

干旱胁迫下红砂幼苗非结构性 碳水化合物动态变化特征

师亚婷, 单立山*, 解婷婷, 马 静, 杨 洁, 王红永

(甘肃农业大学 林学院, 兰州 730070)

摘 要: 该试验以荒漠区主要建群种红砂幼苗为研究对象, 设置适宜水分(CK)、轻度干旱(MD)、中度干旱(SD)和重度干旱(VSD)4个胁迫处理(即田间持水量的80%、60%、40%和20%), 采用盆栽控水试验, 分别测定干旱胁迫15、30、45和60 d时红砂幼苗的叶、茎、粗根和细根中非结构性碳水化合物(NSC)及其组分的含量, 分析不同胁迫强度下不同干旱持续时间红砂幼苗NSC的动态变化及各组分差异, 以揭示红砂NSC对于干旱胁迫的响应机制。结果表明: (1) 干旱胁迫强度和胁迫持续时间对红砂幼苗不同器官NSC及其组分均有显著影响, 其中胁迫持续时间对NSC动态变化的影响尤为显著。(2) 干旱胁迫初期, 红砂叶中的NSC含量呈下降趋势, 而茎中的NSC含量呈上升趋势, 粗根和细根中NSC含量在各胁迫处理下基本保持稳定。(3) 干旱胁迫后期, 红砂叶和茎中的可溶性糖、淀粉和NSC含量逐渐增加, 而粗根和细根中的淀粉和NSC含量呈下降趋势(中度干旱除外), 且这一时期重度干旱处理下各器官可溶性糖和NSC的含量明显高于CK。研究发现, 重度干旱胁迫能显著诱导提高红砂幼苗不同器官中的NSC含量, 并通过分解根中淀粉和增加叶片中可溶性糖含量的方式来调节细胞渗透势平衡, 以维持细胞活力, 进而保持红砂在干旱胁迫后期的存活。

关键词: 红砂; 干旱强度; 干旱持续时间; 器官; 非结构性碳水化合物

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

Dynamic Changes of Non-structural Carbohydrate in *Reaumuria soongorica* Seedlings under Drought Stress

SHI Yating, SHAN Lishan*, XIE Tingting, MA Jing, YANG Jie, WANG Hongyong

(College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: In this experiment, we used the seedlings of the main constructive species of *Reaumuria soongorica* in the desert area as the experimental material, and set four different water treatments including suitable water (CK), light drought stress (MD), moderate drought stress (SD) and serious drought stress (VSD), i. e., 80%, 60%, 40% and 20% of the water holding capacity in the field. The contents of non-structural carbohydrates (NSC) and their components in leaves, stems, coarse roots and fine roots of *R. soongorica* seedlings at 15 d, 30 d, 45 d and 60 d of drought stress were measured by pot water control experiment. The dynamic changes and differences of components of NSC in *R. soongorica* seedlings under different stress intensities and drought durations were analyzed, aim to reveal the response mechanism of *R. soongorica* NSCs to drought stress. The results showed that: (1) the intensity and duration of drought

收稿日期: 2022-08-14; 修改稿收到日期: 2022-11-25

基金项目: 国家自然科学基金(32160253, 31960245)

作者简介: 师亚婷(1996—), 女, 在读硕士研究生, 主要研究方向为生理生态。E-mail: 1948351943@qq.com

* 通信作者: 单立山, 教授, 博士生导师, 主要研究方向为植物生理生态。E-mail: shanls@gsau.edu.cn

stress had a significant effect on the NSC and their components of different organs in *R. soongorica* seedlings, and the duration of stress had a particularly significant effect on the dynamic changes of NSC. (2) In the early stage of drought stress, the NSC content in leaves of *R. soongorica* showed a downward trend, while the NSC content in stems showed an upward trend, and the NSC content in coarse roots and fine roots remained basically stable under various stress treatments. (3) In the late stage of drought stress, the soluble sugar, starch and NSC content in leaves and stems of *R. soongorica* gradually increased, while the starch and NSC content in coarse roots and fine roots showed a downward trend (except moderate drought stress), and during this period, the contents of soluble sugar and NSC in various organs under serious drought stress treatment is significantly higher than those of CK. The study found that severe drought stress could significantly induce the increase of NSC content in different organs of *R. soongorica* seedlings, and the balance of cell osmotic potential was regulated by decomposing starch in roots and increasing soluble sugar content in leaves to maintain cell vitality, thus maintaining the survival of *R. soongorica* in the late stage of drought stress.

Key words: *Reaumuria soongorica*; drought stress intensity; drought stress duration; organs; non-structural carbohydrates

近年来,全球气候变暖、水资源短缺、土地荒漠化等生态环境问题日益突出,干旱对植物生理特性的影响越来越严重,并进一步限制了植物的正常生长发育。中国是世界上沙漠面积较大和荒漠化严重的国家之一,这种日益严峻的荒漠化趋势对中国北方干旱区生态环境造成了严重影响,荒漠化防治已成为了中国环境治理的重要方面^[1]。水分作为限制荒漠植被生长的基本要素,通过影响各器官碳分配过程决定其生长与存活。非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC)是光合作用和呼吸作用之间主要的中间物质,主要由可溶性糖和淀粉组成^[2],其含量可以直观地反映可供植物生长存活的物质水平,也可以体现出碳吸收与碳消耗二者之间的平衡关系^[3]。因此,加强干旱胁迫对荒漠植物非结构性碳水化合物影响的研究,有助于了解植物适应干旱胁迫的生理生态机制,对干旱、半干旱区荒漠植物的保护、恢复和重建等工作具有重要意义。

干旱胁迫通常会影响植物各器官 NSC 分配格局,进而调控植物的生长和死亡^[4]。有研究发现,随着干旱胁迫加剧,植物将 NSC 优先投资于地上部分器官生长^[5];但也有学者发现,干旱胁迫下植物根中 NSC 含量没有降低^[6],甚至有些植物地下器官 NSC 分配比例增大^[7];且有的植物分配淀粉到粗根中储存用于后期抵抗干旱,可溶性糖分配至细根中促进水分吸收^[8]。可见,随干旱胁迫的加剧,NSC 分配在植物不同器官内的变化规律具有极强的不确定性和差异性。也有研究指出干旱胁迫持续时间会对植物体内 NSC 含量变化产生影响,王宗琰等^[9]研究发现胁迫初期 NSC 含量表现为胁迫处理显著高于适

宜处理,胁迫后期却表现相反;而 Piper 等^[10]研究指出植物体内 NSC 含量在整个试验过程中不受干旱影响。由此发现,关于干旱胁迫持续时间对于 NSC 含量的影响尚不明确。以往研究多集中于较短时间的干旱胁迫,且仅仅比较干旱胁迫开始前和干旱胁迫结束时的 NSC 变化规律,有关长期胁迫下 NSC 动态变化的研究相对缺乏。因此,结合干旱胁迫强度和胁迫持续时间开展植被体内 NSC 动态变化的研究,有助于更全面地了解植物的干旱适应策略,对深刻理解干旱诱导植物死亡的生理机制具有重要意义。

