

DOI: 10.20103/j.stxb.202407161670

张雨晴, 贺炯坤, 祖里乎玛尔·阿力木, 侯智文, 施如康, 韩大勇. 伊犁河谷黑鳞顶冰花鳞茎非结构性碳水化合物含量的时空动态特征. 生态学报, 2025, 45(6): 2744-2752.

Zhang Y Q, He J K, Zulihumaer Alimu, Hou Z W, Shi R K, Han D Y. Spatial and temporal dynamics of non-structural carbohydrate content in *Gagea nigra* bulbs in the Yili Valley. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(6): 2744-2752.

伊犁河谷黑鳞顶冰花鳞茎非结构性碳水化合物含量的时空动态特征

张雨晴^{1,2}, 贺炯坤^{1,2}, 祖里乎玛尔·阿力木^{1,2}, 侯智文^{1,2}, 施如康^{1,2}, 韩大勇^{1,2,*}

1 伊犁师范大学生物科学与技术学院, 伊宁 835000

2 伊犁师范大学资源与生态研究所, 伊宁 835000

摘要: 非结构性碳水化合物 (non-structural carbohydrate, NSC) 是植物碳元素的主要供应者, 了解早春类短命植物的碳动态格局, 有助于揭示早春类短命植物对区域环境的生理生态适应机制。以新疆伊犁河谷地区的常见种黑鳞顶冰花 (*Gagea nigra*) 为研究对象, 探究了物候期和海拔对鳞茎的 NSC 及其组分 (可溶性糖和淀粉) 含量的影响, 并分析了 NSC 代谢转化格局。研究结果表明: (1) 不同海拔间, 鳞茎的 NSC 及其组分含量的物候动态趋势一致, 均呈先升高后降低再升高的趋势。 (2) 不同物候期鳞茎的 NSC 及其组分含量对海拔的响应情况不同, 总体上鳞茎的 NSC 和可溶性糖含量与海拔呈显著的负相关关系 ($P \leq 0.05$), 而淀粉含量随海拔变化差异不显著 ($P > 0.05$)。 (3) 鳞茎的 NSC 及其组分含量受到环境因子的显著影响 ($P \leq 0.05$), 土壤有机质、土壤全磷和土壤含水量等因素对 NSC 的合成代谢有重要影响。 (4) 虽然可溶性糖含量与淀粉含量存在波动, 但整体上 NSC 的代谢转化格局未发生改变, 可溶性糖含量始终高于淀粉含量。综上所述, 黑鳞顶冰花为适应区域环境而产生了一系列生理适应机制。这类植物因其独特的生活史特征, 形成了以可溶性糖为主的 NSC 代谢转化格局, 且这种格局没有因物候或海拔变化而发生改变。

关键词: 非结构性碳水化合物; 早春类短命植物; 贮藏器官; 海拔; 物候期

Spatial and temporal dynamics of non-structural carbohydrate content in *Gagea nigra* bulbs in the Yili Valley

ZHANG Yuqing^{1,2}, HE Jiongkun^{1,2}, Zulihumaer Alimu^{1,2}, HOU Zhiwen^{1,2}, SHI Rukang^{1,2}, HAN Dayong^{1,2,*}

1 College of Biological and Geographical Sciences, Yili Normal University, Yining 835000, China

2 Institute of Resources and Ecology, Yili Normal University, Yining 835000, China

Abstract: Non-structural carbohydrates (NSC) are the main providers of carbon in plants. Understanding the carbon dynamics of early spring ephemeral plants helps reveal their physiological and ecological adaptation mechanisms to regional environments. This study focused on the common species *Gagea nigra* in the Yili Valley of Xinjiang, investigating the effects of phenological stages and altitude on bulb NSC and its components (soluble sugars and starch), and analyzing the patterns of NSC metabolic transformation. The results indicate: (1) Across different altitudes, the phenological dynamics of NSC and its components in bulbs are consistent, showing a trend of increasing, then decreasing, and then increasing again. (2) The response of NSC and its components in bulbs to altitude varies with phenological stages; overall, there is a significant negative correlation between bulb NSC and soluble sugar content and altitude ($P \leq 0.05$), while the variation in starch

基金项目: 伊犁师范大学研究生科研创新项目 (YSD2024G001)

收稿日期: 2024-07-16; 采用日期: 2025-01-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 411430667@qq.com

content with altitude is not significant ($P > 0.05$). (3) The content of NSC and its components in bulbs is significantly affected by environmental factors ($P \leq 0.05$), with soil organic matter, total soil phosphorus, and soil water content being important factors influencing NSC synthesis and metabolism. (4) Although there are fluctuations in the content of soluble sugars compared to starch, the overall metabolic transformation pattern of NSC remains unchanged, with the content of soluble sugars always higher than that of starch. In summary, *Gagea nigra* has developed a series of physiological adaptation mechanisms to cope with the regional environment. These plants, due to their unique life history characteristics, have established an NSC metabolic transformation pattern dominated by soluble sugars, which does not change in response to phenological or altitudinal variations.

Key Words: non-structural carbohydrates; early spring short-lived plants; storage organ; elevation; phenological period

早春类短命植物是一类营养周期短的多年生草本植物,多生长于温带荒漠或阔叶林下,主要依靠春季冰雪融水进行生命活动,具有生长速度快、光合效率高、繁殖能力强、抗低温等特性^[1]。这类植物倾向于在木本植物展叶及其他草本植物萌发之前率先启动生长周期,这种独特的生长策略对整个群落来说延长了光合作用时间,提高了环境的光能利用率和生态系统生产力^[2]。同时,光合作用的提前启动加速了群落内部的物质循环与能量流动,促进了生态系统功能的动态平衡与持续发展^[3]。目前,有关早春类短命植物的研究大多集中在区系组成^[4]、物种多样性^[5]、生殖特性^[6]、生态效应^[7]等方面,而对其生理调控机制的研究相对较少,许多问题有待进一步探究。

