

文章编号: 1674-7054(2021)03-0289-07



致死性干旱对8种树种幼苗非结构性 碳水化合物的影响

赵楠, 廖迎春, 黄国敏, 刘文飞, 沈芳芳, 段洪浪
(南昌工程学院 江西省退化生态系统修复与流域生态水文重点实验室 南昌 330099)

摘要: 未来极端干旱的强度与频率将增加, 势必影响树木的生长与生存。然而, 非结构性碳水化合物 (nonstructural carbohydrate, NSC) 的含量变化对树木死亡的贡献尚不清楚。本研究以亚热带地区常见落叶树种 (无患子、枫香) 和常绿树种 (深山含笑、苦槠、木荷、青冈栎、杜英、樟树) 为研究对象, 设置对照 (CK) 和致死性干旱 (D) 两个处理, 研究干旱死亡时各树种的非结构性碳水化合物 [包括可溶性糖 (soluble sugars, SS) 和淀粉 (starch, ST)] 含量差异。结果显示: 致死性干旱胁迫下, 深山含笑、苦槠、杜英及樟树的叶、茎、根的可溶性糖的含量下降; 枫香、深山含笑、苦槠及青冈栎的叶、茎、根的淀粉含量下降; 深山含笑、苦槠、青冈栎、杜英及樟树的叶、茎、根的非结构性碳水化合物含量下降。而无患子的叶、茎、根与木荷的叶、根却显示非结构性碳水化合物积累。本研究结果表明, 大部分受试树种在干旱死亡过程中可能受到一定程度“碳饥饿”威胁, 但存在树种与器官间的差异。另外, 落叶树种与常绿树种之间的非结构性碳水化合物干旱响应差异不明显。

关键词: 极端干旱; 可溶性糖; 淀粉; 非结构性碳水化合物; 碳饥饿

中图分类号: Q 945.78 **文献标志码:** A

引用格式: 赵楠, 廖迎春, 黄国敏, 等. 致死性干旱对8种树种幼苗非结构性碳水化合物的影响 [J]. 热带生物学报, 2021, 12(3): 289-295. DOI: [10.15886/j.cnki.rdsxb.2021.03.003](https://doi.org/10.15886/j.cnki.rdsxb.2021.03.003)

在气候变化背景下, 降水格局不断改变, 干旱灾害发生的频率和强度日益增加^[1]。水分是影响植物生长的主要环境因素之一, 因此水分亏缺会对植物的生长发育和生存造成重要影响^[2]。非结构性碳水化合物 (nonstructural carbohydrates, NSC) 作为植物体内的碳存储物质, 表征植物体内碳收支和碳平衡状态。非结构性碳水化合物主要包括葡萄糖、果糖、蔗糖等可溶性糖 (soluble sugars, SS) 和淀粉 (starch, ST) 两类物质。可溶性糖是光合作用的直接产物, 可以直接参与植物生长、代谢过程, 并具有调节细胞渗透压的重要作用; 淀粉是植物体内的主要储能物质, 而且可溶性糖与淀粉两者之间可以相互转换而且可溶性糖与淀粉两者之间可以相互转换^[3]。有研究认为, 长期干旱胁迫下光合速率会先于呼吸速率下降, 从而造成非结构性碳水化合物含量下降, 当非结构性碳水化合物不能满足细胞的代谢需求时, 就会发生“碳饥饿 (carbon starvation)”, 导致植物死亡^[4]。比如 MITCHELL 等^[5]的研究表明辐射松 (*Pinus radiata*) 干旱死亡时, 非结构性碳水化合物含量降低了约 50%。而 ADAMS 等^[6]对可食松 (*Pinus edulis*) 的研究发现, 干旱胁迫使得植物非结构性碳水化合物含量下降了近 30%, 并认为“碳饥饿”是导致植物死亡的原因。然而, 也有研究发现, 细胞生长比光合作用和呼吸作用对细胞膨压的依赖性和敏感性更高, 因此干旱胁迫下生长会先于光合作用受到抑制, 造成碳水化合物的需求小于供给, 从而导致非结构性碳水化合物的积累^[7]。比如李亚楠等^[8]对麻栎 (*Quercus acutissima*) 的研究表明干旱胁迫不仅不会造成“碳饥饿”现象, 反而可以显著提高植物非结构性碳水化合物含量, 并认为非结构性碳水化合物积累是植物应对干旱胁迫的策略之

收稿日期: 2021-01-25

修回日期: 2021-03-24

基金项目: 国家自然科学基金项目(31760111); 江西省杰出青年基金项目(20192BCBL23016)

