

DOI: 10.20103/j.stxb.202404170855

徐肖阳, 刘青, 王云霞, 刘莹, 王国梁. 黄土高原典型树种根系抗旱生理响应机制. 生态学报, 2025, 45(7): 3293-3301.

Xu X Y, Liu Q, Wang Y X, Liu Y, Wang G L. Physiological response of root systems to drought resistance of typical tree species on the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(7): 3293-3301.

## 黄土高原典型树种根系抗旱生理响应机制

徐肖阳<sup>1</sup>, 刘青<sup>1</sup>, 王云霞<sup>1</sup>, 刘莹<sup>1,2</sup>, 王国梁<sup>1,2,\*</sup>

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

**摘要:** 全球气候变化引起极端干旱事件频发, 导致黄土高原人工林生产力下降, 死亡风险提高, 但该地区典型树种应对极端干旱环境的生理特征变化能否提高树种抗旱性能还未可知。选取了该区域广泛分布的四个典型树种: 刺槐 (*Robinia pseudoacacia*)、丁香 (*Syringa reticulata*)、辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 和油松 (*Pinus tabulaeformis*) 为对象, 研究各树种根系在极端干旱过程中的水力特征、非结构性碳水化合物 (NSC) 含量和纹孔膜孔隙变化及其之间的相关关系。结果显示: (1) 在干旱胁迫 20 d 后刺槐、丁香、辽东栎和油松根木质部导水率下降至  $0.08 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ Mpa}^{-1}$ 、 $0.22 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ Mpa}^{-1}$ 、 $0.09 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ Mpa}^{-1}$  和  $0.71 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ Mpa}^{-1}$ , 栓塞程度达到 97.2%、43.2%、63.1% 和 22.7%。(2) 随着水力功能降低, 刺槐、辽东栎和油松的根木质部 NSC 总量先增加后降低。刺槐和辽东栎根木质部内 NSC 总量在干旱胁迫 30 d 后分别比初始状态显著增加了 57.9% 和 85.5%, 但在干旱胁迫 50 d 后分别比初始状态增加了 23.5% 和 47.4%。油松在干旱胁迫 50 d 时根木质部内 NSC 总量比初始状态显著增加了 41.2%, 在干旱胁迫 70 d 后比初始状态显著降低了 8.2%。随着水力功能降低, 丁香根木质部内 NSC 总量在干旱胁迫 30 d 和 50 d 时分别显著降低了 20.2% 和 15.5%。(3) 在极端干旱过程中各植物的纹孔膜由于所处的水分环境及渗透势的变化导致其孔隙先降低后增加。在干旱胁迫 50 d 后 4 个树种的纹孔膜孔隙收缩为初始状态的 0.04—0.60 倍, 但在干旱胁迫 70 d 后纹孔膜孔隙增加为初始状态的 0.42—1.38 倍。这表明当极端干旱胁迫发生后, 刺槐根木质部将首先面临水力失败的风险, 丁香根木质部可能面临碳饥饿风险, 而油松根能够存活最长时间。研究阐明了各植物根系对极端干旱胁迫的响应机制, 为人工林的管理抚育提供科学依据。

**关键词:** 干旱; 导水率; 栓塞; 非结构性碳水化合物; 可溶性糖; 纹孔膜孔隙

## Physiological response of root systems to drought resistance of typical tree species on the Loess Plateau

XU Xiaoyang<sup>1</sup>, LIU Qing<sup>1</sup>, WANG Yunxia<sup>1</sup>, LIU Ying<sup>1,2</sup>, WANG Guoliang<sup>1,2,\*</sup>

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

**Abstract:** The increasing frequency of extreme drought events due to global climate change has resulted in reduced productivity and heightened mortality risks in plantation forests on the Loess Plateau. However, it remains unclear whether adjustments in the physiological traits of typical tree species in response to extreme drought conditions can enhance their drought tolerance. This study selected four typical tree species—*Robinia pseudoacacia*, *Syringa reticulata*, *Quercus liaotungensis*, and *Pinus tabulaeformis*—widely distributed across the Loess Plateau to investigate how their root systems change during extreme drought conditions. We investigated the hydraulic characteristics, non-structural carbohydrate (NSC) content, variations in the pit membrane pore structure, and their interrelations throughout the drought process. The

基金项目: 国家自然科学基金重点项目 (42130717)

收稿日期: 2024-04-17; 网络出版日期: 2025-01-02

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

results showed that: (1) After 20 days of drought stress, the root xylem hydraulic conductivity of *R. pseudoacacia*, *S. syringa*, *Q. liaotungensis*, and *P. tabulaeformis* dropped to  $0.08 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ,  $0.22 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ,  $0.09 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ , and  $0.71 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ , respectively, while the embolism of each species roots were 97.2%, 43.2%, 63.1%, and 22.7%. (2) With decreasing hydraulic conductivity, the NSC content in the root xylem of *R. pseudoacacia*, *Q. liaotungensis*, and *P. tabulaeformis* initially increases and subsequently decreases. The content of NSC in the xylem of *R. pseudoacacia* and *Q. liaotungensis* roots significantly increased by 57.9% and 85.5% compared to the initial state after 30 days of drought stress, but increased by 23.5% and 47.4% compared to the initial state after 50 days of drought stress, respectively. The content of NSC in the root xylem of *P. tabulaeformis* increased significantly by 41.2% compared to the initial state after 50 days of drought stress, and decreased significantly by 8.2% compared to the initial state after 70 days of drought stress. As the hydraulic conductivity declined, the content of NSC in *S. syringa* root's xylem decreased by 20.2% and 15.5% after 30 and 50 days of drought stress, respectively. (3) Throughout the extreme drought process, the pore membrane porosity in various plants initially contracted and then expanded in response to alterations in their water microenvironment and osmotic potential. The pit membrane porosity of the four tree species contracted to 0.04—0.60 times the initial state after 50 days of drought stress, but increased to 0.42—1.38 times the initial state after 70 days. This study suggests that when extreme drought stress occurs, the xylem of *R. pseudoacacia* roots is first at risk of hydraulic failure, while the xylem of *S. syringa* roots may face the risk of carbon starvation, and *P. tabulaeformis* roots can survive the longest. The study clarifies the response mechanisms of plant roots to severe drought stress, providing a scientific foundation for the management and nurturing of artificial forests.