红砂(*Reaumuria soongorica*)是中国荒漠区分布最广的植物种之一,在保护、改善和修复干旱区生态环境方面起到了重要作用^[11]。目前,关于红砂干旱胁迫的研究主要集中在渗透调节物质^[11]、种子萌发^[12-13]、形态特征^[14]、含水量^[15]、叶绿素荧光^[16]、转录组学特征^[17]等方面,而有关干旱胁迫对 NSC 含量在其不同器官分配的研究较少。与成年植株相比,幼苗对干旱胁迫更敏感,其存活率对植被更新具有重要意义^[18]。因此,本研究以红砂幼苗为研究对象,通过盆栽控水试验,测定其各器官(叶、茎和根)中 NSC 含量,考察不同干旱持续时间和不同胁迫强度下红砂幼苗 NSC 的动态变化及各组分差异,以揭示干旱胁迫影响 NSC 在红砂各器官中的分配机制,从而为荒漠地区红砂群落的保护、恢复提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 苗木培育

2019 年 3 月底至 4 月初,在甘肃省白银市景泰

县(36°43'N, 104°43'E)的山前戈壁,分别选取具有代表性、大小均一(平均株高 10 cm、冠幅 10 cm)的单生红砂数株,带回甘肃农业大学校内试验基地(36°03'N, 103°49'E)栽植至上径 30 cm、下径 18 cm、高 38 cm 花盆中,每盆栽植 1 株红砂幼苗,供试土壤取自红砂采样地自然生境中的土壤,装土前进行了过筛、除杂等处理,每盆装土 10 kg。场内设有遮雨棚,周围无遮挡物,植株受光照充足均匀、通风良好,雨天及时对植物进行遮盖。待缓苗生长 2 个月,于 2019 年 6 月对幼苗进行抗旱试验,此时不再每天充分浇水灌溉,并于 7 月 6 日开始控制其土壤含水量进行试验,每天 18:00 通过人工称重补水的方式维持处理土壤含水量。

1.2 实验设计

采用盆栽人工模拟干旱胁迫试验,参照王宗琰等^[9]、杜尧等^[19]和朱教君等^[20]的试验方法,设置适宜水分(CK)、轻度(MD)、中度(SD)和重度胁迫(VSD)4 个水分处理,控水方法采用植物水分梯度划分法,即各处理的土壤含水量以红砂采样地自然生境中的土壤田间持水量(17.41%)的 80%、60%、40%和 20%为基准,即实际土壤含水量分别是 13.93%、10.45%、6.97%和 3.45%。试验设计本底值 12 盆(4 个处理×3 个重复),在 7 月 6 日干旱胁迫之前取样。每个处理每次设 3 盆(3 个重复),共计 60 盆植株(12 盆基准值+4 个处理×4 次取样×每次 3 盆),分别在干旱胁迫后 15 d(7 月 22 日)、30 d(8 月 6 日)、45 d(8 月 21 日)和 60 d(9 月 4 日)时取样测定红砂幼苗不同器官非结构性碳水化合物的变化情况。

1.3 样品采集和指标测量

样品采集时,将红砂幼苗整株从盆中取出,尽可能地确保根系的完整性,用保鲜膜包裹根系以防止水分流失,迅速将样品带回实验室。将幼苗分为叶、茎、粗根(≥ 2 mm)和细根(< 2 mm)4 部分。将各部分组织用天平称重后装进标记好的信封中,放入 120 ℃的烘箱内杀青 30 min,之后将温度调至 80 ℃烘干至恒重后取出,将样品粉碎后用于不同组织中非结构性碳水化合物含量的测定。本实验采用蒽酮比色法测定样品可溶性糖含量^[21],苯酚浓硫酸法测定样品淀粉含量^[22],NSC 含量为可溶性糖与淀粉之和,其积累量为含量与干重的乘积。

1.4 数据处理

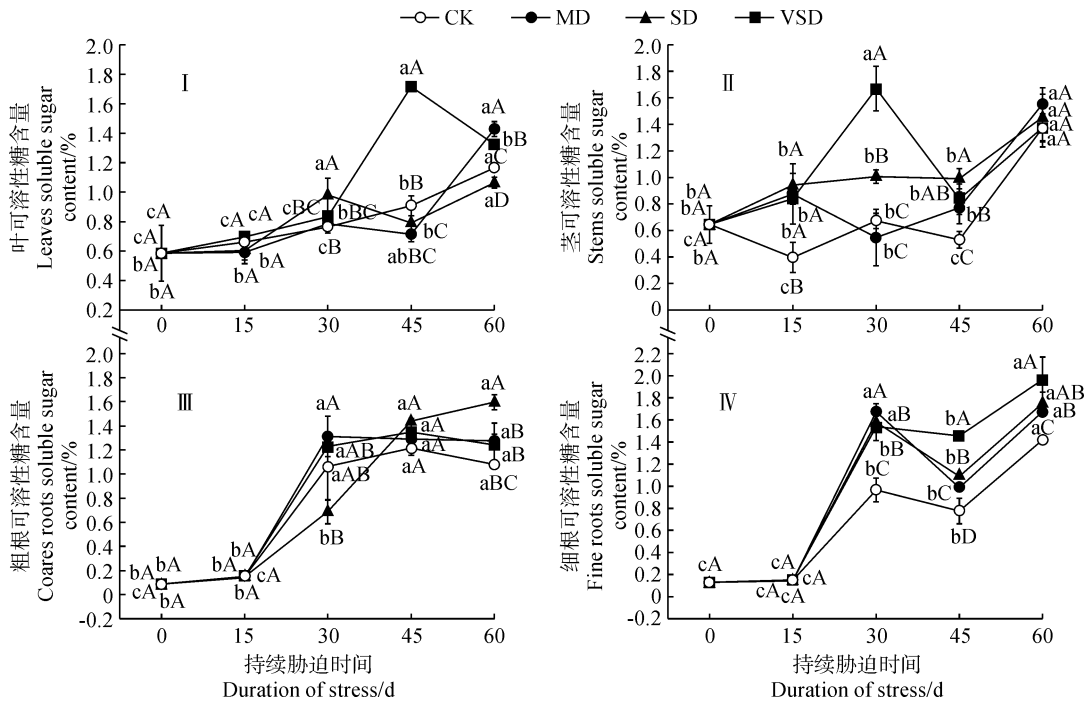
所有数据的统计分析都使用 SPSSV. 25.0(SPSS, Inc., Chicago, USA)进行。采用双因素方差分析

(Two-way ANOVA)来确定红砂幼苗在胁迫强度和胁迫持续时间及其两者相互作用下不同器官的可溶性糖、淀粉和 NSC 含量的差异显著性。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)检验不同胁迫时间、不同胁迫强度以及不同器官中可溶性糖、淀粉和 NSC 含量的差异显著性。采用 Duncan 检验进行多重比较。Origin 2021 用于绘图,各图数值均以平均值±标准差表示。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫强度和时间对红砂幼苗不同器官中可溶性糖含量的影响

