北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

干旱及复水条件下侧柏幼苗可溶性糖含量与光合生理特性

杨新兵 田梦 鲁绍伟 李少宁 徐晓天 李斌 刘畅 赵娜

Soluble sugar content and physiological characteristics of *Platycladus orientalis* seedlings under drought and rewatering conditions

Yang Xinbing, Tian Meng, Lu Shaowei, Li Shaoning, Xu Xiaotian, Li Bin, Liu Chang, Zhao Na

引用本文:
杨新兵, 田梦, 鲁绍伟, 李少宁, 徐晓天, 李斌, 刘畅, 赵娜. 干旱及复水条件下侧柏幼苗可溶性糖含量与光合生理特性[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(8):96–108. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250381
Yang Xinbing, Tian Meng, Lu Shaowei, Li Shaoning, Xu Xiaotian, Li Bin, Liu Chang, Zhao Na. Soluble sugar content and physiological characteristics of *Platycladus orientalis* seedlings under drought and rewatering conditions[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(8):96–108. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250381

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250381

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

刺槐苗木碳水生理参数对长期干旱及复水的响应变化

Changes in response of carbon and water physiological parameters of *Robinia pseudoacacia* seedlings to long–term drought and rehydration

北京林业大学学报, 2023, 45(8): 43–56. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220096

保水剂用量对胡杨幼苗生长、光合特性和抗逆生理的影响

Effects of super absorbent polymer dosage on growth, photosynthetic characteristics and stress–resistance physiology of *Populus euphratica* seedlings

北京林业大学学报, 2022, 44(3): 36–44. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210300

干旱胁迫及复水后84K杨栓塞修复及其他水力学特性的研究

Hydraulic characteristics and embolism repair of *Populus alba* × *P. glandulosa* after drought stress and rehydration

北京林业大学学报, 2021, 43(7): 22–30. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200165

沙棘形态和光合系统对干旱、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

3种玉兰幼苗生长和生理特性对干旱胁迫的响应

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

典型黑土区不同水土保持树种的非结构性碳水化合物特征及种间差异

Non–structural carbohydrate allocation and interspecific differences of different soil and water conservation tree species in typical black soil region

北京林业大学学报, 2021, 43(10): 1–8. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210233

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250381

干旱及复水条件下侧柏幼苗可溶性糖含量与光合生理特性

杨新兵[1] 田 梦[1] 鲁绍伟[2,3] 李少宁[2,3] 徐晓天[2,3]
李 斌[2,3] 刘 畅[1] 赵 娜[2,3]

（1. 河北农业大学林学院，河北 保定 071001；2. 北京市农林科学院林业果树研究所，北京 100093；
3. 国家林业和草原局北京燕山森林生态系统国家定位观测研究站，北京 100093）

摘要:【目的】量化干旱及复水过程中侧柏幼苗可溶性糖含量及光合生理特性的动态变化，解析不同水分条件下可溶性糖及其组分与光合生理特性的相关关系，以期为科学规划干旱气候下北京地区绿化树种以及旱后植被恢复与重建提供科学依据与理论支撑。**【方法】**基于预实验确定的生理萎蔫点，以北京地区侧柏幼苗为材料，设置逐步干旱（TD，取样于干旱第 0、2、6、10、15、18 天）、旱后复水（TW，取样于旱后复水第 3、5、10、13、17、25 天）试验组与对照组（CK，维持 80% ~ 90% 田间持水量）；同步监测土壤体积含水量与叶水势以量化各节点胁迫强度，于关键节点测定光合、荧光参数及各器官可溶性糖及其组分含量；通过恢复度指数量化旱后修复程度，并运用 Pearson 相关分析解析糖−光合关联随水分条件的动态转变。**【结果】**（1）光合生理指标在干旱及复水过程中呈显著阶段响应特征。干旱阶段，侧柏光合生理指标均在干旱中期（TD_6 ~ TD_{10}）达到峰值后降低；复水后胞间 CO_2 浓度（C_i）、蒸腾速率（T_r）及荧光参数率先恢复，净光合速率（A_n）、气孔导度（G_s）随后恢复。（2）可溶性糖及其组分的器官分配存在明显的干旱响应差异。干旱阶段，叶可溶性糖及其组分含量增加（总糖提高 247.7%、葡萄糖提高 203.6%、果糖提高 264.9%），小枝、主干降低，光合产物优先向叶片分配；地下器官可溶性糖及其组分含量均呈先升后降趋势。从糖组分看，地上、地下器官蔗糖占比均较低，葡萄糖、果糖占比均较高，蔗糖合成与运输受抑，主要依赖葡萄糖、果糖进行渗透调节。旱后复水阶段，除蔗糖和主干葡萄糖外，地上器官及地下器官糖含量均在第 3 天恢复至 CK。（3）可溶性糖与光合生理特性的相关性随水分条件发生方向性转变。干旱阶段，叶蔗糖与 A_n、G_s 呈显著负相关（$P < 0.05$）；除蔗糖外，细根可溶性糖及其组分与 G_s 呈正相关，根系糖含量变化与气孔导度协同；旱后复水阶段，叶蔗糖含量与 G_s 转为正相关，蔗糖回升伴随气孔导度恢复；叶、小枝、粗根可溶性总糖、葡萄糖以及小枝、主干、粗根果糖与最大光化学效率（F_v/F_m）呈显著负相关（$P < 0.05$），糖含量变化伴随光系统修复。**【结论】**侧柏通过光合生理的阶段性调整与可溶性糖的器官分配重塑以应对水分胁迫。干旱阶段光合碳优先向叶片集中，葡萄糖和果糖主导渗透调节；复水后光合、荧光参数恢复进程存在差异，气孔导度与蔗糖代谢同步回升。本研究揭示了侧柏在水分胁迫下的生理适应机制，可为北京地区侧柏林水分管理与旱后植被恢复提供理论依据。

关键词：侧柏；干旱；复水；可溶性糖；光合能力；水分管理；旱后植被恢复

中图分类号：S791.38 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2026)08−0096−13

引文格式：杨新兵，田梦，鲁绍伟，等. 干旱及复水条件下侧柏幼苗可溶性糖含量与光合生理特性［J］. 北京林业大学学报，2026，48(8)：96−108. Yang Xinbing, Tian Meng, Lu Shaowei, et al. Soluble sugar content and physiological characteristics of *Platycladus orientalis* seedlings under drought and rewatering conditions［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(8): 96−108.

Soluble sugar content and physiological characteristics of *Platycladus orientalis* seedlings under drought and rewatering conditions

Yang Xinbing[1] Tian Meng[1] Lu Shaowei[2,3] Li Shaoning[2,3] Xu Xiaotian[2,3]
Li Bin[2,3] Liu Chang[1] Zhao Na[2,3]

收稿日期：2025−10−09 **修回日期：**2025−11−18

基金项目：北京市农林科学院林业果树研究所基金项目（LGSSZJJ202508），国家自然科学基金面上项目（32571805）。

第一作者：杨新兵，副教授。主要研究方向：水土保持、林业生态工程。Email：yangxinbiing2021@126.com 地址：071001 河北省保定市莲池区乐凯南大街 2596 号河北农业大学林学院。

责任作者：赵娜，副研究员。主要研究方向：森林生态系统结构与功能。Email：zhaona1019@126.com 地址：100093 北京市农林科学院林业果树研究所。

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

(1. College of Forestry, Hebei Agriculture University, Baoding 071001, Hebei, China;
2. Institute of Forestry and Pomology, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100093, China;
3. Beijing Yanshan Forest Ecosystem Research Station, National Forest and Grassland Administration, Beijing 100093, China)

Abstract: [**Objective**] This study aimed to quantify the dynamic changes in soluble sugar content and photosynthetic physiological characteristics of *Platycladus orientalis* seedlings during progressive drought and subsequent rewatering, and to elucidate the correlations between soluble sugars (and their components) and photosynthetic traits under different water conditions. The findings are expected to provide scientific basis and theoretical support for scientifically planning greening tree species in Beijing under drought climate and for post-drought vegetation restoration and reconstruction. [**Method**] Based on the physiological wilting point identified in preliminary experiments, *P. orientalis* seedlings in the Beijing area were subjected to progressive drought (TD, sampled on the 0, 2nd, 6th, 10th, 15th, and 18th days), post-drought rewatering (TW, sampled on the 3rd, 5th, 10th, 13th, 17th, and 25th days), and control (CK, maintained at 80%−90% field capacity). Soil volumetric water content and leaf water potential were synchronously monitored to quantify stress intensity at each sampling node. At critical nodes, photosynthetic and chlorophyll fluorescence parameters were measured, and soluble sugars and their components were determined in various organs. A recovery index was established to quantify post-drought restoration, and Pearson correlation analysis was used to reveal the dynamic shift in sugar-photosynthesis relationships under different water conditions. [**Result**] (1) Photosynthetic physiological indices showed significant stage-responsive characteristics during the drought and rewatering phases. During the drought phase, photosynthetic indices of *P. orientalis* peaked at mid-drought (TD_6−TD_{10}) and then declined. During the rewatering phase, intercellular CO_2 concentration (C_i), transpiration rate (T_r), and chlorophyll fluorescence parameters recovered first, followed by net photosynthetic rate (A_n) and stomatal conductance (G_s). (2) Organ-specific allocation of soluble sugars and their components exhibited marked drought-responsive differences. During the drought phase, leaf soluble sugar and its component contents increased (total sugars increased by 247.7%, glucose by 203.6%, and fructose by 264.9%), while those in twigs and stems decreased, indicating that photosynthates were preferentially allocated to leaves. Underground organs showed an initial increase followed by a decrease in soluble sugar and component contents. Regarding sugar components, the proportion of sucrose was relatively low in both aboveground and belowground organs, whereas glucose and fructose proportions were high, suggesting that sucrose synthesis and transport were inhibited and that osmotic adjustment mainly relied on glucose and fructose. During the rewatering phase, except for sucrose, sugar contents in aboveground and underground organs recovered to CK levels by day 3. (3) The correlations between soluble sugars and photosynthetic physiological characteristics underwent directional shifts with changing water conditions. During the drought phase, leaf sucrose was significantly negatively correlated with A_n and G_s ($P < 0.05$); except for sucrose, soluble sugars and their components in fine roots were positively correlated with G_s, indicating that root sugar changes were coordinated with stomatal conductance. During the rewatering phase, leaf sucrose content shifted to a positive correlation with G_s, with sucrose recovery accompanying stomatal conductance restoration. Soluble total sugars and glucose in leaves, twigs, and coarse roots, as well as fructose in twigs, stems, and coarse roots, were significantly negatively correlated with maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) ($P < 0.05$), with sugar changes accompanying photosystem repair. [**Conclusion**] *P. orientalis* copes with water stress through stage-specific adjustments in photosynthetic physiology and reorganization of soluble sugar allocation among organs. During the drought phase, photosynthetic carbon is preferentially concentrated in leaves, with glucose and fructose dominating osmotic adjustment; during the rewatering phase, recovery of photosynthetic and chlorophyll fluorescence parameters proceeds at different rates, while stomatal conductance and sucrose metabolism recover in tandem. This study reveals the physiological adaptation mechanisms of P. orientalis under water stress, providing a theoretical basis for water management and post-

drought vegetation restoration of Platycladus forests in Beijing.

