

DOI: 10.20103/j.stxb.202307081476

王云霞, 刘莹, 付雨辰, 李欣诺, 刘青, 马辉珍, 何俐蓉, 王国梁. 干旱胁迫对连翘幼苗非结构性碳分配和水力特性的影响. 生态学报, 2024, 44(11): 4698-4707.

Wang Y X, Liu Y, Fu Y C, Li X N, Liu Q, Ma H Z, He L R, Wang G L. Effects of drought on non-structural carbon allocation and hydraulic characteristics of *Forsythia suspense* seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(11): 4698-4707.

干旱胁迫对连翘幼苗非结构性碳分配和水力特性的影响

王云霞¹, 刘莹^{1,2}, 付雨辰³, 李欣诺⁴, 刘青¹, 马辉珍¹, 何俐蓉², 王国梁^{1,2,*}

1 西北农林科技大学水土保持科学与工程学院, 杨陵 712100

2 中国科学院水利部水土保持研究所, 杨陵 712100

3 西北农林科技大学资源环境学院, 杨陵 712100

4 西北农林科技大学生命科学院, 杨陵 712100

摘要:为了探究长期干旱胁迫下连翘不同器官的非结构性碳水化合物(NSC)含量与水力特性的协调及响应机制。以连续3年不同水分条件处理后的连翘幼苗为研究对象,设置3个水分处理(适宜供水、中度干旱胁迫和重度干旱胁迫),研究长期干旱胁迫后连翘幼苗的光合特性、生物量的分配、NSC各组分含量、水力特性的变化及其碳水两者之间的相关关系。结果表明:(1)适宜供水、中度干旱、重度干旱胁迫下,枝条的栓塞程度分别为30.7%、41.8%和42.3%,枝条导水率分别为0.95、0.71、0.65 kg m⁻¹ s⁻¹ MPa⁻¹。(2)重度干旱胁迫显著降低了净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、水分利用效率。(3)重度干旱胁迫导致地上和粗根生物量显著降低,细根生物量和根冠比显著增加。此外,各器官的NSC含量显著降低,其根系NSC消耗量最高,根系的可溶性总糖和淀粉含量显著降低,枝条的可溶性总糖、葡萄糖和蔗糖含量增加了12.9%、31.1%和45.7%,而淀粉含量降低了40.7%。(4)枝条栓塞程度和导水率与可溶性总糖、淀粉、蔗糖和葡萄糖含量显著相关,其栓塞程度与可溶性总糖、葡萄糖和蔗糖呈正相关,而与淀粉呈负相关($P < 0.01$)。综上所述,干旱导致连翘枝条木质部的栓塞程度增加,导水率、光合作用和水分运输效率均显著降低,但连翘通过提高枝条内可溶性总糖、葡萄糖、蔗糖含量和降低淀粉、NSC含量以提高植物在干旱条件下的存活机率及旱后水分恢复能力,研究为半干旱区连翘培育和经营提供理论依据。

关键词:干旱; 渗透调节; 非结构碳水化合物; 水力特性

Effects of drought on non-structural carbon allocation and hydraulic characteristics of *Forsythia suspense* seedlings

WANG Yunxia¹, LIU Ying^{1,2}, FU Yuchen³, LI Xinnuo⁴, LIU Qing¹, MA Huizhen¹, HE Lirong², WANG Guoliang^{1,2,*}

1 College of Soil and Water Conservation Science and Engineering, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

2 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

3 College of Resources and Environment, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

4 College of Life Sciences, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

Abstract: This paper aims to investigate the coordination and response mechanism of non-structural carbohydrate (NSC) content and its hydraulic characteristics in various organs of *F. suspensa* seedlings during a prolonged period of drought stress. We exposed *F. suspensa* seedlings to various degrees of drought treatments (CK, appropriate water supply; MS,

基金项目:国家重点研发计划项目(2022YFF1300400);国家自然科学基金项目(42130717);国家自然科学基金项目(42007062)

收稿日期:2023-07-08; **网络出版日期:**2024-03-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: glwang@nwsuaf.edu.cn

moderate drought stress; and SS, severe drought stress) for three consecutive years. The changes in photosynthetic characteristics, the accumulation of biomass, the distribution of NSC, and the function of hydraulics in the various organs were measured under a prolonged period of drought stress. The carbon-water coordination of those indicators was also discussed in this paper. The results found that: (1) the ‘native’ embolism of branches was 30.7%, 41.8% and 42.3%, respectively, under appropriate water supply, moderate drought stress, and severe drought stress. While the hydraulic conductivity of branches was 0.95, 0.71 and 0.65 kg m⁻¹ s⁻¹ MPa⁻¹, respectively. (2) The net photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductance, and water usage efficiency were all dramatically decreased after a prolonged period of severe drought stress. (3) Under severe drought stress, the fine root biomass and the root-to-shoot ratio significantly increased, while aboveground and coarse root biomass decreased significantly. In addition, the content of NSC each organ decreased significantly, with the highest NSC consumption in root system. The total soluble sugar and starch content of the root system significantly dropped, while the total soluble sugar glucose and sucrose content of the branches significantly increased by 12.9%, 31.1% and 45.7%, while the starch content significantly decreased by 40.7%. (4) The ‘native’ embolism and hydraulic conductivity of branches was significantly correlated with the content of total soluble sugar, starch, sucrose, and glucose content ($P < 0.01$), and the ‘native’ of embolism of branches was a significant positive correlation with total soluble sugar, glucose, and sucrose content. In addition, there was a significant negative correlation with starch content ($P < 0.01$). In conclusion, *F. suspensa* branches maintained lower hydraulic conductivity photosynthetic characteristics and hydraulic transport efficiency due to higher ‘native’ embolism in the xylem of *F. suspensa* branches under long-term severe drought stress. Meanwhile, *F. suspensa* significantly increased the content of total soluble sugar, glucose, and sucrose content in the branches, while the starch and NSC content significantly decreased in response to improve the survival probability of plants under severe drought conditions and post-drought water recovery ability. This research provided a theoretical foundation for the cultivation and management of *F. suspensa* in semi-arid areas.

