



树轮代谢组学揭示雪岭云杉与西伯利亚落叶松对梯度干旱的差异化响应

何雨 何学敏 张瑞波 聂宗秀 罗丽萍 张同文 秦莉

Divergent metabolic responses of *Picea schrenkiana* and *Larix sibirica* to a drought gradient revealed by tree-ring metabolomics

He Yu, He Xuemin, Zhang RuiBo, Nie Zongxiu, Luo Liping, Zhang Tongwen, Qin Li

引用本文:

何雨, 何学敏, 张瑞波, 聂宗秀, 罗丽萍, 张同文, 秦莉. 树轮代谢组学揭示雪岭云杉与西伯利亚落叶松对梯度干旱的差异化响应[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(9):156–166. doi: 10.12171/j.1000–1522.20150519

He Yu, He Xuemin, Zhang RuiBo, Nie Zongxiu, Luo Liping, Zhang Tongwen, Qin Li. Divergent metabolic responses of *Picea schrenkiana* and *Larix sibirica* to a drought gradient revealed by tree-ring metabolomics[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2026, 48(9):156–166. doi: 10.12171/j.1000–1522.20150519

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20150519>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

哈萨克斯坦东部西伯利亚落叶松冠层与茎干干旱韧性的影响因素

Factors influencing drought resilience in the canopy and stem of *Larix sibirica* in eastern Kazakhstan

北京林业大学学报, 2026, 48(7): 36–47. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20260037>

日本落叶松 $ABCG$ 基因家族鉴定及其抗旱功能初探

Identification of $ABCG$ gene family in *Larix kaempferi* and preliminary exploration on its drought resistance function

北京林业大学学报, 2026, 48(6): 94–105. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20260096>

3种玉兰幼苗生长和生理特性对于干旱胁迫的响应

Response of growth and physiological characteristics of three *Magnolia* spp. seedlings to drought stress

北京林业大学学报, 2024, 46(9): 57–67. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230312>

不同病斑等级的西伯利亚红松针叶内生真菌多样性和菌群结构

Diversity and community structure of endophytic fungi in *Pinus sibirica* needles with different lesion grades

北京林业大学学报, 2024, 46(11): 24–33. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230299>

沙棘形态和光合系统对于干旱、盐碱及其复合胁迫的响应

Response of *Hippophae rhamnoides* morphology and photosynthetic system to drought, salt alkali and their combined stress

北京林业大学学报, 2026, 48(1): 88–101. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250090>

干热河谷区典型植物生长与光合生理特性对于干旱胁迫的响应

Responses of growth and photosynthetic physiological characteristics of typical plants to drought stress in the dry-hot valley

北京林业大学学报, 2026, 48(7): 23–35. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20260073>

DOI:10.12171/j.1000-1522.20150519

树轮代谢组学揭示雪岭云杉与西伯利亚落叶松 对梯度干旱的差异化响应

何 雨¹ 何学敏¹ 张瑞波² 聂宗秀³ 罗丽萍⁴ 张同文² 秦 莉²

(1. 新疆大学生态与环境学院, 新疆 乌鲁木齐 830017; 2. 中国气象局乌鲁木齐沙漠气象研究所/新疆树木年轮生态重点实验室/中国气象局
树木年轮理化研究重点开放实验室, 新疆 乌鲁木齐 830002; 3. 中国科学院化学研究所,
北京 100190; 4. 北京工商大学食品与健康学院, 北京 100048)

摘要:【目的】东天山雪岭云杉和西伯利亚落叶松对干旱的响应差异已在树轮宽度和稳定同位素研究中得到证实, 但上述指标反映的是树木宏观生长与水分利用的表型结果, 无法揭示不同干旱强度下两类树种的微观代谢响应特征。为阐明不同树种干旱响应差异的内在代谢调控机制, 本研究从代谢角度, 比较两树种在不同干旱强度下的差异代谢物数量变化及关键通路响应特征。【方法】以雪岭云杉和西伯利亚落叶松为研究对象, 基于游程理论划分干旱强度, 利用树轮非靶向代谢组学获取代谢物数据, 经数据库比对鉴定代谢物, 结合多元统计分析筛选差异代谢物, 并通过 KEGG 数据库进行代谢通路富集分析。【结果】(1)从轻度干旱至中度干旱, 雪岭云杉差异代谢物数量由 330 个增至 513 个; 西伯利亚落叶松则由 1 182 个减至 220 个。(2)轻度干旱下两树种均富集类黄酮生物合成通路, 但代谢物变化趋势不同; 中度干旱下, 雪岭云杉富集木脂素合成通路并抑制色氨酸代谢通路, 西伯利亚落叶松仅保留半乳糖代谢通路发生持续响应。【结论】两类树种在不同干旱梯度下表现出差异化的代谢响应特征, 雪岭云杉的代谢响应随干旱加剧而增强, 西伯利亚落叶松在轻度干旱下代谢响应广泛, 中度干旱下响应减弱。本研究从代谢层面明确了不同生活型树种在不同干旱强度下的差异化响应模式, 为理解针叶树种的干旱适应机制提供了代谢层面的依据。

关键词: 雪岭云杉; 西伯利亚落叶松; 树轮代谢组学; 干旱胁迫; 差异代谢响应

中图分类号: S791.18 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2026)09-0156-11

引文格式: 何雨, 何学敏, 张瑞波, 等. 树轮代谢组学揭示雪岭云杉与西伯利亚落叶松对梯度干旱的差异化响应 [J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(9): 156-166. He Yu, He Xuemin, Zhang Ruibo, et al. Divergent metabolic responses of *Picea schrenkiana* and *Larix sibirica* to a drought gradient revealed by tree-ring metabolomics [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(9): 156-166.

Divergent metabolic responses of *Picea schrenkiana* and *Larix sibirica* to a drought gradient revealed by tree-ring metabolomics

He Yu¹ He Xuemin¹ Zhang Ruibo² Nie Zongxiu³ Luo Liping⁴ Zhang Tongwen² Qin Li²

(1. College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830017, Xinjiang, China;

2. Xinjiang Key Laboratory of Tree-ring Ecology/Key Laboratory of Tree-ring Physical and Chemical Research (CMA),
Institute of Desert Meteorology, China Meteorological Administration; Urumqi 830002, Xinjiang, China;

3. Institute of Chemistry, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China;

4. College of Food and Health, Beijing Technology and Business University, Beijing 100048, China)

收稿日期: 2025-12-27 修回日期: 2026-09-01

基金项目: 新疆维吾尔自治区天山英才培养计划(2024TSYCCX0041), 新疆维吾尔自治区天山创新团队(2025D14004), 新疆维吾尔自治区杰出青年科学基金项目, 国家自然科学基金项目(42375054、42675059), 中国气象科学研究院创新发展专项(2021KJ034)。

第一作者: 何雨。主要研究方向: 树轮气候学。Email: 17591692185@163.com 地址: 830017 新疆乌鲁木齐市水磨沟区华瑞街 777 号新疆大学生态与环境学院。

责任作者: 何学敏, 副教授。主要研究方向: 荒漠生态系统碳循环、荒漠植物生理生态、生态修复。Email: hxm@xju.edu.cn 地址: 同上。聂宗秀, 教授。主要研究方向: 颗粒质谱装置构建及代谢小分子质谱成像。Email: znie@hainanu.edu.cn 地址: 100190 北京市海淀区中关村北一街 2 号中国科学院化学研究所。