非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)是植物光合吸收(碳吸收)与生长消耗(碳消耗)之间的临时储能物质,承担着植物生长代谢的能量供给角色^[8]。NSC 主要以可溶性糖和淀粉的形式存在,两者各自承担不同的生理功能^[9]。具体而言,可溶性糖是一类能迅速被植物细胞利用的能量底物,可以直接参与并驱动多种生物化学反应,在植物渗透调节、抵御低温、增强抗病性等方面发挥重要作用^[10];而淀粉则是一类可以在植物体内长期贮存的能量物质,能够作为临时能量来源,为植物的生长代谢提供能量支持^[11]。这两个物质可以在不同时间尺度上相互转化,以适应外界胁迫并发挥生理功能^[12]。糖淀比(可溶性糖与淀粉的比值)是一个重要的生理指标,它不仅可以反映植物的碳代谢状况,也能反映植物为应对环境变化所做出的适应性生存策略^[13]。植物的 NSC 含量受到生长节律和环境因子的共同影响,物候变化与气候差异均会改变 NSC 的可用性和浓度^[9]。海拔作为关键的环境因素,其变化能够引起温度、湿度、辐射等直接影响植物生长发育和形态建成的环境因子发生波动,从而使植物产生一系列生理生态适应性变化^[14]。目前关于 NSC 含量的海拔格局研究,结论大多源自木本植物或其他多年生草本植物。一些研究发现,在高海拔环境中,树木并未展现出明显的生长抑制现象,其 NSC 含量会随海拔梯度的升高而升高^[15]。而其他研究则认为低温导致植物营养周期缩短,植物出现不同程度的碳源限制,NSC 含量随海拔升高而下降^[16]。另有研究指出,高海拔环境对某些植物如圆叶玉兰(*Magnolia sinensis*)的可溶性糖有效性无影响,NSC 含量不随海拔变化^[14]。因此,海拔对 NSC 含量的影响尚无统一结论,植物 NSC 含量的海拔格局可能具有物种特异性,并与不同地点的气候环境和土壤养分供应特点有关。

黑鳞顶冰花(*Gagea nigra*)是百合科(Liliaceae)顶冰花属(*Gagea*)的一类早春类短命植物^[17],鳞茎作为重要的碳汇储备器官,其中储存的 NSC 是植物展叶前维持生存所需能量的主要来源^[18]。经实地调查发现,黑鳞顶冰花在伊犁河谷地区主要分布于天山的中、低山带和山前平原地区,海拔通常不超过 2000 m。在春季,随着海拔的升高,冰雪融水量显著增加,而温度变化却不甚明显,这一现象有别于国内其他高海拔山体。在此背景下,不同海拔不同物候期黑鳞顶冰花鳞茎中 NSC 贮藏力的变化差异,是本研究感兴趣的科学问题。因此,本文分析了黑鳞顶冰花鳞茎中 NSC 及其组分含量的物候动态规律及其对海拔的响应,并探究了 NSC 的代谢转化格局。本研究旨在揭示早春短命植物对区域环境的生理生态适应机制,为理解这类植物碳代谢的时空异质性提供数据支持。研究重点回答以下几个问题:(1)黑鳞顶冰花鳞茎中 NSC 及其组分含量的物候动态

呈现什么规律? (2) 黑鳞顶冰花鳞茎中 NSC 及其组分含量对海拔变化产生了怎样的响应? (3) 黑鳞顶冰花鳞茎的 NSC 代谢转化格局是怎样的, 这对黑鳞顶冰花的生存有什么意义?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于新疆维吾尔自治区伊犁哈萨克自治州察布查尔锡伯自治县(43°50'N—43°56'N, 81°11'E—81°14'E), 地处伊犁河以南、天山支脉乌孙山北麓, 该地区属于典型的温带大陆性气候, 冬春时间长, 夏秋时间短。全年日照时数 2805.7 h, 年平均气温 7.9 ℃, 年平均降水量为 222 mm, 年平均蒸发量为 1630 mm^[19]。研究区内植物以旱生型植物为主, 常见植物包括针茅(*Stipa capillata*)、紫羊茅(*Festuca rubra*)、新疆苔草(*Carex turkestanica*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)、紫毛蕊花(*Verbascum phoeniceum*)、二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)、粗根老鹳草(*Geranium dahuricum*)、火绒草(*Leontopodium leontopodioides*)等。

1.2 物候观测

2023 年 2 月至 2023 年 6 月对研究区内黑鳞顶冰花自然种群的物候特征进行野外观察。在植株萌发后, 每隔 4—7 天观察一次, 记录植株开花、结种、地上枯萎的情况。根据实际调查情况, 参考王焱^[20]的方法并结合黑鳞顶冰花的生长特点, 将其物候期划分成苗期、花期、种期和地上枯萎期 4 个阶段(图 1)。

1.3 样方设置与样品采集

对研究区进行实地调查后, 在 1192 m、1399 m、1592 m 和 1784 m 4 个海拔选择黑鳞顶冰花广泛分布的区域设置样地。在不同的物候阶段, 测定样地地表以上 5 cm 处的空气温度、湿度以及光照强度。每个样地设置 3 个 30 cm×30 cm 的样方, 共计 12 个样方。采用三点取样法, 使用环刀采集每个样方表层(0—20 cm)土样, 将土样带回实验室后测定土壤含水量、pH 值、土壤容重、有机质、全氮、全磷含量^[21](见表 1)。在苗期、花期、种期和地上枯萎期四个物候阶段, 对样方内的黑鳞顶冰花进行取样。每次取样从样方选取 10 株生长健康、大小相近的植株, 将其完整挖出后, 分株装入已标记的封口袋中带回实验室进一步处理, 本实验共采集样品 480 株。