**Key Words:** drought; hydraulic conductivity; embolism; non-structural carbohydrate; soluble sugar; pit membrane porosity

干旱是黄土高原地区森林生态系统面临的主要问题之一。长期的水分匮乏对植物的生长和生存具有重大影响。不同树种对干旱有不同的适应策略,已有研究表明植物对干旱的响应不仅体现在形态方面,其水力功能和生理代谢活动也会发生相应的变化<sup>[1-3]</sup>。根系是植物感知干旱信号的首要器官,其抗旱机制与碳平衡能力密切相关<sup>[4-6]</sup>。以往的研究表明,在任何特定的干旱事件中,植物都会经历“生理干旱”。这不仅反映了植物对水分的调节能力,也说明了干旱胁迫下水力功能与碳水化合物的协同作用机制<sup>[7]</sup>。例如,暴露在长时间、低强度干旱中的植物将其水分状态维持在临界水势阈值以上,但储存的碳水化合物可能被消耗到致命极限(即碳饥饿)<sup>[8-9]</sup>。相反,在高强度干旱胁迫下,植物无法将植物水分状态调节到临界阈值以上会导致木质部栓塞引起死亡(即水力失败)<sup>[10]</sup>。大量研究已经提出了水力失败和碳饥饿之间的联系,表明木质部水分运输效率降低可能也会导致韧皮部糖运输失效,通过水力失败和碳饥饿共同限制了碳水化合物的利用最终引起死亡<sup>[4,11-13]</sup>。尽管大量研究已经表明水力和碳水化合物之间密切相关,但是研究主要集中在植物枝条或叶片,而对根系的抗旱生理机制的研究十分匮乏。因此综合探究极端干旱过程根木质部中水力功能、碳水化合物变化有助于全面了解植物的死亡机制及不同物种根系的抗旱差异。

干旱胁迫引起的木质部栓塞是影响植物水分运输效率的主要因素。大量研究认为,相邻导管壁上的纹孔结构对导管间水分的横向运输和气体扩散起着至关重要的作用<sup>[14-15]</sup>。纹孔膜能够阻碍气体从相邻栓塞导管进入功能导管<sup>[16-18]</sup>。有研究表明在经历过干旱周期和栓塞修复后,一些物种的木质部对栓塞的抵抗能力会显著降低<sup>[19]</sup>。干旱引起的纹孔膜最大孔隙直径增加或纹孔膜孔隙度增加都可能是造成这种情况的原因<sup>[20]</sup>。有研究提出干旱胁迫造成的纹孔膜损伤可能是不可逆转的,并且会显著影响植物的抗栓塞能力和生产力<sup>[20]</sup>。然而,目前尚不清楚根木质部内的纹孔膜是否会在干旱胁迫下受到损伤。因此,探究根的纹孔膜超微结构在极端干旱过程中的变化将有利于深入了解植物的抗旱机制。

为了探究不同干旱适应策略树种根系的抗旱生理机制,本研究选取了黄土高原地区广泛分布且具有不同

木质部解剖特征的四个树种:刺槐 (*Robinia pseudoacacia*)、丁香 (*Syringa reticulata*)、辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 和油松 (*Pinus tabulaeformis*)。通过探究各植物根系在极端干旱过程中水力功能、非结构性碳水化合物含量及纹孔膜孔隙变化,阐明各植物根系的抗旱生理机制,为黄土高原人工林改造提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 供试材料与试验设计

供试植物材料取自陕西省咸阳市杨陵区曹新庄苗圃(34°16'25" N,108°4'27"E)内自然生长的扦插苗。该苗圃距离西北农林科技大学约 3 km,海拔 457 m。属于半湿润森林区,年均气温 12.9℃,最热月(7月)平均气温 25.8℃,最冷月(1月)平均气温 -1.1℃。年均降水量 650 mm,生长季(4—9月)降水量占全年降水量的 79%。于 2022 年 6 月选择大小均匀、状态良好的刺槐、丁香、辽东栎和油松三年生幼苗移栽在花盆中,每盆栽植一棵幼苗。花盆直径 32 cm,高 35 cm,装土 15 kg。土壤取自该试验样地,土壤有机碳 8.59 g/kg,土壤全氮含量为 0.71 g/kg,土壤全磷含量为 0.58 g/kg,土壤容重为 0.291 cm<sup>3</sup>/cm<sup>3</sup>。维持土壤含水量为 75%田间持水量,经一个月适应期,于 2022 年 7 月开始对幼苗进行极端干旱处理,把幼苗盆栽转移至透光遮雨的大棚,避免雨水干扰并且停止水分供应,直至土壤含水量下降至 5%以下,苗木根栓塞程度稳定达到 88%以上,发生水力失败,极端干旱处理结束。在极端干旱期间,于采集当日凌晨进行样品收集,每种植物选取 3 株,即 3 个重复。采样时间分别为干旱开始后第 0、10、20、25、30、35、50、70 天。

