DOI: 10.20103/j.stxb.202302230319

张子雷,余海霞,曲鲁平,汤行昊,王浩,王朝昭,刘南,王艺璇,邵长亮,董刚.热浪频次及间隔时间对闽楠和木荷苗木水力结构和非结构性碳水化 合物的影响.生态学报,2024,44(3):1251-1263.

Zhang Z L, Yu H X, Qu L P, Tang X H, Wang H, Wang Z Z, Liu N, Wang Y X, Shao C L, Dong G. Effects of heat wave frequency and interval on the hydraulic structure characteristics and non-structural carbohydrates of *Phoebe bournei* and *Schima superba* seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(3): 1251-1263.

热浪频次及间隔时间对闽楠和木荷苗木水力结构和非 结构性碳水化合物的影响

张子雷¹,余海霞¹,曲鲁平^{1,*},汤行吴²,王 浩¹,王朝昭¹,刘 南¹,王艺璇³,邵长亮³, 董 刚⁴

1 福建农林大学林学院, 福州 350002

2 福建省林业科学研究院, 福州 350002

3 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所,北京 100081

4 山西大学生命科学学院,太原 030006

摘要:近年来亚热带地区极端气候事件热浪发生频率增加,热浪频次及间隔时间的变化使热浪发生的模式及其对植物的胁迫方 式更加多样化。高频热浪不仅通过热胁迫影响植物的碳固持速率,还会间接形成水分胁迫造成植物水力结构发生障碍,影响碳 水化合物的运输。然而,目前亚热带树木水力结构和非结构性碳水化合物(NSC)对复杂热浪的模式的响应仍不明确。以亚热 带主要阔叶树种闽楠(Phoebe bournei)和木荷(Schima superba)苗木为研究对象进行了热浪模拟试验,关注不同热浪频次(单次, 两次)及重复热浪间隔时间(短间隔、中间隔、长间隔)对苗木茎部水力结构特征及 NSC 的影响,使用冲洗法测定水力结构中的 导水率(K_h)、最大导水率(K_{max})、比导率(K_s)、木质部栓塞百分数(PLC),使用蒽酮-硫酸比色法测定茎段非结构性碳水化合物 含量。结果表明,(1)闽楠和木荷的水力结构和非结构性碳水化合物在树种间存在显著差异;(2)不同热浪频次对闽楠和木荷 的K_{max}和 PLC 影响存在显著差异;(3)重复热浪间隔时间变长,木荷茎栓塞减轻,而闽楠茎栓塞增加,且植株栓塞越严重,茎 NSC 含量越少。总体上,闽楠的水力传输系统对热浪抗性较弱,在热浪后栓塞严重,导水率下降且无法完全恢复,且 NSC 含量 与栓塞程度相关性较弱;而木荷水力传输系统抗性较强,在热浪后导水能力可能恢复至未受干扰水平,且其恢复程度与 NSC 含 量紧密相关。该研究结果表明,高频热浪的发生会显著影响闽楠和木荷苗木茎部的导水能力,且不同间隔时间的重复热浪事件 对植物水力结构的影响存在差异性,并且两个亚热带阔叶树种对热浪伴随的高温和水分胁迫的耐受性和耐受机制存在差异。 关键词;热浪;频次;间隔时间;闽楠;木荷;水力结构;非结构性碳水化合物

Effects of heat wave frequency and interval on the hydraulic structure characteristics and non-structural carbohydrates of *Phoebe bournei* and *Schima superba* seedlings

ZHANG Zilei¹, YU Haixia¹, QU Luping^{1,*}, TANG Xinghao², WANG Hao¹, WANG Zhaozhao¹, LIU Nan¹, WANG Yixuan³, SHAO Changliang³, DONG Gang⁴

1 College of Forestry, Fujian Agricultural and Forestry University, Fuzhou 350002, China

2 Fujian Academy of Forestry, Fuzhou 350002, China

基金项目:国家自然科学基金(32171749,31800512);福建省种业创新与产业化工程(ZYCX-LY-202102);国家重点研发计划(2016YFD0600603-2) 收稿日期:2023-02-23; 网络出版日期:2023-11-08

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: luping_qu@ 163.com

3 Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China 4 College of Life Science, Shanxi University, Taiyuan 030006, China

Abstract: In recent years, the frequency of extreme climate events in subtropical regions has increased, and changes in the frequency and interval of heat waves have made the patterns of heat waves and their stress on plants more diverse. High frequency heat waves not only affected the carbon sequestration rate of plants through heat stress, but also hindered the hydraulic structure of plants through water stress, affecting the transportation of carbohydrates. However, the response of subtropical tree hydraulic structures and non-structural carbohydrates (NSCs) to complex heat wave patterns is still unclear. This study conducted a heat wave simulation experiment on the seedlings of the main subtropical broad-leaved tree species Phoebe bournei and Schima superba, focusing on the effects of different heat wave frequencies (once or twice) and different interval times between multiple heat waves (short interval, medium interval, and long interval) on the hydraulic structure characteristics and NSCs of the stems of the seedlings. The hydraulic conductivity $(K_{\rm h})$, maximum hydraulic conductivity (K_{max}) , specific hydraulic conductivity (K_s) , percentage loss of hydraulic conductivity (PLC) in the hydraulic structure were measured using a flushing method, and the content of non-structural carbohydrates in the stems was determined using an anthrone sulfuric acid colorimetric method. The results showed that (1) there were significant differences in the hydraulic structure and non-structural carbohydrates between Phoebe bournei and Schima superba in tree species. (2) The frequency of heat waves had significant impact on the K_{rev} and PLC of *Phoebe bournei* and *Schima superba*. (3) The interval between repeated heatwaves became longer, and the embolism of Schima superba stems decreased, while the embolism of Phoebe bournei stems increased. The more severe the embolism, the less NSC content in the stems. Overall, the water conductivity of the stem of Phoebe bournei seedlings was relatively fragile, with severe embolism and decrease in water conductivity after heat waves, and NSC had little effect in alleviating embolism function. However, Schima superba had strong water conductivity. If sufficient recovery time is obtained after a heat wave, its water conductivity can be fully restored, and its recovery degree is closely related to NSC content. The results of this study indicate that the occurrence of high frequency heat waves significantly affects the hydraulic conductivity of the stems of Phoebe bournei and Schima superba seedlings, and there are differences in the effects of repeated heat wave intervals on the hydraulic structure of plants. Additionally, there are differences in the tolerance and tolerance mechanisms of the two subtropical broad-leaved tree species to high temperature and water stress associated with heat waves.