Key words: *Platycladus orientalis*; drought; rehydration; soluble sugar; photosynthetic capacity; water management; post-drought vegetation restoration

全球气候变化背景下，干旱事件频发，已成为影响植物生长和发育的主要非生物胁迫[1]。干旱胁迫发生时，植物会调控自身气孔开闭来平衡自身的水分需求，但同时限制了 CO_2 供应，导致净光合速率、气孔导度等气体交换参数下降，进而削弱植物的生长发育[2]。更为关键的是，复水后植物形态与生理功能的恢复并非瞬时完成，而是呈现明显的滞后性，植物通过激活修复机制，在形态、生理生化等方面会发生一系列适应性变化，其恢复速度和程度是衡量植物恢复能力的关键指标。Zhang 等研究[2]表明，轻中度干旱造成的损伤在复水后可被部分甚至完全修复，但重度胁迫下植物形态与生理功能的恢复通常需要一定时间。综上，研究植物对干旱及复水的响应，对理解其逆境适应策略具有重要意义。

可溶性糖不仅是植物代谢和碳转运的关键物质，还参与渗透调节，其在干旱条件下的积累有助于维持细胞水分平衡和膨压，提升植物的抗旱性[3]。干旱胁迫下，植物体内可溶性糖的储存、运输与分配格局会发生显著变化。王凯等研究[4]表明，干旱初期植物通常通过积累可溶性糖（葡萄糖、果糖和蔗糖）以降低细胞水势，维持膨压，增强渗透调节能力。然而随着干旱胁迫加剧，不同器官中糖组分的变化趋势出现分异。邹青勤研究[5]表明，叶片中葡萄糖和果糖含量可能持续上升以强化渗透保护，而蔗糖含量因运输受阻而下降，根系中糖含量则可能通过糖含量的阶段性积累增强吸水能力 。而复水后可溶性糖及其组分的恢复速度与分配格局亦存在器官差异，地上器官可溶性糖及其组分含量通常较快恢复，而细根恢复相对滞后，体现出碳分配在旱后修复中的策略性调整[6]。这些变化反映了植物在不同水分条件下通过调节糖代谢实现生理适应的动态过程。

更为关键的是，可溶性糖作为植物感知环境的“糖信号”，其含量波动在不同水分条件下与光合、荧光参数存在密切关联，且这种关联随水分条件变化呈现阶段性特征。干旱初期可溶性糖及其组分的积累可能有助于维持渗透平衡，缓解气孔限制对光合作用的影响[7]。随着胁迫持续，相关关系发生转变，可溶性糖及其组分的进一步积累可能与光系统 II（PSII）效率下降、电子传递链活性减弱等荧光参数变化相互耦合[8]。而在持续干旱条件下，糖分的进一步积累常伴随 PSII 光化学效率的降低与电子传递链活性的减弱，反映出碳代谢与光能转化在胁迫加深时的协同响应机制[9]。研究表明，复水阶段可溶性糖及其组分的变化与气孔行为的恢复及 PSII 功能的重建存在显著相关性，例如，蔗糖含量与气孔导度的同步上升，可能与其参与调控气孔重新开放的过程有关[10]。而可溶性糖中某些糖类与最大光化学效率（F_v/F_m）之间的负相关关系，表明糖含量的变化和光系统的修复并非简单的同步关系，可能反映了其优先参与渗透调节，而光合系统的完全恢复存在响应滞后[10]。这些现象共同表明，可溶性糖与光合荧光生理特征的协同变化是植物响应水分胁迫及恢复的重要表现。然而，现有研究多集中于单一胁迫或单一恢复阶段，关于逐步干旱至旱后复水全过程中可溶性糖各组分与光合荧光参数动态关联的研究仍较缺乏。因此，需要进一步研究逐步干旱至旱后复水过程中植物各器官可溶性糖及其组分含量与生理指标之间的动态关联，这有助于揭示气候变化对植物生长的影响以及植物在生理生态过程中的响应与适应机制。

侧柏（*Platycladus orientalis*）是北京市的主要绿化树种，其人工林面积占全市乔木林总面积的 20.2%，森林总面积的 17.5%，在防风固沙、水土保持及城市生态屏障构建中发挥着不可替代的作用[11]。近年来，随着干旱事件频发，侧柏光合生产力下降、生长受抑及旱后恢复缓慢等问题日益突出，直接威胁其生态服务功能的持续发挥。因此，本研究以侧柏 3 年生盆栽幼苗为供试材料，设置自然干旱与旱后复水处理，通过测定侧柏幼苗在干旱及复水过程中器官可溶性糖含量、光合、荧光等参数指标，拟厘清自然干旱–旱后复水过程中侧柏幼苗可溶性糖及其组分的含量与器官分配模式，探讨可溶性糖及其组分与光合、荧光特性间相互关系及其随土壤水分变化的规律，旨在揭示北京地区典型树种侧柏幼苗应对干旱胁迫的生理生态适应机制，为旱后植被恢复提供科学依据与理论支撑。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于北京市农林科学院林业果树研究所（39°59′35″N，116°13′13″E）。该区域气候类型属于温带大陆性季风气候，降水季节分配不均匀，多年平均降水量为 570.16 mm，降水量集中于 6—8 月份。年均日照时长为 2 000 ~ 2 800 h，春秋时间较短，冬夏

时间较长，年均温 12.43 ℃，日均温度为 15 ℃，年平均空气相对湿度为 56%。研究区属暖温带半湿润区森林褐土地带，土壤类型以棕壤土和褐土为主，地带性植被为温带夏绿阔叶林，常见树种有侧柏、栓皮栎（*Quercus variabilis*）、油松（*Pinus tabuliformis*）、垂柳（*Salix babylonica*）等。

以北京地区 3 年生侧柏幼苗为材料，选取北京西山原状土壤，按相同容重回填至直径 35 cm、高 35 cm 的花盆中。每盆栽植 1 株规格一致、长势良好的幼苗，移栽后置于遮雨棚内，充分浇水至土壤田间持水量，促进缓苗。试验在遮雨棚内进行，以排除自然降雨的干扰。棚内的空气温度与湿度条件均与外界自然环境保持相近。此外，采用环刀法测定了盆栽土壤的关键物理参数，具体结果为土壤容重 1.44 g/cm^3，孔隙度 45.72%，以及土壤田间持水量 25.3%。

1.2　研究方法

1.2.1　试验设计

为了系统解析侧柏从适宜水分到干旱胁迫再到旱后恢复连续过程中的生理响应规律，需构建完整水分梯度的试验方案，并明确关键水分节点。本研究首先于 2019 年 7 月正式试验开始前 15 天开展预实验，旨在确定侧柏幼苗在干旱胁迫下的生理萎蔫点，为后续实验的水分控制提供关键参数。实验开始前，首先对侧柏幼苗进行缓苗处理，待其适应生长环境后，选取生长状况良好且长势基本一致的 10 株幼苗。在预实验初期，对所有选定幼苗进行充分灌溉，使土壤体积含水量（SWC）维持在田间持水量（25.3%）的 80% ~ 90%，以此作为水分充足状态下的参照基准。同时测定该状态下侧柏幼苗的叶水势为 −1.29 MPa，该数值为萎蔫前水平[12]。随后停止灌溉，进行自然干旱胁迫。当侧柏幼苗出现萎蔫症状时，同步测量叶水势以及土壤体积含水量，此时叶水势已显著下降至−3.6 MPa，土壤体积含水量亦降至 9.8%，该水分状态被确认为侧柏幼苗的萎蔫点[12]。随后立即复水，恢复灌溉至土壤田间持水量的 80% ~ 90%。本预实验所获取的萎蔫前水平及萎蔫点数据为后续正式实验中判断水分胁迫程度提供了关键依据。