### 1.2 试验方法

#### 1.2.1 水力功能测定

于开展试验当日凌晨从树体上切割完整根系后,用绿色伤口愈合剂涂抹伤口,以最快速度转移至临时实验室。样品转移至实验室后立即浸没在水中,待平衡 30 min 后,在水下用单面刀片切去木质化根样本,长度(10±0.1)cm,直径(6±0.1)mm,使用低压液流计(Low Pressure Flow Meter with multi-channels, LPFM)测定每个样品导水率( $K_s$ )<sup>[21]</sup>。按照靳欣等人<sup>[22]</sup>的方法测定根木质化样品的最大导水率( $K_{max}$ ),用导水率损失率(percentage loss of hydraulic conductance, PLC)表示其栓塞程度。

$$PLC(\%) = (1 - K_s / K_{max}) \times 100$$

利用称重法测量根木质部绝对含水量<sup>[23]</sup>。样品运至试验室后测量根木质部鲜重,105℃下杀青 30 min,随后 65℃烘干至恒重,称取烘干根木质部质量。绝对含水量(Absolute water content, AWC)计算如下:

$$AWC(\%) = ((FW - DW) / DW) \times 100$$

其中,FW 为样品鲜重,DW 为样品烘干后质量。

#### 1.2.2 非结构性碳水化合物测定

可溶性糖和淀粉的含量通过蒽酮比色法测定<sup>[24]</sup>。NSC 含量为可溶性糖和淀粉含量之和<sup>[25-26]</sup>。

#### 1.2.3 纹孔膜孔隙度测定

木质部样品用刀片切割 7 mm×3 mm×3 mm 的小块,处理参考张海昕等人<sup>[27]</sup>的方法,用乙醇脱水处理后使用 CO<sub>2</sub>干燥仪进行脱气干燥,干燥后样品在载物台上进行喷金。用场发射扫描电子显微镜对纹孔结构进行拍照,图像利用 ImageJ v.1.8.0(National institutes of health, NIH)分析获得纹孔面积孔隙度(PMP)<sup>[28-29]</sup>。

$$PMP = AP / APM$$

式中,PMP 为纹孔膜孔隙度;AP 为纹孔膜孔隙面积;APM 为纹孔膜面积。

### 1.3 数据处理

利用 SPSS 23.0(IBM Corporation, Armonk, USA)软件对所有数据进行正态性检验(Shapiro-Wilk test,  $\alpha = 0.05$ )。利用单因素方差分析确定极端干旱期间 NSC 含量和纹孔膜孔隙度的变化差异。利用双因素方差分析(Two-way analysis of variance, ANOVA)判断不同极端干旱阶段不同树种对各组织 NSC 含量和纹孔孔隙度的影响。使用 Pearson 相关性分析来检验水力功能、生理代谢特征和纹孔膜孔隙度之间的关系,显著性水平

均设定为 0.05。使用 R 语言和 Graphpad prism 9.0 进行图表绘制。

## 2 结果与分析

### 2.1 极端干旱过程中各植物根木质部水力功能变化

在极端干旱过程中各植物根木质部水力功能变化存在显著差异。如图 1 所示,刺槐和辽东栎根木质部导水率在前 35 d 内显著降低,丁香和油松根木质部导水率始终维持在较低水平(0.61—0.18 kg m<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>)。至在干旱胁迫 20 d 后刺槐、丁香、辽东栎和油松根木质部导水率下降至 0.08 kg m<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>、0.22 kg m<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>、0.09 kg m<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>和 0.71 kg m<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>。在干旱胁迫 50 d 后刺槐、丁香、辽东栎和油松根木质部的导水率下降至 0.004 kg m<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>、0.029 kg m<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>、0.025 kg m<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>和 0.117 kg m<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>。各树种根木质部栓塞程度显著上升。刺槐、丁香、辽东栎根木质部栓塞程度在 35 d 后分别上升至 98.5%、97.4%、97.1%,油松根木质部栓塞程度在 50 d 后上升至 24.9%,70 d 后上升至 71.0%。

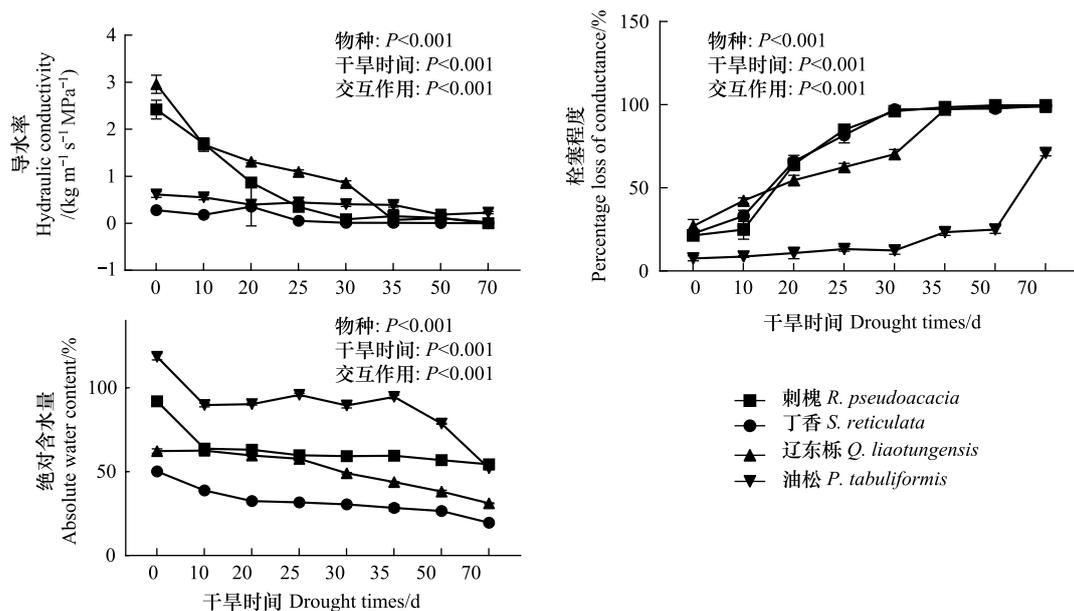


图 1 极端干旱过程中各植物水力功能变化

Fig.1 Variation of hydraulic function in each specie during extreme drought process

