

网络出版时间:2023-06-30 15:55

DOI:10.13207/j.cnki.jnwfufu.2024.01.007

网络出版地址:https://kns.cnki.net/kcms2/detail/61.1390.S.20230629.1615.003.html

# 云南松幼苗非结构性碳水化合物对干旱胁迫的 响应及其激素调控

刘元玺,王丽娜,吴俊文,李世民,赵志娟,孙建丽,肖建冬,谭天

(西南林业大学 林学院,云南 昆明 650224)

**【摘要】**【目的】探究云南松幼苗非结构性碳水化合物和内源激素对干旱胁迫的响应规律及其调控机制。【方法】以 2 年生云南松幼苗为试验材料,采用盆栽称重控水法,将土壤相对含水量分别控制在田间最大持水量的 75%~85%(CK)、60%~70%(轻度干旱)、45%~55%(中度干旱)和 30%~40%(重度干旱),研究不同干旱胁迫处理下云南松幼苗针叶非结构性碳水化合物(可溶性糖和淀粉)含量、内源激素(脱落酸 ABA、生长素 IAA、赤霉素 GA 和玉米素核苷 ZR)含量的变化情况以及二者的相关关系。【结果】① 随干旱程度的加重,云南松幼苗针叶可溶性糖含量逐渐增加,淀粉含量先升高后降低,可溶性糖/淀粉比值先降低后升高,淀粉分配比例先增后减,可溶性糖分配比例先减后增。② 各干旱胁迫处理云南松幼苗针叶 ABA 含量较 CK 显著升高,而 ZR、GA 及 IAA 含量随干旱胁迫加重均呈下降趋势,IAA/ABA、GA/ABA 和 ZR/ABA 比值较 CK 显著下降。③ 云南松幼苗针叶可溶性糖含量与 ABA 含量呈正相关关系,与 IAA、GA、ZR 含量均呈负相关关系,其中与 IAA 含量呈显著相关( $R^2=0.4230, P<0.05$ );针叶淀粉含量与 ABA、IAA、GA、ZR 含量均呈正相关关系,其中与 GA 含量呈显著相关( $R^2=0.3924, P<0.05$ );针叶可溶性糖和淀粉含量与 IAA/ABA、GA/ABA、ZR/ABA 比值均呈负相关关系,其中可溶性糖含量与 IAA/ABA 比值显著相关( $R^2=0.3943, P<0.05$ )。【结论】云南松幼苗可通过调整体内可溶性糖和淀粉的相互转化与分配,同时通过积累抑制生长的 ABA 和降低促进生长的 GA、IAA、ZR,进而调整针叶 IAA/ABA、GA/ABA 和 ZR/ABA 比值来适应干旱环境。

**【关键词】** 云南松;干旱胁迫;非结构性碳水化合物;内源激素

**【中图分类号】** S791.257

**【文献标志码】** A

**【文章编号】** 1671-9387(2024)01-0060-11

## Response of non-structural carbohydrates of *Pinus yunnanensis* seedlings to drought stress and the hormonal regulation mechanism

LIU Yuanxi, WANG Lina, WU Junwen, LI Shimin, ZHAO Zhijuan,

SUN Jianli, XIAO Jiandong, TAN Tian

(College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming, Yunnan 650224, China)

**Abstract:** 【Objective】 This study explored the regulation mechanism of non-structural carbohydrates and endogenous hormones in *Pinus yunnanensis* seedling under drought stress. 【Method】 Two-year-old *P. yunnanensis* seedlings were selected for treatments with relative soil water content controlled at 75%—85% (CK), 60%—70% (light drought), 45%—55% (moderate drought) and 30%—40% (severe drought) of the maximum water holding capacity in field by weighing. Contents of non-structural carbohydrates of soluble sugar and starch and endogenous hormones of abscisic acid (ABA), auxin (IAA), gibber-

**【收稿日期】** 2022-10-10

**【基金项目】** 国家自然科学基金项目(31960306)

**【作者简介】** 刘元玺(1997—),男,云南昆明人,硕士,主要从事森林培育研究。E-mail:lyx1997@swfu.edu.cn

**【通信作者】** 吴俊文(1990—),男,云南嵩明人,副教授,硕士生导师,主要从事植物生理生态研究。E-mail:wujunwen@swfu.edu.cn

ellin (GA) and zeatin nucleoside (ZR) in seedling needles under different drought treatments were investigated, and their correlations were analyzed. 【Result】 ① With increasing drought, soluble sugar content in needles of *P. yunnanensis* seedlings gradually increased, starch content and starch allocation ratio first increased and then decreased, while soluble sugar/starch ratio and soluble sugar allocation ratio first decreased and then increased. ② ABA content of needles of *P. yunnanensis* seedlings increased significantly in all treatments compared with CK, ZR, GA and IAA contents showed a decreasing trend with the increasing drought stress, while IAA/ABA, GA/ABA and ZR/ABA ratios decreased significantly. ③ Soluble sugar content was positively correlated with ABA content and negatively correlated with IAA, GA and ZR contents, of which the negative correlation with IAA was significant ( $R^2=0.423\ 0, P<0.05$ ). Starch content was positively correlated with ABA, IAA, GA and ZR contents, of which the correlation with GA was significant ( $R^2=0.392\ 4, P<0.05$ ). Leaf soluble sugar and starch contents were negatively correlated with IAA/ABA, GA/ABA and ZR/ABA ratios, and the correlation of soluble sugar with IAA/ABA ratio was significant ( $R^2=0.394\ 3, P<0.05$ ). 【Conclusion】 *P. yunnanensis* seedlings adapted to drought environment by adjusting conversion and distribution of soluble sugar and starch and IAA/ABA, GA/ABA and ZR/ABA ratios by accumulating growth-inhibiting ABA and reducing growth-promoting GA, IAA and ZR.

**Key words:** *Pinus yunnanensis*; drought stress; non-structural carbohydrates; endogenous hormone

干旱是制约植物生长的重要因素,会阻碍植物的光合作用、呼吸作用和气孔运动,从而影响植物的生理代谢活动和生长发育,导致植物生长不良甚至死亡<sup>[1]</sup>。伴随全球气候变暖,干旱发生的频率、强度和持续时间正逐年增加,植物存活与生长将越来越受到干旱的制约<sup>[2]</sup>。冬春干旱是云南的主要自然灾害之一<sup>[3]</sup>,而滇中是云南冬春干旱的主要发生区域,未来随干旱频率和强度的增加,植物生长、幼苗生存和森林更新将受到严重影响。

植物对于旱胁迫的响应主要通过叶片、根系等的形态指标以及生理指标来进行研究,然而,形态指标具有“反应滞后性”的特点,因此通过生理指标来检测干旱胁迫对植物生长的影响是一种较为可靠的方法。植物 90% 的生物产量来源于光合作用,植物叶片最易受到干旱的影响。一方面,叶中糖类物质是植物主要的能量来源,非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)作为参与林木生命过程的重要物质,很大程度上决定了植物对环境的适应性<sup>[4]</sup>。碳饥饿理论被认为是解释干旱胁迫导致树木生长不良甚至死亡的重要假设<sup>[5]</sup>。根据这一理论,当林木遭受干旱胁迫时,会通过关闭气孔来减少水分损失,但是气孔关闭会降低其光合速率,当光合速率降低至新合成的碳水化合物不足以满足林木生长和新陈代谢的需要时,就会消耗林木本身储存的 NSC,最终长时间的干旱胁迫将导致林木因代谢所需碳水化合物缺乏而死亡<sup>[5-6]</sup>。另一方面,植物激素是植物生长和发育过程的关键调节因子,也是植物