Key Words: drought; osmotic regulation; non-structural carbohydrate; hydraulic characteristics

干旱频率和持续时间的增加导致干旱和半干旱地区植物生产力下降,甚至死亡^[1]。干旱胁迫时,植物木质部导管内聚力增大,气体通过纹孔膜进入功能导管产生栓塞,破坏导管输水的连续性^[2]。植物通过调控气孔关闭以降低水分损失,但同时减弱了光合作用,限制了非结构性碳水化合物产生和运输^[3]。因此,在干旱胁迫下维持碳平衡和水力运输是植物生长、存活以及适应环境的基础,但目前关于植物如何调控 NSC 和水力特性的关系以应对长期干旱胁迫的机制尚不清楚。

非结构性碳水化合物(NSC)是植物初级和次级代谢的主要底物,可溶性糖是碳水化合物运输和利用的主要形式,淀粉是主要的能量储存物质^[4]。干旱促进植物体淀粉转化为可溶性糖,维持细胞膨压、抵御并适应干旱环境。植物在遭受干旱胁迫时,调动储备的 NSC 资源可能成为生存的必要条件,包括增加光合产物向地下组织的分配^[5]、降低蒸腾速率^[6]、提高渗透调节物质浓度进行栓塞修复进而提高水分运输效率^[7]等。此外,NSC 在器官间的分配主要受碳源、碳汇关系和同化物利用“就近原则”^[8]的影响,导致其浓度、转化比例在不同器官间存在差异。已有研究认为干旱期间树木 NSC 浓度表现为增加^[9]、减少^[10]或保持不变^[11],造成这些结果差异的原因可能是 NSC 浓度的变化规律在树种和器官间显著不同。因此,迫切需要在长期干旱条件下探究不同器官 NSC 及组分的积累和分配。

树木的水力特性与 NSC 之间密切相关。一方面,栓塞会导致气孔关闭,同时限制光合作用,减少碳同化产物^[12];另一方面,植物在响应干旱胁迫时,栓塞的产生会改变淀粉和可溶性糖的代谢和分配^[13]。可溶性糖作为渗透调节物质被运输到栓塞导管用于改变其两侧的渗透势,影响着木质部在旱后的水力恢复^[14]。可见,栓塞程度与可溶性糖含量密切相关^[15]。已有研究认为,干旱胁迫后植物的栓塞程度与可溶性糖的关系为正相关^[16]、负相关^[17]或者不相关^[18]。造成这种差异的原因可能是淀粉降解为多种可溶性糖组分,如蔗糖、葡

葡萄糖、麦芽糖、果糖等。但这些糖分对水分运输的调节作用不同,如蔗糖可以作为栓塞信号在木质部导管的保护和再填充机制中起到关键作用^[19],葡萄糖和果糖是主要的渗透调节物质^[20]。由此可见,可溶性糖各组分含量可能受到木质部水分状态和植物体内多种生理过程的影响。因此,了解可溶性糖组分的变化对探究 NSC 与水力特性的关系至关重要。

连翘(*Forsythia suspensa*)是黄土高原水土保持和绿化的重要树种,根系发达、生长迅速^[21]。本文以 2 年生连翘幼苗为研究对象,经过连续 3 年不同水分条件处理(适宜供水 CK、中度干旱胁迫 MS、重度干旱胁迫 SS),探究植物不同器官的非结构碳水化合物组分含量,水力特性的变化及其两者之间的相关关系,为半干旱区连翘培育和经营提供理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于陕西杨陵西北农林科技大学水土保持研究所,地理位置为 34°16'N,108°04'E、该区海拔为 530 m,属于暖温带半干旱区,典型大陆性季风气候,昼夜温差较大,四季分明。最热为 7 月份,平均气温为 26.2℃,最冷为 1 月份,平均气温为-1.4℃。年总日照为 2163.8 h,年降雨量大约 650 mm,雨量分布不均匀。

1.2 实验设计

2018 年 2 月,在杨陵苗圃地选取两年生的连翘幼苗作为实验材料,将生长状况良好且根系完整的幼苗移植至花盆中,花盆上口口径、下口径和高分别为 35、32、27cm,每盆装有 15 kg 的黄绵土。经测定土壤全碳、全氮和全磷分别是 6.746、0.493、0.48g/kg,pH 为 8.79。移栽后进行正常灌溉,缓苗 3 个月,保证幼苗正常生长。

本实验设置三个土壤水分梯度:适宜供水 CK、中度干旱胁迫 MS、重度干旱胁迫 SS,土壤含水率分别为 13.8%、10.1%和 6.4%,即田间持水量的 75%±5%、55%±5%和 35%±5%。每个水分梯度选取 6 盆,共计 18 盆。于 2018 年 5 月份开始长期控水实验,使用旱棚遮雨的方式来防止雨水和其他水分干扰,每 3—4 d 补充水分,控水时间统一为下午 19:00,通过称重法进行干旱控水处理,控水周期 3 年为 2018 年 5 月—2021 年 5 月。在干旱控水期间对连翘幼苗进行健康监测,确保幼苗正常生长。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 连翘光合特性和瞬时水分利用效率的测定

于 2021 年 6 月 1 日进行取样,采用 Li-6800 光合仪在晴朗无云的 9:00—11:00 测定自然条件下光合特性。每个处理随机选取 3 盆,每个叶片重复测定 3 次,等待叶片稳定 2 分钟后测定净光合速率、蒸腾速率和气孔导度,并计算瞬时水分利用效率(WUE):

$$WUE = \frac{P_n}{T_r}$$

其中, P_n 为净光合速率($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); T_r 为蒸腾速率($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。