Key Words: heat wave; frequency; intervals; *Phoebe bournei*; *Schima superba*; hydraulic structure; non-structural carbohydrates

热浪是一种近年来频发的极端气候事件,其所伴随的急速升温和持续性的高温天气对植物的生长和生理 活动造成显著影响^[1-2]。此外,高温热浪伴随的高压及下沉气流导致降水过程减少,加上太阳短波辐射造成 的大气干燥以及高温加速植物和土壤水分的蒸发散过程,单独的高温环境胁迫极易转为干热耦合的复合环境 胁迫。近年来,全球变暖导致我国亚热带地区高温热浪事件频发,且呈现降水减少的趋势,季节性干旱频 发^[3],频繁的干热胁迫加剧了区域内植物枯梢、同化能力减弱及水力失衡等负面影响^[4-6]、导致区域植被死亡 率增加^[7],增加植物群落潜在衰退风险。尽管目前已有大量对树木耐热性和耐旱性的研究^[8-9],但仍缺乏亚 热带地区树种对高温及季节干旱耦合胁迫响应的研究。

热浪频率的升高也增加了组合热浪模式的复杂性,包括一年内多次热浪事件发生的可能性和相邻热浪事件间间隔时间的差异等问题^[10]。研究表明,极端热浪事件对植物的影响存在遗留效应,即热浪对植物的影响并不会随着热浪事件结束而马上消失,植物需要一定的时间完成恢复,而不同植物所需恢复时间及相同时间内的恢复程度均存在差异^[5,11-12]。事实上,多次热浪发生后其对植物的影响存在累加效应(cumulative effect)^[13],即后续热浪事件的影响高于/低于初次热浪事件的影响。此外,重复热浪的间隔时间长度决定了

1253

植物在首次热浪后所获得的恢复时间,并影响后续热浪事件发生时的植物状态,其差异也会影响到累加效应的强弱。目前,关注不同模式热浪对植物影响的研究仍较为匮乏,明确多次热浪的累加效应的强度及其与间隔时间的关系,对揭示植物对热浪干扰的"记忆"的时效性有重要的意义。

如前所述,热浪伴随的环境胁迫是复杂的干热耦合胁迫,因此水分受限环境对植物耐热性的影响在热浪 的研究中十分重要[14]。研究表明,虽然高温是热浪对植物胁迫的主要方式,但温度的骤然改变不仅会加剧土 壤水分蒸发和植物蒸腾量,造成土壤水势下降,减少根系水分供给[15];同时,高温环境下空气饱和水气压亏缺 (VPD)上升,造成植物气孔关闭,导致生理性干旱发生^[16]。因此,研究极端气候热浪事件对植物的影响,关注 植物体内的水分动态是必不可少的。水力失衡(Hydraulic failure)和碳饥饿(Carbon starvation)是水分胁迫可 能导致树木死亡的重要机制^[1],而高温的耦合会增加树木死亡的几率^[17]。首先,水分受限环境下植物可以从 土壤中获取的水分减少,造成植物体内发生水分失衡,同时高温加速了植物蒸腾耗水量[18],使木质部导管内 的负压升高,增加了发生空穴化及栓塞的几率,使水力失衡的风险增加^[19]。其次,高温会影响植物光合酶的 活性并迫使植物延长光合午休的时间[5],同时水分胁迫会引发植物关闭气孔[20],两者皆降低了植物的同化速 率,迫使植物消耗自身碳储备以维持新陈代谢。碳水化合物作为植物光合作用的产物,不仅是植物新陈代谢 过程中重要的能源物质,对于维持植物体正常的生理活动具有极其重要的作用。其中,非结构性碳水化合物 (Non-structural carbohydrates, NSC)指可在植物体内储存、移动和代谢的直接碳源,主要包括葡萄糖、果糖、蔗 糖等可溶性糖(Soluble sugars, SS)和淀粉(Starch, St)^[21]。可溶性糖作为光合作用的直接产物,可以直接参与 植物生长、代谢过程并具有调节细胞渗透压的重要作用:淀粉是植物体内的主要储能物质,两者之间可相互转 换,共同在植物的新陈代谢、抵抗逆境胁迫过程中发挥重要作用[22-23]。植物若在热浪胁迫时降低了非结构性 碳水化合物的积累,可能增加植物发生碳饥饿和水力失衡的风险,反之则表明植物对热浪胁迫存在适应机制, 例如改变碳分配的过程增强抗性^[24]。由此,明确不同模式热浪对植物非结构性碳水化合物含量的影响,有利 于评估植物对热浪的抗逆性并揭示植物适应的机制。

闽楠(Phoebe bournei)和木荷(Schima superba)是我国南亚热带的主要造林树种,在人工林内较多栽培,具有极高的经济价值与生态意义^[25-26]。全球变暖背景下,亚热带地区植物常在热浪阶段出现枯梢现象^[5],可见,除热损伤外,水力传输障碍和植物碳分配的变化也是研究热浪对植物影响时不可忽略的因素。鉴于此,本研究以亚热带主要阔叶树种闽楠和木荷为研究对象,通过人工模拟不同频率不同间隔的热浪事件,研究热浪频率和间隔时间对闽楠和木荷苗木茎部水力结构和非结构性碳水化合物含量的影响,从树木水力结构和非结构性碳水化合物关系角度入手,探讨热浪胁迫对树木水力结构和非结构性碳水化合物的影响及树木的响应策略。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究地点为福建省林业科学研究院内的苗圃(26.15°N,119.28°E),该地区为亚热带季风气候,年平均降水量1342 mm,年平均气温19.6℃,1月平均气温10.5℃,7月平均气温28.2℃,年日照数1700—1980 h,适宜 开展各种苗木栽培试验。

1.2 实验材料

供试苗木为福建省林业科学研究院提供的两年生闽楠和木荷实生苗木,其中闽楠为建瓯万木林种源家系苗,木荷为福建西坡国有林场木荷种子园家系苗。苗木种植于福建省林业科学研究院苗圃中,于试验当年4月选取长势均一、根系完整、无病害的苗木,移植至花盆中进行缓苗,其中木荷苗木平均高44.4 cm,地径6.0 mm,闽楠苗木平均高60.9 cm,地径5.9 mm。花盆为圆柱形,直径44 cm,高度30 cm,为苗木根系生长提供了充足的空间。土壤为等质量红壤土(收集于福州周边海拔500 m山体处)和基质的混合土,总有机碳含量47.3 g/kg,总氮含量3.2 g/kg,pH为4.9,每盆装入混合土20 kg。缓苗期间苗木保持自然状态生长直至模拟