第一作者: 赵楠(1995-), 男, 南昌工程学院 2017 级硕士研究生. E-mail: 13247716526@163.com

通信作者: 段洪浪(1984-), 男, 博士, 副教授, 研究方向: 植物生理生态. E-mail: honglangduan@qq.com

一,但 GRUBER 等^[9]对欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)的研究发现,干旱死亡时其组织器官非结构性碳水化合物含量并未降低,“碳饥饿”并非导致其死亡的原因。因此,尽管目前很多研究表明,水力失衡(hydraulic failure,即木质部栓塞阻碍水分传输,并进一步引起细胞脱水死亡)^[10]是植物死亡的主要机制,但是植物死亡过程中“碳饥饿”是否发生或者有何贡献仍未有一致性结论。近年来我国亚热带地区降水呈减少趋势^[11],对该地区树木生长造成一定影响。江西省属亚热带湿润季风气候,季节性干旱频发^[12]。本研究以亚热带和江西地区常见落叶树种和常绿树种为研究对象,通过盆栽实验,人为控制水分条件,探究各树种在致死性干旱胁迫过程中可溶性糖、淀粉、非结构性碳水化合物含量及可溶性糖与淀粉比例变化规律,为进一步揭示亚热带常见树种幼苗干旱死亡的生理机制提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料 2018年3月,选取长势均匀良好的落叶树种[无患子(*Sapindus mukurossi*)、枫香(*Liquidambar formosana*)]和常绿树种[深山含笑(*Michelia maudiae*)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、木荷(*Schima superba*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、杜英(*Elaeocarpus decipiens*)、樟树(*Cinnamomum camphora*)]8种树种的1a生长期幼苗移栽于底部具有小孔的7.6L花盆,每盆种植苗木1株,供试土壤为风干混匀的南昌工程学院附近人工林地表层土壤,为第四纪红土母质发育而成。所有盆栽均置于塑料遮雨棚内。在实验开始前对所有苗木进行正常灌溉6个月,并定期对苗木进行统一施肥,确保其正常生长。

1.2 实验设计 2018年8月开始进行水分处理。本实验设置2个水分处理(每个处理重复数为3):对照(CK)处理:在整个实验期间正常进行灌溉,使土壤含水量维持在田间持水量;致死性干旱(D)处理:实验期间不进行灌溉,使其快速干旱,直至死亡(当树苗叶片全部枯萎变黄,茎干干枯,即认为已达到本实验的死亡标准^[13-14])。本实验的死亡标准主要强调了植物地上部分死亡。另外,本实验并未精确跟踪各树种的死亡时间,但均保证在死亡后采样。

实验结束后,将树苗完整地从中取出,用清水冲洗干净,迅速带回实验室。将树苗分成根、茎、叶3部分,分别装入信封,105℃杀青1h后,在70℃烘干至恒重。然后将样品研磨,过0.25mm筛子,用于可溶性糖、淀粉、非结构性碳水化合物含量测定。可溶性糖与淀粉采取蒽酮比色法测定,两者之和即为非结构性碳水化合物含量,两者之商即为SS/ST^[15]。

1.3 数据处理 采用双因素方差分析(Two-way ANOVA)检验不同树种、不同处理及其交互作用对树苗的可溶性糖、淀粉和非结构性碳水化合物含量及SS/ST的影响。利用 t 检验进一步检验树种器官水分处理之间的差异。实验数据采用SPSS 19.0进行数据的统计与分析,实验数据的显著水平设定为 $P<0.05$ 。使用Sigmaplot 13.0进行绘图。

2 结果与分析

2.1 致死性干旱对各树种幼苗可溶性糖含量的影响 除茎的SS外,不同树种的根和叶的可溶性糖含量存在显著差异(表1),但各器官的可溶性糖含量对干旱胁迫的响应有所不同(图1)。无患子、枫香叶片的SS含量对致死性干旱的响应并不显著。干旱死亡时,相对于CK,深山含笑、苦槠、杜英、樟树的叶片的可溶性糖含量分别下降79.3%、18.1%、14.2%和64.4%,但木荷、青冈栎的叶片的可溶性糖含量分别上升47.7%、37.9%。相对于CK,干旱处理的无患子、木荷、青冈栎的茎的可溶性糖含量分别上升44.1%、16.8%和47.5%,但枫香、杜英、樟树的茎的可溶性糖含量与CK相比无显著差别。而深山含笑、苦槠的茎的可溶性糖含量却分别下降41.4%、65.3%。再则,与CK相比,无患子、枫香、木荷的根的可溶性糖含量显著上升,其中木荷根的可溶性糖含量上升147.3%,上升幅度最大。深山含笑、杜英、樟树的根的可溶性糖含量显著下降,其中樟树根的可溶性糖含量下降48.5%,下降幅度最大。而苦槠、青冈栎的根的可溶性糖含量无显著变化(图1)。