在整个生命周期中应对生物和非生物胁迫的关键介质<sup>[7]</sup>,是对干旱胁迫最为敏感的生理活性物质。不同的内源激素通过浓度变化来控制植物生理反应,对植物的生长发育发挥多重调节作用<sup>[8]</sup>。激素调控假说认为,森林更新能力受树木体内激素水平的调控,生长素(IAA)和细胞分裂素在树木根萌芽中起着重要作用<sup>[9]</sup>。事实上,除了生长素和细胞分裂素外,其他激素也起着不可忽视的作用。前人研究表明,干旱胁迫会导致植物叶片脱落酸(ABA)含量增加,而促进生长的内源激素赤霉素(GA)、玉米素核苷(ZR)、生长素(IAA)含量降低<sup>[10-11]</sup>,特别是内源激素 IAA 和 ABA 不仅在植物的生长发育中具有调节作用,而且在逆境下同样发挥作用,通过复杂的机制来响应逆境。

云南松(*Pinus yunnanensis*)是我国西南地区的特有树种之一,是云贵高原荒山造林的先锋树种,也是云南省森林的主要建群种,在云南林业经济和环境可持续发展中具有其他树种不可替代的作用。为了探究云南松对于旱胁迫的适应机制,从 20 世纪 80 年代开始,一些学者从形态和生长变化、水分生理和代谢生理调节<sup>[12]</sup>、渗透调节<sup>[13]</sup>、活性氧清除机制<sup>[14]</sup>等诸方面对云南松进行了系统研究,但 NSC 含量与分配是树木适应性的重要体现,激素则是植物生长和发育过程的关键调节因子,然而关于干旱胁迫下云南松幼苗 NSC 和内源激素变化规律及其相关性的研究尚未见报道。为此,本研究以盆栽 2 年生云南松幼苗为供试材料,采用室内模拟干旱胁迫

迫试验,通过测定云南松幼苗针叶 NSC 含量和 4 种内源生长激素(脱落酸、赤霉素、生长素和玉米素核苷)含量随干旱胁迫程度的变化,以期探究云南松幼苗对干旱胁迫的调节机制。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料与试验地

该研究在云南昆明西南林业大学树木园(102°46′ E,25°03′ N)温室中进行。温室地处亚热带高原季风气候区,海拔 1 964 m,霜期短,气候温和,年平均气温 16.5 °C,年平均降水量 1 035 mm,年平均相对湿度 67%,光照充足。试验过程中,温室的日平均温度为 18.5 ~ 31.0 °C,平均相对湿度为 22.3%~48.0%。2020 年 8 月 15 日挑选由宜良花园林场培育的长势基本一致的 2 年生云南松幼苗(种源来自大理弥渡云南松种子园云南松良种),移栽至口径 26.5 cm、底径 21 cm、高 21 cm 的塑料花盆中。土壤为当地田间红壤土(过筛以去除残留的根系和砾石)和腐殖质的混合物,二者质量比为 3:2。每盆定植健壮幼苗 1 株,均装入等量过筛的混合土 6 kg,底部放置托盘。用环刀法测得其田间持水量(field capacity,FC)为 25.94%,体积质量为 1.14 g/cm<sup>3</sup>,土壤全碳、全氮、全磷含量分别为 3.26,5.98 和 0.62 g/kg,pH 6.65。干旱胁迫处理前,定期灌溉所有幼苗,保持其土壤水分含量为田间持水量。

### 1.2 试验设计

采用盆栽方法模拟自然干旱条件,设置 4 个水分梯度处理,干旱梯度的划分参考高成杰等<sup>[15]</sup>和吴俊文等<sup>[16]</sup>的方法,即适宜水分(CK)、轻度干旱胁迫(light drought,LD)、中度干旱胁迫(medium drought,MD)和重度干旱胁迫(severe drought,SD),各处理土壤含水量分别为田间最大持水量的 75%~85%,60%~70%,45%~55%和 30%~40%,即实际含水量(质量分数)分别保持在 19.45%~22.05%,15.56%~18.16%,11.67%~17.27%和 7.78%~10.38%。试验采用随机区块设计,共 3 个区块,处理开始前,将 120 株云南松幼苗随机分配到 3 个重复区块,每个区块均包含适宜水分(CK)、轻度干旱(LD)、中度干旱(MD)和重度干旱(SD)处理,每个处理 10 株苗。停止供水使各处理土壤含水量自然下降到预设范围,于 2021 年 3 月 14 日—5 月 12 日进行干旱胁迫处理,共持续 60 d,期间采用 Procheck 手持多功能水分测定仪(Dec-

agon 公司,美国)测定土壤实际含水量,每天 17:00 监测 1 次,对所有盆栽称质量,根据失水质量进行补水。试验期间云南松幼苗没有发生冷适应或休眠,所有苗木统一管理。

### 1.3 测定指标及方法

1.3.1 针叶采集 于干旱胁迫 60 d 时,每个处理每个重复取样 2 株。用剪刀采集幼苗针叶,带回实验室用清水冲洗后用吸水纸擦净表面水分,放入相对应的已编号标记的保鲜袋中。

1.3.2 非结构性碳水化合物含量的测定 本研究中,非结构性碳水化合物(NSC)指的是可溶性糖(soluble sugar,SS)和淀粉(starch,ST)的总和。将采集的云南松幼苗针叶放入烘箱在 120 °C 下杀青 30 min 后,再于 80 °C 烘干至恒质量,将烘干后的样品磨碎过筛后保存。可溶性糖和淀粉含量采用苯酚比色法<sup>[17]</sup>测定。根据云南松幼苗针叶可溶性糖和淀粉含量及生物量,推算其 NSC 投资(储量)及分配格局(储量百分比)。

1.3.3 内源激素含量的测定 云南松幼苗针叶内源激素 ABA、IAA、GA、ZR 采用超高效液相色谱-串联质谱法(UHPLC-MS/MS)<sup>[18]</sup>测定,均以鲜质量计。

### 1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 2016 整理数据,采用 SPSS 26.0 统计分析软件对试验数据进行单因素方差分析(One-way ANOVA)及差异显著性分析,用 GraphPad Prism 8.0 绘图。在保证数据满足正态性检验和方差齐性检验要求的前提下,去除部分异常值。为保证数据的准确性和精确性,可溶性糖和淀粉含量每个处理统一采用 4 个有效数据即 4 个重复展开分析,激素含量每个处理统一采用 3 个有效数据,即 3 个重复展开分析,数据均用“平均值±标准差”表示。

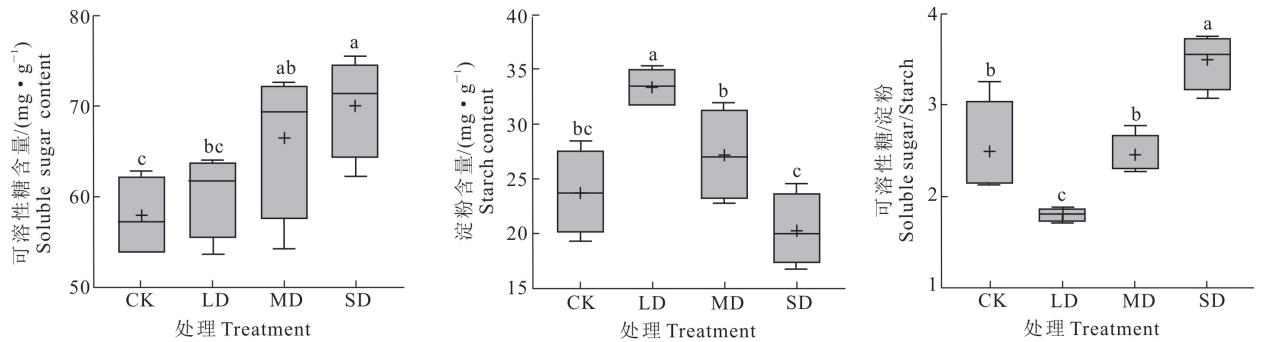
## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫对云南松幼苗可溶性糖和淀粉含量的影响