热浪开始。

1.3 实验设计

人工模拟热浪从自然热浪频发的 8 月开始,每次热浪持续 3 d,实验处理包括不同模式(不同频率间隔时间)的热浪:无热浪(对照组 C)、单次热浪(HW)、短间隔重复热浪(两次热浪间隔 7 d,2HW₇)、中间隔重复热 浪(两次热浪间隔 30 d,2HW₃₀)、长间隔重复热浪(两次热浪间隔 45 d,2HW₄₅),共计 5 个处理。热浪组的首 次模拟热浪时间不一致,但末次模拟热浪时间统一,如此保证末次热浪后植物恢复时间和条件的一致。本研 究通过 OTC(Open top chamber,开顶箱)和电加热器共同作用的方式进行热浪模拟^[5]。每种处理即为一个 OTC,OTC 由直径 28 mm 的空心钢管搭建而成,长 4.8 m、宽 2.2 m、高 2.2 m,每个处理包含闽楠和木荷各 8 株 作为重复。在热浪模拟阶段,OTC 用高透光聚乙烯网布覆盖,四周开小窗,保证内外空气流通。在每个 OTC 内安装一台 3.5 kW 工业电加热器(BGE,Germany),加热器放置在 OTC 中部高 2.0 m 处,出风口水平向下 20°,防止热风直吹苗木影响热浪模拟效果。热浪加热前统一对所有样方 OTC 进行高透光聚乙烯网布覆盖, 热浪加热结束后,统一拆除。无热浪组在热浪处理阶段也进行高透光聚乙烯网布覆盖,但不加热,防止网布覆 盖对环境的扰动影响实验结果。

在 OTC 顶部悬挂空气温度的测量仪 I-Button(information button),型号 DS1922L。数据表明,在热浪期间,加热 OTC 内空气温度平均增温 1.89℃。热浪处理组的空气温度明显高于无热浪处理组,且加热结束后空气温度迅速恢复到平均水平。将长间隔重复热浪(2HW₄₅)的末次模拟热浪期间的空气温度与无热浪组进行对比,结果显示模拟热浪期间处理组的空气温度一直维持在热浪组平均水平之上,且并非均一增温,存在与自然热浪一致的昼夜不对称增温(日间平均增温 4.36℃,夜间平均增温 2.04℃)。

1.4 测定指标与方法

研究表明,尽管热浪伴随的环境胁迫主要集中在热浪阶段,但热浪对植物的影响会持续较长一段时间^[12]。衡量植物对热浪的抗性也应该综合考虑植物在热浪阶段的抵抗力和热浪影响后的恢复力^[27]。本研究为了综合评估闽楠和木荷苗木对热浪的抗性,在热浪后给予苗木足够的等时长恢复时间,使苗木恢复力差异特征同样被考量,最终通过热浪后苗木的永久损伤差异评估木荷和闽楠苗木对热浪的抗性。基于前期研究结果^[5],本研究选择在热浪模拟结束后第 60 天进行植株样品的统一收获。

1.4.1 苗木茎段水力结构的测定

水力结构测定选取苗木离地高度 3—5 cm 处的主茎段。于黎明时从基部剪取供试苗木主茎段,剪断后立即将其浸没于水中,并在水下再次切口,防止气泡进入茎段而发生空穴化。剪取后,在遮光保湿环境下尽快将样品茎段带回实验室。在室内将选取的主茎在水下进行切割为长度 5—10 cm 的小枝段(实际测量时茎段长度为(8.58±0.71) cm),切口需平整。利用改良后的冲洗法测定水力结构数据,将茎段与软管连接紧密,茎段生长方向下端连接冲洗仪器,生长方向上端连接两端开放的玻璃刻度滴管^[28],根据单位时间、单位压力梯度下的 0.1 mol/L 的 KCL 溶液通过量测定枝条木质部导水率(K_h)。导水率计算公式为:

$K_{\rm h} = F/(dp/dx)$

式中,F是流速,单位是(g/s),(dp/dx)是压力梯度。

导水率测定结束后,对茎段进行冲洗,将茎段下端连接至加压装置,加压至 150 kPa 后维持压强不变,保持 5 min。之后继续导水率测定方法,获得茎段最大导水率(K_{max})。枝条的栓塞程度用导水率损失百分数 (Percent loss of hydraulic conductivity, PLC)表示,计算公式为:

PLC(%) = 100($K_{\text{max}}-K_{\text{h}}$)/ K_{max}

完成导水率测量后,剥离树皮,测量茎段半径。并用番红—固绿对茎段进行双重染色,通过光学显微镜观察,并用 ImageJ 软件计算出茎段的木质部横截面积(Aw, cm²),同时计算边材面积(有效输导面积),然后通过导水率与边材面积的比值计算比导率(K_s)。

1.4.2 叶生物量测定

模拟热浪实验结束两个月后,收获取样时采集叶片,分组编号装入信封,105℃杀青1h后置于65℃烘箱

烘至恒重后进行称重。

1.4.3 茎非结构性碳水化合物的测定

将茎段烘至恒重后,利用球磨仪(上海净信,上海)将样品充分磨碎,测定茎中可溶性糖和淀粉含量,测量 方法为:首先称取 100 mg 植物样品于 10 mL 离心管中,加入 7 mL 乙醇溶液(浓度为 80%),然后将试管放入 水浴锅中(水温为 80℃,时间为 30 min)进行提取,取出冷却至室温,放入离心机(转速为 3000 rpm,持续 10 min),收集上清液,重复提取 3 次。收集好的上清液倒入 50 mL 的容量瓶,使用蒸馏水定容,用于可溶性糖 含量的测定。继续向试管沉淀物中加入 2 mL 蒸馏水,置于沸水浴中糊化 15 min,冷却后加入 2 mL 浓度为 9.2 mol/L的高氯酸溶液,搅拌提取 15 min 后加入 4 mL 蒸馏水混合,放入离心机(转速为 3000 rpm,持续 10 min),将上清液倒入 50 mL 容量瓶中,再向沉淀中加入 2 mL 浓度为 4.6 mol/L 的高氯酸溶液,搅拌提取 15 min 后加入 4 mL 蒸馏水混合,再次离心,收集上清液于容量瓶,最后水洗沉淀并离心,收集上清液于 50 mL 容量 瓶,使用蒸馏水定容,用于淀粉含量的测定。测定采用蒽酮比色法,通过分光光度计(INESA,上海)625 nm 波 段测定。非结构性碳水化合物含量为可溶性糖和淀粉含量之和。