1.3.2 连翘枝条水力特性的测定

导水率、栓塞程度(PLC)的测定:于光合测定当日 6:00,选取 3 盆幼苗装在黑色的塑料袋中立即送回实验室,将融化的石蜡通过注射器注入连翘髓心内并确保髓心处于密封状态。随后将枝条浸没在蒸馏水中,在水下切割直径为 6 mm,长度为 5 cm 的 5 个连续的小段。将切好小段连接到低压液流计(LPFM)上,使用冲洗液为 10 mmol/L 的 KCL 溶液在 5 KPa 水压下获取枝条初始导水率 K_h ,100 KPa 水压冲洗后测量枝条的最大导水率 K_{\max} 。枝条的栓塞程度用导水率损失百分数来表示^[22]:

$$NPLC(\%) = \frac{K_{\max} - K_h}{K_{\max}}$$

1.3.3 连翘生物量的测定及各器官组织含水量和生物量比的计算

将剩余幼苗地上组织刈割为叶、枝、茎,根系按根序法分为 1 级根、2 级根、3 级根、4 级根、5 级根和 6 级

根,将前3级根作为细根,4、5、6级根作为粗根,逐根手动挑出,防止根系损失,称取鲜重。随后将所有样本在烘箱内杀青、烘干至恒重后取出,称量各器官的生物量以及计算组织含水量和生物量比:叶茎比、根叶比、根冠比(地下部分总和/地上部分总和)和细根粗根比。烘干样品后使用球磨仪粉碎,过0.25 mm筛后用于测定NSC组分含量。

1.3.4 非结构性碳水化合物及其组分的测定

可溶性总糖:将约0.1 g样品置于10 mL离心管中,加入5 mL的80%乙醇溶液。混合后,将离心管置于80 °C的水浴中30 min,冷却至室温,并以3500 r/min离心10 min,将上清液收集在25 mL容量瓶中。再重复上述步骤两次,将上清液收集在容量瓶后定容,即为可溶性糖提取液。取2 mL后,使用蒽酮-硫酸法在620 nm处测量吸光度,计算可溶性总糖的浓度。

淀粉:向沉淀物中加入2 mL蒸馏水,在沸水中糊化15 min。冷却后,加入2 mL 9.2 mol/L的HClO₄,震荡15 min,加入4 mL蒸馏水,将样品在3500 r/min离心10 min,提取上清液。再将2 mL 4.6 mol/L的HClO₄加入到沉淀物,震荡15 min,加入5 mL蒸馏水,离心提取上清液,将两次上清液收集于50 mL容量瓶后定容。取2 mL,使用蒽酮-硫酸法在620 nm处测量吸光度,计算可溶性糖和淀粉含量,加上计算如下公式^[23]:

$$\text{可溶性总糖} = \frac{C \times V_t \times n}{W \times V_s \times 1000}$$

$$\text{淀粉} = \frac{C \times V_t \times 0.9}{W \times V_s \times 1000}$$

$$\text{非结构性碳水化合物(NSC)} = \text{可溶性总糖} + \text{淀粉}$$

其中, C 为标准曲线对应的读取吸光度的葡萄糖含量(μg);1000为转化因子,1 mg=1000 μg ; n 为稀释比; V_t 为样品提取物的总体积(mL); V_s 为测定取样体积(mL); W 为样品的干重(g);0.9为葡萄糖转化为淀粉的转化系数。

可溶性糖组分:取1 mL可溶性糖提取液,使用高效液相色谱仪(HPLC)测定,其配有RID-10示差检测器,流速为0.4 mL/min,温度为70 °C,流动相为纯水,通过比较色谱图的峰高与标准溶液获得曲线来计算可溶性糖组分各浓度,主要有葡萄糖、蔗糖、麦芽糖^[24]。

1.4 数据处理

利用SPSS 26.0、Origin 2018进行统计分析数据。用单因素方差分析(One-way ANOVA)检验干旱程度对不同器官的光合作用、生物量、淀粉和可溶性总糖及组分的差异。用线性回归和Pearson相关分析确定堵塞程度与可溶性总糖、淀粉、蔗糖和葡萄糖含量的相关性。分析的置信度标准为95% ($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 连翘幼苗光合特性对干旱的响应

连翘叶片的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、水分利用效率均随着干旱程度的增加而显著降低。其中,在重度胁迫SS处理下,净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和水分利用效率值比CK处理降低了81.2%、54.7%、59.7%和18.3%(表1)。

表1 不同水分条件下对连翘叶片光合特性的影响(平均值±标准误)

Table 1 The effects of different water conditions on photosynthetic characteristics of *Forsythia suspensa* leaves (Mean±SE)

水分处理 Level of water stress	净光合速率 Net photosynthetic rate/ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 Transpiration rate/ ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	气孔导度 Stomatal conductance/ ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	水分利用效率 Water use efficiency/ (mmol/mol)
适应供水 Appropriate water supply	3.918±0.204 a	1.270±0.083 a	0.033±0.002 a	3.109±0.108 a
中度胁迫 Moderate stress	3.066±0.373 b	0.992±0.152 ab	0.026±0.004 ab	3.160±0.093 a
重度胁迫 Severe stress	2.161±0.100 c	0.821±0.009 b	0.021±0.000 b	2.628±0.094 b

不同小写字母表示不同水分处理间差异显著($P < 0.05$)

2.2 长期干旱胁迫对连翘幼苗不同器官生物量及其比值的影响

随着干旱程度的增加,连翘地上部分和粗根生物量显著降低,但细根生物量显著增加。SS 处理下连翘叶、枝和茎生物量分别比 CK 处理降低了 64.5%、50.9% 和 46.7%,而 SS 处理下细根生物量比 CK 处理增加了 32.3%。随着干旱程度的增加,连翘的根冠比、细根粗根比和根叶比显著增加。SS 处理下的根叶比、细根粗根比分别比 CK 处理增加了 70.4%、127.3%,而根冠比分别是 MS 和 CK 处理的 1.2 和 1.5 倍(图 1)。