在极端干旱过程中各植物根木质部绝对含水量变化存在显著差异,如图 1 所示。各树根木质部绝对含水量总体呈现下降趋势,且油松>刺槐>辽东栎>丁香。在干旱胁迫 20 d 后,刺槐、丁香、辽东栎和油松根木质部的绝对含水量分别显著降低了 31.4%、35.1%、42.2%和 23.8%。在干旱胁迫 30 d 后,刺槐、丁香、辽东栎和油松根木质部的绝对含水量分别显著降低了 35.5%、39.0%、21.2%和 24.5%。在干旱胁迫 50 d 后,刺槐、丁香、辽东栎和油松根木质部的绝对含水量分别显著降低了 38.1%、47.2%、38.8%和 33.7%。

### 2.2 极端干旱过程中各植物根木质部非结构性碳水化合物变化

极端干旱过程中各植物可溶性糖含量发生了显著变化。如图 2 所示,在极端干旱过程中刺槐根木质部的可溶性糖呈先增加后降低的趋势,在干旱胁迫 25 d 后根木质部内可溶性糖含量显著增加为初始状态的 3.0 倍,而干旱胁迫 50 d 后根木质部内可溶性糖含量为初始状态的 1.1 倍。在极端干旱过程中丁香根木质部内可溶性糖含量显著增加,在干旱胁迫 50 d 和 70 d 后根木质部内可溶性糖含量分别显著增加了 21.8%和 47.5%。在极端干旱过程中辽东栎根木质部的可溶性糖含量呈先增加后降低的趋势。在干旱胁迫 25 d 后根木质部内可溶性糖含量为初始状态的 3.43 倍,而干旱胁迫 70 d 后为初始状态的 1.52 倍。在极端干旱过程中油松根木质部的可溶性糖含量呈先增加后降低的趋势,在干旱胁迫 25 d 后根木质部内可溶性糖含量显著增加了

46.9%, 而 70 d 后显著降低了 20.6%。

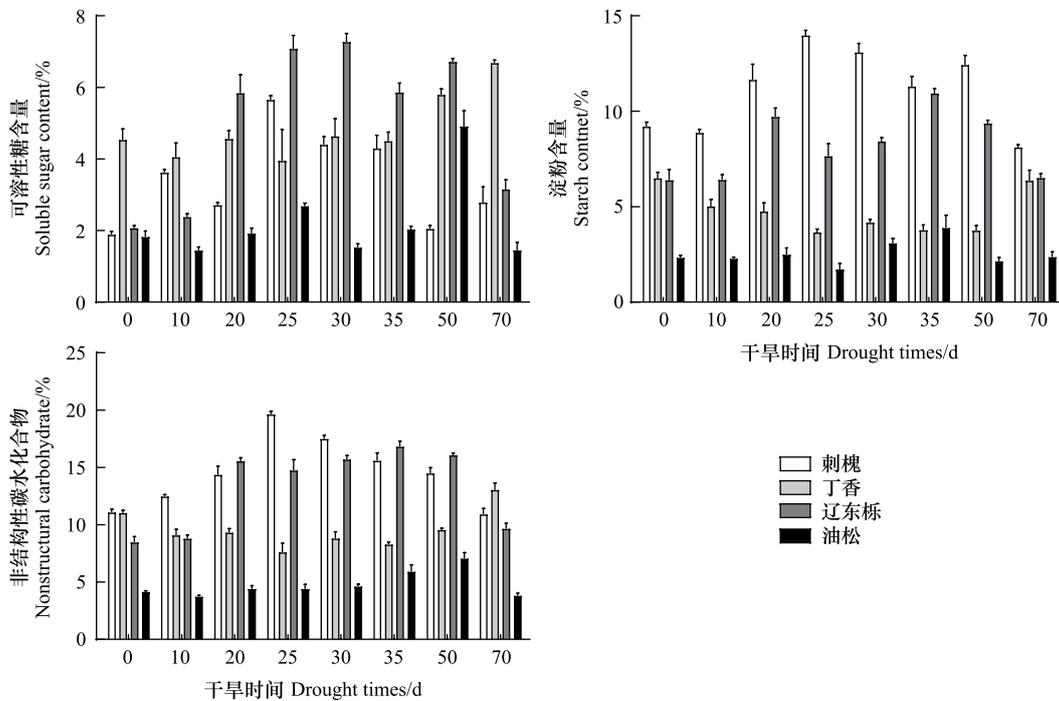


图 2 极端干旱过程中非结构性碳水化合物含量变化

Fig.2 Variation of nonstructural carbohydrates content during extreme drought process

极端干旱过程中各植物淀粉含量发生了显著变化。如图 2 所示,刺槐根木质部内淀粉含量呈先增加后降低的趋势,在干旱胁迫 20 d 后根木质部内淀粉含量显著增加了 26.7%,在 70 d 后显著降低了 11.8%。丁香根木质部内淀粉含量显著降低,在干旱胁迫 20 d、30 d、50 d 后根内淀粉含量分别显著降低了 26.9%、35.9% 和 73.2%。辽东栎根木质部内淀粉含量呈先增加后降低的趋势,在干旱胁迫 25 d 后根木质部内淀粉含量增加为初始状态的 1.52 倍,在 70 d 后降低为初始状态的 1.02 倍。油松根木质部在干旱胁迫 10 d、25 d 和 50 d 根木质部内淀粉含量分别显著降低了 2.4%、26.3% 和 8.7%。

极端干旱过程中各植物 NSC 总量发生了显著变化,如图 2 所示,刺槐根木质部内 NSC 总量在干旱胁迫 20 d、30 d 和 50 d 比初始状态分别显著增加了 29.6%、57.9% 和 23.5%。丁香根木质部内淀粉总量在干旱胁迫 70 后显著增加了 18.4%。辽东栎根木质部内 NSC 总量在干旱胁迫 20 d、30 d 和 50 d 比初始状态分别显著增加了 83.8%、85.5% 和 47.4%。油松根木质部内 NSC 总量在干旱胁迫 20 d、30 d、50 d 分别显著增加了 6.2%、11.2% 和 41.2%。

