

王方琳,柴成武,贺访印,等.干旱致死过程中沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)幼苗非结构性碳代谢动态[J].中国沙漠,2026,46(4):89-97.

干旱致死过程中沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)幼苗非结构性碳代谢动态

王方琳^{1ab},柴成武^{1ab},贺访印^{1a},胡小柯^{1a},何芳兰^{1ab},赵彦坤^{1b,2}

(1.甘肃省治沙研究所 a.甘肃省荒漠化防治重点实验室, b.甘肃河西走廊森林生态系统定位观测研究站,甘肃兰州 730070; 2.武威市石羊河林业总场,甘肃武威 733000)

摘要:非结构性碳水化合物(NSC)作为植物逆境响应的核心碳源,兼具渗透调节与提供代谢能量的双重功能。本研究以沙冬青幼苗为材料,模拟持续干旱胁迫,监测其生理过程及根、茎、叶NSC动态,并通过主成分分析解析NSC代谢与生理衰退的耦合关系。结果表明:干旱20~24 d时叶片相对含水量和光合速率趋近于0,光合功能丧失;根可溶性糖(RSS)持续升高,茎可溶性糖(SSS)先升后降,叶可溶性糖(LSS)后期骤降;淀粉在根中先保持稳定后降低,在茎中呈先升后降,在叶片中持续降低,降幅达73.80%。干旱加剧时,种内NSC分配由叶片主导(64%)转向死亡前根系主导(52%)。主成分分析表明,光合-水分变量与叶NSC呈正相关,而与根NSC呈负相关,体现了地上生长与地下生存的碳资源权衡。研究表明,沙冬青通过调控器官间NSC代谢与分配策略延缓干旱致死,而NSC代谢失衡与生理功能衰退的同步加剧可能是触发死亡的关键机制。

关键词:沙冬青;干旱致死;光合生理;非结构性碳水化合物;代谢动态

文章编号: 1000-694X(2026)04-089-09

DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2026.00012

中图分类号: Q945

文献标志码: A

0 引言

在全球气候变化加剧背景下,干旱已成为制约陆地生态系统植物生长与群落演替的关键因素^[1]。据联合国环境规划署统计,全球干旱半干旱地区面积已占陆地总面积的41%,且呈逐年扩张趋势^[2]。这种极端的水分亏缺不仅显著影响植物的生理生化过程,更威胁众多物种的生存与繁衍,尤其对幼苗阶段的植物而言,干旱胁迫往往成为限制其种群自然更新的关键瓶颈。

非结构性碳水化合物(Non-structural carbohydrates, NSC)是植物体内碳代谢的核心枢纽,在植物逆境响应过程中扮演着双重角色:既是维持细胞渗透平衡、抵御脱水伤害的渗透调节物质,又是支撑植物基础代谢、修复损伤组织的能量来源^[3]。已有研究表明,植物在干旱胁迫下NSC的动态变化可分

为碳盈余、碳稳定和碳亏损3个阶段,但不同物种在各阶段的持续时间、代谢响应及死亡驱动机制存在显著差异。部分植物通过积累NSC增强渗透调节能力抵御干旱伤害;而另一些植物则因长期干旱导致NSC过度消耗,引发碳饥饿,最终走向死亡^[4-5]。

沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)作为亚洲中部荒漠区特有的常绿阔叶灌木,是温带荒漠中罕见的冬季常绿阔叶灌木,具有极强的耐旱、抗寒及耐贫瘠能力,在维系荒漠生态系统结构、防风固沙和水土保持中发挥着不可替代的作用,是研究木本植物干旱适应机制的理想物种^[6]。然而,当前研究多聚焦于干旱胁迫下沙冬青的形态响应、光合特性及抗氧化机制等方面,对于其从干旱胁迫耐受向死亡过渡阶段NSC代谢动态、不同器官(如根、茎、叶)间的NSC分配策略是否存在差异以及干旱致死过程中NSC的消耗与积累失衡等关键科学问题,仍缺

收稿日期:2025-12-11; 改回日期:2026-01-15

资助项目:国家自然科学基金项目(U23A2061);甘肃省第二批陇原青年英才项目;甘肃省重点研发项目(25YFFA073)

作者简介:王方琳(1985—),女,甘肃天水人,研究员,主要从事植物生理生态和荒漠化防治研究。E-mail: wangfanglin2008@163.com

通信作者:柴成武(E-mail: chaichw@163.com)

乏系统且深入的探讨^[7-9]。

基于此,本研究以沙冬青幼苗为研究对象,通过模拟干旱胁迫处理,分析测定其干旱致死过程中不同器官(根、茎、叶)内总非结构性碳水化合物(TNSC)、淀粉及可溶性糖等关键组分的含量动态变化。本研究旨在阐明干旱致死过程中沙冬青幼苗NSC代谢的动态特征与分配规律,揭示NSC代谢失衡与沙冬青幼苗干旱致死的内在关联,为深入理解木本植物干旱致死的生理机制提供理论依据,并为沙冬青这一珍稀濒危物种的保护与荒漠植被恢复重建提供科学支撑。

1 材料与方法

1.1 供试材料与试验设计

试验所用的沙冬青种子于2022年采集自内蒙古阿拉善左旗腾格里沙漠东缘(39°18'25"N、105°42'13"E)。该区域属于典型干旱荒漠气候,年降水量约150 mm,年均气温8~9℃,土壤为风沙土,独特的气候条件使该区生长的沙冬青具有较强的耐旱适应性。种子采收后,挑选颗粒饱满、无虫蛀及破损的种子,于通风干燥处自然风干,密封保存备用。