正式试验设置逐步干旱（TD）、旱后复水（TW）与正常供水对照（CK）3 个处理。所有处理均使用 MP-508 便携式土壤水分速测仪监测 20 ~ 30 cm 土层土壤体积含水量，每次测量重复 3 次。TD 组为将全部 36 株幼苗首次灌溉至土壤田间持水量的 80% ~ 90%，然后停止供水，进行自然干旱胁迫。以预实验所得萎蔫点叶水势为主要判定依据，结合顶端新叶初现萎蔫的形态特征，叶水势达到萎蔫点（−3.6 MPa）以及土壤体积含水量为 9.8% 时确定为侧柏干旱终点。并根据预试验中土壤逐步干旱和旱后复水各阶段的土壤体积含水量，分别于干旱第 0 天（TD_0）、第 2 天（TD_2）、第 6 天（TD_6）、第 10 天（TD_{10}）、第 15 天（TD_{15}）、第 18 天（TD_{18}），各选取 3 株进行光合生理指标与可溶性糖及其组分含量的采样与测定，共取样 18 株。逐步干旱阶段结束后，立即将剩余的 18 株幼苗复水至土壤田间持水量的 80% ~ 90%，于土壤 20 ~ 30 cm 处定期测定土壤体积含水量并补水，以维持土壤田间持水量的 80% ~ 90%。直到植物叶水势恢复至萎蔫前水平（−1.29 MPa）且叶片形态恢复延展性时结束复水过程。分别于复水第 3 天（TW_{21}）、第 5 天（TW_{23}）、第 10 天（TW_{28}）、第 13 天（TW_{31}）、第 17 天（TW_{35}）、第 25 天（TW_{43}）各选取 3 株进行采样与测定，共取样 18 株。CK 组全程实时监测土壤体积含水量，进行动态补水，以维持土壤田间持水量的 80% ~ 90%，其采样与 TD、TW 组关键节点同步，分别于干旱初期（TD_0）、干旱末期（TD_{18}）和复水末期（TW_{43}）各取样 6 株，共计 18 株。

1.2.2　光合生理指标测定

光合参数可表征叶片光合固碳能力，荧光参数能够反映光系统 II（PSII）功能状况。同步获取这两类参数，才能完整反映侧柏在干旱及复水过程中光合功能的变化过程、受抑程度及修复速度，从而为后续分析可溶性糖与光合性能的关系提供依据[13]。基于此，光合参数使用 CI-340 超轻型便携式光合测定仪，于晴朗无云日上午 9：00—11：00 选取植株中上部生长良好且完全展开的叶片，测定净光合速率（A_n，μmol/(m^2·s)）、胞间 CO_2 浓度（C_i，μmol/mol）、蒸腾速率（T_r，mol/(m^2·s)）和气孔导度（G_s，mol/(m^2·s)）；荧光参数使用 Handy PEA 高速连续激发式荧光仪同步测定，包括最大光化学效率（F_v/F_m）、吸收光能的光合性能指数（PI_{ABS}）、PSII 反应中心电子传递概率（ψ_o）及电子传递量子效率（φE_o）。上述参数的动态变化直接反映了侧柏光合碳同化对水分变化的敏感程度及恢复快慢[14]。

然而，上述光合与荧光指标单位不同，数值范围各异，直接比较其旱后恢复快慢并不直观，因此需要建立统一的恢复程度量化标准。基于此，本研究引入干旱复水后的恢复度指数（R_d）进行量化，以数值大小表征各参数在复水后的恢复状况。该指数为评价侧柏旱后光合修复能力提供了量化比较的基础。公式如下。

$$R_d = X_T / X_C \tag{1}$$

式中：X_T 表示复水后的参数值，X_C 表示对照组的参数值。R_d 越接近 1，表明恢复越充分。R_d 主要用于

横向比较不同参数间恢复程度[15]。

1.2.3 可溶性糖各组分含量测定

干旱及复水过程中，不同器官可溶性糖含量及其组分比例的变化，可直观反映植物碳资源分配格局与渗透调节适应策略，是侧柏适应水分胁迫的重要机制。因此，要探究侧柏在不同水分条件下的碳分配规律，需明确各器官可溶性总糖（soluble sugars，SS）及葡萄糖（glucose，Gl）、果糖（fructose，Fr）、蔗糖（sucrose，Su）的含量变化。基于此，本研究采用高效液相色谱外标法分别测定侧柏幼苗叶、小枝、主干、粗根（直径 ≥ 2 mm）和细根（直径 < 2 mm）器官中的可溶性糖各组分含量，分别配制系列浓度的 3 种糖组分标准品溶液，在相同色谱条件下进行分析，绘制标准曲线，依此对样品中各组分进行定性及定量分析[16]。可溶性糖含量的变化主要反映了碳库的盈亏，而各糖组分占可溶性总糖的比例变化，可反映碳调配方向的转变。基于此，本研究计算各糖组分占比，以明确干旱及复水过程中侧柏各器官糖组分分配的变化规律。

1.3 数据分析

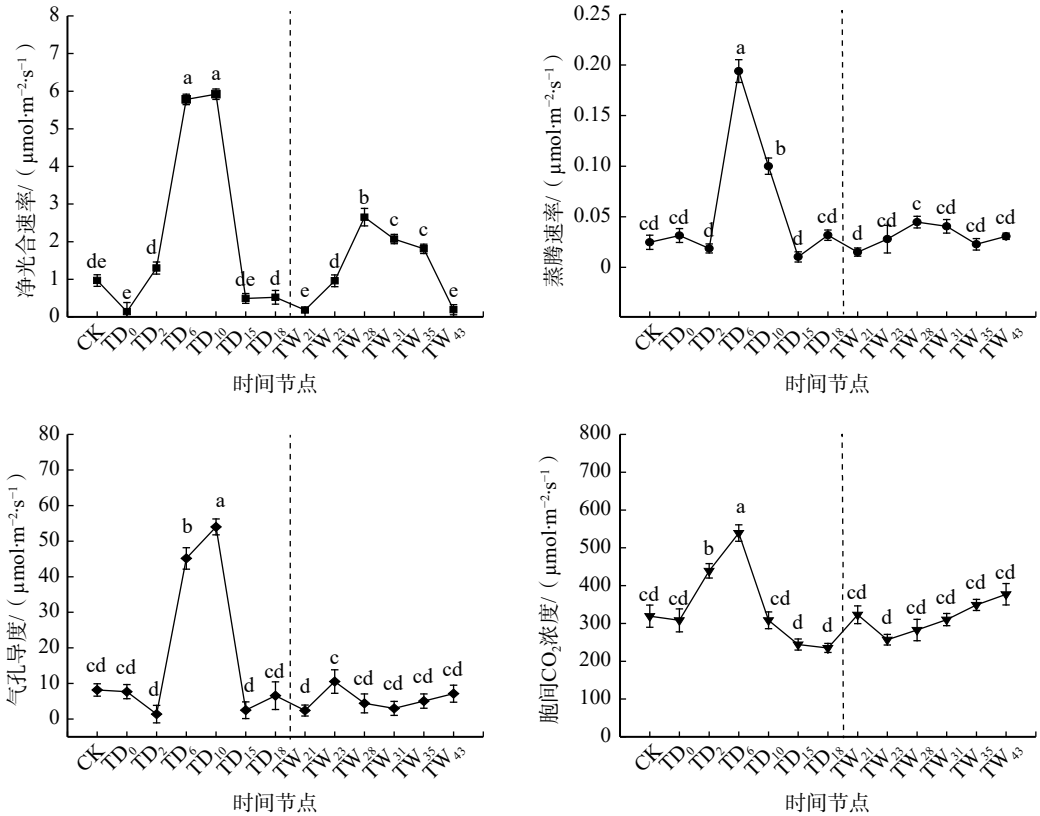
为明确不同水分处理下侧柏光合生理与可溶性糖变化特征的阶段性差异，并揭示碳分配与光合功能间的关联，本研究对光合参数、荧光参数及可溶性糖含量等指标进行单因素方差分析（one-way ANOVA）；并分别对干旱阶段与复水阶段的可溶性糖及其组分与光合、荧光参数进行 Pearson 相关分析。所有数据统计分析采用 SPSS 软件完成，图表绘制采用 Origin 2021 和 Excel 2017。

2 结果与分析

2.1 干旱、复水对侧柏幼苗光合生理特性的影响

2.1.1 干旱、复水对侧柏幼苗光合参数的影响

图 1 显示：在逐步干旱阶段，侧柏各光合参数随干旱进程呈阶段性变化，但响应快慢并不一致。侧柏净光合速率（A_n）、气孔导度（G_s）对轻度水分下降响应最为敏感，在干旱第 10 天（TD_{10}）达到峰值，为 CK 的 8.27 倍、6.62 倍；蒸腾速率（T_r）、胞间 CO_2 浓度（C_i）响应更快，在干旱第 6 天（TD_6）达到峰值，为 CK 的 9.5 倍、1.68 倍（$P < 0.05$），这说明轻中度干旱下侧柏光合能力出现短暂激发，但不同参数激发的时机不同。随后 4 个光合参数均在干旱末期（TD_{15}、TD_{18}）骤降后保持稳定，表明侧柏幼苗的光合参数在重度干旱下已受到显著抑制。旱后复水阶段，侧柏 C_i、T_r 在复水第 3 天（TW_{21}）即恢复至 CK；A_n、G_s 分



不同小写字母表示不同处理间差异显著（$P < 0.05$）。CK是正常供水对照，TD_0、TD_2、TD_6、TD_{10}、TD_{15}、TD_{18}分别代表干旱第0、2、6、10、15、18天，TW_{21}、TW_{23}、TW_{28}、TW_{31}、TW_{35}、TW_{43}分别代表复水第3、5、10、13、17、25天。下同。

图 1 干旱−复水条件下侧柏光合参数的变化

Fig. 1 Changes in photosynthetic parameters of *P. orientalis* under drought-rewatering conditions

别在复水第 5 天(TW_{23})恢复至 CK。为明确各参数恢复程度的差异，以恢复度指数(R_d)进一步比较。C_i 稳定于 1.0 附近，T_r 从 TW_{21} 起迅速回升并超越 CK，二者恢复程度均优于同期 A_n、G_s，水分输导优先重建；而 A_n、G_s 在 TW_{21} 最低，此后逐步回升，恢复进程相对滞后(表 1)。

