

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2017.50750

代永欣, 王林, 王延书, 万贤崇. 摘叶造成的碳限制对刺槐碳素分配和水力学特性的影响[J]. 植物科学学报, 2017, 35(5): 750-758
 Dai YX, Wang L, Wang YS, Wan XC. Effects of defoliation-induced carbon limitation on carbon allocation and hydraulic architecture of *Robinia pseudoacacia* Linn. seedlings[J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(5): 750-758

摘叶造成的碳限制对刺槐碳素分配和水力学特性的影响

代永欣¹, 王林², 王延书³, 万贤崇^{1*}

(1. 中国林业科学研究院林业新技术研究所, 北京 100091; 2. 山西农业大学林学院, 山西太谷 030800; 3. 临沂市果茶中心, 山东临沂 276000)

摘要: 以3年生刺槐(*Robinia pseudoacacia* Linn.)为研究对象, 通过对其进行连续3次摘叶造成严重碳限制, 检测摘叶后刺槐的生物量分配、叶片形态和不同部位的非结构性碳(NSC)浓度, 同时检测其根压和根系导水率、枝条水势和导水率损失值(PLC)及茎的抗栓塞能力, 研究摘叶造成的碳限制对刺槐碳素分配和水力学特性的影响。结果显示, 摘叶显著降低了刺槐不同部位的生物量, 其中细根生物量降低程度最大; 摘叶还造成了刺槐不同部位 NSC 浓度显著降低, 茎韧皮部、茎木质部、根韧皮部和根木质部的 NSC 浓度分别为对照的 29.6%、20.2%、10.2%和 8.7%, 且根部 NSC 的降低程度显著高于茎; 碳限制显著降低了刺槐苗木的根压和根系导水率, 增加了枝条凌晨和正午的 PLC, 降低了其抗栓塞能力。研究结果表明摘叶造成的碳限制改变了刺槐的碳素分配模式, 限制了碳素向根的分配, 抑制细根的发生, 进而限制根的水分吸收能力, 加重枝条栓塞程度, 同时还会导致枝条抗栓塞能力下降, 从而降低植物水分输导的安全性。

关键词: 碳限制; 非结构性碳; 气穴栓塞; 水力学特性; 碳素分配

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2017)05-0750-09

Effects of defoliation-induced carbon limitation on carbon allocation and hydraulic architecture of *Robinia pseudoacacia* Linn. seedlings

Dai Yong-Xin¹, Wang Lin², Wang Yan-Shu³, Wan Xian-Chong^{1*}

(1. *Institute of New Forestry Technology, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China*; 2. *College of Forestry Science, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030800, China*;
 3. *Fruit and Tea Center of Linyi City, Linyi, Shandong 276000, China*)

Abstract: This study aimed to explore how carbon limitation affects the carbon allocation and hydraulic characteristics of trees. It was conducted on three-year-old *Robinia pseudoacacia* Linn. seedlings by three-time artificial defoliation. Biomass allocation, leaf morphology, nonstructural carbohydrate (NSC) concentration in different tissues, root pressure, root hydraulic conductivity, branch water potential, branch percentage loss of conductivity (PLC), and xylem vulnerability to embolism were measured after defoliation. The biomasses of all organs, especially that of fine roots, were significantly reduced. Defoliation-induced carbon limitation significantly reduced NSC concentration in all tissues. NSC in the branch phloem,

收稿日期: 2017-03-05, 退修日期: 2017-03-23。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31290223, 31270648); 山西农业大学博士启动基金项目(2013YJ19); 山西农业大学科技创新基金项目(2014003)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31290223, 31270648), Doctoral Research Starting Foundation (2013YJ19) and Science & Technology Innovation Foundation (2014003) of Shanxi Agricultural University.

作者简介: 代永欣(1980-), 女, 博士, 研究方向为植物生理生态(E-mail: daiyongxin1234@126.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: wxc@caf.ac.cn)。

branch xylem, root phloem, and root xylem accounted for 29.6%, 20.2%, 10.2%, and 8.7% of the control, respectively. The reduction in NSC concentration in the roots was more severe than that in the branches. Root pressure and root hydraulic conductivity were also significantly reduced. Predawn and midday branch PLC was significantly increased, and xylem cavitation resistance was significantly decreased compared with that of the control. Results indicated that defoliation-induced carbon limitation reduced the ability of water uptake in the roots due to decreased biomass in the fine roots and decreased NSC. The reduced capacity of root water uptake further deteriorated hydraulic function of the roots and stems, which impeded long-distance water transport. Carbon limitation also reduced the safety of water transport by damaging cavitation resistance.

Key words: Carbon limitation; Nonstructural carbohydrates (NSC); Cavitation embolism; Hydraulic characteristics; Carbon allocation

碳代谢对植物的生命活动至关重要。植物需要合成足够的碳来满足生长和各种生理活动的需求。植物体内的碳有2种形式,即结构性碳(Structural carbohydrate, SC)和非结构性碳(Nonstructural carbohydrate, NSC)。结构性碳主要参与细胞结构物质的构建,一旦形成后便不能被再次利用;而非结构性碳通常指可溶性糖和淀粉,是植物体内碳合成和利用之间的缓冲剂,可用于植物生长、防御、渗透调节和栓塞修复等生理活动,对于调节碳的供需平衡起重要作用^[1,2]。同时非结构性碳也可以进行储藏^[3],对植物抵御逆境发挥重要功能。在逆境条件下,当碳的合成受到限制时,储藏碳可以用来维持呼吸、生长和防御等生理活动,因此储藏碳的含量在很大程度上决定着植物在逆境下的存活时间^[4,5]。当NSC降低到一定阈值时,植物的新陈代谢会受到严重抑制,从而导致植物因碳饥饿而死亡^[6]。