沙冬青幼苗于2023年4月种植于武威甘肃省治沙研究所绿洲生态研究站苗圃内,采用花盆种植,盆高30 cm,直径20 cm。2024年6月下旬,选取长势(平均株高19.2±1.3 cm,叶片数量20~25片)和健康状况一致的沙冬青进行试验。干旱致死胁迫试验开始后不再进行浇水。在此过程中,每隔4 d收获并测定生物量1次,每次3株,直至植株死亡,该过程共持续24 d,测定相关指标7次。为减少土壤表面水分蒸发,所有花盆套上塑料袋。当沙冬青苗株在极端干旱处理下,90%以上的叶片变黄和连续测量净光合速率降为0时,视为植株死亡^[10]。

1.2 指标测定

1.2.1 叶片相对含水量

收获后立即分离根、茎、叶,测定叶片鲜重(FW , g),之后浸入蒸馏水中,上覆滤纸防止漂浮,完全浸水12 h后取出吸干表面水分,立即称重,之后重复浸泡一段时间后取出吸干水分再称重,直至质量恒定,记录饱和鲜重(TW , g),之后将样品烘干,求干重

(DW , g),并计算叶片相对含水量(RWC , %)^[10]。

$$RWC = (FW - DW) / (TW - DW) \times 100\% \quad (1)$$

1.2.2 光合特性和瞬时水分利用效率

采用Li-6400光合仪在晴天的10:00测定自然条件下的光合特性。每处理随机选取3盆植物,选择植株向阳面上、中、下部叶片,待仪器稳定5 min后测定净光合速率(P_n , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(Tr , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和气孔导度(G_s , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),并计算瞬时水分利用效率(WUE),每个叶片重复测定3次。

$$WUE = P_n / Tr \quad (2)$$

1.2.3 非结构性碳水化合物

选择生长一致的沙冬青3盆,干旱胁迫处理周期经预试验确定(沙冬青在胁迫24 d时90%以上叶片变黄且连续测量净光合速率降为0,判定为植株死亡),结合沙冬青致死时间的预试验结果,分别在胁迫处理的第0、4、8、12、16、20、24天进行取样。将根、茎、叶分开后称取鲜重(细根手动挑出,防止损失),随后将所有样品放在烘箱内90℃杀青后调至150℃下烘干至恒重后取出,称量各器官干重。烘干样品用球磨仪粉碎,过0.25 mm筛后用于测定各器官NSC含量。

(1) 提取方法:称取0.5 g样品粉末,采用80%乙醇水浴(80℃)浸提2 h提取可溶性糖。提取后的残渣用蒸馏水洗涤后,加入适量蒸馏水沸水浴糊化,再用高氯酸溶液提取淀粉。

(2) 测定方法:采用蒽酮-硫酸比色法分别测定可溶性糖和淀粉含量,通过绘制标准曲线计算样品中可溶性糖和淀粉浓度,所有化学分析均设置3个重复,仪器检测前用标准品校准。公式如下^[11]:

总非结构性碳水化合物(NSC)含量=

$$\text{可溶性总糖含量} + \text{淀粉含量} \quad (3)$$

$$\text{NSC储量} = \text{器官NSC含量} \times \text{生物量} \quad (4)$$

$$\text{器官NSC分配比} = \frac{\text{单器官NSC储量}}{\text{整株NSC总储量}} \times 100\% \quad (5)$$