### 2.3 极端干旱过程中各植根木质部纹孔膜孔隙度变化

在极端干旱过程中各植物根木质部纹孔膜孔隙度均呈先降低后增加的趋势(图 3—图 4)。刺槐在干旱胁迫 20 d、30 d、50 d 和 70 d 分别是初始状态的 0.08、0.06、0.33 和 1.38 倍。丁香在干旱胁迫 20 d、30 d、50 d 和 70 d 分别是初始状态的 0.28、0.65、0.60 和 0.85 倍。辽东栎在干旱胁迫 20 d、30 d、50 d 和 70 d 分别是初始状态的 0.74、0.50、0.04 和 0.46 倍。油松在干旱胁迫

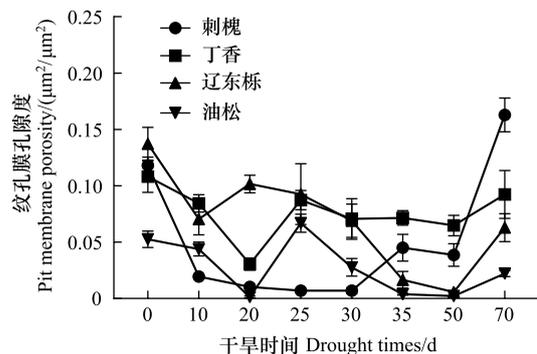


图 3 极端干旱过程中纹孔膜孔隙度变化

Fig.3 Variation of pit membrane porosity during extreme drought process

10 d、30 d、50 d 和 70 d 分别是初始状态的 0.83、0.53、0.04、0.42 倍。

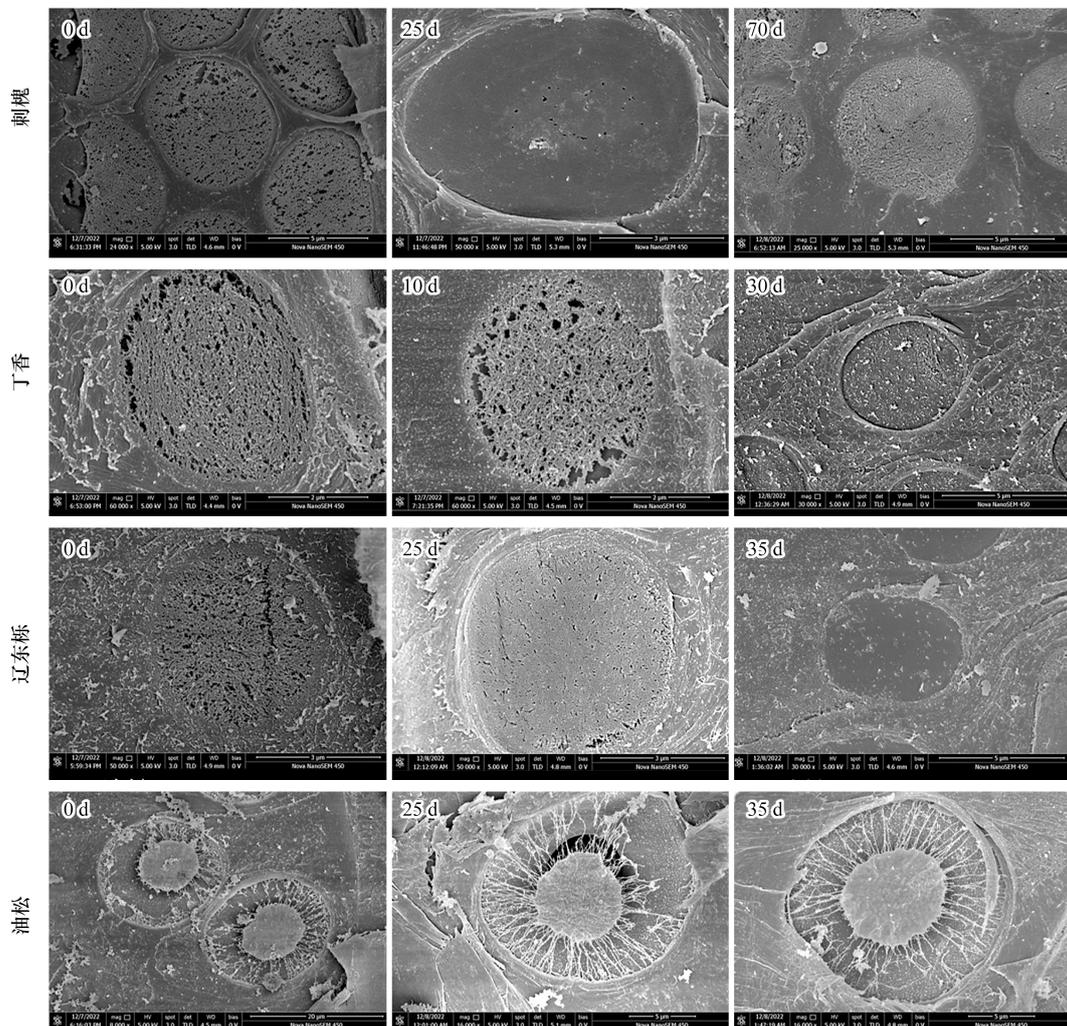


图 4 极端干旱过程中纹孔膜扫描图像

Fig.4 Scanning photos of the pit membrane during extreme drought process

#### 2.4 水力功能、非结构性碳水化合物与纹孔膜孔隙变化的相关性分析

如表 1 所示,在极端干旱的过程中刺槐根木质部导水率与可溶性糖、淀粉和 NSC 总量之间显著负相关,与纹孔膜孔隙度之间显著正相关。刺槐根木质部栓塞程度与可溶性糖、淀粉和 NSC 总量之间显著正相关,与纹孔膜孔隙度之间显著负相关。在极端干旱过程中丁香根木质部导水率与可溶性糖之间显著负相关,与淀粉之间显著正相关。丁香根木质部栓塞程度与可溶性糖含量之间显著正相关,与淀粉含量之间显著负相关。辽东栎根木质部导水率与可溶性糖、淀粉和 NSC 总量之间显著负相关,与纹孔膜孔隙度之间显著正相关。辽东栎根木质部栓塞程度与可溶性糖、淀粉和 NSC 总量之间显著正相关,与纹孔膜孔隙度之间显著负相关。油松根木质部导水率与 NSC 总量之间显著负相关,栓塞程度与淀粉含量和 NSC 总量之间显著正相关。

