳 110866

2 辽河平原森林生态站,昌图 112518

**摘要:**土壤高钙胁迫是干旱-半干旱区影响树木生长的重要环境因子,为阐明干旱-高钙对树木非结构性碳水化合物(Non-structural carbohydrate, NSC)的含量和分配的影响,以麻栎幼苗为研究对象,阐明干旱和干旱-高钙条件对其生长、光合特征及非结构碳水化合物含量与分配的影响。结果表明:干旱显著降低麻栎幼苗生物量,而干旱-高钙处理较干旱进一步降低了麻栎生物量;干旱-高钙在处理初期就能显著抑制麻栎幼苗净光合速率,处理3个月后干旱和干旱-高钙处理的麻栎幼苗光合速率均显著低于对照;干旱处理麻栎幼苗平均非结构性碳水化合物含量增加19.90%,干旱-高钙处理麻栎幼苗整株的平均NSC含量则显著降低25.62%;干旱和干旱-高钙对麻栎幼苗NSC在不同器官间分配也产生不同影响,干旱条件下麻栎幼苗茎中NSC含量增加最多,较对照增加了52.34%,且淀粉的增高幅度(61.94%)高于可溶性糖(25.53%),干旱-高钙共同作用下麻栎幼苗全株平均NSC含量显著减少的同时,NSC积累在叶中,叶NSC含量显著提高32.31%,根、茎中NSC含量则分别显著降低了49.38%和35.31%。干旱-高钙胁迫降低麻栎幼苗NSC含量,且会减少NSC向枝干和根系分配。

**关键词:**干旱;高钙;光合特性;非结构性碳水化合物;麻栎

## Effects of drought-high calcium on non-structural carbohydrate contents of *Quercus acutissima*

LI Yanan<sup>1</sup>, ZHANG Songzhu<sup>1,2</sup>, ZHANG Tengzi<sup>1</sup>, WEI Yawei<sup>1,2</sup>, LI Hui<sup>1,2</sup>, ZHOU Yongbin<sup>1,2</sup>, ZHU Wenxu<sup>1,2</sup>, YIN You<sup>1,2,\*</sup>

1 Forestry College, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China

2 Liaohe PLAIN FOREST ECOLOGICAL STATION, Changtu 112518, China

**Abstract:** Forest decline in semiarid regions presents a serious ecological threat worldwide. However, the physiological mechanisms of forest trees for surviving in drought conditions are poorly understood. In recent years, the carbon starvation hypothesis has become a research hotspot in physiological processes of trees in drought conditions. Stored non-structural carbohydrates (NSC) could play an important role in tree survival in the face of drought conditions. It has been observed that the NSC concentration of trees varies under drought conditions. Some studies have suggested that trees close their stomata to prevent hydraulic failure under drought conditions, causing the photosynthetic carbon uptake to decrease, which results in a negative carbon balance, while other studies have shown that trees can maintain the carbon balance and improve NSC storage under drought conditions using certain ecological strategies such as reducing their growth. High calcium is a key

**基金项目:**国家自然科学基金(31800364);国家自然科学基金(31700552);国家科技支持计划(2015BAD07B050502);辽宁省高等学校基本科研项目(LSNQN201708)

收稿日期:2018-11-20; 网络出版日期:2019-12-26

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yzyb@163.com

characteristic of the calcic horizon, which is widely distributed and considered an important factor affecting tree growth in semiarid areas. Meanwhile, calcium is a key signal substance regulating stomatal closure. Research on the combined effect of high calcium content and drought on carbon balance in trees should deepen the understanding of physiological mechanisms of trees inhabiting semiarid regions. In this study, we proposed two hypotheses: (1) The combined effects of drought and high calcium (drought-high calcium) would significantly reduce the NSC concentration compared with drought conditions alone; (2) These combined effects could alter the distribution of the NSC in different plant tissues and exacerbate the effect of negative carbon balance on trees. To test our hypotheses, we took *Quercus acutissima* which was not only one of the dominant species of natural forests but also an important afforestation species as experiment material. Then we investigated biomass, photosynthetic characteristics, and NSC concentration in different tissues under drought and drought-high calcium conditions. The results showed that drought stress significantly reduced the biomass of *Q. acutissima* when compared with the control group not subjected to drought stress, while drought-high calcium stress further reduced *Q. acutissima* biomass and this decrease was significant when compared with that under drought conditions. Drought-high calcium conditions could significantly decrease the net photosynthetic rate of *Q. acutissima* seedlings at the early stage of treatment. Photosynthetic rate of *Q. acutissima* seedlings under drought and drought-high calcium conditions were significantly lower than that of control seedlings after three months, and no difference was observed between the effects of drought and drought-high calcium conditions on photosynthetic rates of seedlings. Drought conditions significantly increased NSC concentration in all tissues of *Q. acutissima* seedlings, while drought-high calcium conditions significantly reduced the average NSC concentration. Drought and drought-high calcium conditions had different effects on the allocation of NSC to different tissues of *Q. acutissima* seedlings. Stem was the main tissue for *Q. acutissima* seedlings to store the increasing NSC under drought conditions in which stem NSC concentration was 52.34% higher than that of control seedlings, and the increase in starch concentration (61.94%) was higher than the increase in soluble sugar concentration (25.53%). Under the combined effects of drought and high calcium content, NSC concentration increased by 32.31% in leaves, but decreased by 49.38% in roots and by 35.31% in stems of *Q. acutissima* seedlings. We conclude that the combined drought and high calcium conditions decreased NSC concentration in trees as well as their allocation to the stem and root.