1.3 数据分析

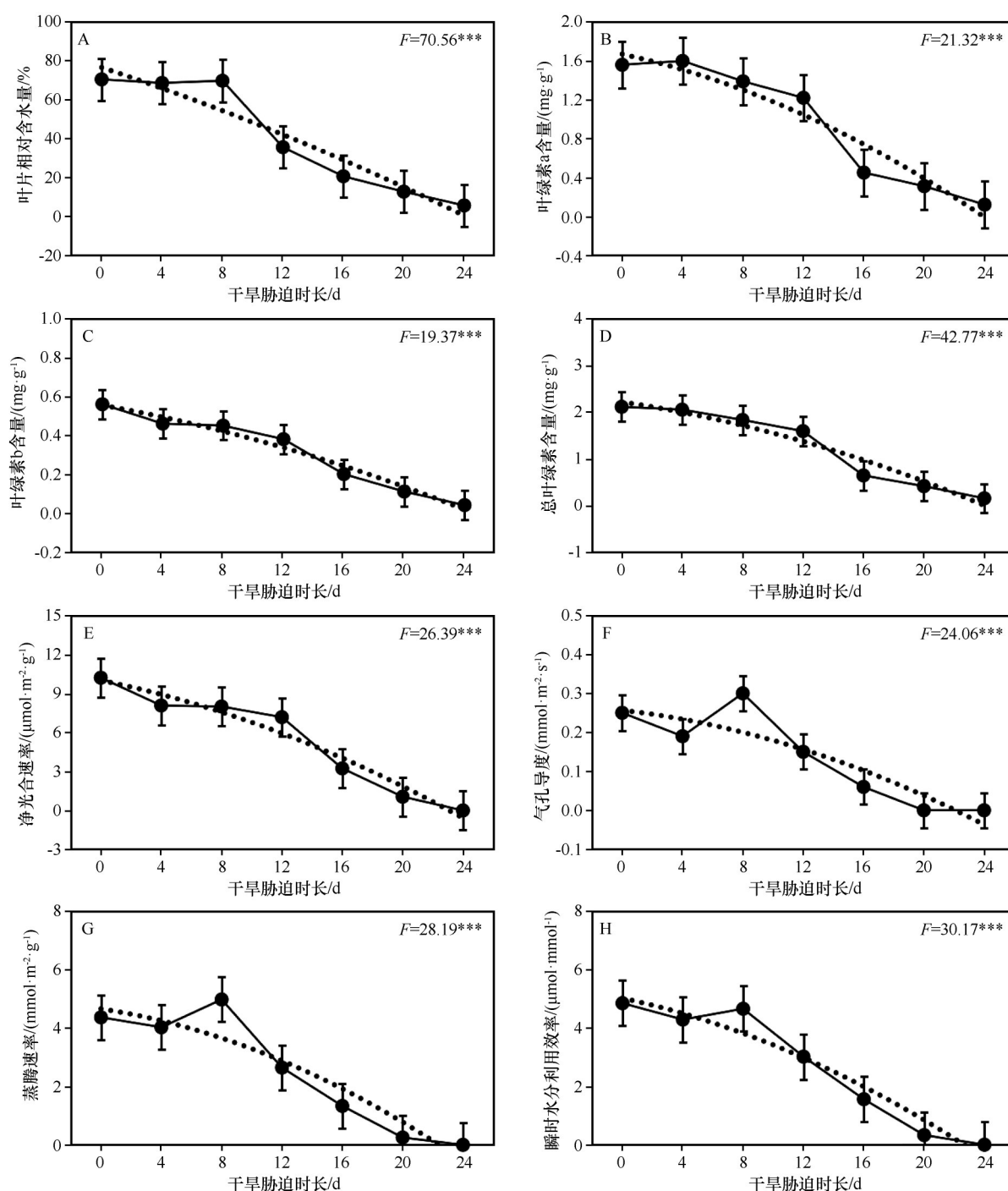
采用Excel2007软件进行数据整理,使用SPSS进行方差分析(ANOVA),使用Duncan法进行多重比较。绘制不同器官中各组分NSC含量随干旱致死时间变化的动态曲线,分析其变化趋势及与幼苗死亡的关系。

2 结果与分析

2.1 干旱致死过程中沙冬青叶片生理性状变化特征

由图1可以看出,随着干旱加剧,叶片的生理性状呈现不同的变化趋势。叶片相对含水量(*RWC*)、叶绿素a含量(*Chla*)、叶绿素b含量(*Chlb*)、总叶绿素含量(*Chl*)、净光合速率(*P_n*)、气孔导度(*G_s*)、蒸腾速率(*T_r*)、瞬时光合效率(*WUE*)均在干旱胁迫20 d时接近0,24 d时降至0,表明此时沙冬青已发

素含量(*Chl*)、*P_n*呈先缓慢降低再急剧降低的趋势,而 *T_r*、*G_s*、*WUE* 则呈缓慢降低—短暂回升—急剧降低的变化趋势。叶片相对含水量(*RWC*)从胁迫初始的70.25%下降至胁迫24 d的5.46%; *Chla*、*Chlb*、*Chl*具有相同的变化趋势,在干旱胁迫20 d时接近0,24 d时几乎为0; *P_n*、*T_r*、*G_s*、*WUE* 均在干旱胁迫20 d时接近0,24 d时降至0,表明此时沙冬青已发



注:数据为平均值±标准误(n=3),***表示性状在致死干旱过程中具有显著差异, $P<0.001$

图1 沙冬青叶片生理性状随干旱致死的动态变化

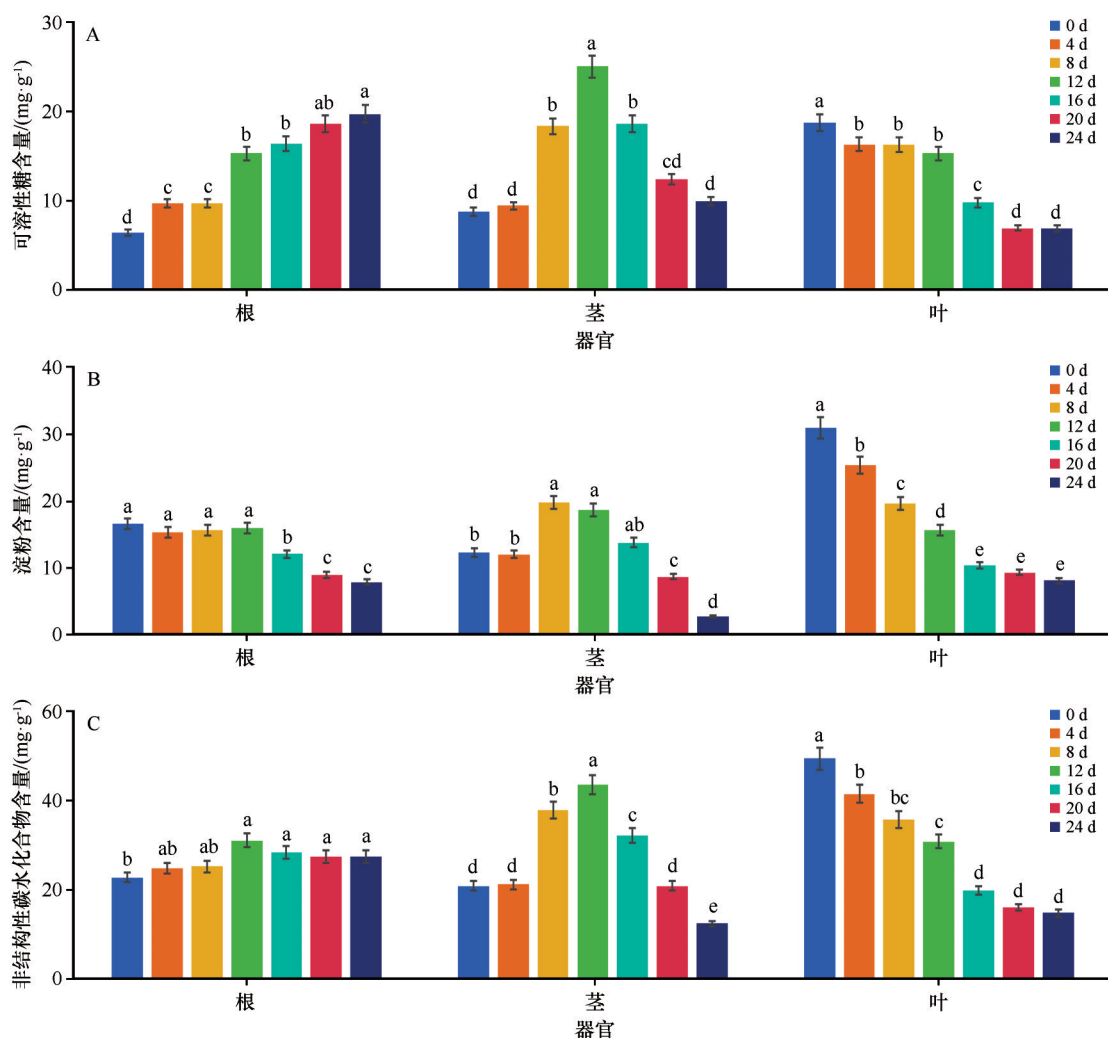
Fig.1 Dynamic changes in physiological traits of leaves of *Ammopiptanthus mongolicus* with drought-induced mortality