随着全球气候变化,温度升高,干旱发生的可能性增加,同时也加大了病虫害发生率^[7]。干旱、食叶害虫危害都会限制植物的碳摄取,进而影响植物体内的碳平衡^[8]。研究表明,碳饥饿是干旱导致树木死亡的主要机制^[5,9-11]。在碳限制条件下植物会通过自身的调节策略来维持碳平衡,但对碳限制是如何影响植物的生长、碳代谢及碳储藏尚无定论。有研究认为,轻度碳限制会通过抑制生长来减少碳的利用,但对NSC浓度影响不大^[12-14];中度和重度碳限制会同时降低NSC储藏和生长^[14-17]。但有研究发现重度碳限

制对杨树(*Populus × canadensis* cv. *Eugeneii* 和 *P. × euramericana* cv. *Eugenei*)根的生长没有明显影响^[15,18];也有研究发现重度摘叶可导致栎树(*Quercus robur* Linn. 和 *Q. petraea* (Matt.) Liebl.)细根生物量下降,从而影响树木的水力学特性^[19]。这些研究结果的差异可能与植物碳限制的程度及植物的响应策略有关。

已有研究表明,NSC在维持植物水力学特性方面起重要作用^[20]。NSC减少可能会影响植物的水力学特性,进而影响水分代谢,如碳限制会抑制根系的生长,降低植物根系的水分吸收面积和吸收能力^[19]。根、茎木质部的碳限制可能会抑制水分输导组织(导管或管胞)的生长,以及植物的水分输导能力;也可能会影响木质部的木质化过程,降低导管的抗栓塞能力;同时碳限制也会影响植物水力结构调节功能,如渗透调节、栓塞的主动修复等都需要NSC的参与^[5,6]。但有关碳限制对植物水力学特性的研究相对较少,多为对NSC功能的推测,缺乏实验证据的支持,因此探讨碳限制条件下植物体内的水-碳关系可以了解树木对光合作用受限制时的响应过程,有助于全面揭示碳限制导致的综合后果。

刺槐(*Robinia pseudoacacia* Linn.)是中国北方常见的树种,属于速生树种并具有固氮作用,广泛用于人工造林。但近年来,我国华北和西北的干旱、半干旱地区的刺槐种群出现了较为严重的衰退现象,尤其在土层浅薄的地区这种现象尤为严重^[21]。我们前期研究结果表明,旱季土壤水分供

应不足导致的干旱是刺槐死亡的重要原因。刺槐对水分匮乏的反应较为敏感,在干旱条件下容易发生落叶,从而限制碳摄取^[22],诱发碳饥饿现象,但目前碳限制如何影响其水力学特性及碳限制造成的综合后果尚未被揭示。因此,本研究以盆栽刺槐苗木为研究对象,通过多次人工摘叶造成重度碳限制,研究该条件下刺槐的生长和水力学特性,以期为进一步阐明碳限制条件下刺槐的碳素分配模式及其对水力学特性的影响提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料与实验设计

本研究在山西省太谷县山西农业大学林学院实验基地(37°15'36"N, 112°18'12"E, 海拔 780 m)进行。于 2014 年 3 月选取大小基本一致、生长良好的 3 年生刺槐苗定植到直径 35 cm、高 35 cm 的花盆中,每盆栽植 1 株,盆土为田间表层土和沙按 2:1 混合;保持土壤含水量约 80%,缓苗 3 个月。2014 年 6 月中旬开始实验,选择生长基本一致的苗木 36 株,随机分为 2 组,每组 18 株,分别为对照和摘叶处理,每次随机选取 6 株进行生长或生理指标的测定。摘叶处理时将成熟叶片全部人工摘除。有研究表明,落叶树木储存的 NSC 可以使树冠重新生长 4 次叶片^[23],因此本实验进行 3 次摘叶,造成刺槐苗木较严重的碳限制。在第 1 次摘叶后待叶片长成时进行第 2 次摘叶(时间间隔约为 20 d),第 2、3 次摘叶时间间隔均与第 1 次相同。每次摘叶后采用叶面积仪测定单叶面积和单株总叶面积,在最后一次摘叶后的 20 d 选择晴天测定生理指标,并收获植株测定形态指标、生物量分配和非结构性碳含量。

1.2 实验方法

1.2.1 生物量和 NSC 浓度测定

分别测定根、茎、叶的生物量。待植株收获后,将细根(直径 < 2 mm)、粗根(直径 > 2 mm)、茎和叶片分开测定;同时将粗根和枝条的韧皮部和木质部分开,便于测定不同组织中的 NSC 浓度。将各组织于 105℃ 杀青 15 min 后,70℃ 烘干 48 h,然后称重,计算不同部位的生物量。