1.5 数据统计分析

通过 R 4.1.2 软件中的"doBy"安装包计算平均值和标准误差,"multcomp"安装包进行单因素方差 (ANOVA)分析(level=0.05)和多重比较(Tukey HSD),"datasets"安装包进行双因素方差(Two-way, ANOVA) 分析(level=0.05),"corrplot"安装包对各组数据进行相关性分析并作图。采用 origin 2021(OriginLab, USA)绘 制柱状图和浪间隔时间的拟合以及间隔热浪影响下植物苗木相关指标的 PCA(Principal component analysis) 分析,图中数据为平均值±标准误差。

2 结果与分析

2.1 不同热浪模式对闽楠和木荷叶生物量、茎横截面积和 NSC 含量的影响

树种间茎 Aw、Lw、SS 和 NSC 均存在显著差异(P<0.05),不同处理间 St 存在显著差异(P<0.05),热浪间 隔间 St 和 NSC 存在显著差异(P<0.05)(表 1)。

表 1 不同处理、热浪频次及间隔时间对闽楠和木荷苗木茎横截面积、叶干重、茎可溶性糖、茎淀粉和茎非结构碳水化合物影响的双因素方差 分析

Table 1 Two-way ANOVA results of *Phoebe bournei* and *Schima superba* seedlings woody area, leaf weight, stem soluble sugar, stem starch and stem non-structural carbohydrates under different treatment, heat wave frequencies and intervals

		Р					
因素 Factors	df	橫截面积 Aw Woody area/ (×10 ⁵ m ²)	叶干重 Lw Leaf weight/g	茎可溶性糖 SS Soluble sugar/ (mg/g)	茎淀粉 St/ Starch/ (mg/g)	茎非结构性 碳水化合物 NSC Non-structural carbohydrates/ (mg/g)	
树种 Species(a)	1	0.003 *	< 0.001 *	< 0.001 *	0.3258	<0.001 *	
处理 Treatment(b)	4	0.521	0.479	0.328	0.008 *	0.172	
a×b	4	0.212	0.985	0.83	0.116	0.635	
热浪频次 Frequency(c)	2	0.144	0.103	0.803	0.871	0.799	
a×c	2	0.625	0.76	0.454	0.842	0.478	
树种 Species(a)	1	< 0.001 *	< 0.001 *	< 0.001 *	0.763	< 0.001 *	
热浪间隔 Interval(d)	2	0.552	0.284	0.117	< 0.001 *	0.038 *	
a×d	2	0.203	0.39	0.44	0.126	0.66	

*号表示显著性(P<0.05)

相同处理下, 闽楠的 Aw 和 Lw 皆高于木荷, 但闽楠 SS 和 NSC 皆低于木荷(图1)。闽楠在 2HW₇后 SS、St 和 NSC 均显著高于 2HW₄₅(*P*<0.05), Lw 显著高于 HW(*P*<0.05), Aw 未出现显著差异。木荷在 2HW₇后 St 显

1255

· · _ ·



者局丁 2HW ₄₅ (P<0.05),但Aw、Lw、SS 和	NSC 均禾出现显者差异。
-------------------------------	---------------	---------------

....



Fig.1 The effects of different heat wave treatments on *Phoebe bournei* and *Schima superba* seedling stem woody area, leaf weight, stem soluble sugar, stem starch and stem non-structural carbohydrates $(mean \pm SE)$

C:无热浪(对照组);HW:单次热浪;2HW₇:短间隔重复热浪;2HW₃₀:中间隔重复热浪;2HW₄₅:长间隔重复热浪。不同字母表示各处理之间 存在显著差异(*P*<0.05,单因素方差分析,Duncan 检验)

2.2 不同热浪模式对闽楠和木荷水力结构的影响

树种间茎 K_h 、 K_{max} 、 K_s 和 PLC 均存在显著差异(P < 0.05),不同处理间 PLC 存在显著差异(P < 0.05),热浪

1257

频次间 K_{max} 和 PLC 存在显著差异(P < 0.05),热浪间隔时间单因素并未对闽楠和木荷水力结构造成显著影响, 但热浪间隔时间和树种的交互作用显著影响了到 $K_{\text{h}}, K_{\text{s}}$ 和 PLC(P < 0.05)(表 2)。

表 2 不同处理、热浪频次及间隔时间对闽楠和木荷苗木导水率、最大导水率、比导率和导水率损失百分数的双因素方差分析 able 2 Two-way ANOVA results of *Phoebe bournei* and *Schima superba* seedlings hydraulic conductivity, maximum hydraulic conductivity, specific hydraulic conductivity and percentage loss of hydraulic conductivity under different treatment, heat wave frequencies and intervals

		Р				
因素 Factors	df	导水率 K _h Hydraulic conductivity/ (g m s ⁻¹ MPa ⁻¹)	最大导水率 K _{max} Maximum hydraulic conductivity/ (g m s ⁻¹ MPa ⁻¹)	比导率 K _s Specific hydraulic conductivity/ (g m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹)	导水率损失 百分数 PLC Percentage loss of hydraulic conductivity/%	
树种 Species(a)	1	< 0.001 *	< 0.001 *	<0.001 *	<0.001 *	
处理 Treatment(b)	4	0.08	0.079	0.302	0.009 *	
a×b	4	0.015 *	0.063	0.11	0.575	
热浪频次 Frequency(c)	2	0.296	0.045 *	0.345	< 0.001 *	
a×c	2	0.46	0.21	0.43	0.295	
树种 Species(a)	1	< 0.001 *	< 0.001 *	< 0.001 *	0.001 *	
热浪间隔 Interval(d)	2	0.356	0.936	0.105	0.711	
a×d	2	0.03 *	0.371	0.011 *	0.044 *	

*号表示显著性(P<0.05)

相同处理下,木荷苗木茎 K_h 、 K_{max} 和 K_s 总体高于闽楠,但 PLC 总体低于闽楠(图 2)。闽楠在 2HW₇后 K_h 、 K_{max} 和 K_s 均高于其他各组,其中 K_h 和 K_s 显著高于 2HW₄₅(P<0.05),在 2HW₄₅后 PLC 显著高于 C 处理组(P<0.05)。木荷在 2HW₇后 PLC 显著高于 C 和 HW(P<0.05), K_h 、 K_{max} 和 K_s 在各处理组间无显著差异。 **2.3** 不同树种对重复热浪间隔时间的差异性响应