**Key Words:** drought; high calcium; photosynthetic characteristics; non-structural carbohydrate; *Quercus acutissima*

非结构性碳水化合物(Non-structural carbohydrate, NSC)是植物生长代谢过程中重要的能量供应物质,其在植物体中含量的变化在很大程度上影响着植株的生长状况及应对逆境的能力<sup>[1-2]</sup>,近年来碳饥饿假说更是成为植物干旱生理死亡过程的研究热点<sup>[3]</sup>。但干旱环境中树木 NSC 变化的研究结果并不一致<sup>[1-2,4-6]</sup>,有研究认为干旱过程中树木关闭气孔以阻止细胞快速失水,但同时抑制光合作用,碳同化量少于碳呼吸量,造成树木碳的负平衡<sup>[1-2,7-8]</sup>。也有研究表明树木可以在干旱过程中通过降低生长等自身调节策略保持碳平衡<sup>[6,9-10]</sup>。

目前干旱-半干旱区树木碳平衡的研究只关注干旱对树木 NSC 的影响,对于干旱-半干旱区特有的环境因子与干旱共同作用下,树木 NSC 变化趋势的研究较少<sup>[11]</sup>。事实上在半干旱区影响植物生长的环境因子中,除水分被认为是限制人工林生长的主要限制因子外<sup>[12-15]</sup>,广泛分布的、以高钙为主要特征的土壤钙积层,成为限制树木生长的另一重要环境因子<sup>[15-17]</sup>。钙作为重要的第二信使,已被证明是能够调节气孔关闭的关键信号物质<sup>[18-19]</sup>。高钙能够调节树木气孔关闭从而影响光合作用,并最终影响水分利用效率和生长速率<sup>[20-21]</sup>。鉴于高钙土壤分布的广泛性<sup>[22-23]</sup>和钙素在调控植物气孔关闭过程中的关键作用<sup>[24-25]</sup>,阐明高钙与干旱共同作用对树木 NSC 的含量和分配的影响,推测干旱和高钙环境下树木发生碳饥饿的风险,对于理解树木在干旱半干旱区特殊环境下的生理过程具有重要意义。

麻栎(*Quercus acutissima*)属壳斗科栎属的重要人工林树种,耐干旱瘠薄,能稳定表土、缓冲径流、拦截泥沙、是营造水土保持林的优良树种<sup>[26-27]</sup>,本研究以麻栎幼苗为研究对象,研究干旱和干旱-高钙环境中麻栎生

长、光合、NSC 含量及其在不同器官中分配的变化,探究干旱-高钙环境下麻栎发生碳饥饿的可能性。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与设计

试验在沈阳农业大学林学院北山科研基地进行。试验前将麻栎种子用 5%次氯酸钠消毒 15 min,无菌水冲洗 3—5 次,于 25℃培养箱中培养,露白后挑选发芽一致的种子进行播种。试验所用塑料盆规格为底径 14 cm,高 16 cm,每盆装灭菌土 1.5 kg,供试土壤采集自沈阳农业大学后山杂木林,土壤碱解氮、速效磷、速效钾含量分别为 339.50、12.07、183.40 mg/kg,土壤水溶性钙和交换性钙含量为 235.65、4579.95 mg/kg,土壤最大持水量是 31.70%。