采用硫酸蒽酮法测定 NSC 浓度,将烘干样品

研磨后过 100 目筛,取过筛粉末进行测定,具体方法参照 Mitchell 等^[11]的方法,NSC 浓度(mg/g)为可溶性糖和淀粉浓度之和。

1.2.2 根压和根系导水率测定

根压的测定参照 Améglio 等^[24]的方法。在距离主干基部 10 cm 处截去主干,剥掉切口下 1 cm 宽的韧皮部,并用保水硅胶包裹韧皮部防止失水干燥。切口用新刀片修平后连接厚壁硅胶管,硅胶管另一端与压力传感器(CX136-4, OMEGA)相连,用数据采集器(Cambell, CR1000)连续记录 24 h 内的根压。每 15 min 采集一次数据,同时测定 6 株并取相同时段的平均值作为根压数据。

根系导水率采用植物高压导水率测量仪(HPFM-Gen3, Dynamax)测定,在距离主干基部 5 cm 处截去主干,并用解剖刀将切口修平,根部连接导水率测量仪,用来测定根系导度。测定完成后,用扫描仪扫描根系面积,并计算根系导水率。

1.2.3 水势、导水率损失值和栓塞脆弱性测定

枝条水势用压力室(PMS1505D-EXP, Albany)测定,凌晨水势测定时间为 5:00 - 5:30,正午水势的测定时间为 12:00 - 14:00。凌晨和正午枝条导水率损失值(Percentage loss of conductivity, PLC)的采样及测定时间同凌晨和正午水势时间,参照王林等^[22]的方法测定。在水下剪取长度 20 cm 以上的枝条,将剪口端没入水中并立即带回实验室。用新刀片重新在水下剪取约 3 cm 长的枝段用于水力学导度的测定,采用低压液流测定系统(Low-pressure flow meter, LPFM)进行测定。测定溶液为 0.025 mol/L 的 KCl 溶液。测定出初始流速 K_i 之后,采用 0.175 MPa 的高压 KCl 溶液冲洗茎段 5 min,除去其中所有栓塞(预实验结果表明 0.175 MPa 的压力冲洗茎段 5 min 可以脱除所有栓塞),再测得最大流速 K_{max} 。PLC 的计算公式为: $PLC = (1 - K_i / K_{max}) \times 100\%$ 。

栓塞脆弱性测定参照王林等^[25]的空气注入法。将长度 40 cm 以上的枝条在水中从基部剪下,再剪取长度为最大导管长度 + 压力脖套长度(9 cm)的无分枝茎段用于栓塞脆弱性曲线测定(预实验测定刺槐的最大导管长度为 28 cm,本研究中截取枝条长度为 37 ~ 40 cm)。将包含在压力脖套内的枝条去除韧皮部,先用 0.175 MPa 高压 KCl 溶液冲

洗 20 min 脱除栓塞以获得最大导水率，再用上述低压液流测定系统 (LPFM) 测定枝条的最大导水率，此后对压力脖套逐渐加压，测定每一个压力 (P) 下对应的 PLC，直到 PLC 约 90% 时停止测定。绘制 PLC 随压力而变化的曲线，采用方程 $PLC = 100 / (1 + \exp(a(P - b)))$ 对曲线进行拟合，式中 a 为曲线斜率， b 为导水率损失值 50% 时的压力值。

1.2.4 数据处理

所有指标的测定重复 5 次以上，采用 SPSS 13.0 软件对数据进行统计分析，实验结果的差异显著性采用单因素方差分析，多重比较用最小显著差数法 (LSD)。采用 SigmaPlot 10.0 软件制图。

2 结果与分析

2.1 摘叶对刺槐生长和生物量分配的影响

研究发现，当实验开始时，刺槐摘叶和对照之间在株高和基径上均没有显著差异，但当实验结束时，摘叶处理的这 2 个指标均显著低于对照 ($P < 0.05$) (表 1)。摘叶处理后刺槐各个部分的生物量均显著低于对照 ($P < 0.05$) (图 1)，其中粗根、细根、茎、叶的生物量分别为对照的 36.3%、4.3%、80.3% 和 3.9%，摘叶处理后刺槐的根冠比显著低于对照 ($P < 0.05$) (图 2)。

表 1 摘叶对刺槐株高和基径的影响

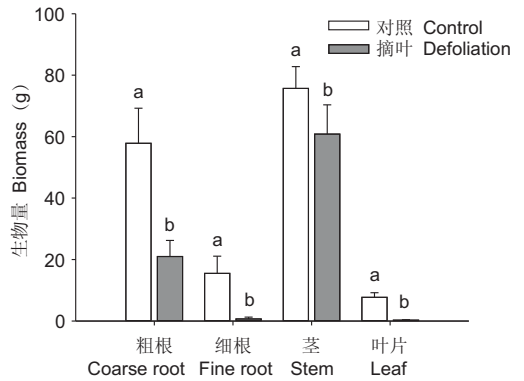
Table 1 Effect of defoliation on height and basal diameter of *Robinia pseudoacacia*

处理 Treatment	树高 Height (cm)	
	实验开始时 Beginning of experiment	实验结束时 End of experiment
	对照 Control	83.6 ± 11.5a
摘叶 Defoliation	79.6 ± 8.3a	90.1 ± 6.7b

处理 Treatment	基径 Basal diameter (cm)	
	实验开始时 Beginning of experiment	实验结束时 End of experiment
	对照 Control	2.77 ± 1.22a
摘叶 Defoliation	2.81 ± 0.42a	3.02 ± 0.73b

注：测定结果为平均值 ± 标准差，不同小写字母表示同一指标在对照和摘叶处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Notes: Values are mean ± SD. Different lowercase letters indicate significant differences of the same measurements between the control and defoliation treatments ($P < 0.05$).