本刊网址: <https://j.bjfu.edu.cn>; <https://journal.bjfu.edu.cn>

Abstract: [Objective] Tree-ring width and stable isotopes have revealed differential drought responses between *Picea schrenkiana* and *Larix sibirica* in the eastern Tianshan Mountains. These approaches, however, capture macroscopic outcomes of growth and water use, and thus fall short of resolving species-specific metabolic adjustments under varying drought intensities. To address this gap, we compared the two species across drought gradients, with emphasis on changes in differential metabolite abundance and key pathway responses. [Method] We selected *Picea schrenkiana* and *Larix sibirica* as the study species. Drought intensities were classified using runs theory applied to the self-calibrating Palmer Drought Severity Index (scPDSI). Metabolites from tree-ring samples were profiled via untargeted metabolomics and identified through database matching. We then screened differential metabolites by multivariate statistical analysis and mapped them to KEGG pathways. [Result] (1) From mild to moderate drought, the number of differential metabolites in *Picea schrenkiana* increased from 330 to 513, whereas that in *Larix sibirica* fell from 1 182 to 220. (2) Under mild drought, both species enriched the flavonoid biosynthesis pathway, yet their metabolite accumulation patterns diverged. Under moderate drought, *Picea schrenkiana* enriched the lignin biosynthesis pathway while suppressing the tryptophan metabolism pathway; *Larix sibirica*, by contrast, retained only the galactose metabolism pathway as a sustained response. [Conclusion] The two species displayed distinct metabolic response patterns across the drought gradient. *Picea schrenkiana* strengthened its metabolic response with increasing drought severity, whereas *Larix sibirica* showed broad responses under mild drought but weakened ones under moderate drought. These findings highlight the divergent metabolic strategies of evergreen and deciduous conifers under varying drought intensities, and provide metabolic-level evidence for understanding drought adaptation in coniferous species.

Key words: *Picea schrenkiana*; *Larix sibirica*; tree-ring metabolomics; drought stress; differential metabolic response

全球气候变暖背景下, 干旱区暖干化趋势明显^[1-3], 蒸散需求增大, 极端干旱事件增多^[4-6], 已对森林生态系统的生理响应与生长动态产生影响^[7]。天山地处亚欧大陆干旱腹地^[8], 降水稀少, 水分是限制该地区被森林分布与生长的关键气候因子^[9-11]。东天山位于天山山脉东段, 在全球气候变化背景下, 天山东部的温度与降水格局发生显著改变^[12-13], 升温加剧的干旱化已成为影响树种分布、生长与存活的关键胁迫因子^[14-15]。该区域森林树种组成单一, 雪岭云杉(*Picea schrenkiana*)与西伯利亚落叶松(*Larix sibirica*)是天山东部仅有的两个天然针叶树种。二者同为区域优势种, 所处的气候、土壤与地形条件相近, 但生活型存在差异: 雪岭云杉为常绿针叶树种, 西伯利亚落叶松为落叶针叶树种^[16]。这一生活型差异为比较不同针叶树的干旱调控策略提供了材料。

已有树轮与稳定同位素研究证实, 两树种应对干旱胁迫的响应模式存在差异。从年表统计参数来看, 雪岭云杉年表的信噪比和序列间相关系数均高于西伯利亚落叶松, 表明雪岭云杉年表间具有更高的一致性, 对气候变化也更加敏感^[17]。同位素研究结果显示, 相对湿度是影响西伯利亚落叶松树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 分馏的主要限制因子, 而雪岭云杉的 $\delta^{13}\text{C}$ 分馏则受生长季平均气温、降水及水汽压差共同作用^[18]。

树轮与同位素指标能够反映树木长期生长与水分利用的宏观变化, 能判断两树种对干旱的响应是否存在差异, 但无法解释支撑这些宏观响应的内部代谢调整过程^[19-20]。要理解两树种干旱响应差异的内在机制, 需要从代谢层面进行分析。代谢物是植物生理状态的直接体现, 能够反映干旱胁迫下气孔调节之外的代谢响应, 包括渗透调节、抗氧化防御等过程^[21-22]。

树木对于干旱胁迫的代谢响应涉及多条代谢通路的协同调控^[23-25], 不同胁迫强度下代谢产物的变化强度以及方向, 目前尚不清楚。在此情况下, 传统的靶向代谢组学需要预设代谢物检测清单, 难以覆盖潜在的未知代谢物^[26]。非靶向代谢组学具有无偏向、全面的分析优势, 无需预设检测目标, 能够较为全面地获取样本内代谢物信息^[27], 适用于代谢调控网络尚不明确的研究。然而, 当前树木干旱代谢比较研究^[28-31]多集中于阔叶树种或者同一物种不同基因型材料, 缺乏针对干旱区常绿与落叶针叶树的干旱代谢调控研究。

因此, 本研究以雪岭云杉与西伯利亚落叶松为对象, 利用非靶向代谢组学技术, 比较两树种在轻度和中度干旱条件下的代谢响应差异。通过识别差异代谢物及其富集通路, 解析两树种在不同干旱强度下的代谢调控特征, 旨在从代谢层面揭示常绿与落

叶针叶树干旱适应策略的生理基础,为理解干旱区共存针叶树种的抗旱策略差异提供代谢层面的证据。

1 材料与方法

1.1 气象数据获取

本研究通过 KNMI Climate Explorer(<https://climexp.knmi.nl/>)获取 CRU TS4.08 数据集,提取 1960—2015 年的月尺度自校准帕尔默干旱指数(self-calibrated Palmer Drought Severity Index, scPDSI),该指数为无量纲量,空间分辨率为 $0.5^{\circ} \times 0.5^{\circ}$ 。

1.2 干旱事件识别与时段划分

游程理论是一种常用于时间序列分析的方法,在干旱事件识别中具有广泛应用^[32]。本研究采用 He 等^[33]提出的三阈值游程理论方法来辨识干旱事件,基于游程理论并结合干旱事件的持续时间和强度特征,选取 3 个具有代表性的时段分析不同干旱强度下树木的代谢响应:将 2006—2013 年定义为轻度干旱阶段,1962—1970 年定义为中度干旱阶段,并以 1978—1984 年作为正常的参照时段。通过比较上述时段内雪岭云杉与西伯利亚落叶松的代谢变化,揭示其应对干旱的代谢调控差异。

1.3 树轮数据的获取

研究于天山东部国有林管理局设置两个采样点,依据树木年代学基本原理进行样本采集^[34]。采样过程遵循树木气候学与树木生态学原则,优先选择植被稀疏、靠近崖壁、基岩裸露且人为干扰较少区域的个体,以获取气候信号较强的树木年轮样本^[35]。选取树龄较大的活树共 49 棵,其中采集雪岭云杉树木 25 棵,西伯利亚落叶松树木 24 棵,使用直径为 1.0 cm 的生长锥于平行胸高处钻取树芯,每棵树钻取 2 根树芯,分别取自垂直于山坡方向。

所有野外采集树芯样本经自然干燥后固定于木槽中,打磨至年轮清晰可见。在显微镜下进行交叉定年,采用 LINTAB 年轮宽度测量系统(精度 0.001 mm)测定年轮宽度^[36]。定年与测量结果通过 COFECHA 程序进行分析,最后利用 ARSTAN 程序构建标准树轮宽度年表^[37]。

完成定年与宽度测量后,对照定年后的宽度数据,选取 5 棵年轮完整、无异常生长的树木,每棵取 2 根样芯(共 10 根)。在显微镜下使用解剖刀将每根样芯的树轮逐年剥离,将同一年份的样本进行混合,使用研磨仪充分研磨均匀后,置于 2 mL 离心管中,用于后续代谢物提取。

1.4 代谢组学数据获取与分析

1.4.1 样品提取

雪岭云杉与西伯利亚落叶松样品经真空冷冻

干燥机(Scientz-100F)冻干 63 h 后,使用研磨仪于 30 Hz 频率下粉碎 1.5 min,得到干粉。称取 50 mg 粉末,加入 1 200 μ L 预冷至 -20°C 的 70% 甲醇水溶液(含 250 $\mu\text{g/mL}$ 内标),涡旋提取 3 h,每隔 30 min 涡旋振荡 30 s,共 6 次。提取液在 12 000 r/min 条件下离心 3 min,取上清过 0.22 μm 滤膜,滤液用于超高效液相色谱-质谱联用(UPLC-MS/MS)分析。