试验设置 3 个处理,分别为对照组(Control,CK),即正常供水(最大持水量的 80%±5%),不加钙;干旱处理组(Drought,DC),即供水量减至最大持水量的 40%±5%,不加钙;干旱-高钙处理组(Drought and high calcium,DH),即供水量为土壤最大持水量的 40%±5%并添加 800 mg/kg 的  $\text{Ca}^{2+}$ ,每个处理设 6 个重复。根据预实验,高钙处理添加的钙以氯化钙水溶液的形式添加到土壤。

2017 年 5 月 12 日挑选发芽一致的种子进行播种,每盆播种 3 粒种子,待种子出土 1 周后进行间苗,每盆保留一株长势一致的幼苗。间苗前进行合理的水分管理,以确保幼苗的正常生长。间苗后进行钙处理并在土壤含水量降至目标水量后开始水分控制,用称重法每两天测定花盆重量,记录不同处理耗水量并根据土壤耗水量添加水分,整个试验过程中所添加的水分均为去离子水。在水分处理 3 个月后结束试验,进行相关指标测定。

### 1.2 指标测定

#### 1.2.1 光合参数的测定

选择 2017 年 6 月 10 日(即干旱处理一周后)和 9 月 11 日晴朗的上午,使用 Li-COR 公司的 Li-6400 便携式光合测定仪测定麻栎幼苗树梢第三片完全展开的健康叶片,叶室配有 LED 红蓝光源,有效光辐射强度(Photosynthetically active radiation,PAR)设置在  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,每个处理随机选择 3 个重复。测定的光合参数为净光合速率(Net photosynthetic rate, $P_n$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )和气孔导度(Stomatal conductance, $G_s$ ,  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )。

#### 1.2.2 植物样品的采集

在生长期末尾落叶前进行植物样品的采集,将收获的植株清洗干净吸干植株表面水后分为根、茎、叶放入信封,烘箱 105℃杀青 30 min,随后 65℃烘至恒重,使用万分之一天平测定植株根、茎、叶生物量。

#### 1.2.3 NSC 的测定

烘干后的植物各部分样品粉碎后,过 100 目筛,装入自封袋标记备用。称取干样 50 mg,放入 10 mL 离心管,加入 4 mL 80%乙醇,80℃水浴 30 min,3000 r/min 离心 10 min,将上清液倒入刻度试管中,其残渣加入 2 mL 80%乙醇重复提取 2 次,合并上清液,上清液经活性炭 80℃脱色,定容后即成为可溶性糖待测液,蒽酮比色法测定 625 nm 波长下的吸光度,根据标准曲线求出提取液中糖的含量;在提取可溶性糖后的沉淀加蒸馏水糊化 15 min,随后用 9.2 mol/L 高氯酸 2 mL 提取 15 min 后离心,收集上清液,再向沉淀中加入 4.6 mol/L 高氯酸 2 mL 提取 15 min 后离心,合并上清液,用蒽酮比色法测定 625 nm 波长下的吸光度,根据标准曲线求出提取液中糖的含量,在计算淀粉含量时将所得糖含量乘以 0.9 作为扣除水量后的实际淀粉含量。非结构性碳水化合物以可溶性糖和淀粉的总和表示。

### 1.3 数据处理

植株平均可溶性糖或淀粉或非结构性碳水化合物含量(mg/g) = (根可溶性糖或淀粉或非结构性碳水化合物含量×根系生物量+茎可溶性糖或淀粉或非结构性碳水化合物含量×茎生物量+叶片可溶性糖或淀粉或非结构性碳水化合物含量×叶片生物量)/整株生物量。用 SPSS 19.0 和 Excel 2016 进行数据统计分析,采用单

因素 ANOVA 分析不同处理间光合参数和非结构性碳水化合物含量的显著性差异 ( $P < 0.05$ )。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同处理对麻栎幼苗生长及光合参数的影响

图 1 表明,干旱和干旱-高钙处理下麻栎幼苗的生长都受到抑制,而干旱-高钙对麻栎幼苗生长的限制更显著 ( $P < 0.05$ )。干旱胁迫下麻栎幼苗生物量较对照显著降低 15.95% ( $P < 0.05$ )。干旱-高钙处理下麻栎幼苗生物量较对照和干旱处理均显著降低,分别下降 56.38% 和 48.10%。

从图 2 可见,干旱初期,干旱及干旱-高钙处理,麻栎幼苗叶片净光合速率较对照分别下降 17.07% 和 49.44%,其中干旱-高钙处理下叶片净光合速率和气孔导度下降显著;气孔导度较对照分别下降 40.14% 和 58.42%,显著降低。与单一干旱相比,干旱初期干旱-高钙处理显著降低了麻栎幼苗叶片净光合速率和气孔导度,分别下降 39.03% 和 30.54%。干旱持续 3 个月,干旱及干旱-高钙处理下麻栎叶片净光合速率和气孔导度显著降低,其中净光合速率分别下降 93.36% 和 93.31%,气孔导度分别下降 58.33% 和 63.78%。而干旱和干旱-高钙处理间叶片净光合速率和气孔导度差异不大。