闽楠 K_h和 K_{max}随着重复热浪间隔时间的延长而降低,但 PLC 随着重复热浪间隔时间的延长而增加;木荷 水力结构的变化则相反。同样,闽楠和木荷 Aw 和 K_s与重复热浪间隔时间的线性关系也相反,其中闽楠 K_s随 着间隔时间变长而降低,但木荷表现为增加。此外,闽楠和木荷茎 NSC 均随着重复热浪间隔时间变长而降低 (图 3)。

闽楠和木荷茎水力结构参数和 NSC 含量对重复热浪的间隔天数存在线性关系,但两树种表现并不一致(图 4)。根据重复热浪影响后闽楠和木荷苗木水力结构特征参数和 NSC 参数进行主成分分析,PC1 的贡献率为 37.3%,PC2 的贡献率为 31.2%(图 4),其中闽楠主要分布在 PC1 和 PC2 的正半轴,而木荷主要分布在 PC1 和 PC2 的负半轴,说明两种苗木对重复热浪响应存在差异。

闽楠和木荷对不同模式热浪的差异性响应也表现在水力结构特征与非结构性碳水化合物各因子之间相 关关系系数(图 5)。其中,闽楠各因子间大多呈正相关关系,木荷 SS、St、NSC 与其它各因子大多呈负相关关 系。闽楠与木荷的 K_{max} 、Aw、Lw、 K_h 之间相关程度较高。闽楠 PLC 与 K_s 、St、NSC、SS 呈负相关关系,PLC 与 Aw、 K_{max} 、Lw、 K_h 、 K_s 呈正相关关系;木荷 St、NSC、SS 与其他各因子均呈负相关关系。

3 讨论

3.1 热浪对闽楠与木荷的水力结构特征的影响

水在植物的生长过程中发挥着重要作用,同时也限制着植物的生长^[29],水分供应不足时可能导致植物死 亡^[30]。首先,高温和干旱会加剧土壤水分蒸发和植物蒸腾量,造成土壤水分减少水势下降,随着干旱的加剧, 植物水势也随之降低,栓塞导管里的空气通过导管坑膜进入邻近导管引起木质部空穴化和栓塞^[31],导致木本 植物输水结构功能障碍,影响植物的水力安全^[32]。本研究中,闽楠与木荷在高频热浪后均表现出较为严重的 木质部栓塞现象,与对照组存在显著差异(*P*<0.05)。尽管对于木质部栓塞的研究表明大部分发生在植物茎





部的栓塞是可以被修复的^[33-34],但也有研究表明这种栓塞是不可修复的,如有研究发现桉属(Eucalyptus L Herit.)及栎属(Quercus L.)的一些植物干旱后复水一个月后仍未发现栓塞修复现象^[35-36]。本研究中,闽楠与木荷苗木在热浪处理后,虽经过较长恢复期(60日),但仍存在较为严重的木质部栓塞现象,说明热浪胁迫的复合胁迫很可能对植物造成了永久性的栓塞。有研究表明,高温干旱复合胁迫下梣树(Fraxinus mandshurica)苗木茎水势下降,同时木质部栓塞率(PLC)显著升高,且热浪后经历一段时间仍未恢复^[37]。说明热浪伴随的高温干旱复合胁迫相较于干旱胁迫更容易造成植物木质部栓塞的发生,且栓塞较难恢复,很可能对植物造成永久损伤。

此外,不同植物水力结构特征对热浪的响应存在差异^[38]。本研究中,单次热浪影响后闽楠 PLC 为 40%, 木荷 PLC 为 11%。说明热浪胁迫下闽楠木质部栓塞强度更高,而木荷水力结构对热浪的耐受性更强,此外, 闽楠在不同热浪模式下 PLC 值均高于木荷。刘丽等认为逐渐加剧的干旱胁迫会使 84K 杨(*Populus alba* × *P. glandulosa*)木质部水势及茎导水率降低,PLC 上升,枝条栓塞脆弱性减小,抵御栓塞的能力增强,在严重的



13x + 815.21

= 0.94

20

= -3.64x + 364.45

 $r^2 = 0.99$

30

40

图 3 重复热浪间隔时间与闽楠和木荷苗木导水率、最大导水率、导水率损失百分数、横截面积、茎非结构性碳水化合物和比导率的关系 Fig.3 The relationship between multiple heat wave interval days and Phoebe bournei and Schima superba seedling hydraulic conductivity, maximum hydraulic conductivity percentage loss of hydraulic conductivity, woody area, non-structural carbohydrates and specific hydraulic conductivity

0

重复热浪间隔时间 Interval day/d

10

数据仅包含重复热浪处理组,包括:短间隔重复热浪2HW₇,中间隔重复热浪2HW₃₀和长间隔重复热浪2HW₄₅,数值为平均值±标准误差

干旱后 PLC 会明显增加,复水后 PLC 下降,24 d 后才能恢复生长^[39]。热浪对白桦(*Betula papyrifera*)和白云 杉(*Picea glauca*)影响的研究表明,尽管热浪影响下两树种叶水势均显著下降,但白桦下降幅度更大,两树种 的响应存在差异^[40]。此外,刘娟娟等发现在三个不同等级的干旱中,油松(*Pinus tabulaeformis*)和侧柏 (*Platycladus orientalis*)的 K_s均随着干旱等级增加而下降^[15]。本研究中,随着热浪频率上升,木荷 K_h和 K_s下降,PLC 上升,闽楠表现相反,在重复热浪处理后仍然维持着最高的 K_h、K_s和最大导水率,总体上 PLC 与 K_s呈 负相关。并且两树种的水分调节策略也存在差异,随着热浪频率的上升,闽楠的 K_s和栓塞恢复能力较弱,NSC 含量相对较低,表现出等水调节特征;木荷 K_s和栓塞恢复能力较强,NSC 含量相对较高,表现出非等水调节 特征。

