

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

马 玥^{1,2} 苏宝玲¹ 韩艳刚² 吴星慧^{1,2} 周旺明² 王庆伟² 周 莉² 于大炮^{2*}

(¹沈阳大学生命科学与工程学院, 沈阳 110044; ²中国科学院沈阳应用生态研究所森林生态与管理重点实验室, 沈阳 110016)

摘要 以长白山林线树种岳桦为对象, 利用生长控制试验进行干旱处理, 研究干旱对岳桦幼苗光合特性及非结构性碳水化合物(NSC)积累的影响。结果表明: 干旱显著降低了岳桦幼苗的净光合速率和气孔导度, 提高了其水分利用效率; 干旱显著增加了岳桦幼苗叶、皮、干和根中的可溶性糖和总NSC的含量, 但显著降低了淀粉含量; 随着干旱的持续, 叶片的气孔导度、光合速率和瞬时水分利用效率迅速降低, 而可溶性糖、淀粉和NSC则是先增后减; 在试验末期, 叶片90%发黄, 岳桦幼苗干、皮和根中可溶性糖与淀粉含量的比值均显著高于对照。这表明岳桦在受到干旱胁迫时, 迅速降低气孔导度以减少水分散失, 提高水分利用效率, 它属于避旱型植物; 岳桦通过优先储存策略来提高组织器官中可溶性糖含量、增加淀粉与糖之间的转化率来应对水分亏缺的不利环境; 在遭受持续干旱, 幼苗面临死亡的时候, 干旱胁迫可能超过了植物自我调节的阈值, 但此时其组织器官中NSC含量并未降低, 这说明岳桦最终的死亡可能不是碳饥饿导致的。

关键词 干旱; 光合响应; 碳平衡; 储存策略; 高山林线; 岳桦

Response of photosynthetic characteristics and non-structural carbohydrate accumulation of *Betula ermanii* seedlings to drought stress. MA Yue^{1,2}, SU Bao-ling¹, HAN Yan-gang², WU Xing-hui^{1,2}, ZHOU Wang-ming², WANG Qing-wei², ZHOU Li², YU Da-pao^{2*} (¹College of Life Science and Bioengineering, Shenyang University, Shenyang 110044, China; ²Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China).

Abstract: We explored the effects of drought stress on photosynthetic characteristics and non-structural carbohydrate (NSC) accumulation of the timberline tree species *Betula ermanii* in Changbai Mountain with a drought control experiment. The results showed that drought significantly reduced the net photosynthetic rate and stomatal conductance, but increased water use efficiency (WUE) of *B. ermanii* seedlings. Drought dramatically improved the contents of soluble sugar and total NSC in leaves, barks, stems, and roots of *B. ermanii* seedlings, but significantly reduced their starch content. The stomatal conductance, photosynthetic rate and WUE decreased rapidly as the drought continued, whereas the contents of soluble sugar, starch and NSC increased and then declined. At the end of the experiment, 90% of the leaves turned yellow, and the ratios of soluble sugar to starch in the stems, barks and roots under the drought treatment were significantly higher than those in the control. These results demonstrated that *B. ermanii* might be a drought-avoidance species that could reduce water loss by rapidly reducing stomatal conductance and improving WUE under drought stress. *B. ermanii* might have evolved priority storage strategy to cope with water deficit through improving the content of soluble sugar in organs and increasing the transformation rate between starch and sugar. With the extension of drought stress, seedlings tended to die, since water stress might exceed the threshold of the plant self-regulation capacity. However, the content of NSC in

organs did not decrease, suggesting that the death of *B. ermanii* under drought stress might not be caused by carbon starvation.

Key words: drought; photosynthetic response; carbon balance; storage policy; alpine timberline; *Betula ermanii*.

近20年来,世界范围内的高温和极端或频发的干旱事件^[1],严重影响着植物的生长与存活^[2]。干旱对树木影响的生理学机理主要表现在水力学失败和碳饥饿两个方面。土壤有效水分显著降低或水分严重亏缺时,木质部水分传导组织不能通过根系从土壤中获得足够的水分,往往会引起气穴化栓塞,导致水分从根际到叶片的运输受阻^[3-4],发生水分传导失败,严重时导致树木死亡。此外,当干旱发生时,植物往往通过调节叶片气孔导度减少蒸腾过程中的水分散失;但气孔调节会减少二氧化碳向叶片的扩散,降低了植物的光合速率^[5],导致碳合成不足,长期会使植物因碳饥饿而死亡。

高山植物,尤其是林线树种,长期生活在低温环境中,对干旱的响应在很大程度上决定了高山生态系统功能。大量研究表明,当干旱发生时,林线树木首先调节叶片气孔导度来减少水分的散失,同时通过提高水分的利用效率来降低对水分的消耗^[6]。比如,美国梅迪辛博山(Medicine Bow Mountains)林线树种毛果冷杉(*Abies lasiocarpa*)和恩氏云杉(*Picea engelmannii*)在干旱年份气孔导度和蒸腾作用下降,而水分利用效率则明显提高^[7]。青藏高原东北部亚高山林线树种祁连圆柏(*Sabina przewalskii*)和青海云杉(*Picea crassifolia*)幼苗在干旱发生时净光合速率和气孔导度均显著降低,瞬时水分利用效率则随干旱胁迫加剧逐渐升高^[8]。