干旱胁迫对云南松幼苗可溶性糖和淀粉含量及可溶性糖/淀粉的影响如图 1 所示。由图 1 可知,随着干旱程度的加重,云南松幼苗针叶可溶性糖含量逐渐增大,淀粉含量先增加后降低,可溶性糖/淀粉比值先降后增。由图 1 还可知,针叶可溶性糖含量在 LD 处理下与 CK 差异不显著( $P>0.05$ ),而在 MD 和 SD 处理下与 CK 差异显著( $P<0.05$ ),MD

和 SD 处理下针叶可溶性糖含量分别较 CK 增加了 14.92% 和 21.37%。由图 1 还可知,云南松针叶淀粉含量在 LD 处理下较 CK 显著增加了 40.33% ( $P < 0.05$ ),在 MD 处理下略高于 CK,SD 处理下低于 CK,但二者均与 CK 差异不显著。针叶可溶性

糖/淀粉比值在 LD 处理下较 CK 显著降低了 25.65% ( $P < 0.05$ ),在 SD 处理下则较 CK 显著升高了 44.04% ( $P < 0.05$ ),在 MD 处理下略低于 CK,但与 CK 差异不显著。



CK. 对照;LD. 轻度干旱;MD. 中度干旱;SD. 重度干旱。

图柱上下沿分别表示数据中的最大值和最小值,图柱中横线表示数据的中位数,+表示平均值;

图柱上标不同小写字母表示处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同

CK. Control group;LD. Light drought;MD. Moderate drought;SD. Severe drought. The upper and lower edges of columns indicate the maximum and minimum values, respectively. The horizontal line in columns indicates the median and + indicates the average value.

Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ( $P < 0.05$ ). The same below

图 1 干旱胁迫对云南松幼苗针叶非结构性碳水化合物含量的影响

Fig. 1 Effect of drought stress on non-structural carbohydrates in needles of *Pinus yunnanensis* seedling

干旱胁迫对云南松幼苗非结构性碳水化合物分配比例的影响如图 2 所示。

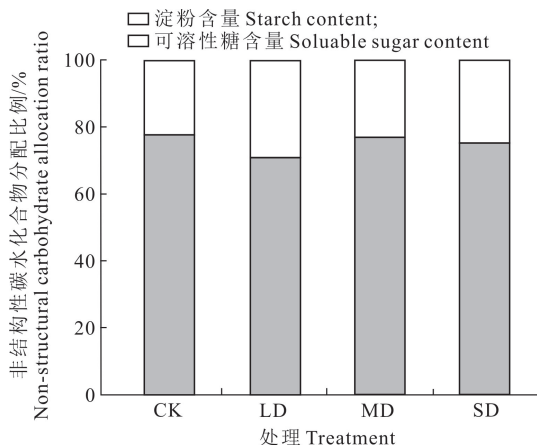


图 2 干旱胁迫对云南松幼苗非结构性碳水化合物分配比例的影响

Fig. 2 Effect of drought stress on ratios of non-structural carbohydrates in *Pinus yunnanensis* seedling

由图 2 可以看出,随干旱胁迫的加重,云南松幼苗针叶淀粉储量分配比例变化趋势为先增后减,可溶性糖储量分配比例变化趋势则为先减后增。其中 LD、MD 和 SD 处理组淀粉储量分配比例均高于 CK,表现为 LD>SD>MD>CK;而可溶性糖储量分配比例则与之相反。

## 2.2 干旱胁迫对云南松幼苗内源激素含量的影响

干旱胁迫对云南松幼苗内源激素含量的影响如图 3 所示。由图 3 可知,随干旱胁迫加重,云南松幼苗针叶 ABA、GA 和 IAA 含量均表现为先增后降,而 ZR 含量则表现为逐渐降低。由图 3 还可知,云南松幼苗针叶 ABA 含量在 LD、MD 和 SD 处理下均显著高于 CK ( $P < 0.05$ ),较 CK 分别增加了 197.42%、325.51% 和 196.98%。GA 含量在 LD 处理下显著高于 MD 和 SD 处理 ( $P < 0.05$ ),各干旱处理组的 GA 含量与 CK 均无显著差异;IAA 含量只在 SD 处理下较 CK 显著降低了 40.33% ( $P < 0.05$ );ZR 含量在 MD 和 SD 处理下显著低于 CK ( $P < 0.05$ ),分别较 CK 降低了 38.43% 和 62.10%。

## 2.3 干旱胁迫对云南松幼苗内源激素比值的影响

干旱胁迫对云南松幼苗内源激素比值的影响如图 4 所示。由图 4 可以看出,与 CK 处理相比,在各干旱胁迫处理下云南松幼苗针叶 GA/ABA、IAA/ABA 和 ZR/ABA 比值均显著降低 ( $P < 0.05$ ),且随干旱胁迫的加重,其比值依然出现不同程度的降低(SD 处理的 GA/ABA 除外),但 LD、MD 和 SD 处理间 GA/ABA、ZAA/ABA 和 ZR/ABA 比值均无显著差异。