从图 1 可知,红砂幼苗叶、粗根、细根的可溶性糖含量在各干旱胁迫强度和各胁迫时间下均不同程度地高于自身基准值(胁迫前,0 d),且各器官 VSD 处理的可溶性糖含量在各胁迫时间下均高于 CK 处理。其中,随胁迫时间的延长,叶可溶性糖含量在 CK 处理中持续增加,在 MD、SD 处理先上升后降低再上升,在 VSD 处理则先上升后降低,各处理均在干旱胁迫 60 d 时与自身基准值差异显著,CK、VSD 处理还在胁迫 45 d、SD 处理在胁迫 30 d 时也与自身基准值差异显著;与 CK 处理相比,MD 处理在胁迫 60 d、SD 处理在胁迫 30 d、VSD 处理在胁迫 45 d 时均显著增加,分别比自身基准值显著增加 144.05%、67.79%、193.19%,分别比同期 CK 显著增加 22.64%、28.66%和 88.97%(图 1, I)。随胁迫时间的延长,茎可溶性糖含量在 CK 处理下呈现降低-上升-降低-上升的波动变化趋势,在 MD、SD、VSD 处理均先上升后降低再上升,CK、MD 处理在胁迫 60 d 时显著高于自身基准值,SD 处理在整个胁迫过程中均显著高于自身基准值,VSD 处理在胁迫 30 和 60 d 时显著高于自身基准值;与 CK 处理相比,MD、SD、VSD 处理均在 45 d 时显著增加,此时分别比基准值显著增加 19.44%、53.58%和 29.73%,比同期 CK 分别显著增加 45.30%、86.83%和 57.81%(图 1, II)。随胁迫时间的延长,粗根可溶性糖含量在 CK、MD、VSD 处理下均先上升后下降,SD 处理则持续增加,各处理均在胁迫 30~60 d 时与自身基准值差异显著;与 CK 处理相比,VSD 处理在整个胁迫处理过程中均无显著变化,MD、SD 处理在胁迫 60 d 时显著增加,此时分别比基准值显著增加 1 356.34%和 1 725.49%,分别比同期 CK 显著增加 18.02%和 47.97%(图 1, III)。随胁迫时间的延长,各处理细根可溶性糖含量均先上升后下



CK、MD、SD、VSD 分别代表适宜水分、轻度干旱、中度干旱和重度干旱胁迫处理;不同小写字母表示同一处理不同时间之间差异显著 ($P<0.05$),不同大写字母表示同一时间不同胁迫处理间差异显著 ($P<0.05$);下同

图 1 不同干旱胁迫下红砂幼苗各器官可溶性糖含量变化特征

CK, MD, SD and VSD stand for suitable water, mild drought stress, moderate drought stress and severe drought stress treatments, respectively. Different normal letters in the same drought stress intensity indicate the significant differences among different stress time points at 0.05 level ($P<0.05$), while the different capital letters at the same time point indicate the significant differences under different stress intensities, at 0.05 level ($P<0.05$). The same as below

Fig. 1 Variation characteristics of soluble sugar content in organs of *Reaumuria soongorica* seedlings under drought stress

降再上升,均在胁迫 30~60 d 时与自身基准值差异显著;与 CK 处理相比,MD、SD、VSD 处理均在胁迫 60 d 时显著增加,此时分别比自身基准值显著增加 1 188.95%、1 247.72%和 1 411.45%,分别比同期 CK 显著增加 25.63%、23.47%和 38.47%(图 1, IV)。

2.2 干旱胁迫强度和时间内对红砂幼苗不同器官中淀粉含量的影响

图 2 显示,随胁迫时间的延长,红砂幼苗叶淀粉含量在 CK、MD、VSD 处理下均先降低后上升,SD 处理呈现波动变化趋势,CK 处理在胁迫 60 d 时与自身基准值差异显著,MD、VSD 处理在整个胁迫过程中均与自身基准值差异显著,SD 处理在胁迫 15 和 60 d 时与自身基准值差异显著,各干旱胁迫处理在胁迫 60 d 时均不同程度地高于自身基准值;与 CK 处理相比,MD、SD 处理在胁迫 45 d 时显著减少,VSD 处理在整个胁迫过程中无显著差异(图 2, I)。

同时,随胁迫时间的延长,红砂幼苗茎淀粉含量在 CK 处理下先上升后降低再上升,并在胁迫 30 和 60 d 时与自身基准值差异显著,在 MD、SD、VSD 处

理下均先降低后上升,SD 处理在胁迫 15、30 和 60 d 时与自身基准值差异显著,MD、VSD 处理在胁迫 60 d 时与自身基准值差异显著,各干旱胁迫处理均在胁迫 45 和 60 d 时不同程度地高于自身基准值;MD、SD、VSD 处理均在胁迫 30 d 时比同期 CK 处理显著增加,增幅分别为 91.23%、66.67%和 144.38%(图 2, II)。

此外,粗根淀粉含量在 CK、MD、VSD 处理 30~60 d、SD 处理 30 和 60 d 时不同程度地高于自身基准值;随胁迫时间的延长,红砂幼苗粗根淀粉含量在 CK、MD、VSD 处理下均先降低后上升再降低,在 SD 处理下则呈现波动变化趋势,前三者均在胁迫 45 和 60 d、SD 处理在胁迫 60 d 时才与自身基准值差异显著;与 CK 处理相比,MD 处理在整个胁迫过程中无显著变化,VSD 处理在胁迫 45 d 时显著增加,此时比基准值和同期 CK 分别显著增加了 1 558.46%和 11.90%(图 2, III)。

另外,细根淀粉含量在 CK、VSD 处理 45 和 60 d 时均不同程度地高于自身基准值,在 MD、SD 处理

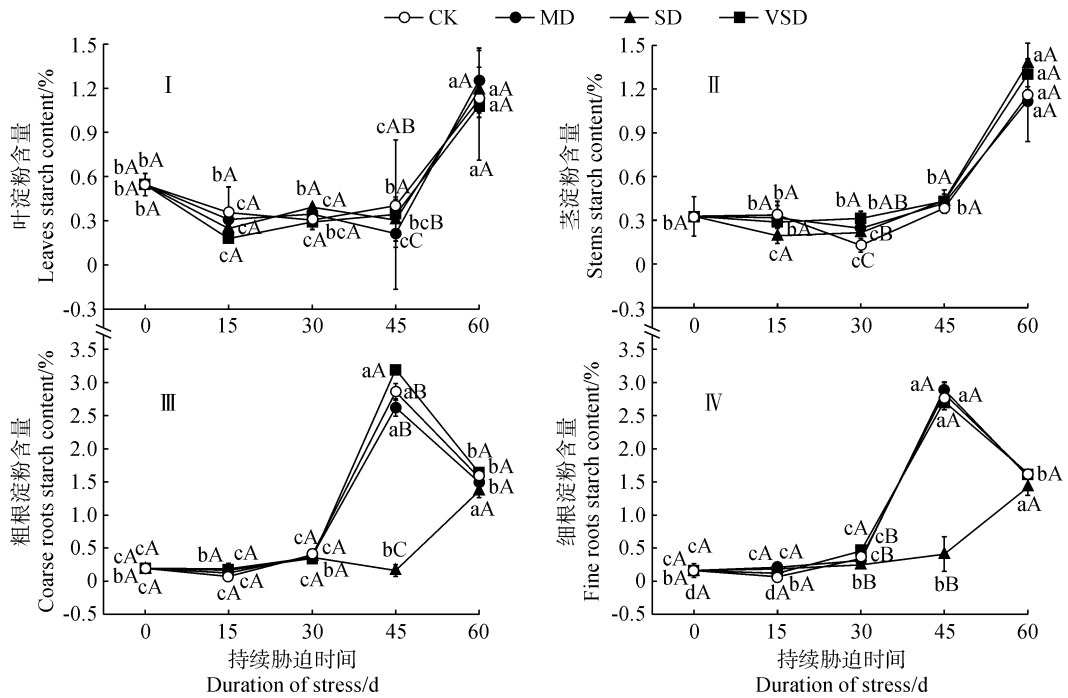


图2 不同干旱胁迫下红砂幼苗各器官淀粉含量变化特征

Fig. 2 Variation characteristics of starch content in organs of *R. soongorica* seedlings under drought stress