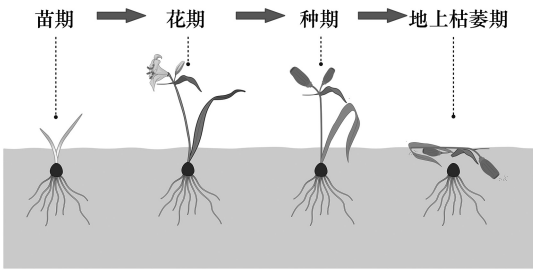


图 1 黑鳞顶冰花生长发育示意图

Fig.1 Schematic diagram of the growth and development of *Gagea nigra* (Created with BioRender.com)

表 1 样地具体情况

Table 1 Specific situation of sample plot

编号 Number	海拔 Altitude/m	土壤物理性状 Soil physical property			土壤养分 Soil nutrient		
		含水量 Water content/%	pH	土壤容重 Soil bulk density/(g/kg)	有机质 Organic matter/(g/kg)	全氮 Total nitrogen/(g/kg)	全磷 Total phosphorus/(g/kg)
P1	1192	8.40 a	7.37 a	7.06 a	39.78 a	2.16 a	0.61 a
P2	1399	13.86 b	7.48 a	6.87 a	45.15 b	2.40 b	0.48 b
P3	1592	15.00 bc	7.10 a	6.66 ab	48.45 c	2.37 b	0.50 b
P4	1784	15.67 c	7.28 a	6.59 b	46.40 bc	2.33 ab	0.46 b

P1、P2、P3 和 P4 分别对应样地 1、样地 2、样地 3 和样地 4, 下同; 字母为不同海拔间的差异, 显著性水平 $P<0.05$

1.4 非结构碳水化合物含量的测定

将采集到的鳞茎放在 65 ℃ 条件下烘 72 h 至恒重, 使用分析天平(精度 0.0001 g)称干重, 然后将烘干的样品研磨并过 50 目筛。黑鳞顶冰花鳞茎中可溶性糖和淀粉含量通过蒽酮比色法进行测量^[22], 按照葡萄糖标

准曲线,计算出可溶性糖和淀粉含量。

$$\text{样品可溶性糖含量} = \frac{C \times V}{V_1 \times M} \times 100\% \quad (1)$$

$$\text{样品淀粉含量} = \frac{C \times V}{V_1 \times M} \times 100\% \times 0.9 \quad (2)$$

式中: C :标准曲线求得糖量(mg/mL); V :样品稀释后的总体积(mL); V_1 :显色时的样品体积(mL); M :样品质量(mg)。鳞茎中 NSC 含量为可溶性糖和淀粉含量之和,糖淀比是可溶性糖含量与淀粉含量的比值。

1.5 数据分析

使用 SPSS 26.0 软件进行检验后,确认所得数据符合正态分布特征,可以进行后续分析。之后采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和多重比较方法计算各个生理指标的平均数和标准误,并对不同海拔不同物候期鳞茎的 NSC 及其组分含量的差异显著性情况进行检验。利用 Pearson 相关性分析探究环境因子、可溶性糖含量、淀粉含量、NSC 含量和糖淀比之间的相关性。以上,所有统计检验的显著水平均设置为 $P=0.05$,所有数据汇总处理均通过 Microsoft Excel 2020 完成,图 1 由 BioRender 网站绘制,其他图片则使用 Origin 2021 软件制作。

2 结果与分析

2.1 非结构性碳水化合物及其组分含量的物候差异

观察图 2 可知,同一海拔不同物候期鳞茎可溶性糖含量与淀粉含量存在差异,在较高海拔的 P3 和 P4 样地,黑鳞顶冰花鳞茎可溶性糖含量与淀粉含量随物候变化呈极显著差异($P \leq 0.01$),而在较低海拔的 P1 和 P2 样地,这两种含量随物候变化的差异不显著($P > 0.05$)。不同海拔之间,黑鳞顶冰花鳞茎可溶性糖和淀粉含量

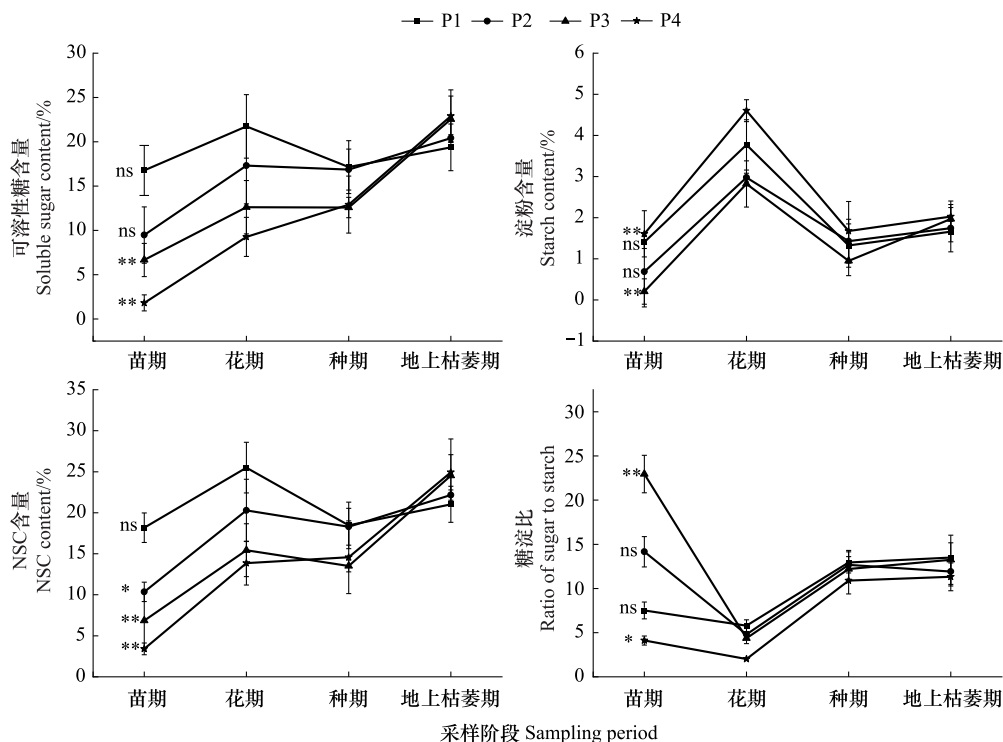


图 2 不同物候期黑鳞顶冰花鳞茎的 NSC 及其组分含量差异 (平均值±标准误)