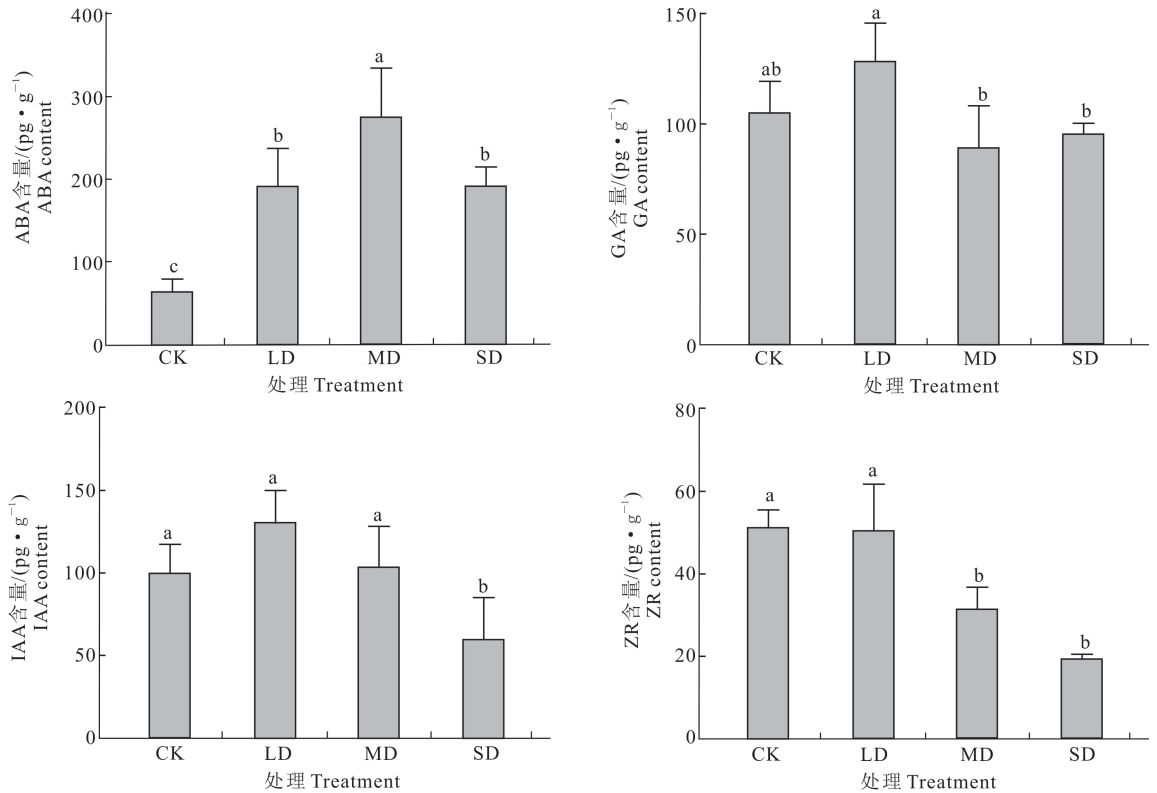


图 3 干旱胁迫对云南松幼苗内源激素含量的影响

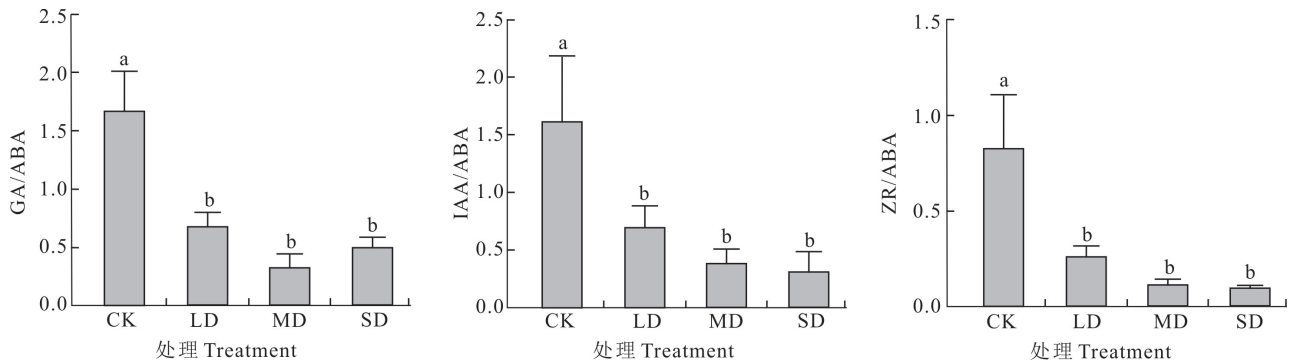
Fig. 3 Effect of drought stress on endogenous hormone contents of *Pinus yunnanensis* seedlings

图 4 干旱胁迫对云南松幼苗内源激素比值的影响

Fig. 4 Effect of drought stress on endogenous hormone ratios of *Pinus yunnanensis* seedlings

## 2.4 云南松幼苗针叶 NSC 与内源激素的关系

2.4.1 NSC 与内源激素含量的关系 干旱胁迫下云南松幼苗 NSC 与内源激素含量的关系如图 5 所示。由图 5 可知,云南松幼苗针叶可溶性糖含量与 IAA 含量呈显著负相关关系 ( $R^2 = 0.4230, P < 0.05$ ),但与 ABA ( $R^2 = 0.2075, P > 0.05$ )、GA ( $R^2 = 0.0126, P > 0.05$ )和 ZR ( $R^2 = 0.2271, P > 0.05$ )含量的相关性不显著;淀粉含量与 GA 含量呈显著正相关关系 ( $R^2 = 0.3924, P < 0.05$ ),但与 ABA ( $R^2 = 0.0576, P > 0.05$ )、IAA ( $R^2 = 0.2370, P > 0.05$ )和 ZR ( $R^2 = 0.2271, P > 0.05$ )含量的相

关性不显著。针叶淀粉含量与 ABA、GA、IAA 和 ZR 含量均呈正相关关系,而针叶可溶性糖含量仅与 ABA 含量呈正相关关系,与 GA、IAA 和 ZR 含量均呈负相关关系。

2.4.2 NSC 与内源激素比值的关系 从图 6 可以看出,云南松幼苗针叶 NSC 含量与内源激素比值均呈负相关关系,其中只有针叶可溶性糖含量与 IAA/ABA 比值呈显著负相关关系 ( $R^2 = 0.3943, P < 0.05$ ),其余 NSC 含量与针叶内源激素比值均无显著相关性。

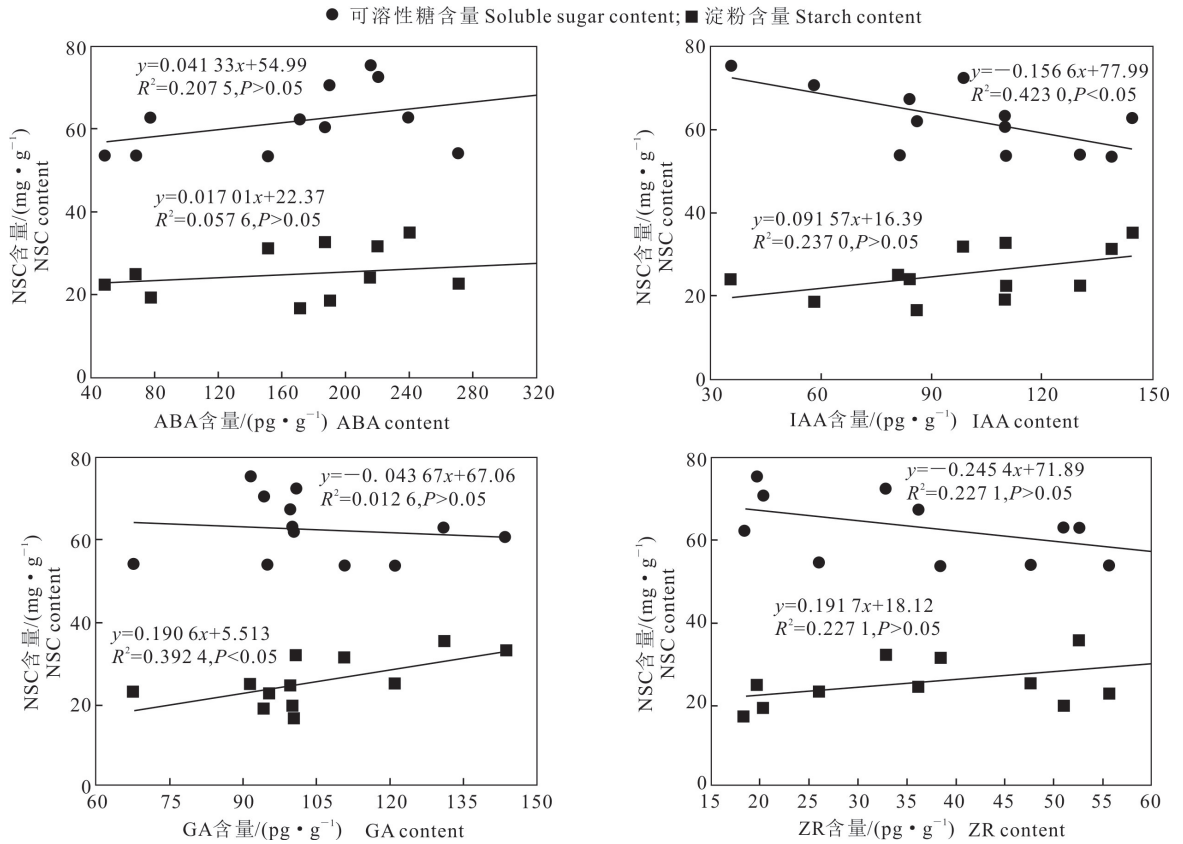


图 5 干旱胁迫下云南松幼苗 NSC 与内源激素含量的关系

Fig. 5 Relationship between NSC and endogenous hormone contents of *Pinus yunnanensis* seedlings under drought stress