生生理性死亡。

2.2 干旱致死过程中沙冬青不同器官 NSC 含量变化特征

干旱致死过程中,沙冬青不同器官NSC代谢动态不同(图2)。根可溶性糖(RSS)含量随干旱致死时间呈逐渐升高的趋势,24 d为最大值 $19.66 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;茎可溶性糖(SSS)呈先升高后降低的趋势,12 d时为最大值 $25 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;而叶可溶性糖(LSS)在0 d时为最大值 $18.65 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,4~12 d相对稳定,各时间段差异不显著($P>0.05$),之后急剧降低,20~24 d又趋于稳定。根淀粉(RST)含量变化特征与可溶性糖差异较大,0 d含量最大,为 $16.58 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,干旱0~12 d,根淀粉

含量相对稳定,各干旱时间无显著差异($P>0.05$),之后略有降低,24 d降至最小值 $7.89 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;茎淀粉(SST)含量变化与SSS相似,但最大值出现在处理第8天,为 $19.77 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;整个干旱致死过程中叶淀粉(LST)含量呈逐渐降低的趋势,但干旱前期变化较大,且各干旱时间呈显著差异($P<0.05$)。整个干旱致死过程中,3种器官NSC变化趋势也不相同,根NSC含量在干旱12 d前一直趋于稳定,12 d略有升高,之后一直趋于稳定,各处理间无显著差异($P>0.05$);茎NSC含量与茎可溶性糖、淀粉含量变化相似,随着干旱致死胁迫先升高后缓慢降低的趋势,各处理间呈显著差异($P<0.05$);叶NSC含量变化特征与叶淀粉含量变化特征相同。



注:同一指标内不同字母表示处理间在0.05水平差异显著($P<0.05$)