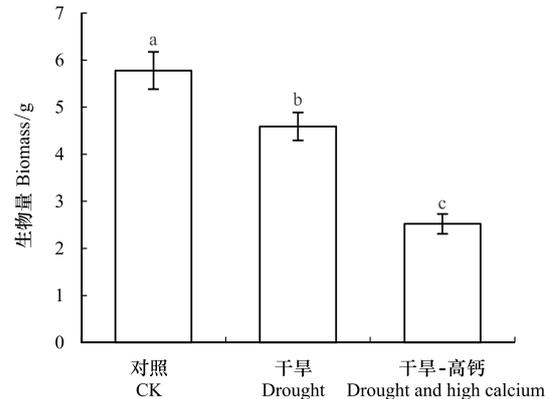


图 1 麻栎幼苗生物量

Fig.1 Biomass of *Q. acutissima* seedlings

对照 CK: Control, 即正常供水不添加钙; 干旱 DC: Drought, 即供水量减至最大持水量的  $40\% \pm 5\%$ , 不添加钙; 干旱-高钙 DH: Drought and high calcium, 即供水量为土壤最大持水量的  $40\% \pm 5\%$  并添加  $800 \text{ mg kg}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ ; 不同小写字母表示处理麻栎幼苗间生物量差异显著 ( $P < 0.05$ )

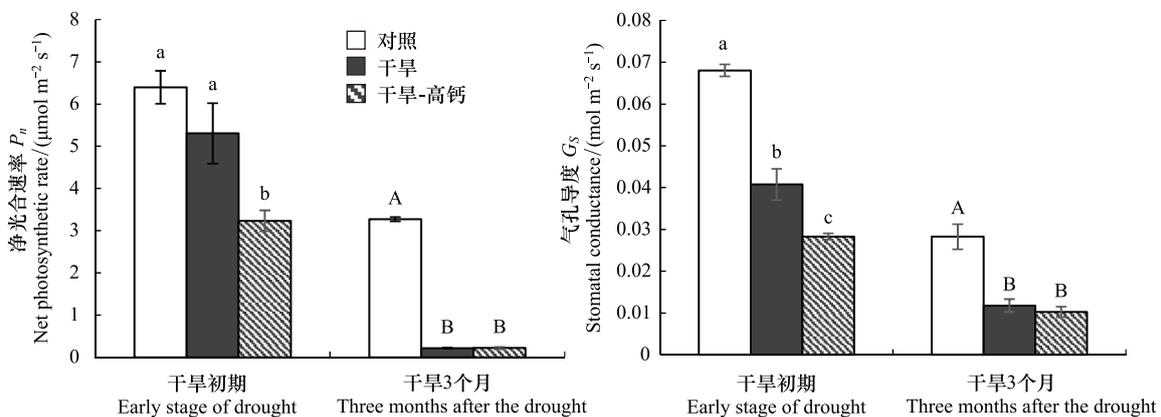


图 2 麻栎幼苗光合参数

Fig.2 Photosynthetic characteristics of *Q. acutissima* seedlings

不同小写字母表示干旱初期处理间差异显著,不同大写字母表示干旱 3 个月处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )

### 2.2 不同处理对麻栎幼苗 NSC 含量和分配的影响

从表 1 可见,麻栎幼苗的平均可溶性糖含量在干旱和干旱-高钙处理下较对照分别增加了 15.38% ( $P < 0.05$ ) 和 15.56% ( $P < 0.05$ ),但是两处理不同器官可溶性糖含量却有不同变化趋势:与对照相比,干旱处理的麻栎幼苗茎和叶可溶性糖含量均增加,仅根系可溶性糖含量降低,但干旱对麻栎各个器官可溶性糖含量影响并不显著。干旱-高钙处理的麻栎幼苗根系及茎可溶性糖含量均降低,其中根系可溶性糖含量显著下降,仅叶片可溶性糖含量显著增加。与单一干旱处理相比,干旱-高钙处理显著降低了根系及茎可溶性糖含量,分别下

