#### DOI: 10.20103/j.stxb.202410172538

张雯,臧永新,徐文轩,尹本丰,张静,张署军,彭兰,买买提明・苏来曼,劳系安,张元明.7年极端干旱对准噶尔荒漠盐生假木贼群落叶片非结构 性碳水化合物的影响.生态学报,2025,45(15): - .

Zhang W, Zang Y X, Xu W X, Yin B F, Zhang J, Zhang S J, Peng L, MAMTIMIN · Sulayman, Lao X A, Zhang Y M. Effects of 7-year extreme drought on leaf non-structural carbohydrates of *Anabasis salsa* community in Junggar desert. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(15): - .

## 7 年极端干旱对准噶尔荒漠盐生假木贼群落叶片非结 构性碳水化合物的影响

张 雯<sup>1,2,3,4</sup>, 臧永新<sup>2,3,4</sup>, 徐文轩<sup>2,3,5</sup>, 尹本丰<sup>2,3,4</sup>, 张 静<sup>2,3,4</sup>, 张署军<sup>2,3,4</sup>, 彭 兰<sup>2,3,4</sup>, 买买提明·苏来曼<sup>1,\*</sup>, 劳系安<sup>1</sup>, 张元明<sup>2,3,4</sup>

1 新疆大学生命科学与技术学院新疆生物资源基因工程重点实验室,乌鲁木齐 830046

2 中国科学院新疆生态与地理研究所荒漠与绿洲生态国家重点实验室 干旱区生态安全与可持续发展重点实验室,乌鲁木齐 830011

3 中国科学院新疆生态与地理研究所新疆干旱区生物多样性保育与应用重点实验室,乌鲁木齐 830011

4 中国科学院新疆生态与地理研究所伊犁植物园天山野果林生态系统新疆野外科学观测研究站,新源 835800

5 中国科学院新疆生态与地理研究所木垒野生动物生态监测实验站,木垒 831900

摘要:近年来,干旱半干旱地区极端干旱事件日益频繁并深刻影响着荒漠生态系统功能。植物叶片中的非结构性碳水化合物(NSC)可反映植物对水分亏缺的响应及适应程度,然而荒漠植物NSC对极端干旱事件的响应敏感性和适应策略仍有待研究。 以新疆准噶尔盆地东缘盐生假木贼(Anabasis salsa)群落为研究对象,通过连续7年减少60%降水量的野外控制实验模拟极端 干旱,探讨优势植物叶片NSC对干旱胁迫的响应敏感性与适应机制。结果表明:(1)准噶尔荒漠盐生假木贼群落不同物种叶片 NSC对极端干旱的响应敏感性不同。具体而言,琵琶柴(Reaumuria songarica)通过淀粉水解为可溶性糖抵御干旱,表现为淀粉 和NSC含量均显著减少,可溶性糖含量显著增加;盐生假木贼和博洛塔绢蒿(Seriphidium borotalensis)通过光合作用积累可溶性 糖和NSC来抵御干旱,表现为可溶性糖和NSC含量均显著增加,淀粉含量无显著变化;驼绒藜(Krascheninnikovia ceratoides)选择 将可溶性糖直接用于生长、防御、新陈代谢等活动以度过旱期,表现为可溶性糖含量显著减少,淀粉和NSC含量无显著变化; (2)整体而言,干旱胁迫导致群落水平叶片NSC含量显著增加,干旱胁迫作用于叶片NSC的途径主要分为两种,一是干旱直接 影响群落叶片NSC,群落中尽管有些物种NSC含量下降,但会被其他物种相对丰度和NSC含量上升的正协同效应所掩盖;二是 通过影响群落冠幅间接影响群落叶片NSC,干旱胁迫下,盐生假木贼群落整体倾向于采取降低冠幅的保守型资源策略来减少 NSC库的消耗,从而确保在资源胁迫条件下的生存。本研究可为降水变化背景下理解荒漠生态系统碳适应策略提供数据支持。 关键词:极端干旱:非结构性碳水化合物;荒漠植物;资源策略

# Effects of 7-year extreme drought on leaf non-structural carbohydrates of *Anabasis salsa* community in Junggar desert

ZHANG Wen<sup>1,2,3,4</sup>, ZANG Yongxin<sup>2,3,4</sup>, XU Wenxuan<sup>2,3,5</sup>, YIN Benfeng<sup>2,3,4</sup>, ZHANG Jing<sup>2,3,4</sup>, ZHANG Shujun<sup>2,3,4</sup>, PENG Lan<sup>2,3,4</sup>, MAMTIMIN • Sulayman<sup>1,\*</sup>, LAO Xian<sup>1</sup>, ZHANG Yuanming<sup>2,3,4</sup>

1 Xinjiang Key Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering, College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

2 Key Laboratory of Ecological Safety and Sustainable Development in Arid Lands, State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

基金项目:新疆维吾尔自治区重大科技专项资助项目(2023A01002)

收稿日期:2024-10-17; 网络出版日期:2025-00-00

<sup>\*</sup> 通讯作者 Corresponding author.E-mail: mamtimin@ xju.edu.cn

- 3 Xinjiang Key Laboratory of Biodiversity Conservation and Application in Arid Lands, Xinjiang Institute of Ecology and Geography Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China
- 4 Yili Botanical Garden Xinjiang Field Scientific Observation Research Station of Tianshan Wild Fruit Forest Ecosystem, Xinjiang Institute of Ecology and Geography Chinese Academy of Sciences, Xinyuan 835800, China
- 5 Mori Wildlife Monitoring and Experimentation Station, Xinjiang Institute of Ecology and Geography Chinese Academy of Sciences, Mori 831900, China