气孔导度下降和光合效率的降低减少了植物非结构性碳水化合物(NSC,主要包括可溶性糖和淀粉)合成的量,导致碳合成的量少于消耗量,产生碳饥饿;另一方面,为应对组织器官中的水分不足,植物往往增加可溶性糖在组织及器官中的比例,以应对干旱胁迫带来的不利影响^[5],而且在此种情境下,植物往往增加对NSC的储存,以应对不利的环境条件,因而导致NSC及其组分在各组织器官中的分配随干旱程度和胁迫时间而发生改变^[9-10]。因此,植物气孔导度、光合速率和组织器官中的碳水化合物浓度等常作为表征植物应对干旱胁迫的重要生理指标。树木应对干旱的响应和策略在不同树种间有很大差异,但到目前为止,多数研究来自于常绿树种^[7-8,11],对落叶阔叶树种的研究较少。

岳桦(*Betula ermanii*)是长白山高山林线的单一优势树种,对低温和干旱胁迫具有较强的适应能力。以往的研究表明,长白山林线岳桦径向生长受温度和降水的共同影响^[12],林线上以火山灰为主的土壤以及高海拔强辐射往往导致岳桦发生生理干旱,在生长季初期产生水分亏缺^[13-14]。基于此,本研究采用盆栽试验,分析干旱胁迫下岳桦幼苗光合特性和NSC及其组分的变化规律,探讨干旱对岳桦幼苗碳储存和分配策略的影响,揭示其对于长期干旱胁迫的影响特征,以期预测未来气候变化情境下岳桦的生长和分布动态提供依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

试验地点设在吉林长白山森林生态系统国家野外科学观测研究站(42°24'N, 128°28'E,海拔736m)。该区属于典型的温带大陆性山地气候,夏季高温多雨,冬季寒冷干燥;降雨期主要集中在6—9月,年降水量602mm;年均温4.5℃,月均气温最低-13℃,最高20.3℃^[15]。4月下旬到5月上旬,树木开始发芽,10月树木开始落叶,生长旺盛期在7—9月。

1.2 试验设计

岳桦幼苗来自于吉林省抚松县露水河镇苗圃。2014年秋季在长白山海拔2000m处采集种子,

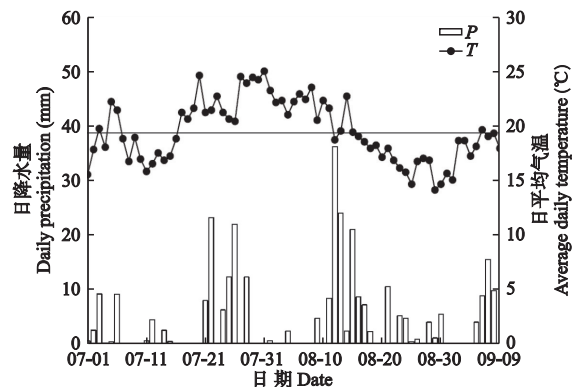


图1 2019年试验期间研究区日降水量(P)和日平均气温(T)

Fig.1 Daily precipitation (P) and daily average temperature (T) during the experimental period in 2019 in the study area.

处理后于2015年春季在苗圃播种,2019年4月末将4年生幼苗移栽到高20 cm、上径28 cm、下径18 cm的培养盆中,每盆栽植1株,移栽后进行正常的管理养护。缓苗60 d后,依据幼苗生长状况,选择高约60 cm、地径0.5 cm且健康状况良好的苗木进行试验。岳桦幼苗移栽存活率低,可获得健康幼苗的数量少,本试验共获得健康良好、大小均一的幼苗18株。为了减小植物因生长节律对光合参数及NSC的自我调整对干旱胁迫控制试验效果的影响,试验只在生长季内开展。2019年7月6日—9月7日,日均温19.5℃,总降雨量为283.5 mm(图1)。盆栽幼苗放置于顶部设有透明遮雨板(透光率>80%)的棚内。试验初期,将所有盆栽幼苗浇透水,待每株幼苗土壤含水量在37%左右时(保证田间持水量的60%以上),开始控水试验(图2),然后分为对照组和干旱组。对照组按照长白山往年的当月平均降水量设计浇水量,每盆每次0.6 L,每5 d一次。干旱组的岳桦幼苗不浇水,根据幼苗的健康状况,分为5个阶段:初始阶段(W_0)、有叶片变黄(W_1)、部分叶片(30%)变黄(W_2)、半数叶片(50%)变黄(W_3)以及绝大多数叶片(90%)变黄(W_4)。 W_1 阶段发生在开始控水后的第25天(8月14日), W_2 阶段在开始试验后的第33天(8月22日), W_3 阶段在第43天(9月1日), W_4 阶段在第49天(9月7日)。经统计, $W_1 \sim W_4$ 阶段的叶片枯黄率分别为3.3%、33.7%、54.4%、92.8%(枯黄叶片数量/阶段叶片数量)。经测定,枯黄叶片的净光合速率和气孔导度基本为0,因此每个阶段选择健康叶片(没有变黄)测定幼苗的光合参数,并分别采集3个岳桦幼苗个

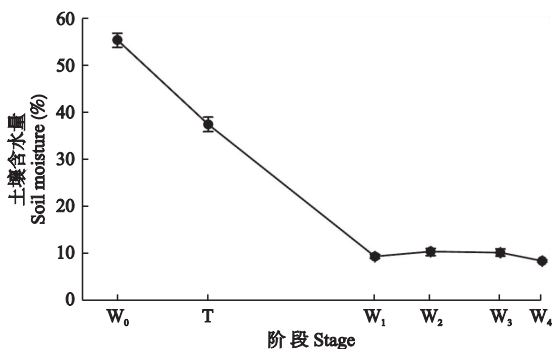


图2 土壤含水量的变化

Fig.2 Change of soil moisture content.