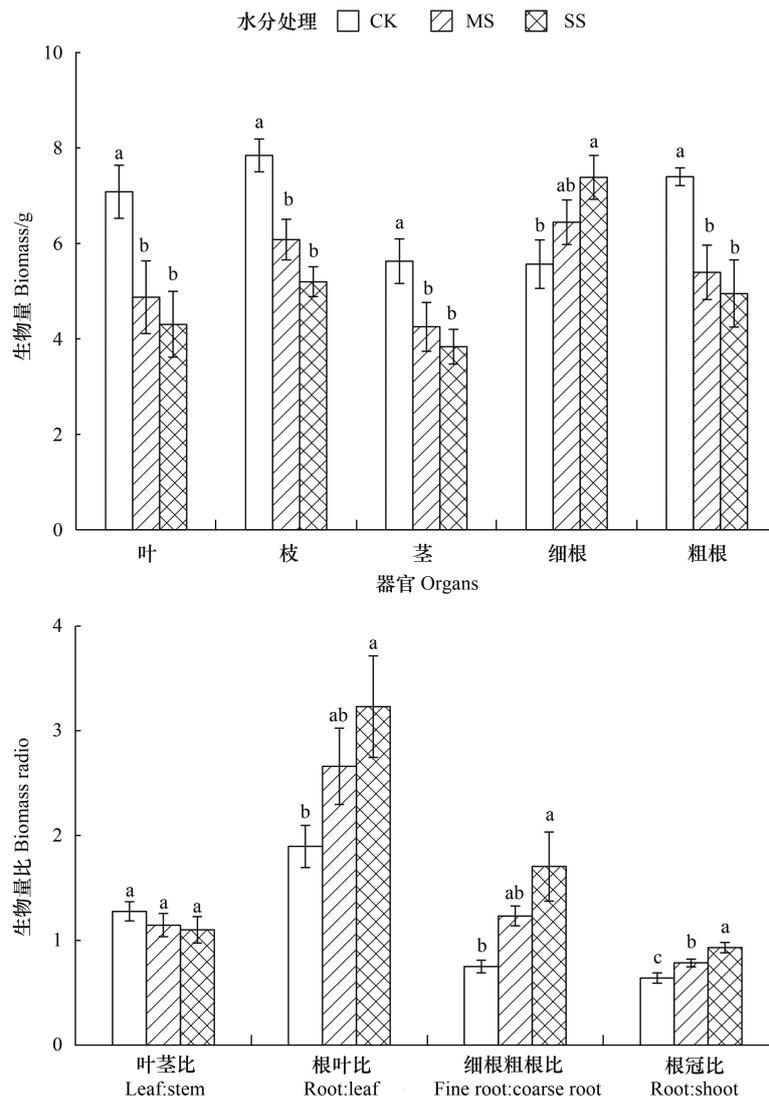


图 1 不同水分条件下连翘不同器官的生物量及其比值

Fig.1 The biomass and its ratio of different organs of *Forsythia suspensa* under different water stress

CK: 对照(适宜供水); MS: 中度干旱胁迫; SS: 重度干旱胁迫; 小写字母表示不同水分处理间差异显著 ($P < 0.05$)

2.3 长期干旱胁迫对连翘枝条水力特性的影响

随着干旱程度的增加,连翘枝条栓塞程度显著增加,而枝条导水率显著降低。CK、MS、SS 处理下枝条栓塞程度分别为 30.7%、41.8% 和 42.3%,枝条导水率分别为 0.95、0.71、0.65 $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ 。随着干旱程度的增加,连翘幼苗各器官的组织含水量显著降低。SS 处理下幼苗叶片、枝条和粗根的组织含水量分别比 CK 处理降低了 7.7%、24.2% 和 42.3%(图 2)。

2.4 长期干旱胁迫下连翘各器官非结构碳水化合物的影响

随着干旱程度的增加,连翘除叶片外,各器官的 NSC 含量显著降低。SS 处理下连翘枝条、茎、细根和粗根

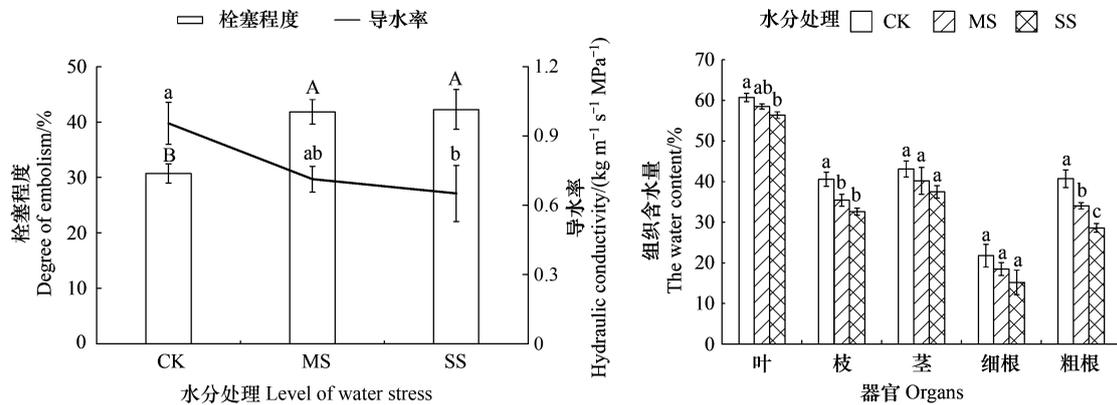


图 2 不同水分条件下连翘幼苗枝条的栓塞程度和导水率以及不同器官组织含水量的影响

Fig.2 The degree of embolism and hydraulic conductivity of *Forsythia suspensa* seeding branches, as well as the influence of water content in various organs under different water stress

不同小写字母表示导水率在不同水分处理间和组织含水量在器官间的显著差异,不同大写字母表示栓塞程度在不同水分处理间的显著差异 ($P < 0.05$)

的 NSC 含量分别比 CK 处理降低了 6.7%、10.7%、12.5% 和 16.1%。随着干旱程度的增加,连翘叶片和枝条的可溶性总糖显著增加,淀粉含量显著降低;而根系的可溶性总糖显著降低,淀粉含量先增加后降低。SS 处理下叶片、枝条的可溶性总糖比 CK 处理增加了 21.2%、12.9%,淀粉比 CK 处理降低了 24.5%、40.7%;细根和粗根的可溶性总糖比 CK 处理降低了 18.8% 和 15.7% (图 3)。此外,枝条栓塞程度与可溶性总糖显著正相关,而栓塞程度与淀粉含量为显著负相关 ($P < 0.01$, 图 4)。