### 3 讨论

#### 3.1 极端干旱过程中根木质部水力功能与非结构性碳水化合物含量变化

本研究结果表明,极端干旱过程中随着根木质部水分运输效率下降,刺槐、辽东栎根木质部内可溶性糖含量、淀粉含量均表现为先增加后降低的趋势,且二者之间显著负相关。该结果与以往的研究结果一致,植物体

内的非结构性碳水化合物含量在干旱初期或者轻度干旱胁迫时增加<sup>[7,30]</sup>,当干旱程度增加(长期干旱胁迫或严重干旱胁迫下),植物体内 NSC 含量可能会显著减少<sup>[31-32]</sup>。有研究表明干旱胁迫下植物将 NSC 积累在根木质部内有助于干旱后恢复根的水力功能或重新萌发<sup>[33]</sup>。有研究者认为在干旱胁迫下根内的 NSC 将用于细根形成、呼吸代谢和渗透调节等<sup>[34]</sup>。结合本研究结果认为,在干旱胁迫 25 d 内,随着根导水率降低植物将可溶性糖等转运至根系内以维持根的呼吸代谢和渗透调节能力。但干旱胁迫 35 d 后,刺槐和辽东栎根木质部栓塞程度在 35 d 后分别上升至 98.5%和 97.1%,根的水力功能丧失,根内的可溶性糖和淀粉等被植物的呼吸代谢逐渐消耗直至植株死亡。

表 1 各植物水力功能、非结构性碳水化合物与纹孔膜孔隙度相关性分析

Table 1 Correlation analysis between hydraulic function, non-structural carbohydrates, and pit membrane porosity for each specie during three drought phases

		<i>K<sub>s</sub></i>	PLC	SS	S	NSC	PMP
刺槐 <i>R. pseudoacacia</i>	<i>K<sub>s</sub></i>	1.00					
	PLC	-0.99 *	1.00				
	SS	-0.44 *	0.47 *	1.00			
	S	-0.39 *	0.41 *	0.53 *	1.00		
	NSC	-0.46 *	0.49 *	0.8 *	0.93 *	1.00	
	PMP	0.43 *	-0.42 *	-0.51 *	-0.71 *	-0.72 *	1.00
丁香 <i>S. syringa</i>	<i>K<sub>s</sub></i>	1.00					
	PLC	-0.99 *	1.00				
	SS	-0.42 *	0.44 *	1.00			
	S	0.48 *	-0.46 *	0.29 *	1.00		
	NSC	0.08	-0.06	0.77 *	0.84 *	1.00	
	PMP	0.12	-0.14	0.01	0.41 *	0.28	1.00
辽东栎 <i>Q. liaotungensis</i>	<i>K<sub>s</sub></i>	1.00					
	PLC	-0.87 *	1.00				
	SS	-0.73 *	0.67 *	1.00			
	S	-0.54 *	0.48 *	0.68 *	1.00		
	NSC	-0.71 *	0.64 *	0.93 *	0.90 *	1.00	
	PMP	0.54 *	-0.62 *	-0.40 *	-0.53 *	-0.50 *	1.00
油松 <i>P. tabulaeformis</i>	<i>K<sub>s</sub></i>	1.00					
	PLC	-0.96 *	1.00				
	SS	-0.28	0.35 *	1.00			
	S	-0.25	0.20	-0.28 *	1.00		
	NSC	-0.43 *	0.46 *	0.81 *	0.34 *	1.00	
	PMP	0.28	-0.20	-0.27	-0.48 *	-0.56 *	1.00

在皮尔逊相关性分析后,\*, $P < 0.05$ ; *K<sub>s</sub>*: 导水率 Hydraulic conductivity; PLC: 栓塞程度 Percentage loss of conductance; SS: 可溶性糖含量 Soluble sugar content; S: 淀粉含量 Starch content; NSC: 非结构性碳水化合物 Nonstructural carbohydrate; PMP: 纹孔膜孔隙度 Pit membrane porosity

其次,本研究发现油松和丁香在极端干旱过程中水力功能与可溶性糖、淀粉及 NSC 含量之间的相关性与刺槐和辽东栎不一致。造成这种差异的原因可能是解剖结构特征,如各植物木质部内导管/管胞比例和薄壁组织等<sup>[35]</sup>。丁香是典型的散孔材,具有较大比例的薄壁组织含量。在极端干旱过程中丁香可溶性糖含量表现出显著增加的趋势,而淀粉表现出显著降低的趋势(图 2),即使在根木质部水力失败后可溶性糖和 NSC 总量仍显著增加。由此可见,对于丁香而言,在极端干旱胁迫下会增加根木质部内的可溶性糖及 NSC 储备,该措施有助于植物在干旱恢复水力功能或重新萌发<sup>[30]</sup>。而油松属于管胞植物,具有较强的抗旱能力,在干旱胁迫 70 d 后根木质部才发生水力失败,但是在极端干旱过程中油松根木质部内也积累了大量的 NSC 总量以应对干旱胁迫<sup>[36-37]</sup>。因此,通过比较各植物根木质部水力功能与 NSC 变化,本研究认为极端干旱胁迫下,刺槐和辽东栎根在水力失败后可能出现碳耗竭,而丁香根在水力失败后将储备大量 NSC 用于旱后恢复或生长,油