Abstract: In recent years, extreme drought events in arid and semi-arid regions have become more frequent and profoundly affected the desert ecosystem functions. Changes in the content of non-structural carbohydrates (NSC) in plant leaves can reflect the response and adaptation of plants to water deficit environments, however, the sensitivity and adaptation strategies of desert plant NSC to extreme drought events remain to be further studied. The Junggar Desert is an important part of the desert ecosystems of Central Asia, situated within the temperate arid climate zone, with low precipitation and uneven distribution, which contribute to the relatively simple species composition and sparse vegetation cover in the region. In this study, we conducted a field-controlled experiment in the Anabasis salsa community located at the eastern margin of the Junggar Basin in Xinjiang. The experiment simulated extreme drought events by reduced precipitation by 60% for seven consecutive years. Through this experiment, we analyzed the response patterns and adaptation mechanisms of leaf NSC in dominant plants to drought stress. We determined the content of non-structural carbohydrates in plant leaves by anthrone colourimetry and conducted related experiments to detect relevant factors, including community structure, soil water and nutrient content, to further clarify the pathways of drought stress on NSC in leaves of A. salsa communities. The results show that: (1) The sensitivity of leaf NSC to extreme drought varies among different species in the A. salsa community of the Junggar Desert. Specifically, Reaumuria songarica resisted drought through the hydrolysis of starch into soluble sugars, as evidenced by a significant decrease in both starch and NSC content, and a significant increase in soluble sugars content; Anabasis salsa and Seriphidium borotalensis withstand drought by accumulating soluble sugars and NSC through photosynthesis, showing a significant increase in both soluble sugars and NSC content, and no significant change in starch content; Krascheninnikovia ceratoides chose to use soluble sugars directly for growth, defense, metabolism and other activities to survive the drought period, showing a significant reduction in soluble sugar content and no significant changes in starch and NSC content; (2) Overall, drought stress led to a significant increase in NSC content of leaves at the community level, and the pathways of action of drought stress can be categorized into two ways; firstly, drought directly affected the NSC of leaves in the community, and although the NSC content of some species in the community declined, it would be overshadowed by the positive synergistic effect of increased relative abundance and increased NSC content in other species; secondly, drought indirectly affects the NSC of leaves in the community by affecting crown width. In the Anabasis salsa community, drought stress made the plants as a whole tend to adopt a conservative resource strategy of reducing crown width to reduce NSC pool depletion to conserve the resource, which can ensure the plant's survival under resource stress conditions. The strategy is manifested by a decrease in crown width and an increase in leaf NSC content at the community level. This study provides data support for understanding carbon adaptation strategies in desert ecosystems in the context of precipitation changes.

Key Words: extreme drought; non-structural carbohydrates; desert plants; resource strategy

近年来,全球变暖背景下水文循环加剧,导致极端气候事件发生频次显著增加<sup>[1-3]</sup>。日益严重和频繁的 极端干旱事件不仅显著降低了植被生产力,还导致陆地生态系统群落组成和地理分布进一步改变<sup>[4-5]</sup>。许多 研究已经从植物物候、功能性状、群落生产力分配和稳定性等方面阐述了降水变化对荒漠生态系统植物的影 响,但对长期干旱胁迫下荒漠植物非结构性碳水化合物响应与适应策略仍有待研究<sup>[6-8]</sup>。非结构性碳水化合 物(NSC)是植物光合作用后暂时储存的物质,其储量可以表示植物生长、存活以及抵御干旱等胁迫可用能量 的物质水平。探究干旱胁迫下荒漠植物 NSC 含量变化有助于增加植物对环境变化生理响应和适应的了解, 并为预测气候变化下荒漠生态系统结构和功能提供科学参考。

3

植物通过光合作用将 CO<sub>2</sub>和水合成碳水化合物,根据碳水化合物在植物体内的存在形式,将其划分为结构性碳水化合物和非结构性碳水化合物。NSC 是植物碳储存的主要形式,由可溶性糖(蔗糖、果糖等)和淀粉组成。可溶性糖是植物代谢、碳水化合物运输和利用所必需的,它们的渗透调节功能确保了植物在不同环境下的生长发育,同时还是植物适应环境的"糖信号"<sup>[9—10]</sup>。相对而言,淀粉并不直接参与植物生长,但它是可溶性糖的重要来源,两者间可以互相转化,调节碳供需关系,改变碳代谢水平<sup>[11]</sup>。NSC 作为植物适应性的重要指标,不仅可以介导压力下的生存<sup>[12]</sup>,还可以支持环境条件改善后的再生长<sup>[13]</sup>。

在荒漠生态系统中,水分是限制植物生长的首要因子,当植物受到水分亏缺逆境影响时,其可通过调控自身 NSC 含量来维持生理生长活动<sup>[14-15]</sup>。在干旱胁迫下,不同植物 NSC 含量的变化趋势并不统一,可能增加 (水分限制引起植物 NSC 含量增加,使植物维持渗透压以应对干旱);可能减少(干旱导致植物光合作用受限,使其消耗储存的 NSC 来维持生存);可能先增加后减少(由于植物生长先于光合停止,导致了 NSC 含量前期 的积累和后期的消耗);也可能先减少后增加(干旱导致植物消耗 NSC,植物增加其碳储备水平以抵御胁 迫)<sup>[5]</sup>,不同的变化趋势,体现出植物 NSC 响应干旱不同的策略。以往对于 NSC 动态过程的研究仍主要聚焦 于森林或草原生态系统,而对于荒漠灌丛 NSC 的相关研究相对较少<sup>[16-17]</sup>。为了更全面地了解干旱胁迫下不 同物种 NSC 的变化规律,需要在不同的生态系统开展更广泛的研究,尤其是在极端气候事件出现频次增加且 对气候变化具有高度敏感性的荒漠生态系统<sup>[18-19]</sup>。

准噶尔荒漠是中亚荒漠生态系统的重要组成部分,属于温带干旱气候区,降水量少且分布不均,造成了当地物种组成相对简单且盖度相对稀疏的植被特征<sup>[20]</sup>。本研究以新疆准噶尔盆地东缘盐生假木贼群落为研究 对象,通过控制降水的干旱模拟实验,拟探究不同物种 NSC 对干旱胁迫的响应,并提出以下两点假设:(1)群 落不同物种叶片 NSC 对极端干旱的适应策略不同;(2)干旱胁迫下,群落水平叶片 NSC 含量呈上升趋势。