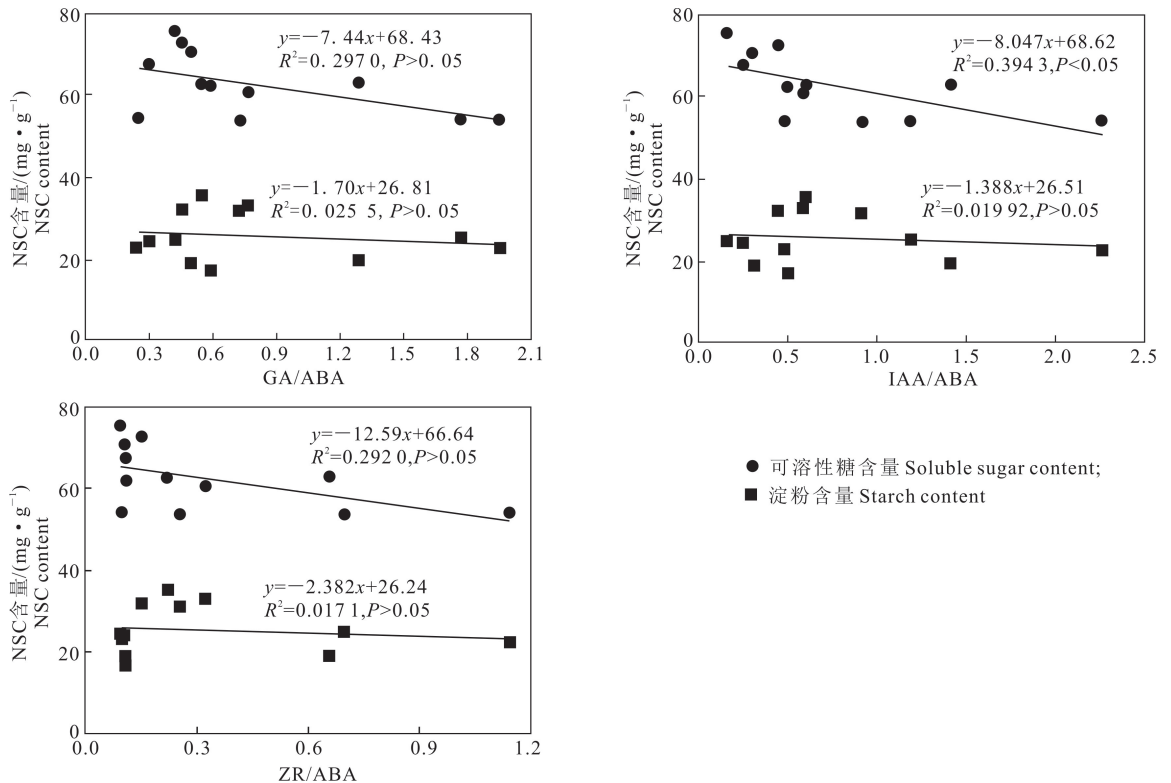


图 6 干旱胁迫下云南松幼苗 NSC 与内源激素比值的关系

Fig. 6 Relationship between NSC and endogenous hormone content ratios of *Pinus yunnanensis* seedlings under drought stress

### 3 讨 论

#### 3.1 干旱胁迫对云南松幼苗可溶性糖和淀粉含量的影响

干旱胁迫会导致植物碳吸收受限,而储存碳在提高植物抵抗环境胁迫的能力中发挥着重要作用<sup>[5,19]</sup>。干旱胁迫下,植物会通过落叶或者关闭气孔使光合作用受阻,从而增加植物对于储存碳的利用。而植物体内的储存碳主要由可溶性糖和淀粉构成,其储量变化表征植物体内生化反应的剧烈程度,进而反映植物生长状况及对外界环境的反馈。外界环境诸如阳光、水分、温度的改变都会影响植物体内可溶性糖和淀粉含量。本研究中,随着干旱程度的增加,云南松幼苗针叶中可溶性糖含量逐渐增大,淀粉含量先增加后降低,可溶性糖/淀粉比值先降后增。这表明可溶性糖直接参与植物的生理活动,其渗透调节功能是植物应对干旱胁迫的重要方式<sup>[20]</sup>。而叶是树木的碳源器官<sup>[21]</sup>,树木代谢活动的中间产物暂时储存在叶子里,干旱情况下需要大量的可溶性糖来帮助其维持正常的细胞张力<sup>[22]</sup>,所以随干旱胁迫增加,云南松幼苗通过增加针叶中可溶性糖含量来适应干旱环境。而淀粉作为植物体内重要的能量储存物质,其含量高低表征植物耐受力的强弱。本研究中,在轻度干旱胁迫下,云南松幼苗通过存储更多的淀粉来应对干旱环境,以保持其新陈代谢的稳定;但随干旱程度的加重,树木会加快分解淀粉<sup>[23]</sup>,导致淀粉含量先增后降;而在重度干旱胁迫时,针叶会增加其碳储备,以防止碳饥饿,从而使得叶中可溶性糖/淀粉比值最终上升。若外界逆境超过一定程度,储存碳无法维持植物的基本功能时,植物就会因为体内碳失衡而发生碳饥饿,进而导致植株死亡<sup>[24]</sup>。本研究结果与油松(*Pinus tabulaeformis*)<sup>[25]</sup>、小叶锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)<sup>[26]</sup>幼苗对于干旱胁迫的响应结果相似。

#### 3.2 干旱胁迫对云南松幼苗内源激素含量及比值的影响

在逆境下,植物会合成大量 ABA,以促进气孔关闭,抑制气孔打开,减小蒸腾作用,促进水分吸收,并减少水分运输的途径,从而增强植物抵御逆境的能力<sup>[27]</sup>。大量研究表明,ABA 含量提高会抑制植物的生长,但当植物处于某种逆境时,提高 ABA 含量通常是植物应对逆境的有效适应性策略<sup>[28-29]</sup>,因此 ABA 被认为是一种重要的植物逆境激素。本研究中,云南松幼苗针叶 ABA 含量随着干旱程度的

增加先升后降,且在轻、中、重度干旱处理下均显著高于对照,说明干旱胁迫下云南松幼苗生长受到威胁,造成针叶 ABA 含量增加,以提高自身抵抗干旱胁迫的能力,这与丁少净等<sup>[10]</sup>对于干旱胁迫下油茶(*C. oleifera* Abel)叶片 ABA 含量变化的研究结果一致。说明在一定干旱程度(轻度和中度)下,干旱环境刺激云南松幼苗启动防御机制应对干旱胁迫;但随着干旱程度的加深,细胞功能受损,ABA 合成速率开始下降,最终导致云南松幼苗针叶内 ABA 含量降低。

GA 是一种非常重要的自然调节激素,也是生长促进剂的一种<sup>[30]</sup>,在促进细胞伸长和分裂、调控气孔闭合、减少水分蒸腾和促进植物生长发育等方面发挥着重要作用<sup>[31]</sup>,因此,GA 含量对于监测植物抗逆性具有重要意义。本研究结果表明,云南松幼苗针叶中 GA 含量随着干旱程度的增加先升后降,轻度干旱胁迫下 GA 含量显著高于中、重度干旱胁迫,但各干旱胁迫处理 GA 含量均与对照无显著差异。张世英等<sup>[11]</sup>对中华金叶榆(*Ulmus pumila*)的研究发现,GA 含量随干旱程度的加深而减少;而满达等<sup>[32]</sup>对差巴嘎蒿(*Artemisia halodendron*)苗、刘长海等<sup>[33]</sup>对两种苹果(*Malus prunifolia* 和 *Malus hupehensis* Rehd)砧木的研究则表明,二者 GA 含量随干旱加剧呈增加趋势。上述研究结果与本研究结果均有所不同,推测可能是因为轻度干旱对云南松幼苗的影响较小,云南松幼苗通过增加 GA 含量,并将其运输到资源器官以获取更多资源;而在中度和重度干旱下,云南松幼苗体内 GA 在响应干旱环境应答的同时,需要降低自身的代谢消耗,所以植物体会降低 GA 的合成从而保证可以抵御干旱胁迫。