2.1.2　干旱、复水对侧柏幼苗荧光参数的影响

图 2 显示：逐步干旱阶段侧柏荧光参数呈阶段性波动，最大光化学效率(F_v/F_m)、吸收光能的光合性能指数(PI_{ABS})对轻度水分下降响应敏感，在干旱第 10 天(TD_{10})达到峰值($P < 0.05$)。而 PSII 反应中心电子传递概率(ψ_o)、电子传递量子效率(φE_o)响应更快，在干旱第 6 天(TD_6)即达到低谷值，说明 ψ_o、φE_o 更易受水分下降影响，较早受到抑制。至干旱末期，F_v/F_m 降至 CK，同时 PI_{ABS} 显著低于 CK，减弱幅度大于 F_v/F_m、ψ_o 及 φE_o。旱后复水阶段 F_v/F_m、PI_{ABS}、ψ_o、φE_o 均在复水第 3 天(TW_{21})恢复至 CK。从恢复度指数(R_d)看，F_v/F_m、ψ_o、φE_o 自 TW_{21} 起迅速回升并围绕 1.0 小幅波动，但 PI_{ABS} 恢复不稳定，于 TW_{28} 和 TW_{35} 两次降至低谷，直至复水第 25 天(TW_{43})稳定恢复(表 2)。

表 1　旱后复水条件下侧柏光合参数的恢复度

Tab. 1　Recovery degree of *P. orientalis* photosynthetic parameters under post-drought rewatering conditions

时间节点	净光合速率(A_n)	气孔导度(G_s)	蒸腾速率(T_r)	胞间CO_2浓度(C_i)
TW_{21}	0.10	0.29	0.75	1.01
TW_{23}	0.52	1.29	1.40	0.80
TW_{28}	1.43	0.54	2.24	0.89
TW_{31}	0.81	0.37	2.03	0.97
TW_{35}	0.87	0.62	1.14	1.09
TW_{43}	0.10	0.88	1.54	1.18

2.2　干旱、复水对侧柏幼苗可溶性糖组分含量特征的影响

2.2.1　干旱、复水对侧柏幼苗可溶性总糖含量特征的影响

图 3 显示：侧柏各器官可溶性总糖(SS)含量对干旱及复水的响应存在明显分异。逐步干旱阶段，叶片对干旱的响应最为敏感，随干旱时长增加而增加，末期(TD_{18})达到最高，较 CK 提高 247.7%。这表明干旱下侧柏将 SS 优先保留于叶片，以维持光合与渗透调节。小枝和主干则呈消耗趋势，含量持续下降，分别在干旱第 10、15 天(TD_{10}、TD_{15})达到最小，较 CK 分别降低了 72.7%、21.5%，暗示着枝干糖分被动员，向叶片和根系转移。粗根、细根 SS 含量均呈先增加后减少的趋势，分别在干旱第 6、10 天(TD_6、TD_{10})达到峰值后显著降低($P < 0.05$)，但在干旱末期仍高于或接近 CK。至干旱末期，除小枝外，叶片、主干、地下器官 SS 含量均高于或接近 CK，这表明侧柏在干旱进程中已通过自身碳代谢调整维持糖储备。进入旱后复水阶段后，各器官 SS 含量基本维持干旱末期水平，未见显著波动，说明侧柏依托干

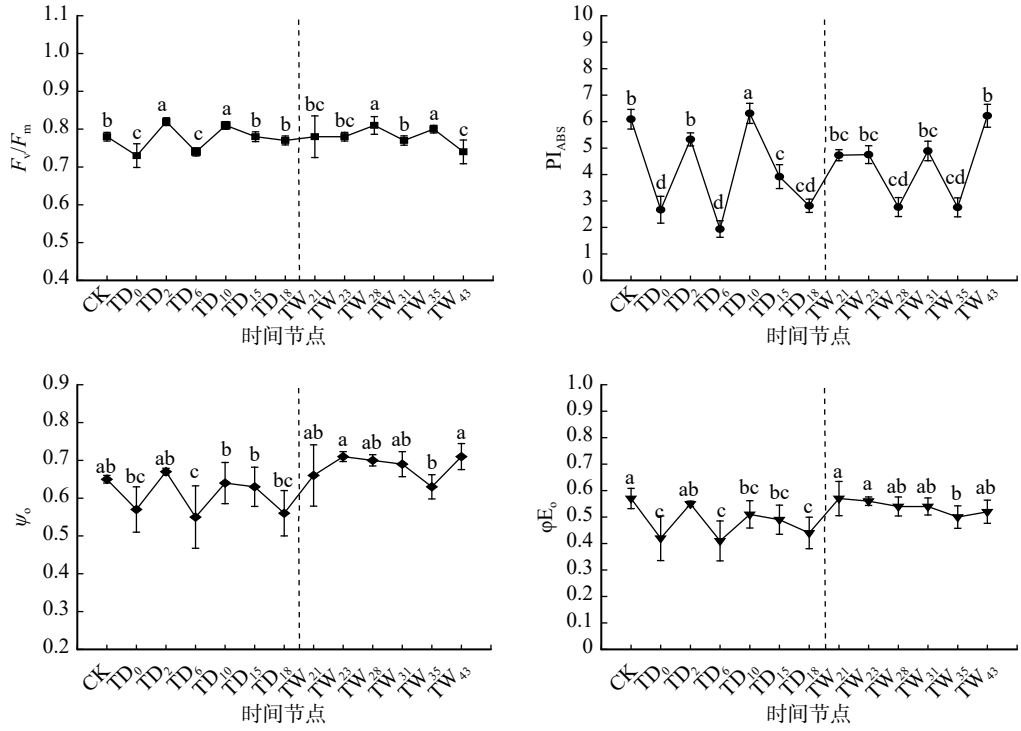


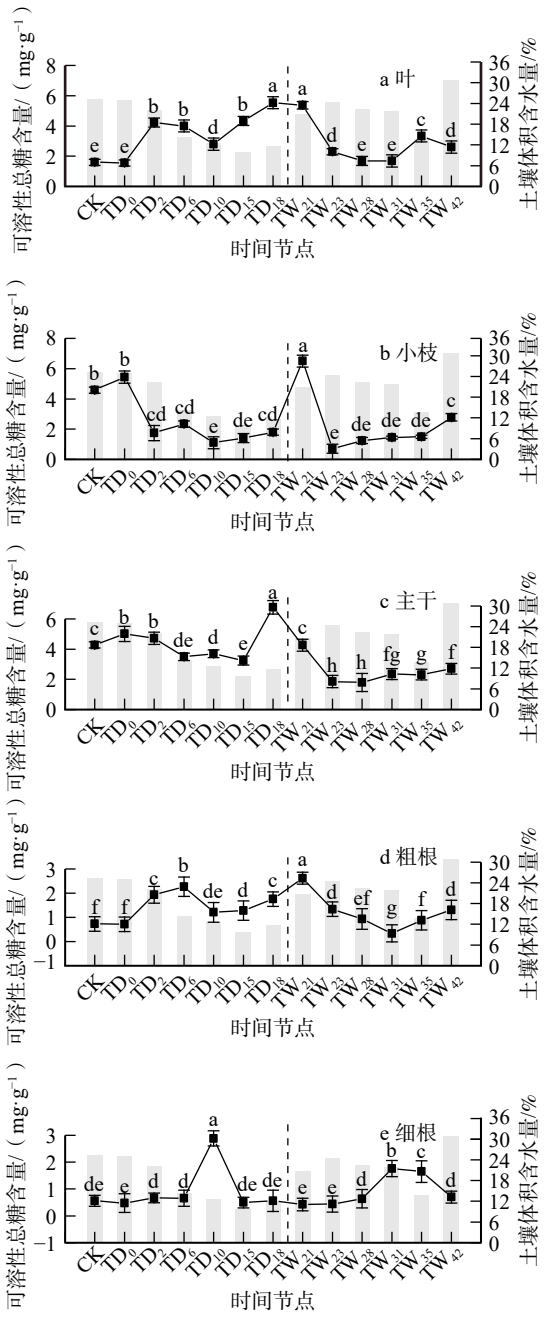
图 2　干旱−复水条件下侧柏荧光参数的变化

Fig. 2　Changes in chlorophyll fluorescence parameters of *P. orientalis* under drought-rewatering conditions

表 2 旱后复水条件下侧柏荧光参数的恢复度

Tab. 2 Recovery degree of *P. orientalis* chlorophyll fluorescence parameters under post-drought rewatering conditions

时间节点	最大光化学效率（F_v/F_m）	基于吸收光能的光合性能指数（PI_{ABS}）	PSII反应中心电子传递概率（ψ_o）	电子传递量子效率（φE_o）
TW_{21}	0.77	0.75	0.68	0.51
TW_{23}	1.00	0.78	1.03	1.01
TW_{28}	0.98	0.45	1.01	0.98
TW_{31}	1.00	0.78	1.00	0.98
TW_{35}	1.03	0.42	0.91	0.91
TW_{43}	0.95	1.03	1.03	0.95