#### 1 材料和方法

#### 1.1 研究区概况

研究地点位于准噶尔盆地东缘,木垒县城东北部约80 km 处的中国科学院新疆生态与地理研究所木垒木 垒野生动物生态监测实验站(44.04 °N, 90.99 °E)。该区域处于准噶尔盆地东缘的山前洪积、冲积平原,地势 平坦,平均海拔800—1000 m<sup>[21]</sup>。研究区为典型的温带大陆性气候,7月平均气温为20℃,1月平均气温为 -15℃,年均降水量约为150 mm,降水分布不均,且主要集中在冬季和春季<sup>[22]</sup>。土壤类型以壤质荒漠灰钙土 为主,局部地区砾质性较强<sup>[21]</sup>。实验开始前采集土壤样本进行分析,获得土壤本底理化性质:土壤平均全氮 含量为(0.50±0.01)g/kg,全磷含量为(0.56±0.05)g/kg,全钾含量为(17.84±0.20)g/kg,速效氮含量为(9.09± 0.74)mg/kg,速效磷含量为(10.27±1.84)mg/kg,速效钾含量为(235.98±43.20)mg/kg。经方差检验,不同样 方内相同土层间土壤理化性质无显著差异,表明试验区域选择合理,样地土壤类型较为均一。研究区植物群 落物种组成简单且低矮稀疏,盖度一般在20%以下。建群植物由旱生灌木及草本植物组成。其中优势种群 为小半灌木——盐生 假木贼(Anabasis salsa)、博洛塔 绢蒿(Seriphidium borotalensis),伴生种有琵琶柴 (Reaumuria songarica)、驼绒藜(Krascheninnikovia ceratoides)。草本类以一年生植物为主,常见的有角果藜 (Ceratocarpus arenarius)、车前(Plantago minuta)、四齿芥(Tetracme quadricornis)等<sup>[20]</sup>。

#### 1.2 实验设计

本研究依托中国科学院新疆生态与地理研究所木垒野生动物生态监测实验站进行。实验于 2016 年 4 月—2023 年 9 月进行,实验之处选择一处地势平坦、相对均质、封育 3a 的禁牧区为研究样地。实验设置减雨 60%和对照处理,每个处理共设置 5 个重复,每个重复由 4 个面积为 3 m × 3 m 的样方组成,分别为样方 A、样 方 B、样方 C、样方 D,样方 A 用于植被调查,样方 B 用于植物样品采集,样方 C 用于土壤样品采集,样方 D 作 为备用。每个样方间隔至少1m,消除互相干扰和实验过程中践踏的扰动。遮雨棚由高透光"V"形聚碳酸酯板、PVC 管和铁制框架组成,聚碳酸酯板呈栅格状倾斜 15°排列在铁制框架上,遮雨棚短端高 0.5 m,长端高 1.2 m。板条下部连接 PVC 管,将雨水收集至 PVC 管两端水桶内。聚碳酸酯板遮挡的面积比例即为降水减少比例。遮雨棚距地表最低处为 50 cm,以保证近地表空气流通。为避免边缘效应,每个遮雨棚的面积为 3 m × 3 m。样方中心 2 m × 2 m 为采样区域,周边设有 0.5 m 缓冲区以减小边缘效应。每个样方四周挖取壕沟,以阻止坡面径流对减雨效果的影响。

1.3 样品采集

2023 年 8 月,调查并记录样方 A 内盐生假木贼、博洛塔绢蒿、琵琶柴、驼绒藜的株数、高度和冠幅,其中冠 幅取东西向和南北向灌丛垂直投影宽度的平均值,用钢卷尺测量。在样方 B 中对上述优势物种进行叶片采 集。每个物种选取 3—10 株健康植株,获取植物从上往下数第 2—3 片叶片,混合均匀,带回实验室于 105 ℃ 杀青 30 min,65 ℃烘干至恒质量备用。在样方 C 中进行土样采集,用直径为 3 cm 的土钻随机选取 5 个取样 点取样混合成一个土样,取样深度分别为 0—5 cm,5—10 cm,10—20 cm,选取 1 kg 土样装入自封袋内,用冰 袋保存带回实验室,通过 2 mm 的筛子去除植物根部和石子,于室内风干后分析其理化性质。

1.4 非结构性碳水化合物成分测定

将植物样品使用球磨仪(MM400,北京润恒奥仪器仪表设备有限公司,北京)充分粉碎,测定植物中淀粉 和可溶性糖及其组分含量。参考 Zhang<sup>[23]</sup>等的方法:称取 0.1 g 植物样品于 10 mL 离心管中,加入 5 mL 80% 乙醇溶液,80℃ 水浴浸提 30 min,冷却至室温后于 3500 r/min 下离心 10 min,重复提取 3 次,转移上清液至 25 mL容量瓶中并定容,得到可溶性糖提取液。继续向沉淀中加入 2 mL 蒸馏水,沸水浴 10 min 进行糊化,冷 却后加入浓度为 30% 的高氯酸溶液 2 mL,搅拌提取 20 min 后加 4 mL 蒸馏水混勾,以 4000 r/min 离心 10 min,转移上清液至 50 mL 容量瓶,再向沉淀中加入浓度为 30% 的高氯酸溶液 2mL,重复提取后转移上清液, 进一步水洗沉淀 3 次后混合上清液并定容,得到淀粉提取液。将 1 mL 可溶性糖提取液和 5 mL 蒽酮试剂在 90℃水浴中反应 15 min,冷却后,采用紫外分光光度计(723S,上海佑科仪器仪表有限公司,上海)在 620 nm 处 测定吸光度用于可溶性糖定量。取 1 mL 可溶性糖提取液,加入 1 mL KOH(7.6mol/L)溶液,令其于沸水浴中 反应 10 min,冷却后加入 5 mL 蒽酮试剂,并使溶液在 90℃下反应 15 min,在 620 nm 处测定吸光度用于蔗糖定 量。另取 1 mL 可溶性糖提取液,加入 5 mL 蒽酮试剂干室温下反应 90 min,在 620 nm 处测定吸光度用于果糖 定量。将 1 mL 淀粉提取液与 5 mL 蒽酮试剂混合,并在 90℃下反应 15 min,冷却后在 620 nm 处测量吸光度用 于淀粉定量。通过构建标准曲线计算淀粉和可溶性糖及其组分含量。NSC 含量为可溶性糖和淀粉含量的总 和,群落 NSC<sub>CWN</sub>按物种相对丰度加权。

1.5 土壤理化性质

在对照和降水处理样方内,在土壤深度 20 cm 处安装土壤湿度传感器(Em50, Decagon, Pullman, WA, USA)监测土壤体积含水量(SWC)。土壤全氮测定采用凯氏定氮法,土壤全磷测定采用钼锑比色法,土壤全 钾测定采用火焰光度法。速效氮测定采用碱解扩散法,速效磷测定采用碳酸氢钠比色法,速效钾测定采用火 焰光度法<sup>[24]</sup>。土壤含水量、土壤全量养分和速效养分取三个土层的平均值。