W_0 : 初始阶段 Initial phase; W_1 : 有叶片变黄 Leaves just turned yellow; W_2 : 部分叶片(30%)变黄 30% of leaves turned yellow; W_3 : 半数叶片(50%)变黄 50% of leaves turned yellow; W_4 : 绝大多数叶片(90%)变黄 90% of leaves turned yellow. 下同 The same below. T: 开始控水处理 Started controlling water treatment.

体,区分叶、皮、干、根测定NSC及其组分的浓度。对照组在整个干旱处理期间,叶片没有明显的变黄和落叶等情况,且生长良好。由于样本量不够,对照组只在试验开始(对照组)和结束阶段(W_4 阶段)进行了测定和样本采集。采用全收获法,即将整株幼苗从花盆中取出,分叶、皮、干、根收集,取部分进行测定。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 光合特性 利用Li-6400X光合仪在晴朗无风的9:00—11:00测定光合特性。选择红蓝光源叶室,设定光强为 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度为 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,温度为25℃,光合仪使用开放式气路。每次测定选择幼苗树干上生长健康的叶片连续测5次,测定净光合速率(P_n)、气孔导度(g_s)和蒸腾速率(T_r),并计算幼苗的瞬时水分利用效率 $\text{WUE} = P_n / T_r$ 。

1.3.2 非结构性碳水化合物 将用于测定非结构性碳水化合物(NSC)的幼苗从花盆中取出,保证根系完整,在试验室将幼苗分成叶、皮、干、根4个部分,将其置于105℃烘箱中杀青30 min,于65℃下烘干48 h至恒重。利用球磨机进行粉碎,过100目筛,用于NSC含量测定。使用蒽酮比色法^[16]测定可溶性糖和淀粉浓度。NSC浓度 = 可溶性糖浓度 + 淀粉浓度。

1.4 数据处理

利用SPSS 20软件对数据进行统计分析,用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验干旱胁迫对岳桦幼苗光合特性以及对不同器官间NSC及其组分含量的影响;利用双因素方差分析(two-way ANOVA)检验干旱处理和持续时间对岳桦幼苗光合特性的影响以及干旱处理和组织器官对岳桦幼苗NSC及其组分含量的影响,运用Duncan多重比较法进行差异显著性($\alpha=0.05$)检验。统计分析前,数据通过了正态性和方差齐性检验。采用Origin 2016软件作图。

2 结果与分析

2.1 岳桦幼苗光合特性对干旱的响应

干旱处理与持续时间对岳桦幼苗的净光合速率(P_n)、气孔导度(g_s)以及瞬时水分利用效率(WUE)有显著影响,且二者存在显著的交互作用(表1)。

由图3可以看出,岳桦幼苗的 P_n 和 g_s 在不同的胁迫阶段均显著低于对照,其中 P_n 比对照平均低99.2%, g_s 比对照平均降低95.6%,而WUE在 W_2 阶

表 1 干旱处理和持续时间对岳桦幼苗光合作用参数的双因素方差分析 (F 值)

Table 1 Two-way ANOVA on the effects of drought treatment and duration on photosynthesis parameters of *Betula ermanii* seedlings (F value)

因素 Factor	自由度 df	净光合速率 Net photosynthetic rate (P_n)	气孔导度 Stomatal conductance (g_s)	瞬时水分 利用效率 Instantaneous water use efficiency (WUE)
干旱处理 Drought treatment (D)	1	430.5**	233.5**	8.6*
持续时间 Duration (T)	4	29.5**	15.1**	42.7**
D×T	4	33.5**	24.1**	30.3**

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. 下同 The same below.

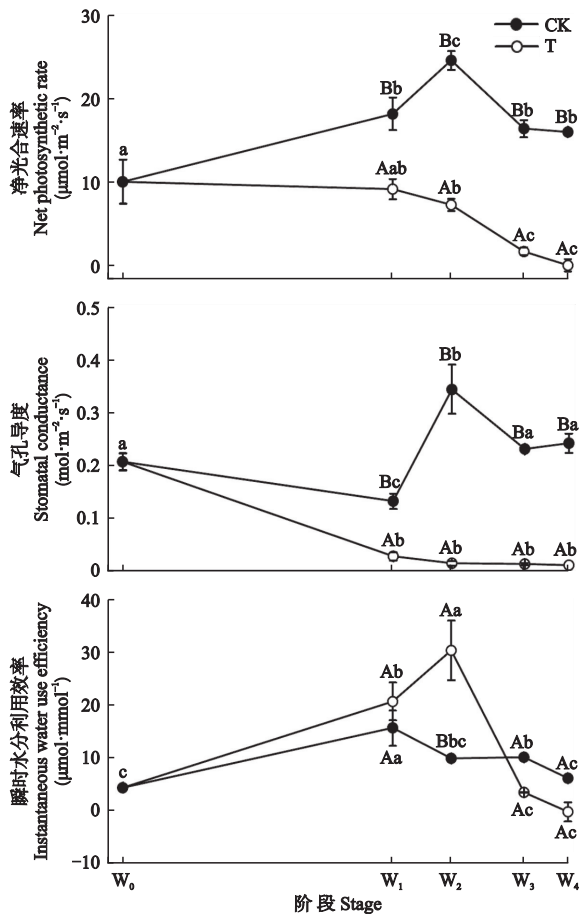


图 3 岳桦幼苗光合作用参数对干旱胁迫的响应

Fig. 3 Response of photosynthesis parameters of *Betula ermanii* seedlings to drought stress.

CK: 对照 Control; T: 干旱胁迫处理 Drought stress treatment. 下同 The same below. 不同大写字母表示同一阶段不同处理间差异显著, 不同小写字母表示同一处理不同阶段间差异显著 ($P < 0.05$) Different uppercase letters indicated significant difference among different treatments in the same stage, and different lowercase letters indicated significant difference among different stages in the same treatment at 0.05 level.