表 1 水分处理、树种及其交互作用对非结构性碳水化合物各组分浓度影响的方差分析

Tab. 1 ANOVA for the main and interactive effects of water treatment and species on contents of NSC and related components

器官 Organ	因子 Factor	可溶性糖 SS		淀粉 ST		非结构性碳水化合物 NSC		可溶性糖/淀粉 SS/ST	
		F	p	F	p	F	P	F	p
叶 Leaf	处理 Treatment	24.073	0.000	60.497	0.000	11.571	0.000	62.518	0.000
	树种 Species	27.798	0.000	264.542	0.000	141.053	0.000	160.228	0.000
	处理×树种 Treatment×species	22.474	0.000	55.601	0.000	23.003	0.000	60.546	0.000
茎 Stem	处理 Treatment	16.132	0.000	125.870	0.000	58.381	0.000	126.493	0.000
	树种 Species	0.925	0.343	512.780	0.000	252.381	0.000	74.348	0.000
	处理×树种 Treatment×species	2.313	0.050	80.257	0.000	54.778	0.000	12.104	0.000
根 Root	处理 Treatment	66.822	0.003	101.865	0.000	76.382	0.002	118.503	0.000
	树种 Species	10.408	0.000	72.950	0.000	11.060	0.000	87.025	0.000
	处理×树种 Treatment×species	40.350	0.000	149.768	0.000	76.809	0.000	87.316	0.000

注: $P < 0.05$ 表示差异显著; F 越大表示处理间效果差异越显著。

Note: $P < 0.05$ indicates significant difference; higher F values indicate more significant difference between the treatments.

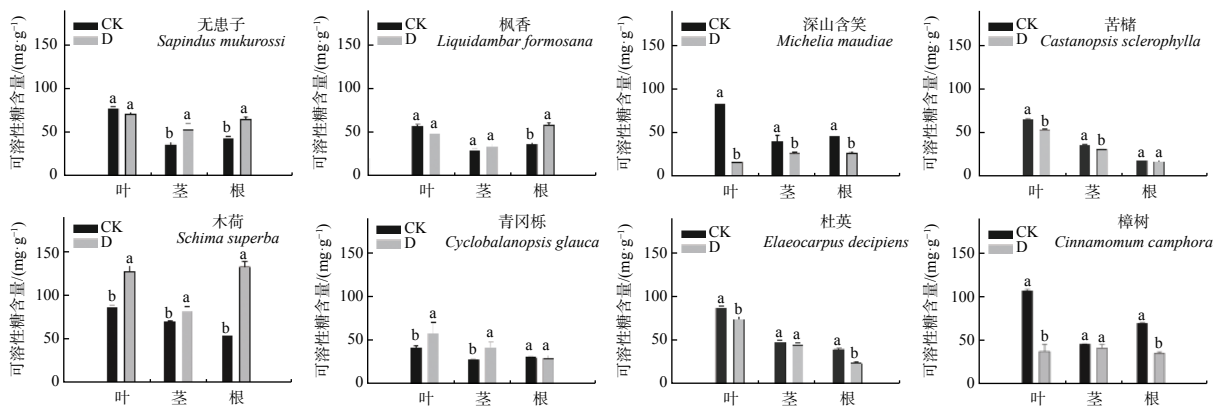


图 1 致死性干旱对叶、根、茎的可溶性糖含量的影响

*CK: 对照; D: 干旱; 不同小写字母表示同一处理时间不同处理水平间差异显著 ($P < 0.05$) 下同。

Fig. 1 Effect of lethal drought on soluble sugar content in leaves, stems and roots.

CK: Control; D: Drought; Lowercase letters indicate a significant difference between the treatments at $P < 0.05$, similarly hereinafter.