Fig.2 Differences in the content of NSC and its components in *Gagea nigra* bulbs at different phenological periods (mean±SE)

图中“ns”表示同一海拔不同物候期间差异不显著($P > 0.05$),“*”号表示同一海拔不同物候期间差异显著($P \leq 0.05$),“**”号表示同一海拔不同物候期间差异极显著($P \leq 0.01$)

的物候波动趋势基本一致,均表现为先升高后降低再升高的趋势,且在各物候阶段中,可溶性糖含量普遍高于淀粉含量。

在 P2 样地,黑鳞顶冰花鳞茎 NSC 含量随物候变化呈显著差异 ($P \leq 0.05$) (图 2),在 P3 和 P4 样地,NSC 含量随物候变化呈极显著差异 ($P \leq 0.01$)。不同海拔间,黑鳞顶冰花鳞茎 NSC 含量的物候动态存在相似规律,均呈先升高后降低再升高的趋势。其中,最低海拔样地的鳞茎 NSC 随物候变化的波动幅度最小 (18.17% → 25.50%),而最高海拔样地的波动幅度最大 (3.41% → 24.92%)。

黑鳞顶冰花鳞茎的糖淀比随物候变化也存在差异 (图 2)。在 P3 样地,糖淀比随物候变化呈极显著差异 ($P \leq 0.01$),而在 P4 样地,呈显著差异 ($P \leq 0.05$)。相比之下,在较低海拔的 P1 和 P2 样地,黑鳞顶冰花鳞茎的糖淀比随物候变化的差异不显著 ($P > 0.05$)。总体上看,不同海拔的糖淀比随物候变化趋势基本一致,均呈先降低后升高的趋势。

2.2 非结构性碳水化合物及其组分含量的海拔差异

分析图 3 可知,在相同的物候阶段,不同海拔间黑鳞顶冰花鳞茎可溶性糖含量与 NSC 含量存在差异。在苗期和花期阶段,鳞茎中可溶性糖含量与 NSC 含量随海拔的升高而降低。在种期阶段,较低海拔的 P1 和 P2 样地的可溶性糖含量与 NSC 含量均高于较高海拔的 P3 和 P4 样地。在地上枯萎期阶段,黑鳞顶冰花鳞茎可溶性糖含量与 NSC 含量随海拔升高而增加,这与其他物候阶段的情况不同。

同一物候阶段不同海拔间黑鳞顶冰花鳞茎淀粉含量没有明显差异 (图 3),在苗期和花期阶段,鳞茎中淀粉含量变化趋势一致,均为 $P4 > P1 > P2 > P3$,最大值出现在最高海拔样地。而在种期和地上枯萎期阶段,鳞茎的淀粉含量随海拔变化的波动幅度较小 (0.948% → 1.677%; 1.662% → 2.027%)。

不同海拔间,黑鳞顶冰花鳞茎的糖淀比存在差异 (图 3),在苗期和花期两个物候阶段,黑鳞顶冰花鳞茎的糖淀比随海拔变化差异显著 ($P \leq 0.05$)。总体上,苗期黑鳞顶冰花鳞茎的糖淀比随海拔升高先增加后减少,

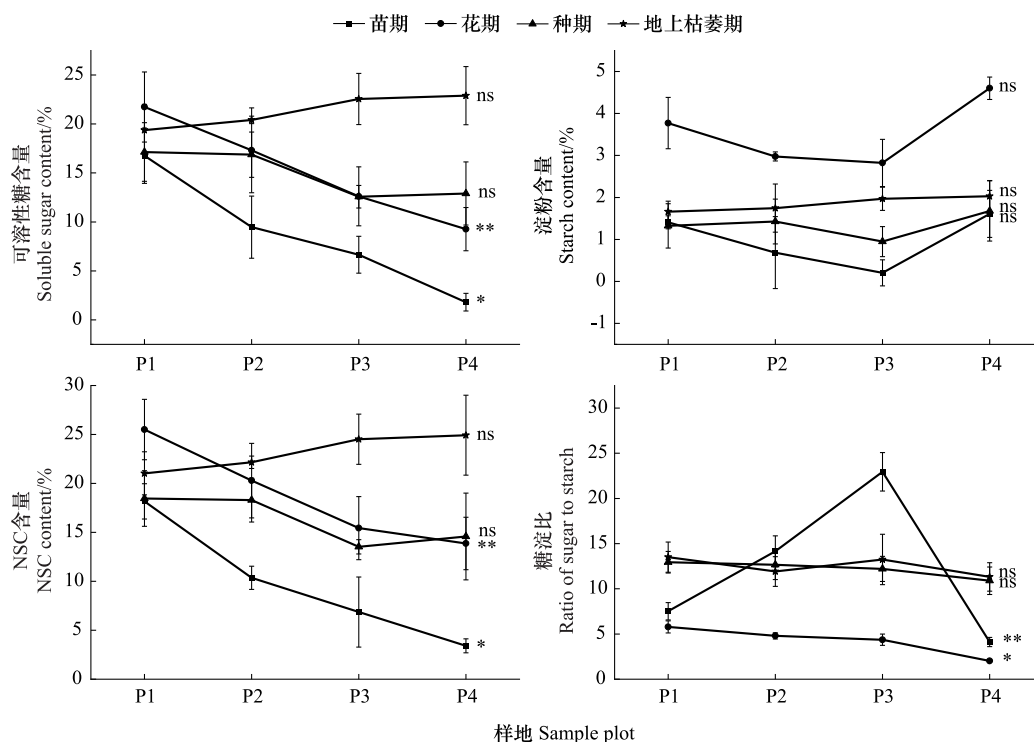


图 3 不同海拔黑鳞顶冰花鳞茎的 NSC 及其组分含量差异 (平均值 ± 标准误)