降 53.18% 和 44.44%。叶片及植株平均可溶性糖含量分别增加 19.66% 和 0.17%，增加不明显。

表 1 麻栎幼苗各个器官可溶性糖含量

Table 1 The concentration of soluble sugar in different tissues

器官 Tissues	对照 Control	干旱 Drought		干旱-高钙 Drought and high calcium	
		含量 Concentration/(mg/g)	增长率 Growth rate/%	含量 Concentration/(mg/g)	增长率 Growth rate/%
根 Root	28.58±1.54a	25.29±2.18a	-11.51	11.84±0.94b	-58.58
茎 Stem	23.23±1.82ab	29.16±5.69a	25.53	16.2±2.88b	-30.28
叶 Leaf	36.76±1.21b	42.26±1.81b	14.98	50.57±2.72a	37.59
平均 Average	30.41±1.03b	35.08±1.56a	15.38	35.14±1.14a	15.56

不同小写字母表示不同处理间麻栎幼苗各个器官可溶性糖含量差异显著 ( $P < 0.05$ )

表 2 表明,麻栎幼苗根系、茎及植株平均淀粉含量在干旱处理时达到最高,干旱-高钙处理下淀粉含量最低,叶片淀粉含量随对照、干旱及干旱-高钙处理依次增加。与对照相比,干旱处理下麻栎幼苗根系、茎、叶及植株平均淀粉含量显著增加;干旱-高钙处理降低了根系及植株平均淀粉含量,叶片淀粉含量显著增加。与单一干旱相比,干旱-高钙处理下麻栎幼苗根系、茎及植株平均淀粉含量分别下降 57.71%、61.16% 和 55.84%,显著降低;叶片淀粉含量增加 2.84%,变化不显著。

表 2 麻栎幼苗各个器官淀粉含量

Table 2 The concentration of soluble starch in different tissues

器官 Tissues	对照 Control	干旱 Drought		干旱-高钙 Drought and high calcium	
		含量 Concentration/(mg/g)	增长率 Growth rate/%	含量 Concentration/(mg/g)	增长率 Growth rate/%
根 Root	118.06±8.86b	147.53±4.95a	24.96	62.39±5.19c	-47.15
茎 Stem	64.83±10.69b	104.98±10.69a	61.94	40.77±4.15b	-37.11
叶 Leaf	16.00±0.52b	18.69±0.98a	16.81	19.22±0.75a	20.16
平均 Average	61.3±4.71b	74.88±3.24a	22.15	33.07±1.79c	-46.05

不同小写字母表示不同处理间麻栎幼苗各个器官淀粉含量差异显著 ( $P < 0.05$ )

由表 3 可知,与对照相比,干旱处理麻栎幼苗根、茎、叶片及植株平均 NSC 含量均显著增加,干旱-高钙处理下麻栎幼苗根系、茎及植株平均 NSC 含量显著降低,叶片 NSC 含量显著增加。干旱-高钙处理下,麻栎幼苗根系、茎及植株平均 NSC 含量分别下降 57.05%、57.54% 和 41.11%,显著降低;叶片 NSC 含量显著增加 14.52%。

表 3 麻栎幼苗各个器官 NSC 含量

Table 3 The concentration of soluble NSC in different tissues

器官 Tissues	对照 Control	干旱 Drought		干旱-高钙 Drought and high calcium	
		含量 Concentration/(mg/g)	增长率 Growth rate/%	含量 Concentration/(mg/g)	增长率 Growth rate/%
根 Root	146.65±7.45b	172.82±4.42a	17.85	74.23±5.06c	-49.38
茎 Stem	88.06±10.41b	134.14±12.9a	52.34	56.96±5.34c	-35.31
叶 Leaf	52.75±1.22c	60.95±2.63b	15.53	69.80±2.29a	32.31
平均 Average	91.71±3.98b	109.96±3.51a	19.90	68.21±1.56c	-25.62

不同小写字母表示不同处理间麻栎幼苗各个器官 NSC 含量差异显著 ( $P < 0.05$ )

### 3 讨论

#### 3.1 NSC 含量

干旱处理的麻栎幼苗平均 NSC 含量较对照显著升高,出现 NSC 积累的现象。树木在干旱条件下碳同化

量下降,但同时生长速率的降低减少了对碳的需求,当树木生长速率下降的速率快于光合速率降低的速率时,光合产物更多的以 NSC 的形式储存<sup>[4,28]</sup>。一些研究者认为 NSC 积累是被动过程,尤其是淀粉的积累对植物抗旱性并无帮助<sup>[3]</sup>,但是逆境条件下植物提高 NSC 储存量是植物应对逆境的生态对策之一,同时组织中 NSC 含量的变化在很大程度上影响着树木应对逆境的能力以及逆境后恢复生长的能力<sup>[2]</sup>,因此 NSC 积累是树木适应干旱的有效生态对策之一。