#### 1.6 数据处理

采用双因素方差分析,评估降水处理和不同物种对植物 NSC 及其组分含量的单因素和交互作用,当双因素方差分析结果显著时,使用最小显著差异(LSD)法进行多重比较分析。为了进一步探讨干旱胁迫对盐生假木贼群落叶片 NSC 的影响,本研究首先借助"randomForest"和"ggpmisc"包进行随机森林回归模型分析筛选出关键环境因子,其次依据方差膨胀因子(Variance inflation factor, VIF)进行共线性检验剔除高共线性环境因子,并利用"piecewiseSEM"、"nlme"和"lme4"包构建分段式结构方程模型,其中,模型中的土壤全量养分(全氮、全磷)和速效养分(速效氮和速效磷)为复合变量,绘图使用"ggplot2"包。以上分析均借助 R(版本 4.4.0) 完成。

#### 2 结果与分析

#### 2.1 干旱胁迫对群落叶片 NSC 的影响

不同物种叶片之间 NSC、淀粉、可溶性糖(蔗糖和果糖)含量均存在显著差异,且干旱处理和物种均对其存在显著的交互作用(P<0.05,表1)。在群落水平而言,干旱处理显著提高了 NSC 和可溶性糖的含量,包括 蔗糖和果糖(P<0.05),但是对淀粉无显著影响(图1)。

表 1 不同处理、物种对荒漠优势灌木叶片非结构性碳水化合物各组分含量及其比值影响的双因素方差分析 Table1 Two-way ANOVA results on the impact of different treatments and species on the leaf non-structural carbohydrate content and its proportion of desert dominant shrubs

因素 Factors	P								
	非结构性碳水 化合物 NSC Non-structural carbohydrates	淀粉 St Starch	可溶性糖 SS Soluble sugar	蔗糖 Suc Sucrose	果糖 Fru Fructose	可溶性糖/淀粉 SS/St Soluble sugar/ starch			
干旱 Drought	0.07616	0.154867	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001			
物种 Species	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001			
干旱×物种 Drought×species	< 0.01	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001			





Fig.1 Effect of drought stress on the leaf  $NSC_{cwm}$  (the contents of non-structural carbohydrates, starch, soluble sugar, sucrose and fructose, and soluble sugar/starch ratio) of the community

\*表示处理间在 P<0.05 水平上差异显著, \*\*表示在 P<0.01 水平上差异显著, \*\*\*表示在 P<0.001 水平上差异显著

#### 2.2 干旱胁迫对不同物种叶片 NSC 的影响

不同物种植物叶片 NSC 及其各组分含量对干旱胁迫的响应敏感性不同(图 2)。干旱胁迫下,盐生假木 贼、博洛塔绢蒿和琵琶柴的可溶性糖、蔗糖、果糖含量均显著增加,且琵琶柴的响应最为敏感,但驼绒藜却显著 降低(P<0.05,表 2,图 2);干旱胁迫仅使琵琶柴淀粉含量显著降低,盐生假木贼、博洛塔绢蒿、驼绒藜的淀粉 含量均无显著变化(P<0.05,表2,图2);此外,干旱胁迫下,盐生假木贼和驼绒藜的 NSC 含量无显著变化,博 洛塔绢蒿 NSC 含量显著增加,琵琶柴 NSC 含量显著降低(P<0.05,表2,图2)。极端干旱发生时,四个物种中 琵琶柴叶片的淀粉和可溶性糖(包括蔗糖和果糖)的响应敏感性最强,驼绒藜的最弱(图2)。

表 2 干旱处理对不同物种叶片非结构性碳水化合物各组分含量及其比值的主要影响

Table 2 The major effects of drought treatments on the content of components of leaf non-structural carbohydrates and their ratios in different species

物种 Species	非结构性碳 水化合物 NSC Non-structural carbohydrates	淀粉 St Starch	可溶性糖 SS Soluble sugar	蔗糖 Suc Sucrose	果糖 Fru Fructose	可溶性糖/淀粉 SS/St Soluble sugar/ starch
盐生假木贼 Anabasis salsa	1	_	<b>↑</b> ***	<b>↑</b> **	↑ ***	↑ *
博洛塔绢蒿 Seriphidium borotalensis	↑ ***	_	↑ ***	↑ ***	↑ ***	↑ **
琵琶柴 Reaumuria songarica	↓ *	↓ ***	↑ ***	↑ ***	↑ ***	↑ ***
驼绒藜 Krascheninnikovia ceratoides	$\downarrow$	_	↓ ***	↓ ***	↓ ***	↓ ***

\*表示处理间在 P<0.05 水平上差异显著, \*\*表示在 P<0.01 水平上差异显著, \*\*\*表示在 P<0.001 水平上差异显著



图 2 不同物种叶片 NSC(非结构性碳水化合物、淀粉、可溶性糖、蔗糖和果糖含量及可溶性糖/淀粉比值)对干旱胁迫的响应 Fig.2 Response of the leaf NSC (the contents of non-structural carbohydrates, starch, soluble sugar, sucrose and fructose, and soluble sugar/

#### starch ratio) to drought stress in different species

A. s. ; Anabasis salsa(盐生假木贼); S. b. ; Seriphidium borotalensis(博洛塔绢蒿); R. s. ; Reaumuria songarica(琵琶柴); K. c. ; Krascheninnikovia ceratoides(驼绒藜); 水平误差条表示 95%的置信区间; 黑色实心表示响应显著(P<0.05), 空心表示响应不显著; 不同小写字母表示不同物种间存在显著差异(P<0.05)

#### 2.3 群落叶片 NSC 与环境因子的关系

随机森林评估结果显示,土壤水含量、土壤养分含量(氮、磷、钾)以及植物冠幅共同影响了群落叶片部分 非结构性碳水化合物及其组分含量,其中土壤水含量和植物冠幅是影响群落水平植物叶片 NSC 和可溶性糖 含量的最关键因素(图 3)。具体而言,群落 NSC 和可溶性糖含量与土壤含水量以及植物冠幅均呈显著的负 相关关系(*P*<0.05,图 3)。



