

干旱胁迫下新疆杨树冠不同高度叶片水分状况 与非结构性碳动态

陈图强^{1,2,3}, 徐贵青^{1,2,3*}, 刘深思^{1,2,3}, 米晓军^{1,2,3}, 李彦^{1,2}

(1 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, 乌鲁木齐 830011; 2 中国科学院 阜康荒漠生态国家野外科学观测研究站, 新疆阜康 831505; 3 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 水力结构调整及非结构性碳动态对于认知干旱胁迫下植物生存前景和死亡风险至关重要。该研究以新疆杨(*Populus bolleana* Lauche.)为对象, 通过干旱处理分析树冠不同高度叶片水力性状、光合生理特性、不同功能器官间的可溶性糖、淀粉及非结构性碳水化合物(NSC)含量变化, 以甄别树冠不同高度叶片对干旱胁迫的生理响应和适应差异。结果表明: (1) 在干旱胁迫下, 树冠上部的叶水势、叶含水量、枝条含水量普遍低于下部, 饱和膨压渗透势及膨压损失点水势在不同树冠高度间差异不显著; (2) 干旱处理组植株净光合速率随树冠高度的增加而降低, 叶绿素 SPAD 值在树冠的上部显著低于下部, 而水分利用效率在树冠的上部却高于下部; (3) 干旱处理组比叶面积在各树冠高度下显著低于对照组, 而胡伯尔值在中部及上部高于对照组但差异不显著; (4) 干旱处理组, 树冠上部叶片淀粉含量显著高于下部, 枝条可溶性糖及 NSC 含量在树冠上部显著高于下部, 韧皮部的可溶性糖、淀粉及 NSC 含量在不同树冠高度间无显著差异, 细根的可溶性糖、淀粉及 NSC 含量在对照组与干旱处理组间的差异不显著。研究发现, 干旱处理下, 树冠高度的增加会加剧新疆杨枝叶的干旱胁迫, 致使树冠上部枝条木质部发生栓塞的风险大于下部, 并导致 NSC 在不同器官间的分配和组分产生差异, 但新疆杨植株可通过水分利用效率和形态上的适应性调整减缓干旱胁迫。

关键词: 新疆杨; 干旱胁迫; 水力性状; 气体交换特征; 非结构性碳水化合物

中图分类号: Q945.78; Q948.718

文献标志码: A

Leaf Water Status and Non-structural Carbohydrate Dynamics with Different Crown Height Levels of *Populus bolleana* Lauche. under Drought Stress

CHEN Tuqiang^{1,2,3}, XU Guiqing^{1,2,3*}, LIU Shensi^{1,2,3}, MI Xiaojun^{1,2,3}, LI Yan^{1,2}

(1 State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China; 2 Fukang Station of Desert Ecology, Chinese Academy of Sciences, Fukang, Xinjiang 831505, China; 3 University of China Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Adjustment of hydraulic architecture and dynamic in non-structural carbohydrates are crucial for understanding the survival prospects and mortality risks of plants under drought stress. We used *Populus bolleana* Lauche. as the target species. By analyzing the changes of leaf hydraulic traits, photosynthetic

收稿日期: 2021-05-08; 修改稿收到日期: 2022-02-21

基金项目: 新疆维吾尔自治区天山青年计划(2020Q025); 新疆维吾尔自治区自然科学基金(2019D01A98); 中国科学院前沿科学重点研究项目(QYZDJ-SSW-DQC014)

作者简介: 陈图强(1997—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。E-mail: chentuqiang20@mails.ucas.ac.cn

* 通信作者: 徐贵青, 博士, 副研究员, 硕士生导师, 主要从事植物生态学研究。E-mail: xugq@ms.xjb.ac.cn

physiological characteristics, non-structural carbohydrate (NSC) contents and their components under different water treatments with contrasting, crown heights, we explored the differences in physiological responses and adaptations of leaves at different height levels. The research showed that: (1) during June to August, for the drought treatment group, the leaf water potential, leaf water content and branch water content in the upper part of tree crown were generally lower than those in the lower part; the osmotic potential at full turgor and the water potential at turgor loss point were not significant differences among different crown heights; (2) under drought stress, the net photosynthetic rate decreased with the increase of crown height, the chlorophyll SPAD value was significantly lower in the upper part of the crown than in the lower part, while the water use efficiency was higher in the upper part of the crown than in the lower part; (3) the specific leaf area under drought treatment was significantly lower than that of the control at each crown height, while the Huber value in the middle and upper part was higher than that of the control, but the difference was not significant; (4) the starch content of leaves in upper crown was significantly higher than that in lower crown under drought treatment; the soluble sugar and NSC contents in the upper part of the tree crown were significantly higher than those in the lower part of the tree crown; the contents of soluble sugar, starch and NSC in phloem had no significant difference among different crown heights; the contents of soluble sugar, starch and NSC in fine roots had no significant difference among different water treatments. It was found that the increase in crown height under drought treatment exacerbated drought stress in *P. bolleana* branches and leaves, resulting in a greater risk of xylem embolism in the upper branches of the crown than in the lower, and led to differences in the distribution and components of NSC among different organs, while *P. bolleana* plants could mitigate drought stress through adjustments in water use efficiency and morphological adaptations.

Key words: *Populus bolleana* Lauche.; drought stress; hydraulic traits; gas exchange characteristics; non-structural carbohydrates

IPCC 第四次评估报告预测,21 世纪末全球地表平均温度将升高 1.1~6.4 °C^[1]。持续升温 and 降水格局调整^[2],预计干旱发生频率会增加,干旱化程度会加剧^[3],致使全球陆地生态系统树木死亡频发^[4]。三北防护林工程于 1978 年启动,经 40 多年建设,在防风固沙、改善区域气候和水土流失等方面取得显著成效^[5]。杨树作为防护林区的主栽树种,占农田防护林 90% 以上^[6],具有适应性强、生长速度快等特性,被广泛用于木材生产和生态恢复。近年来,全球变暖及地下水位下降所引发的干旱导致了不少地区的杨树出现生长衰退甚至死亡等现象^[7-8],严重影响了生态防护林功能的发挥。

根据植物对外界水分环境的敏感性差异,可将植物划分为等水植物和非等水植物^[9]。等水植物在外界水环境发生变化时响应迅速,在遭受干旱胁迫时,等水植物会降低气孔导度来减少水分散失^[10]。但同时会影响叶片与外界的气体交换,导致蒸腾和光合速率下降。安玉艳等^[11]指出,蒸腾失水与光合碳同化对干旱胁迫敏感性的差异可提高植物的水分利用效率(WUE),降低了植物碳水收支不平衡的风险。随干旱时间的延长,植物细胞忍耐水分亏缺的能力会发生变化。张中峰等^[12]指出,长期干旱胁迫下,植物组织细胞的饱和膨压渗透势、膨压损失点水势会下

降,抗旱能力有一定提高。此外,植物会对其形态进行调整,如叶片增厚、叶面积减小等。当水势下降超过一定阈值后,即使植物在形态或生理上进行适应性调整,木质部也将形成栓塞,阻碍水分运输^[13]。