不同小写字母表示同一指标在对照和摘叶处理间差异显著 ($P < 0.05$)，下同。
Different lowercase letters indicate significant differences of the same measurements between the control and defoliation treatments ($P < 0.05$). Same below.

图 1 摘叶对刺槐生物量的影响
Fig. 1 Effect of defoliation on *Robinia pseudoacacia* biomass

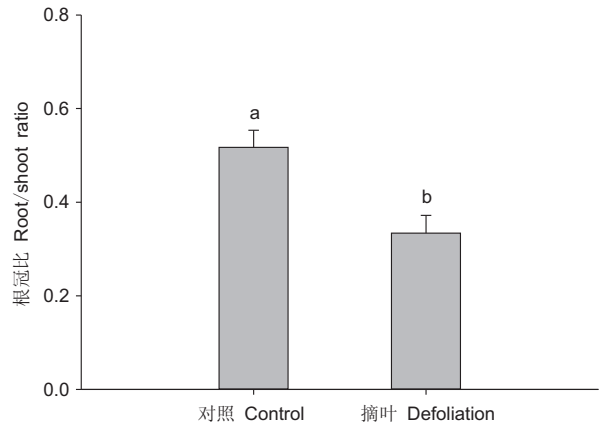


图 2 摘叶对刺槐根冠比的影响
Fig. 2 Effect of defoliation on the root / shoot ratio of *R. pseudoacacia*

2.2 摘叶对刺槐叶面积的影响

研究结果显示，第 1 次摘叶后长出叶片的单叶面积和处理前没有显著差异，但此后第 2、3 次摘叶后长出的叶片单叶面积均显著低于前一次 ($P < 0.05$)；3 次摘叶后长出的单株总叶面积呈显著降低趋势 ($P < 0.05$)，后一次单株总叶面积均比前一次显著降低 (图 3)。

2.3 摘叶对刺槐 NSC 浓度的影响

NSC 浓度测定结果表明 (图 4)，经过 3 次摘叶后，不同部位的可溶性糖和 NSC 浓度均显著降低 ($P < 0.05$)，茎韧皮部和木质部、根韧皮部和木质部的可溶性糖浓度分别为对照的 34.3%、32.0%、

21.1%和 17.9%，NSC 浓度分别为对照的 29.6%、20.2%、10.2%和 8.7%。此结果表明摘叶显著降低了植株不同部位的 NSC 浓度，且 NSC 浓度降低程度均大于可溶性糖，表明在摘叶处理过程中淀粉有更多的消耗。对比根和茎，根中 NSC 浓度降低程度更大。

2.4 摘叶对刺槐根压和根系导水率的影响

研究结果显示，摘叶显著降低了刺槐的根压，处理后根压均为负值，而对照的根压最大值为 28 kPa，8:00 - 20:00 时根压为正值，维持约 12 h (图 5)。摘叶处理后刺槐的根系导水率显著低于对照(图 6)，仅为对照的 4.2%。

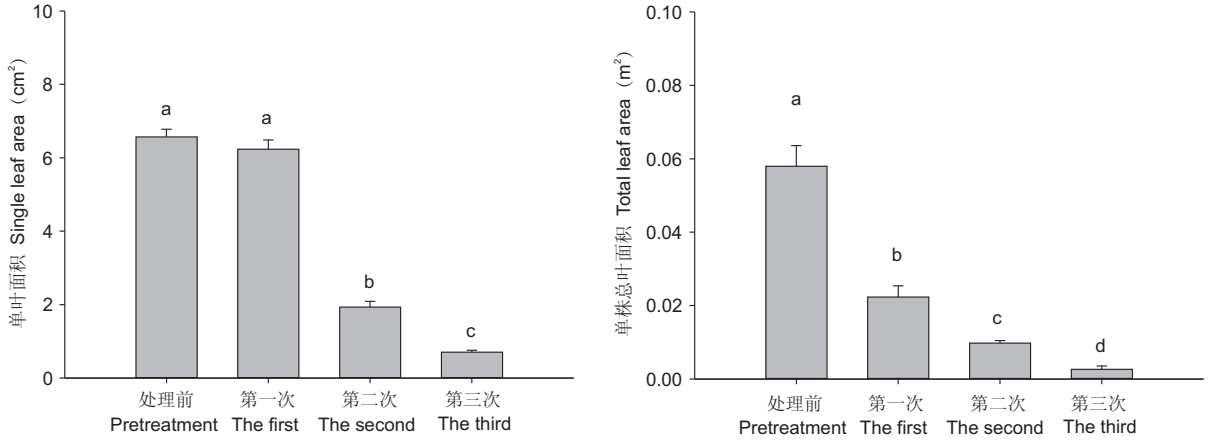


图 3 摘叶处理后刺槐的单叶面积和单株总叶面积
Fig. 3 Single leaf area and total leaf area of *R. pseudoacacia* after defoliation