IAA 的分布与含量在植物细胞极性发育和细胞伸长等方面发挥着重要作用<sup>[34]</sup>,IAA 含量高低也与逆境胁迫密切相关。一般来说,逆境胁迫诱导植物 IAA 氨基酸化合酶上调表达导致 IAA 失活<sup>[35]</sup>,目前关于干旱胁迫对植物内源细胞 IAA 含量的影响较复杂,不同植物处于干旱环境下其体内 IAA 含量呈现不同的变化规律<sup>[36]</sup>。韩瑞宏等<sup>[37]</sup>研究表明,紫花苜蓿(*Medicago sativa*)叶片中 IAA 含量随着干旱胁迫增强而增加。本研究结果显示,云南松幼苗 IAA 含量随干旱加剧先升后降,只在重度干旱胁迫下较对照显著降低,说明轻度和中度干旱胁迫对云南松幼苗针叶 IAA 含量的影响较小,这与丁少净等<sup>[10]</sup>对油茶(*Camellia oleifera* Abel)、张志芬等<sup>[38]</sup>对燕麦(*Avena sativa* L.)、全文选等<sup>[39]</sup>对马尾松

(*Pinus massoniana*) 的研究结果相似。

ZR 是植物中普遍存在的天然细胞分裂素,主要促进细胞分裂、扩大,也有促进营养物质移动的作用。在干旱情况下,ZR 会加剧植物体内的水分流失,使气孔在失水时不能迅速关闭<sup>[40]</sup>。本研究中 ZR 含量随干旱加剧逐渐降低,在中度和重度干旱胁迫下其含量显著低于对照,这与丁少净等<sup>[10]</sup>对油茶(*Camellia oleifera* Abel)的研究结果一致。而王得运等<sup>[41]</sup>对梔子(*Gardenia jasminoides* Ellis)、苏亚拉其格等<sup>[42]</sup>对马铃薯(*Solanum tuberosum* L.) 苗的研究发现,随干旱程度加深,ZR 含量呈高-低-高的变化趋势,这与本研究结果存在差异,可能是不同种类植物对于旱胁迫的反应不同所致。

干旱胁迫下,植物一方面通过调节体内激素含量而调控自身发育,另一方面通过改变激素间的比值而影响自身生长。本研究发现,干旱胁迫下云南松幼苗 GA/ABA、IAA/ABA 和 ZR/ABA 值较 CK 均有不同程度下降,且下降幅度较大,说明云南松幼苗主要通过抑制自身生长发育状态以抵御干旱,这与李书平等<sup>[31]</sup>对福建山樱花(*Prunus campanulata* Maxim)和日本樱花(*Prunus yedoensis* Matsum) 幼苗、张世英等<sup>[11]</sup>对中华金叶榆(*Ulmus pumila*) 盆栽苗的研究结果一致,表明云南松幼苗通过调整自身内源激素间的比例来适应干旱胁迫,以降低干旱胁迫造成的伤害。

综上所述,云南松幼苗通过增加对生长具有抑制作用的 ABA 含量,降低具有促进作用的内源激素 ZR、GA 及 IAA 含量,从而使 IAA/ABA、GA/ABA 和 ZR/ABA 值较 CK 大幅度下降,这是其对于旱胁迫的生理响应,表现为植株生长受抑,以减缓干旱胁迫对云南松幼苗的破坏。ABA 作为一种胁迫信号,在干旱胁迫下会出现上升的趋势,但在重度干旱下其含量下降,说明此时幼苗体内的调控机制可能受损,推测若继续加大干旱强度或延长干旱时间,云南松幼苗体内的 ABA 含量将会进一步减少,同时促进植物生长的 ZR、GA 及 IAA 3 种激素含量也会降低,植株将会耐受不了干旱,先停止生长,最后死亡。

### 3.3 干旱胁迫下云南松幼苗 NSC 与内源激素含量及其比值的关 系

植物体内的 NSC 不仅是重要的能源物质和结构物质,其中糖类还可以与蛋白质等结合成复杂的化合物,并参与细胞识别和细胞间物质运输(如糖蛋白)等生命活动,而且还具有调节相关基因表达和酶

活性的功能<sup>[43]</sup>,同时也能调节植物生长发育和应对不良环境<sup>[44]</sup>。此外,糖在调节植物基因表达和生长发育方面起着与激素类似的作用,前人通过对拟南芥幼苗的研究发现,植物体内糖含量高低与激素之间有一定相关性<sup>[45]</sup>。本研究中,云南松幼苗针叶可溶性糖含量与 IAA 含量、淀粉含量与 GA 含量均呈显著相关性。淀粉是严格意义上的储存化合物,也是可溶性糖的来源,具有满足植物即时需求和未来需求的功能,这对于树木通过 NSC 能量平衡来应对外部环境压力起着至关重要的作用<sup>[46]</sup>。说明在干旱胁迫下,云南松幼苗体内淀粉与可溶性糖之间的转化与 IAA、GA 含量变化存在很重要的联系。刘少春<sup>[47]</sup>对甘蔗、赵智中等<sup>[48]</sup>对柑橘、杨生瑞等<sup>[49]</sup>对苹果树幼树的研究均认为,植物体内的糖和内源激素普遍存在相关性。

随干旱胁迫程度的加深,云南松幼苗针叶内可溶性糖和淀粉含量变化与内源激素含量有一定关系,针叶可溶性糖和淀粉含量与 ABA 含量成正比,当针叶中 ABA 积累时,其 NSC 储量上升以应对干旱胁迫,这样可提高云南松幼苗的水势,并在长期干旱下保持一定的渗透压<sup>[50]</sup>。GA、IAA 和 ZR 含量与针叶可溶性糖含量成反比,与针叶淀粉含量成正比,这是因为当干旱加重时,植物体内淀粉也会随之水解,可溶性糖含量增多,此时 GA 降低可促进叶片气孔关闭、减少水分蒸腾;叶 IAA 氨基酸化合酶上调表达导致 IAA 失活,使植物细胞极性发育、细胞伸长受到限制,植物生长也随之受到抑制;而在干旱胁迫下植物的根最先感受到胁迫,并抑制根中 ZR 的合成及运输,导致叶中 ZR 降低,有利于植物根系生长来应对干旱环境<sup>[11,51]</sup>。

云南松幼苗针叶 NSC 含量与内源激素比值均呈现负相关关系,说明随着干旱程度的加深,云南松幼苗通过激素调节形成与干旱强度相适应的针叶 NSC 含量的变化。干旱程度变化诱导内源激素 IAA、ZR、GA、ABA 含量变化,从而导致 IAA/ABA、ZR/ABA 和 GA/ABA 比值随干旱程度的加深而降低;而针叶本就通过储存 NSC 来应对干旱胁迫,因此今后在研究云南松幼苗 NSC 含量及内源激素比值适应干旱胁迫的策略时,可以反向使用其 NSC 含量变化或内源激素比值变化,推测云南松幼苗在逆境环境中的生长情况,这有助于加深了解云南松幼苗在应对干旱环境时,针叶内源激素和 NSC 的调控机制。



## 4 结 论

1) 随干旱胁迫加重, 云南松幼苗针叶内可溶性糖含量逐渐增加, 淀粉含量先升高后降低, 可溶性糖/淀粉比值先降低后升高; 淀粉分配比例变化趋势为先增后减, 可溶性糖分配比例变化趋势为先减后增。

2) 随干旱胁迫加重, 云南松幼苗通过增加对生长具有抑制作用的 ABA 含量, 降低对生长具有促进作用的激素 ZR、GA 及 IAA 含量, 导致 IAA/ABA、GA/ABA 和 ZR/ABA 比值较 CK 大幅度下降。

3) 云南松幼苗针叶 NSC(可溶性糖和淀粉) 含量与 ABA 含量呈正相关关系, 可溶性糖含量与 IAA 含量呈显著负相关关系, 淀粉含量与 GA 含量呈显著正相关性; NSC(可溶性糖和淀粉) 含量与 IAA/ABA、GA/ABA 和 ZR/ABA 比值均呈现负相关关系, 其中针叶可溶性糖含量与 IAA/ABA 比值呈现显著负相关关系。