段显著高于对照, 达到对照的 4.2 倍。

从变化趋势看, 对照组 P_n 和 g_s 在 W_2 阶段达到

最高, 然后下降并趋于稳定, 而 WUE 变化趋势较为稳定; 干旱胁迫组中 P_n 和 g_s 呈下降趋势, 而 WUE 则在 W_2 之前呈上升趋势, 在 W_2 时达到最大值 $30.4 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$, 此后迅速下降, 并在 W_3 和 W_4 阶段低于对照。相比较而言, 干旱处理组 P_n 一直呈下降趋势, 且 W_2 阶段以后的下降速度比之前快, 并在 W_4 降至 0 以下; g_s 则是迅速下降, 并在 W_2 以后稳定在 $0.015 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

2.2 岳桦幼苗各器官中 NSC 含量对干旱的响应

干旱对岳桦幼苗的 NSC 及其组分 (可溶性糖与淀粉) 的含量以及可溶性糖和淀粉的比值有显著影响, 且在不同器官间差异显著, 二者还存在显著的交互作用 (表 2)。

由图 4 和图 5 可以看出, 在持续的干旱处理过程中, 岳桦幼苗叶、皮、干和根中可溶性糖、淀粉和总 NSC 含量均在 W_3 阶段达到最大, 而后迅速下降。另外, 叶片中可溶性糖和总 NSC 含量的变化幅度最大。在 W_4 阶段, 除叶片外, 可溶性糖和总 NSC 在皮、干和根中含量均大于对照, 而淀粉含量在所有的组织器官中干旱处理均小于对照。

相比较而言, 岳桦幼苗在干旱处理过程中, 除最终的 W_4 阶段外, 叶片中可溶性糖和总 NSC 含量显著高于皮、根和干, 皮和根相近且没有显著差异, 干显著低于其他组织器官; 而淀粉含量在 W_1 阶段, 叶显著高于皮、干和根, 但后三者的差异不大; 此后 ($W_2 \sim W_4$ 阶段) 叶和根的含量显著高于干和皮, 且叶和根、干和皮中的含量差异不大。在干旱处理的最终阶段 (W_4), 各组织器官中可溶性糖和总 NSC 含量与前期有所不同。与对照相比, 叶片中可溶性糖显著低于对照, 而皮、干和根则显著高于对照, 分别高 62.1%、121.3% 和 62.7%; 淀粉的情况与可溶性糖相反, 叶中淀粉含量与对照没有显著差异, 皮、干和

表 2 干旱处理和器官对岳桦幼苗非结构性碳水化合物含量的双因素方差分析 (F 值)

Table 2 Two-way ANOVA on the effects of drought treatment and organ on NSC content of *Betula ermanii* seedlings (F value)

因素 Factor	自由度 df	可溶性糖 Soluble sugar	淀粉 Starch	非结构性 碳水化合物 Non-structural carbohydrate	可溶性糖: 淀粉 Sugar: starch
干旱处理 Drought treatment (D)	1	204.1**	6.0*	8.9**	95.6**
组织器官 Tissue and organs (O)	3	283.6**	120.7**	207.8**	12.1**
D×O	3	109.9**	68.8**	20.6**	84.5

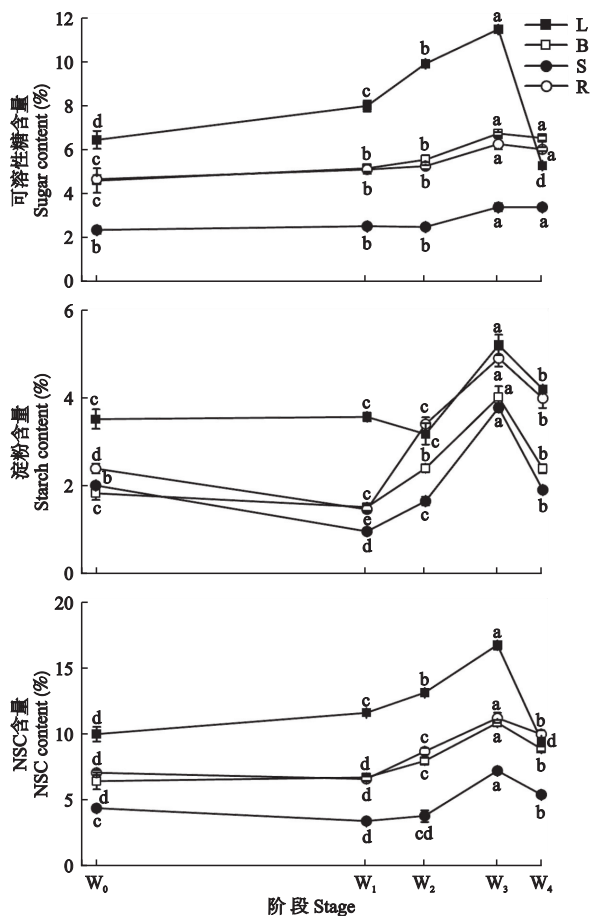


图 4 岳桦幼苗各器官 NSC 及其组分含量随干旱胁迫时间的变化

Fig.4 Changes of NSC and its component contents in different organs of *Betula ermanii* seedlings with duration of drought stress.

L: 叶片 Leaf; B: 树皮 Bark; S: 树干 Stem; R: 树根 Root. 下同 The same below. 不同小写字母表示同一器官不同阶段间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercase letters indicated significant difference among different stages in the same organ at 0.05 level.