**图 3 随机森林评估影响群落叶片 NSC 含量**(非结构性碳水化合物、淀粉、可溶性糖、蔗糖和果糖含量及可溶性糖/淀粉比值)的关键环境 因子

Fig.3 Random forest assessment of key environmental factors affecting leaf NSC content (the contents of non-structural carbohydrates, starch, soluble sugar, sucrose and fructose, and soluble sugar/starch ratio) in communities

SS:可溶性糖;Suc:蔗糖;Fru:果糖;SS/St:可溶性糖/淀粉;NSC:非结构性碳水化合物;St:淀粉;SWC:土壤含水量;TN:土壤全氮;TP:土壤全 磷;TK:土壤全钾;AN:土壤速效氮;AP:土壤速效磷;AK:土壤速效钾;CW:植物冠幅;圆圈表示环境因子重要性;蓝色表示正相关,红色表示 负相关;阴影部分表示 95%的置信区间;图中土壤含水量、土壤全量养分和速效养分取三个土层平均值,植物冠幅和非结构性碳水化合物按 物种相对丰度加权取群落加权平均值

#### 2.4 土壤含水量对群落叶片 NSC 的影响途径

结构方程模型结果显示,与随机森林结果一致,土壤含水量能够直接影响盐生假木贼群落的 NSC 含量(路径系数=-0.371),或通过影响植物冠幅对 NSC 产生间接负面影响,也可以通过影响土壤速效养分对 NSC 产生间接负面影响,土壤速效养分能够对群落 NSC 产生直接积极影响(图 4)。整体而言,土壤含水量对盐生 假木贼群落 NSC 含量产生负面影响,总效应为-0.741(图 4),模型各变量共同解释了群落非结构性碳水化合物含量变异的 60%(图 4)。

#### 3 讨论

干旱主要是由于降雨量一段时间(如一个季节或一年)低于正常水平造成的,几乎所有气候带都会发生干旱<sup>[25]</sup>,为适应水分环境变化,植物会根据自身需求和水资源可用性对生理活动进行权衡取舍,而持续的极



图 4 土壤含水量对群落叶片非结构性碳水化合物含量影响途径的结构方程模型

### Fig.4 Structural equation model analyses of the pathways of soil moisture content on the leaf non-structural carbohydrates content of the community

灰色箭头表示正效应,黑色箭头表示负效应;箭头旁的数字表示路径系数;\*表示 P<0.05,即响应显著;R<sup>2</sup>表示模型对该变量的解释度;图中土壤含水量、土壤全量养分和速效养分取三个土层平均值,植物冠幅和非结构性碳水化合物按物种相对丰度加权取群落加权平均值

端干旱可能突破植物生理响应的阈值,最终导致植物个体死亡,导致群落结构发生改变<sup>[26]</sup>。NSC 为植物生长 和代谢提供能量,分析植物组织中 NSC 及其组分含量的变化有助于了解植物的碳平衡动态以及对环境变化 的响应和适应策略<sup>[27]</sup>。在不利的环境条件下,植物组织中储存的 NSC 是至关重要的。例如,许多树种在干 旱季节调动储存的 NSC 来满足植物的代谢需求<sup>[16]</sup>。本研究发现,面对极端干旱事件,植物的适应机制表现 出明显的物种特异性,不同物种在进行碳的储备和分配时采取了不同的策略抵御水分胁迫。

3.1 干旱胁迫对不同物种叶片 NSC 的影响

NSC 通常被用作能量储存的衡量标准,其含量和分配变化通常能够反映植物的碳供应状况以及其对环境 变化的适应策略<sup>[28]</sup>。可溶性糖在植物渗透调节、信号传导以及气穴化修复中扮演着重要的角色,可作为渗透 调节物质以降低植物水势、维持细胞膨压,从而促进植物对水分的吸收<sup>[29]</sup>。Silva<sup>[30]</sup>等在对麻疯树的有机和 无机溶质在干旱时渗透调节作用的研究中也指出,可溶性糖含量随着水分的亏缺而增加,并强调了所有溶质 中可溶性糖对渗透调节作用的贡献最大。干旱胁迫下,植物可溶性糖含量增加的途径可以分为两种,一种是 通过淀粉水解转化,另外一种是通过光合作用直接合成为可溶性糖<sup>[31-33]</sup>,两种途径也代表了植物不同的适应 策略。

通常情况下,干旱会使植物体内的淀粉转化为可溶性糖,从而淀粉含量降低,可溶性糖含量增高<sup>[31]</sup>。本研究结果表明,长期的干旱使得琵琶柴可溶性糖(蔗糖、果糖含量)以及可溶性糖与淀粉含量的比值均显著增加,淀粉和 NSC 含量显著降低(表 2,图 2,图 5)。许多研究也得到类似的结果,比如,He<sup>[5]</sup>等在对 52 个树种的 meta 分析中发现随着干旱持续时间的延长,叶片中淀粉含量下降和可溶性糖含量增加现象,Zhang<sup>[34]</sup>等在 对刺槐(*Robinia pseudoacacia*)的研究中发现,干旱处理下刺槐淀粉含量显著降低,可溶性糖含量显著增加。此外,值得一提的是,植物叶片可溶性糖和淀粉含量之间的转换并不是等比例的,琵琶柴的可溶性糖的增加量 少于淀粉的减少量(图 2)。有研究表明,干旱胁迫下琵琶柴出现落叶反应<sup>[35]</sup>,这是一种基于"水力分割理论"的植物体保全机制,即植物的长期生存受益于在干旱胁迫下脱落部分末端器官,可以减少水分和碳水化合物的进一步消耗,从而保护碳成本更高的近端器官<sup>[36—37]</sup>。植物在叶片脱落前,还可以将其 NSC 转移至其他器官,通过这种补偿作用可以降低植株整体碳饥饿的可能性,这可能是琵琶柴叶片 NSC 下降以及可溶性糖的增加量少于淀粉的减少量的原因之一<sup>[38]</sup>。

相比于琵琶柴,盐生假木贼和博洛塔绢蒿采取的策略有所不同。本研究中,长期干旱胁迫使得盐生假木 贼和博洛塔绢蒿叶片可溶性糖、NSC含量以及可溶性糖与淀粉含量的比值均显著增加,但淀粉含量无显著变 化(表2,图2,图5)。以上结果说明盐生假木贼和博洛塔绢蒿主要也是通过增加可溶性糖来调节细胞渗透 压,促进木质部中水分的传导,以适应干旱环境。但盐生假木贼和博洛塔绢蒿叶片可溶性糖并非主要来自淀 粉的转化,而是光合作用的直接合成(图5)。Fang<sup>[39]</sup>等同样发现青杨树(*Populus pseudo-simonii*)叶片可溶性 糖含量与干旱胁迫程度呈正相关,而淀粉含量基本保持稳定。此外,陈图强<sup>[33]</sup>等在研究干旱处理下梭梭