折线图表示可溶性总糖含量，柱状图表示土壤体积含水量。

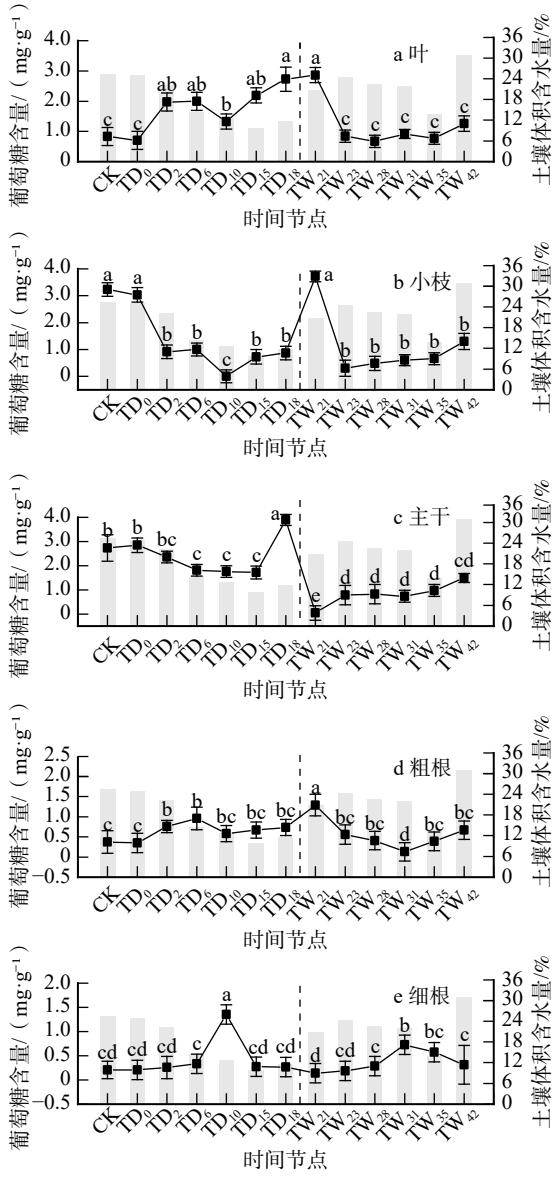
图 3 侧柏不同器官在干旱与复水阶段可溶性总糖含量变化特征

Fig. 3 Changes in total soluble sugar content in different organs of *P. orientalis* during drought and rewatering stages

旱末期已建立的储备维持稳态，无需依赖复水补充。

2.2.2 干旱、复水对侧柏幼苗葡萄糖含量特征的影响

图 4 显示：侧柏各器官葡萄糖（Gl）含量随干旱及复水进程呈差异化响应。逐步干旱阶段，叶 Gl 含量随干旱时长增加而增加，在干旱末期（TD_{18}）峰值为 2.72 mg/g，较 CK 显著提高了 203.6%。小枝、主干整体呈减少趋势，分别在干旱第 10、15 天（TD_{10}、TD_{15}）降至最低，较 CK 分别降低 100%、37.26%。叶与枝干的反向变化，反映出干旱下侧柏将葡萄糖优先积累于叶片，枝干则被大量消耗。至干旱末期，除小枝外，叶片、主干、地下器官 Gl 含量均高于或接近 CK，这表明侧柏在干旱末期进行了 Gl 的再分配以应对胁迫。进入复水阶段后，这一格局基本延续，叶片直接调用干旱末期储备维持光合供能，未出现



折线图表示葡萄糖含量，柱状图表示土壤体积含水量。

图 4 侧柏不同器官在干旱与复水阶段葡萄糖含量变化特征

Fig. 4 Changes in total glucose in different organs of *P. orientalis* during drought and rewatering stages

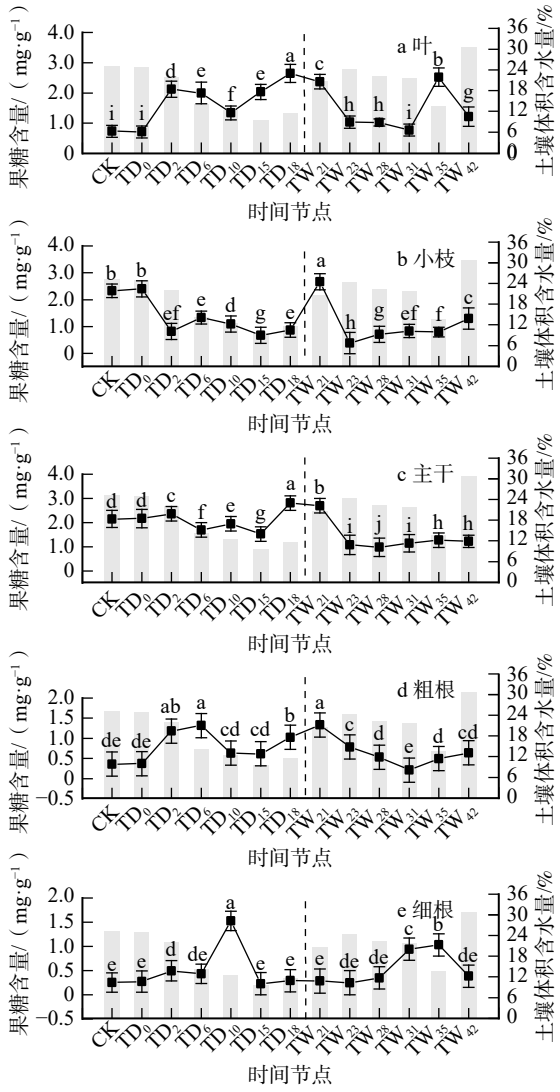
显著波动；小枝在复水第 3 天（TW_{21}）迅速回升，反映复水后枝干碳储备的快速重建；地下器官延续储备，仍高于 CK；主干则始终未恢复至 CK。

2.2.3　干旱、复水对侧柏幼苗果糖含量特征的影响

图 5 显示：侧柏各器官果糖（Fr）含量随干旱及复水进程呈差异化响应。逐步干旱阶段，叶片 Fr 增幅最大，随干旱时长增加而增加，在干旱末期（TD_{18}）含量达到峰值，较 CK 提高 264.9%。这说明叶片是干旱下 Fr 积累的核心，Fr 直接参与干旱胁迫下细胞渗透调节与保水。小枝、主干 Fr 含量整体呈降低趋势，均在干旱第 15 天（TD_{15}）达到最小，较 CK 分别降低 71.2%、29.0%。地下器官 Fr 含量先增加后降低，分别在干旱第 6、10 天（TD_6、TD_{10}）达到峰值后回落。至干旱末期，除小枝外，叶片、主干、地下器官 Fr 含量均高于或接近 CK，表明侧柏通过果糖积累强化了细胞渗透调节能力，以维持干旱下的细胞膨压。旱后复水阶段，地上器官维持干旱末期水平；但地上器官随后出现波动，在复水第 5 天（TW_{23}）显著下降（$P < 0.05$），恢复稳定性较差。地下器官维持干旱末期水平，说明根系果糖储备受复水影响较小，相对稳定。

2.2.4　干旱、复水对侧柏幼苗蔗糖含量特征的影响

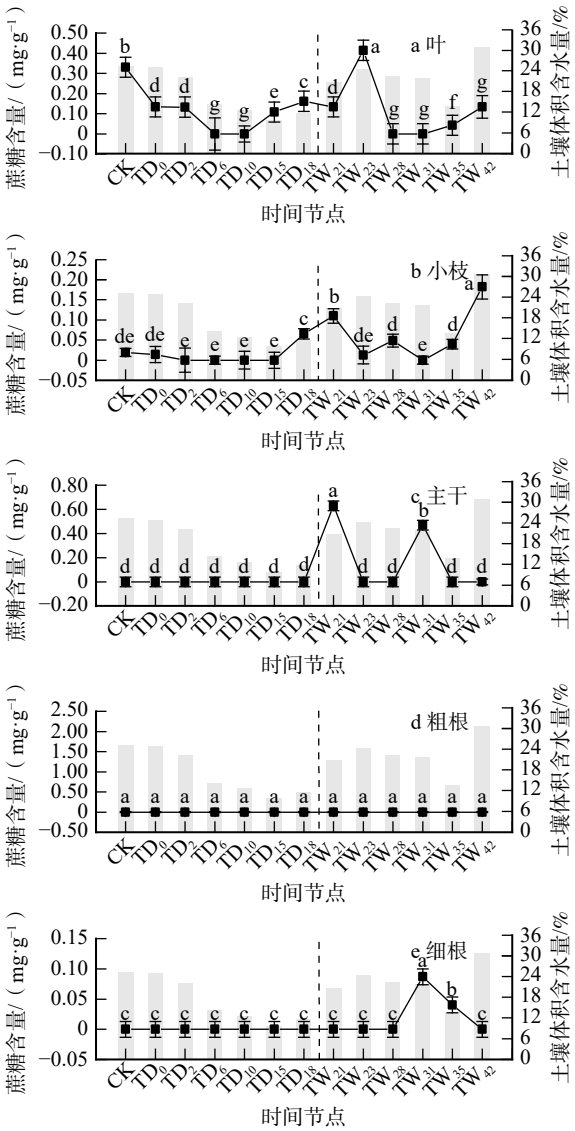
图 6 显示：侧柏蔗糖（Su）含量在干旱及复水过程中整体处于低水平。逐步干旱阶段，叶 Su 含量在干旱第 6 到 10 天（$TD_6 \sim TD_{10}$）降至为 0，Su 合成在干旱下被显著抑制。小枝 Su 含量在干旱末期（TD_{18}）达到最大，较 CK 显著提高了 242%，小枝在干旱末期仍维持一定合成能力。主干和地下器官 Su 含量一直为 0，这表明干旱胁迫显著抑制主干及地下器官 Su 的合成与转运。旱后复水阶段，叶 Su 含量呈先增加后减少再增加的趋势，仅在复水第 5 天（TW_{23}）恢复至 CK。小枝、主干 Su 含量在复水第 3



折线图表示果糖含量，柱状图表示土壤体积含水量。

图 5　侧柏不同器官在干旱与复水阶段果糖含量变化特征

Fig. 5　Changes in total fructose in different organs of *P. orientalis* during drought and rewatering stages



折线图表示蔗糖含量，柱状图表示土壤体积含水量。

图 6　侧柏不同器官在干旱与复水阶段蔗糖含量变化特征

Fig. 6　Changes in total sucrose in different organs of *P. orientalis* during drought and rewatering stages

天(TW_{21})恢复至 CK。地上器官 Su 恢复存在器官差异，叶片 Su 恢复滞后于枝干，且恢复过程波动较大。整个复水阶段地下器官 Su 含量基本为 0，复水后根系 Su 合成与运输仍难以恢复。