3.2 热浪对闽楠与木荷茎部 NSC 的影响

植物光合作用产生的非结构性碳水化合物(NSC)是重要的储能物质,在植物抵抗干热等胁迫中发挥重要的作用^[24]。例如,研究表明植物会在体内储存 NSC 来抵御水分胁迫,以适应干旱环境^[41]。同一树种中 NSC 含量较高的个体,干旱胁迫下存活时间更长^[30]。当植物干旱死亡时,多数植物表现出 SS 含量上升,St 含量下降,SS 与 St 含量比值上升,同种植物不同器官 NSC 变化趋势一致^[42]。这可能是因为植物在干旱时将 St 转化为 SS,提高次生代谢酶活性,进行渗透调节维持正常膨压^[43]。在高温胁迫时,Marias 等研究发现花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)和西黄松(*Pinus ponderosa*)表现为 SS 含量上升,St 含量下降,总 NSC 含量无明显变

50

40

30

20

10

0 -10

75

50

0

50

40

30

20

10

0

0.24x + 39.74

-0.41x + 40.39

20

30

40

 $r^2 = 0.92$

10

 $v^2 = 0.99$

Hydraulic conductivity $/(\times 10^3 \text{ g m s}^{-1} \text{ MPa}^{-1})$

Maximum hydraulic conductivity

最大导水率

 $g \ m \ s^{-1} \ MPa^{-1})$

€01 ×)/ 25

hydraulic conductivity/%

Percentage loss of

导水率损失百分数

导大率

40

1200

600

⊥ 0 50 Specific hydraulic conductivity

を

÷

 $/(g m^{-1} s^{-1} MPa^{-1})$



图 4 重复热浪影响下闽楠和木荷苗木茎导水率及非结构性碳水化合物主成分分析

Fig.4 Principal component analysis of stem hydraulic conductivity and nonstructural carbohydrates in *Phoebe bournei* and *Schima superba* seedlings under the influence of multiple heat waves

2HW₇:短间隔重复热浪;2HW₃₀:中间隔重复热浪;2HW₄₅:长间隔重复热浪;PLC:导水率损失百分数;Lw:叶干重; K_h :导水率; K_{max} :最大导 水率; K_s :比导率;Aw:茎横截面积;SS:可溶性糖;St:淀粉;NSC:非结构性碳水化合物



图 5 闽楠和木荷苗木水力结构特征与非结构性碳水化合物各参数之间相关关系系数

Fig.5 Correlation coefficients between hydraulic structural and nonstructural carbohydrate characteristics in *Phoebe bournei* and *Schima superba*

PLC:导水率损失百分数;Lw:叶干重; K_h :导水率; K_{max} :最大导水率; K_s :比导率;Aw:茎横截面积;SS:可溶性糖;St:淀粉;NSC:非结构性碳水化合物

化^[44]。这可能是因为植物在高温胁迫时也面临着木质部栓塞风险,将St转化为SS提高自身的渗透调节能力。在高温干旱共同作用下,植物呼吸代谢加速,叶片NSC消耗速率大于合成速率,NSC含量显著降低^[45],SS显著下降降低了植物的渗透调节能力^[43]。本研究中,木荷NSC含量总体高于闽楠,木荷水力结构参数对热浪胁迫抗性表现更强。并且,本研究发现,闽楠与木荷NSC均表现为对短间隔重复热浪更加敏感,闽楠与木荷在2HW₇后会在茎内储存更多的NSC以应对接下来的热浪胁迫。2HW₇后,闽楠SS和St含量显著高于对照组(*P*<0.05),说明闽楠在短间隔双次热浪后茎内会储存更多的SS和St来抵抗热浪胁迫,木荷则表现为淀粉含量显著高于其他组(*P*<0.05)。这与李亚楠等认为麻栎(*Quercus acutissima*)在干旱胁迫后不仅不会造成"碳饥饿"现象,反而可以显著提高植物NSC含量,并且认为植物提高NSC含量是植物应对干旱的一种机制^[41]具有相似之处。Gohar等认为细胞生长比光合作用和呼吸作用对细胞膨压的依赖性和敏感性更高,因此干旱胁迫下生长会先于光合作用受到抑制,造成碳水化合物的需求小于供给,从而导致非结构性碳水化合物的积累^[46]。

3.3 闽楠和木荷对不同重复热浪频率的响应差异

除热浪频次外,重复热浪间隔时间的差异同样会影响植物对热浪抗性的变化。本研究中,闽楠和木荷水 力特征对重复热浪间隔时间的变化是完全不同的,其中,木荷 PLC 随着热浪间隔时间延长而减轻,而闽楠 PLC 随着热浪间隔时间延长而加剧(图3)。前期研究表明,木荷在热浪胁迫后存在较强的恢复能力,即热浪 后若植株获得充分恢复时间,木荷可以通过改变植株内碳分配,增强根系等方法[47],使其茎段导水能力恢复 至热浪前的水平^[5]。因此,木荷苗木在热浪后获得的恢复时间越长,其茎部导水能力恢复的越好,PLC 越低。 而热浪对闽楠茎部导水能力的影响可能会持续较长时间,且可能在高强度胁迫后造成永久栓塞。有研究认为 热浪胁迫会降低植物的净光合速率和水分利用效率,限制了 NSC 的积累^[48]。热浪胁迫也会加速干旱条件下 NSC 的损耗^[37]。干旱胁迫导致植物茎干内形成栓塞,影响水分运输,而植物为恢复其运输功能,会消耗植物 体内储存的淀粉^[49]。植物通常会将淀粉水解为可溶性糖,从而维持细胞渗透压,以增强植物吸水能力,延长 植物存活时间[50],这种栓塞的发生会阻碍植物体内可溶性糖的运输和淀粉的积累。本研究中闽楠茎段的 PLC 越高, 茎段的 SS 和 St 含量越低, 可能是茎段栓塞严重阻碍了闽楠体内 NSC 的运输, 而这种茎糖运输失败 也可能增加植物发生碳饥饿的风险^[51],最终影响植物生长。如本研究中闽楠 Aw 和 K。均随着 PLC 的增加而 降低,说明植物生长受阻。而植物生长受阻会持续影响植物的茎段导水能力,本研究中相关就表明(图5),闽 楠与木荷的 Aw、Lw、K_b、K_{max}、K_s之间都存在正相关关系,说明闽楠和木荷的茎段导水能力与植物生长紧密相 关。此外,相关关系同样表明木荷茎段 PLC 与 NSC 呈显著负相关关系,但闽楠茎段 PLC 与 NSC 关系较弱,说 明两种植物体内 NSC 分配及作用存在区别,其中闽楠 NSC 与各因子多呈正相关关系,说明导水系统障碍后, 闽楠茎部 NSC 表现出积累特性,但 NSC 的积累反而加剧栓塞;木荷 NSC 与各因子多呈负相关关系,表现出消 耗特性,木荷可能通过消耗可溶性糖与淀粉来调节茎部水势,从而帮助恢复茎水分传输功能,这可能是导致闽 楠 PLC 总体高于木荷的主要原因。由此可见,两种植物对于热浪的抗性存在差异,且这种差异与两种植物 NSC 的利用和存储方式的差异相关。