(*Haloxylon ammodendron*)的水力性状和 NSC 动态时也发现, 梭梭同化枝的 NSC 和可溶性糖含量均显著增加, 并证实梭梭可以在一定的干旱胁迫下尽可能维持气孔导度以保证光合固碳, 从而导致可溶性糖含量的上升。 这表明, 盐生假木贼和博洛塔绢蒿在遇到干旱胁迫时并未完全关闭气孔, 而是采取"忍耐"干旱的策略, 继续 通过光合作用积累可溶性糖和 NSC 进行渗透压调节, 并为代谢、繁殖以及干旱后的再生长等活动提供能量 (图 5), 这种适应策略可以保证旱季以及旱后修复中充足的碳供应, 有效提高了植物的存活率<sup>[40]</sup>。



图 5 不同物种应对干旱胁迫的适应策略 Fig.5 Adaptation strategies of different species to drought stress

相比于上述 3 个物种, 驼绒藜采取的策略截然不同。干旱胁迫下, 驼绒藜叶片可溶性糖含量不增反而显 著降低, 淀粉含量无显著变化(表 2,图 2,图 5)。这表明驼绒藜并没有选择积累可溶性糖来维持渗透压平衡, 而是将其直接用于为生长、防御、新陈代谢等活动供能以抵御干旱胁迫(图 5)。"最优分配理论"和"功能平 衡假说"表明, 植物会将更多的资源分配给参与吸收有限资源的器官, 如果限制植物生长的因素来自地下, 如 水资源, 那么植物会将更多的碳分配给根系来缓解干旱胁迫<sup>[41]</sup>。Liu<sup>[42]</sup>等使用同位素标记技术证实了干旱胁 迫期间植物增加光合产物向根部的分配, 此外还指出 NSC 向根部器官分配极为迅速, 根部的 NSC 可以促进细 根伸长以及根表面积增加以应对土壤水分亏缺, 这可能是导致驼绒藜叶片可溶性糖及 NSC 含量下降的原因 之一。其他研究也表明,杉木(Cunninghamia lanceolata)面对干旱胁迫时会增加叶片可溶性糖向细根的分配, 叶片可溶性糖含量呈下降趋势<sup>[43]</sup>,此外席艳丽<sup>[44]</sup>等发现随着干旱胁迫程度的增加,驼绒藜地下生物量和根 冠比稳定上升,这也可能间接的说明了导致驼绒藜叶片可溶性糖及 NSC 含量下降的原因。根据"生物因子数 量统计学假说",生物胁迫可以被干旱胁迫放大,也可以放大干旱胁迫,例如干旱促使昆虫群体数量增加,而 这种趋势又导致该群体食物需求量的增加,进一步扩大了干旱胁迫的影响<sup>[45]</sup>。Chen<sup>[40]</sup>等在对内蒙古草原两 种优势植物的研究中发现,干旱胁迫下大针茅(Stipa grandis)会消耗 NSC 合成酚类物质抵御食草动物啃食或 病原体侵扰,这也可能是驼绒藜可溶性糖及 NSC 的下降的另一种原因。

#### 3.2 干旱胁迫对盐生假木贼群落叶片 NSC 的影响

植物 NSC 是在光合作用中产生,并对维持植物所有生命阶段的生理代谢至关重要<sup>[46]</sup>。由于它们在植物 功能中的核心地位,NSC 已被用于植物模型中来表现新陈代谢、植物对极端气候的脆弱性、物种栖息地范围变 化以及物种灭绝风险等<sup>[47]</sup>。本研究中,整体而言,长期干旱胁迫导致盐生假木贼群落的 NSC、可溶性糖(包括 蔗糖和果糖)以及可溶性糖和淀粉含量的比值均显著增加,淀粉含量无显著变化(图1),说明在群落水平上, 植物主要通过积累可溶性糖及 NSC 来应对干旱胁迫。

由于物种间遗传背景、生长形式及进化时间的不同,植物的生理生化过程、水资源利用方式以及碳动态等 方面均存在显著差异,例如,盐生假木贼和博洛塔绢蒿在长期干旱条件下可以维持更高的 NSC 浓度水平,但 琵琶柴和驼绒藜 NSC 浓度却呈现下降的趋势(表 2,图 2,图 5)。较高的 NSC 水平可以让植物具有更强的补 偿性生长能力,这种能力也确保了它们对水分亏缺逆境耐受性更强,在应对干旱胁迫中时具有更强的竞争 力<sup>[48]</sup>。一项有关干旱对草原生态系统 NSC 影响的研究也指出,长期干旱胁迫下,草地采取积累 NSC 的适应 策略来提高群落抗旱性以改善生存能力,群落水平叶片 NSC 含量呈上升趋势<sup>[17]</sup>。因此,在盐生假木贼群落 中,尽管有些物种 NSC 含量下降,但这种变化会被其他物种 NSC 含量增加和相对丰度上升的正协同效应掩 盖,干旱最终导致群落水平叶片 NSC 含量增加。

随机森林回归模型和 SEM 模型表明,干旱胁迫影响群落叶片 NSC 的途径主要分为两种,土壤含水量可 直接影响群落 NSC,也可以通过影响植物冠幅,进一步影响群落叶片 NSC 含量(图 3,图 4)。值得注意的是, 土壤含水量下降会抑制植物生长,导致植物冠幅下降,群落水平叶片 NSC 含量增加(图 3,图 4)。在干旱胁迫 下,群落内植物整体倾向于采取降低冠幅或生产力的保守策略来减少 NSC 库消耗,符合"资源经济学假说", 即在资源匮乏的环境中植物往往进化出保守型性状以保护资源,从而确保在低资源条件下的生存<sup>[40]</sup>。植物 获取和利用资源的策略在决定植物碳动态和生存能力中发挥重要作用,更多的资源保守型物种有助于群落稳 定<sup>[49-50]</sup>,在对气候变化的预测中,约 90%的模型显示了相同的变化方向,即长期干旱可能会使生产力较低、 多样性较低的生态系统取代生产力较高、多样性较高的生态系统<sup>[51-52]</sup>。Song<sup>[17]</sup>等的研究也表明,在降水减 少的情况下,草原生态系统选择更为保守的资源策略,即降低株高和 ANPP 以减少 NSC 消耗,适应气候改变, 证实了干旱期间植物在生长和 NSC 储存方面的权衡。