1.4.2 色谱与质谱条件

色谱分离采用 Waters ACQUITY UPLC HSS T3 色谱柱(1.8 μm , 2.1 mm $\times$ 100 mm)。流动相 A 为含 0.1% 甲酸的超纯水,流动相 B 为含 0.1% 甲酸的乙腈。柱温设为 40°C ,流速 0.40 mL/min,进样量 4 μL 。梯度洗脱程序:0~5.0 min 内流动相 B 由 5% 线性升至 65%,5.0~6.0 min 内升至 99%,并保持至 7.5 min,之后迅速回降至 5%,并平衡至 10 min。

质谱分析采用 AB TripleTOF 6 600 质谱仪于正、负离子模式下采集数据。离子源温度设为 550°C ,正模式喷雾电压 5 000 V、负模式为 $-4\ 000\text{ V}$,雾化气、辅助加热气及气帘气压力分别为 345、414 和 241 kPa(对应 50、60 和 35 psi)。正离子模式去簇电压为 60 V,负离子模式去簇电压为 -60 V ;一级质谱和二级质谱的碰撞能量分别为 ± 10 和 $\pm 30\text{ V}$,碰撞能量步长 15 V。每个样品采集时间为 10 min。

1.4.3 数据预处理

原始质谱数据通过 Proteo Wizard 软件转成 mzML 格式后,采用 XCMS 程序进行峰提取、对齐和保留时间校正。过滤各组中缺失率 $> 50\%$ 的色谱峰,缺失值以 K -最近邻算法填充,峰面积以支持向量回归方法校正。代谢物鉴定结合自建库、公共库、预测库及 metDNA 方法完成,仅保留鉴定得分 > 0.5 且质量控制样本变异系数(CV) < 0.5 的代谢物用于后续分析。正、负离子模式数据合并时,保留定性等级最高且 CV 值最小的物质作为最终鉴定结果。

1.5 多元统计分析与差异代谢物筛选

1.5.1 主成分分析

为评估不同干旱强度下的代谢响应特征,对所有实验样本(包括质量控制样本)进行主成分分析(Principal Component Analysis, PCA)。该方法通过降维处理,直观反映正常、轻度干旱及中度干旱下的代谢差异及组内变异情况。

在 PCA 得分图中,质控样本的聚集程度用于评估分析系统的稳定性与数据重复性^[38]。若质控样本紧密聚集,表明仪器在整个分析过程中运行稳定,数据质量可靠;若质控样本离散分布,则提示系统存在信号漂移或测量误差,需对数据进行校正或剔除不合格样本。

1.5.2 正交偏最小二乘判别分析

在 PCA 初步判定组间分离趋势的基础上, 进一步采用正交偏最小二乘法-判别分析(OPLS-DA)区分不同处理组间的代谢差异。OPLS-DA 通过去除与分类不相关的正交信号, 能够有效增强组间差异的解析能力, 提高模型判别效率。

在构建 OPLS-DA 模型时, 需通过交叉验证和置换检验评估模型的有效性, 以避免过拟合。模型的解释率(R^2_Y)和预测能力(Q^2)用于判断模型的可靠程度, 其中 Q^2 是衡量模型预测稳定性的核心指标^[39]。只有当模型通过置换检验且 Q^2 大于 0.5 时, 基于 VIP 值的差异代谢物筛选才具有统计学意义。

1.5.3 差异代谢物筛选

基于 OPLS-DA 模型计算的变量投影重要性(VIP)值, 结合单变量分析的 P 值, 综合筛选差异代谢物。以 $VIP \geq 1.0$ 、 $P < 0.05$ 且 $|\log_2(\text{Fold Change})| > 1.0$ 为阈值, 筛选出各比较组间的差异代谢物。

1.5.4 KEGG 通路富集分析

将筛选所得代谢物注释到 KEGG 数据库进行通路富集分析, 以解析不同树种在干旱胁迫下的代谢调控差异。采用超几何检验评估各代谢通路中差异代谢物的富集显著性, 以 $P < 0.05$ 作为显著富集的判定阈值。通过通路富集分析, 识别两树种在不同干旱强度下显著调控的代谢通路, 解析其代谢调控差异。

2 结果与分析

2.1 雪岭云杉和西伯利亚落叶松代谢物鉴定分析

雪岭云杉和西伯利亚落叶松均鉴定出 2 280 种代谢物, 两个树种鉴定的代谢物种类及数量完全一致。这些代谢物包括有机酸类、苯及其衍生物类、氨基酸及其衍生物类、醇胺类、黄酮类、酚酸类、脂质类等主要类别。如图 1 所示, 除其他类以外, 有机酸类代谢物占比最高, 为总代谢物的 16.27%; 苯及其衍生物类占比 14.56%; 氨基酸及其衍生物类占比 13.55%; 醇胺类、黄酮类和酚酸类分别占比 5.31%、4.96% 和 4.78%。上述 6 类代谢物合计占总代谢物的 59.12%, 构成了两个树种的核心代谢组分。

2.2 干旱胁迫下代谢物的整体变异格局 (PCA)

在雪岭云杉 PCA 得分图中, 第一主成分(PC1)和第二主成分(PC2)的贡献率分别为 47.4% 和 17.4%, 总贡献率为 64.8%; 西伯利亚落叶松样本中 PC1 和 PC2 的贡献率分别为 49.5% 和 17.9%, 总贡献率为 67.4%(图 2)。各处理组在得分图中均呈现明显分离, 组内重复聚集较好, 组间代谢差异显著。质控样本在得分图中紧密聚集, 表明分析系统稳定

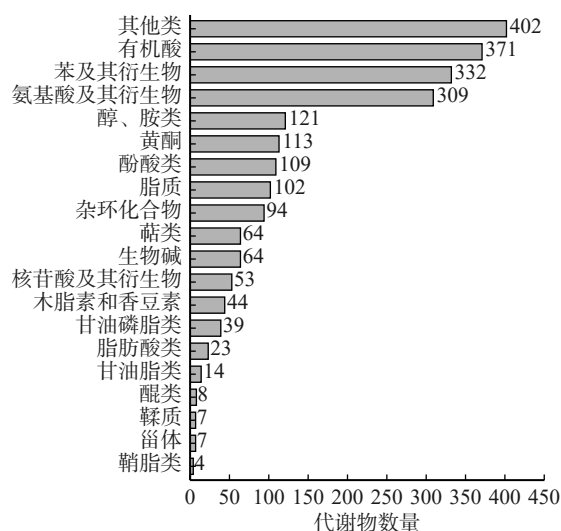


图1 雪岭云杉和西伯利亚落叶松代谢物种类和数量统计图

Fig. 1 Number and category composition of metabolites identified in *Picea schrenkiana* and *Larix sibirica*

性良好, 数据重复性可靠。同时, 两个树种的代谢分布存在明显差异, 表明干旱胁迫对两者代谢调控具有差异化的影响。

2.3 基于 OPLS-DA 的组间代谢差异分析

在雪岭云杉与西伯利亚落叶松 OPLS-DA 得分图(图 3)中, 正常组样品分布在区域的左侧, 各干旱处理组分布在右侧, 组间代谢存在明显差异, 表明干旱胁迫对两树种的代谢组成均产生了显著影响。模型评价参数显示, 各比较组的 R^2_Y 均大于 0.980, Q^2 均大于 0.5, 表明模型具有较高的解释力与预测能力。