Fig. 3 Differences in the content of NSC and its fractions in *Gagea nigra* bulbs at different altitudes (mean ± SE)

图中“ns”表示同一海拔不同物候期间差异不显著 ($P > 0.05$), “*”号表示同一海拔不同物候期间差异显著 ($P \leq 0.05$), “**”号表示同一海拔不同物候期间差异极显著 ($P \leq 0.01$)

在花期则呈下降趋势。而在种期和地上枯萎期阶段,黑鳞顶冰花鳞茎的糖淀比随海拔变化的波动幅度较小,没有明显的变化趋势。

2.3 环境因子与生理指标相关性分析

对不同海拔不同物候期黑鳞顶冰花鳞茎的 NSC 及其组分与各项生态指标进行 Person 相关分析,结果表明(表 2、图 4),可溶性糖含量与土壤有机质、土壤含水量以及光照强度呈显著负相关($P\leq 0.05$),与土壤全磷呈显著正相关($P\leq 0.05$);淀粉含量与湿度呈显著负相关($P\leq 0.05$);NSC 含量与土壤有机质、土壤含水量以及光照强度呈显著负相关($P\leq 0.05$);糖淀比与土壤容重、土壤含水量、温度以及光照强度呈显著负相关($P\leq 0.05$),与土壤全磷和湿度呈极显著正相关($P\leq 0.01$)。进一步观察表 2,发现鳞茎中的 NSC 含量与可溶性糖含量的相关系数大于与淀粉含量的相关系数,表明不同海拔不同物候期鳞茎中 NSC 含量主要受可溶性糖调控。

表 2 黑鳞顶冰花鳞茎非结构性碳水化合物 (NSC) 及其组分含量与生态因子的相关性分析

Table 2	Correlation analysis of <i>Gagea nigra</i> bulb non-structural carbohydrates (NSC) and its fractions content with ecological factors										
	有机质 Organic matter/ (g/kg)	全氮 Total nitrogen/ (g/kg)	全磷 Total phosphorus/ (g/kg)	pH	容重 Soil bulk density/ (g/kg)	含水量 Water content/%	光照强度 Light intensity/ lx	温度 Temperature/ ℃	湿度 Humidity/%	可溶性糖 Soluble sugar/%	淀粉 Starch/%
可溶性糖 Soluble sugar/%	0.026 *	0.157	0.042 *	0.088	0.747	0.048 *	0.010 **	0.642	0.167	\	0.297
淀粉 Starch/%	0.426	0.428	0.871	0.364	0.057	0.673	0.604	0.090	0.044 *	0.297	\
非结构性碳水化合物 Non-structural carbohydrates/%	0.023 *	0.126	0.052	0.081	0.512	0.047 *	0.017 *	0.705	0.342	0.000 **	0.076
糖淀比 Ratio of sugar to starch	0.113	0.251	0.000 **	0.885	0.036 *	0.022 *	0.000 **	0.011 *	0.000 **	0.034 *	0.189

“*”号表示两个指标间存在显著相关性, ($P\leq 0.05$); “**”号表示两个指标间存在极显著相关性, ($P\leq 0.01$)

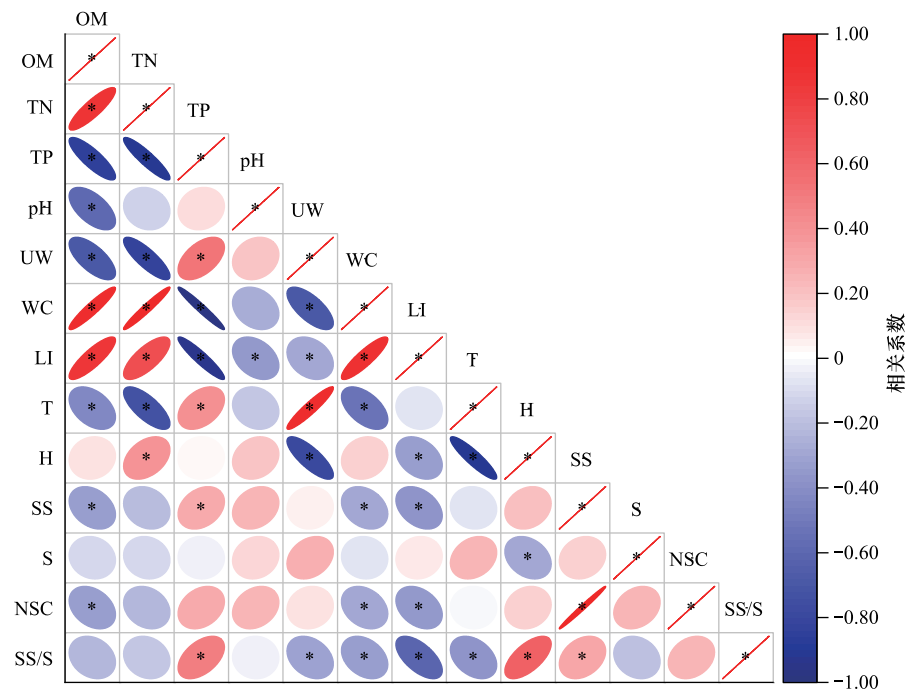


图 4 黑鳞顶冰花鳞茎非结构性碳水化合物 (NSC) 及其组分含量与生态因子的相关性热图

Fig.4 Heat map of the correlation between the content of NSC and their fractions in *Gagea nigra* bulbs and ecological factors

图片中蓝色代表负相关,红色代表正相关,且颜色越深、椭圆形越扁则相关性越显著,“*”号表示 $P\leq 0.05$;OM:有机质;TN:全氮;TP:全磷;UW:容重;WC:含水量;LI:光照强度;T:温度;H:湿度;SS:可溶性糖;S:淀粉;SS/S:糖淀比