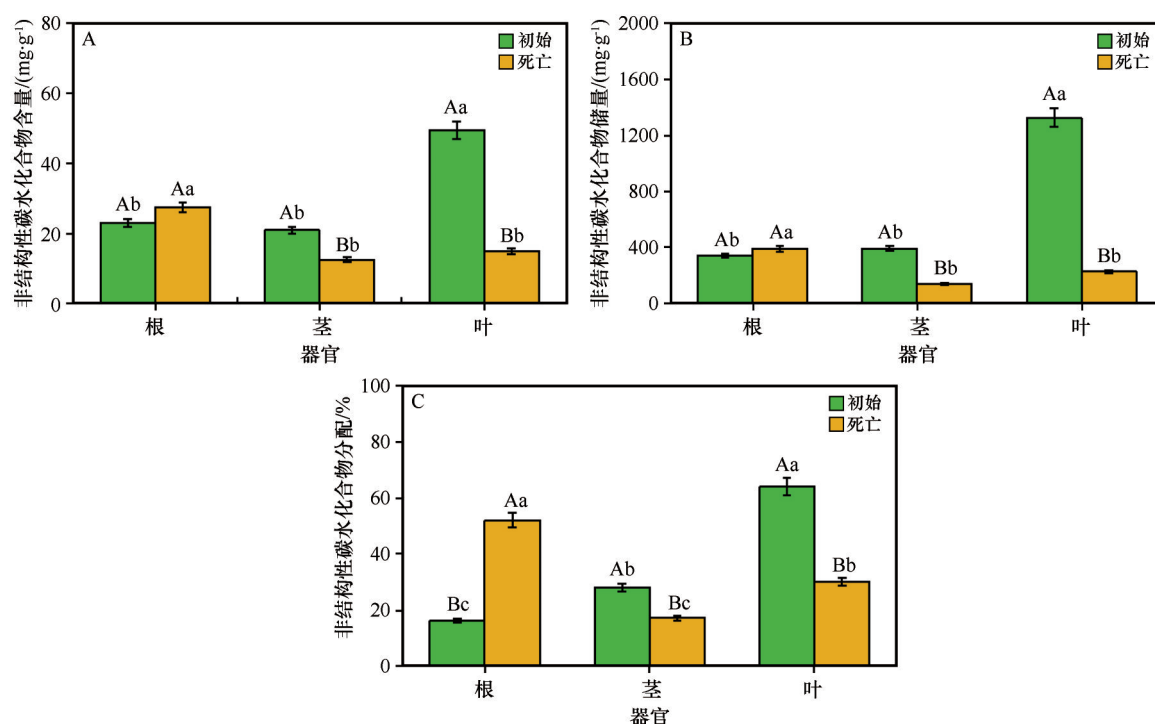
图2 沙冬青幼苗根茎叶非结构性碳水化合物的含量随干旱致死时间的动态变化

Fig.2 The dynamic changes of non-structural carbohydrate content in the roots, stems, and leaves of *Ammopiptanthus mongolicus* seedlings with drought-induced mortality

2.3 干旱初始和死亡时各器官NSC含量、储量和分配特征

干旱初始和死亡状态下根、茎、叶的NSC含量、储量、分配特征不同(图3)。初始状态下,叶NSC含量最大,为 $49.60 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,根、茎NSC含量差异不显著($P>0.05$),而死亡状态下根NSC含量为最大值 $27.55 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,茎、叶间无显著差异($P>0.05$);根初始

与死亡状态相比较,NSC含量间无显著差异($P>0.05$)。初始与死亡状态下,3种器官NSC储量与NSC含量变化相同。然而,不同器官NSC分配差异较大,初始状态下叶为最大值(64%),而死亡状态下根为最大值(52%),且同一器官两种状态间均表现为显著性差异($P<0.05$)。这表明干旱致死会逐渐改变沙冬青非结构性碳水化合物在各器官的分配格局,碳资源分配格局向根系偏移。



注:不同大写字母表示同一器官不同状态间在0.05水平差异显著;不同小写字母表示同一状态不同器官间在0.05水平差异显著

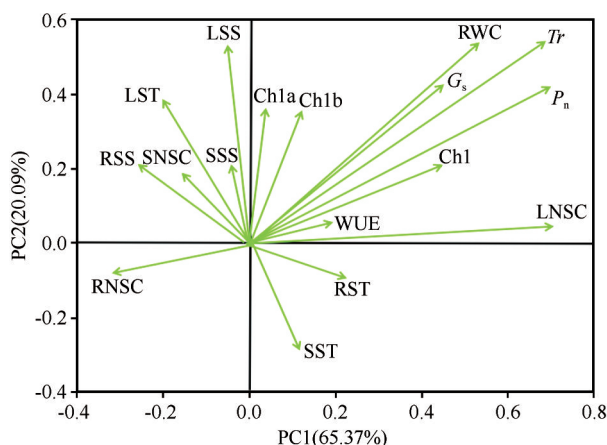
图3 干旱初始和死亡时沙冬青根、茎、叶非结构性碳水化合物含量、储量和分配变化

Fig.3 Changes in non-structural carbohydrate content, storage, and distribution in roots, stems, and leaves of *Ammopiptanthus mongolicus* during initial and death periods of drought

2.4 叶片生理性状和根、茎、叶非结构性碳水化合物含量的主成分分析

主成分分析显示,第一主成分与第二主成分累计贡献率达85.46%(图4)。第一主成分贡献率为65.37%,其中特征向量值较高且为正的指标有RWC、WUE、 Tr 、Chl、Chla、Chlb、 P_n 、LSS、SNSC、LNSC等。第二主成分贡献率为20.09%,特征向量值较高且为正的指标有RNSC、SSS、LST。叶片各生理性状与根、茎、叶NSC含量存在多种关系,并对NSC含量变化有不同程度贡献。在PC1方向上, Tr 、 P_n 、 G_s 、RWC、WUE为正,是驱动PC1变异的主要因素,主要反映植物的光合、水分代谢活性,箭头长且

方向集中,说明这些生理过程协同性强。而Chl、Chla、Chlb箭头方向与光合生理变量高度一致,说明叶绿素含量与光合活性密切正相关。LNSC与光合、水分变量正相关,暗示光合产物(碳水化合物)的积累与光合-水分代谢的协同性;LSS、LST、SSS、RSS、SNSC箭头集中在左上方,说明植物的不同器官淀粉、糖、碳水化合物积累,与光合-水分活性呈负相关;而RNSC与PC1负相关,表明根系碳水化合物积累也与地上部光合活性存在资源分配的负向关联。在PC2方向上,LSS、LST、SSS、RSS、SNSC为正,反映植物和根、茎、叶部碳水化合物在PC2维度的变异;而SST、RST与PC2正相关变量方向相反,说明根部淀粉与茎部淀粉存在一定负相关。总



注: RWC为叶片相对含水量; Chla、Chlb、Chl分别为叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素含量; P_n 为净光合速率; G_s 为气孔导度; Tr 为蒸腾速率; WUE为瞬时水分利用效率; RSS、SSS、LSS分别为根、茎、叶的可溶性糖含量; RST、SST、LST分别为根、茎、叶的淀粉含量; RNSC、SNSC、LNSC分别为根、茎、叶的非结构性碳水化合物含量