2.3 干旱、复水对侧柏幼苗可溶性糖器官分配模式的影响

图 7 显示：干旱及复水过程中侧柏可溶性糖组分占比发生变化，Gl 与 Fr 占比较高，Su 占比较低。逐步干旱阶段，侧柏地上器官 Gl、Fr 含量占比逐渐增加，Su 含量占比逐渐降低，说明干旱下蔗糖合成受到抑制，葡萄糖与果糖成为主要渗透调节物质；粗根与细根占比变化趋势相反，粗根 Gl 占比由 CK 的 34% 降至干旱末期的 29%，Fr 占比由 66% 升至 71%，而细根 Gl 占比由 45% 升至 48%，Fr 占比由 55% 降至 52%，说明粗根倾向以果糖形式储碳，细根则倾向葡萄糖。至干旱末期，地上、地下器官 Gl 和 Fr 含量占比相当，Su 含量占比极小，蔗糖代谢基本停滞。旱后复水阶段，侧柏叶、小枝 Gl、Fr 含量占比均增加，Su 含量占比仍维持较低水平。主干 Gl 含量占比增加、Fr 含量占比降低至 CK，粗根 Gl、Fr 含量占比变化不明显，蔗糖含量为 0，表明复水后蔗糖合成代谢尚未恢复，单糖继续主导碳代谢。

2.4 干旱、复水对侧柏幼苗可溶性糖−生理指标间相关关系的影响

图 8 显示：逐步干旱阶段，叶片 Su 含量与 A_n、G_s 呈显著负相关($P < 0.05$)，细根 SS、Gl、Fr 含量与 G_s 呈显著正相关($P < 0.05$)。叶片 Su 减少伴随 A_n、G_s 升高，说明干旱下叶片光合产物以单糖形式滞留，蔗糖向其他器官的运输受阻；细根各糖组分含量增加与 G_s 协同，说明根系通过积累可溶性糖维持吸水能力，为气孔开放提供水分条件。其他器官可溶性糖及其组分均与光合、荧光生理参数无显著相关。说明干旱下糖含量与光合生理特征的相关性存在器官差异，叶片和细根是主要关联器官，其他器官未表

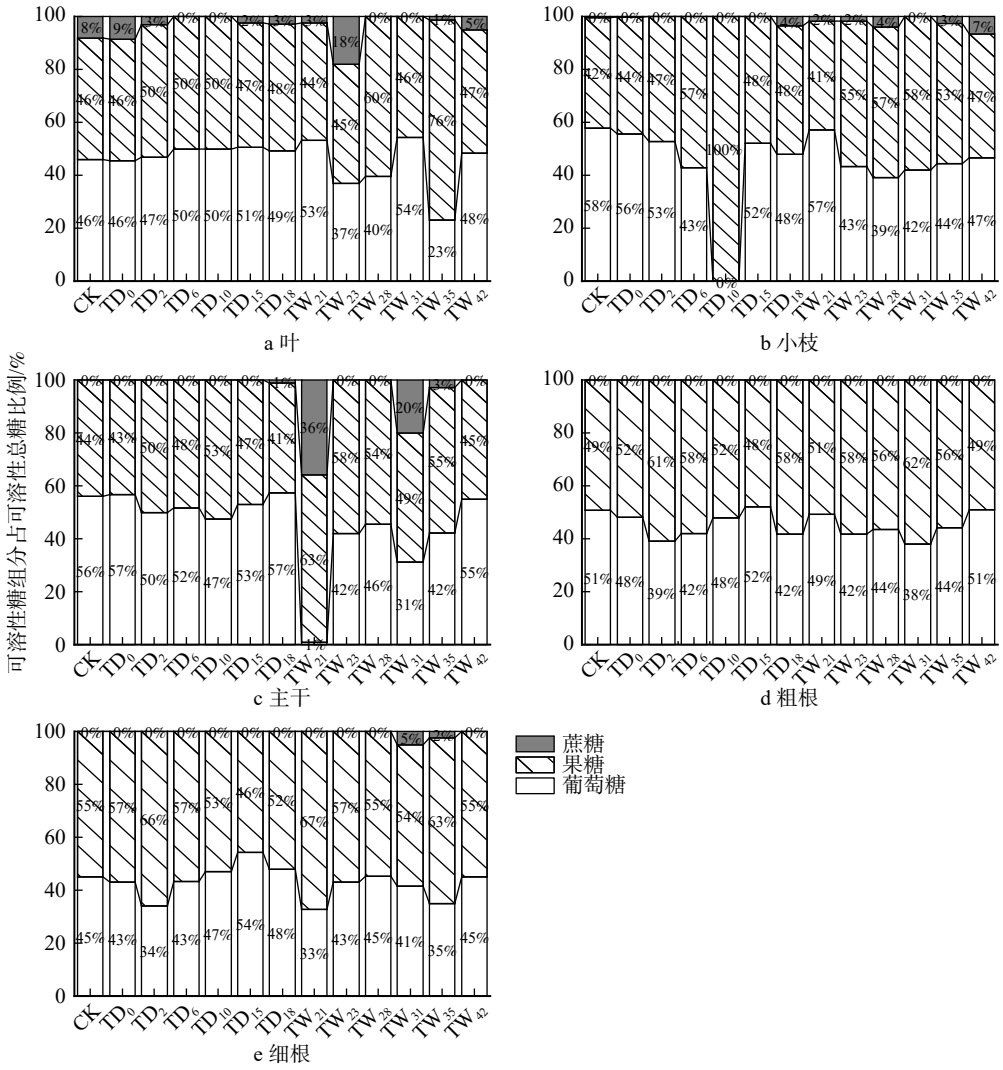
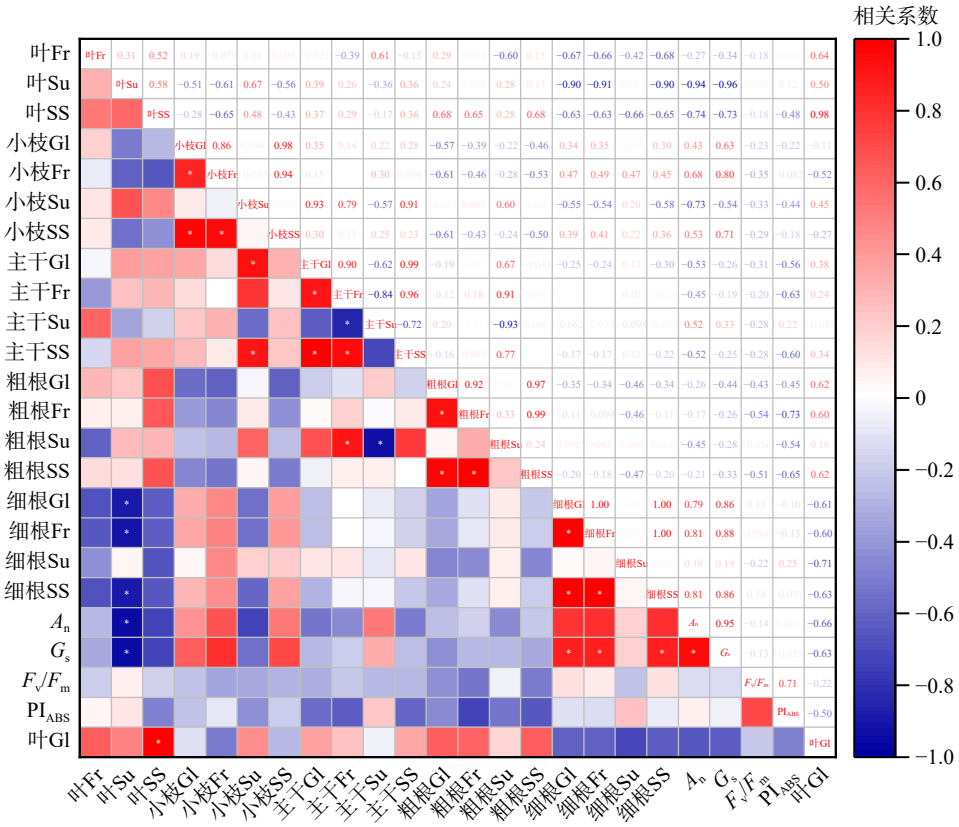


图 7 干旱−复水阶段侧柏不同器官葡萄糖、果糖、蔗糖占可溶性糖占比的变化

Fig. 7 Changes in the proportion of glucose, fructose, and sucrose in the soluble sugar of different organs of *P. orientalis* in drought and rewatering stages



*表示在 $P < 0.05$ 水平上显著相关。下同。

图 8　干旱阶段侧柏可溶性糖与生理指标间的相关关系

Fig. 8　Correlation between soluble sugars and physiological indicators of *P. orientalis* in drought stages

现出显著协同。

图 9 显示：旱后复水阶段，叶 Su 含量与 G_s 转为显著正相关（$P < 0.05$），其正向关联说明复水后蔗糖回升与气孔重新开放同步，蔗糖代谢恢复可能参与了气孔开放的调控；而叶、小枝、粗根 SS、Gl 及小枝、主干、粗根 Fr 含量与 F_v/F_m 呈显著负相关（$P < 0.05$），其负向关联反映出复水阶段糖含量重建与光化学效率恢复存在非同步性。

综上所述，水分条件改变使侧柏糖分含量与光合生理指标的关联规律发生方向性转变，且不同器官响应特征存在明显差异。侧柏通过调整不同器官糖分与光合生理特征的关联模式，实现对干旱及复水过程的适应性响应。