3 讨论

3.1 黑鳞顶冰花鳞茎 NSC 及其组分含量的物候动态变化

NSC 在植物恢复生长的过程中提供碳源,使植物能够通过释放储存的 NSC 来弥补能量供应的不足^[14]。本研究发现,黑鳞顶冰花鳞茎的 NSC 及其组分含量随物候变化存在差异,且在较高海拔地区这些差异极显著($P \leq 0.01$)。总体上,黑鳞顶冰花鳞茎的可溶性糖、淀粉和 NSC 含量均随物候变化呈先升高后降低再升高的趋势。这与多项研究结果一致:在春季萌发前,落叶植物不具备光合能力,养分从多年生器官转移到其他部位以促进光合作用,植物依赖储存的 NSC 支持萌发生长,导致植物体内的 NSC 含量下降^[23];生长初期至生长旺期,叶片光合能力逐渐增强,光合同化的碳大于呼吸消耗的碳,植物体内的 NSC 含量不断增加^[24];生长后期,光合能力下降,此时植物存储的 NSC 用于地上器官的生长,NSC 含量明显下降^[25];生长末期,养分转运回多年生器官,此时地下器官的 NSC 贮藏力达到较高水平,较高的 NSC 含量形成的细胞渗透压,能够提高植物的抗寒性,有利于植物在休眠期安全越冬^[26]。对于黑鳞顶冰花而言,多年生鳞茎是主要的养分库^[27],萌发会消耗鳞茎中储存的 NSC,导致苗期 NSC 含量较低。苗期过后黑鳞顶冰花进入生长旺期,叶片的形态结构和生理结构趋于完善,此时光合作用获取的碳超过了生长代谢消耗的碳,鳞茎内的 NSC 及其组分得到积累,含量升高。进入生长后期,此时叶片逐渐枯黄,光合能力下降,但种子生长发育需要消耗大量能量,鳞茎中 NSC 及其组分消耗量大于积累量,含量下降。当地上部叶片枯萎后,黑鳞顶冰花进入生长末期,此时其他部位的养分转运回鳞茎,鳞茎中 NSC 含量得到积累。高水平的 NSC 含量有助于增强细胞的耐寒性,并作为能量储备,促进次年黑鳞顶冰花的萌发生长,使其迅速恢复光合生产。

3.2 海拔变化对黑鳞顶冰花鳞茎 NSC 及其组分含量的影响

本研究发现,黑鳞顶冰花鳞茎的 NSC 及其组分含量随海拔变化存在差异,特别是在苗期和花期阶段,不同海拔间可溶性糖和 NSC 含量存在显著差异($P \leq 0.05$)。研究指出,在干旱和寒冷环境下,植物会在贮藏器官中积累更多的碳水化合物以提高对胁迫环境的适应性^[28]。水分是调控植物生长发育的核心限制性要素之一,一定程度的水分胁迫会触发植物内部生理机制的调整,影响新组织构建与生长过程中的碳分配,使得植物体内 NSC 含量增加^[29]。相反,当土壤水分条件充足时,植物的结构性组织不受碳供应限制,其积累的 NSC 含量会降低^[25]。本研究区位于伊犁河谷,春季高海拔地区的冰雪融水多于低海拔地区,因此,受高海拔土壤水分含量高的影响,苗期和花期阶段的黑鳞顶冰花鳞茎的 NSC 含量随海拔升高而降低。然而,在地上枯萎期阶段,鳞茎中 NSC 含量随海拔的升高而增加,这可能与两个因素有关:一是低温抑制结构性组织生长的假说,即随着海拔升高,环境温度降低,导致植物生长速率减缓,进而减少了植物对碳资源的直接需求,从而有利于 NSC 含量的增加^[30];二是碳“源-汇”效应,即植物在生长后期,高海拔地区的光合作用明显强于低海拔地区,叶片的光合作用产生大量的碳水化合物得到积累,而被呼吸作用消耗的能量相对较少,因此 NSC 含量随海拔升高而增加^[31-32]。对于黑鳞顶冰花这类早春类短命植物而言,夏季地上部分枯萎死亡时,温度普遍偏高,且气温随海拔变化差异不明显,因此温度对于这一特殊类群的影响较小,所以在地上枯萎期阶段鳞茎 NSC 含量的变化更可能是受碳“源-汇”效应的影响。此外,同一物候期不同海拔黑鳞顶冰花鳞茎的淀粉含量无显著差异,表明在整个营养周期内,海拔对鳞茎的淀粉代谢影响较小,淀粉(能量储备)和可溶性糖(直接利用)的相互转化过程相对稳定。

3.3 黑鳞顶冰花鳞茎的 NSC 代谢转化情况及影响因素

在进化过程中,植物对环境压力的适应方式可以分为资源获取型和防御型,NSC 及其组分的含量变化反映了植物的生存策略^[13]。例如,一些常绿阔叶树种和针叶树种在木质组织中的实质细胞储存了丰富的淀粉^[33],高淀粉含量利于木本植物迅速生长,此时 NSC 含量变化主要受淀粉含量的驱动^[34]。这表明,在较稳定环境中生存的草本植物或木本植物,其生存策略更偏向于资源获取型,对于这些植物来说,碳储存功能优于直接生理功能。然而,早春类短命植物,如猪牙花^[18]这类生存在早春低温胁迫环境中具有快速生长能力的小个

体类群,其抗胁迫能力较差。研究显示,在不同发育阶段猪牙花鳞茎的可溶性糖含量始终大于淀粉含量。可见,对于这类植物来说,NSC 的直接生理功能要优于长期碳储存功能,植物体内的 NSC 更倾向于以能直接调动利用的可溶性糖形式存在,而不是以淀粉的形式储存,这类植物的生存策略更倾向于资源防御型。因此,糖淀粉比是研究植物抗逆胁迫机制的有效指标^[35],其比值大小反映植物的适应性。本研究发现,不同海拔不同物候期黑鳞顶冰花均采取了防御型生长方式,鳞茎的糖淀粉比始终大于 1, NSC 代谢转化格局未受物候和海拔的影响,NSC 含量变化主要受可溶性糖含量的驱动。黑鳞顶冰花具有短暂的营养周期和旺盛的代谢能力,需要在早春的寒冷环境下完成生活过程,而可溶性糖主要作为一种生理调节物质,不仅能为植物提供快速的能量来源,还能保护细胞免受冻害^[36]。因此,可溶性糖多于淀粉的 NSC 代谢格局是黑鳞顶冰花应对环境变化所做出的适应性选择,这有利于其长期生存。这类植物在面对胁迫干扰时,可以根据其生长周期和环境条件的不同调整糖淀粉比,改变生长策略,以最大化其适应性和生存机会。