各时间段下均不同程度地高于自身基准值;随胁迫时间的延长,细根淀粉含量在 CK、VSD 处理下均先降低后上升再降低,在 MD 处理下先上升后降低,在 SD 处理下则持续增加,且 CK、MD 处理在胁迫 45 和 60 d、SD 处理在胁迫 60 d、VSD 处理在胁迫 30~60 d 均与自身基准值差异显著;与 CK 处理相比,MD 处理在整个胁迫过程中无显著变化,SD 处理在胁迫 45 d 时显著减少,VSD 处理在胁迫 30 d 时显著增加,此时比基准值和同期 CK 分别增加了 181.72%和 34.71%(图 2,IV)。

2.3 干旱胁迫强度和时间对红砂幼苗不同器官中 NSC 含量的影响

图 3 表明,随胁迫时间的延长,红砂幼苗叶 NSC 含量在 CK、VSD 处理下先下降后上升,在 MD、SD 处理呈现降低-上升-降低-上升的波动变化趋势,且在干旱胁迫处理 60 d 时均显著地高于自身基准值;与 CK 处理相比,MD、SD、VSD 处理分别在胁迫 60 d、30 d 和 45 d 时显著增加,此时它们分别比自身比基准值显著增加 137.21%、21.45%和 82.11%,比同期 CK 分别显著增加 17.24%、28.62%和 57.04%(图 3,I)。

同时,随胁迫时间的延长,红砂幼苗茎 NSC 含量在 CK 处理下先降低后上升,在 MD、VSD 处理下先上升后降低再上升,在 SD 处理下则持续增加,CK、

SD 处理在各胁迫时间下均与自身基准值差异显著,MD 处理在胁迫 15 和 60 d、VSD 处理在胁迫 30 和 60 d 时与自身基准值差异显著;与 CK 处理相比,MD、SD、VSD 均在胁迫 45 d 时显著增加,此时分别比基准值显著增加 22.12%、46.90%和 30.41%,分别比同期 CK 显著增加 30.00%、56.38%和 38.82%(图 3,II)。

另外,随胁迫时间的延长,粗根 NSC 含量在 CK、MD 处理下先降低后上升再降低,在 SD 处理下持续增加,在 VSD 处理下先上升后降低,且各处理在胁迫 30~60 d 时显著地高于自身基准值;与 CK 处理相比,MD 处理在整个胁迫过程中均无显著差异,SD 处理在胁迫 30 和 45 d 时显著减少,VSD 处理在胁迫 45 d 时显著增加,此时 VSD 处理比基准值和同期 CK 分别显著增加 1 521.71%和 11.64%(图 3,III)。

此外,随胁迫时间的延长,细根 NSC 含量在 CK、VSD 处理下先降低后上升再降低,在 MD 处理下先上升后降低,在 SD 处理下先上升后降低再上升,且各处理在胁迫 30~60 d 时显著地高于自身基准值,在胁迫 60 d 时增幅分别为 1 016.05%、986.25%和 1 131.15%;与 CK 处理相比,MD 处理在胁迫 15、30 和 60 d 时显著增加,SD 处理在胁迫 15 和 30 d 时显著增加,VSD 处理在整个胁迫过程中均显著增加(图 3,IV)。

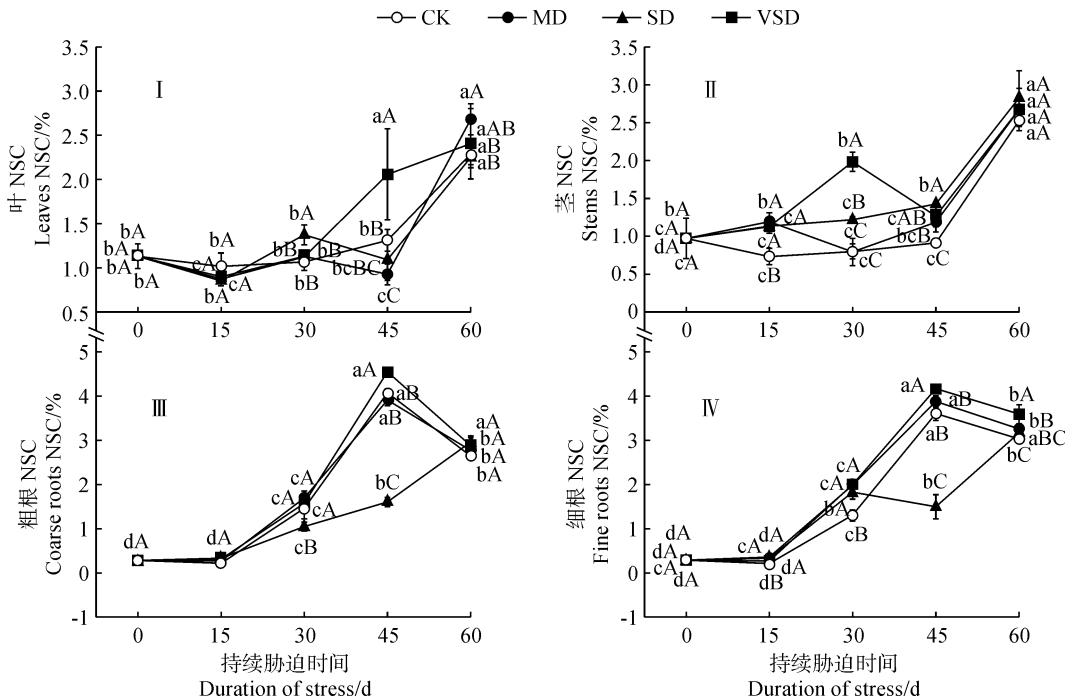


图 3 不同干旱胁迫下红砂幼苗各器官 NSC 含量变化特征

Fig. 3 Variation characteristics of NSC content in organs of *R. soongorica* seedlings under drought stress