3　讨　　论

3.1　干旱及复水对侧柏光合生理特征的影响

水分胁迫是制约植物光合生理过程的非生物胁迫因子，植物在干旱胁迫下会通过气孔调节、光系统活性调控来适应水分亏缺，而复水后的生理修复进程则能够直观反映树木的抗旱恢复能力[17]。本研究结果表明，在干旱中期（TD_6、TD_{10}），即土壤体积含水量 12.6% ~ 14.3% 的轻中度亏缺阶段，T_r、C_i 和 A_n、G_s、F_v/F_m、PI_{ABS} 分别达到峰值。说明此时侧柏通过调节气孔开闭与提升光能转化效率维持短期光合能力[18]。当土壤水分进一步降至 9.8% ~ 11.7% 时（TD_{15} ~ TD_{18}），光合与荧光参数均显著下降。严重的水分亏缺引发了非气孔限制，导致 PSII 反应中心受损、电子传递受阻，导致光合功能大幅降低[19]。旱后复水阶段，C_i、T_r 与 F_v/F_m、ψ_o、φE_o 率先恢复，随后 A_n、G_s 逐步回升，而 PI_{ABS} 恢复滞后，反映出侧柏优先恢复水分输导系统，继而重建碳同化能力，且 PSII 反应中心的基础功能易于修复，PSII 反应中心活性恢复快，但涉及 PSII 与 PSI 协调的整体光合性能重建较慢[20]。这一综合响应模式体现了侧柏作为常绿树种在面对干旱–复水过程时，其光合机构具备一定的耐旱性与旱后恢复能力。

3.2　干旱及复水对侧柏可溶性糖各组分含量的影响

可溶性糖是植物应对干旱胁迫的重要渗透调节物质，干旱及复水过程会直接改变其在植物不同器官中的积累、分配与组分构成，进而影响植物的耐旱能力与旱后恢复进程[21]。本研究中，在逐步干旱阶段，叶片可溶性糖各组分含量随干旱时间增加而增加，在干旱末期（TD_{18}）达到峰值。小枝和主干中则呈下降趋势。表明在碳资源有限的情况下，光合产物可能被优先调配至叶片或用于呼吸消耗，以保障关键生理活动的进行[22]。本研究中，地下器官可溶

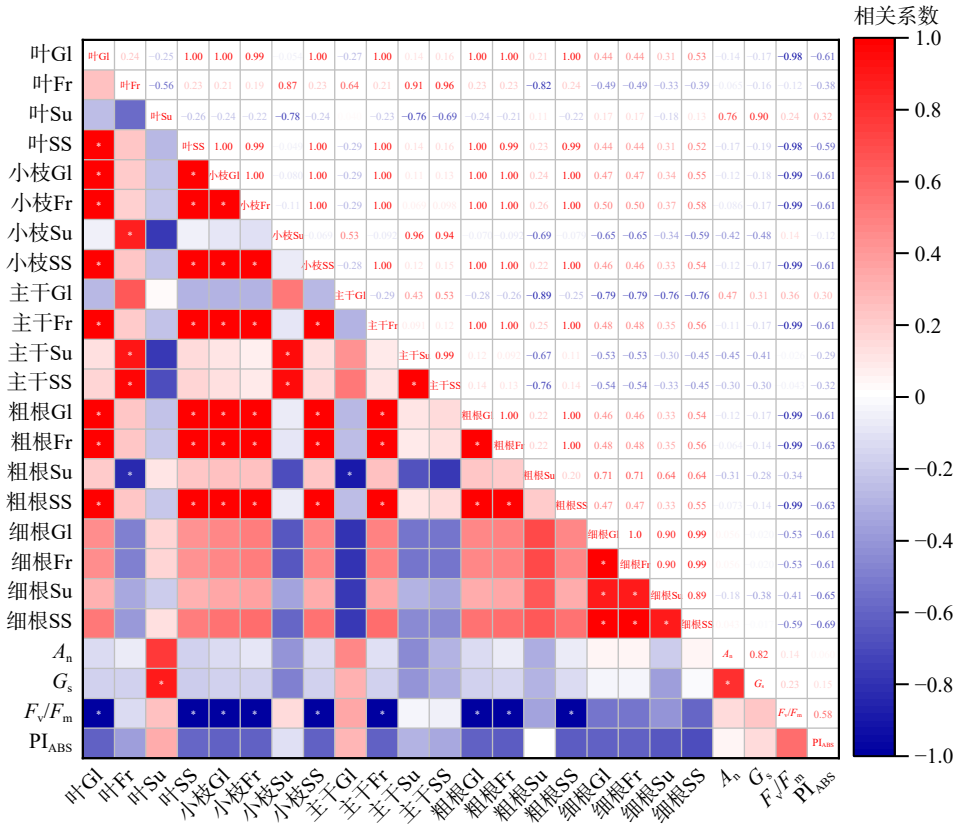


图 9 复水阶段侧柏可溶性糖与生理指标间的相关关系

Fig. 9 Correlation between soluble sugars and physiological indicators of *P. orientalis* seedlings in rewater stages

性总糖(SS)含量于干旱中期($TD_6 \sim TD_{10}$)达到峰值后回落，末期仍高于或接近 CK。这可能是由于根系通过中期糖分积累增强吸水能力，后期主要是光合产物向地上部优先调配[23]。值得注意的是，各器官中蔗糖(Su)含量在整个干旱阶段均维持在较低水平，而葡萄糖(Gl)、果糖(Fr)占比较大。暗示侧柏在干旱胁迫下可能主要依赖 Gl、Fr 等进行渗透调节，而 Su 的长距离运输与合成受到显著抑制[24]。旱后复水阶段，除 Su 外，地上器官(叶、小枝)及地下器官中的可溶性糖及其组分在复水第 3 天(TW_{21})即迅速恢复至或超过 CK。反映出侧柏优先恢复地上光合系统和地下器官储碳功能[25]。本研究表明，侧柏通过可溶性糖在不同器官间差异化的积累与恢复模式，实现了在干旱−复水过程中的碳资源分配，是其适应水分亏缺的重要生理策略之一。

3.3 干旱及复水条件下可溶性糖含量与光合生理特征的相关关系

干旱及复水过程中，植物光合生理特性与可溶性糖含量均会发生变化。可溶性糖作为光合产物，既参与渗透调节，也可影响气孔行为和光系统功能，其含量与光合、荧光参数存在关联[26]。本研究通过分阶段相关性分析，揭示了可溶性糖各组分与光合荧光参数之间的关系随干旱历时发生动态变化。本研究中，逐步干旱阶段，叶 Su 与 A_n、G_s 呈显著负相关($P < 0.05$)。反映出干旱下蔗糖合成受阻，光合碳同化产物更多以葡萄糖和果糖形式在叶片积累，同时气孔开放度增加以维持气体交换[27]。与此同时，细根 SS、Gl、Fr 则与 G_s 呈正相关。这可能是由于根系通过积累可溶性糖降低水势，增强吸水能力，间接为地上器官气孔开放提供水分支撑[25]。旱后复水阶段，相关性模式发生转变。叶 Su 与 G_s 转为显著正相关。这主要源于复水后土壤水分条件改善，气孔重新开放，叶片光合碳同化功能逐步恢复，Su 合成能力随之恢复，二者表现为同步回升趋势[28]。本研究中，叶、小枝、粗根 SS、Gl 以及小枝、主干、粗根 Fr 与 F_v/F_m 呈显著负相关($P < 0.05$)。这可能源于复水初期各器官糖含量对水分变化响应敏感，已快速回升至较高水平，而光系统 II 的修复相对滞后，短期内糖含量恢复先于光化学效率，导致二者呈现负向关联；随着光系统逐步修复，这种负相关关系随之减弱[29]。这些动态相关性表明，不同器官中的可溶性糖及其组分在干旱与复水过程中的相关性存在差异，其与光合、荧光参数的关系随水分条件变化而调整，共同维系侧柏在逆境下的生理平衡与恢复能力。

本研究揭示了侧柏幼苗在干旱−复水过程中光合性能与可溶性糖分配的动态关联，阐明了不同器官碳资源分配的阶段性特征，研究结果深化了对北京地区乡土树种侧柏干旱适应及旱后恢复机制的理

解，为揭示侧柏水分适应机制提供了新证据。但本研究仅针对盆栽幼苗开展短期控制实验，未充分考虑野外复杂因子的影响，存在一定局限性。未来可开展野外长期定位观测，进一步验证本研究结果，为侧柏林的精准经营提供更可靠的科学依据。

4 结　　论

本研究针对干旱及复水过程中侧柏幼苗碳分配与光合性能的关联机制尚不明晰的问题，以侧柏幼苗为材料，系统开展逐步干旱−旱后复水连续过程的盆栽控水试验，系统研究了逐步干旱及旱后复水过程中侧柏光合、荧光参数与各器官可溶性糖及其组分含量的动态变化特征。研究得到如下结论。

(1)干旱胁迫下侧柏光合与荧光参数呈先升后降的阶段性变化，干旱中期光合能力短暂提升，末期显著受抑。复水后胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)及基础荧光参数最先恢复，净光合速率(A_n)、气孔导度(G_s)逐步回升，光合性能指数(PI_{ABS})恢复最慢。

(2)干旱改变了侧柏可溶性糖的器官分配策略，叶片葡萄糖(Gl)、果糖(Fr)持续积累用于渗透调节，枝干糖含量显著下降以保障碳供应，根系糖含量先升后降。整株以 Gl、Fr 为主要渗透调节物质，蔗糖(Su)合成与运输受抑。复水后地上器官与粗根糖分快速恢复，细根恢复明显滞后。

(3)可溶性糖与光合生理的关系具有明显阶段性特征，干旱阶段叶片 Su 与 A_n、G_s 呈负相关，细根糖含量与 G_s 呈正相关。复水后叶片 Su 与 G_s 转为正相关，多数器官糖含量与最大光化学效率(F_v/F_m)呈负相关。水分条件改变使侧柏糖分含量与光合生理指标的关联规律发生方向性转变，且不同器官响应特征存在明显差异。

研究结果可为北京地区侧柏人工林水分管理与植被恢复重建提供数据与理论支撑，有助于揭示气候变化对植物生长的影响以及植物在生理生态过程中的响应与适应机制。未来可开展野外长期定位观测，进一步验证与完善侧柏干旱适应机制。

参　考　文　献

[1] 李艳艳, 高梦迪, 寿文凯, 等. 干旱胁迫对刺槐生长、解剖和生理指标的影响 [J/OL]. 河南农业大学学报, 2025. [2025−09−15]. DOI: 10.16445/j.cnki.1000-2340.20250416.002.
Li Y Y, Gao M D, Shou W K, et al, Effects of drought stress on growth, anatomy and physiological characteristics of *Robinia pseudoacacia* seedlings[J/OL]. Journal of Henan agricultural university, 1−13[2025−09−15]. DOI: 10.16445/j.cnki.1000-2340.20250416.002.