综上所述, 云南松幼苗通过调整针叶 NSC 中淀粉的储存和分解, 以及调控不同内源激素的平衡(主要是 ABA、IAA 和 GA) 来缓解干旱胁迫伤害, 但 NSC 中可溶性糖与淀粉调控云南松幼苗抗旱性的途径不同, 导致其相关性不一致。而针叶中 NSC 与内源激素的调控机制是否存在主次关系, 还有待进一步研究。

### [参考文献]

- [1] 王凯悦, 陈芳泉, 黄五星. 植物干旱胁迫响应机制研究进展 [J]. 中国农业科技导报, 2019, 21(2): 19-25.  
Wang K Y, Chen F Q, Huang W X. Research advance on drought stress response mechanism in plants [J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2019, 21(2): 19-25.
- [2] Choat B, Jansen S, Brodribb T J, et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought [J]. Nature, 2012, 491(7426): 752-755.
- [3] 杨蕊, 王龙, 高瑞, 等. 基于标准化降水指数的云南冬春干旱特征分析 [J]. 中国农村水利水电, 2017(4): 36-40.  
Yang R, Wang L, Gao R, et al. Analysis of characteristics of winter and spring drought in Yunnan Province based on standardized precipitation index [J]. China Rural Water and Hydropower, 2017(4): 36-40.
- [4] 施美芬, 曾波, 申建红, 等. 植物水淹适应与碳水化合物的相关性 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(7): 855-866.  
Shi M F, Zeng B, Shen J H, et al. A review of the correlation of flooding adaptability and carbohydrates in plants [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(7): 855-866.
- [5] McDowell N G, Sevanto S. The mechanisms of carbon starvation: how, when, or does it even occur at all? [J]. New Phytologist, 2010, 186(2): 264-266.
- [6] Pantin F, Fanciullino A L, Massonnet C, et al. Buffering growth variations against water deficits through timely carbon usage [J]. Frontiers in Plant Science, 2013(4): 483.
- [7] 李冀南, 李朴芳, 孔海燕, 等. 干旱胁迫下植物根源化学信号研究进展 [J]. 生态学报, 2011, 31(9): 2610-2620.  
Li J N, Li P F, Kong H Y, et al. Current progress in eco-physiology of root-sourced chemical signal in plant under drought stress [J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(9): 2610-2620.
- [8] 周宇飞, 王德权, 陆轶镗, 等. 干旱胁迫对持绿性高粱光合特性和内源激素 ABA、CTK 含量的影响 [J]. 中国农业科学, 2014, 47(4): 655-663.  
Zhou Y F, Wang D Q, Lu Z B, et al. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and endogenous hormone ABA and CTK contents in green-stayed sorghum [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(4): 655-663.
- [9] Wan X, Landhäusser S M, Loeffers V J, et al. Signals controlling root suckering and adventitious shoot formation in aspen (*Populus tremuloides*) [J]. Tree Physiology, 2006, 26: 681-687.
- [10] 丁少净, 钟秋平, 袁婷婷, 等. 干旱胁迫对油茶叶片内源激素及果实生长的影响 [J]. 林业科学研究, 2016, 29(6): 933-939.  
Ding S J, Zhong Q P, Yuan T T, et al. Effects of endogenous hormones on *Camellia oleifera* leaves and fruit growth under drought stress [J]. Forest Research, 2016, 29(6): 933-939.
- [11] 张世英, 刘易超, 李泳潭, 等. 干旱胁迫对中华金叶榆盆栽苗内源激素的影响 [J]. 西部林业科学, 2021, 50(06): 40-45.  
Zhang S Y, Liu Y C, Li Y T, et al. Effects of drought stress on endogenous hormones in potted seedlings of *Ulmus pumila* 'Jinye' [J]. Journal of West China Forestry Science, 2021, 50(6): 40-45.
- [12] 郭樑, 吴杨波, 李莲芳, 等. 水分对云南松苗木生理生化特性的影响 [J]. 西北林学院学报, 2016, 31(5): 78-84.  
Guo L, Wu Y B, Li L F, et al. Effects of watering control on physiological and biochemical traits of *Pinus yunnanensis* seedlings [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2016, 31(5): 78-84.
- [13] 孙琪, 蔡年辉, 陈诗, 等. 干旱胁迫对云南松苗木生理特征的影响 [J]. 西南林业大学学报, 2016, 36(3): 18-22.  
Sun Q, Cai N H, Chen S, et al. Drought stress on physiological characteristics of *Pinus yunnanensis* seedlings [J]. Journal of Southwest Forestry University, 2016, 36(3): 18-22.
- [14] 樊玉坤, 兰芹英, 侯林林, 等. 云南松种子萌发特性及幼苗抗旱性研究进展 [J]. 种子, 2018, 37(2): 47-51.  
Fan Y K, Lan Q Y, Hou L L, et al. Research progress of seed germination characteristics and seedling drought resistance of *Pinus yunnanensis* Franch [J]. Seed, 2018, 37(2): 47-51.
- [15] 高成杰, 崔凯, 张春华, 等. 干旱胁迫对不同种源云南松幼苗生物量与根系形态的影响 [J]. 西北林学院学报, 2020, 35(3): 9-16.

- Gao C J, Cui K, Zhang C H, et al. Effects of drought stress on biomass and root morphology of *Pinus yunnanensis* seedlings from different provenances [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2020, 35(3): 9-16.
- [16] 吴俊文, 刘 珊, 李吉跃, 等. 干旱胁迫下广东石漠化地区造林树种光合和耗水特性 [J]. 生态学报, 2016, 36(11): 3429-3440.
- Wu J W, Liu S, Li J Y, et al. Photosynthetic and water consumption of tree species utilized for afforestation of rocky desert in Guangdong Province [J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(11): 3429-3440.
- [17] 王学奎, 黄见良. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 3 版. 北京: 高等教育出版社, 2019.
- Wang X K, Huang J L. Principles and techniques of physical physiological and biochemical experiments [M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press, 2019.
- [18] 龚明霞, 王日升, 何龙飞, 等. 超高效液相色谱-三重四级杆串联质谱法同时测定植物组织中多种激素 [J]. 分析科学学报, 2016, 32(6): 789-794.
- Gong M X, Wang R S, He L F, et al. Simultaneous determination of multiple phytohormones in plant tissues by ultra-high performance liquid chromatography-triple quadrupole tandem mass spectrometry [J]. Journal of Analytical Science, 2016, 32(6): 789-794.
- [19] 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.
- [20] Blum A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production [J]. Plant Cell & Environment, 2017, 40(1): 4-10.
- [21] Chapin III F S, Schulze E, Mooney H A. The ecology and economics of storage in plants [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1990, 21(1): 423-447.
- [22] 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.
- [23] Liu H Y, Shangguang H L, Zhou M, et al. Differentiated responses of nonstructural carbohydrate allocation to climatic dryness and drought events in the Inner Asian arid timberline [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2019, 271: 355-361.
- [24] 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(4): 1142-1151.
- [25] 王宗琰, 王 凯, 姜 涛, 等. 油松幼苗非结构性碳水化合物对于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.
- [26] 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于干旱胁迫的响应 [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): 3168-3175.
- [27] Morillon R, Chrispeels M J. The role of ABA and the transpiration stream in the regulation of the osmotic water permeability of leaf cells [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2001, 98(24): 14138-14143.
- [28] Hong J H, Seah S W, Xu J. The root of ABA action in environmental stress response [J]. Plant Cell Reports, 2013, 32(7): 971-983.
- [29] 何 凤, 吕庚鑫, 孟益德, 等. 干旱胁迫及复水对杜仲苗激素含量的影响 [J]. 植物生理学报, 2021, 57(12): 2279-2290.
- He F, Lü G X, Meng Y D, et al. Effects of drought stress and rehydration on hormone contents of *Eucommia ulmoides* seedling [J]. Plant Physiology Journal, 2021, 57(12): 2279-2290.
- [30] 王树昌, 于晓玲, 阮孟斌, 等. 干旱胁迫对木薯 SC124 体内激素水平的影响 [J]. 热带农业工程, 2017, 41(S1): 32-36.
- Wang S C, Yu X L, Ruan M B, et al. Response of endogenous total hormone of cassava cultivar SC124 to drought stress [J]. Tropical Agricultural Engineering, 2017, 41(S1): 32-36.
- [31] 李书平, 魏建康, 张迎辉, 等. 干旱胁迫对福建山樱花和日本樱花幼苗内源激素的影响 [J]. 热带作物学报, 2014, 35(6): 1143-1147.
- Li S P, Wei J K, Zhang Y H, et al. The effects of drought stress on endogenous hormone in *Prunus campanulata* Maxim and *Prunus yedoensis* Matsum seedlings [J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2014, 35(6): 1143-1147.
- [32] 满 达, 宛 涛, 蔡 萍, 等. 干旱胁迫对差巴嘎蒿苗期内源激素含量的影响 [J]. 中国草地学报, 2017, 39(3): 44-48, 120.
- Man D, Wan T, Cai P, et al. Effects of drought stress on content of endogenous phytohormones of *Artemisia halodendron* at seedling stage [J]. Chinese Journal of Grassland, 2017, 39(3): 44-48, 120.
- [33] 刘长海, 周莎莎, 邹养军, 等. 干旱胁迫条件下不同抗旱性苹果砧木内源激素含量的变化 [J]. 干旱地区农业研究, 2012, 30(5): 94-98.
- Liu C H, Zhou S S, Zou Y J, et al. Changes of endogenous hormones contents of two different drought-tolerant *Malus rootstocks* in response to drought stress [J]. Agricultural Research in the Arid Area, 2012, 30(5): 94-98.
- [34] 刘振华, 于延冲, 向凤宁. 生长素响应因子与植物的生长发育 [J]. 遗传, 2011, 33(12): 1335-1346.
- Liu Z H, Yu Y C, Xiang F N. Auxin response factors and plant growth and development [J]. Hereditas, 2011, 33(12):