随着干旱程度的增加,叶片和枝条的葡萄糖、蔗糖含量显著增加;粗根的葡萄糖、蔗糖含量整体上显著降低。SS 处理下,连翘枝条的葡萄糖、蔗糖含量分别比 CK 处理增加了 31.1%、45.7%,粗根的葡萄糖、蔗糖含量分别比 CK 处理降低了 28.8%、25.9% (图 3)。此外,枝条的水力特性与糖组分显著相关。其中,枝条栓塞程度与葡萄糖、蔗糖显著正相关,而导水率与葡萄糖、蔗糖显著负相关 ($P < 0.01$, 图 4)。

3 讨论

3.1 长期干旱胁迫对连翘水分状况和光合作用的影响

植物通过调整水力特性适应干旱环境^[25]。本研究中,长期干旱胁迫导致枝条组织含水量和导水率显著下降,而栓塞程度显著增加(图 2)。有大量研究已经发现,植物在干旱环境下水力功能受到抑制,木质部的导水能力降低^[26-27]。造成这种变化的原因可能是木质部解剖结构的变化,如导管直径^[28]、导管壁厚度^[29]等。以往研究已经证实,木质部导管数量和大小决定着植物的输水效率^[30],导管壁的厚度影响水力安全^[31]。因此,本研究推测,导管结构的变化可能是造成水分运输效率和抗栓塞能力变化的主要因素。然而,本研究只测定了枝条的水力特性,未涉及解剖结构的实验,不能为这一推测提供直接的证据,后续还需补充关于连翘枝条解剖结构的研究来证实本研究的推测。

长期干旱不仅影响植物的水力特性,还限制了光合作用。本研究中,重度干旱胁迫导致叶片的光合速率、蒸腾速率和水分利用效率显著降低(表 1)。与已有研究结果^[32-33]一致,造成光合作用下降原因可能是气孔调控^[34]。因此,长期干旱胁迫改变了连翘的水力特性,增加了枝条栓塞程度,降低了木质部水分运输效率(图 2),同时植物为了避免水分散失调控气孔关闭,也降低植物的光合速率和蒸腾速率(表 1),从而防止植物蒸腾失水,维持水分平衡。

3.2 长期干旱胁迫对连翘生长和 NSC 含量的影响

长期干旱胁迫导致连翘地上生物量和 NSC 含量显著下降。本研究中,长期重度干旱胁迫后,地上部分和

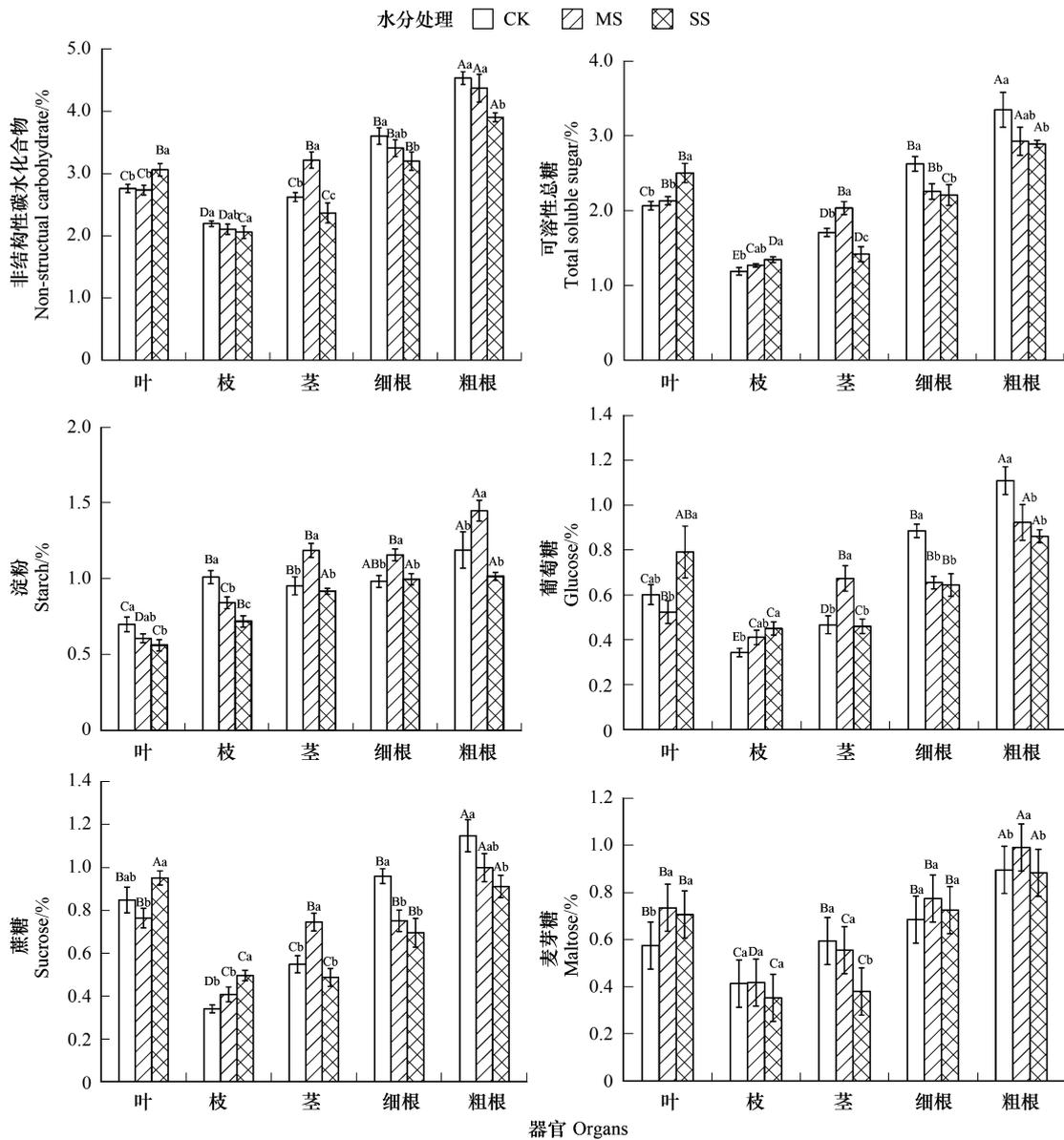


图3 不同水分条件下连翘不同器官非结构碳水化合物的影响

Fig.3 The contents of non-structural carbohydrate in various organs of *Forsythia suspensa* under different water stress