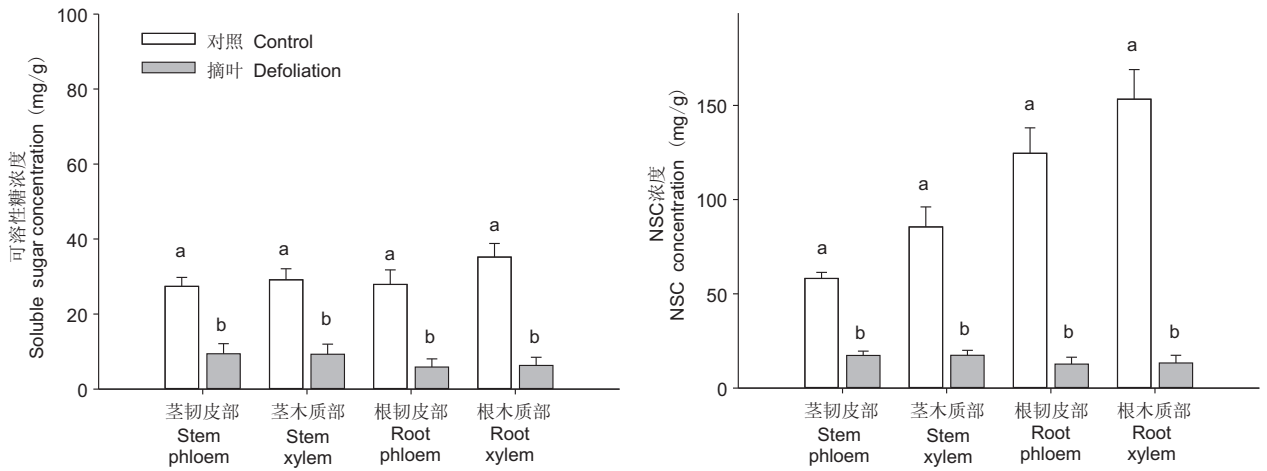


图 4 摘叶对根和茎 NSC 浓度的影响
Fig. 4 Effect of defoliation on root and leaf NSC concentration

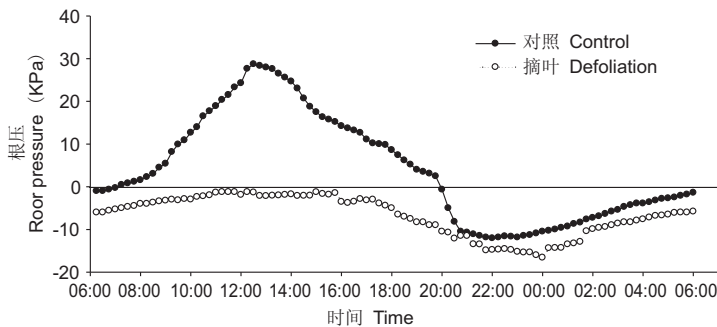


图 5 摘叶对刺槐根压的影响
Fig. 5 Effect of defoliation on root pressure of *R. pseudoacacia*

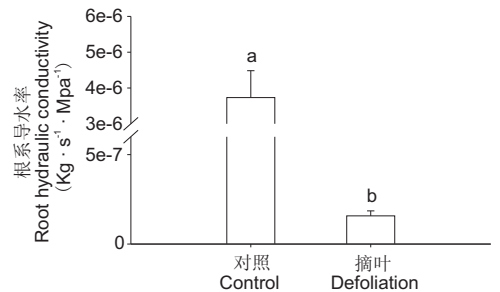


图 6 摘叶对刺槐根系导水率的影响
Fig. 6 Effect of defoliation on root hydraulic conductivity of *R. pseudoacacia*

2.5 摘叶对刺槐水势和导水率损失值 (PLC) 的影响

研究发现,摘叶刺槐的凌晨水势与对照之间没有显著差异,正午水势显著高于对照 ($P < 0.05$) (图7)。摘叶刺槐的凌晨和正午 PLC 值均显著高于对照,对照的凌晨 PLC 为 14.7%,而摘叶处理后约为 60% (图7)。

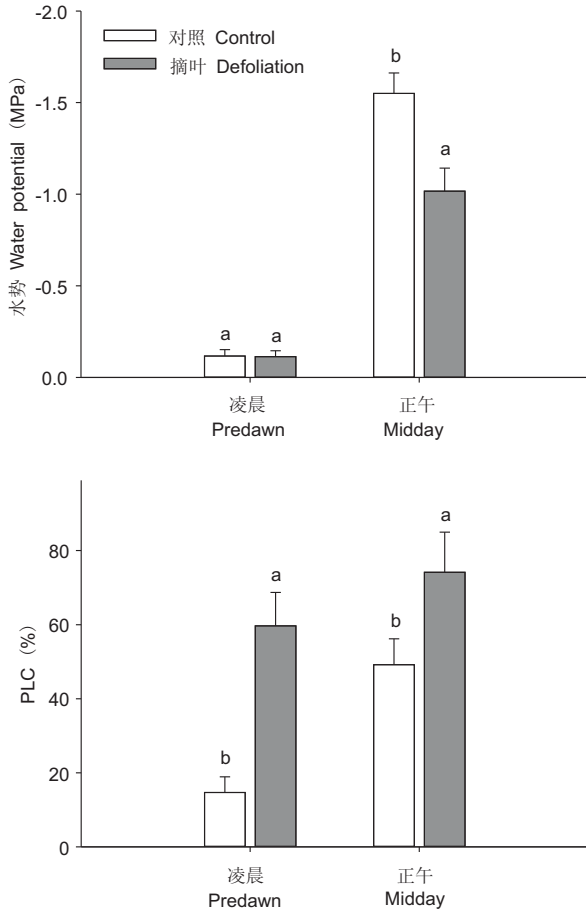


图7 摘叶对刺槐水势和栓塞的影响
Fig. 7 Effect of defoliation on water potential and PLC of *R. pseudoacacia*