非结构性碳水化合物(NSC)是植物生长代谢过程中的重要能源物质,主要包括可溶性糖和淀粉。NSC 参与植物新陈代谢、养分吸收运输、栓塞修复等生理过程^[14]。植物存储的 NSC 在新近合成 NSC 不足时,可起一定的调节和缓冲作用^[15]。但如果存储的 NSC 难以满足其消耗需求时,植物体的碳收支平衡将会被打破,长时间干旱可能会导致 NSC 供应不足而引发碳饥饿^[16]。而干旱胁迫不仅影响碳同化过程,也会对碳水化合物在各组织与器官间的分配格局及组分产生影响^[17]。如 Traversari 等^[18]指出,在干旱胁迫下,杨树韧皮部的淀粉会转变成可溶性糖。章异平等^[15]指出,栓皮栎(*Quercus variabilis*)枝条的可溶性糖与淀粉之间存在动态转化。总之,水力性状及 NSC 在植物抗旱中的作用不容忽视,对于认知干旱胁迫下植物生存前景和死亡发生风险至关重要。

水力性状及 NSC 含量在不同树冠高度间存在差异。Ryan 等^[19]所提出的水力限制假说阐述了树冠不同高度的水分生理差异,指出随着水分运输路

径的增加,运输阻力会加剧,进而降低木质部水力导度。而 Fang 等^[20]指出,小青杨(*Populus pseudo-simonii*)顶梢枯死是由于水力限制所引起。此外,还有不少国内外学者对树冠不同高度的非结构性碳水化合物、光合速率、气孔导度、水分利用效率、叶绿素含量和胡伯尔值等进行了研究^[21-25],揭示了树冠垂直方向性状差异。然而干旱胁迫下,树冠不同高度水力结构调整、碳收支权衡与树木局部死亡的作用关系仍需验证。新疆杨(*Populus bolleana* Lauche.)是生态防护林和城市绿化的主要树种,在防风固沙和保卫绿洲中履行着重要的生态功能。探求干旱胁迫对新疆杨树冠不同高度叶片水力性状与碳分配的影响,可以促进对树木局部死亡机制的理解,为干旱区防护林的管理及未来新疆杨在防护林营造工程中的合理布局提供指导性的建议。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于新疆维吾尔自治区阜康市境内新垦绿洲 222 团,试验依托中国科学院阜康荒漠生态系统观测站进行(后简称阜康站)。该地区属于温带荒漠气候,冬冷夏热,昼夜温差大。多年平均气温 6.6℃,一年中最高温度和最低温度分别在 7 月和 1 月,分别为 25.6℃和-17℃。年日照时数约 2 143 h,年积温 3 000℃以上。多年平均降雨量 164 mm,年蒸发量 2 000 mm 以上,降水主要集中在 5~9 月。土壤类型以风沙土、灰漠土为主^[26]。除新疆杨(*Populus bolleana* Lauche.)外,该地区农田防护林的树种还有沙枣树(*Bryonia dioica*)、毛白杨(*Populus tomentosa*)及白榆(*Ulmus pumila*)等^[27]。

1.2 试验设计

以阜康站东侧农田防护林带中的新疆杨为研究对象,其树龄 25 a,树高约 13.5 m。在防护林南北两侧各标记 8 棵株高、胸径基本一致的植株,于 2019 年 5~9 月和 2020 年 7~8 月进行试验。干旱处理组在试验开始后即停止浇水,对照组正常浇水。与对照组相比,干旱处理组树冠因叶片凋落而明显稀疏于对照组。在 2019 年及 2020 年生长季,分别测定黎明叶水势、正午叶水势、枝条含水量和叶片含水量;在 2019 年 7 月测定胡伯尔值和净光合速率;于 2020 年 7~8 月测定饱和膨压渗透势、膨压损失点水势、叶绿素 SPAD 值、比叶面积、淀粉含量和可溶性糖含量并计算 NSC 含量。另外,通过对 0~20、20~40、40~60、60~80 和 80~100 cm 深度土

壤含水量的测定,结果表明,各土层土壤含水量在对照组和干旱处理组间均存在显著性差异(表 1)。

1.3 试验方法

1.3.1 水分生理指标的测定 (1)叶片水势。于 2019 年 5~8 月及 2020 年 8 月分别对新疆杨的叶水势进行测定。在新疆杨树冠距地面 3.5 m(下部)、7 m(中部)及 10.5 m(上部)处分别选择 4~5 条向阳且健康生长的小枝,将其装入有湿纸球的隔热箱中,待取样完成后用压力室水势仪(Model 3500, PMS Instrument Company, Albany, USA)测量枝条末端叶片的水势。选在日出前 30 min 测定黎明前叶水势,于 12:30~14:00 测定正午叶水势。

(2)叶片及枝条含水量。于 2019 年生长季 5~9 月及 2020 年 8 月采用烘干称重法测定叶片及枝条含水量。取样后立即带回实验室用万分之一天平称其鲜重(W_f),然后放入 75℃烘箱烘干至恒重(W_d),通过以下公式计算含水量(θ):

$$\theta = (W_f - W_d) / W_d \times 100\%$$

(3)叶压力-容积曲线。在日出前 30 min 采取向阳且健康生长的枝条,随后立即放入蒸馏水中,并在水中剪去一小段,带回实验室将其置于黑暗环境下饱和吸水 3 h 以上,期间室温与外界环境基本一致。取复水完枝条上面的叶片称其饱和重,随后立即用压力室水势仪测定叶水势,所有测定叶片复水完的水势均大于-0.3 MPa。然后将其放在试验台上自然干燥一段时间后,再称其重量并测定水势(干燥初期隔 1~3 min 测定 1 次,后期每隔 30~60 min 测定 1 次),重复该过程直到叶片严重萎蔫。最后将叶片在 75℃烘箱中烘干至恒重。用压力-容积曲线拟合程序^[28]计算饱和膨压渗透势及膨压损失点水势。

1.3.2 光合生理指标的测定 (1)净光合速率和水分利用效率。在晴朗无风的天气下测定新疆杨光合

表 1 不同土层深度土壤含水量(平均值±标准误,n=3~4)

Table 1 Soil moisture content at different soil depths (Mean ± standard error, n=3~4)				
土层深度 Soil depth /cm	对照 CK	干旱 Drought	F	P
0~20	10.54±0.44	4.01±0.24	0.610	<0.001
20~40	12.06±0.38	6.25±0.35	0.038	<0.001
40~60	12.56±0.48	6.97±0.32	1.028	<0.001
60~80	11.17±0.49	5.24±0.55	0.101	<0.01
80~100	10.97±0.41	5.50±0.16	2.012	<0.001

参数,选择 3 个树冠高度下健康成熟的叶片,用 Li-6400 便携式光合仪测定系统(Li-Cor, Lincoln, NE, USA)于 11:30~13:00 测定净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r),使用 $2 \times 3 \text{ cm}^2$ 红蓝光源叶室,光强设置为 $1\,500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,二氧化碳浓度为 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,叶室温度为 $33 \text{ }^\circ\text{C}$ 。依据测定值计算瞬时水分利用效率(WUE): $WUE = P_n / T_r$ 。

(2)SPAD 值。测定净光合速率的同时,使用 SPAD-502 叶绿素含量测定仪(Konica Minolta, Japan)测定不同高度和水分处理下的 8 片叶相对叶绿素含量 SPAD 值。

1.3.3 可溶性糖和淀粉含量的测定 选取对照组和干旱处理组不同树冠高度的叶、枝条、韧皮部和地表以下 5~10 cm 土壤深度的细根,带回实验室放入 $75 \text{ }^\circ\text{C}$ 烘箱烘干至恒重,随后用球磨仪(MM400, Retsch, Düsseldorf, Germany)将样品粉碎装入密封袋内保存待测。采用改进苯酚硫酸比色法测定可溶性糖和淀粉含量^[29],NSC 含量为可溶性糖和淀粉含量之和。