不同小写字母表示非结构性碳水化合物(NSC)、可溶性总糖、淀粉、葡萄糖、蔗糖和麦芽糖在器官间显著差异,不同大写字母表示 NSC、可溶性总糖、淀粉、葡萄糖、蔗糖和麦芽糖在不同水分处理间显著差异($P<0.05$)

粗根的生物量显著降低,但细根生物量和根冠比显著增加(图1)。造成这种变化的原因是植物通过增加地下生物量来提高根系的吸水能力,减少叶片、茎的生物量来降低蒸腾损耗^[35]。此外,本研究发现长期干旱胁迫后除叶片外,各器官 NSC 含量显著降低(图3)。与已有的研究结果^[36-37]一致,可能是由于长期干旱胁迫导致光合获取能力受到抑制,光合产物降低。其次,干旱环境中植物为了维持代谢活动会大量消耗各器官的碳水化合物,导致 NSC 储备显著降低。本文结果发现在 SS 处理下根系 NSC 消耗量最高,根系的可溶性总糖和淀粉含量显著降低,导致根系发生碳亏损的可能性更高(图3)。关于刺槐和山毛榉的研究也发现在干旱环境下根系 NSC 消耗量较高^[38-39],可能是由于重度干旱胁迫降低了有机物从叶片通过韧皮部向根系的转运,导致根系更依赖木质部储存的 NSC^[40]。因此,本研究认为,连翘通过调节不同器官的碳分配模式以应对长期干旱胁迫。

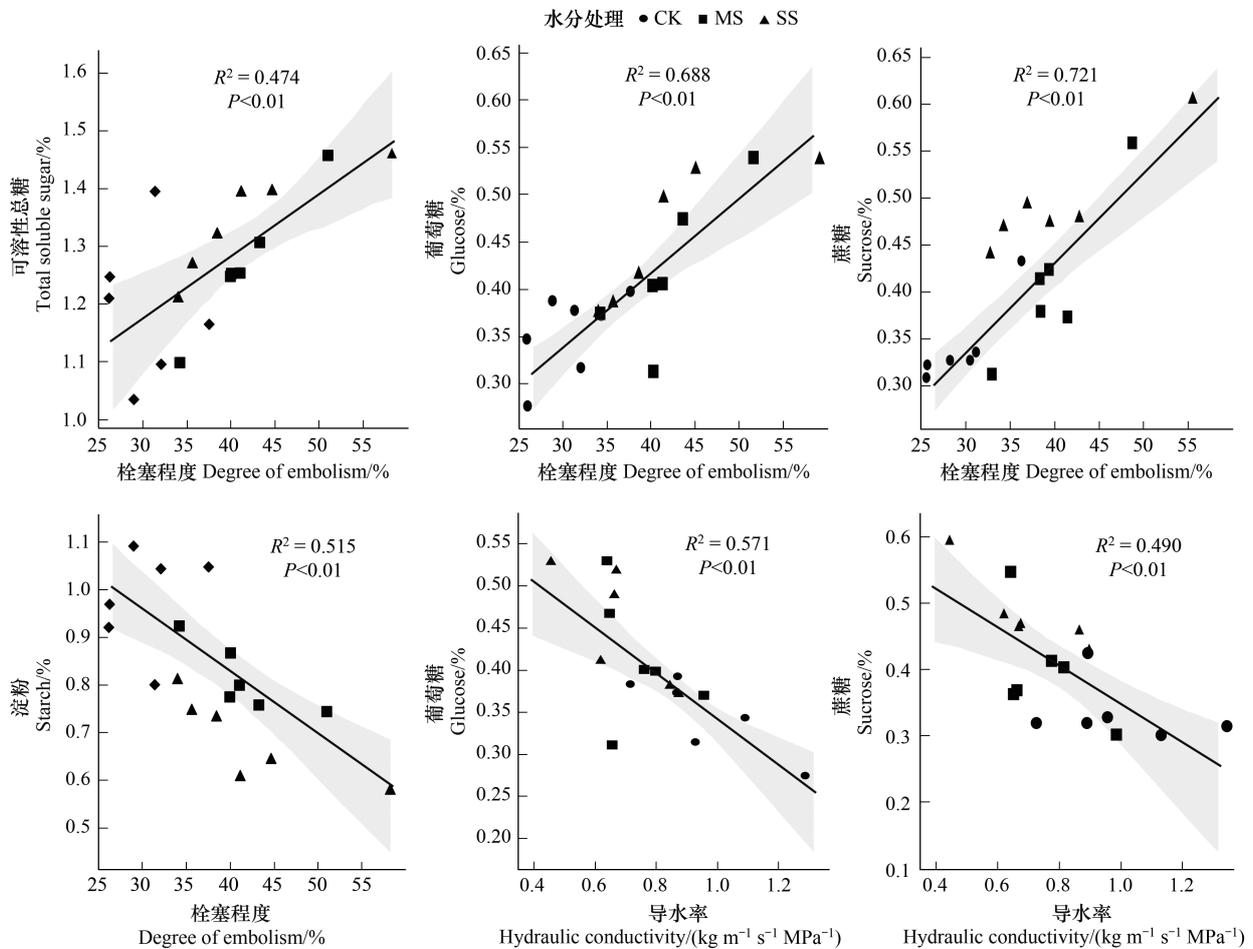


图 4 连翘幼苗枝条可溶性糖组分含量与栓塞程度和导水率线性相关分析

Fig.4 Linear correlation analysis of soluble sugar component content and hydraulic characteristics in branches of *Forsythia suspensa* seedlings