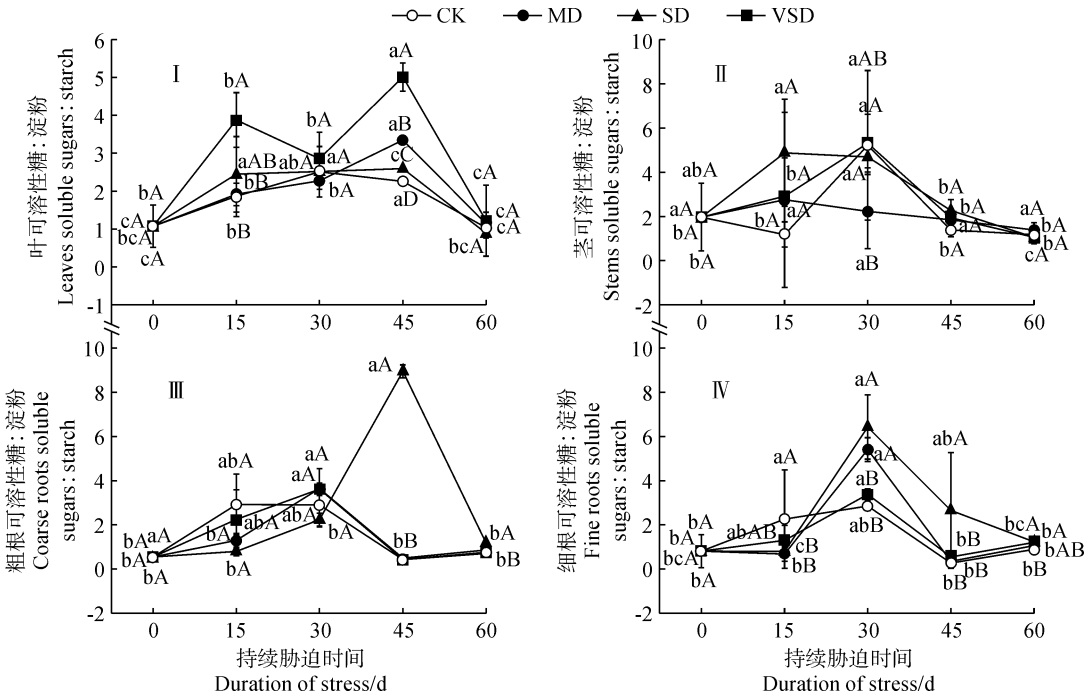


图 4 不同干旱胁迫下红砂幼苗各器官可溶性糖 : 淀粉变化特征

Fig. 4 Variation characteristics of the ratios of soluble sugar to starch content in organs of *R. soongorica* seedlings under drought stress

2.4 干旱胁迫强度和时间对红砂幼苗不同器官中可溶性糖与淀粉比值的影响

从图 4 来看,随胁迫时间的延长,红砂幼苗叶可溶性糖与淀粉比值在 CK、MD、SD 处理下均先上升

后降低,VSD 处理则呈现波动变化趋势,CK 处理在胁迫 30~60 d、MD 和 VSD 处理在胁迫 15~60 d、SD 处理在胁迫 15 d 时与自身基准值差异显著,而各处理均在胁迫 15~45 d 时不同程度地高于自身

基准值;与 CK 处理相比,MD、SD、VSD 处理均在胁迫 45 d 时显著增加,此时分别比基准值显著增加 211.70%、141.99% 和 366.95%,比同期 CK 分别显著增加 48.39%、15.21% 和 122.31%(图 4, I)。

同时,随胁迫时间的延长,茎可溶性糖与淀粉比值在 CK 处理下呈现波动变化趋势,在 MD、SD、VSD 处理下均先上升后降低,SD 处理在胁迫 15 和 30 d、VSD 处理在胁迫 30 和 60 d 时与自身基准值差异显著,且各处理均在胁迫 30 d 时不同程度地高于自身基准值;与 CK 处理相比,MD、SD、VSD 处理在整个胁迫过程中均无显著变化(图 4, II)。

此外,随胁迫时间的延长,粗根可溶性糖与淀粉比值在 CK、MD、VSD 处理下均先上升后降低再上升,在 SD 处理下先上升后降低,CK 处理在胁迫 45 和 60 d、MD 和 VSD 处理在胁迫 30 d、SD 处理在胁迫 45 d 时与自身基准值显著差异,且各处理均在胁迫 15、30 和 60 d 时不同程度地高于自身基准值;与 CK 处理相比,SD 处理在胁迫 45 和 60 d 时显著增加,分别比基准值显著增加 1 565.93% 和 118.44%,比同期 CK 显著增加 1 990.66% 和 69.03%(图 4, III)。

另外,随胁迫时间的延长,细根可溶性糖与淀粉比值在 CK、VSD 处理下先上升后降低再上升,在 MD 处理下呈现波动变化趋势,在 SD 处理下先降低后上升再降低,CK 处理在胁迫 15 d 与自身基准值差异显著,MD、SD、VSD 处理均在胁迫 30 d 时与自身基准值差异显著,而各处理均在胁迫 30 和 60 d 时不同程度地高于自身基准值;与 CK 处理相比,MD 处理在胁迫 30 d、SD 处理在胁迫 30~60 d、VSD 处理在胁迫 60 d 时均显著增加,MD、SD、VSD 处理在胁迫 60 d 时比基准值增加 31.88%、53.75% 和 50.19%,比同期 CK 分别显著增加 20.23%、40.18% 和 36.94%(图 4, IV)。

2.5 不同干旱处理下红砂幼苗各器官非结构性碳水化合物化合物的分配特征

图 5 显示,红砂幼苗茎、粗根、细根的可溶性糖积累量占整株的比值(简称可溶性糖占比,以下类同)在 CK 处理下显著高于叶片,分别是叶的 2.58、2.08 和 2.67 倍;各器官的可溶性糖占比在 MD 处理下相近;粗根、细根的可溶性糖占比在 SD 处理下显著高于叶,分别是叶的 1.50、1.67 倍;细根的可溶性糖占比在 VSD 处理下显著高于叶、茎和粗根,分别是叶、茎、粗根的 1.50、1.43 和 1.57 倍。同时,红砂幼苗细根和粗根的淀粉占比在 CK 处理下均显著高于叶和茎,细根淀粉占比分别是叶、茎的 1.43 和 1.43 倍,

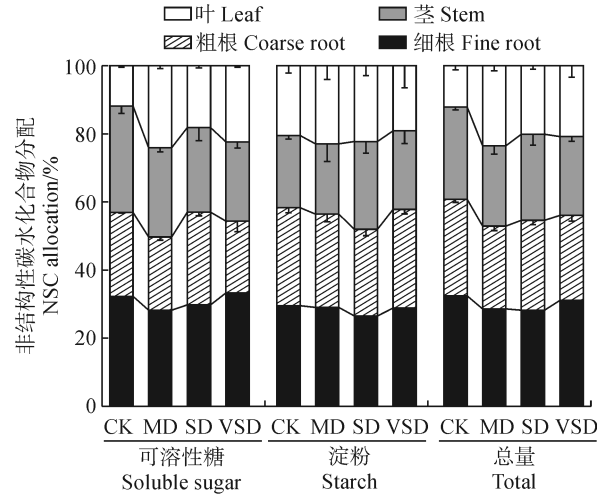


图 5 干旱胁迫至 60 d 时红砂幼苗非结构性碳水化合物及其组分在各器官中的分配

Fig. 5 Allocation of nonstructural carbohydrates (NSC) and its components in organs of *Reaumuria soongorica* seedlings under drought stress for 60 days

粗根淀粉占比分别是叶、茎的 1.38 和 1.38 倍;各器官的淀粉占比在 MD、SD、VSD 处理下相近,均无显著变化。另外,细根的总 NSC 占比在 CK 处理下显著高于叶、茎和粗根,分别是叶、茎、粗根的 2.67、1.19 和 1.14 倍;各器官的总 NSC 占比在 MD 处理下相近,均无显著变化;细根的总 NSC 占比在 SD 处理下显著高于叶,是叶的 1.40 倍;细根的总 NSC 占比在 VSD 处理下显著高于叶、茎,分别是叶、茎的 1.48 和 1.35 倍。