1.3.4 比叶面积、胡伯尔值的测定 使用测定完全水量的叶和枝条,扫描叶片得叶图像(Epson Perfection 2400 Photo, Seiko Epson Corp., Japan),使用 Image J(US National Institutes of Health, Bethesda, MD, USA)计算叶面积,同时测定枝条的边材面积。叶面积与叶干重之比即为比叶面积,胡伯尔值为边材面积与叶面积之比。

1.4 数据处理

使用 SPSS 24.0 进行数据统计分析。使用单因素方差分析(one-way ANOVA)对不同树冠高度的生理指标进行差异显著性分析,使用 Duncan 进行多重比较($\alpha=0.05$)。使用独立样本 t 检验对不同水分处理间的指标进行显著性检验($\alpha=0.05$)。所有数据均通过正态性和方差齐性检验,对于非正态分布的数据使用非参数检验,方差不齐的指标多重比较使用 Tamhane's T2 检验($\alpha=0.05$)。利用 Origin 2019 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 新疆杨不同树冠高度的叶片水分状况

2.1.1 黎明叶水势 2019 年生长季,除第 228 天有过降雨外,其余时间均无降雨。从表 2 可知,树冠 10.5 m 处黎明叶水势在对照组普遍高于 3.5 m 处,在干旱处理组除第 234 天外均低于 3.5 m 处。除第 150 天外,干旱处理组 10.5 m 处的黎明叶水势均显

著低于对照组,而其 3.5 m 及 7 m 处的黎明叶水势与对照组之间的大小关系随时间而变化。对照组生长季平均黎明叶水势在 3.5 m、7 m 和 10.5 m 处分别为 -0.66 、 -0.68 和 -0.48 MPa ,相应的干旱处理组分别为 -0.74 、 -0.79 和 -0.86 MPa 。2020 年 8 月,干旱处理组黎明叶水势随树冠高度增加而下降,10.5 m 及 7 m 处显著低于 3.5 m 处;此外,干旱处理下 7 m 及 10.5 m 处的黎明叶水势显著低于对照组(图 1, I)。

2.1.2 正午叶水势 2019 年生长季,对照组 10.5 m 处的正午叶水势除第 228、234 及 243 天外均低于 3.5 m 处,干旱处理组 10.5 m 处的正午叶水势除第 195、234 及 243 天外均显著低于 3.5 m 处。10.5 m 处正午叶水势除第 150 及 195 天外均表现为干旱处理组小于对照组,3.5 m 及 7 m 处的正午叶水势在对照和干旱处理组间的大小关系随时间变化。对照组生长季平均正午叶水势在 3.5 m、7 m 和 10.5 m 处分别为 -1.92 、 -2.22 和 -2.07 MPa ,相应的干旱处理组分别为 -2.01 、 -1.97 和 -2.30 MPa 。在 2020 年 8 月,对照组的正午叶水势随树高增加先降后升,而干旱处理组的正午叶水势随树冠高度的增加显著降低;干旱处理下各树冠高度的正午叶水势与相应对照组均无显著差异(图 1, II)。

2.1.3 叶和枝条含水量 2019 年生长季期间,除第 150 天外,干旱处理 3.5 m 处的叶含水量均显著低于同期对照组;7 m 处叶含水量在第 180 及 233 天显著高于对照;10.5 m 处的叶含水量在第 180 及 215 天显著低于对照组(表 2)。对照组树冠 10.5 m 处叶含水量除第 180 天外均显著低于 3.5 m 处,而干旱处理组树冠 10.5 m 处叶含水量在第 150、215 天均显著小于 3.5 m 处。对照组生长季平均叶含水量在树冠 3.5 m、7 m、10.5 m 处分别为 71.36%、66.3% 和 66.24%,相应的干旱处理组则分别为 66.62%、68.04% 和 65.24%。在 2020 年 8 月,对照组各个树冠高度的叶及枝条含水量无显著差异(图 1, III、IV);干旱处理组的叶含水量随树冠高度增加而降低但差异不显著,枝条含水量随树冠高度增加而下降,且在 7 m 及 10.5 m 处显著低于 3.5 m 处。与对照组相比,干旱处理组 10.5 m 处的叶含水量显著降低,其余树冠高度则无显著性变化;各个树冠的枝条含水量在干旱处理组与对照组之间无显著差异。可见,从叶水势、叶含水量及枝条含水量来看,随着树冠高度的增加新疆杨受到的水分胁迫逐渐增大。

表 2 2019 年生长季不同处理及树冠高度下的叶水势和叶含水量
Table 2 Water potential and water content of leaf in growing season at different treatments
and crown heights in 2019

参数 Parameter	采样期 (月-日) Sampling date (moth-day)	对照 CK			干旱 Drought			
		3.5 m	7 m	10.5 m	3.5 m	7 m	10.5 m	
叶水势 Leaf water potential /MPa	黎明 Predawn	150(5-30)	-0.17±0.02	-0.16±0.01	-0.17±0.03	-0.18±0.01	-0.17±0.01	-0.19±0.02
		178(6-27)	-0.29±0.01Ba	-0.29±0.01Ba	-0.24±0.02Aa	-0.42±0.01Bb	-0.34±0.01Ab	-0.52±0.02Cb
		195(7-14)	-0.42±0.02a	-0.41±0.02a	-0.42±0.01a	-0.82±0.01Ab	-0.99±0.04Bb	-0.86±0.05Ab
		210(7-29)	-0.77±0.02Bb	-0.99±0.03Cb	-0.46±0.03Aa	-0.68±0.01Aa	-0.87±0.02Ba	-1.01±0.02Cb
		216(8-04)	-1.12±0.08Bb	-1.13±0.03Bb	-0.67±0.02Aa	-0.82±0.02Aa	-0.88±0.02Ba	-1.15±0.02Cb
		228(8-16)	-0.81±0.01C	-0.55±0.02Ba	-0.43±0.01Aa	-0.77±0.03A	-1.00±0.02Cb	-0.91±0.01Bb
		234(8-22)	-0.36±0.01Aa	-0.53±0.01Ba	-0.50±0.01Ba	-0.80±0.02Ab	-0.95±0.02Bb	-0.78±0.02Ab
		243(8-31)	-1.35±0.05B	-1.38±0.01Bb	-0.95±0.01Aa	-1.41±0.03B	-1.08±0.02Aa	-1.43±0.04Bb
	正午 Midday	150(5-30)	-0.99±0.02A	-1.26±0.02Ba	-1.57±0.01C	-1.00±0.02A	-1.60±0.03Bb	-1.57±0.02B
		178(6-27)	-1.33±0.02Aa	-1.55±0.01Bb	-1.53±0.01Ba	-1.62±0.02Bb	-1.29±0.02Aa	-1.89±0.03Cb
		195(7-14)	-1.92±0.03A	-2.17±0.05C	-2.04±0.04Bb	-1.90±0.03B	-2.19±0.04C	-1.71±0.04Aa
		210(7-29)	-1.85±0.05AB	-1.79±0.02A	-1.93±0.03Ba	-1.82±0.05A	-1.94±0.06A	-2.30±0.08Bb
		216(8-04)	-1.80±0.08Aa	-3.32±0.05Cb	-3.07±0.08B	-2.58±0.03Ab	-2.81±0.06Ba	-3.23±0.07C
		228(8-16)	-2.02±0.05Cb	-1.70±0.01Bb	-1.56±0.03Aa	-1.53±0.02Aa	-1.54±0.04Aa	-2.56±0.07Bb
		234(8-22)	-3.31±0.12Bb	-3.99±0.07Cb	-2.93±0.07A	-3.12±0.07Ba	-2.21±0.11Aa	-3.03±0.11B
		243(8-31)	-2.14±0.05Ba	-2.01±0.03A	-1.93±0.02Aa	-2.51±0.13Bb	-2.20±0.11A	-2.10±0.07Ab
叶含水量 Leaf water content/%	150(5-30)	72.60±0.61A	68.85±0.27B	65.08±0.17C	72.90±0.39A	69.90±0.54B	64.74±0.46C	
	180(6-29)	69.69±0.89a	67.13±0.35b	68.84±0.73a	66.04±0.19Bb	69.05±0.25Aa	66.73±0.61Bb	
	215(8-03)	74.07±0.08Aa	67.36±0.53B	68.72±0.77Ba	70.37±0.57Ab	68.98±0.15B	65.61±0.29Cb	
	233(8-21)	68.80±1.04Aa	62.06±0.36Bb	63.87±0.89B	59.45±0.12Cb	66.84±0.43Aa	63.91±0.13B	
	251(9-08)	71.58±0.23Aa	66.13±0.33B	64.69±0.86B	64.33±0.17b	65.48±0.46	65.32±0.18	