干旱和高钙共同作用下麻栎幼苗平均 NSC 含量较对照和干旱处理均显著降低。干旱-高钙处理降低 NSC 含量的原因之一在于能够更显著地降低光合作用(图 2)。干旱会导致气孔关闭,降低光合底物二氧化碳的吸收,同时损伤叶肉细胞,降低光合酶活性,从而降低光合速率<sup>[29-31]</sup>。钙元素是调控气孔关闭的信号物质,高钙能够诱导气孔关闭,从而降低光合作用<sup>[19-21]</sup>。本研究中干旱和干旱-高钙处理 3 个月后均显著降低了麻栎光合作用,但是在实验处理初期,干旱-高钙处理较对照已经显著地降低麻栎光合作用(图 2),造成光合产物供给大量减少,从而在显著抑制麻栎生长的同时降低 NSC 含量。另外,钙离子是植物重要的第二信使,调控众多生理过程<sup>[32-33]</sup>,NSC 含量的降低可能与过量钙离子调控的生理过程有关,但是对于过多的钙离子如何影响能量(NSC)储存、呼吸作用和生长等影响 NSC 含量的生理过程,目前尚不明确。

### 3.2 NSC 分配

干旱处理的麻栎幼苗中,除根部可溶性糖略有减少外,麻栎幼苗各器官可溶性糖、淀粉、NSC 含量都增加,这与雷虹等<sup>[28]</sup>研究结果一致,可溶性糖是光合产物的运输媒介<sup>[34]</sup>,可作为生长的原料或转化为淀粉储存<sup>[3]</sup>,而干旱条件下树木生长受限可溶性糖得到积累并部分转化为淀粉<sup>[35]</sup>。根系可溶性糖降低原因可能是干旱条件下生长量主要集中在根部<sup>[36]</sup>,从而消耗了根系中的可溶性糖。

干旱-高钙处理改变了麻栎幼苗的 NSC 分配,叶片 NSC 含量显著升高,根和茎中的 NSC 含量却显著降低(表 1—表 3)。表明干旱-高钙处理抑制了 NSC 从碳源(叶片)到碳汇(根)的运输,导致碳源组织中 NSC 积累而碳汇组织 NSC 降低出现碳负平衡。张海平<sup>[37]</sup>在研究花生时也发现高钙条件下叶中会出现淀粉累积。但是具体生理机制尚缺少系统阐明,在后续研究中需进一步研究。NSC 对于植物适应逆境以及逆境后的恢复具有重要意义,对于落叶树种,叶中的 NSC 将随着落叶损失掉,根和茎中的 NSC 才是其度过休眠期后再次萌发生长的主要能量来源,根和茎中 NSC 的减少将抑制植物适应逆境的能力。

### 3.3 干旱-高钙导致植物碳饥饿的可能性

干旱条件下,树木 NSC 变化趋势随树种不同而差异很大<sup>[38]</sup>。碳饥饿假说认为在长期干旱条件下,树木呼吸作用大于光合作用,出现 NSC 含量减少,最终使得 NSC 含量无法支持树木代谢而死亡。而极端干旱条件下,树木往往在未消耗掉储存的 NSC 之前就由于水力失败而死亡,因此树木的碳饥饿往往是在长期干旱过程中发生的<sup>[39-41]</sup>。因此,在更长时间尺度下比较干旱对麻栎幼苗 NSC 变化动态的影响能够更好的反应麻栎幼苗在干旱条件下出现碳饥饿的可能性,即使本研究中单一干旱条件下麻栎幼苗生长降低,NSC 含量升高的现象,随着干旱持续时间的增加,碳的负平衡同样会出现,存在碳饥饿的风险。然而干旱-高钙环境下,麻栎幼苗平均 NSC 含量较对照显著减少,表明干旱-高钙处理缩短了树木保持碳平衡的时间,而干旱和高钙是干旱半干旱地区树木自然生长过程中需要长期客观面对的环境胁迫,因此树木在高钙土壤上发生碳饥饿的风险更高。

另外 Sala 等人认为碳饥饿的过程可能由于非结构性碳水化合物的传输受阻,而导致树木局部器官发生碳饥饿<sup>[42]</sup>。干旱-高钙处理的麻栎幼苗 NSC 更多积累在叶中,根和茎中分配的 NSC 显著减少,如出现干旱落叶或树木进入休眠状态落叶,则会加剧树木 NSC 减少的趋势,增加树木发生碳饥饿致死的可能性。