3 讨 论

3.1 红砂器官中 NSC 含量对干旱胁迫强度的动态响应

当植物受水分短缺等逆境条件影响时,可通过调控自身可溶性糖、淀粉和 NSC 含量以维持生理特性及生长速率等来适应干旱环境^[23]。环境胁迫会减少树木光合作用产生的碳,但树木体内储存的 NSC 为树木呼吸、生长和防御等提供了一定的碳资源^[24]。可溶性糖作为植物逆境的主要渗透调节物质,其含量在受干旱环境胁迫时会迅速升高以维持细胞膨压,从而增加植物抵御干旱胁迫的能力;淀粉作为植物体内主要的能量储存物质,可溶性糖和淀粉在一定条件下可以互相转换以维持正常的生理活动^[25]。本研究发现,红砂幼苗不同器官 NSC 及组分对不同干旱胁迫强度产生了不同的响应。首先,在本研究中,水分处理持续至 45 d 时,VSD 处理下红砂幼苗叶、茎、粗根和细根中的 NSC 含量显著高

于 CK,说明重度干旱胁迫促进红砂幼苗各器官 NSC 含量的积累,储存在植物体内的 NSC 能够在严重胁迫时提高苗木的生存率。此研究结果与 Hartmann 等^[26]的研究结果一致,他们的结果表明良好水分条件下树木所有组织的 NSC 含量普遍低于受干旱胁迫条件下的。同时,本研究还发现,水分处理持续至 60 d 时,MD、VSD 处理红砂幼苗叶、茎、粗根和细根的可溶性糖含量均高于 CK,说明与适宜水分条件相比,干旱胁迫可以诱导提高红砂幼苗各器官的可溶性糖含量。可能的原因是干旱胁迫导致叶片渗透势下降,光合产物向叶外运输受阻,蔗糖和其他糖类被积极水解,或者干旱胁迫对植物的伤害使相对的生理活动不能正常进行,从而导致可溶性糖的积累。有研究表明,糖含量的增加可以降低植物的水势,增加水分吸收^[27]。另外,本研究还表明,水分处理持续至 45 d 时,MD、SD 和 VSD 处理红砂幼苗叶片中的淀粉含量低于 CK,但在茎中却相反。杜尧等^[19]指出干旱胁迫可以将淀粉转化为可溶性糖。淀粉作为 NSC 的贮存物质,当干旱胁迫强度增加时,叶片中的淀粉会部分水解为可溶性糖以调节细胞的通透性,这进一步导致叶片中可溶性糖与淀粉的比例增加。这些都与本研究结果一致,即水分处理持续至 45 d 时,MD、SD、VSD 处理下红砂叶片中可溶性糖与淀粉的比值都高于 CK。可见,重度干旱胁迫致使红砂幼苗积累 NSC 含量的同时促进淀粉向可溶性糖的转化,以提高细胞渗透势,维持细胞活力,进而抵御极端干旱逆境。

3.2 红砂器官中 NSC 含量对干旱持续时间的动态响应

本实验结果表明,干旱胁迫持续时间对红砂幼苗体内不同器官中可溶性糖、淀粉、NSC 的含量以及可溶性糖与淀粉的比值有显著影响。其中,在干旱胁迫初期(0~15 d),红砂叶片中可溶性糖含量增加缓慢,淀粉含量减少,NSC 含量也减少;茎中可溶性糖含量增加,淀粉含量减少,NSC 含量增加;粗根和细根中可溶性糖和淀粉含量波动不大,NSC 含量保持稳定。出现以上结果的原因可能是由于干旱降低了红砂幼苗的光合作用能力,叶片在胁迫初期合成可溶性糖和淀粉的能力下降,因此叶片中 NSC 含量下降。同时,叶片作为碳源器官将少量的 NSC 向下转移到碳汇器官(茎、粗根、细根)以保证 NSC 在碳储存器官中含量的稳定和积累,这可以看作是幼苗的一种特殊的“储备”和“防范”策略^[7]。研究表明,碳水化合物的储存可以提高植物的抗逆性和存

活率,当植物在干旱胁迫过程中碳供应不足时,储存的 NSC 可以作为一种缓冲剂,暂时供给植物的生长和代谢^[28]。也有研究认为,干旱条件下树木 NSC 含量保持不变或上升的原因可能是水分胁迫对树木碳利用活动的限制早于碳供应活动,导致树木碳利用活动对碳的消耗少于碳供应活动,从而导致 NSC 的积累^[24]。

许多研究都表明,植物根中的 NSC 含量在干旱胁迫响应中显著降低^[29]。本研究发现,在干旱胁迫 45~60 d,红砂幼苗粗根和细根中的淀粉和 NSC 的含量都有所下降(SD 除外);可溶性糖含量在细根中逐渐增加,而在粗根中逐渐减少,可溶性糖的增加和淀粉的减少导致细根中可溶性糖与淀粉的比例增加。这可能是由于在干旱胁迫后期,红砂幼苗遭受干旱胁迫时细根对可溶性糖的需求增加,而淀粉作为 NSC 的储备,细根中的淀粉转化为可溶性糖,维持细胞的水势和水分平衡,以调节渗透压,保证在极端环境中生存^[30]。同时,干旱胁迫使粗根消耗一部分可溶性糖以促进自身的生长,从而提高对水和营养物质的运输能力。另一部分可溶性糖转移到细根中,使细根中的可溶性糖含量增加,以满足细根吸收和利用水分的需求^[31],这表明在干旱胁迫后期红砂幼苗的地下部分可能出现“碳饥饿”现象,这与王凯等^[5]的研究结果一致。在此期间,红砂地上器官叶片和茎中的可溶性糖、淀粉和 NSC 的含量逐渐增加,说明在干旱胁迫后期茎中的可溶性糖和淀粉没有大量转移到叶片,而用于保证叶片的光合作用能力。一方面,这可能是由于干旱树木地上组织中的淀粉积累是淀粉降解酶活性下降的结果^[32]。另一方面,作为碳源的叶片具有较强的碳同化能力,即使在干旱胁迫的后期仍能保持一定的 NSC 含量,NSC 含量整体上呈现上升趋势,而茎作为靠近碳源的贮藏组织,比远离碳源的根系更容易获得一部分 NSC 进行贮藏。上述结果与 Hartmann 等^[26]的研究结果一致,即与地上组织相反,根系中的 NSC 含量随时间推移而季节性下降,他们认为这可能是由于碳运输失败造成的地下部分根系与地上组织的脱钩。也有研究解释说,叶和茎中 NSC 含量持续增加的原因是树木在适应干旱后会产生“干旱记忆效应”^[33],也就是说,为了避免在下一个生长季出现更严重的“碳饥饿”,树木会主动将光合产物分配给 NSC 储存,与光合产物的生长形成竞争,最终导致树木生长受到碳供应的限制^[23]。在这种情况下,虽然干旱降低了树木的生长速度,但其 NSC 含量却增加。

3.3 红砂幼苗非结构性碳水化合物的分配格局

植物 NSC 的分配格局是多种生理过程综合作用的结果,其不同器官中的分配格局反映了植物对环境的适应策略^[34]。可溶性糖是植物体中活跃的碳储存物质,其分配格局反映植物的生长状况。本研究结果发现,干旱胁迫末期的红砂幼苗各器官可溶性糖积累量在整株的占比于 SD 处理下表现为细根>粗根>茎>叶,在 MD、VSD 处理下表现为细根>茎>叶>粗根,说明此时细根是红砂幼苗可溶性糖的主要供应器官,这与张婷婷等^[35]对刺槐幼苗的研究结果一致,可能是因为红砂幼苗通过增加细根中可溶性糖浓度来提高水分吸收能力,进而调节其渗透势,维持生理代谢,这可能是红砂适应干旱环境的一种生理机制。同时,淀粉作为植物内不活跃的储存物质,其分配格局反映植物能量物质的贮存策略。本研究发现,干旱胁迫末期的红砂幼苗各器官淀粉积累量在整株的占比在 MD 处理下表现为细根>粗根>叶>茎,在 SD、VSD 处理下表现为细根>粗根>茎>叶,说明此时细根是红砂幼苗淀粉的主要贮存器官,这可能是由于干旱胁迫末期红砂幼苗丧失了光合能力,叶和茎中淀粉合成减少,也可能是持续干旱对红砂幼苗的影响越来越明显,为了维持生理代谢活动,其叶和茎中淀粉水解为可溶性糖,运输到根系,以供根系生长消耗^[36]。另外,本研究还发现干旱胁迫末期的红砂幼苗各器官总 NSC 积累量占整株的比值在各干旱胁迫强度下均表现为