2.2 致死性干旱对各树种幼苗淀粉含量的影响 不同树种幼苗的叶、茎、根的 ST 含量对干旱胁迫的响应存在一定差异(图 2)。致死性干旱会显著升高无患子的叶、根、茎的淀粉含量;无患子幼苗死亡时,其叶、根、茎的淀粉含量分别较 CK 上升了 35.9%、228.2% 和 15.0%。枫香、深山含笑、苦槠、青冈栎的叶、根、茎的淀粉含量在干旱胁迫下均较 CK 处理显著下降,其中枫香和深山含笑的下降趋势较显著,枫香和深山含笑的幼苗死亡时,枫香和深山含笑的叶、根、茎的淀粉含量分别下降至 CK 的 25.9%、63.2%、29.4% 和 55.6%、36.5%、23.1%。干旱胁迫下,木荷、樟树的叶片的淀粉含量与 CK 无显著差异,但木荷、樟树的根、茎的淀粉含量显著低于 CK。而杜英的叶、茎的淀粉含量较 CK 显著降低,但杜英的根的淀粉含量对干旱胁迫的响应不显著。

2.3 致死性干旱对各树种幼苗非结构性碳水化合物含量的影响 干旱胁迫会使无患子的叶、根、茎和木荷的叶、根的非结构性碳水化合物含量显著高于 CK;其中无患子的根的非结构性碳水化合物含量对干旱胁迫较敏感,在干旱致死时,无患子的根的非结构性碳水化合物含量上升了 152.9%。干旱胁迫会显著降低枫香的叶、茎和杜英、深山含笑、苦槠、青冈栎、樟树的叶、根、茎的非结构性碳水化合物含量。

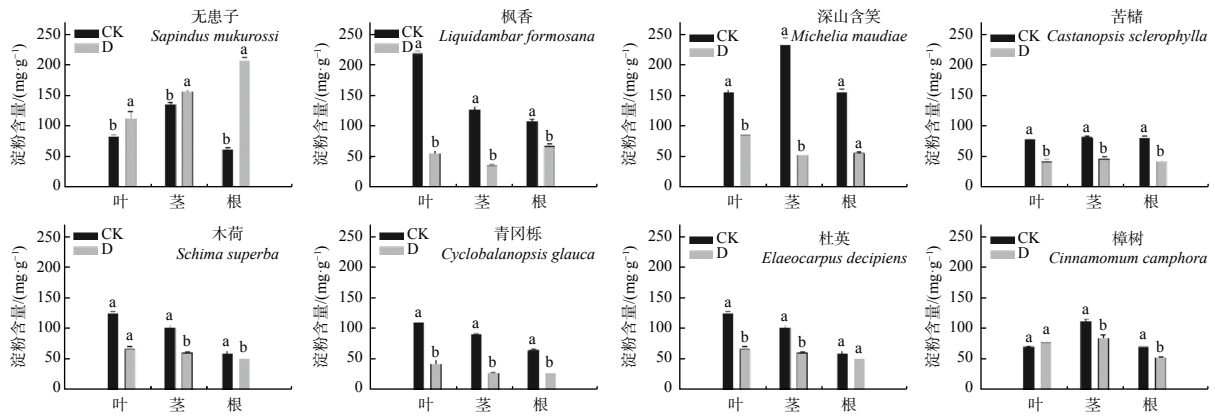


图2 致死性干旱对叶、根、茎的淀粉含量的影响

Fig. 2 Effect of lethal drought on starch content in leaves, stems and roots.

其中深山含笑的变化最显著, 深山含笑的幼苗死亡时, 其叶、茎、根的非结构性碳水化合物含量分别下降至CK的43.3%、29.6%、41.6%(图3)。

2.4 致死性干旱对各树种幼苗可溶性糖与淀粉含量比值的影响 可溶性糖与淀粉含量比值(SS/ST)的数值越大, 表明植物体内可溶性糖含量占比越高, 同时由于植物体内的可溶性糖和淀粉之间可以相互转化, SS/ST也可以反映其转化情况。总的来说, 干旱胁迫下, 不同树种幼苗的SS/ST变化趋势存在一定差异(图4)。干旱胁迫使无患子和樟树的茎的SS/ST较CK上升, 而无患子和樟树的叶、根的SS/ST较CK下降, 其中樟树的叶的SS/ST下降幅度最大, 即实验结束时, D处理较CK下降了45.7%。D处理的