图4 干旱致死下沙冬青叶片生理性状和根、茎、叶非结构性碳水化合物含量的主成分分析

Fig.4 Principal component analysis of physiological traits and non-structural carbohydrate contents in roots, stems, and leaves of *Ammopiptanthus mongolicus* under drought stress

体而言,叶片生理性状通过不同相关关系和主成分维度贡献,综合影响不同器官NSC含量变化,其中以沙冬青光合(P_n 、Chl)、水分代谢(Tr 、 G_s 、RWC)为核心的生理活性变量,在PC1上构成植物“资源获取与利用”的积极维度;以淀粉或糖(LSS、LST、SSS)、碳水分配(SNSC、RNSC)为核心的变量,在PC1上构成植物“资源存储与结构构建”的保守维度;而PC2进一步区分了不同器官的碳分配的局部特征。

3 讨论

3.1 干旱致死过程中叶片生理性状的动态响应

干旱胁迫下,沙冬青RWC、Chla、Chlb、Chl及 P_n 呈先缓降后剧降的趋势,而 G_s 、 Tr 和WUE则表现为缓降—回升—剧降的波动特征。这一差异反映了植物在干旱初期的主动调节机制:即通过适度关闭气孔减少水分流失,同时维持一定的光合效率;而短暂的“回升”可能是植物对胁迫的应激性调整,例如通过代谢物积累(如脯氨酸)短暂提升渗透调节能力^[12]。

干旱胁迫20~24 d为沙冬青叶片生理衰退的关键阶段,此时RWC从初始的70.25%骤降至5.46%,

WUE、 P_n 及 Tr 均为0或接近于0,表明植株已丧失基本生理功能。这与周欢欢等^[13]的研究结论一致,即叶片水势降至-1.5 MPa以下时,光合系统会发生不可逆损伤。而沙冬青的RWC临界值(约5%)显著低于樟子松等其他木本植物(15%)^[14],表明其具备更强的干旱耐受能力。

主成分分析(PCA)也进一步证实,光合变量(P_n 、Chl)与水分变量(RWC、 Tr 、 G_s)在PC1上高度正相关,且载荷量最大,说明沙冬青的光合-水分代谢系统具有强协同性。这与Shan等^[15]提出的“叶片经济谱”理论吻合,即资源获取型植物往往通过高效光合与水分运输来提升自身生产力。

3.2 干旱致死过程中沙冬青不同器官NSC的代谢与资源重分配

非结构性碳水化合物(NSC)是植物能量代谢的核心物质,其在不同器官的积累与分配直接反映了植物对逆境的资源调配策略^[16]。本研究中,沙冬青根、茎、叶的NSC代谢在干旱致死过程中表现出显著的器官特异性,这与各器官的功能分工密切相关。首先,根可溶性糖(RSS)含量随干旱持续逐渐升高,从胁迫0 d的 $6.33 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 上升至24 d的 $19.66 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,增幅达67.80%;而根淀粉(RST)含量在0~12 d保持稳定,维持在 $15.33 \sim 16.58 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,12 d后略有降低,至24 d降至 $7.89 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,降幅为52.41%,表明干旱胁迫下,根系淀粉水解为可溶性糖,一方面维持细胞渗透压,增强吸水能力,另一方面为根系呼吸和生长提供能量。此外,干旱12 d后根总NSC含量稳定在 $27.55 \sim 28.43 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,且胁迫12 d与24 d的总NSC含量无显著差异($P > 0.05$),说明沙冬青优先保障根系的碳供应,这与将根系作为植物水分和养分吸收的关键器官的功能定位一致,同时符合Hartmann等^[17]的“根碳库优先保留”的假说,即干旱时植物优先将碳资源分配至根系,以维持根冠比并增强水分吸收能力。这种根系优先的碳分配策略,可能是沙冬青在干旱环境中试图维持生存的最后防御机制。

而作为碳转运枢纽的动态调节器官,茎可溶性糖(SSS)和茎淀粉(SST)含量均呈先升高后降低的趋势,分别在12 d、8 d时达到峰值,为 $25 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $19.77 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,较胁迫0 d(SSS: $8.69 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$; SST: $12.26 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)增幅达187.69%和61.26%;至24 d时,SSS和SST含量分别降至 $9.85 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $2.67 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,

较峰值降幅达 60.60% 和 86.49%。这一变化表明, 干旱初期茎作为地上部分与地下部分的连接枢纽, 通过积累可溶性糖和淀粉储存光合产物, 随着干旱加剧, 茎中的 NSC 被转运至根系或消耗于自身代谢, 导致含量下降。茎 NSC 的动态变化反映了其在碳分配中的中转角色, 即根据植物地上、地下部分的需求调节碳资源的储存与转运。

干旱致死过程中, 叶作为“碳源”的功能逐渐衰退。叶可溶性糖(LSS)在干旱初期(0~12 d)保持稳定, 维持在 $16.22\sim 18.65\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 12 d 后急剧降低, 至 24 d 降至 $6.76\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 降幅达 63.75%; 叶淀粉(LST)含量则在整个过程中持续下降, 从 0 d 的 $30.95\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 降至 24 d 的 $8.11\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 降幅高达 73.80%, 且前 12 d 降幅(49.40%)高于后 12 d 降幅。这与叶片光合功能的衰退过程一致: 干旱初期叶片仍能通过光合作用合成可溶性糖, 维持含量稳定, 同时淀粉作为临时储存物质被逐渐消耗; 随着光合作用功能丧失, 可溶性糖合成中断, 淀粉水解加剧, 导致叶 NSC 含量急剧下降。至胁迫 24 d, 叶总 NSC 含量仅为 $14.87\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。叶 NSC 的快速消耗, 进一步证实了其作为“碳源”的功能在干旱胁迫下首先衰退, 而碳资源优先向根系转移的机制。这与叶片光合能力的衰退直接相关, 印证了 McDowell 等^[18]的观点, 即叶片是干旱胁迫下碳消耗的主要器官。