注:采样期为某年第 x 天;同行相同处理内不同大写字母表示同期不同树冠高度间在 0.05 水平存在显著性差异($P<0.05$);同行同一树冠高度下不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异($P<0.05$);表内数值为平均值±标准误,n=3~5

Note: The sampling date is the x day of the year; Different capital letters within the same treatment and the same time represent significant differences among different crown heights at 0.05 level ($P<0.05$), while different normal letters within the same crown heights and the same time represent significant differences among different treatments at 0.05 level; The figures is Mean ± standard error, n=3-5

2.1.4 叶片饱和膨压渗透势和膨压损失点水势

干旱处理组各树冠高度的叶片饱和膨压渗透势(图 2, I)、膨压损失点水势(图 2, II)与对照组均相比无显著差异;同时,叶片饱和膨压渗透势、膨压损失点水势在对照组及干旱处理组的各树冠高度间也均无显著性差异。

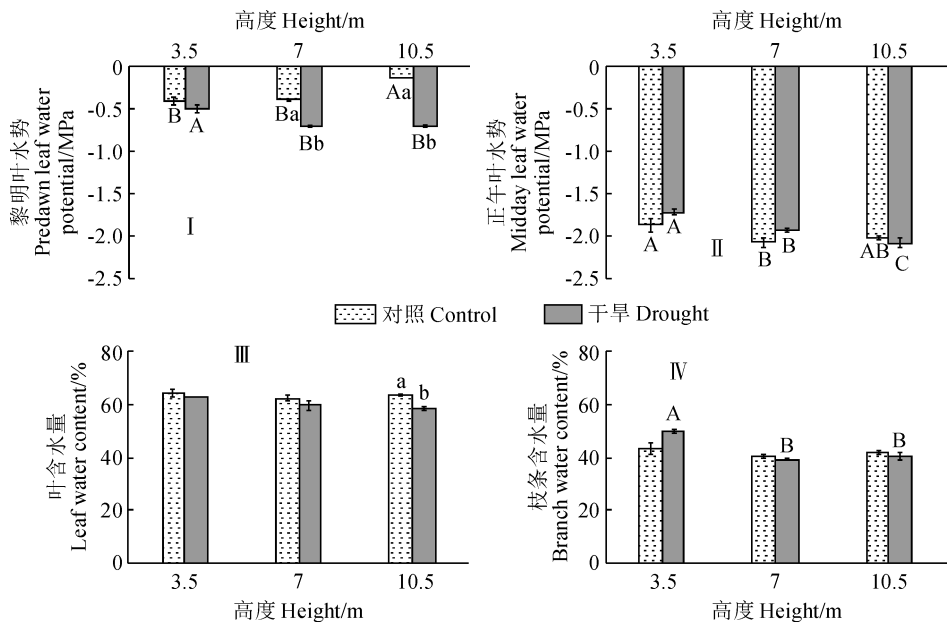
2.2 新疆杨不同树冠高度叶片的光合生理特征

在不同试验处理及树冠高度下新疆杨叶片光合生理响应有所差异。其中,对照组叶片净光合速率(图 3, I)随树冠高度增加呈下降趋势,且在 10.5 m 处显著低于 3.5 m 处;水分利用效率(图 3, II)在各树冠高度间无显著差异;叶绿素 SPAD 值(图 3, III)在 7 m 及 10.5 m 处显著低于 3.5 m 处。在干旱处理下,叶片净光合速率随着树冠高度增加也呈下降

趋势,且 10.5 m 处显著低于 3.5 m 及 7 m 处;水分利用效率表现为树冠上部高于下部,但无显著差异;叶绿素 SPAD 值在 10.5 m 处显著低于 3.5 m 处。与对照组相比,干旱处理组叶片的净光合速率在 7 m 处显著增加,各树冠高度水分利用效率均显著提高,叶绿素 SPAD 值在 3.5 m 及 10.5 m 处显著降低。

2.3 新疆杨不同树冠高度的非结构性碳水化合物含量比较

在不同水分处理及树冠高度下新疆杨叶、枝条及韧皮部的可溶性糖、淀粉及非结构性碳水化合物(NSC)含量的变化趋势有所差异(图 4)。首先,对叶片而言,对照组和干旱处理组叶片的可溶性糖及 NSC 含量随树冠高度的增加都无太大变化,均未达



同一处理内不同大写字母表示树冠高度间存在显著性差异 ($P < 0.05$), 而同一树冠高度下不同小写字母表示处理间存在显著性差异 ($P < 0.05$)。图中数值为平均值 $\pm$ 标准误, 下同

图1 2020年8月两种水分处理下新疆杨不同树冠高度的叶水势、叶含水量和枝条含水量 ($n=3\sim5$)

Different capital letters in the same treatment indicated significant differences among different crown heights at 0.05 level ($P < 0.05$). Different normal letters in the same tree crown height indicated significant differences between different treatments at 0.05 level ($P < 0.05$). The figures is Mean $\pm$ standard error, the same as below

Fig.1 Leaf water potential, leaf water content and branch water content of different crown heights of *P. bolleana* under two water treatments in August 2020 ($n=3\sim5$)

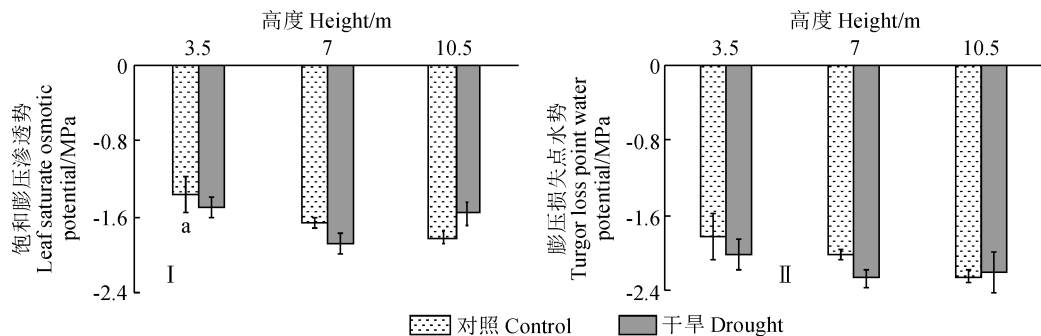


图2 两种水分处理下新疆杨不同树冠高度叶片的饱和膨压渗透势和膨压损失点水势 ($n=4$)

Fig.2 The osmotic potential at full turgor and the water potential at turgor loss point under different crown heights of *P. bolleana* between two water treatments ($n=4$)