2.6 摘叶对刺槐枝条栓塞脆弱性的影响

摘叶处理后,枝条抗栓塞能力显著低于对照。对照的 P_{50} (PLC 为 50%时的枝条水势) 为 -1.5 MPa,而摘叶处理的枝条仅为 -0.75 MPa (图8)。

3 讨论

3.1 摘叶对 NSC 浓度和生长的影响

碳限制对根部 NSC 浓度的影响最大,本研究中多次摘叶均导致刺槐茎和根部 NSC 浓度显著降

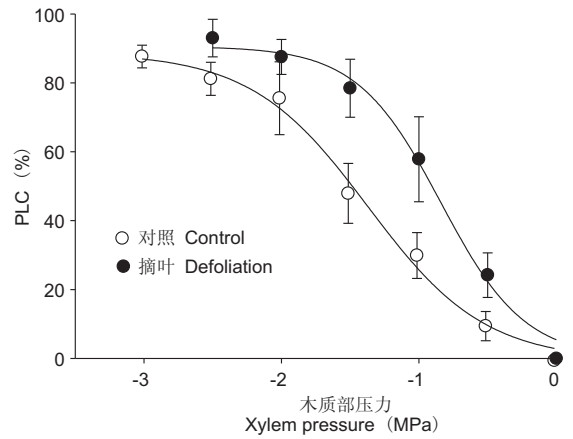


图8 摘叶对刺槐枝条栓塞脆弱性的影响
Fig. 8 Effect of defoliation on branch vulnerability to embolism of *R. pseudoacacia*

低,但根部降低程度显著大于茎。重度摘叶导致 NSC 浓度降低在很多研究中已有报道^[14-17,19],重度摘叶通过降低光合面积而降低碳供应,同时新叶的生长还要消耗碳,从而导致 NSC 严重下降。根是植物重要的碳储藏器官^[26],位于光合产物运输链的末端,根中的碳积累具有最低的优先权,在光合作用受到限制的情况下只能依赖于储藏的 NSC 维持根系的生命活动,因此在碳限制条件下根中 NSC 受到的影响最大,恢复也最慢^[14,16]。有研究表明刺槐根部 NSC 浓度在干旱或复水后叶片恢复期间均有显著下降^[22]。也有研究观察到在轻度摘叶条件下 NSC 不变或上升,是由于剩余叶片光合作用的上调^[27],或者植物以牺牲营养生长为代价对 NSC 的主动储存^[12,14]。

摘叶抑制了刺槐的生长,导致不同部位的生物量均显著降低,细根生物量下降更为严重,同时单株总叶面积显著下降。储藏碳对于植物器官的再生生长扮演重要角色^[12],碳摄取限制和碳储藏不足导致生长受到抑制,而细根寿命短、周转快,根部 NSC 不足导致细根的生长受到抑制,表明碳限制对周转较快的器官的发生和生长影响程度更大。本研究发现第1次摘叶后的单叶面积并未显著降低,但单株总叶面积显著降低,说明叶片数量下降。第1次摘叶后储藏的碳被用于叶片生长和其他生理活动,可能此时碳储量降低程度不大,尚能满足一定叶片生物量对碳的需求。刺槐在叶片大小和数量上存在生态权衡^[28],单叶面积不变、数量减少可能

有利于光合碳摄取能力的最大化, 此时叶片数量减少也可能与叶的发生部位减少有关。而此后的 2 次摘叶导致新生叶片的单叶面积和单株总叶面积均比前一次显著降低, 因为连续摘叶导致碳摄取降低, 储藏碳的消耗增加, 新生叶片的光合作用并不能抵消生长和呼吸作用等对储藏碳的额外消耗, 从而抑制新叶的萌发和生长。

我们在前期研究中发现, 刺槐严重干旱导致落叶后新生叶片的叶面积显著降低是水力学失败和碳饥饿的共同作用^[22], 本研究也发现摘叶可导致茎栓塞显著增加, 同时 NSC 下降和根生物量降低也会影响根系对水分和养分的吸收^[15,19], 水分状况的恶化及 NSC 储存不足导致生长受到抑制。有研究认为细胞中的可溶性糖需要保持一个最低浓度来维持基本的细胞功能, 很可能在一个临界阈值以下糖就不能被用于生长^[16]。但是关于可利用碳降低到什么程度会限制植物生长以及碳限制树木生长的机制一直存在争议^[14,20], 有待进一步研究。

3.2 摘叶对水力学特性的影响

摘叶会影响根系的水分吸收能力, 并降低木质部对栓塞的抵抗力。因为细根生物量显著降低会减少根系的吸收面积^[8,19], 同时根向土壤中吸水也需要 NSC 提供渗透调节功能^[19], 因此根中 NSC 严重下降也会影响根的主动吸水能力, 根系导水率的测定结果也验证了碳限制对根系水分吸收功能的限制。植物水分长距离运输的主要限制因素是导管内产生气穴栓塞, 抑制水分输导功能^[29]。植物的栓塞程度主要取决于两方面: 一是植物水分输导系统的抗栓塞能力; 二是植物的栓塞修复能力^[30]。摘叶处理后刺槐枝条的抗栓塞能力显著降低, 抗栓塞能力主要与导管间纹孔膜或导管壁允许气体透过的难易程度有关^[31]。已有研究表明, 干旱、低温等胁迫因素都会导致纹孔膜的形态或生化成分发生改变, 进而影响木质部抗栓塞能力^[32,33]; 同时木质化过程也会影响木质部抗栓塞能力, 碳限制会影响木质素在导管壁的沉积过程, 而木质素是在次生细胞壁中维持支撑强度的重要因素, 因此木质素沉积过程的改变也会影响导管的机械强度和透气性^[34], 这可能是碳限制导致木质部抗栓塞能力下降的重要原因。