根则显著低于对照, 分别降低 30.2%、21.8% 和 22.3%; 总的 NSC 含量与可溶性糖的情况一致, 其中叶片比对照低 15.1%, 皮、干和根比对照分别高 18.8%、30.9% 和 12.5%。

2.3 可溶性糖与淀粉比值对干旱的响应

由图 6 和图 7 可以看出, 干旱处理过程中, 岳桦幼苗皮、干、根等器官的可溶性糖与淀粉的比值呈相同的变化趋势, 表现为先升后降, 均在 W_1 阶段达到最大, 而叶在 W_2 阶段达到最大。在试验的起始阶段, 树皮的可溶性糖与淀粉的比值显著高于叶、干和根, 其中叶与根没有显著差异, 干最小。而在 W_1 阶段, 根和皮最大, 叶和干最小; 在 W_2 阶段, 叶大于皮, 大于干和根; 在 W_3 阶段, 除叶外, 其余器官的比值都达到最低; 在 W_4 阶段, 岳桦各器官与对照组有显著差异。与对照相比, 叶片的可溶性糖与淀粉的比值

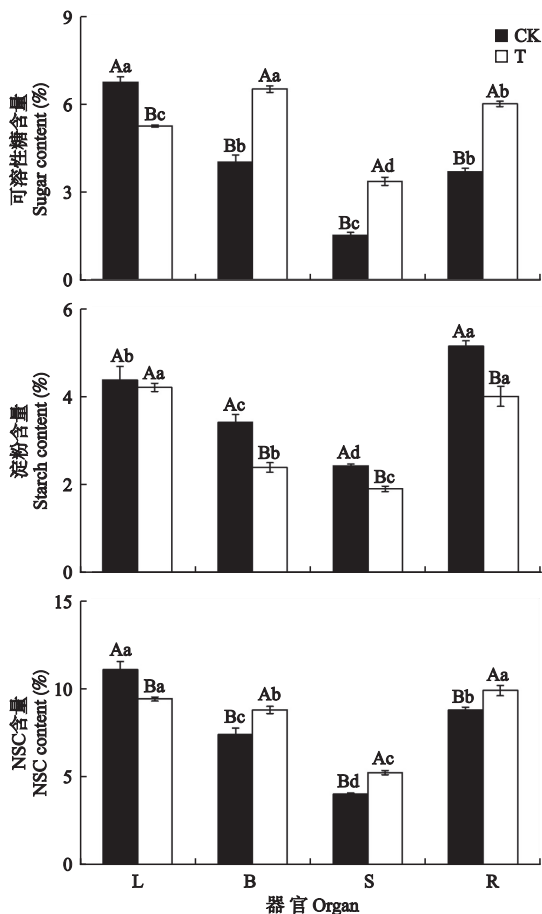


图 5 试验末期 (W_4 阶段) 岳桦幼苗各器官 NSC 及其组分含量对干旱胁迫的响应

Fig.5 Response of NSC and its component contents in different organs of *Betula ermanii* seedlings to drought stress at the end of experiment (W_4 stage).

不同大写字母表示同一器官不同处理间差异显著, 不同小写字母表示同一处理不同器官间差异显著 ($P < 0.05$) Different uppercase letters indicated significant difference among different treatments in the same organ, and different lowercase letters indicated significant difference among different organs in the same treatment at 0.05 level.

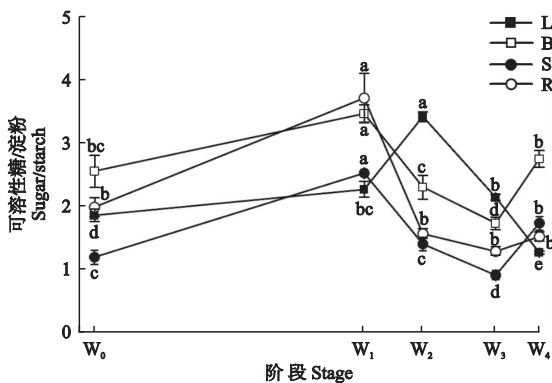


图 6 岳桦幼苗各器官可溶性糖与淀粉的比值随干旱胁迫时间的变化

Fig.6 Changes of soluble sugar to starch ratio in different organs of *Betula ermanii* seedlings with duration of drought stress. 不同小写字母表示同一器官不同阶段间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercase letters indicated significant difference among different stages in the same organ at 0.05 level.

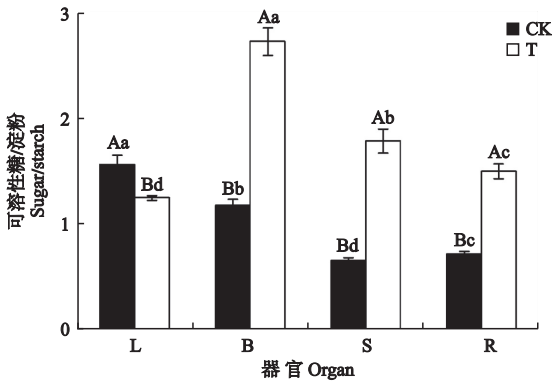


图7 试验末期(W₄阶段)岳桦幼苗各器官可溶性糖与淀粉的比值对干旱胁迫的响应

Fig.7 Response of soluble sugar to starch ratio in different organs of *Betula ermanii* seedlings to drought stress at the end of experiment (W₄ stage).

不同大写字母表示同一器官不同处理间差异显著,不同小写字母表示同一处理不同器官间差异显著($P < 0.05$) Different uppercase letters indicated significant difference among different treatments in the same organ, and different lowercase letters indicated significant difference among different organs in the same treatment at 0.05 level.