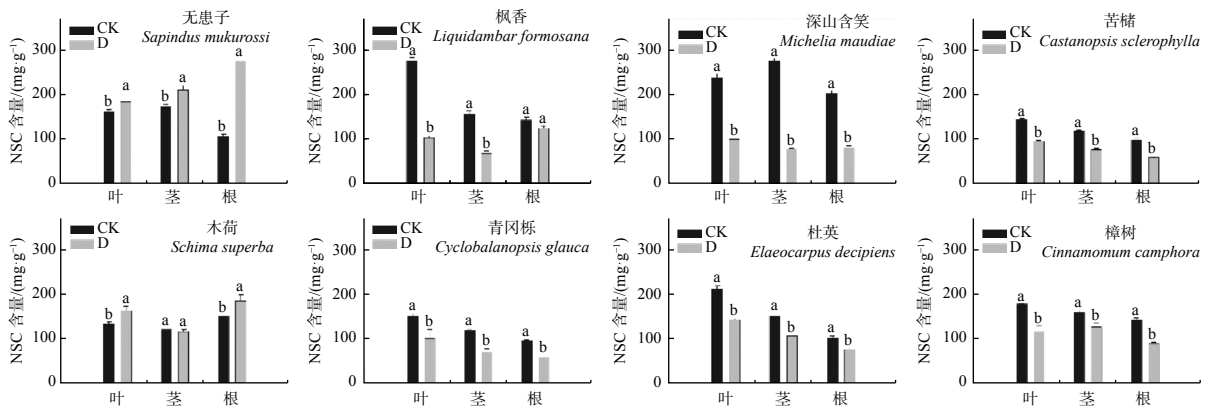


图3 致死性干旱对叶、根、茎非结构性碳水化合物(NSC)含量的影响

Fig. 3 Effect of lethal drought on NSC content in leaves, stems and roots.

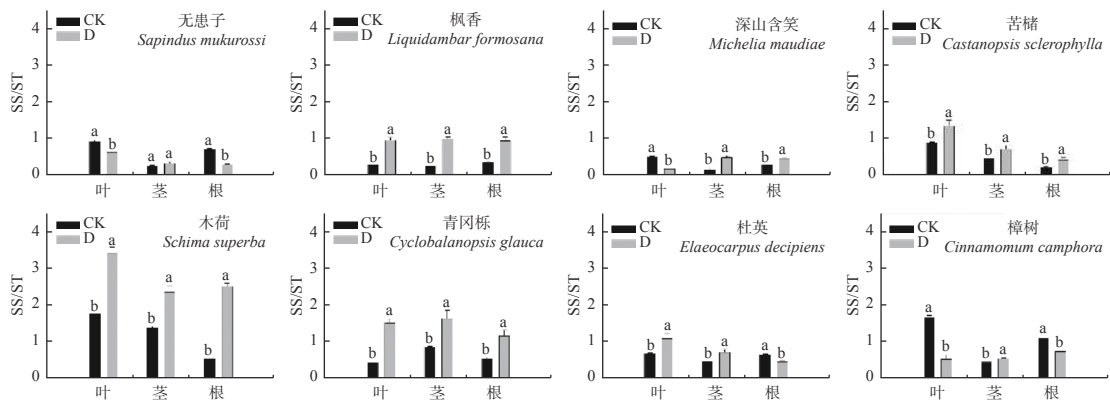


图4 致死性干旱对叶、根、茎可溶性糖与淀粉含量比值(SS/ST)的影响

Fig. 4 Effect of lethal drought on ratio of soluble sugars to starch in leaves, stems and roots.

枫香、苦槠、木荷、青冈栎的叶、茎、根的 SS/ST 显著高于 CK。其中枫香的 SS/ST 上升趋势最为明显, 枫香的叶、茎、根的 SS/ST 分别较 CK 上升了 227.8%、288.9%、152.8%。干旱胁迫使深山含笑茎、根的 SS/ST 上升, 但其叶的 SS/ST 则下降; 杜英幼苗的叶、茎的 SS/ST 上升而其根的 SS/ST 则下降。

3 讨论

干旱胁迫下, 植物细胞膨压降低, 会对其碳同化过程产生影响^[16]。非结构性碳水化合物作为植物体内碳水化合物的一种存在形式, 其含量可以反映植物体“碳源”和“碳汇”的平衡关系, 进而反映植物对干旱胁迫的适应策略^[3]。致死性干旱胁迫下, 枫香、无患子、木荷、青冈栎的可溶性糖含量呈上升趋势; 其中木荷最典型, 死亡时 D 处理各器官的可溶性糖含量均显著高于 CK。本研究的植物干旱死亡时, 木荷、青冈栎 D 处理的叶的可溶性糖含量显著高于 CK, 这可能是由于较高浓度的可溶性糖有利于维持细胞渗透势, 维持叶片吸水^[9]。而本研究的无患子、枫香、木荷干旱死亡时 D 处理的茎的可溶性糖含量显著高于 CK, 与沈超等^[2]研究的结果一致, 沈超等^[2]认为茎的较高浓度的可溶性糖含量可能有利于维持茎养分运输的功能。无患子、枫香、木荷 D 处理的根的可溶性糖含量显著高于 CK, 这可能是由于根作为植物吸水及植物与外界进行养分交换的器官, 根的较高浓度可溶性糖可以维持根的吸水能力^[17]。相反, 本研究的深山含笑、苦槠、杜英、樟树的可溶性糖含量在干旱死亡时下降, 与王昕等^[18]研究发现干旱胁迫导致刺槐 (*Robinia pseudoacacia*) 的可溶性糖含量显著下降的结果一致, 其中深山含笑最典型, 死亡时 D 处理的各器官的可溶性糖含量均显著低于 CK, 这可能是由于在长期干旱胁迫下光合作用过程受阻, 同化的可溶性糖减少, 加之呼吸消耗, 造成植物体内可溶性糖含量下降^[19]。