## 4 结论

干旱-高钙处理减少了麻栎幼苗平均 NSC 含量的同时,抑制了 NSC 由叶向茎和根的运输,干旱-半干旱区高钙土壤上生长的树木更易发生碳饥饿死亡。

## 参考文献 (References):

- [ 1 ] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 杨景成. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展. 植物学报, 2002, 19(1): 30-38.
- [ 2 ] 王林, 代永欣, 郭晋平, 高润梅, 万贤崇. 刺槐苗木干旱胁迫过程中水力学失败和碳饥饿的交互作用. 林业科学, 2016, 52(6): 1-9.
- [ 3 ] Martínez-Vilalta J. Carbon storage in trees: pathogens have their say. *Tree Physiology*, 2014, 34(3): 215-217.
- [ 4 ] 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的影响. 生态学报, 2014, 34(21): 6090-6100.
- [ 5 ] 霍红, 张勇, 陈年来, 李彩霞, 高海宁. 干旱胁迫下五种荒漠灌木苗期的生理响应和抗旱评价. 干旱区资源与环境, 2011, 25(1): 185-189.
- [ 6 ] Camarero J J, Sangüesa-Barreda G, Vergarechea M. Prior height, growth, and wood anatomy differently predispose to drought-induced dieback in two Mediterranean oak species. *Annals of Forest Science*, 2016, 73(2): 341-351.
- [ 7 ] McDowell NG, Ryan MG, Zeppel MJB, Tissue DT. Feature: improving our knowledge of drought-induced forest mortality through experiments, observations, and modeling. *New Phytologist*, 2013, 200(2): 289-293.
- [ 8 ] Klein T, Hoch G, Dan Y, Körner C. Drought stress, growth and nonstructural carbohydrate dynamics of pine trees in a semi-arid forest. *Tree Physiology*, 2014, 34(9): 981-992.
- [ 9 ] Anderegg W R L, Berry J A, Smith D D, Sperry JS, Anderegg LD L, Field CB. The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(1): 233-237.
- [ 10 ] Wiley E, Huepenbecker S, Casper BB, Helliker BR. The effects of defoliation on carbon allocation: can carbon limitation reduce growth in favour of storage? *Tree Physiology*, 2013, 33(11): 1216-1228.
- [ 11 ] Saffell B J, Meinzer F C, Woodruff D R, Shaw D C, Voelker SL, Lachenbruch B, Falk K. Seasonal carbohydrate dynamics and growth in Douglas-fir trees experiencing chronic, fungal-mediated reduction in functional leaf area. *Tree Physiology*, 2014, 34(3): 218-228.
- [ 12 ] 李露露, 李丽光, 陈振举, 周永斌, 张先亮, 白学平, 常永兴, 肖建强. 辽宁省人工林樟子松径向生长对水热梯度变化的响应. 生态学报, 2015, 35(13): 4508-4517.
- [ 13 ] 曾德慧, 尤文忠, 范志平, 刘明国. 樟子松人工固沙林天然更新特征. 应用生态学报, 2002, 13(1): 1-5.
- [ 14 ] 朱教君, 李智辉, 康宏樟, 范业展. 聚乙二醇模拟水分胁迫对沙地樟子松种子萌发影响研究. 应用生态学报, 2005, 16(5): 801-804.
- [ 15 ] 孙一荣, 朱教君, 康宏樟. 水分处理对沙地樟子松幼苗膜脂过氧化作用及保护酶活性影响. 生态学杂志, 2008, 27(5): 729-734.
- [ 16 ] Arkley R. Calculation of carbonate and water movement in soil from climatic data. *Soil Science*, 1963, 96(4): 239-248.
- [ 17 ] 陈立新, 赵雨森, 张岩, 任启玉, 王丽和. 造林整地对栗钙土钙积层化学性质干扰的研究. 应用生态学报, 1999, 10(2): 159-162.
- [ 18 ] Stange A, Hedrich R, Roelfsema MR G.  $Ca^{2+}$ -dependent activation of guard cell anion channels, triggered by hyperpolarization, is promoted by prolonged depolarization. *The Plant Journal*, 2010, 62(2): 265-276.
- [ 19 ] Tanaka K, Swanson S J, Gilroy S, Stacey G. Extracellular nucleotides elicit cytosolic free calcium oscillations in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 2010, 154(2): 705-719.
- [ 20 ] 李青云, 葛会波, 胡淑明, 王惠英. 钠盐和钙盐胁迫对草莓光合作用的影响. 西北植物学报, 2006, 26(8): 1713-1717.
- [ 21 ] Blatt M R.  $Ca^{2+}$  signalling and control of guard-cell Volume in stomatal movements. *Current Opinion in Plant Biology*, 2000, 3(3): 196-204.
- [ 22 ] 李小方. 岩溶环境中土壤—植物系统钙元素形态分析及其生态意义[D]. 桂林: 广西师范大学, 2006.
- [ 23 ] 姬飞腾, 李楠, 邓馨. 喀斯特地区植物钙含量特征与高钙适应方式分析. 植物生态学报, 2009, 33(5): 926-935.
- [ 24 ] 罗绪强, 王世杰, 张桂玲, 王程媛, 杨鸿雁, 廖昕荣. 钙离子浓度对两种蕨类植物光合作用的影响. 环境科学学报, 2013, 22(2): 258-262.
- [ 25 ] 何桂芳, 史秀霞, 马凤琴, 吴晓玲. 不同浓度钙对甘草生长和光合特性的影响. 江苏农业科学, 2010, (6): 384-385.
- [ 26 ] 杨学军, 姜志林. 苏南丘陵区主要森林类型地被层水源涵养功能研究. 水土保持通报, 2001, 21(3): 28-31.
- [ 27 ] 杨澄, 党坤良, 刘建军. 麻栎人工林水源涵养效能研究. 西北林学院学报, 1997, 12(2): 15-19.
- [ 28 ] 雷虹, 王凯, 田浩, 高翔, 赵立仁. 小叶锦鸡儿幼苗非结构性碳水化合物积累及分配对干旱胁迫的响应. 生态学杂志, 2017, 36(11): 3168-3175.
- [ 29 ] 李志军, 罗青红, 伍维模, 韩路. 干旱胁迫对胡杨和灰叶胡杨光合作用及叶绿素荧光特性的影响. 干旱区研究, 2009, 26(1): 45-52.
- [ 30 ] Lawlor D W. Limitation to photosynthesis in water-stressed Leaves: stomata vs. Metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany*, 2002, 89(7): 871-885.
- [ 31 ] 韩瑞宏, 卢欣石, 高桂娟, 杨秀娟. 紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 对干旱胁迫的光合生理响应. 生态学报, 2007, 27(12): 5229-5237.
- [ 32 ] 周卫, 林葆. 植物钙素营养机理研究进展. 土壤学进展, 1995, 23(2): 12-17, 25-25.
- [ 33 ] 龚明, 李英. 植物体内的钙信使系统. 植物学通报, 1990, 7(3): 19-29.