细根>粗根>茎>叶,说明在干旱胁迫末期红砂幼苗的 NSC 优先供给地下部分,一方面可能是因为红砂幼苗在持续干旱胁迫下充分发挥其利用水资源的本能,红砂幼苗叶、茎死亡在一定程度上减缓了水分蒸发,此时根系成为其生长和生存所需资源的唯一来源,源-库关系发生改变,NSC 向根系转移以提高根系活力,从而实现对有限水资源的充分利用,尽可能地延长幼苗存活时间^[37];另一方面可能是因为持续干旱胁迫促进新根生长,细根生物量在逆境中可能高于正常情况,此时在地上-地下生物量竞争中根系占优势^[38],因而红砂幼苗 NSC 分配呈现出向地下输送的趋势,从而有效利用资源,这可能是红砂幼苗在持续干旱下的一种生存机制^[39]。

4 结 论

干旱胁迫强度和胁迫持续时间对红砂幼苗不同器官的 NSC 及其组分有显著影响,其中胁迫持续时间对 NSC 动态变化的影响更为重要。红砂幼苗对干旱胁迫的响应主要依靠分解淀粉和增加叶片中可溶性糖的方式来调节细胞渗透势平衡,维持细胞活力。与适宜水分条件相比,严重干旱胁迫会导致红砂幼苗的器官产生更多的 NSC。在干旱胁迫的早期,红砂幼苗根系的 NSC 含量一般保持稳定,但在胁迫后期呈下降趋势。与地下部分相反,NSC 在干旱胁迫早期在叶片中的含量下降,但在干旱胁迫后期增加,而在茎中的含量在整个实验过程中呈上升趋势。

参考文献:

[1] 王 涛. 荒漠化治理中生态系统、社会经济系统协调发展问题探析——以中国北方半干旱荒漠区沙漠化防治为例[J]. 生态学报, 2016, **36**(22): 7 045-7 048.
WANG T. Study on the coordinated development of ecosystem and socio-economic system in desertification control: A case study of desertification control in semiarid area in North China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(22): 7 045-7 048.

[2] 施 征, 白登忠, 雷静品, 等. 祁连山圆柏光合色素与非结构性碳水化合物含量对海拔变化的响应[J]. 西北植物学报, 2012, **32**(11): 2 286-2 292.
SHI Z, BAI D Z, LEI J P, *et al.* Variations of chloroplast pigments and non-structural carbohydrates of *Sabina przewalskii* along altitude in Qilian Mountains timberline [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012, **32**(11): 2 286-2 292.

[3] 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[J]. 应用生态学报, 2018, **29**(11): 3 513-3 520.
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 [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(11): 3 513-3 520.

[4] 李英浩, 刘景辉, 赵宝平, 等. 干旱胁迫下腐植酸对燕麦叶片非结构性碳水化合物代谢的影响[J]. 西北植物学报, 2020, **40**(12): 2 101-2 107.
LI Y H, LIU J H, ZHAO B P, *et al.* Effects of humic acid on metabolism of non-structural carbohydrates in oat leaves under drought stress [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, **40**(12): 2 101-2 107.

[5] 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.

[6] GALVEZ D A, LANDHÄUSSER S M, TYREE M T. Root carbon reserve dynamics in aspen seedlings: Does simulated drought induce reserve limitation? [J]. *Tree Physiology*, 2011, **31**(3): 250-257.