致死性干旱胁迫下, 枫香、杜英、深山含笑、苦槠、木荷、青冈栎、樟树的幼苗除部分器官的淀粉含量无显著变化外, 各器官的淀粉含量均显著降低, 与王昕等^[18]研究结果相似。干旱胁迫下, 植物通常会将淀粉水解为可溶性糖, 从而维持细胞渗透压, 以增强植物吸水能力, 延长植物存活时间, 因而可能是植物的一种抗旱策略^[20]。另外, 也有研究认为干旱胁迫会在植物茎干内形成栓塞, 影响水分运输, 而植物为恢复其运输功能, 会消耗植物体内储存的淀粉^[21], 也会造成淀粉含量下降。而无患子在干旱死亡时, 其叶、茎、根的淀粉含量均显著上升, 这可能是干旱胁迫虽然同时对无患子光合作用和生长代谢产生限制, 但生长等“碳汇”需求减少的幅度大于“碳源”下降的幅度, 因而多余的可溶性糖转化为淀粉积累^[22]。非结构性碳水化合物对干旱的响应是可溶性糖与淀粉综合响应的结果。本研究中, D 处理的无患子的叶、茎、根和木荷的叶、根的非结构性碳水化合物含量会显著高于 CK, 体现了这两个树种在干旱死亡时仍积累非结构性碳水化合物。它们通过干旱时积累非结构性碳水化合物, 保证充足的非结构性碳水化合物储存, 以待干旱胁迫解除时重新萌发, 从而可能有利于旱后恢复^[23]。而 D 处理中枫香、杜英、深山含笑、苦槠、青冈栎与樟树的叶、根、茎非结构性碳水化合物含量均显著低于 CK, 说明在干旱胁迫下, 这些树种幼苗存在一定程度的“碳饥饿”现象^[10]。D 处理下, 枫香、苦槠、木荷、青冈栎的根、茎、叶的 SS/ST 均大于 CK 处理, 与 MARTINEZ-VILALTA 等^[24]研究结果一致。一方面可能是由于树木通过消耗淀粉维持甚至提高可溶性糖含量, 以维持细胞膨压和调节渗透压, 另一方面可能因为茎可以消耗淀粉以修复干旱胁迫造成的栓塞^[25]。无患子的叶、根在 D 处理中的 SS/ST 显著小于 CK, 主要由于淀粉含量上升, 从而进一步体现了碳源汇关系的不平衡^[26]。然而, 干旱胁迫下深山含笑、杜英、樟树的各器官的可溶性糖和淀粉含量变化存在差异, 导致 SS/ST 无一致性变化规律, 这可能与可溶性糖和淀粉在植物中的不同生理功能^[27]及不同植物“源”的同化能力和“汇”的需求存在差异的有关^[5,28]。不同植物抗旱策略不同, 造成了其 SS/ST 变化存在差异^[29]。

面对干旱胁迫, 落叶树种(如枫香、无患子)可以通过落叶减少水分损失, 而常绿树种无此现象。但从非结构性碳水化合物含量角度分析, 本研究中植株非结构性碳水化合物含量变化趋势的不同更多表现为树种间的差异, 而非落叶与常绿间的差异。鉴于本研究中落叶树种数量的限制, 因此, 落叶-常绿之间的比较还不够充分, 未来的研究需要利用更多树种来对比落叶-常绿树种的非结构性碳水化合物对干旱响应的策略差异。