- [34] 赵江涛, 李晓峰, 李航, 徐睿恣. 可溶性糖在高等植物代谢调节中的生理作用. 安徽农业科学, 2006, 34(24): 6423-6425, 6427-6427.
- [35] 郑立伟, 郑怀舟, 钟晓慧, 张云飞, 黄儒珠. 干旱胁迫对马尾松非结构性碳水化合物转化与转移的影响. 北京: 中国科技论文在线 (2015-03-13) [2018-10-20]. <http://www.paper.edu.cn/releasepaper/content/201503-114>.
- [36] 安玉艳, 梁宗锁, 郝文芳. 杠柳幼苗对不同强度干旱胁迫的生长与生理响应. 生态学报, 2010, 31(3): 716-725.
- [37] 张海平. 钙调控花生 (*Arachis hypogaea* L.) 生长发育的细胞生理机制研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2003.
- [38] 郑云普, 王贺新, 娄鑫, 杨庆朋, 徐明. 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, 2014, 25(4): 1188-1196.
- [39] Hartmann H, Ziegler W, Kolle O, Trumbore S. Thirst beats hunger-declining hydration during drought prevents carbon starvation in Norway spruce saplings. *New Phytologist*, 2013, 200(2): 340-349.
- [40] Hartmann H, Ziegler W, Trumbore S. Lethal drought leads to reduction in nonstructural carbohydrates in Norway spruce tree roots but not in the canopy. *Functional Ecology*, 2013, 27(2): 413-427.
- [41] Quirk J, McDowell N G, Leake J R, Hudson P J, Beerling D J. Increased susceptibility to drought-induced mortality in *Sequoia sempervirens* (Cupressaceae) trees under cenozoic atmospheric carbon dioxide starvation. *American Journal of Botany*, 2013, 100(3): 582-591.
- [42] Sala A, Piper F, Hoch G. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist*, 2010, 186(2): 274-281.