NSC 的代谢转化过程受环境^[37]、物种^[38]、基因型^[36]等多种因素影响,本研究显示,黑鳞顶冰花的 NSC 及其组分含量受到环境因素的显著影响,土壤有机质、土壤全磷、土壤含水量、土壤容重、光照强度、温度、湿度等因素对黑鳞顶冰花的生长和 NSC 的合成起着重要作用。这与前人结论一致,即环境因子的变化是植物生长和生存模式变化的驱动因素^[39-40]。研究表明,环境因子对黑鳞顶冰花的 NSC 及其组分含量的影响既有直接作用也有间接作用。例如,魏绪英等在对红花石蒜的研究中发现,不同发育阶段鳞茎内 NSC 含量与多种淀粉代谢相关酶的活性有关,淀粉和可溶性糖之间的动态平衡受到代谢酶活性的调控^[41]。温度、光照、水分及其他生态因子可以通过影响植物 NSC 代谢相关酶类的活性,进而调控植物的生长发育和 NSC 的代谢转化^[42]。然而,这些影响的具体机制尚不完全明确,需要进一步研究。

4 结论

本文以广泛分布于新疆伊犁河谷地区的黑鳞顶冰花为研究对象,分析了不同海拔不同物候期黑鳞顶冰花鳞茎的 NSC 及其组分含量的动态变化情况。研究发现,黑鳞顶冰花鳞茎的 NSC 及其组分含量随物候变化呈现先升高后降低再升高的趋势,且在较高海拔地区这种变化更为显著。不同海拔间,鳞茎的 NSC 和可溶性糖含量与海拔呈显著负相关,而淀粉含量随海拔变化不显著。土壤有机质、土壤全磷、土壤含水量、土壤容重、光照强度、温度、湿度等因素对 NSC 的合成代谢有显著影响。NSC 的代谢转化格局整体保持稳定,可溶性糖含量始终高于淀粉含量。黑鳞顶冰花鳞茎的 NSC 及其组分含量的物候动态及其对海拔的响应情况,均与早春类短命植物为适应其生存环境所采取的生长策略有关,不同海拔黑鳞顶冰花鳞茎 NSC 含量的动态变化主要受可溶性糖的影响。

参考文献 (References):

- [1] Tu W F, Li Y, Zhang Y M, Zhang L, Liu H Y, Liu C, Yang C H. Diminished photoinhibition is involved in high photosynthetic capacities in spring ephemeral *Berteroa incana* under strong light conditions. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(15): 1463-1470.
- [2] 周永斌,殷有,于凤英,郝占庆,叶吉. 长白山阔叶红松林早春植物的养分吸收与归还. *生态学杂志*, 2007, 26(6): 793-796.
- [3] 安如意,刘祥宏. 短命植物生态效应研究进展与展望. *分子植物育种*, 2023; 1-14. (2023-03-02). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230302.0940.002.html>.
- [4] 毛祖美,张佃民. 新疆北部早春短命植物区系纲要. *干旱区研究*, 1994, 11(3): 1-26.
- [5] 王爱霞,马婧婧,龚会蝶,范国安,王茂,赵红梅,程军回. 新疆一年生早春短命植物物种丰富度分布格局及其影响因素. *生物多样性*, 2021, 29(6): 735-745.
- [6] 梁静业,张芳,黄代红,吉乃提汗·马木提. 荒漠早春植物囊果草受精作用与胚胎发育的解剖结构. *种子*, 2023, 42(12): 38-44+51.
- [7] Peng M W, He H, Wang Z K, Li G F, Lü X H, Pu X Z, Zhuang L. Responses and comprehensive evaluation of growth characteristics of ephemeral plants in the desert - oasis ecotone to soil types. *Journal of Environmental Management*, 2022, 316: 115288.
- [8] Martínez-Vilalta J, Sala A N, Asensio D, Galiano L, Hoch G, Palacio S, Piper F I, Lloret F. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. *Ecological Monographs*, 2016, 86(4): 495-516.
- [9] Blumstein M, Oseguera M, Caso-McHugh T, Des Marais D L. Nonstructural carbohydrate dynamics' relationship to leaf development under varying environments. *New Phytologist*, 2024, 241(1): 102-113.