松具有最强的抗旱能力。

### 3.2 水力功能、非结构性碳水化合物含量对纹孔膜孔隙度的影响

在极端干旱过程中刺槐和辽东栎根木质部的水力功能、可溶性糖、淀粉及 NSC 含量变化与纹孔膜孔隙度之间存在显著相关性。该变化与纹孔膜自身的化学性质有关<sup>[20]</sup>,有研究表明不同植物的纹孔膜化学成分存在显著差异,被子植物的纹孔膜主要由纤维素、木质素及少量的酚类化合物和蛋白质等物质组成<sup>[15]</sup>,而裸子植物的纹孔塞主要成分为果胶,而膜缘主要成分为纤维素<sup>[38]</sup>。结合以往研究认为,木质部纹孔膜在栓塞的不同阶段会发生显著地变化。由于纤维素微纤丝具有亲水性<sup>[39]</sup>,纹孔膜所处的水分环境会影响孔隙的分布状态<sup>[40]</sup>,导致其表现出收缩或扩大的现象,进而引起木质部导水率的显著变化<sup>[38]</sup>。但是本研究结果表明,丁香和油松根纹孔膜孔隙度变化与水力功能特征之间不存在显著相关性,但与淀粉含量之间存在显著相关性(表 1)。因此本研究认为除水分状态外,纹孔膜孔隙度的变化还与木质部内导管和周围薄壁组织的渗透势差有关<sup>[41-42]</sup>。但是纹孔膜的微观结构对不同水分环境的响应机制仍需要进一步的探究。

## 4 结论

本文通过探究刺槐、丁香、辽东栎和油松在极端干旱过程中水力功能、NSC 及纹孔膜孔隙变化发现,环孔材刺槐和辽东栎在干旱胁迫初期可能将可溶性糖和淀粉等转运至根内以提高根系的渗透势及 NSC 储备,但随干旱程度增加,根发生水力失败,木质部内可溶性糖和淀粉含量被消耗直至死亡。散孔材丁香在极端干旱胁迫下通过提高根内可溶性糖和 NSC 来提高旱后恢复能力,即使在水力失败后也具较高水平的 NSC 储备。油松具有最强的抗旱能力,水力失败后才消耗根木质部内 NSC。各植物的根纹孔膜在极端干旱过程中因水分环境及渗透势的变化导致其孔隙收缩。本研究结果揭示了各植物根的抗旱生理机制,为半干旱地区人工林的管理抚育提供科学依据。

### 参考文献(References):

- [ 1 ] Bhusal N, Lee M S, Lee H, Adhikari A, Han A R, Han A, Kim H S. Evaluation of morphological, physiological, and biochemical traits for assessing drought resistance in eleven tree species. *Science of the Total Environment*, 2021, 779: 146466.
- [ 2 ] Kahmen A, Basler D, Hoch G, Link R M, Schuldt B, Zahnd C, Arend M. Root water uptake depth determines the hydraulic vulnerability of temperate European tree species during the extreme 2018 drought. *Plant Biology*, 2022, 24(7): 1224-1239.
- [ 3 ] Valladares F, Sánchez-Gómez D. Ecophysiological traits associated with drought in Mediterranean tree seedlings: individual responses versus interspecific trends in eleven species. *Plant Biology*, 2006, 8(5): 688-697.
- [ 4 ] Sevanto S, McDowell N G, Dickman L T, Pangle R, Pockman W T. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37(1): 153-161.
- [ 5 ] Lozano Y M, Aguilar-Trigueros C A, Flaig I C, Rillig M C. Root trait responses to drought are more heterogeneous than leaf trait responses. *Functional Ecology*, 2020, 34(11): 2224-2235.
- [ 6 ] Li Q, Zhao M M, Wang N, Liu S N, Wang J W, Zhang W X, Yang N, Fan P X, Wang R Q, Wang H, Du N. Water use strategies and drought intensity define the relative contributions of hydraulic failure and carbohydrate depletion during seedling mortality. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 153: 106-118.
- [ 7 ] Mitchell P J, O'Grady A P, Tissue D T, White D A, Ottenschlaeger M L, Pinkard E A. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist*, 2013, 197(3): 862-872.
- [ 8 ] Trifilò P, Casolo V, Raimondo F, Petrusa E, Boscutti F, Lo Gullo M A, Nardini A. Effects of prolonged drought on stem non-structural carbohydrates content and post-drought hydraulic recovery in *Laurus nobilis* L.: the possible link between carbon starvation and hydraulic failure. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 120: 232-241.
- [ 9 ] Qiu Q, Wang J H, Su Y, Li J Y, Ma J W, He Q. Organ-level evaluation of the carbon starvation hypothesis in deciduous broad-leaved *Catalpa bungei* plants undergoing drought-induced mortality. *Dendrobiology*, 2018, 80: 48-60.
- [ 10 ] Duan H L, Li Y Y, Xu Y, Zhou S X, Liu J, Tissue D T, Liu J X. Contrasting drought sensitivity and post-drought resilience among three co-occurring tree species in subtropical China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 272: 55-68.
- [ 11 ] 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.
- [ 12 ] Hammond W M, Yu K L, Wilson L A, Will R E, Anderegg W R L, Adams H D. Dead or dying? Quantifying the point of no return from hydraulic failure in drought-induced tree mortality. *New Phytologist*, 2019, 223(4): 1834-1843.