降低了19.9%,而皮、干和根则显著高于对照,分别高131.1%、171.7%和108.8%。

3 讨论

3.1 岳桦光合特性对干旱胁迫的响应

本研究表明,植物在应对干旱胁迫时会通过气孔调节等提高抗水分散失能力,而气孔调节反过来必然影响到光合效率。在干旱胁迫下,岳桦幼苗气孔导度(g_s)迅速下降,净光合速率(P_n)也随之逐渐下降至0以下,这表明光合速率降低的直接原因是 g_s 的下降。此结果也在其他研究中得到了证实^[17]。另一方面,随着干旱时间的延长,植物为了存活会积极调动体内的水分,提高水分利用效率(WUE)。因而在干旱胁迫处理的早期,植物的水分利用效率迅速增加,在本研究中达到了正常植物WUE的4.2倍。这说明岳桦在遭受干旱胁迫时,采用了降低气孔导度、提高水分利用效率的策略来维持体内的水分平衡。另一方面,由于枯黄的叶片失去了生理功能,因而叶片发黄在实际上也降低了水分的散失。这与在其他研究中发现的植物通过落叶来降低水分散失的结论一致^[18]。这种通过落叶和关闭气孔以牺牲碳吸收为代价的抗旱策略,被称为节水型抗旱策略^[19],在针叶树中也比较常见^[20]。

岳桦在干旱胁迫时, g_s 和 P_n 的反应迅速且同步,并在干旱胁迫过程中一直保持降低的趋势且维持在较低的水平;而WUE的反应要比 g_s 晚,但降低

得更为迅速。与对照相比,干旱胁迫下岳桦的WUE在W₂达到最大,这表明岳桦在W₂阶段已经达到或接近其能够通过自身调节来应对水分亏缺的极限;从叶片状态的转变时间上看,叶片从W₁阶段到W₂阶段只有短短的一周时间,这可能间接证明了这一推断。此时,岳桦能够调节的气孔导度最小可以达到 $0.015 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,最大的WUE可以达到 $30.4 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ 。这也表明,岳桦在遭受水分亏缺时能够迅速通过自身调节来应对,但当水分亏缺超过其应对的限度时,其生理指标会迅速下降,直至死亡。

3.2 岳桦不同器官可溶性糖与淀粉含量应对干旱胁迫的响应

NSC是植物适应干旱环境的重要指标^[21],其含量可以揭示植物生长情况以及应对干旱胁迫的抵御能力^[22]。本研究中,岳桦各组织器官的NSC及其组分含量均在W₃阶段达到最大,说明幼苗在W₃阶段达到NSC调节的临界点。相比较而言,干旱胁迫下,可溶性糖在岳桦组织器官中的含量只在叶片中有大幅度增加,比W₁阶段增加了1.4倍,这说明叶片是维持细胞膨压、促进水分吸收的主要器官^[22],同时,皮、干、根可溶性糖含量增加表明其在应对水分亏缺中也需要维持较高的可溶性糖浓度。尤其是在W₄阶段,幼苗处于濒死的边缘(大多树叶枯黄),但这些组织器官中可溶性糖含量显著高于对照,这可能与植物应对水分运输或抵御气穴化栓塞有关^[23-24]。

干旱胁迫会导致NSC在不同器官间的分配发生变化^[25]。在本研究中,除W₄阶段外,叶片的NSC及其组分含量均高于皮、干和根,但在干旱处理的最终阶段(W₄),其可溶性糖与NSC均低于根。叶片作为NSC的“源器官”,当叶片开始发黄脱落,无法进行光合作用,碳的含量减少。同时,在干旱胁迫下NSC的供应倾向于优先供应给最需要的器官^[26],与对照相比,W₄阶段下皮、干和根中的可溶性糖及NSC含量平均分别增加1.6和1.2倍、2.2和1.3倍、1.6和1.1倍。这表明岳桦幼苗为增加渗透势,避免失水和栓塞的发生,将可溶性糖优先分配给了这些器官^[27]。

树木的可溶性糖与淀粉的比值对树木抗旱具有重要的意义^[28]。干旱胁迫过程中,岳桦树皮、干和根的可溶性糖与淀粉含量的比值均在W₁阶段达到最大,且大于叶;而叶在W₂阶段最大,且大于皮、干和根,并持续到W₃阶段。这说明在W₁阶段,皮、干、

根等器官先于叶片感知胁迫,加速淀粉向可溶性糖的转化以抵御胁迫;而在 W_2 阶段,叶片新合成以及由淀粉转化的可溶性糖源源不断地向其他组织器官输送,以维持正常的生理活动。胁迫至最终阶段 (W_4),叶片可溶性糖与淀粉的比值低于对照,其余各器官则显著高于对照,而淀粉含量则显著低于对照。这说明在干旱胁迫中岳桦通过糖与淀粉的转化,提高糖与淀粉的比值来应对胁迫条件。糖与淀粉比值的提高有利于植物调节渗透势以维持叶片与根系之间的运输通道,提高水分运输效率^[29]。

3.3 非结构性碳水化合物对树木应对于旱生理调节的反应

在干旱胁迫下,植物为了减少水分的蒸发,通过叶片枯黄或者关闭健康叶片的气孔,从而导致 P_n 降低;随着干旱胁迫时间的增加,植物体内的水分不断减少,导致植物的光合机构遭到破坏,使碳的同化能力大幅降低。在本研究中,表征碳同化速率的 P_n 和气体交换的 g_s 在 W_1 阶段就开始下降,并一直维持在较低的水平(与对照相比),NSC 的合成能力降低,但是岳桦组织器官中的 NSC、可溶性糖和淀粉却在 W_3 阶段达到最大,这说明这一阶段植物通过降低消耗,如生长等来提高植物体内的 NSC 含量。可溶性糖含量的增加是为促进水分利用与运输,而淀粉含量的增加,则可能与植物为应对碳饥饿而增加储存有关^[30]。这从另一个方面也说明,岳桦不仅主动调节气孔减少蒸腾,而且通过优先储存策略提高体内 NSC 含量来应对干旱胁迫。