2.4 差异代谢物的筛选

如图 4、5 所示, 在雪岭云杉中, 正常与轻度干旱组共筛选出 330 个差异代谢物, 上调 206 个, 下调 124 个; 正常与中度干旱组差异代谢物为 513 个, 其中上调 239 个, 下调 274 个。西伯利亚落叶松的干旱响应则不同: 正常与轻度干旱组筛选出 1 182 个差异代谢物, 上调 640 个, 下调 542 个; 正常与中度干旱组仅 220 个, 上调 150 个, 下调 70 个。从轻度干旱到中度干旱, 雪岭云杉的差异代谢物数量增加了 183 个, 西伯利亚落叶松则减少了 962 个。两树种在轻度干旱下的差异代谢物数量相差 852 个, 到中度干旱时差距缩小至 293 个。西伯利亚落叶松轻度干旱下的差异代谢物数量是雪岭云杉的 3.6 倍, 进入中度干旱后仅为雪岭云杉的 0.4 倍。两树种在干旱强度增强下, 呈现相反的差异代谢物数量变化趋势。

2.5 差异代谢物的 KEGG 富集分析

本研究对各处理组的差异代谢物进行了通路富集分析。在图 6 中, 轻度干旱下, 西伯利亚落叶松富

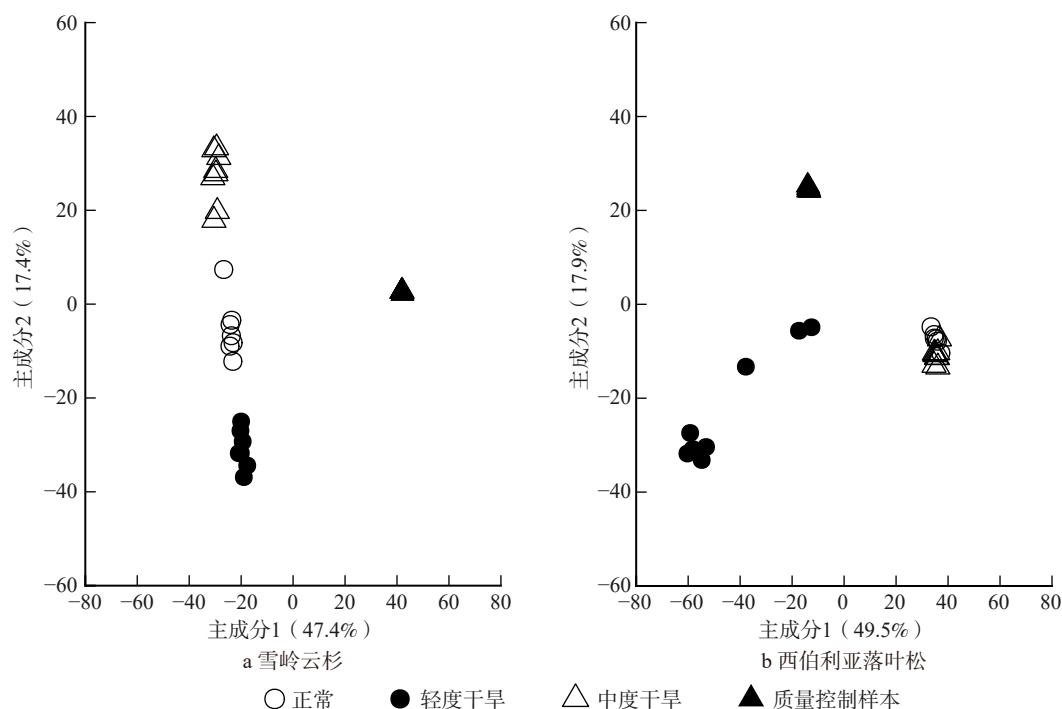


图2 雪岭云杉和西伯利亚落叶松干旱胁迫与对照组的PCA得分图

Fig. 2 PCA score plots of drought-stressed and control samples of *Picea schrenkiana* and *Larix sibirica*

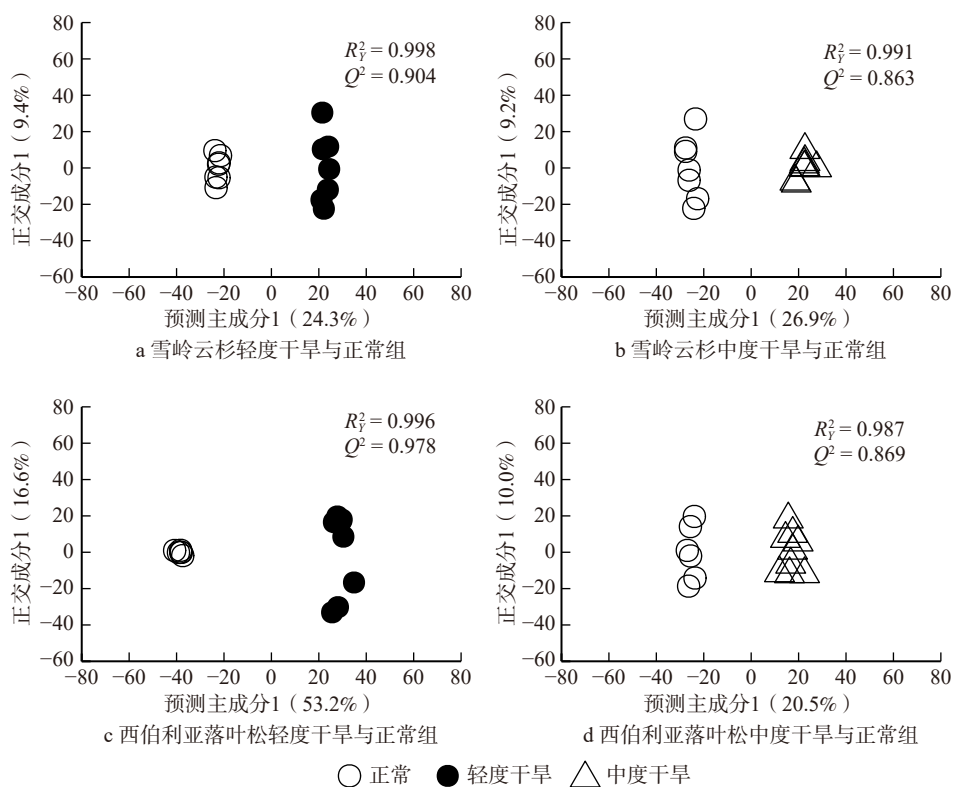


图3 雪岭云杉和西伯利亚落叶松在不同干旱强度下的OPLS-DA得分图

Fig. 3 OPLS-DA score plots showing metabolic separation of *Picea schrenkiana* and *Larix sibirica* under different drought intensities

集到的显著通路数量为8条,远高于雪岭云杉的4条,且响应范围更广。两树种共有的显著通路为类黄酮生物合成、黄酮与黄酮醇生物合成、不饱和脂肪酸生物合成及亚油酸代谢。西伯利亚落叶松还富集到异黄酮生物合成、半乳糖代谢、花生四烯酸代谢和