- 1335-1346.
- [35] Park J E, Park J Y, Kim Y S, et al. GH3-mediated auxin homeostasis links growth regulation with stress adaptation response in *Arabidopsis* [J]. Journal of Biological Chemistry, 2007, 282(13): 10036-10046.
- [36] Katsvairo T, Cox W J, Es H V. Tillage and rotation effects on soil physical characteristics [J]. Agronomy Journal, 2002, 94(2): 299-304.
- [37] 韩瑞宏, 张亚光, 田 华, 等. 干旱胁迫下紫花苜蓿叶片几种内源激素的变化 [J]. 华北农学报, 2008, 23(3): 81-84.  
Han R H, Zhang Y G, Tian H, et al. Study on changes of endogenous hormones in the leaves of alfalfa under drought stress [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2008, 23(3): 81-84.
- [38] 张志芬, 付晓峰, 赵宝平, 等. 腐植酸对重度干旱胁迫下燕麦叶片可溶性糖组分和内源激素的影响 [J]. 中国农业大学学报, 2018, 23(9): 11-20.  
Zhang Z F, Fu X F, Zhao B P, et al. Effects of humic acid on soluble sugar and endogenous hormones in oat leaves under severe drought stress [J]. Journal of China Agricultural University, 2018, 23(9): 11-20.
- [39] 全文选, 丁贵杰. 干旱胁迫下马尾松幼苗针叶挥发性物质与内源激素的变化 [J]. 林业科学, 2017, 53(4): 49-55.  
Quan W X, Ding G J. Dynamic of volatiles and endogenous hormones in *Pinus massoniana* needles under drought stress [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2017, 53(4): 49-55.
- [40] 李建贵, 黄俊华, 王 强, 等. 梭梭叶内激素与渗透调节物质对高温胁迫的响应 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2005, 29(6): 45-48.  
Li J G, Huang J H, Wang Q, et al. The response of content of endogenous hormones and osmotic regulators in *Haloxylon ammodendron* leaves to high temperature stress [J]. Journal of Nanjing Forestry University(Nat Sci Ed), 2005, 29(6): 45-48.
- [41] 王得运, 刘培培, 陈云婷, 等. 干旱胁迫对梔子内源激素含量的影响 [J]. 中国农业科技导报, 2021, 23(4): 58-63.  
Wang D Y, Liu P P, Chen Y T, et al. Effect of drought stress on endogenous hormone content of *Gardenia jasminoides* Ellis [J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2021, 23(4): 58-63.
- [42] 苏亚拉其其格, 樊明寿, 贾沙沙, 等. 干旱胁迫对马铃薯移栽组培苗内源激素含量的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2019, 37(1): 227-232.  
Suyala Q Q G, Fan M S, Jia S S, et al. Effects of drought stress on endogenous hormone content in transplanted tissue culture potato seedlings [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2019, 37(1): 227-232.
- [43] Chng W B A, Sleiman M S B, Schüpfer F, et al. Transforming growth factor  $\beta$ /activin signaling functions as a sugar-sensing feedback loop to regulate digestive enzyme expression [J]. Cell Reports, 2014, 9(1): 336-348.
- [44] Lu Y, Sasaki Y, Li X W, et al. ABI1 regulates carbon/nitrogen-nutrient signal transduction independent of ABA biosynthesis and canonical ABA signalling pathways in *Arabidopsis* [J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(9): 2763-2771.
- [45] Chincinska I, Gier K, Krügel U, et al. Photoperiodic regulation of the sucrose transporter StSUT4 affects the expression of circadian-regulated genes and ethylene production [J]. Frontiers in Plant Science, 2013(4): 26.
- [46] Martínez-Vilalta J, Sala A, Asensio D, et al. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis [J]. Ecological Monographs, 2016, 86(4): 495-516.
- [47] 刘少春. 甘蔗成熟期主要酶系和内源激素变化与蔗糖分品质关系的研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2011.  
Liu S C. Study on the effects of variations in major enzyme systems and endogenous hormones on sucrose quality in sugarcane mature stage [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2011.
- [48] 赵智中, 张上隆, 徐昌杰, 等. 蔗糖代谢相关酶在温州蜜柑果实糖积累中的作用 [J]. 园艺学报, 2001, 28(2): 112-118.  
Zhao Z Z, Zhang S L, Xu C J, et al. Roles of sucrose-metabolizing enzymes in accumulation of sugars in satsuma mandarin fruit [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2001, 28(2): 112-118.
- [49] 杨生瑞, 毛 娟, 马宗桓, 等. 不同矮化中间砧对烟富 3 号幼树叶片内源激素及糖含量的影响 [J]. 果树学报, 2022, 39(7): 1203-1212.  
Yang S R, Mao J, Ma Z H, et al. Effects of different dwarfing interstocks on endogenous hormone and sugar contents in leaves of young Yanfu No. 3 apple trees [J]. Journal of Fruit Science, 2022, 39(7): 1203-1212.
- [50] He W Q, Liu H Y, Qi Y, et al. Patterns in nonstructural carbohydrate contents at the tree organ level in response to drought duration [J]. Global Change Biology, 2020, 26(6): 3627-3638.
- [51] 陈博雯, 刘海龙, 蔡 玲, 等. 干旱胁迫对油茶组培苗与实生苗内源激素含量的影响 [J]. 经济林研究, 2013, 31(2): 60-64.  
Chen B W, Liu H L, Cai L, et al. Effects of drought stress on endogenous hormones contents in tissue culture seedling and seed seedling of *Camellia oleifera* [J]. Nonwood Forest Research, 2013, 31(2): 60-64.