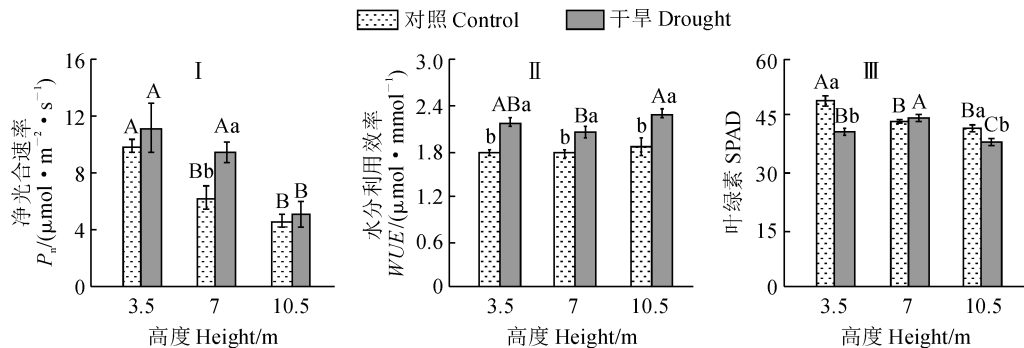
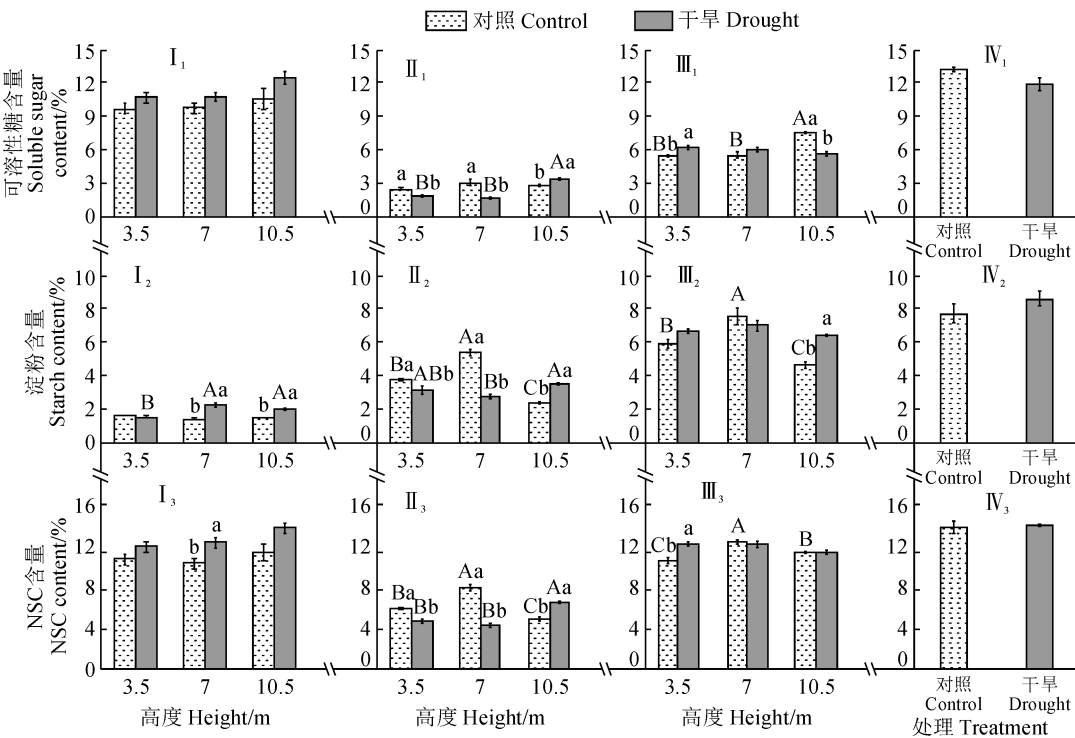


图3 两种水分处理下新疆杨不同树冠高度叶片的光合参数比较(平均值 $\pm$ 标准误, $n=5\sim8$)

Fig.3 Leaf photosynthetic parameters of different crown heights of *P. bolleana* under two water treatments ($n=5\sim8$)



I. 叶; II. 枝条; III. 韧皮部; IV. 细根; 1. 可溶性糖; 2. 淀粉; 3. NSC

图 4 两种水分处理下新疆杨不同树冠高度的叶片(I)、枝条(II)、韧皮部(III)、细根(IV)可溶性糖含量、淀粉和 NSC 含量(n=3~4)

I. Leaves; II. Branches; III. Phloem; IV. Fine roots; 1. Soluble sugar; 2. Starch; 3. NSC

Fig. 4 Soluble sugar, starch and NSC contents in leaves (I), branches (II), phloem (III) and fine roots (IV) of different crown heights of *P. bolleana* under two water treatments (n=3~4)

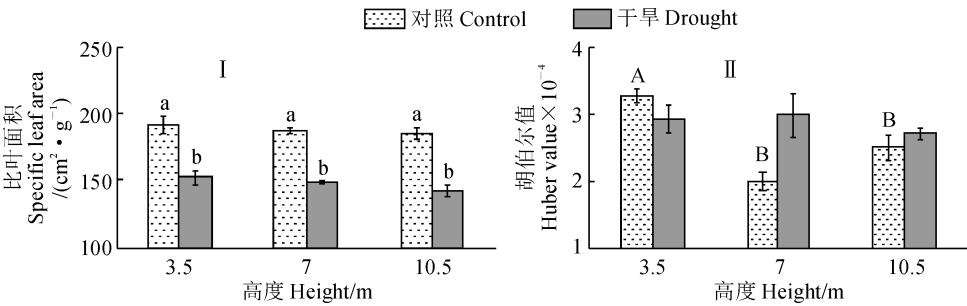


图 5 两种水分处理下新疆杨不同树冠高度的比叶面积和胡伯尔值(n=3)

Fig. 5 Specific leaf area and Huber value of different crown heights of *P. bolleana* under two water treatments (n=3)

到显著水平;干旱处理下从树冠下部到上部叶片的可溶性糖含量占 NSC 总含量的 85.8%~90.2%;干旱处理组叶片的淀粉含量在 7 m 及 10.5 m 处要显著高于相应对照组,其 NSC 含量在 7 m 处要显著高于相应对照组。其次,对于枝条而言,对照组枝条的可溶性糖含量在各树冠高度间无显著差异,而淀粉及 NSC 含量随着树高先增加后减少,表现为 7 m > 3.5 m > 10.5 m,且各树冠高度间均存在显著差异;干旱处理组的枝条可溶性糖、淀粉、NSC 含量随

高度增加基本呈现上升趋势,且在 10.5 m 处显著高于 3.5 m 及 7 m 处;与对照组相比,干旱处理组可溶性糖、淀粉及 NSC 含量在 3.5 m 及 7 m 处均要显著降低,而在 10.5 m 处均显著升高。再次,对于韧皮部而言,对照组可溶性糖含量在 10.5 m 处显著高于其他高度,淀粉及 NSC 含量随高度增加呈先增后降的趋势,并均在 7 m 处最高,且与其他树冠高度差异显著;干旱处理组韧皮部可溶性糖、淀粉及 NSC 含量在各树冠高度间均无显著差异;与对照

组相比,干旱处理韧皮部 3.5 m 处可溶性糖及 NSC 含量均显著升高,10.5 m 处可溶性糖含量显著降低,而其淀粉含量显著升高,其余高度的各指标均无显著变化。另外,对于细根而言,干旱处理组细根的可溶性糖、淀粉及 NSC 含量均与相应对照组无显著差异。