4 结 论

干旱死亡时,部分树种的叶(青冈栎、木荷)、茎(无患子、枫香、木荷)、根(无患子、枫香、木荷)的可溶性糖含量显著高于CK,而部分树种的可溶性糖含量下降(杜英、深山含笑、苦槠、樟树)。本研究大部分树种(枫香、杜英、深山含笑、苦槠、木荷、青冈栎、樟树)均存在淀粉含量下降的现象,但下降幅度在树种与器官间存在差异,而无患子干旱死亡时淀粉含量则显著高于CK,体现了淀粉积累。综合可溶性糖与淀粉变化规律,干旱死亡时部分树种的非结构性碳水化合物积累(无患子叶、茎、根和木荷叶、根),而部分树种各器官非结构性碳水化合物含量显著下降(杜英、深山含笑、苦槠、青冈栎、樟树),可能存在一定程度的“碳饥饿”威胁。综上,本研究结果表明不同物种的各器官非结构性碳水化合物含量及其组份存在较大差异,且极端干旱下亚热带树种的非结构性碳水化合物无一致性变化规律,种间差异明显,体现了应对干旱胁迫的碳收支策略的多样性。未来气候变化导致降雨格局多变的背景下,极端干旱下的树木的非结构性碳水化合物响应规律仍是生态研究中值得重视的问题。

参考文献:

- [1] IPCC. Contribution of Working Group III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [M]//Climate Change 2014: Mitigation of Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- [2] 沈超, 纪若璇, 于笑, 等. 蒙古栎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, 2019, 30(8): 2541 - 2548.
- [3] 王凯, 赵成姣, 林婷婷, 等. 水分处理对榆树幼苗不同器官非结构性碳水化合物的影响[J]. 干旱区研究, 2019, 36(1): 113 - 121.
- [4] MCDOWELL N G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality [J]. *Plant Physiology*, 2011, 155(3): 1051 - 1059.
- [5] MITCHELL P J, O'GRADY 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 Phytol*, 2013, 197(3): 862 - 872.
- [6] ADAMS H D, GERMINO M J, BRESHEARS D D, et al. Nonstructural leaf carbohydrate dynamics of *Pinus edulis* during drought-induced tree mortality reveal rate for carbon metabolism in mortality mechanism [J]. *New Phytol*, 2013, 197(3): 1142 - 1151.
- [7] AYUB G, SMITH R A, TISSUE D T, et al. Impacts of drought on leaf respiration in darkness and light in *Eucalyptus* saline exposed to industrial-age atmospheric CO₂ and growth temperature [J]. *New Phytologist*, 2011, 190(4): 1003 - 1018.
- [8] 李亚楠, 张淞著, 张藤子, 等. 干旱—高钙对麻栎幼苗非结构性碳水化合物含量和分配的影响[J]. 生态学报, 2020, 40(7): 2277 - 2284.
- [9] GRUBER A, PIRKEBNER D, FLORIAN C, et al. No evidence for depletion of carbohydrate pools in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) under drought stress [J]. *Plant Biology*, 2012, 14(1): 142 - 148.
- [10] MCDOWELL N, POCKMAN W T, ALLEN C D, et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? [J]. *New Phytologist*, 2008, 178(4): 719 - 739.
- [11] 赵东升, 高璇, 吴绍洪, 等. 基于自然分区的1960—2018年中国气候变化特征[J]. 地球科学进展, 2020, 35(7): 750 - 760.
- [12] 郭建明, 郑博福, 林伟, 等. 近26年来南昌市气候变化特征[J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(36): 20978 - 20981.
- [13] ANDEREGG W R, ANDEREGG L D. Hydraulic and carbohydrate changes in experimental drought-induced mortality of saplings in two conifer species [J]. *Tree Physiology*, 2013, 33(3): 252 - 260.
- [14] DUAN H, CHASZAR B, LEWIS J D, et al. CO₂ and temperature effects on morphological and physiological traits affecting risk of drought-induced mortality [J]. *Tree Physiology*, 2018, 38(8): 1138 - 1151.
- [15] 宋琳, 雒文涛, 马望, 等. 极端干旱对草甸草原优势植物非结构性碳水化合物的影响[J]. 植物生态学报, 2020, 44(6): 669 - 676.
- [16] 段洪浪, 吴建平, 刘文飞, 等. 干旱胁迫下树木的碳水过程以及干旱死亡机理[J]. 林业科学, 2015, 51(11): 113 - 120.
- [17] PIPER F I, FAJARDO A, HOCH G. Single-provenance mature conifers show higher non-structural carbohydrate storage and reduced growth in a drier location [J]. *Tree Physiology*, 2017, 37(8): 1 - 10.
- [18] 王昕, 孙永林, 刘西平. 土壤含水量对刺槐光合能力和碳水化合物分配的影响[J]. *西北林学院学报*, 2015, 30(1): 20 - 25.
- [19] 杨斌, 彭长辉, 张贤, 等. 干旱胁迫对刺槐幼苗叶片氮含量、光合速率及非结构性碳水化合物的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2019, 25(6): 1261 - 1269.
- [20] DU Y, LU R, XIA J. Impacts of global environmental change drivers on non - structural carbohydrates in terrestrial plants