NSC 浓度降低也会限制植物的栓塞修复能力。很多研究认为木本植物中栓塞的即时修复需要导管

周围的薄壁细胞提供渗透势梯度, 薄壁细胞中的淀粉水解为可溶性糖, 之后被转运到临近的栓塞导管, 帮助建立渗透势梯度, 从而有利于水分流向栓塞导管^[5,35,36]。因此 NSC 的下降会影响木质部的栓塞修复过程。抗栓塞能力和栓塞修复能力的降低必然导致水分输导安全性下降, 水分输导能力降低。本研究中摘叶刺槐的凌晨和正午 PLC 值均显著高于对照, 表明碳限制抑制了植物的水分输导功能。但摘叶处理后刺槐的水势并没有降低, 且正午水势显著高于对照, 水势的增加可能与摘叶之后叶面积的大幅度减小降低了蒸腾耗水有关, 但水势增加并未伴随栓塞修复, 这是因为栓塞的修复主要取决于导管周围薄壁组织的代谢活性, 单纯地提高水势并不足以修复栓塞的导管^[37,38]。碳限制导致水分吸收和输导功能的降低必然影响植物的水分运输, 使整个植物的水分状况恶化, 从而影响植物在逆境下的存活。

参考文献:

- [1] Godin B, Agneessens R, Gerin P, Delcarte J. Structural carbohydrates in a plant biomass: correlations between the detergent fiber and dietary fiber methods[J]. *J Agr Food Chem*, 2014, 62(24): 5609–5616.
- [2] Dietze MC, Sala A, Carbone MS, Czimczik CI, Mantooth JA, et al. Nonstructural carbon in woody plants[J]. *Ann Rev Plant Biol*, 2014, 65: 667–687.
- [3] Loescher WH, Mccamant T, Keller JD. Carbohydrate reserves, translocation, and storage in woody plant roots[J]. *Hortscience*, 1990, 25(3): 274–281.
- [4] O'Brien MJ, Leuzinger S, Philipson CD, Tay J, Hector A. Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels [J]. *Nature Clim Change*, 2014, 4: 710–714.
- [5] Sevanto S, McDowell NG, Dickman LT, Pangle R, Pockman WT. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses[J]. *Plant Cell Environ*, 2014, 37(1): 153–161.
- [6] McDowell NG. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality [J]. *Plant Physiol*, 2011, 155(3): 1051–1059.
- [7] McDowell NG, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? [J]. *New Phytol*, 2008, 178(4): 719–739.
- [8] Jacquet JS, Bosc A, O'Grady A, Jactel H. Combined