甘油磷脂代谢4条通路。

中度干旱下,雪岭云杉富集到2条通路,其中多种植物次级代谢产物生物合成和色氨酸代谢达到显著水平;西伯利亚落叶松富集到1条通路,为半乳糖代谢。

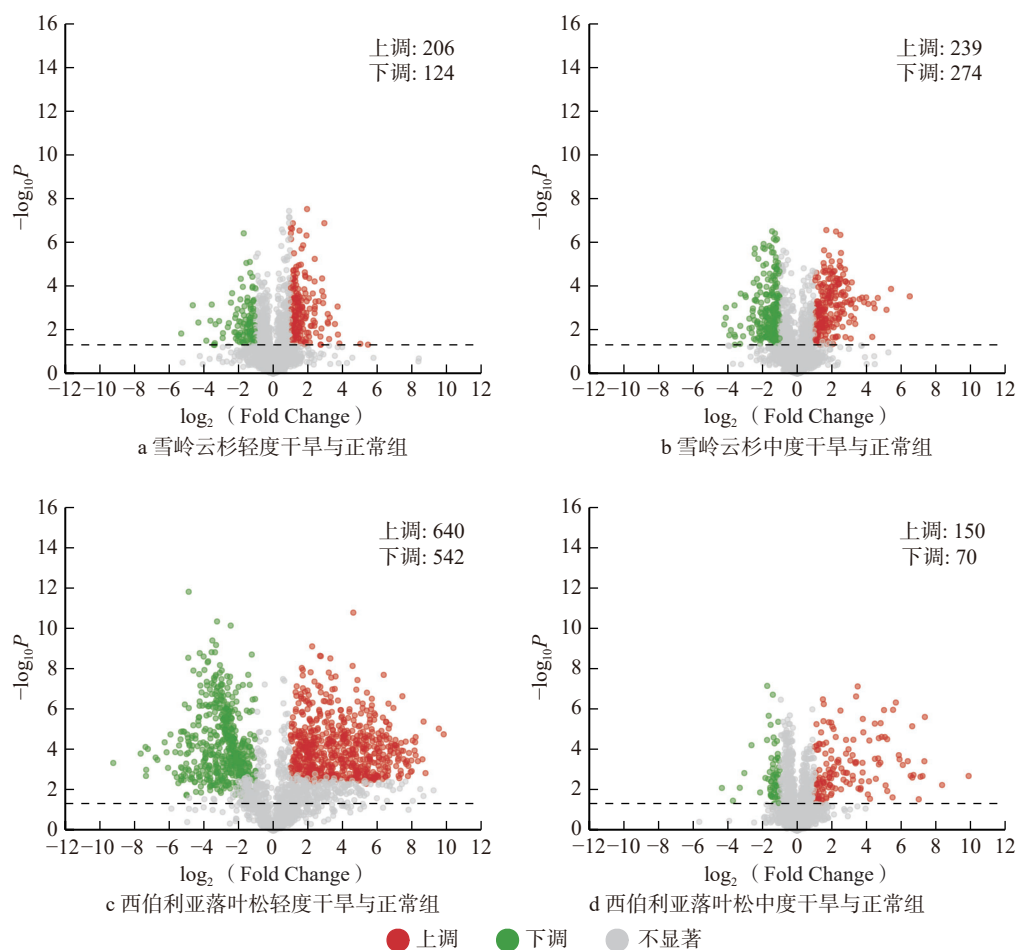


图4 不同干旱强度下雪岭云杉和西伯利亚落叶松差异代谢物的火山图

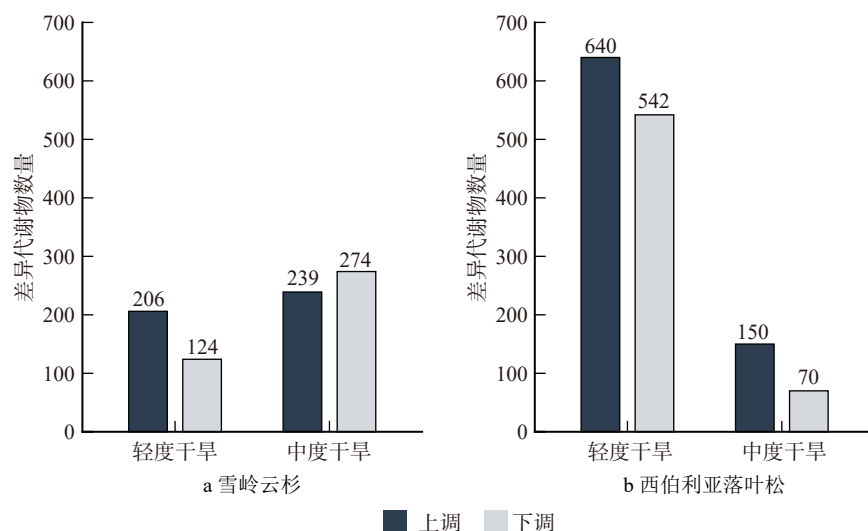
Fig. 4 Volcano plots of differential metabolites in *Picea schrenkiana* and *Larix sibirica* under different drought intensities

图5 不同干旱强度下雪岭云杉和西伯利亚落叶松差异代谢物条形统计图

Fig. 5 Number of differentially accumulated metabolites in *Picea schrenkiana* and *Larix sibirica* under different drought intensities

3 讨论

3.1 轻度干旱下两树种均富集类黄酮代谢通路但代谢物响应方向不同

轻度干旱下, 雪岭云杉与西伯利亚落叶松均富

集类黄酮生物合成通路, 但代谢物积累方向相反。类黄酮通过清除干旱诱导的活性氧维持细胞氧化还原稳态, 是植物应对非生物胁迫的重要防御代谢物^[40]。雪岭云杉中芹菜素、花旗松素及儿茶素显著上调, 仅槲皮素下调, 多数类黄酮物质含量上升; 西伯利亚落

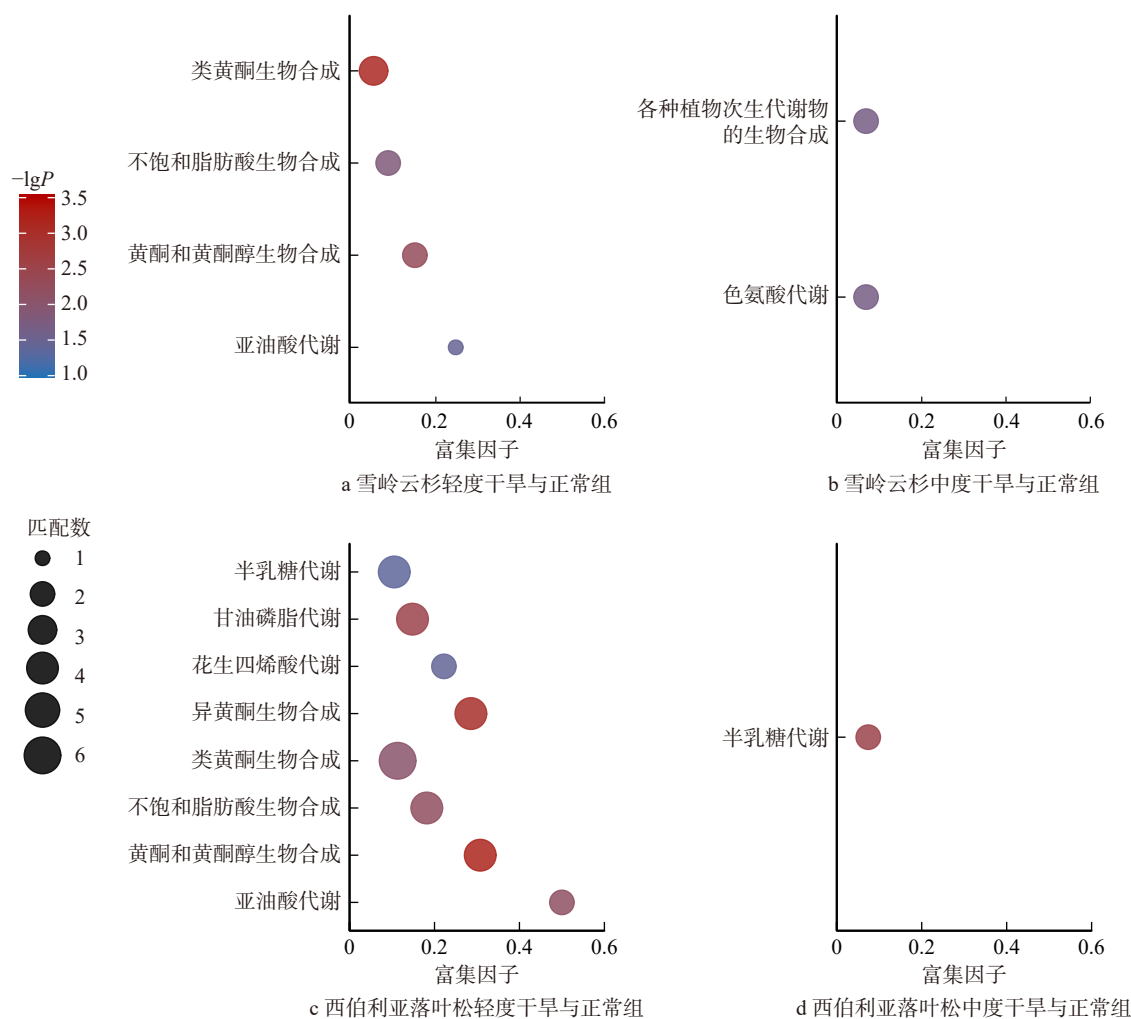


图 6 雪岭云杉和西伯利亚落叶松干旱胁迫下差异代谢物的 KEGG 富集气泡图

Fig. 6 KEGG enrichment bubble plots of differential metabolites in *Picea schrenkiana* and *Larix sibirica* under drought stress