#### 4 结论

本研究通过模拟极端干旱实验测定不同处理下准噶尔荒漠盐生假木贼群落叶片 NSC 及其各组分的含量,探讨了荒漠植物对干旱胁迫的适应策略。研究结果表明:(1)不同物种在应对干旱胁迫时采取的碳适应策略存在显著差异,其中琵琶柴通过淀粉水解转化为可溶性糖抵御干旱,盐生假木贼和博洛塔绢蒿则继续通过光合作用积累可溶性糖和 NSC 来改善生存能力,而驼绒藜选择将可溶性糖直接用于为生长、防御、新陈代谢等活动供能以度过旱期;(2)整体而言,盐生假木贼群落通过增加 NSC 含量抵御干旱胁迫,维持群落稳定。

#### 参考文献(References):

[1] Benjamin D, Por H H, Budescu D. Climate change versus global warming: who is susceptible to the framing of climate change? Environment and

Behavior, 2017, 49(7): 745-770.

- [2] Jiang P, Liu H Y, Piao S L, Ciais P, Wu X C, Yin Y, Wang H Y. Enhanced growth after extreme wetness compensates for post-drought carbon loss in dry forests. Nature Communications, 2019, 10(1): 195.
- [3] Cai W J, Fanzo J, Glaser J, Lowe R, Lusambili A M, Marks E. Views on climate change and health. Nature Climate Change, 2024, 14: 419-423.
- [4] Zhang F Y, Quan Q, Ma F F, Tian D S, Hoover D L, Zhou Q P, Niu S L. When does extreme drought elicit extreme ecological responses? Journal of Ecology, 2019, 107(6): 2553-2563.
- [5] He W Q, Liu H Y, Qi Y, Liu F, Zhu X R. Patterns in nonstructural carbohydrate contents at the tree organ level in response to drought duration. Global Change Biology, 2020, 26(6): 3627-3638.
- [6] Esch E H, Lipson D A, Cleland E E. Invasion and drought alter phenological sensitivity and synergistically lower ecosystem production. Ecology, 2019, 100(10): e02802.
- [7] Zang Y X, Ma J Y, Zhou X B, Tao Y, Yin B F, Zhang Y M. Extreme precipitation increases the productivity of a desert ephemeral plant community in Central Asia, but there is no slope position effect. Journal of Vegetation Science, 2021, 32(5): e13077.
- [8] Zhang L, Gao J, Zhao R, Wang J, Hao L, Wang M. Forb stability, dwarf shrub stability and species asynchrony regulate ecosystem stability along an experimental precipitation gradient in a semi-arid desert grassland. Plant Biology, 2024, 26(3): 378-389.
- [9] Li L, Sheen J. Dynamic and diverse sugar signaling. Current Opinion in Plant Biology, 2016, 33: 116-125.
- Blum A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. Plant, Cell & Environment, 2017, 40(1): 4-10.
- [11] Furze M E, Huggett B A, Aubrecht D M, Stolz C D, Carbone M S, Richardson A D. Whole-tree nonstructural carbohydrate storage and seasonal dynamics in five temperate species. New Phytologist, 2019, 221(3): 1466-1477.
- [12] Piper F I, Paula S. The role of nonstructural carbohydrates storage in forest resilience under climate change. Current Forestry Reports, 2020, 6 (1): 1-13.
- [13] Sadras V O, Fereres E, Borrás L, Garzo E, Moreno A, Araus J L, Fereres A. Aphid resistance: an overlooked ecological dimension of nonstructural carbohydrates in cereals. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 937.
- [14] Jia X, Zha T S, Gong J N, Wang B, Zhang Y Q, Wu B, Qin S G, Peltola H. Carbon and water exchange over a temperate semi-arid shrubland during three years of contrasting precipitation and soil moisture patterns. Agricultural and Forest Meteorology, 2016, 228: 120-129.
- [15] Biederman J A, Scott R L, Arnone J A III, Jasoni R L, Litvak M E, Moreo M T, Papuga S A, Ponce-Campos G E, Schreiner-McGraw A P, Vivoni E R. Shrubland carbon sink depends upon winter water availability in the warm deserts of North America. Agricultural and Forest Meteorology, 2018, 249: 407-419.
- [16] Hoch G, Richter A, Körner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. Plant, Cell & Environment, 2003, 26(7): 1067-1081.
- [17] Song L, Luo W T, Griffin-Nolan R J, Ma W, Cai J P, Zuo X A, Yu Q, Hartmann H, Li M H, Smith M D, Collins S L, Knapp A K, Wang Z W, Han X G. Differential responses of grassland community nonstructural carbohydrate to experimental drought along a natural aridity gradient. Science of the Total Environment, 2022, 822: 153589.
- [18] Poulter B, Frank D, Ciais P, Myneni R B, Andela N, Bi J, Broquet G, Canadell J G, Chevallier F, Liu Y Y, Running S W, Sitch S, van der Werf G R. Contribution of semi-arid ecosystems to interannual variability of the global carbon cycle. Nature, 2014, 509: 600-603.
- [19] Mu Y M, Jia X, Ye Z Q, Zha T S, Guo X L, Black T A, Zhang Y Q, Hao S R, Han C, Gao S J, Qin S G, Liu P, Tian Y. Dry-season length affects the annual ecosystem carbon balance of a temperate semi-arid shrubland. Science of the Total Environment, 2024, 917: 170532.
- [20] 杨维康, 蒋慧萍, 乔建芳. 放牧对准噶尔荒漠植物群落及土壤特性的影响. 干旱区地理, 2008, 31(5): 659-664.
- [21] 徐文轩, 吴珂, 黄怡, 杨维康, David Blank. 新疆北部绢蒿荒漠水源圈土壤养分的梯度变化. 草地学报, 2016, 24(4): 807-811.
- [22] Zang Y X, Xu W X, Wu K, Yang W K. Effect of nitrogen application on the sensitivity of desert shrub community productivity to precipitation in central Asia. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 916706.
- [23] Zhang S J, Zhang Q, Li Y G, Lu Y X, Zhou X B, Yin B F, Zhang Y M. Shrubs have a greater influence on the nonstructural carbohydrates of desert mosses along precipitation decreased. Environmental and Experimental Botany, 2023, 216: 105530.
- [24] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [25] Mishra A K, Singh V P. A review of drought concepts. Journal of Hydrology, 2010, 391(1/2): 202-216.
- [26] Wang X C, Chen S, Yang X, Zhu R, Liu M, Wang R L, He N P. Adaptation mechanisms of leaf vein traits to drought in grassland plants. Science of the Total Environment, 2024, 917: 170224.
- [27] Carbone M S, Czimczik C I, Keenan T F, Murakami P F, Pederson N, Schaberg P G, Xu X M, Richardson A D. Age, allocation and availability of nonstructural carbon in mature red maple trees. New Phytologist, 2013, 200(4): 1145-1155.
- [28] 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