- effects of defoliation and water stress on pine growth and non-structural carbohydrates[J]. *Tree Physiol*, 2014, 34(4): 367–376.
- [9] Galiano L, Martínez-Vilalta J, Lloret F. Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4yr after a drought episode[J]. *New Phytol*, 2011, 190(3): 750–759.
- [10] 张树斌, 张教林, 曹坤芳. 季节性干旱对白皮乌口树(*Tarenna depauperata* Hutchins)水分状况、叶片光谱特征和荧光参数的影响[J]. *植物科学学报*, 2016, 34(1): 117–126. Zhang SB, Zhang JL, Cao KF. Effects of seasonal drought on water status, leaf spectral traits and fluorescence parameters in *Tarenna depauperata* Hutchins, a Chinese savanna evergreen species [J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(1): 117–126.
- [11] Mitchell PJ, O'Grady AP, Tissue DT, White DA, Otten-schlaeger ML, Pinkard EA. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality[J]. *New Phytol*, 2013, 197(3): 862–872.
- [12] Van der Heyden F, Stock WD. Nonstructural carbohydrate allocation following different frequencies of simulated browsing in three semi-arid shrubs[J]. *Oecologia*, 1995, 102: 238–245.
- [13] Reichenbacher RR, Schultz RC, Hart ER. Artificial defoliation effect on populus growth, biomass production, and total nonstructural carbohydrate concentration [J]. *Environ Entomol*, 1996, 25(3): 632–642.
- [14] Wiley E, Huepenbecker S, Casper BB, Helliker BR. The effects of defoliation on carbon allocation: can carbon limitation reduce growth in favour of storage? [J]. *Tree Physiol*, 2013, 33(11): 1216–1228.
- [15] Kosola KR, Dickmann DI, Paul EA, Parry D. Repeated insect defoliation effects on growth, nitrogen acquisition, carbohydrates, and root demography of poplars [J]. *Oecologia*, 2001, 129(1): 65–74.
- [16] Landhäuser SM, Lieffers VJ. Defoliation increases risk of carbon starvation in root systems of mature aspen [J]. *Trees*, 2012, 26(2): 653–661.
- [17] Anderegg WR, Callaway ES. Infestation and hydraulic consequences of induced carbon starvation [J]. *Plant Physiol*, 2012, 159: 1866–1874.
- [18] Dickmann DI, Nguyen PV, Pregitzer KS. Effects of irrigation and coppicing on above-ground growth, physiology, and fine-root dynamics of two field-grown hybrid poplar clones[J]. *For Ecol Manage*, 1996, 80(1–3): 163–174.
- [19] Gieger T, Thomas FM. Effects of defoliation and drought stress on biomass partitioning and water relations of *Quercus robur* and *Quercus petraea* [J]. *Basic Appl Ecol*, 2002, 3(2): 171–181.
- [20] Sala A, Woodruff DR, Meizer FC. Carbon dynamics in trees: feast or famine [J]. *Tree Physiol*, 2012, 32(1): 764–775.
- [21] 王林, 冯锦霞, 万贤崇. 土层厚度对刺槐旱季水分状况和生长的影响[J]. *植物生态学报*, 2013, 37(3): 248–255. Wang L, Feng JX, Wan XC. Effects of soil thickness on dry-season water relations and growth in *Robinia pseudoacacia* [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, 37(3): 248–255.
- [22] 王林, 代永欣, 郭晋平, 高润梅, 万贤崇. 刺槐苗木干旱胁迫过程中水力学失败和碳饥饿的交互作用[J]. *林业科学*, 2016, 52(6): 1–9. Wang L, Dai YX, Guo JP, Gao RM, Wan XC. Interaction of hydraulic failure and carbon starvation on seedlings during drought[J]. *Sientia Silvae Sinicae*, 2016, 52(6): 1–9.
- [23] Hoch G, Richter A, Körner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees [J]. *Plant Cell Environ*, 2003, 26(7): 1067–1081.
- [24] Améglio T, Bodet C, Lacoite A, Cochard H. Winter embolism, mechanisms of xylem hydraulic conductivity recovery and springtime growth patterns in walnut and peach trees[J]. *Tree Physiol*, 2002, 22: 1211–1220.
- [25] 王林, 代永欣, 樊兴路, 张芸香, 黄平, 万贤崇. 风对黄花蒿水力学性状和生长的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(13): 4454–4461. Wang L, Dai YX, Fan XL, Zhang YX, Huang P, Wan XC. Effects of wind on hydraulic properties and growth of *Artemisia annua* Linn. [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(13): 4454–4461.
- [26] Klein T, Cohen S, Yakir D. Hydraulic adjustments underlying drought resistance of *Pinus halepensis* [J]. *Tree Physiol*, 2011, 31(6): 637–648.
- [27] Eyles A, Smith D, Pinkard EA, Smith L, Corkrey R, et al. Photosynthetic responses of field-grown *Pinus radiata* trees to artificial and aphid-induced defoliation [J]. *Tree Physiol*, 2011, 31: 592–603.
- [28] 史元春, 赵成章, 宋清华, 杜晶, 陈静, 王继伟. 兰州北山刺槐枝叶性状的坡向差异性[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(4): 362–370. Shi YC, Zhao CZ, Song QH, Du J, Chen J, Wang JW. Slope-related variations in twig and leaf traits of *Robinia pseudoacacia* in the northern mountains of Lanzhou [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(4): 362–370.
- [29] Tyree MT, Sperry JS. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism[J]. *Ann Rev Plant Biol*, 1989, 40(1): 19–38.
- [30] Lovisolo C, Perrone I, Hartung W, Schubert A. An abscisic acid-related reduced transpiration promotes gradual

- embolism repair when grapevines are rehydrated after drought[J]. *New Phytol*, 2008, 180(3): 642–651.
- [31] Lens F, Sperry JS, Christman MA, Choat B, Rabaey D, Jansen S. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*[J]. *New Phytol*, 2011, 190(3): 709–723.
- [32] Stiller V, Sperry JS. Cavitation fatigue and its reversal in sunflower (*Helianthus annuus* L.) [J]. *J Exp Bot*, 2002, 53(371): 1155–1161.
- [33] Christensen-Dalsgaard KK, Tyree MT. Frost fatigue and spring recovery of xylem vessels in three diffuse-porous trees in situ[J]. *Plant Cell Environ*, 2014, 37(5): 1074–1085.
- [34] Sengupta S, Majumder AL. Physiological and genomic basis of mechanical-functional trade-off in plant vasculature[J]. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 224–224.
- [35] Nardini A, Maria A, Gullo L, Salleo S. Refilling embolized xylem conduits: Is it a matter of phloem unloading? [J]. *Plant Sci*, 2011, 180(4): 604–611.
- [36] Chitarra W, Balestrini R, Vitali M, Pagliarani C, Perrone I, et al. Gene expression in vessel-associated cells upon xylem embolism repair in *Vitis vinifera* L. petioles[J]. *Planta*, 2014, 239(4): 887–899.
- [37] Mcculloh KA, Johnson DM, Meinzer FC, Lachenbruch B. An annual pattern of native embolism in upper branches of four tall conifer species [J]. *Am J Bot*, 2011, 98(6): 1007–1015.
- [38] Brodersen CR, McElrone AJ. Maintenance of xylem network transport capacity: a review of embolism repair in vascular plants[J]. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 1–11.

(责任编辑: 周媛)

《植物科学学报》编辑部迁址启事

目前,《植物科学学报》编辑部已搬迁到新址工作,新地址为:武汉市东湖高新区九峰一路201号(九峰一路与光谷七路路口以北)中国科学院武汉植物园新园区,邮编:430074,新电话为:027-87700820,027-87700895。原电话027-87510755、027-87510579将延用到2017年12月底止。

请广大读者、作者、购书用户等注意按新地址及新电话联系我们。邮箱不变,仍为editor@wbgcas.cn。敬请大家相互转告。

《植物科学学报》编辑部

2017. 10. 18