- [J]. *Functional Ecology*, 2020, 34(8): 1 – 12.
- [21] NARDINI A, CASOLO V, DAL BORGIO A, et al. Rooting depth, water relations and non-structural carbohydrate dynamics in three woody angiosperms differentially affected by an extreme summer drought [J]. *Plant Cell & Environment*, 2015, 39(3): 618 – 627.
- [22] 董彦红, 刘彬彬, 张旭, 等. 黄瓜幼苗非结构性碳水化合物代谢对干旱胁迫与 CO₂ 倍增的响应[J]. *应用生态学报*, 2015, 26(1): 53 – 60.
- [23] 刘金玉, 付培立, 王玉杰, 等. 热带喀斯特森林常绿和落叶榕树的水力特征和水分关系与抗旱策略[J]. *植物科学学报*, 2012, 30(5): 484 – 493.
- [24] MARTINEZ-VILALTA, SALA, ASENSIO, et al. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis [J]. *ECOL MONOGR*, 2016, 86(4): 495 – 516.
- [25] 王凯, 林婷婷, 吕林有, 等. 水分胁迫对杨树幼苗非结构性碳水化合物分配的影响[J]. *生态学杂志*, 2019, 38(11): 3283 – 3290.
- [26] 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[J]. *植物研究*, 2018, 38(3): 460 – 466.
- [27] O'BRIEN, MICHAEL J, LEUZINGER S, et al. Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels [J]. *Nature Climate Change*, 2014, 4(8): 710 – 714.
- [28] PIPER F I. Drought induces opposite changes in the concentration of non-structural carbohydrates of two evergreen *Nothofagus* species of differential drought resistance [J]. *Annals of Forest Science*, 2011, 68(2): 415 – 424.
- [29] 代永欣, 王林, 万贤崇. 干旱导致树木死亡机制研究进展[J]. *生态学杂志*, 2015, 34(11): 3228 – 3236.

The Effects of Lethal Drought on Non-structural Carbohydrates in Seedlings of 8 Tree Species

ZHAO Nan, LIAO Yingchun, HUANG Guomin, LIU Wenfei, SHEN Fangfang, DUAN Honglang
(Nanchang Institute of Technology/Jiangxi Key Laboratory for Restoration of Degraded Ecosystems & Watershed Ecohydrology Nanchang, Jiangxi 330099)

Abstract: Tree growth and survival will be affected by the high frequency and severity of extreme drought in the future due to climate change. However, the role of non-structural carbohydrates (NSC) in tree mortality is still unclear. Seedlings of 2 common deciduous tree species (*Sapindus mukurossi*, *Liquidambar formosana*) and 6 evergreen tree species (*Michelia maudiae*, *Castanopsis sclerophylla*, *Schima superba*, *Cyclobalanopsis glauca*, *Elaeocarpus decipiens*, *Cinnamomum camphora*) in the subtropical region of China were planted under well-watered (CK) and drought (D) treatments to analyze the difference in NSC (including soluble sugars (SS) and starch (ST)) during the tree mortality among the 8 tree species. The result shows that lethal drought reduced the SS content in the roots, stems and leaves of *M. maudiae*, *C. sclerophylla*, *E. decipiens* and *C. camphora*, the ST content in the roots, stems and leaves of *L. formosana*, *M. maudiae*, *C. sclerophylla*, and *C. glauca*, and the NSC content in the roots, stems and leaves of *M. maudiae*, *C. sclerophylla*, *C. glauca*, *E. decipiens* and *C. camphora*. However, NSC was accumulated in *S. mukurossi* (roots, stems, and leaves) and *S. superba* (leaves and roots). All these results suggest that most of the species might experience the threat of carbon starvation during the process of drought-induced mortality depending on species and organs. Moreover, drought responses of NSC did not differ significantly between the deciduous and evergreen species. These findings can provide a reference for research of impacts of global climate change on tree eco-physiology and for the management of subtropical forests.

Keywords: extreme drought; soluble sugars; starch; non-structural carbohydrates; carbon starvation.