叶松中芹菜素、槲皮素、花旗松素、柚皮素均显著下调, 仅杨梅素上调。

已有研究为这一差异提供了参照。挪威云杉 (*Picea abies*) 干旱胁迫下酚类物质 (包括类黄酮) 产量增加^[41], 相关通路发生转录调控, 这一趋势与雪岭云杉多数类黄酮上调一致。兴安落叶松 (*Larix gmelinii*) 幼苗在非生物胁迫下转录组和代谢组均发生显著变化, 次生代谢通路受到调控^[42], 与西伯利亚落叶松的模式具有可比性。桑树品种 Yu-711 (*Morus alba* cv. Yu-711) 在干旱下多酚类 (包括类黄酮) 含量显著下降^[43], 与西伯利亚落叶松多数类黄酮下调的模式一致。这些结果表明, 同一类黄酮通路在不同物种间的响应方向存在差异。

类黄酮通路内部不同分支的响应也存在差异。黄酮与黄酮醇是类黄酮通路的两个核心分支, 均参与抗氧化过程。雪岭云杉中芹菜素上调而槲皮素下调; 西伯利亚落叶松中芹菜素、槲皮素和芦丁均下调, 仅杨梅素上调, 黄酮与黄酮醇分支的代谢物整体下调, 与该树种在类黄酮通路层面多数代谢物下调的

特征一致。

两树种在轻度干旱下虽均激活类黄酮这一基础防御通路, 但代谢物积累方向和通路内部分支的变化模式均已出现分化。上述分化在中度干旱条件下进一步加剧。

3.2 中度干旱下雪岭云杉代谢增强而西伯利亚落叶松代谢响应显著减弱

进入中度干旱后, 雪岭云杉与西伯利亚落叶松的代谢响应差异进一步扩大。

雪岭云杉富集木脂素合成与色氨酸代谢两条通路。木脂素合成通路中, 开环异落叶松树脂酚及其异构体大量积累, 这两种物质归属于苯丙烷代谢下游的木脂素分支, 提示苯丙烷代谢流可能从类黄酮分支向木脂素分支转移^[44]。一项基于挪威云杉的转录组分析发现, 干旱胁迫下木脂素合成相关基因表达发生显著变化^[41], 表明木脂素代谢在云杉属干旱响应中发生调控。同时, 色氨酸代谢通路中, 2-氧代己二酸与 3-吲哚乙腈均显著下调, 其中 3-吲哚乙腈为生长素生物合成的中间产物。火炬松 (*Pinus taeda*)

幼苗干旱胁迫下根中富集色氨酸代谢通路, 表明色氨酸代谢在针叶树干旱响应中发生调控^[45]。

西伯利亚落叶松的代谢响应在中度干旱下大幅衰退。轻度干旱时, 除共有类黄酮通路外, 西伯利亚落叶松还富集了半乳糖代谢、花生四烯酸代谢和甘油磷脂代谢等多条通路。至中度干旱, 富集通路缩减至仅半乳糖代谢一条, 水苏糖和棉子糖持续降低, 其他通路不再显著富集。水苏糖和棉子糖属于棉子糖系列寡糖(RFOs), 该类物质在植物中参与碳运输与渗透调节^[46]。已有针叶树干旱代谢组研究表明, 干旱胁迫下碳水化合物代谢和次生代谢通路均发生显著变化, 且不同物种间的响应模式存在差异^[47]。

两树种在中度干旱下的代谢响应模式不同: 雪岭云杉富集木脂素合成与色氨酸代谢两条通路, 西伯利亚落叶松仅富集半乳糖代谢一条通路。从轻度干旱均富集类黄酮通路到中度干旱的通路组成完全不同, 两树种代谢响应的差异随干旱强度增加而扩大。

3.3 生活型相关的功能策略差异

雪岭云杉与西伯利亚落叶松在干旱胁迫下的代谢调控差异, 可能和常绿与落叶生活型对应的植物功能性状相关。叶经济谱理论将植物叶片功能性状概括为资源快速回收与资源保守保存两个端点^[48]。常绿物种通常位于保守端, 落叶物种位于获取端^[49]。针叶树中, 干旱后生长恢复能力随叶寿命延长而下降, 长叶寿命物种受损叶片无法快速替换^[50]。

雪岭云杉与西伯利亚落叶松分别属于常绿与落叶针叶树种, 二者叶片寿命存在明显差异。长叶寿命的常绿针叶树种通常具有较高的叶干物质密度, 叶片构建需经多个生长季方能实现碳收益回收, 受损叶片无法通过脱落快速消除, 植株主要依赖现存组织内部的防御体系维持存活^[51-52]。落叶针叶树种的针叶受光周期调控发生季节性脱落, 该物候过程主要用于规避冬季冻害与过度蒸腾失水, 并非干旱胁迫诱导的主动响应^[53]。

本研究观测到的代谢数据与理论相呼应。雪岭云杉在轻度干旱下启动类黄酮抗氧化防御, 进入中度干旱后仍能持续积累木脂素等次生代谢产物, 其代谢模式与叶经济谱理论中长叶寿命针叶树的保守策略预期方向一致。西伯利亚落叶松在轻度干旱下即调动大量差异代谢物, 进入中度干旱后多数黄酮类物质下调, 仅保留半乳糖代谢等基础通路持续响应, 这一特征与短叶寿命针叶树的获取策略预期方向相符。

3.4 未注释代谢物的潜在意义与局限

本研究中注释到通路的差异代谢物仅占全部差

异代谢物的一小部分, 这一现象在非靶向代谢组学研究中较为常见, 也与当前公共数据库中针叶树代谢物谱图信息有限有关。其余未能注释的代谢物, 其丰度变化是否涉及主动抗旱调控, 尚不明确。研究发现, 不耐旱树种在缺水条件下因生长受抑会产生非结构性碳水化合物的被动积累, 这些糖类主要来自干旱前储存的碳^[54]; 氨基酸的整体积累同样可能反映细胞受损, 而非主动调节^[55]。因此, 未注释代谢物的丰度变化既可能反映主动调控信号, 也可能源于胁迫引起的生理紊乱, 二者难以仅凭代谢物积累数据进行区分。另外, 树轮木质部与当年生组织不同, 代谢物在木质化过程中可能发生降解或转化, 所检测到的代谢物反映的是多年累积后的残留信息, 而非胁迫发生当下的即时状态。这一特性进一步增加了代谢物注释与生物学解读的复杂性。

后续研究可开展以下工作: 针对未注释代谢物, 结合高分辨质谱多级碎裂信息与标准品比对, 推进其结构鉴定; 整合转录组数据, 通过共表达网络分析判断未注释代谢物是否受胁迫响应基因的协同调控; 针对树轮代谢物的时间整合特征, 引入同位素标记实验, 或比较树轮木质部与当年生韧皮部、叶片的代谢组差异, 以区分长期累积信号与即时胁迫响应信号。

4 结 论

本研究比较了雪岭云杉与西伯利亚落叶松在不同干旱强度下的代谢响应特征, 得出以下结论。

(1) 轻度干旱时, 两树种均启动类黄酮通路, 但代谢物积累方向相反。雪岭云杉以芹菜素、花旗松素及儿茶素上调为主, 槲皮素下调; 西伯利亚落叶松仅杨梅素上调, 其余类黄酮代谢物均下调。