2.4 新疆杨不同树冠高度的比叶面积和胡伯尔值比较

新疆杨对照组和干旱处理组比叶面积在各树冠高度间均无显著差异,而干旱处理组比叶面积在各树冠高度下均显著低于相应对照组(图 5, I);对照组叶片胡伯尔值随树冠高度呈现先降后升的趋势,且 3.5 m 处显著高于 7 m 及 10.5 m 处,干旱处理组胡伯尔值在不同树冠高度间无显著差异,在各高度下与相应对照组之间也无显著差异(图 5, II)。

3 讨 论

3.1 新疆杨树冠不同高度叶片水力性状对干旱胁迫的响应

叶片水力性状取决于植物的生物学特性以及生长过程中对环境变化的适应^[30]。树冠垂直层次的高度及土壤含水量的差异使新疆杨叶片水力性状发生不同程度的变化。本研究中,干旱处理使得新疆杨黎明叶水势、正午叶水势、叶含水量及枝条含水量总体随着树冠高度的增加而下降。这与 Fang 等^[20]对小青杨(*Populus pseudosimonii*)的研究结果一致。树冠高度的增加使水的重力(水分的重力作用会导致木质部形成 $0.01 \text{ MPa} \cdot \text{m}^{-1}$ 的水势梯度^[31])及其与导管内壁的摩擦力增加,阻碍水分的运输^[32],从而减少了输送到树冠上部的水分。

等水植物对土壤含水量及饱和水汽压差的变化较为敏感,并能及时作出响应(如调节气孔导度),维持相对稳定且较高的正午叶水势^[33-34]。根据杨柳等^[33]对等水植物的研究,若正午叶水势变化小于 1.0 MPa 则可将其划分为等水植物。本研究中,除第 216、234 及 243 天 3.5 m 处,对照及干旱处理组新疆杨各树冠高度不同季节的正午叶水势变化普遍小于 1.0 MPa ,表明新疆杨属等水植物。这与 Tardieu 等^[34]对欧美杨(*Populus euramericana*)、Schultz 等^[35]对葡萄(*Vitis vinifera* L.)的研究结果一致,表明等水植物的正午叶水势并不会随土壤水分含量发生明显变化。同时,本研究中 2020 年新疆杨除树冠高度 10.5 m 处的叶含水量外,干旱处理并没有使其其余树冠高度叶含水量及枝条含水量与对照组之间产生显著差异。而 Sade 等^[10]的研究指

出,等水植物有维持稳定且较高组织相对含水量的能力,与本研究相似。此外,长期的干旱会促使新疆杨叶形态进行相应调整,如减小比叶面积、增加胡伯尔值。一方面,比叶面积反映出植物生长过程中的资源获取策略^[36],减小了比叶面积有利于新疆杨减少水分散失^[37]。另一方面,提高胡伯尔值可有效增加新疆杨枝条向叶片的供水能力^[38],在一定程度上减小了干旱处理组与对照组间水分状况的差异。与 Fang 等^[20]的研究不同的是,新疆杨叶片饱和膨压渗透势与膨压损失点水势在不同处理及树冠高度间的差异并不显著。这可能表明在长期干旱胁迫下,新疆杨并不是通过改变细胞的耐失水能力来适应干旱胁迫,而可能通过一些其他的补偿性调节来保证其生理活动的正常进行,如对叶片的形态或生理状况进行调整。

3.2 新疆杨树冠不同高度叶片光合生理参数对干旱胁迫的响应

叶片气孔导度的调节可防止叶和茎水势过度下降所引发的水分传导失效^[9],但同时会阻碍水气交换降低光合及蒸腾速率。在本研究中,对照及干旱处理组新疆杨的净光合速率均随树冠高度的增加呈下降趋势,与 Koch 等^[22]对红杉(*Sequoia sempervirens*)的研究结果一致。由于新疆杨属等水植物,叶片气孔对水分环境变化敏感^[9],对照及干旱处理组树冠中上部的正午叶水势均有所下降,这可能促使叶片气孔关闭^[10],进而导致净光合速率下降^[22]。此外,干旱处理下新疆杨的水分利用效率随树冠高度的增加而提高,与何春霞等^[23]对 4 种乔木的研究以及张永娥等^[39]对侧柏(*Platycladus orientalis*)的研究结果一致,表明干旱胁迫下新疆杨在器官水平存在碳水收支权衡。叶绿素在叶片中起到光能吸收、传递和转换的作用,在处于逆境时会发生不稳定降解^[40]。本研究发现叶绿素 SPAD 值在新疆杨树冠的上部要低于下部,与姚春娟等^[41]的研究结果一致,而水分胁迫是造成叶绿素相对含量下降的主要原因。

3.3 新疆杨不同器官非结构性碳水化合物含量对干旱胁迫的响应

NSC 在植物体的含量反映了碳供需的平衡关系^[22],其中淀粉和可溶性糖占 NSC 总量的 90% 以上^[42]。可溶性糖在植物受到干旱胁迫时可作为渗透调节物质,而淀粉可作为储能物质^[43]。本研究表明,干旱处理并没有使新疆杨树冠不同高度叶片的可溶性糖及 NSC 含量与对照组产生差异,但会使树

冠中部及上部的淀粉发生累积。这与 Yan 等^[44]对红松(*Pinus koraiensis*)的研究结果一致。其可能的解释是:一是叶片净光合速率虽然随树高的增加有所下降,但水分利用效率有一定的提高,在一定程度上缓解了新疆杨上部由于水分不足致使气孔关闭带来碳同化量降低的风险^[45];二是在同化物分配时,距离碳源近的器官将优先分配得到光合产物^[46],且功能正常的叶所生产的光合产物通常大于自身的呼吸消耗^[44],因此分配给叶片的光合产物会有一定量的累积,减小了叶片中可溶性糖及 NSC 含量在树冠不同高度的差异。干旱处理使得新疆杨树冠上部枝条的可溶性糖、淀粉和 NSC 含量高于下部,与 Woodruff 等^[21]对花旗松的研究结果一致,该现象与新疆杨上部水分条件较差有关。在遭受干旱胁迫时,非等水植物能储存更多非结构性碳,具有更高的生产力^[10]。而对于新疆杨这类等水植物而言,气孔对水分环境敏感,气孔导度下调将使得碳同化率下降,而此时 NSC 的储存量对植物抵御干旱胁迫尤为重要,因为 NSC 是栓塞修复、渗透调节的重要物质^[14]。

多数植物的光合产物以可溶性糖的形式由韧皮部从“源”运输到“汇”,以满足植物各器官对光合产物的需求^[47]。有研究表明,干旱胁迫会导致韧皮部的含水量降低、汁液粘度增加,从而限制韧皮部对光合同化物的运输^[16]。与干旱胁迫导致韧皮部运输受阻原理相似,王文杰等^[48]对红松(*Pinus koraiensis*)进行的环剥实验发现,环剥会阻碍光合产物的纵向运输,导致环剥上部韧皮部 NSC 积累。而在本

研究中,干旱处理下新疆杨各树冠高度韧皮部的可溶性糖、淀粉、NSC 含量没有显著差异,这表明干旱胁迫并没有影响韧皮部的装载功能,可保证光合产物正常运输,按各器官的需求进行碳分配。另外,细根是植物水分与养分吸收的主要器官。本研究中干旱处理并没有使新疆杨细根中的可溶性糖、淀粉及 NSC 含量与对照组产生显著差异。这与韧皮部运输功能的正常运作密不可分,保证了光合产物可从“源”(叶)向“汇”(根)进行运输。