本试验的末期 (W_4 阶段,9 月 7 日)并非生长季末期,这一点也可以从大气温度和对照组的 P_n 来证实,而 NSC 的变化动态与 Wang 等^[31] 研究不同海拔成年岳桦各器官 NSC 的季节动态结果不同,说明各组织器官中 NSC 及其组分含量的变化是由干旱造成的。但此时,植物体内的可溶性糖和 NSC 的含量高于对照,这说明植物在遭遇碳饥饿时,主动增加对 NSC 的储存以应对不利的环境条件。

总的来说,岳桦在遭受干旱胁迫时,通过迅速降低气孔导度和减少叶片数量来防止水分过快散失,属于节水型策略的避旱性植物;在遭受干旱时,岳桦迅速降低气孔导度、提高水分利用效率来适应干旱胁迫;同时,岳桦通过优先储存策略来提高组织器官中可溶性糖含量、增加淀粉与糖之间的转化率来应对水分亏缺的不利环境;在遭受持续干旱,水分利用超过可自我调节的阈值时,岳桦叶片发黄,幼苗面临死亡,但此时其组织器官中的 NSC 含量并未降低,

这说明岳桦最终的死亡可能并不是碳饥饿导致的。

参考文献

- [1] Choat B, Jansen S, Brodribb T, *et al.* Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 2012, **491**: 752–755
- [2] 罗丹丹, 王传宽, 金鹰. 植物应对干旱胁迫的气孔调节. *应用生态学报*, 2019, **30**(12): 4333–4343 [Luo D-D, Wang C-K, Jin Y. Stomatal regulation of plants in response to drought stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(12): 4333–4343]
- [3] Tyree MT, Sperry JS. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology*, 1989, **40**: 19–36
- [4] 王林, 代永欣, 郭晋平, 等. 刺槐苗木干旱胁迫过程中水力学失败和碳饥饿的交互作用. *林业科学*, 2016, **52**(6): 1–9 [Wang L, Dai Y-X, Guo J-P, *et al.* Interaction of hydraulic failure and carbon starvation on *Robinia pseudoacacia* seedlings during drought. *Scientia Silvae Sinicae*, 2016, **52**(6): 1–9]
- [5] Hartmann H, Trumbore S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees—from what we can measure to what we want to know. *New Phytologist*, 2016, **211**: 386–403
- [6] 王庆伟, 于大炮, 代力民, 等. 全球气候变化下植物水分利用效率研究进展. *应用生态学报*, 2010, **21**(12): 3255–3265 [Wang Q-W, Yu D-P, Dai L-M, *et al.* Research progress in water use efficiency of plants under global climate change. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, **21**(12): 3255–3265]
- [7] Brodersen CR, Germino MJ, Smith WK, *et al.* Photosynthesis during an episodic drought in *Abies lasiocarpa* and *Picea engelmannii* across an alpine treeline. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2006, **38**: 34–41
- [8] 赵长明, 高贤良, 马仁义, 等. 祁连山圆柏和青海云杉幼苗生理生态特征对土壤干旱胁迫的响应. *冰川冻土*, 2012, **34**(1): 147–154 [Zhao C-M, Gao X-L, Ma R-Y, *et al.* Responses of *Sabina przewalskii* and *Picea crassifolia* seedlings to different drought stress of soil in ecophysiological characteristics. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2012, **34**(1): 147–154]
- [9] He MZ, Zhang K, Tan HJ, *et al.* Nutrient levels within leaves, stems, and roots of the xeric species *Reaumuria soongorica* in relation to geographical, climatic, and soil conditions. *Ecology and Evolution*, 2015, **5**: 1494–1503
- [10] McDowell NG. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 2011, **155**: 1051–1059
- [11] 罗大庆, 郭其强, 王贞红, 等. 西藏半干旱区 3 种柏树对干旱胁迫的生理响应特征. *西北植物学报*, 2011, **31**(8): 1611–1617 [Luo D-Q, Guo Q-Q, Wang Z-H, *et al.* Physiological response of three cypress species to drought stress in semi-arid region of Tibet. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2011, **31**(8): 1611–1617]
- [12] Yu DP, Wang GG, Dai LM, *et al.* Dendroclimatic analysis of *Betula ermanii* forests at their upper limit of distribution in Changbai Mountain, Northeast China. *Forest Ecology and Management*, 2007, **240**: 105–113
- [13] 王庆伟, 齐麟, 田杰, 等. 海拔梯度对长白山北坡岳