4 结论

本研究通过模拟不同频率及不同间隔时间重复热浪,研究不同热浪模式对亚热带阔叶树种闽楠和木荷苗 木茎部水力结构及 NSC 含量的影响。主要结论如下:(1)闽楠和木荷的水力结构和非结构性碳水化合物在树 种间存在显著差异;(2)闽楠和木荷水力结构特征在热浪胁迫后表现出明显差异,闽楠对单次热浪和重复热 浪敏感程度高,木荷仅在重复热浪组出现显著差异;(3)重复热浪间隔时间变长,木荷茎栓塞减轻,而闽楠茎 栓塞增加,且植株栓塞越严重,茎 NSC 含量越少。总体上,闽楠的水力传输系统对热浪抗性较弱,在热浪后栓 塞严重,导水率下降且无法完全恢复,且 NSC 含量与栓塞程度相关性较弱;而木荷水力传输系统抗性较强,在 热浪后导水能力可能恢复至未受干扰水平,且其恢复程度与 NSC 含量紧密相关。本研究揭示了亚热带阔叶 树种闽楠和木荷苗木对不同热浪频率和间隔时间的差异性响应,说明植物存在不同的 NSC 调控及水力调节 策略以应对全球气候变化伴随的环境胁迫,有利于阐明复杂环境胁迫下植物水力系统调控方式及平衡机制, 对进一步研究极端气候频发背景下森林生态系统的碳水耦合平衡过程提供依据。

参考文献(References):

- [1] McDowell N, Pockman W T, Allen C D, Breshears D D, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams D G, Yepez E A.Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought?. New Phytologist, 2008, 178(4): 719-739.
- [2] Piao S L, Zhang X P, Chen A P, Liu Q, Lian X, Wang X H, Peng S S, Wu X C. The impacts of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: a review. Science China Earth Sciences, 2019, 62(10): 1551-1563.
- [3] 赵东升,高璇,吴绍洪,郑度.基于自然分区的1960—2018年中国气候变化特征.地球科学进展,2020,35(7):750-760.
- [4] Qu L P, Dong G, De Boeck H J, Tian L, Chen J Q, Tang H J, Xin X P, Chen J Q, Hu Y L, Shao C L.Joint forcing by heat waves and mowing poses a threat to grassland ecosystems: Evidence from a manipulative experiment. Land Degradation & Development, 2020, 31(7): 785-800.
- [5] Qu L, De Boeck H D, Fan H H, Dong G, Chen J Q, Xu W B, Ge Z Q, Huang Z J, Shao C, Hu Y L.Diverging responses of two subtropical tree species (Schima superba and Cunninghamia lanceolata) to heat waves. Forests, 2020, 11(5): 513.
- [6] McDowell N G, Grossiord C, Adams H D, Pinzón-Navarro S, MacKay D S, Breshears D D, Allen C D, Borrego I, Dickman L T, Collins A, Gaylord M, McBranch N, Pockman W T, Vilagrosa A, Aukema B, Goodsman D, Xu C G.Mechanisms of a coniferous woodland persistence under drought and heat. Environmental Research Letters, 2019, 14(4): 045014.
- [7] Science; Reports Summarize Geoscience Findings from University of Utah (Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage).
 Science Letter, 2015.
- [8] 吴永波, 叶波.高温干旱复合胁迫对构树幼苗抗氧化酶活性和活性氧代谢的影响. 生态学报, 2016, 36(2): 403-410.
- [9] 张小燕, Alison Kim Shan Wee, Tadashi Kajita, 朱俊杰, 曹坤芳.两种红树植物不同种源幼苗对模拟高温热浪的光合生理响应差异. 植物 科学学报, 2021, 39(4): 424-432.
- [10] 吴锦成,朱烨,刘懿, 尹航, 袁飞, 王洁.中国热浪时空变化特征分析.水文, 2022, 42(3): 72-77.
- [11] Rehschuh R, Ruehr N K.Diverging responses of water and carbon relations during and after heat and hot drought stress in *Pinus sylvestris*. Tree Physiology, 2022, 42(8): 1532-1548.
- [12] Ruehr N K, Grote R, Mayr S, Arneth A.Beyond the extreme: recovery of carbon and water relations in woody plants following heat and drought stress. Tree Physiology, 2019, 39(8): 1285-1299.
- [13] Qu L P, Chen J Q, Dong G, Shao C L. Heavy mowing enhances the effects of heat waves on grassland carbon and water fluxes. Science of the Total Environment, 2018, 627: 561-570.
- [14] Cook Alicia M, Neil B, Milner Kirsty V, Andrea L. Water availability influences thermal safety margins for leaves. Functional Ecology, 2021, 35 (10): 2179-2189.
- [15] 刘娟娟,李吉跃,张建国.干旱胁迫对油松和侧柏水分运输安全性和有效性的影响. 生态学报, 2010, 30(9): 2507-2514.
- [16] Haworth M, Marino G, Brunetti C, Killi D, De Carlo A, Centritto M.The impact of heat stress and water deficit on the photosynthetic and stomatal physiology of olive (*Olea europaea* L.)-A case study of the 2017 heat wave. Plants, 2018, 7(4): 76.
- [17] Zandalinas S I, Mittler R.Plant responses to multifactorial stress combination. New Phytologist, 2022, 234(4): 1161-1167.
- [18] Drake J E, Tjoelker M G, Vårhammar A, Medlyn B E, Reich P B, Leigh A, Pfautsch S, Blackman C J, López R, Aspinwall M J, Crous K Y, Duursma R A, Kumarathunge D, De Kauwe M G, Jiang M K, Nicotra A B, Tissue D T, Choat B, Atkin O K, Barton C V M.Trees tolerate an extreme heatwave via sustained transpirational cooling and increased leaf thermal tolerance. Global Change Biology, 2018, 24(6): 2390-2402.
- [19] 张婷,曹扬,陈云明,刘国彬.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.水土保持学报,2016,30(5):297-304.
- [20] 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.
- [21] 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.
- [22] 王凯,赵成姣,张日升,那恩航,刘建华,王东丽.不同密度樟子松人工林土壤碳氮磷化学计量特征. 生态学杂志, 2020, 39(3): 741-748.
- [23] 郑悦,王爱英,苏立新,郭晶晶,段春旸,殷笑寒,龚雪伟,郝广友.沈阳市区不同环境下银杏水力特征和非结构性碳水化合物含量.应 用生态学报,2022,33(3):711-719.
- [24] Hartmann H, Trumbore S.Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees-from what we can measure to what we want to know. New Phytologist, 2016, 211(2): 386-403.
- [25] 汤行吴, 张亚玲, 柯彦杰, 范辉华, 张娟, 黄宇, 吴俊杰.不同施基肥措施下闽楠造林成效研究. 防护林科技, 2021(6): 1-4.