- [10] Gersony J T, Hochberg U, Rockwell F E, Park M, Gauthier P P G, Michele Holbrook N. Leaf carbon export and nonstructural carbohydrates in relation to diurnal water dynamics in mature oak trees. *Plant Physiology*, 2020, 183(4): 1612-1621.
- [11] Furze M E, Wainwright D K, Huggett B A, Knipfer T, McElrone A J, Brodersen C R. Ecologically driven selection of nonstructural carbohydrate storage in oak trees. *New Phytologist*, 2021, 232(2): 567-578.
- [12] Tixier A, Orozco J, Roxas A A, Earles J M, Zwieniecki M A. Diurnal variation in nonstructural carbohydrate storage in trees: remobilization and vertical mixing. *Plant Physiology*, 2018, 178(4): 1602-1613.
- [13] 吴妙兰, 官滢滢, 王艺颖, 刘悦, 何至杭, 张少纯, 曾睿楷, 莫其锋. 马占相思幼苗不同器官非结构性碳水化合物含量对磷添加的响应. *应用与环境生物学报*, 2024, 30(2): 247-253.
- [14] 康喜坤, 陈小红, 龚伟, 张腾驹. 圆叶玉兰叶片非结构性碳水化合物与氮、磷含量对海拔的响应. *生态学报*, 2019, 39(11): 4049-4055.
- [15] Fajardo A, Piper F I, Cavieres L A. Distinguishing local from global climate influences in the variation of carbon status with altitude in a tree line species. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20(2): 307-318.
- [16] 焦冬英, 杨春, 蔡传涛, 蔡志全. 不同海拔高度对星油藤叶片特性、植株生长及种子成分的影响. *热带作物学报*, 2016, 37(2): 365-371.
- [17] 韩大勇, 王继丰, 杨允菲, 张维. 放牧干扰和种内竞争对伊犁河谷黑鳞顶冰花种群空间分布格局的影响. *生态学报*, 2023, 43(20): 8556-8563.
- [18] 刘雪莲, 蒋明格, 朱俊义, 齐迹. 猪牙花更新芽年生育进程及鳞茎营养物质含量的变化. *沈阳农业大学学报*, 2023, 54(1): 46-52.
- [19] 胡汝骥. 中国天山自然地理. 北京: 中国环境科学出版社, 2004.
- [20] 王焯. 新疆早春短命及类短命植物的物候观测. *干旱区研究*, 1993, 10(3): 34-39.
- [21] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [22] 高俊凤. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [23] 王凯, 王欣, 张日升, 刘畅. 科尔沁沙地银中杨与白榆非结构性碳水化合物的季节动态比较. *生态学杂志*, 2024: 1-11. (2024-05-20). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/21.1148.Q.20240519.1331.006.html>.
- [24] Gruber A, Pirkebner D, Florian C, Oberhuber W. No evidence for depletion of carbohydrate pools in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) under drought stress. *Plant Biology*, 2012, 14(1): 142-148.
- [25] 章异平, 师志强, 竹磊, 焦会景, 王淳秋, 武靖, 徐军亮. 秦岭东段不同海拔栓皮栎粗根非结构性碳水化合物含量的季节动态. *生态学杂志*, 2021, 40(3): 712-720.
- [26] Ding X M, Yang Y F. Variations of water-soluble carbohydrate contents in different age class modules of *Leymus chinensis* populations in sandy and saline-alkaline soil on the Songnen Plains of China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2007, 49(5): 576-581.
- [27] Lapointe L. How phenology influences physiology in deciduous forest spring ephemerals. *Physiologia Plantarum*, 2001, 113(2): 151-157.
- [28] 王彪, 江源, 王明昌, 董满宇, 章异平. 芦芽山不同海拔白杆非结构性碳水化合物含量动态. *植物生态学报*, 2015, 39(7): 746-752.
- [29] 杨振亚, 周本智, 陈庆标, 葛晓改, 王小明, 曹永慧, 童冉, 石洋. 干旱对杉木幼苗根系构型及非结构性碳水化合物的影响. *生态学报*, 2018, 38(18): 6729-6740.
- [30] 周永斌, 吴栋栋, 于大炮, 隋琛莹. 长白山不同海拔岳桦非结构碳水化合物含量的变化. *植物生态学报*, 2009, 33(1): 118-124.
- [31] Richardson A D, Carbone M S, Keenan T F, Czimczik C I, Hollinger D Y, Murakami P, Schaberg P G, Xu X M. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytologist*, 2013, 197(3): 850-861.
- [32] 王书砚, 梁咏亮, 李静尧, 李小伟, 杨君珑. 贺兰山不同海拔青海云杉非结构性碳水化合物含量变化. *青海农林科技*, 2023(3): 72-76.
- [33] Tomasella M, Petrusa 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.
- [34] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 郎学东, 黄小波, 张志钧. 云南普洱季风常绿阔叶林主要树种非结构性碳水化合物变异分析. *林业科学*, 2017, 53(6): 1-9.
- [35] 王欣, 王凯, 张日升, 刘畅. 科尔沁沙地油松和赤松非结构性碳水化合物的季节变化. *生态学杂志*, 2024: 1-10. (2024-06-12). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/21.1148.Q.20240611.1845.014.html>.
- [36] Blumstein M, Hopkins R. Adaptive variation and plasticity in non-structural carbohydrate storage in a temperate tree species. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(8): 2494-2505.
- [37] Li M H, Xiao W F, Wang S G, Cheng G W, Cherubini P, Cai X H, Liu X L, Wang X D, Zhu W Z. Mobile carbohydrates in Himalayan treeline trees I. Evidence for carbon gain limitation but not for growth limitation. *Tree Physiology*, 2008, 28(8): 1287-1296.
- [38] 李娜妮, 何念鹏, 于贵瑞. 中国东北典型森林生态系统植物叶片的非结构性碳水化合物研究. *生态学报*, 2016, 36(2): 430-438.
- [39] 马玥, 苏宝玲, 韩艳刚, 吴星慧, 周旺明, 王庆伟, 周莉, 于大炮. 岳桦幼苗光合特性和非结构性碳水化合物积累对干旱胁迫的响应. *应用生态学报*, 2021, 32(2): 513-520.
- [40] Peltier D M P, Guo J, Nguyen P, Bangs M, Wilson M, Samuels-Crow K, Yocom L L, Liu Y, Fell M K, Shaw J D, Auty D, Schwalm C, Anderegg W R L, Koch G W, Litvak M E, Ogle K. Temperature memory and non-structural carbohydrates mediate legacies of a hot drought in trees across the southwestern USA. *Tree Physiology*, 2022, 42(1): 71-85.
- [41] 魏绪英, 张瑶, 马美霞, 姜雪茹, 陈慧婷, 吴靖, 杨玉, 蔡军火. 石蒜年生长周期内 NSC 及其代谢酶活性变化. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2024, 48(1): 106-114.
- [42] 李婷婷, 薛璟祺, 王顺利, 薛玉前, 胡凤荣, 张秀新. 植物非结构性碳水化合物代谢及体内转运研究进展. *植物生理学报*, 2018, 54(1): 25-35.