3.3 干旱致死对沙冬青 NSC 分配格局的重塑

初始与死亡状态的对比揭示了干旱对 NSC 分配格局的重塑。初始状态下, 叶 NSC 占比最高(64%), 而死亡前根系占比达 52%, 这与叶片作为主要光合器官的功能相符; 而死亡状态下, 根 NSC 含量和储量跃居首位($27.55/388.18\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$), 且分配比例显著提高, 表明干旱致死过程中, 沙冬青的碳分配格局发生了根本性重塑。这种碳向根系转移的现象, 可能由以下机制驱动: ①干旱信号诱导植物启动生存优先策略, 通过调控, 将叶片合成的蔗糖优先转运至根系; ②根系作为水分吸收的关键器官, 需要大量能量维持其活性, 因此植物主动将碳资源分配至根系, 以维持根系呼吸和渗透调节; ③叶片光合功能衰退后, 根系成为碳资源的主要“库”, 而茎作为转运通道, 其 NSC 含量在中期达到峰值后逐渐降低, 进一步支持了碳向根系的流动。这一根优先的碳分配策略与 Mayr 等^[19]在大红杜鹃(*Rhododendron scabrum*)中的研究结果相似, 但沙

冬青的碳转移效率更高, 可能与其深根性及干旱适应策略有关。

此外, 初始与死亡状态下, 叶 NSC 含量降低幅度达 70.02%, 而根略有增大, 茎降低幅度为 40.24%, 说明叶片的碳资源被大量转移或消耗, 而根、茎则通过内部调节维持了 NSC 的相对稳定。这一结果与资源权衡理论一致, 即植物在逆境中会重新分配有限资源, 优先保障对生存至关重要的器官(如根系), 而牺牲光合器官(如叶片)^[20]。

3.4 叶片生理性状与 NSC 代谢的关联机制

主成分分析显示, 叶片生理性状与 NSC 代谢通过多维度关联共同影响植物抗旱性: PC1 上, 光合-水分变量(P_n 、RWC、 T_r)与叶 NSC、LNSC、LSS 呈正相关, 表明光合产物的积累依赖于高效的水分利用。这与 Chaves 等^[21]的研究结论一致, 即适度干旱下植物通过提升 WUE 促进碳同化, 表现为协同促进作用。根 NSC 与地上部光合变量负相关, 表明碳资源在地上生长与地下生存间的权衡。这支持了艾盈等^[22]的资源分配理论, 即胁迫条件下植物倾向于将碳投入到获取限制资源的器官, 表现为权衡竞争作用。而茎 NSC 与叶片生理变量的相关性, 表明茎作为碳转运枢纽, 其代谢活动受地上、地下供需关系的双重调控。这与 Senf 等^[23]在落叶乔木中的发现不同, 可能因沙冬青常绿特性导致器官间调控与碳存储需求更高。

本研究通过模拟干旱胁迫下沙冬青幼苗非结构性碳水化合物(NSC)代谢的动态监测, 明确 NSC 代谢失衡是沙冬青幼苗干旱致死的核心生理驱动因素, 从碳源-碳汇调控视角, 揭示了沙冬青种群自然更新受阻的生理原因。幼苗期极端干旱下, 根、茎、叶器官间 NSC 分配策略的失衡, 会直接引发碳饥饿效应, 这是导致沙冬青野外幼苗成活率低下的内因。因此, 在人工繁育中可针对性地调控幼苗期的水分条件, 促进优势器官 NSC 储备, 提高苗木抗逆性; 同时, 结合沙冬青器官 NSC 分配规律, 筛选出碳代谢抗旱性更强的优良种质, 提升人工种群的建植成功率, 为沙冬青这一珍稀濒危物种的保育提供科学依据, 也为荒漠区同类常绿灌木的植被恢复提供参考。

4 结论

沙冬青在极端干旱条件下表现出显著的耐旱性

与独特的碳分配策略:致死临界期为干旱20~24 d,对应叶片相对含水量降至仅5.46%;关键水分、光合生理指标近乎归零,但NSC代谢通过动态的器官再分配,维持根、茎、叶间明确的功能分工与物质分配格局。干旱过程中,根系通过淀粉水解维持可溶性糖稳定,成为优先保留碳资源的“碳库”;茎发挥转运调节作用;叶片作为“碳源”快速消耗NSC,表征光合衰退。随着干旱加剧,碳分配重心由地上部向根系转移,形成根系优先策略,以保障关键吸水器官的能量供给。光合-水分过程与叶片NSC积累呈协同关系,而与根系NSC分配存在竞争,揭示了生理调节与碳分配之间的整体耦合机制。

参考文献:

- [1] 张强,姚玉璧,李耀辉,等.中国干旱事件成因和变化规律的研究进展与展望[J].气象学报,2020,78(3):500-521.
- [2] McDowell N G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality[J]. Plant Physiology, 2011, 155: 1051-1059.
- [3] Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management [J]. Sustainable Agriculture, 2009, 29(1): 153-188.
- [4] 王云霞,刘莹,付雨辰,等.干旱胁迫对连翘幼苗非结构性碳分配和水力特性的影响[J].生态学报,2024,44(11):4698-4707.
- [5] 董维红,王云霞,解婷婷,等.干旱-复水对珍珠猪毛菜幼苗非结构性碳水化合物的影响[J].草地学报,2025,33(6):1807-1816.
- [6] 傅立国.中国植物[M].北京:科学出版社,1992.
- [7] 王方琳,柴成武,贺访印,等.沙冬青叶绿素荧光及叶功能性状对脱水胁迫的响应及生态适应性研究[J].干旱区资源与环境,2025,39(7):84-91.
- [8] 李晓燕.沙冬青幼苗对干旱和高温胁迫的响应机制[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2018.
- [9] 杜建会,邵佳怡,李升发,等.树木非结构性碳水化合物含量多时空尺度变化特征及其影响因素研究进展[J].应用生态学报,2020,31(4):1378-1388.
- [10] 李合生.植物生理学实验技术指导[M].北京:高等教育出版社,2006:98-99.
- [11] 高俊凤.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,2006.
- [12] Adams H D, Germino M J, Breshears D D, et al. Nonstructural leaf carbohydrate dynamics of *Pinus edulis* during drought-induced tree mortality reveal role for carbon metabolism in mortality mechanism[J]. New Phytologist, 2013, 197: 1142-1151.
- [13] 周欢欢.干旱胁迫及复水对波叶金桂生理生化的影响[D].杭州:浙江农林大学,2019:20-21.
- [14] 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):3513-3520.
- [15] Shan L S, Zhang X M, Wang Y K, et al. Influence of moisture on the growth and biomass allocation in *Haloxylon ammodendron* and *Tamarix ramosissima* seedlings in the shelterbelt along the Tarim Desert Highway, Xinjiang, China. [J]. Chinese Science Bulletin, 2008, 53: 93-101.
- [16] 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.
- [17] Hartmann H, Ziegler W, Kolbe O, et al. Thirst beats hunger-declining hydration during drought prevents carbon starvation in Norway spruce saplings [J]. New Phytologist, 2013, 200: 340-349.
- [18] McDowell N, Allen C D, Anderson-Teixeira K, et al. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests [J]. New Phytologist, 2018, 219: 851-869.
- [19] Mayr S, Beikircher B, Obkircher M A, et al. Hydraulic plasticity and limitations of alpine *Rhododendron* species [J]. Oecologia, 2010, 164: 321-330.
- [20] 王云霞,单立山,解婷婷,等.干旱-复水对红砂幼苗各器官非结构性碳水化合物的影响[J].生态学杂志,2024,43(2):383-394.
- [21] Chaves M M, Pereira J S, Maroco J, et al. How plants cope with water stress in the field? photosynthesis and growth [J]. Annals of Botany, 2002, 89: 907-916.
- [22] 艾盈,刘海坤,于林宏,等.干旱胁迫下藏东南沙生植物非结构性碳水化合物分配策略研究[J].植物科学学报,2024,42(5):602-611.
- [23] Senf C, Esquivel-Muelbert A, Pugh T A M, et al. Towards a global understanding of tree mortality [J]. New Phytologist, 2025, 245: 2377-2392.

Non-structural carbon metabolism dynamics of *Ammopiptanthus mongolicus* seedlings during drought-induced lethality

Wang Fanglin^{1ab}, Chai Chengwu^{1ab}, He Fangyin^{1a}, Hu Xiaoke^{1a}, He Fanglan^{1ab}, Zhao Yankun^{1b,2}

(1.a.Key Laboratory of Desertification Prevention and Control in Gansu Province / b.Gansu Hexi Corridor Forest Ecosystem Research Station, Gansu Desert Control Research Institute, Lanzhou 730070, China; 2.Shiyanghe Forestry General Farm of Wuwei City, Wuwei 733000, Gansu, China)

Abstract: Non-structural carbohydrates (NSC), as the core carbon source for plant stress responses, perform dual functions of osmotic regulation and metabolic energy supply. In this study, *Ammopiptanthus mongolicus* seedlings were used as experimental materials to simulate continuous drought stress. The physiological processes and dynamic changes of NSC in roots, stems, and leaves were monitored, and the coupling relationship between NSC metabolism and physiological decline was analyzed via principal component analysis (PCA). The results showed that: the relative water content (RWC) and photosynthetic rate of leaves approached 0 at 20–24 days of drought, indicating the loss of photosynthetic function; root soluble sugars (RSS) increased continuously, stem soluble sugars (SSS) increased first and then decreased, leaf soluble sugars (LSS) decreased sharply in the later stage; starch remained stable in the roots, initially increases and then decreases in the stems, and continuously declines in the leaves, with a reduction rate of up to 73.80%. With the intensification of drought, the intraspecific NSC allocation shifted from leaf-dominated (64%) to root-dominated (52%) before death. PCA revealed that photosynthetic-water variables were positively correlated with leaf NSC but negatively correlated with root NSC, reflecting the carbon resource trade-off of aboveground growth-underground survival. This study demonstrated that *Ammopiptanthus mongolicus* delays drought-induced mortality by regulating the metabolic and allocation strategies of NSC among organs, and the synchronous exacerbation of NSC metabolic imbalance and physiological function decline may be the key mechanism triggering death.

Key words: *Ammopiptanthus mongolicus*; drought-induced lethality; photosynthetic physiology; non-structural carbohydrates; metabolic dynamics