4 结 论

干旱胁迫下,新疆杨植株受到的水分胁迫随树冠高度的增加而加剧,其中黎明叶水势、正午叶水势、叶片含水量、枝条含水量在树冠上部要普遍低于下部但饱和膨压渗透势及膨压损失点水势在不同树冠高度下并无显著差异,而随着干旱期的延长新疆杨树冠上部发生栓塞枯梢的风险要大于下部;净光合速率随树冠高度的增加有所下降,而水分利用效率有一定程度的提高,叶绿素 SPAD 值在树冠上部要低于下部;NSC 在不同器官之间的分配有所差异,且其组分会随水分状况发生变化,叶片可溶性糖、NSC 含量在不同高度间差异不显著,而淀粉含量在树冠的中部及上部要大于下部,枝条上部的可溶性糖、淀粉和 NSC 含量高于中部和下部,韧皮部的可溶性糖、淀粉和 NSC 在不同树冠高度间没有显著差异;细根的可溶性糖、淀粉及 NSC 含量在不同水分处理下差异不显著。

参考文献:

[1] IPCC. Climate change 2007: the physical science basis[M]. Contribution of Working Group I to the Forth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007: 1 009.

[2] BEIER C, BEIERKUHNLEIN C, WOHLGEMUTH T, et al. Precipitation manipulation experiments-challenges and recommendations for the future[J]. *Ecology Letters*, 2012, **15**(8): 899-911.

[3] BRESHEARS D D, COBB N S, RICH P M, et al. Regional vegetation Die-off in response to global-change-type drought [J]. *PNAS*, 2005, **102**(42): 15 144-15 148.

[4] ALLEN C D, MACALADY A K, CHENCHOUNI H, et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, **259**(4): 660-684.

[5] 张泽秀, 刘利民, 贾 燕, 等. 三北地区防护林气候生态适应

性分析[J]. *生态学杂志*, 2009, **28**(9): 1 696-1 701.

ZHANG Z X, LIU L M, JIA Y, et al. Climatic ecological adaptation of shelter forests in Three-North Regions[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, **28**(9): 1 696-1 701.

[6] 朱教君, 郑 晓. 关于三北防护林体系建设的思考与展望——基于 40 年建设综合评估结果[J]. *生态学杂志*, 2019, **38**(5): 1 600-1 610.

ZHU J J, ZHENG X. The prospects of development of the Three-North Afforestation Program (TNAP): on the basis of the results of the 40-year construction general assessment of the TNAP[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, **38**(5): 1 600-1 610.

[7] 赵东升, 郭彩赞, 郭义强, 等. 气候变化对“山水林田湖草”重大生态工程的影响[J]. *生态学报*, 2019, **39**(23): 8 780-8 788.

ZHAO D S, GUO C Y, GUO Y Q, et al. Effects of climate change on major ecological projects of mountains-rivers-for-ests-farmlands-lakes-grasslands[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(23): 8 780-8 788.

- [8] 孜尔蝶·巴合提, 贾国栋, 余新晓, 等. 基于稳定同位素分析不同退化程度小叶杨水分来源[J]. 应用生态学报, 2020, **31**(6): 1 807-1 816.
- ZIERDIE · BAHETI, JIA G D, YU X X, *et al.* Assessing water sources for *Populus simonii* with different degrees of degradation based on stable isotopes[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, **31**(6): 1 807-1 816.
- [9] 罗丹丹, 王传宽, 金 鹰. 植物水分调节对策: 等水与非等水行为[J]. 植物生态学报, 2017, **41**(9): 1 020-1 032.
- LUO D D, WANG C K, JIN Y. Plant water-regulation strategies: isohydric versus anisohydric behavior[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, **41**(9): 1 020-1 032.
- [10] SADE N, GEBREMEDHIN A, MOSHELION M. Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2012, **7**(7): 767-770.
- [11] 安玉艳, 梁宗锁. 植物应对干旱胁迫的阶段性策略[J]. 应用生态学报, 2012, **23**(10): 2 907-2 915.
- AN Y Y, LIANG Z S. Staged strategy of plants in response to drought stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, **23**(10): 2 907-2 915.
- [12] 张中峰, 黄玉清, 尤业明, 等. 岩溶干旱胁迫下青冈栎水分参数变化[J]. 生态学杂志, 2011, **30**(4): 664-669.
- ZHANG Z F, HUANG Y Q, YOU Y M, *et al.* Changes of *Cyclobalanopsis glauca* water parameters under drought stress in Karst environment[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30**(4): 664-669.
- [13] HACKE U G, SPERRY J S, PITTERMANN J. Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah[J]. *Basic and Applied Ecology*, 2000, **1**(1): 31-41.
- [14] 董 蕾, 李吉跃. 植物干旱胁迫下水分代谢、碳饥饿与死亡机理[J]. 生态学报, 2013, **33**(18): 5 477-5 483.
- DONG L, LI J Y. Relationship among drought, hydraulic metabolic, carbon starvation and vegetation mortality[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(18): 5 477-5 483.
- [15] 章异平, 海旭莹, 徐军亮, 等. 秦岭东段栓皮栎枝条非结构性碳水化合物含量的季节动态[J]. 植物生态学报, 2019, **43**(6): 521-531.
- ZHANG Y P, HAI X Y, XU J L, *et al.* Seasonal dynamics of non-structural carbohydrate content in branch of *Quercus variabilis* growing in east Qinling Mountain range[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, **43**(6): 521-531.
- [16] 代永欣, 王 林, 王贤崇. 干旱导致树木死亡机制研究进展[J]. 生态学杂志, 2015, **34**(11): 3 228-3 236.
- DAI Y X, WANG L, WAN X C. Progress on researches of drought-induced tree mortality mechanisms [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, **34**(11): 3 228-3 236.
- [17] 郑云普, 王贺新, 娄 鑫, 等. 木本植物非结构性碳水化合物变化及其影响因子研究进展[J]. 应用生态学报, 2014, **25**(4): 1 188-1 196.
- ZHENG Y P, WANG H X, LOU X, *et al.* Changes of non-structural carbohydrates and its impact factors in trees: a review[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, **25**(4): 1 188-1 196.
- [18] TRAVERSARI S, NERI A, TRAVERSI M L, *et al.* Daily osmotic adjustments in stem may be good predictors of water stress intensity in poplar[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 146: 13-22.
- [19] RYAN M G, YODER B J. Hydraulic limits to tree height and tree growth[J]. *BioScience*, 1997, **47**(4): 235-242.
- [20] FANG L D, NING Q R, GUO J J, *et al.* Hydraulic limitation underlies the dieback of *Populus pseudosimonii* trees in water-limited areas of Northern China[J]. *Forest Ecology and Management*, 2021, 483: 118 764.
- [21] WOODRUFF D R, MEINZER F C. Water stress, shoot growth and storage of non-structural carbohydrates along a tree height gradient in a tall conifer[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2011, **34**(11): 1 920-1 930.
- [22] KOCH G W, SILLETT S C, JENNINGS G M, *et al.* The limits to tree height[J]. *Nature*, 2004, **428**(6 985): 851-854.
- [23] 何春霞, 李吉跃, 郭 明, 等. 4种乔木叶片光合特性和水分利用效率随树高的变化[J]. 生态学报, 2008, **28**(7): 3 008-3 016.
- HE C X, LI J Y, GUO M, *et al.* Changes of leaf photosynthetic characteristics and water use efficiency along tree height of 4 tree species[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, **28**(7): 3 008-3 016.
- [24] 何春霞. 树高极限的水分限制机理研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2009.
- [25] LIU Y Y, WANG A Y, AN Y N, *et al.* Hydraulics play an important role in causing low growth rate and dieback of aging *Pinus sylvestris* var. *mongolica* trees in plantations of Northeast China[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2018, **41**(7): 1 500-1 511.
- [26] 徐 春, 段 倩, 刘 霞, 等. 天山北坡阜康市土壤侵蚀区域分异特征及防治重点[J]. 干旱区资源与环境, 2019, **33**(6): 105-112.
- XU C, DUAN Q, LIU X, *et al.* Regional differentiation characteristics of soil erosion in Fukang City, northern foot of Tianshan Mountains and the prevention and control [J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2019, **33**(6): 105-112.
- [27] 吾玛尔·阿布力孜, 古丽布斯坦·努尔买买提, 阿布都肉苏力吐孙, 等. 新疆阜康绿洲不同生境土壤动物群落多样性及其季节动态[J]. 生态学杂志, 2013, **32**(6): 1 412-1 420.
- ABLIZ OMAR, NURMAMMAT GULBOSTAN, TURSUN ABUDURUSUL, *et al.* Community diversity and its seasonal dynamics of soil fauna in Fukang oasis of Xinjiang, Northwest China [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, **32**(6): 1 412-1 420.
- [28] SCHULTE P J, HINCKLEY T M. A comparison of pressure-volume curve data analysis techniques[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1985, **36**(10): 1 590-1 602.
- [29] BUYASSE J, MERCKX R. An Improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1993, **44**(10): 1 627-1 629.
- [30] 赵延涛, 许洛山, 张志浩, 等. 浙江天童常绿阔叶林不同演替阶段木本植物的水力结构特征[J]. 植物生态学报, 2016, **40**(2): 116-126.
- ZHAO Y T, XU M S, ZHANG Z H, *et al.* Hydraulic architecture of evergreen broad-leaved woody plants at different successional stages in Tiantong National Forest Park, Zhe-