(2) 中度干旱下, 两树种代谢响应进一步分化, 雪岭云杉富集木脂素合成与色氨酸代谢通路, 开环异落叶松树脂酚及其异构体累积, 2-氧代己二酸与3-吡啶乙腈下调; 西伯利亚落叶松从多通路响应缩减至仅半乳糖代谢1条通路, 水苏糖和棉子糖持续降低。两树种在代谢通路响应、代谢物积累方向均存在差异。

(3) 两树种代谢调控差异与二者常绿与落叶的生活型差异一致, 表明生活型可能是影响两树种干旱代谢响应策略的因素之一。

本研究从代谢层面揭示了常绿与落叶针叶树种在干旱下的代谢响应存在显著分化, 为理解干旱区山地针叶树种的共存与适应机制提供了代谢层面的初步证据。但是由于树轮木质部组织复杂, 部分差异代谢物因数据库覆盖不足或谱图信息缺失而无法

获得明确注释,影响了通路富集的完整性,后续可结合标准品比对与多级质谱碎裂分析,提高未知代谢物的鉴定覆盖率。

参 考 文 献

- [1] Zhang Q, Liu Y, Song H M, et al. Spatial patterns and temporal evolution of tree radial growth responses to climate in the Tianshan Mountains [J]. *Dendrochronologia*, 2025, 92: 126349.
- [2] Yao J Q, Zhao Y, Chen Y N, et al. Multi-scale assessments of droughts: a case study in Xinjiang, China [J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 630: 444–452.
- [3] Yao J Q, Chen Y N, Zhao Y, et al. Climatic and associated atmospheric water cycle changes over the Xinjiang, China [J]. *Journal of Hydrology*, 2020, 585: 124823.
- [4] Allen C D, Breshears D D, McDowell N G. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene [J]. *Ecosphere*, 2015, 6(8): 129.
- [5] Gharun M, Hörtnagl L, Paul-Limoges E, et al. Physiological response of Swiss ecosystems to 2018 drought across plant types and elevation [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2020, 375(1810): 20190521.
- [6] Wang T, Xu W Q, Jiang L L, et al. Application of tree-ring-based historical growth estimation in ecological process modeling: dynamic responses of spruce forests in arid regions to climate change [J]. *Ecological Indicators*, 2026, 187: 114884.
- [7] Wang X R, Jiao L, Qin Y R, et al. Moisture limitation superseding thermal forcing: elevational divergence in growth and physiological responses of *Picea crassifolia* to accelerated warming and drying on the Northeastern Tibetan Plateau [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2026, 389: 111377.
- [8] 苟晓霞, 张同文, 喻树龙, 等. 天山山区不同海拔高度雪岭云杉径向生长对气候变化的响应 [J]. *地球环境学报*, 2025, 16(4): 418–432.
Gou X X, Zhang T W, Yu S L, et al. Climate change alters the radial growth of *Picea schrenkiana* along an elevational gradient in the Tianshan Mountains [J]. *Journal of Earth Environment*, 2025, 16(4): 418–432.
- [9] 王强, 叶尔江·拜克吐尔汗, 徐栋, 等. 气候对天山中部不同海拔天山云杉径向生长的影响 [J]. *森林与环境学报*, 2024, 44(5): 530–538.
Wang Q, Yeerjiang B, Xu D, et al. Response of radial growth of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* to climate change at different elevations in central Tianshan [J]. *Journal of Forest and Environment*, 2024, 44(5): 530–538.
- [10] 彭剑峰, 勾晓华, 陈发虎, 等. 天山东部西伯利亚落叶松树轮生长对气候要素的响应分析 [J]. *生态学报*, 2006, 26(8): 2723–2731.
Peng J F, Gou X H, Chen F H, et al. The responses of growth ring width variations of *Larix sibirica* Ledeb. to climatic change in eastern Tianshan Mountains [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(8): 2723–2731.
- [11] 王劲松, 李金豹, 陈发虎, 等. 树轮宽度记录的天山东段近 200a 干湿变化 [J]. *冰川冻土*, 2007, 29(2): 209–216.
Wang J S, Li J B, Chen F H, et al. Variation of the dryness in the recent 200a derived from tree-rings width records in the east Tianshan Mountains [J]. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2007, 29(2): 209–216.
- [12] 周玲, 孙慧兰, 杨余辉, 等. 基于不同气候态对天山及其邻区气候变化影响的分析 [J]. *干旱区研究*, 2018, 35(6): 1392–1401.
Zhou L, Sun H L, Yang Y H, et al. Analysis of climate change in the Tianshan Mountains and its adjacent areas based on different climate states [J]. *Arid Zone Research*, 2018, 35(6): 1392–1401.
- [13] 张正勇, 刘琳, 唐湘玲. 1960—2010 年中国天山山区气候变化区域差异及突变特征 [J]. *地理科学进展*, 2012, 31(11): 1475–1484.
Zhang Z Y, Liu L, Tang X L. The regional difference and abrupt events of climatic change in Tianshan Mountains during 1960–2010 [J]. *Progress in Geography*, 2012, 31(11): 1475–1484.
- [14] Yuan J F, Gao S T, Fang Y T, et al. Drought aggravates the negative effects of warming on the growth of drought-intolerant tree seedlings in temperate forests [J]. *Ecological Processes*, 2025, 14: 81.
- [15] Allen C D, Macalady A K, Chenchouni H, et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests [J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(4): 660–684.
- [16] 牛桂英. 天山北坡不同树龄雪岭云杉木质部水力性状及解剖结构季节性差异 [D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2023.
Niu G Y. Seasonal variation in hydraulic traits and anatomical structure of xylem in *Picea schrenkiana* of different tree ages on the northern slope of the Tianshan Mountains [D]. Urumqi: Xinjiang University, 2023.
- [17] 刘小萍. 天山东段两个优势针叶树种径向生长对极端气候的生态响应研究 [D]. 兰州: 西北师范大学, 2021.
Liu X P. Ecological response of radial growth of two dominant coniferous tree species to extreme climate in the eastern Tianshan Mountains [D]. Lanzhou: Northwest Normal University, 2021.
- [18] Jia Y, Lv G H, Guligena H, et al. Differences in the responses of tree-ring stable carbon isotopes of *L. sibirica* and *P. schrenkiana* to climate in the Eastern Tianshan Mountains [J]. *Forests*, 2023, 14(5): 1032.
- [19] Zhang G Q, Bréda N, Steil N, et al. Analysing resilience of European beech tree to recurrent extreme drought events through ring growth, wood anatomy and stable isotopes [J]. *Journal of Ecology*, 2025, 113(4): 955.
- [20] Guo K L, Nie Z X, Luo L P, et al. Tree-ring metabolism of *Larix sibirica* indicating plant responses to climate change [J]. *Current Plant Biology*, 2026, 49: 100067.
- [21] Rangani J, Panda A, Parida A K. Metabolomic study reveals key metabolic adjustments in the xerohalophyte *Salvadora persica* L. during adaptation to water deficit and subsequent recovery