- 桦水分利用效率的影响. 应用生态学报, 2011, **22** (9): 2227-2232 [Wang Q-W, Qi L, Tian J, *et al.* Effects of altitudinal gradient on water use efficiency of *Betula ermanii* on the northern slope of Changbai Mountain, Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, **22**(9): 2227-2232]
- [14] Yu DP, Wang QW, Liu JQ, *et al.* Formation mechanisms of the alpine Erman's birch (*Betula ermanii*) treeline on Changbai Mountain in Northeast China. *Trees-Structure and Function*, 2014, **28**: 935-947
- [15] 周驿之, 程艳霞, 樊莹, 等. 长白山不同海拔白桦幼苗移栽至同一生境的光合及反射光谱特性. 生态学报, 2018, **38**(14): 5109-5119 [Zhou Y-Z, Cheng Y-X, Fan Y, *et al.* Characteristics of photosynthesis and spectral reflectance in *Betula platyphylla* from different altitudes transplanted to the same habit on the Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(14): 5109-5119]
- [16] Osaki M, Shinano T, Tadano T. Redistribution of carbon and nitrogen compounds from the shoot to the harvesting organs during maturation in field crops. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1991, **37**: 117-128
- [17] 鲍婧婷, 王进, 苏洁琼. 不同林龄柠条的光合特性和水分利用特征. 中国沙漠, 2016, **36**(1): 201-207 [Bao J-T, Wang J, Su J-Q. Photosynthetic properties and water use characteristics in *Caragana korshinskii* in different ages. *Journal of Desert Research*, 2016, **36**(1): 201-207]
- [18] 崔婉莹, 刘思佳, 魏亚伟, 等. 氮添加和水分胁迫对红松、水曲柳幼苗生物量分配的影响. 应用生态学报, 2019, **30**(5): 1454-1462 [Cui W-Y, Liu S-J, Wei Y-W, *et al.* Effects of nitrogen addition on biomass allocation of *Pinus koraiensis* and *Fraxinus mandshurica* seedlings under water stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(5): 1454-1462]
- [19] 赵瑜琦, 高苗琴, 李涛, 等. 干旱胁迫对群众杨光合特性与器官干物质分配的影响. 生态学报, 2020, **40**(5): 1683-1689 [Zhao Y-Q, Gao M-Q, Li T, *et al.* Effects of water stress on leaf gas exchange and biomass allocation of *Populus×popularis* '35-44' cuttings. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(5): 1683-1689]
- [20] Gieger T, Leuschner C. Altitudinal change in needle water relations of *Pinus canariensis* and possible evidence of a drought-induced alpine timberline on Mt. Teide, Tenerife. *Flora*, 2004, **199**: 100-109
- [21] Arx GV, Arzac A, Fonti P, *et al.* Responses of sapwood ray parenchyma and non-structural carbohydrates of *Pinus sylvestris* to drought and long-term irrigation. *Functional Ecology*, 2017, **31**: 1371-1382
- [22] 王凯, 沈潮, 曹鹏, 等. 沙地樟子松幼苗干旱致死过程中非结构性碳水化合物的变化. 应用生态学报, 2018, **29**(11): 3513-3520 [Wang K, Shen C, Cao P, *et al.* Changes of non-structural carbohydrates of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings in the process of drought-induced mortality. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(11): 3513-3520]
- [23] 沈超, 纪若璇, 于笑, 等. 蒙古莠幼苗干旱致死过程中非结构性碳水化合物的变化. 应用生态学报, 2019, **30**(8): 2541-2548 [Shen C, Ji R-X, Yu X, *et al.* Changes of non-structural carbohydrates in *Caryopteris mongolica* seedlings during the process of drought-induced mortality. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(8): 2541-2548]
- [24] Zhang T, Cao Y, Chen YM, *et al.* Non-structural carbohydrate dynamics in *Robinia pseudoacacia* saplings under three levels of continuous drought stress. *Trees*, 2015, **29**: 1837-1849
- [25] Hartmann H, Ziegler W, Kolle O, *et al.* Thirst beats hunger-declining hydration during drought prevents carbon starvation in Norway spruce saplings. *New Phytologist*, 2013, **200**: 340-349
- [26] 杜尧, 韩轶, 王传宽. 干旱对兴安落叶松枝叶非结构性碳水化合物的影响. 生态学报, 2014, **34**(21): 6090-6100 [Du Y, Han Y, Wang C-K. The influence of drought on non-structural carbohydrates in the needles and twigs of *Larix gmelinii*. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(21): 6090-6100]
- [27] 张婷. 干旱胁迫对刺槐和油松幼苗非结构性碳水化合物的影响. 博士论文. 北京: 中国科学院大学, 2018 [Zhang T. Effects of Drought Stress on Nonstructural Carbohydrates in *Robinia pseudoacacia* and *Pinus tabulaeformis* Saplings. PhD Thesis. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2018]
- [28] 张继义, 付丹, 魏珍珍, 等. 科尔沁沙地几种乔灌木树种耐受极端土壤水分条件与生存能力野外实地测定. 生态学报, 2006, **26**(2): 467-474 [Zhang J-Y, Fu D, Wei Z-Z, *et al.* Determination of the ability of several tree and shrub species to endure and survive extreme aridity with methods of limited areas under field condition in Horqin Sandy Land. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, **26**(2): 467-474]
- [29] Sala A, Woodruff DR, Meinzer FC. Carbon dynamics in trees: Feast or famine? *Tree Physiology*, 2012, **32**: 764-775
- [30] 王宗琰, 王凯, 姜涛, 等. 油松幼苗非结构性碳水化合物对干旱胁迫的阶段性响应. 植物研究, 2018, **38**(3): 460-466 [Wang Z-Y, Wang K, Jiang T, *et al.* Staged responses of non-structural carbohydrates of *Pinus tabulaeformis* seedlings to drought stress. *Bulletin of Botanical Research*, 2018, **38**(3): 460-466]
- [31] Wang Q, Qi L, Zhou W, *et al.* Carbon dynamics in the deciduous broadleaf tree Erman's birch (*Betula ermanii*) at the subalpine treeline on Changbai Mountain, Northeast China. *American Journal of Botany*, 2018, **105**: 42-49

作者简介 马 玥, 女, 1995年生, 硕士研究生。主要从事干旱胁迫下植物生理生态研究。E-mail: mayue0017@163.com

责任编辑 孙 菊

马玥, 苏宝玲, 韩艳刚, 等. 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

Ma Y, Su B-L, Han Y-G, *et al.* Response of photosynthetic characteristics and non-structural carbohydrate accumulation of *Betula ermanii* seedlings to drought stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, **32**(2): 513-520