图中灰色阴影表示 95% 的置信区间

3.3 枝条栓塞程度与可溶性糖及组分含量的关系

枝条水力功能降低对可溶性总糖及组分含量具有显著影响。本研究中,枝条栓塞程度与可溶性总糖、淀粉、蔗糖和葡萄糖含量存在显著相关性(图 4)。可溶性糖和淀粉是 NSC 的主要组成部分,对水分输运具有重要的调节作用^[41]。当植物在干旱期间遭受的生理损伤较为严重时,复水后就需要消耗更多的可溶性糖储备用于生理功能和水力功能的恢复^[17]。其次,淀粉作为主要的储存物质,当栓塞发生后能够转化为可溶性糖以满足植物对碳的需求^[42]。此外,已有研究表明,可溶性糖、葡萄糖和蔗糖是重要的渗透调节物质^[43]。当木质部导管发生空穴化,淀粉水解速率增加和蔗糖转运基因的表达促进了二糖(麦芽糖和蔗糖)外排到质外体,导致木质部 pH 值下降^[44],pH 通过调控酸性转化酶活性诱导质外体蔗糖分解成葡萄糖和果糖,导致单糖的积累^[45]。结合本研究结果认为长期干旱胁迫下可溶性总糖、淀粉、葡萄糖和蔗糖含量的变化可能受到木质部水分状态和植物体内多种生理过程的调控。因此,本研究认为在长期干旱胁迫下连翘通过协调 NSC 在不同器官间的分配及其各组分的含量以提高植物在干旱条件下的存活机会及早后水分恢复能力。

4 结论

本研究表明,长期干旱胁迫增加了枝条栓塞程度,降低了木质部的导水能力,同时也降低了植物的光合作

用和水分运输效率。其次,长期干旱胁迫导致地上生物量和各器官的 NSC 含量均显著降低。此外,栓塞程度与可溶性总糖、淀粉、蔗糖和葡萄糖含量显著相关。因此,本研究认为连翘通过调节器官间碳分配模式及 NSC 各组分含量来应对长期重度干旱胁迫。本研究通过探究长期干旱胁迫下连翘幼苗不同器官的非结构性碳水化合物组分含量、水力特性的变化及其两者之间的相关关系,为半干旱区连翘培育和经营提供理论依据。

参考文献 (References):

- [1] Park Williams A, Allen C D, Macalady A K, Griffin D, Woodhouse C A, Meko D M, Swetnam T W, Rauscher S A, Seager R, Grissino-Mayer H D, Dean J S, Cook E R, Gangogadamage C, Cai M, McDowell N G. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change*, 2013, 3(3): 292-297.
- [2] 金鹰, 王传宽, 周正虎. 木本植物木质部栓塞修复机制: 研究进展与问题. *植物生态学报*, 2016, 40(8): 834-846.
- [3] Anderegg W R L, Anderegg L D L, Berry J A, Field C B. Loss of whole-tree hydraulic conductance during severe drought and multi-year forest die-off. *Oecologia*, 2014, 175(1): 11-23.
- [4] 王雲霞, 单立山, 解婷婷, 马静, 师亚婷. 干旱-复水对红砂幼苗各器官非结构性碳水化合物的影响. *生态学杂志*, 2023, 43(1): 1-14.
- [5] Liu Y, Li P, Xiao L, Wang W, Yu K X, Shi P. Heterogeneity in short-term allocation of carbon to roots of *Pinus tabulaeformis* seedlings and root respiration under drought stress. *Plant and Soil*, 2020, 452(1): 359-378.
- [6] 邵畅畅, 罗仙英, 丁贵杰, 段洪浪, 赵熙州, 姜清. 干旱对马尾松茎叶水力特征及解剖特性的影响. *植物生理学报*, 2022, 58(5): 937-945.
- [7] Yu Y C, Liu J X, Sun Z Y. Transcriptome profiling in *Salix matsudana* during refilling xylem vessels after embolism. *Biologia Plantarum*, 2019, 63: 425-431.
- [8] Dietze M C, Sala A, Carbone M S, Czimczik C I, Mantooth J A, Richardson A D, Vargas R. Nonstructural Carbon in Woody Plants. *Annual Review of Plant Biology*. 2014, 65(1): 667-687.
- [9] O'Brien M J, Burslem D F R P, Caduff A, Tay J, Hector A. Contrasting nonstructural carbohydrate dynamics of tropical tree seedlings under water deficit and variability. *The New Phytologist*, 2015, 205(3): 1083-1094.
- [10] Woodruff D R. The impacts of water stress on phloem transport in Douglas-fir trees. *Tree Physiology*, 2014, 34(1): 5-14.
- [11] Anderegg W R L, Berry J A, Smith D D, Sperry J S, Anderegg L D L, Field C B. 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.
- [12] Martorell S, Diaz-Espejo A, Medrano H, Ball M C, Choat B. Rapid hydraulic recovery in *Eucalyptus pauciflora* after drought: linkages between stem hydraulics and leaf gas exchange. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37(3): 617-626.
- [13] Fang L D, Ning Q R, Guo J J, Gong X W, Zhu J J, Hao G Y. Hydraulic limitation underlies the dieback of *Populus pseudo-simonii* trees in water-limited areas of Northern China. *Forest Ecology and Management*, 2021, 483: 118764.
- [14] Choat B, Brodribb T J, Brodersen C R, Duursma R A, López R, Medlyn B E. Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 2018, 558(7711): 531-539.
- [15] Salleo S, Trifilò P, Esposito S, Nardini A, Lo Gullo M A. Starch-to-sugar conversion in wood parenchyma of field-growing *Laurus nobilis* plants: a component of the signal pathway for embolism repair? *Functional Plant Biology: FPB*, 2009, 36(9): 815-825.
- [16] Wang A Y, Han S J, Zhang J H, Wang M, Yin X H, Fang L D, Yang D, Hao G Y. The interaction between nonstructural carbohydrate reserves and xylem hydraulics in *Korean pine* trees across an altitudinal gradient. *Tree Physiology*, 2018, 38(12): 1792-1804.
- [17] Tomasella M, Petruzza E, Petruzzellis F, Nardini A, Casolo V. The possible role of non-structural carbohydrates in the regulation of tree hydraulics. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 21(1): 144.
- [18] Tomasella M, Häberle K H, Nardini A, Hesse B, Machlet A, Matyssek R. Post-drought hydraulic recovery is accompanied by non-structural carbohydrate depletion in the stem wood of Norway spruce saplings. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 14308.
- [19] Ennajeh M, Ehwald R, Kühn C. Role of sucrose and phloem-xylem interaction in recovery of water status and hydraulic dehydration impacts in tobacco plants (*Nicotiana tabacum*). *Acta Physiologiae Plantarum*, 2022, 44(5): 56.
- [20] Zhong Y L, Xie J Y, Wen S Z, Wu W W, Tan L, Lei M G, Shi H Z, Zhu J K. TPST is involved in fructose regulation of primary root growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Molecular Biology*, 2020, 103(4): 511-525.
- [21] 王阿丽, 任子蓓, 金蒙蒙, 任士福. 不同连翘属植物抗旱性比较. *林业科技开发*, 2015, 29(3): 52-55.
- [22] 王林, 代永欣, 樊兴路, 张芸香, 黄平, 万贤崇. 风对黄花蒿水力学性状和生长的影响. *生态学报*, 2015, 35(13): 4454-4461.
- [23] Hoch G, Richter A, Körner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(7): 1067-1081.
- [24] 胡晓健, 喻方圆, 刘建兵, 万劲. 干旱胁迫对不同种源马尾松苗木针叶内可溶性糖含量的影响. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2009,