- conditions [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 150: 180–195.
- [22] Wei B, Hou K, Zhang H H, et al. Integrating transcriptomics and metabolomics to studies key metabolism, pathways and candidate genes associated with drought-tolerance in *Carthamus tinctorius* L. under drought stress [J]. *Industrial Crops and Products*, 2020, 151: 112465.
- [23] Pan Z X, Yang B N, Li S L, et al. JA regulates the impact of combined heat stress and drought stress on the GA-mediated response of *Pinus yunnanensis* [J]. *Industrial Crops and Products*, 2025, 232: 121826.
- [24] Makhubu F N, Siviya L E, Rauwane M E, et al. Biochemical responses of atacama and blesbok sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) cultivars to early drought stress [J]. *Plants*, 2025, 14(22): 3532.
- [25] Cheng K, Zhang J, Wei W, et al. Integrated transcriptomic and metabolomic analysis reveals the mechanism of cross-adaptation in *Krascheninnikovia arborescens* to combined drought and cold stress [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2025, 229(Pt B): 110481.
- [26] Sarmad S, Viant M R, Dunn W B, et al. A proposed framework to evaluate the quality and reliability of targeted metabolomics assays from the UK consortium on metabolic phenotyping (MAP/UK) [J]. *Nature Protocols*, 2023, 18(4): 1017–1027.
- [27] Patti G J, Yanes O, Siuzdak G. Innovation: metabolomics: the apogee of the omics trilogy [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2012, 13(4): 263–269.
- [28] Rivas-Ubach A, Sardans J, Hódar J A, et al. Close and distant: contrasting the metabolism of two closely related subspecies of Scots pine under the effects of folivory and summer drought [J]. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(21): 8976–8988.
- [29] Rissanen K, Hölttä T, Bäck J, et al. Drought effects on carbon allocation to resin defences and on resin dynamics in old-grown Scots pine [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2021, 185: 104410.
- [30] Basile S, Stříbrská B, Kalyniukova A, et al. Physiological and biochemical changes of *Picea abies* (L.) during acute drought stress and their correlation with susceptibility to *Ips typographus* (L.) and *I. duplicatus* (Sahlberg) [J]. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2024, 7: 1436110.
- [31] Yu C N, Luo X J, Zhan X R, et al. Comparative metabolomics reveals the metabolic variations between two endangered *Taxus* species (*T. fuana* and *T. yunnanensis*) in the Himalayas [J]. *BMC Plant Biology*, 2018, 18: 197.
- [32] 陶然, 张珂. 基于 PDSI 的 1982—2015 年我国气象干旱特征及时空变化分析 [J]. *水资源保护*, 2020, 36(5): 50–56.
- Tao R, Zhang K. PDSI-based analysis of characteristics and spatiotemporal changes of meteorological drought in China from 1982 to 2015 [J]. *Water Resources Protection*, 2020, 36(5): 50–56.
- [33] He J, Yang X, Li Z, et al. Spatiotemporal variations of meteorological droughts in China during 1961–2014: an investigation based on multi-threshold identification [J]. *International Journal of Disaster Risk Science*, 2016, 7(1): 63–76.
- [34] 石仁娜·加汗, 张同文, 喻树龙, 等. 天山不同海拔雪岭云杉径向生长对气候变化的响应 [J]. *干旱区研究*, 2021, 38(2): 327–338.
- Shirena J, Zhang T W, Yu S L, et al. Response of *Picea schrenkiana* to climate change at different altitudes in Tianshan Mountains [J]. *Arid Zone Research*, 2021, 38(2): 327–338.
- [35] 彭正兵, 李新建, 张瑞波, 等. 不同去趋势方法的新疆东天山高低海拔雪岭云杉树轮宽度年表对气候的响应 [J]. *生态学报*, 2019, 39(5): 1595–1604.
- Peng Z B, Li X J, Zhang R B, et al. The response of tree-ring chronologies of Schrenk spruce (*Picea schrenkiana* Fisch. et Mey.) to climate change at high- and low-elevations of the eastern Tianshan Mountains, Xinjiang, using different detrending methods [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(5): 1595–1604.
- [36] Holmes R L, Adams R K, Fritts H C. Tree-ring chronologies of western North America: California, eastern Oregon and northern Great basin with procedures used in the chronology development work including users manuals for computer programs COFECHA and ARSTAN[M]. Tucson: Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, 1986.
- [37] 张晴, 于瑞德, 郑宏伟, 等. 天山东部不同海拔西伯利亚落叶松对气候变暖的响应分析 [J]. *植物研究*, 2018, 38(1): 14–25.
- Zhang Q, Yu R D, Zheng H W, et al. Response analysis of *Larix sibirica* to climate warming at different elevations in the eastern Tianshan Mountains [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2018, 38(1): 14–25.
- [38] Broeckling C D, Beger R D, Cheng L L, et al. Current practices in LC-MS untargeted metabolomics: a scoping review on the use of pooled quality control samples [J]. *Analytical Chemistry*, 2023, 95(51): 18645–18654.
- [39] McKenzie J S, Donarski J A, Wilson J C, et al. Analysis of complex mixtures using high-resolution nuclear magnetic resonance spectroscopy and chemometrics [J]. *Progress in Nuclear Magnetic Resonance Spectroscopy*, 2011, 59(4): 336–359.
- [40] 赖瑞联, 吴如健, 赖钟雄. 植物类黄酮的分类、药理活性及其生物合成调控研究进展 [J]. *东南园艺*, 2024, 12(2): 81–99.
- Lai R L, Wu R J, Lai Z X. Research progress on classification, pharmacological activities, and biosynthesis regulation of plant flavonoids [J]. *Southeast Horticulture*, 2024, 12(2): 81–99.
- [41] Mader M, Liesebach H, Kersten B. Drought stress-induced *Picea abies* transcriptome changes in the context of functional interactions [J]. *Silvae Genetica*, 2023, 72(1): 163–175.
- [42] Zhang X T, Gao X L, Liu B, et al. Transcriptome and metabolome reveal the primary and secondary metabolism changes in *Larix gmelinii* seedlings under abiotic stress [J]. *BMC Plant Biology*, 2024, 24(1): 1128.
- [43] Ackah M, Shi Y S, Wu M M, et al. Metabolomics response to drought stress in *Morus alba* L. variety Yu-711 [J]. *Plants*, 2021,

- 10(8): 1636.
- [44] Hahlbrock K, Scheel D. Physiology and molecular biology of phenylpropanoid metabolism [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1989, 40: 347–369.
- [45] Wu C, Wang Y, Sun H G. Targeted and untargeted metabolomics reveals deep analysis of drought stress responses in needles and roots of *Pinus taeda* seedlings [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 13: 1031466.
- [46] Yan S J, Liu Q, Li W Y, et al. Raffinose family oligosaccharides: crucial regulators of plant development and stress responses [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2022, 41(4): 286–314.
- [47] 曾韦珊, 黄林旺, 陈曼钰, 等. 火炬松针叶与树皮代谢组比较分析 [J]. *林业与环境科学*, 2022, 38(1): 51–61.
- Zeng W S, Huang L W, Chen M Y, et al. Comparative analysis of metabolomics between needles and bark of *Pinus taeda* [J]. *Forestry and Environmental Science*, 2022, 38(1): 51–61.
- [48] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827.
- [49] 王钊颖, 陈晓萍, 程英, 等. 武夷山 49 种木本植物叶片与细根经济谱 [J]. *植物生态学报*, 2021, 45(3): 242–252.
- Wang Z Y, Chen X P, Cheng Y, et al. Leaf and fine root economics spectrum across 49 woody plant species in Wuyi Mountains [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(3): 242–252.
- [50] Song Y J, Sterck F J, Poorter L. Drought resilience of conifer species is driven by leaf lifespan but not by hydraulic traits [J]. *New Phytologist*, 2022, 234(3): 927–942.
- [51] Reich P B. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto [J]. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275–301.
- [52] Hikosaka K, Onoda Y, Kitajima K. Leaf economics of deciduous and evergreen plants: how do they exhibit trait optimization under resource variations and environmental constraints [J]. *Oecologia*, 2025, 207: 99.
- [53] Liu J L, Cheng F Y, Commene R, et al. Quantifying an overlooked deciduous-needleleaf carbon sink at the southern margin of the central-Siberian permafrost zone [J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2023, 128(3): e2022JG006845.
- [54] O’Brien M J, Valtat A, Abiven S, et al. The role of soluble sugars during drought in tropical tree seedlings with contrasting tolerances [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2020, 13(4): 389–397.
- [55] Krasensky J, Jonak C. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(4): 1593–1608.

(责任编辑 吴娟 范娟
责任编辑 卢孟柱)