[2] 张雯, 臧永新, 徐文轩, 等. 7 年极端干旱对准噶尔荒漠盐生假木贼群落叶片非结构性碳水化合物的影响 [J/OL]. 生态学报, 2025. [2025−09−15]. DOI: 10.20103/j.stxb.202410172538.
Zhang W, Zang Y X, Xu W X, et al, Effects of 7-year extreme drought on leaf non-structural carbohydrates of *Anabasis salsa* community in Jungger desert[J/OL]. Acta ecologica sinica, 2025. [2025−09−15]. DOI: 10.20103/j.stxb.202410172538.

[3] Tian K, Wang Y, Chen D, et al. Influence of drought stress and post-drought rewatering on phytoremediation effect of *Arabidopsis thaliana* [J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 2022, 108(3): 594−599.

[4] 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.
Wang K, Shen C, Cao P, et al. Changes of non-structural carbohydrates of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings in the process of drought-induced mortality [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(11): 3513−3520.

[5] 邹青勤, 王奕淞, 蒋治岩, 等. 典型黑土区不同水土保持树种的非结构性碳水化合物特征及种间差异 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(10): 1−8.
Zou Q Q, Wang Y S, Jiang Z Y, et al. Non-structural carbohydrate allocation and interspecific differences of different soil and water conservation tree species in typical black soil region [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(10): 1−8.

[6] Xiao J D, Zhao Z J, Deng X, et al. Non-structural carbohydrate dynamics of *Pinus yunnanensis* seedlings under drought stress and re-watering [J]. Frontiers in Ecology and Evolution, 2024, 12: 1343258.

[7] Dien D C, Mochizuki T, Yamakawa T. Effect of various drought stresses and subsequent recovery on proline, total soluble sugar and starch metabolisms in rice (*Oryza sativa* L.) varieties [J]. Plant Production Science, 2019, 22(4): 530−545.

[8] Hu Y T, Kim N, Roth S M, et al. Green microalga *Chromochloris zofingiensis* conserves substrate uptake pattern but changes their metabolic uses across trophic transition [J]. Frontiers in Microbiology, 2025, 15: 1470054.

[9] 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(11): 93−101.

[10] 徐歌, 李佳雯, 曾文汐, 等. 致死干旱对大白杜鹃非结构性碳水化合物代谢动态的影响 [J/OL]. 生态学杂志, 2025. [2025−09−15]. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202605.035.
Xu G, Li J W, Zeng W X, et al. Effects of lethal drought on the metabolic dynamics of non-structural carbohydrates in *Rhododendron decorum*[J/OL]. Chinese Journal of Ecology, 2025. [2025−09−15]. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202605.035.

[11] 雍嘉仪, 马霜, 马风华, 等. 干旱及复水对河北木蓝生物量分配与渗透调节特征的影响 [J]. 草业学报, 2025, 34(7): 158−170.
Yong J Y, Ma S, Ma F H, et al. Effects of drought stress and rehydration on biomass allocation and osmotic regulation characteristics of *Indigofera bungeana* [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(7): 158−170.

[12] Liu J Z, Huang J L, Peng S B, et al. Rewatering after drought:

unravelling the drought thresholds andfunction recovery-limiting factors in maize leaves [J]. Plant, Cell & Environment, 2024, 47(12): 5457−5469.

[13] 王敏男. 浅谈密云地区侧柏抚育技术 [J]. 绿化与生活, 2023(2): 47−50.
Wang M N. A brief discussion on the cultivation technology of *Platycladus orientalis* in Miyun District [J]. Greening and Life, 2023(2): 47−50.

[14] 刘诗莹, 鲁绍伟, 李少宁, 等. 北京市七种园林树种叶水势动态特征及其影响因素分析 [J]. 北方园艺, 2022(7): 75−82.
Liu S Y, Lu S W, Li S N, et al. Analysis of dynamic characteristics and influencing factors of leaf water potential for seven landscape tree species in Beijing [J]. Northern Horticulture, 2022(7): 75−82.

[15] 张翼, 叶尔江·拜克吐尔汉, 王宣璎, 等. 珍贵阔叶树种胡桃楸幼苗光合生理特性对模拟氮沉降的响应 [J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(1): 10−18.
Zhang Y, Baiketuerhan Y E J, Wang X Y, et al. Response of photosynthetic physiological characteristics of rare broadleaved tree species *Juglans mandshurica* seedlings to simulated nitrogen deposition [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(1): 10−18.

[16] 王宣璎, 张翼, 范秀华. 东北阔叶红松林 4 种树木幼苗光合荧光特征对氮添加的响应 [J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(3): 69−79.
Wang X Y, Zhang Y, Fan X H. Response of photosynthetic and fluorescence characteristics to nitrogen addition by seedlings of four dominant tree species in broadleaved-Korean pine forest [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(3): 69−79.

[17] 陈梦园, 李迎超, 王利兵, 等. 2 个种源栓皮栎对干旱及复水的光合生理响应 [J]. 生态学杂志, 2019, 38(10): 2950−2958.
Chen M Y, Li Y C, Wang L B, et al. Photosynthetic responses to drought and subsequent re-watering in seedlings from two different provenances of *Quercus variabilis* Bl. [J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(10): 2950−2958.

[18] 王丁, 姚健, 杨雪, 等. 干旱胁迫条件下 6 种喀斯特主要造林树种苗木叶片水势及吸水潜能变化 [J]. 生态学报, 2011, 31(8): 2216−2226.
Wang D, Yao J, Yang X, et al. Changes of leaf water potential and water absorption potential capacities of six kinds of seedlings in karst mount area under different drought stress intensities: taking six forestation seedlings in karst mountainous region for example [J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(8): 2216−2226.

[19] 董芳瑜, 郎莹, 徐艳会, 等. 极端干旱及其胁迫持续对连翘光合效率的降低作用 [J]. 北方园艺, 2025(4): 51−60.
Dong F Y, Lang Y, Xu Y H, et al. Reduction of extreme drought and its stress duration on the photosynthetic effciency of *Forsythia suspensa* [J]. Northern Horticulture, 2025(4): 51−60.

[20] Roth M S, Gallaher S D, Westcott D J, et al. Regulation of oxygenic photosynthesis during trophic transitions in the green alga *Chromochloris zofingiensis* [J]. The Plant cell, 2019, 31(3): 579−601.

[21] 金思雨, 彭祚登. 刺槐苗木碳水生理参数对长期干旱及复水的响应变化 [J]. 北京林业大学学报, 2023, 45(8): 43−56.
Jin S Y, Peng Z D. Changes in response of carbon and water physiological parameters of *Robinia pseudoacacia* seedlings to long-term drought and rehydration [J]. Journa of Beijing Forestry University, 2023, 45(8): 43−56.

[22] 陈图强, 徐贵青, 刘深思, 等. 干旱胁迫下新疆杨树冠不同高度叶片水分状况与非结构性碳动态 [J]. 西北植物学报, 2022, 42(3): 462−472.
Chen T Q, Xu G Q, Liu S S, et al. Leaf water status and non-structural carbohydrate dynamics with different crown height levels of *Populus bolleana* Lauche. under droughgt stress [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2022, 42(3): 462−472.

[23] 吴敏, 张文辉, 周建云, 等. 干旱胁迫对栓皮栎幼苗细根的生长与生理生化指标的影响 [J]. 生态学报, 2014, 34(15): 4223−4233.
Wu M, Zhang W H, Zhou J Y, et al. Effects of drought stress on growth, physiological and biochemical parameters in fine roots of *Quercus variabilis* Bl. seedlings [J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(15): 4223−4233.

[24] 汪宝卿, 解备涛, 张立明, 等. 不同耐旱性甘薯根系的转录组分析 [J]. 中国农学通报, 2025, 41(9): 47−55.
Wang B Q, Xie B T, Zhang L M, et al. Transcriptome analysis in roots of sweet potato with different drought tolerance [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2025, 41(9): 47−55.

[25] Yann S, Anna L, Alexia D, et al. Leaf carbon and water status control stomatal and nonstomatal limitations of photosynthesis in trees [J]. The New Phytologist, 2020, 226(3): 690−703.

[26] 李硕, 李美玄, 刘英卉, 等. 干旱−复水处理对吉林文冠果幼苗生理特性和光合参数的影响 [J]. 江苏农业科学, 2023, 51(18): 134−143.
Li S, Li M X, Liu Y H, et al. Effects of drought and rewatering on physiological characteristics and photosynthetic parameters of *Xanthoceras sorbifolium* seedlings from Jilin Province [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2023, 51(18): 134−143.

[27] Yu J, Zhang R, Li X, et al. Sugar metabolism and transport in response to drought-rehydration in *Poa pratensis* [J]. Agronomy, 2025, 15(2): 320.

[28] 李涛涛, 刘溢健, 叶佳丽, 等. 作物旱后复水补偿效应产生的源−库−流的响应及机制 [J]. 水土保持学报, 2024, 38(2): 1−12,338.
Li T T, Liu Y J, Ye J L, et al. Response and mechanism of source-sink-flow caused by the compensation effect of crop rehydration after drought [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2024, 38(2): 1−12,338.

[29] Sommer S G, Han E, Li X N, et al. The chlorophyll fluorescence parameter F_v/F_m correlates with loss of grain yield after severe drought in three wheat genotypes grown at two CO_2 concentrations [J]. Plants, 2023, 12: 436.

（责任编辑 赵田芸
责任编委 张建国）