- jiang Province, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, **40**(2): 116-126.
- [31] SCHOLANDER P F, BRADSTREET E D, HEMMINGSEN E A, *et al.* Sap pressure in vascular plants-negative hydrostatic pressure can be measured in plants[J]. *Science*, 1965, **148**(3 668): 339-346.
- [32] 赵琦琳, 田文斌, 郑 忠, 等. 浙江天童木本植物水力结构与树高的关联性[J]. *生态学报*, 2020, **40**(19): 6 905-6 911. ZHAO Q L, TIAN W B, ZHENG Z, *et al.* Hydraulic architecture associated with tree height across woody plants in Tiantong, Zhejiang Province[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(19): 6 905-6 911.
- [33] 杨 柳, 孙慧珍. 兴安落叶松水分利用对策[J]. *林业科学*, 2016, **52**(6): 149-156. YANG L, SUN H Z. Analysis of water management strategy for *Larix gmelinii*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2016, **52**(6): 149-156.
- [34] TARDIEU F, SIMONNEAU T. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1998, **49** (Special Issue): 419-432.
- [35] SCHULTZ H R. Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2003, **26**(8): 1 393-1 405.
- [36] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山森林不同演替阶段比叶面积及其影响因子[J]. *生态学报*, 2015, **35**(5): 1 480-1 487. HU Y S, YAO X Y, LIU Y H. Specific leaf area and its influencing factors of forests at different succession stages in Changbai Mountains[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(5): 1 480-1 487.
- [37] 杨 俊, 马 健, 王婷婷, 等. 5 种荒漠植物抗旱性及其与抗旱指标相关性的定量评价[J]. *干旱区资源与环境*, 2009, **23**(6): 143-146. YANG J, MA J, WANG T T, *et al.* The quantitative evaluation on drought-resistance and its relationship with drought resistance indexes of five desert plants[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2009, **23**(6): 143-146.
- [38] 陈佳村, 李秧秧, 左力翔. 陕北沙地小叶杨“小老树”的水力适应性[J]. *生态学报*, 2014, **34**(15): 4 193-4 200. CHEN J C, LI Y Y, ZUO L X. The hydraulic acclimation of old and dwarf *Populus simonii* trees growing on sandy soil in Northern Shaanxi Province, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(15): 4 193-4 200.
- [39] 张永娥, 余新晓, 陈丽华, 等. 北京西山侧柏林冠层不同高度处叶片水分利用效率[J]. *应用生态学报*, 2017, **28**(7): 2 143-2 148. ZHANG Y E, YU X X, CHEN L H, *et al.* Foliar water use efficiency of *Platycladus orientalis* of different canopy heights in Beijing western mountains area, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(7): 2 143-2 148.
- [40] 罗彬莹, 刘卫东, 吴际友, 等. 干旱胁迫对樟树幼苗光合特性和水分利用的影响[J]. *中南林业科技大学学报*, 2019, **39**(5): 49-55. LUO B Y, LIU W D, WU J Y, *et al.* Effect of drought stress on photosynthetic characteristics and water use of *Cinnamomum camphora* seedlings[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2019, **39**(5): 49-55.
- [41] 姚春娟, 郭圣茂, 马英超, 等. 干旱胁迫对 4 种决明属植物光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J]. *草业科学*, 2017, **34**(9): 1 880-1 888. YAO C J, GUO S M, MA Y C, *et al.* Effect of drought stress on characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of four species of *Cassia*[J]. *Pratacultural Science*, 2017, **34**(9): 1 880-1 888.
- [42] HOCH G, RICHTER A, KÖRNER C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2003, **26**(7): 1 067-1 081.
- [43] SALLEO S, TRIFILO P, ESPOSITO S, *et al.* Starch-to-sugar conversion in wood parenchyma of field-growing *Laurus nobilis* plants: a component of the signal pathway for embolism repair? [J]. *Functional Plant Biology*, 2009, **36**(9): 815.
- [44] YAN C F, HAN S J, ZHOU Y M, *et al.* Needle-age related variability in nitrogen, mobile carbohydrates, and $\delta^{13}\text{C}$ within *Pinus koraiensis* tree crowns[J]. *PLoS One*, 2012, **7**(4): e35076.
- [45] 刘丙花, 赵登超, 贾 明, 等. 植物水分利用效率提高途径研究综述[J]. *世界林业研究*, 2017, **30**(3): 24-29. LIU B H, ZHAO D C, JIA M, *et al.* Research on approaches to improve plant water use efficiency[J]. *World Forestry Research*, 2017, **30**(3): 24-29.
- [46] 王 凯, 雷 虹, 夏 扬, 等. 杨树幼苗非结构性碳水化合物对增加降水和氮添加的响应[J]. *应用生态学报*, 2017, **28**(2): 399-407. WANG K, LEI H, XIA Y, *et al.* Responses of non-structural carbohydrates of poplar seedlings to increased precipitation and nitrogen addition[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(2): 399-407.
- [47] 张 懿, 张大兵, 刘 曼. 植物体内糖分子的长距离运输及其分子机制[J]. *植物学报*, 2015, **50**(1): 107-121. ZHANG Y, ZHANG D B, LIU M. The molecular mechanism of long-distance sugar transport in plants[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2015, **50**(1): 107-121.
- [48] 王文杰, 胡 英, 王慧梅, 等. 环剥对红松(*Pinus koraiensis*)韧皮部和木质部碳水化合物的影响[J]. *生态学报*, 2007, **27**(8): 3 472-3 481. WANG W J, HU Y, WANG H M, *et al.* Effects of girdling on carbohydrates in the xylem wood and phloem bark of Korean pine (*Pinus koraiensis*) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(8): 3 472-3 481.

(编辑:裴阿卫)