- 33(5): 55-59.
- [25] Šlupianek A, Dolzblasz A, Sokołowska K. Xylem parenchyma-role and relevance in wood functioning in trees. *Plants*, 2021, 10(6): 1247.
- [26] 龚容, 徐霞, 田晓宇, 江红蕾, 李霞, 关梦茜. 三种锦鸡儿属植物水力结构特征及其干旱适应策略. *生态学报*, 2018, 38(14): 4984-4993.
- [27] 陈志成, 陆海波, 刘世荣, 刘晓静, 刘畅, 万贤崇. 锐齿栎水力结构和生长对降雨减少的响应. *生态学报*, 2018, 38(7): 2405-2413.
- [28] Hacke U G, Spicer R, Schreiber S G, Plavcová L. An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. *Plant, Cell & Environment*, 2017, 40(6): 831-845.
- [29] Pittermann J, Sperry J S, Wheeler J K, Hacke U G, Sikkema E H. Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem. *Plant, Cell & Environment*, 2006, 29(8): 1618-1628.
- [30] Islam M, Rahman M, Bräuning A. Long-term hydraulic adjustment of three tropical moist forest tree species to changing climate. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1761.
- [31] Guérin M, von Arx G, Martin-Benito D, Andreu-Hayles L, Griffin K L, McDowell N G, Pockman W, Gentine P. Distinct xylem responses to acute vs prolonged drought in pine trees. *Tree Physiology*, 2020, 40(5): 605-620.
- [32] 魏清江, 冯芳芳, 马张正, 苏受婷, 宁少君, 辜青青. 干旱复水对柑橘幼苗叶片光合、叶绿素荧光和根系构型的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(8): 2485-2492.
- [33] 施梦娇, 李斌, 伊力塔, 刘美华. 美洲黑杨幼苗生长和生理生态指标对干旱-复水响应的性别差异. *植物生态学报*, 2023, 47(8): 1159-1170.
- [34] 高冠龙, 冯起, 张小由, 司建华, 鱼腾飞. 植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制研究综述. *干旱区研究*, 2018, 35(4): 929-937.
- [35] 王鑫, 余新晓, 贾国栋, 邱云霄, 史佳美, 孜尔蝶. 不同土壤水分条件下侧柏幼苗的生理活动及氮素分配策略. *水土保持学报*, 2020, 34(3): 311-317.
- [36] 翟培凤, 关家欣, 何鹏, 刘贺永, 满良, 姜勇, 马成仓. 沿干旱梯度樟子松人工林针叶和枝条非结构性碳水化合物及氮含量的变化. *应用生态学报*, 2022, 33(6): 1518-1524.
- [37] Yan W M, Zhong Y Q W, Shangguan Z P. Rapid response of the carbon balance strategy in *Robinia pseudoacacia* and *Amorpha fruticosa* to recurrent drought. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 138: 46-56.
- [38] Yan W M, Zhong Y Q W, Shangguan Z P. Elevated temperature exacerbates the effects of drought on the carbon and hydraulic characteristics of *Robinia pseudoacacia* seedlings. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, 280(C): 107794.
- [39] Ruehr N K, Offermann C A, Gessler A, Winkler J B, Ferrio J P, Buchmann N, Barnard R L. Drought effects on allocation of recent carbon; from beech leaves to soil CO₂ efflux. *The New Phytologist*, 2009, 184(4): 950-961.
- [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] 郑悦, 王爱英, 苏立新, 郭晶晶, 段春阳, 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.
- [42] Tomasella M, Nardini A, Hesse B D, Machlet A, Matyssek R, Häberle K H. Close to the edge: effects of repeated severe drought on stem hydraulics and non-structural carbohydrates in European beech saplings. *Tree Physiology*, 2019, 39(5): 717-728.
- [43] Huang X Y, Guo W J, Yang L, Zou Z G, Zhang X Y, Addo-Danso S D, Zhou L L, Li S B. Effects of drought stress on non-structural carbohydrates in different organs of *Cunninghamia lanceolata*. *Plants*, 2023, 12(13): 2477.
- [44] Pagliarani C, Casolo V, Ashofteh Beiragi M, Cavalletto S, Siciliano I, Schubert A, Gullino M L, Zwieniecki M A, Secchi F. Priming xylem for stress recovery depends on coordinated activity of sugar metabolic pathways and changes in xylem sap pH. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(6): 1775-1787.
- [45] Secchi F, Zwieniecki M A. Accumulation of sugars in the xylem apoplast observed under water stress conditions is controlled by xylem pH. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(11): 2350-2360.