- [29] Sala A N, Woodruff D R, Meinzer F C. Carbon dynamics in trees: feast or famine? Tree Physiology, 2012, 32(6): 764-775.
- [30] Silva E N, Ferreira-Silva S L, Almeida Viégas R, Silveira J A G. The role of organic and inorganic solutes in the osmotic adjustment of droughtstressed *Jatropha curcas* plants. Environmental and Experimental Botany, 2010, 69(3): 279-285.
- [31] Lin T, Zheng H Z, Huang Z H, Wang J, Zhu J M. Non-structural carbohydrate dynamics in leaves and branches of *Pinus massoniana* (lamb.) following 3-year rainfall exclusion. Forests, 2018, 9(6); 315.
- [32] Guo X Y, Peng C H, Li T, Huang J J, Song H X, Zhu Q A, Wang M. The effects of drought and re-watering on non-structural carbohydrates of Pinus tabulaeformis seedlings. Biology, 2021, 10(4): 281.
- [33] 陈图强,徐贵青,刘深思,李彦. 干旱胁迫下梭梭水力性状调整与非结构性碳水化合物动态. 植物生态学报, 2023, 47(10): 1407-1421.
- [34] Zhang T, Cao Y, Chen Y M, Liu G B. Non-structural carbohydrate dynamics in *Robinia pseudoacacia* saplings under three levels of continuous drought stress. Trees, 2015, 29(6): 1837-1849.
- [35] Liu Y B, Zhang T G, Li X R, Wang G. Protective mechanism of desiccation tolerance in *Reaumuria soongorica*: leaf abscission and sucrose accumulation in the stem. Science in China, Series C: Life Sciences, 2007, 50(1): 15-21.
- [36] Schenk H J, Espino S, Goedhart C M, Nordenstahl M, Cabrera H I, Jones C S. Hydraulic integration and shrub growth form linked across continental aridity gradients. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(32): 11248-11253.
- [37] Vuerich M, Braidotti R, Sivilotti P, Alberti G, Casolo V, Braidot E, Boscutti F, Calderan A, Petrussa E. Response of merlot grapevine to drought is associated to adjustments of growth and nonstructural carbohydrates allocation in above and underground organs. Water, 2021, 13(17): 2336.
- [38] Birami B, Gattmann M, Heyer A G, Grote R, Arneth A, Ruehr N K. Heat waves alter carbon allocation and increase mortality of Aleppo pine under dry conditions. Frontiers in Forests and Global Change, 2018, 1: 8.
- [39] 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 waterlimited areas of northern China. Forest Ecology and Management, 2021, 483: 118764.
- [40] Chen L P, Zhao N X, Zhang L H, Gao Y B. Responses of two dominant plant species to drought stress and defoliation in the Inner Mongolia Steppe of China. Plant Ecology, 2013, 214(2): 221-229.
- [41] Zhou M, Wang J, Bai W M, Zhang Y S, Zhang W H. The response of root traits to precipitation change of herbaceous species in temperate steppes. Functional Ecology, 2019, 33(10): 2030-2041.
- [42] Liu Y, Li P, Xiao L, Wang W, Yu K X, Shi P. Heterogeneity in short-term allocation of carbon to roots of *Pinus tabuliformis* seedlings and root respiration under drought stress. Plant and Soil, 2020, 452(1): 359-378.
- [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] 席艳丽,蔡进军,刘统高,许浩,董立国,马璠,李生宝.华北驼绒藜和四翅滨藜对干旱胁迫的生理反应.西北农业学报,2017,26(5): 790-796.
- [45] 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.
- [46] Li M H, Xiao W F, Shi P L, Wang S G, Zhong Y D, Liu X L, Wang X D, Cai X H, Shi Z M. Nitrogen and carbon source-sink relationships in trees at the Himalayan treelines compared with lower elevations. Plant, Cell and Environment, 2008, 31(10): 1377-1387.
- [47] Rosas T, Galiano L, Ogaya R, Peñuelas J, Martínez-Vilalta J. Dynamics of non-structural carbohydrates in three Mediterranean woody species following long-term experimental drought. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 400.
- [48] Lv P C, Rademacher T, Huang X R, Zhang B Y, Zhang X L. Prolonged drought duration, not intensity, reduces growth recovery and prevents compensatory growth of oak trees. Agricultural and Forest Meteorology, 2022, 326: 109183.
- [49] Karlowsky S, Augusti A, Ingrisch J, Hasibeder R, Lange M, Lavorel S, Bahn M, Gleixner G. Land use in mountain grasslands alters drought response and recovery of carbon allocation and plant-microbial interactions. The Journal of Ecology, 2018, 106(3): 1230-1243.
- [50] Mackie K A, Zeiter M, Bloor J M G, Stampfli A. Plant functional groups mediate drought resistance and recovery in a multisite grassland experiment. Journal of Ecology, 2019, 107(2): 937-949.
- [51] Yao J Y, Liu H P, Huang J P, Gao Z M, Wang G Y, Li D, Yu H P, Chen X Y. Accelerated dryland expansion regulates future variability in dryland gross primary production. Nature Communications, 2020, 11(1): 1665.
- [52] Tariq A, Sardans J, Zeng F J, Graciano C, Hughes A C, Farré-Armengol G, Peñuelas J. Impact of aridity rise and arid lands expansion on carbonstoring capacity, biodiversity loss, and ecosystem services. Global Change Biology, 2024, 30(4): e17292.