- [26] 李旭, 吴婷, 程严, 谭钠丹, 蒋芬, 刘世忠, 褚国伟, 孟泽, 刘菊秀.南亚热带常绿阔叶林4个树种对增温的生理生态适应能力比较. 植物 生态学报, 2020, 44(12): 1203-1214.
- [27] Ingrisch J, Bahn M.Towards a comparable quantification of resilience. Trends in Ecology & Evolution, 2018, 33(4): 251-259.
- [28] 王明浩,张晓玮,王婧如,赵长明.一种简易准确测定木质部导水率的新方法.植物生理学报,2013,49(3):297-300.
- [29] Kaldenhoff R, Fischer M.Aquaporins in plants. Acta Physiologica, 2006, 187(1/2): 169-176.
- [30] O'Brien M J, Leuzinger S, Philipson C D, Tay J, Hector A.Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. Nature Climate Change, 2014, 4(8): 710-714.
- [31] Sperry J S, Tyree M T.Mechanism of water stress-induced xylem embolism. Plant Physiology, 1988, 88(3): 581-587.
- [32] Awad H, Barigah T, Badel E, Cochard H, Herbette S. Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. Physiologia Plantarum, 2010, 139(3): 280-288.
- [33] Johnson D M, McCulloh K A, Woodruff D R, Meinzer F C.Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: Why are conifers and angiosperms so different?. Plant Science, 2012, 195: 48-53.
- [34] Nardini A, Lo Gullo M A, Salleo S.Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? Plant Science, 2011, 180(4): 604-611.
- [35] Choat B, Nolf M, Lopez R, Peters J M R, Carins-Murphy M R, Creek D, Brodribb T J.Non-invasive imaging shows no evidence of embolism repair after drought in tree species of two Genera. Tree Physiology, 2019, 39(1): 113-121.
- [36] Li X M, Blackman C J, Rymer P D, Quintans D, Duursma R A, Choat B, Medlyn B E, Tissue D T.Xylem embolism measured retrospectively is linked to canopy dieback in natural populations of *Eucalyptus piperita* following drought. Tree Physiology, 2018, 38(8): 1193-1199.
- [37] Gong X W, Hao G Y.The synergistic effect of hydraulic and thermal impairments accounts for the severe crown damage in *Fraxinus mandshurica* seedlings following the combined drought-heatwave stress. Science of the Total Environment, 2023, 856: 159017.
- [38] 安锋, 兰国玉, 赵平娟. 木质部空穴和栓塞化对植物的影响. 热带农业科学, 2004, 24(6): 53-58, 67.
- [39] 刘丽,张立,蔡靖,赵涵,程永琴,姜在民.干旱胁迫及复水后 84K 杨栓塞修复及其他水力学特性的研究.北京林业大学学报,2021,43 (7):22-30.
- [40] Gagne M A, Smith D D, McCulloh K A.Limited physiological acclimation to recurrent heatwaves in two boreal tree species. Tree Physiology, 2020, 40(12): 1680-1696.
- [41] 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.
- [42] 赵楠, 廖迎春, 黄国敏, 刘文飞, 沈芳芳, 段洪浪.致死性干旱对 8 种树种幼苗非结构性碳水化合物的影响. 热带生物学报, 2021, 12 (3): 289-295.
- [43] 汪俊宇, 王小东, 马元丹, 傅卢成, 周欢欢, 王彬, 张汝民, 高岩. '波叶金桂'对干旱和高温胁迫的生理生态响应. 植物生态学报, 2018, 42(6): 681-691.
- [44] Marias D E, Meinzer F C, Woodruff D R, McCulloh K A.Thermotolerance and heat stress responses of Douglas-fir and ponderosa pine seedling populations from contrasting climates. Tree Physiology, 2017, 37(3): 301-315.
- [45] 王小东,汪俊宇,周欢欢,傅卢成,王彬,张汝民,高岩.模拟酸雨高温胁迫对桂花品种'杭州黄'抗氧化酶活性和非结构性碳代谢的影响.浙江农林大学学报,2019,36(1):54-61.
- [46] Ayub G, Smith R A, Tissue D T, Atkin O K.Impacts of drought on leaf respiration in darkness and light in *Eucalyptus saligna* exposed to industrialage atmospheric CO₂ and growth temperature. New Phytologist, 2011, 190(4): 1003-1018.
- [47] 余海霞,曲鲁平,汤行昊,刘南,张子雷,王浩,王艺璇,邵长亮,董刚,胡亚林. 闽楠和木荷非结构性碳水化合物对不同模式热浪的差异性响 应. 植物生态学报, 2023, 47(2): 249-261.
- [48] 余海霞,汤行昊,刘南,王浩,张子雷,邵长亮,董刚,曲鲁平. 控水与补水条件下连续热浪对闽楠光合特性和生长速率的影响. 生态学报, 2023, 43(8): 3224-3235.
- [49] Nardini A, Casolo V, Dal Borgo A, Savi T, Stenni B, Bertoncin P, Zini L C, McDowell N G.Rooting depth, water relations and non-structural carbohydrate dynamics in three woody angiosperms differentially affected by an extreme summer drought. Plant, Cell & Environment, 2016, 39 (3): 618-627.
- [50] Du Y, Lu R L, Xia J Y.Impacts of global environmental change drivers on non-structural carbohydrates in terrestrial plants. Functional Ecology, 2020, 34(8): 1525-1536.
- [51] McDowell N G, Sevanto S. The mechanisms of carbon starvation: how, when, or does it even occur at all?. New Phytologist, 2010, 186(2): 264-266.