- [13] Nolan R H, Gauthey A, Losso A, Medlyn B E, Smith R, Chhajed S S, Fuller K, Song M, Li X E, Beaumont L J, Boer M M, Wright I J, Choat B. Hydraulic failure and tree size linked with canopy die-back in eucalypt forest during extreme drought. *New Phytologist*, 2021, 230(4): 1354-1365.
- [14] Choat B, Cobb A R, Jansen S. Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. *New Phytologist*, 2008, 177(3): 608-626.
- [15] Kaack L, Weber M, Isasa E, Karimi Z, Li S, Pereira L, Trabi C L, Zhang Y, Schenk H J, Schuldt B, Schmidt V, Jansen S. Pore constrictions in intervessel pit membranes provide a mechanistic explanation for xylem embolism resistance in angiosperms. *New Phytologist*, 2021, 230(5): 1829-1843.
- [16] Tyree M T, Zimmermann M H. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Berlin: Springer, 2002.
- [17] Brodribb T J, Bienaimé D, Marmottant P. Revealing catastrophic failure of leaf networks under stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(17): 4865-4869.
- [18] Roth-Nebelsick A. It's contagious: calculation and analysis of xylem vulnerability to embolism by a mechanistic approach based on epidemic modeling. *Trees*, 2019, 33(5): 1519-1533.
- [19] Zhang W, Feng F, Tyree M T. Seasonality of cavitation and frost fatigue in *Acer mono* Maxim. *Plant, Cell & Environment*, 2018, 41(6): 1278-1286.
- [20] Hillbrand R M, Hacke U G, Lieffers V J. Drought-induced xylem pit membrane damage in aspen and balsam poplar. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(10): 2210-2220.
- [21] Pammenter N W, Van der Willigen C. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, 1998, 18(8-9): 589-593.
- [22] 靳欣, 徐洁, 白坤栋, 冯锦霞, 张劲松, 万贤崇. 从水力结构比较 3 种共存木本植物的抗旱策略. *北京林业大学学报*, 2011, 33(06): 135-141.
- [23] 罗芳芳, 周睿, 苏文华, 吴杰英. 干旱对滇中高原典型植物含水量的影响. *安徽农业科学*, 2012, 40(26): 12745-12747, 12749.
- [24] 王雪, 雒文涛, 庾强, 闫彩凤, 徐柱文, 李迈和, 姜勇. 半干旱典型草原养分添加对优势物种叶片氮磷及非结构性碳水化合物含量的影响. *生态学杂志*, 2014, 33(07): 1795-1802.
- [25] Guo D L, Mitchell R J, Hendricks J J. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest. *Oecologia*, 2004, 140(3): 450-457.
- [26] 牛岳桐, 满秀玲. 物候变化对寒温带森林优势种叶片非结构性碳水化合物的影响. *应用生态学报*, 2024, 1-9.
- [27] 张海昕, 李珊, 张硕新, 熊晓艳, 蔡靖. 4 个杨树无性系木质部导管结构与栓塞脆弱性的关系. *林业科学*, 2013, 49(05): 54-61.
- [28] Christman M A, Sperry J S, Adler F R. Testing the 'rare pit' hypothesis for xylem cavitation resistance in three species of *Acer*. *New Phytologist*, 2009, 182(3): 664-674.
- [29] Jansen S, Choat B, Pletsers A. Morphological variation of intervessel pit membranes and implications to xylem function in angiosperms. *American Journal of Botany*, 2009, 96(2): 409-419.
- [30] Sala A, Woodruff D R, Meinzer F C. Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiology*, 2012, 32(6): 764-775.
- [31] Ji L, Wang J, Liu Y, Lu Z M, Purahong W, Yang Y C. Drought- and soil substrate-induced variations in root nonstructural carbohydrates result from fine root morphological and anatomical traits of *Juglans mandshurica* seedlings. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 83.
- [32] 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: 710-714.
- [33] Hagedorn F, Joseph J, Peter M, Luster J, Pritsch K, Geppert U, Kerner R, Molinier V, Egli S, Schaub M, Liu J F, Li M H, Sever K, Weiler M, Siegwolf R T W, Gessler A, Arend M. Recovery of trees from drought depends on belowground sink control. *Nature Plants*, 2016, 2(8): 1-5.
- [34] Brunner I, Herzog C, Dawes M A, Arend M, Sperisen C. How tree roots respond to drought. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 547
- [35] Kawai K, Minagi K, Nakamura T, Saiki S T, Yazaki K, Ishida A. Parenchyma underlies the interspecific variation of xylem hydraulics and carbon storage across 15 woody species on a subtropical island in Japan. *Tree Physiology*, 2022, 42(2): 337-350.
- [36] Bouyer L, Vincent-Barbaroux C, Le Jan I, Delaunay A, Marchand L, Feinard-Durancieu M, Sallé A, Chassagnaud D, Barigah T S, Cochard H, Brignolas F, Fichot R. Concurrent time course of xylem hydraulic dysfunction and non-structural carbohydrates under contrasting water deficits and nitrogen supplies in poplar. *Environmental and Experimental Botany*, 2023, 206: 105173.
- [37] Blumstein M, Gersony J, Martínez-Vilalta J, Sala A N. Global variation in nonstructural carbohydrate stores in response to climate. *Global Change Biology*, 2023, 29(7): 1854-1869.
- [38] 李珊, 李玉军, 张亚, 王杰, 万贤崇, 姜笑梅, 孙熙佑, 朱新京, 殷亚方. 基于具缘纹孔膜特征的木质部栓塞机制研究进展. *林业科学*, 2022, 58(2): 196-205.
- [39] Yin J P, Yuan T Q, Lu Y, Song K L, Li H Y, Zhao G J, Yin Y F. Effect of compression combined with steam treatment on the porosity, chemical composition and cellulose crystalline structure of wood cell walls. *Carbohydrate Polymers*, 2017, 155: 163-172.
- [40] Kulasinski K, Guyer R, Keten S, Derome D, Carmeliet J. Impact of moisture adsorption on structure and physical properties of amorphous biopolymers. *Macromolecules*, 2015, 48(8): 2793-2800.
- [41] van Ieperen W, van Meeteren U, van Gelder H. Fluid ionic composition influences hydraulic conductance of xylem conduits. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(345): 769-776.
- [42] Yan W M, Zhong Y, Shanguan 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: 107794.