- [7] 李娜,孙涛,毛子军. 长期极端高温胁迫对樟子松幼苗生物量及非结构性碳水化合物的影响[J]. 植物研究, 2014, **34**(2): 212-218.
LI N, SUN T, MAO Z J. Effects of long-term high-temperature stress on the biomass and non-structure carbohydrates of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2014, **34**(2): 212-218.
- [8] 雷虹,王凯,田浩,等. 小叶锦鸡儿幼苗非结构性碳水化合物积累及分配对干旱胁迫的响应[J]. 生态学杂志, 2017, **36**(11): 3168-3175.
LEI H, WANG K, TIAN H, *et al.* Responses of non-structural carbohydrates accumulation and distribution of *Caragana microphylla* seedlings to drought stress[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, **36**(11): 3 168-3 175.
- [9] 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响应[J]. 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[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2018, **38**(3): 460-466.
- [10] PIPER F I, FAJARDO A. Carbon dynamics of *Acer pseudo-platanus* seedlings under drought and complete darkness[J]. *Tree Physiology*, 2016, **36**(11): 1 400-1 408.
- [11] 单立山,李毅,石万里,等. 土壤水分胁迫对红砂幼苗生长和渗透调节物质的影响[J]. 水土保持通报, 2015, **35**(6): 106-109.
SHAN L S, LI Y, SHI W L, *et al.* Effects of dehydration stress on growth of *Reaumuria soongorica* seedlings and regulation of osmotic substances[J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2015, **35**(6): 106-109.
- [12] 宋雪梅,杨九艳,吕美婷,等. 红砂种子萌发对盐胁迫及适度干旱的响应[J]. 中国沙漠, 2012, **32**(6): 1 674-1 680.
SONG X M, YANG J Y, LÜ M T, *et al.* Responses of *Reaumuria soongorica* seed germination to salt stress and moderate drought[J]. *Journal of Desert Research*, 2012, **32**(6): 1 674-1 680.
- [13] 段桂芳. 模拟降水格局变化对红砂种子萌发和幼苗生长的影响[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016.
- [14] 杨彪生,单立山,马静,等. 红砂幼苗生长及根系形态特征对干旱-复水的响应[J]. 干旱区研究, 2021, **38**(2): 469-478.
YANG B S, SHAN L S, MA J, *et al.* Response of growth and root morphological characteristics of *Reaumuria soongorica* seedlings to drought-rehydration[J]. *Arid Zone Research*, 2021, **38**(2): 469-478.
- [15] 苏家豪. 盐及干旱条件下红砂水分平衡维持机制初探[D]. 兰州: 兰州大学, 2021.
- [16] 周生荟,刘玉冰,谭会娟,等. 荒漠植物红砂在持续干旱胁迫下的光保护机制研究[J]. 中国沙漠, 2010, **30**(1): 69-73.
ZHOU S H, LIU Y B, TAN H J, *et al.* The photoprotective mechanism of desert plant *Reaumuria soogorica* under progressive soil drying[J]. *Journal of Desert Research*, 2010, **30**(1): 69-73.
- [17] 魏晓芸. 干旱胁迫下红砂幼苗的生理和转录组学分析[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2021.
- [18] DUAN H L, LI Y Y, XU Y, *et al.* Contrasting drought sensitivity and post-drought resilience among three co-occurring tree species in subtropical China[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 272-273: 55-68.
- [19] 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[J]. 生态学报, 2014, **34**(21): 6 090-6 100.
DU Y, HAN Y, WANG C K. The influence of drought on non-structural carbohydrates in the needles and twigs of *Larix gmelinii* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(21): 6 090-6 100.
- [20] 朱教君,康宏樟,李智辉,等. 水分胁迫对不同年龄沙地樟子松幼苗存活与光合特性影响[J]. 生态学报, 2005, **25**(10): 2 527-2 533.
ZHU J J, KANG H Z, LI Z H, *et al.* Impact of water stress on survival and photosynthesis of Mongolian pine seedlings on sandy land[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, **25**(10): 2 527-2 533.
- [21] 王晶英,敖红,张杰,等. 植物生理生化实验技术与原理[M]. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 2003: 11-13.
- [22] 邹琦. 植物生理生化实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [23] 王林龙,李清河,徐军,等. 不同种源油蒿形态与生理特征对干旱胁迫的响应[J]. 林业科学, 2015, **51**(2): 37-43.
WANG L L, LI Q H, XU J, *et al.* Morphology and physiology characteristic responses of different provenances of *Artemisia ordosica* to drought stress[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2015, **51**(2): 37-43.
- [24] 王兆国,王传宽. 碳供给与碳利用对树木生长的限制机制[J]. 植物生态学报, 2019, **43**(12): 1 036-1 047.
WANG Z G, WANG C K. Mechanisms of carbon source-sink limitations to tree growth[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, **43**(12): 1 036-1 047.
- [25] 潘昕,邱权,李吉跃,等. 干旱胁迫对青藏高原6种植物生理指标的影响[J]. 生态学报, 2014, **34**(13): 3 558-3 567.
PAN X, QIU Q, LI J Y, *et al.* Physiological indexes of six plant species from the Tibetan Plateau under drought stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(13): 3 558-3 567.
- [26] HARTMANN H, ZIEGLER W, KOLLE O, *et al.* Thirst beats hunger-declining hydration during drought prevents carbon starvation in Norway spruce saplings[J]. *The New Phytologist*, 2013, **200**(2): 340-349.
- [27] SILVA E N, FERREIRA-SILVA S L, VIÉGAS R A, *et al.* The role of organic and inorganic solutes in the osmotic adjustment of drought-stressed *Jatropha curcas* plants[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, **69**(3): 279-285.
- [28] O'BRIEN M J, LEUZINGER S, PHILIPSON C D, *et al.* Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels[J]. *Nature Climate Change*, 2014, **4**(8): 710-714.
- [29] MITCHELL P J, OGRADY A P, TISSUE D T, *et al.* Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality[J]. *New Phytologist*, 2013, **197**(3): 862-872.
- [30] MAGUIRE A J, KOBE R K. Drought and shade deplete nonstructural carbohydrate reserves in seedlings of five temperate tree species[J]. *Ecology and Evolution*, 2015, **5**(23): 5 711-5 721.
- [31] YOSHIMURA K, MASUDA A, KUWANO M, *et al.* Programmed proteome response for drought avoidance/tolerance in the root of a C3 xerophyte (wild watermelon) under water deficits[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2008, **49**(2): 226-241.

[32] SALA A N, PIPER F, HOCH G. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved [J]. *The New Phytologist*, 2010, **186**(2): 274-281.

[33] GALIANO L, TIMOFEEVA G, SAURER M, *et al.* The fate of recently fixed carbon after drought release: Towards unravelling C storage regulation in *Tilia platyphyllos* and *Pinus sylvestris*[J]. *Plant , Cell & Environment*, 2017, **40** (9): 1 711-1 724.

[34] 王 雪, 雒文涛, 庾 强, 等. 半干旱典型草原养分添加对优势物种叶片氮磷及非结构性碳水化合物含量的影响[J]. 生态学杂志, 2014, **33**(7): 1 795-1 802.

WANG X, LUO W T, YU Q, *et al.* Effects of nutrient addition on nitrogen, phosphorus and non-structural carbohydrates concentrations in leaves of dominant plant species in a semiarid steppe [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, **33**(7): 1 795-1 802.

[35] 张 婷, 曹 扬, 陈云明, 等. 生长季末期干旱胁迫对刺槐幼苗非结构性碳水化合物的影响[J]. 水土保持学报, 2016, **30**(5): 297-304.

ZHANG T, CAO Y, CHEN Y M, *et al.* Effects of drought stress on non-structural carbohydrates of *Robinia pseudoacacia* saplings at the end of the growing season [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2016, **30**(5): 297-304.

[36] 李天红, 李绍华. 水分胁迫对苹果苗非结构性碳水化合物组分及含量的影响[J]. 中国农学通报, 2002, (4): 35-39, 51.

LI T H, LI S H. Effects of water deficiency of stresses on components and contents of the non-structural carbohydrates in the tissue-cultured apple seedlings [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2002, (4): 35-39, 51.

[37] 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.

[38] 牛存洋, 阿拉木萨, 宗 芹, 等. 科尔沁沙地小叶锦鸡儿地上-地下生物量分配格局[J]. 生态学杂志, 2013, **32**(8): 1 980-1 986.

NIU C Y, ALAMUSA, ZONG Q, *et al.* Allocation patterns of above-and below-ground biomass of *Caragana microphylla* in Horqin Sandy Land, North China. [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, **32**(8): 1 980-1 986.

[39] 王延平, 许 坛, 朱婉芮, 等. 杨树细根碳、氮含量的季节动态及代际差异[J]. 应用生态学报, 2015, **26**(11): 3 268-3 276.

WANG Y P, XU T, ZHU W R, *et al.* Seasonal dynamics of carbon and nitrogen in fine roots and their differences between successive rotation poplar plantation [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, **26**(11): 3 268-3 276.

(编辑:裴阿卫)

Introduction of the Plant Front Cover: *Rheum nobile*

Rheum nobile J. D. Hooker et Thomson, also named Gaoshan Da Huang, belongs to a member of the genus *Rheum* from the family Polygonaceae.

The plants are perennial herbs, having stout roots and rhizomes which can be used as medicine. The stems are simple, erect, 1—2 m tall, with numerous basal leaves, stem leaves and leaf-like bracts. The basal leaves are rosulate, orbicular, ovate, or cordate-ovate, 20—30 cm in diam. The stem leaves and leaf-like bracts are smaller upward, suborbicular, 5—13 cm in diam. The bracts are yellowish, covered with each other to form an airtight and translucent tower shaped greenhouse to resist high altitude, low temperature, strong wind and strong ultraviolet rays, and protect the axillary inflorescences inside the bracts.

Rheum nobile needs as much as 15—45 years of vegetative growth to accumulates enough nutrients until it matures. It blossoms once a lifetime, then the plant dies as the fruit matures with the final nutrients distributed to the seeds. Flowering from June to July; fruiting in September.

Rheum nobile is an endemic Himalayan species, growing on alpine scree slopes and meadows at elevations of 4 000—4 800 m above sea level. It belongs to a group that has evolved and specialized with the rise of the Qinghai-Tibet Plateau and to adapt to the special environment of high mountains. Because of its extremely harsh growth environment, and long vegetative growth and phenological period, *R. nobile* is awfully rare.

(LUO Jian)