

引用格式:王红润,夏建梅,孙永江.短期低温胁迫对油茶叶片非结构性碳水化合物化合物的影响[J].福建农林大学学报(自然科学版),2025,54(3):392-400.

WANG H R, XIA J M, SUN Y J. Effect of short-term low temperature stress on non-structural carbohydrates in *Camellia oleifera* leaves[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2025, 54(3):392-400.

# 短期低温胁迫对油茶叶片非结构性碳水化合物化合物的影响

王红润<sup>1</sup>, 夏建梅<sup>2</sup>, 孙永江<sup>1</sup>

(1. 林木资源高效生产全国重点实验室/北京林业大学林学院, 北京 100000;  
2. 河南新县羚锐油茶研究院, 河南 信阳 464000)

**摘要:**【目的】探讨低温胁迫下油茶(*Camellia oleifera*)叶片的非结构性碳水化合物(NSC)含量及其代谢机制,为提高油茶抗寒性和优化种植策略提供理论依据。【方法】以2年生‘长林40号’油茶为试验材料,对其进行低温(0、-5℃)和常温(对照)6、12、18、24 h处理,观察表型,并测定可溶性糖、淀粉等NSC的含量,以及蔗糖代谢酶活性,分析短期低温胁迫对油茶叶片NSC的影响。【结果】低温胁迫导致油茶叶片的丙二醛(MDA)和过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)浓度增加,且随着胁迫程度的加剧,二者的增加幅度增大。与对照相比,低温胁迫导致油茶叶片淀粉含量减少,可溶性糖含量增加;低温胁迫下蔗糖合成酶(SS)活性和蔗糖磷酸合成酶(PS)活性有所降低,酸性转化酶(AI)和中性转化酶(NI)活性升高。【结论】低温胁迫对油茶叶片NSC的含量有明显影响,油茶通过提高AI和NI活性促进葡萄糖和果糖含量增加,进而调节可溶性糖及淀粉含量以应对低温胁迫。

**关键词:** 短期低温胁迫; 油茶; 非结构性碳水化合物; 糖代谢; 蔗糖

**中图分类号:** S791

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1671-5470(2025)03-0392-09

**DOI:** 10.13323/j.cnki.j.fafu(nat.sci.).202403051



开放科学(资源服务)  
标识码(OSID)

## Effect of short-term low temperature stress on non-structural carbohydrates in *Camellia oleifera* leaves

WANG Hongrun<sup>1</sup>, XIA Jianmei<sup>2</sup>, SUN Yongjiang<sup>1</sup>

(1.State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources/College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100000, China; 2.Xinxian Lingrui Oil Tea Research Institute, Xinyang, Henan 464000, China)

**Abstract:**【Objective】The contents and metabolic mechanism of non-structural carbohydrates (NSC) in *Camellia oleifera* leaves under low temperature stress were investigated to provided theoretical basis for improving cold resistance and optimizing planting strategy of *C.oleifera*.【Method】Different low temperature treatments (0 and -5℃, with room temperature as the control) for 6, 12, 18, and 24 hours were applied on *C.oleifera* ‘Changlin 40’ for the analyses on phenotype, contents of NSC (namely soluble sugars and starch), as well as activities of sucrose metabolizing enzymes, to analyze the effect of short-term low temperature stress on NSC levels in *C.oleifera* leaves.【Result】Low temperature stress led to increases in the concentrations of malondialdehyde (MDA) and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> in *C.oleifera* leaves, and the increasing rates were enhanced with the severity of stress. Low temperature stress resulted in lower contents of starch while higher contents of soluble sugar in *C.oleifera* leaves; at the same time, the activities of sucrose synthase and sucrose phosphate synthase declined compared with the control group; while the activities of acid invertase and neutral invertase went up.【Conclusion】Low temperature stress exerted significant impacts on the contents of NSC in *C.oleifera* leaves; the adaptability of *C.oleifera* to low temperature was achieved by enhancing the activities of acid invertase and neutral invertase,

收稿日期:2024-03-28 修回日期:2024-04-09

基金项目:国家自然科学基金项目(32001348)。

通信作者:孙永江(1988—),男,副教授,博士。研究方向:植物抗逆。Email:sunyongjiang12@163.com。

which led to greater contents of soluble sugar (glucose and fructose) and starch level.

**Key words:** short-term low temperature stress; *Camellia oleifera*; non-structural carbohydrates; sugar metabolism; sucrose

非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)是植物体内不参与细胞结构组成的一类碳水化合物,包括葡萄糖、果糖、蔗糖等<sup>[1-5]</sup>。NSC在植物的生长、发育和逆境响应中发挥着重要作用<sup>[6-9]</sup>。已有研究发现,植物受到胁迫时,体内NSC含量可能会发生变化,以适应胁迫环境<sup>[10-13]</sup>。李娜等<sup>[14]</sup>研究表明,高温会引起樟子松(*Pinus sylvestris*) NSC的含量减少。毛子军等<sup>[15]</sup>研究表明,温度升高导致蒙古栎(*Quercus mongolica*)幼苗叶片NSC含量积累。周永斌等<sup>[16]</sup>研究表明,岳桦(*Betula ermanii*)的NSC含量随着温度降低而减少。Gent<sup>[17]</sup>研究发现,低温会导致番茄(*Lycopersicon esculentum*)幼苗的NSC含量减少。这些都表明NSC参与了植物对低温的响应。

油茶(*Camellia oleifera*)是我国南方重要的经济林木,耐寒性是制约其分布和产量的关键因素之一。短期低温胁迫是油茶生长过程中常见的环境压力,它不仅影响油茶的生长发育,还与其抗寒性密切相关<sup>[18-19]</sup>。低温胁迫下,油茶叶片通过一系列生理生化反应适应或抵抗低温环境。这些变化包括但不限于细胞膜透性的改变、酶活性的调整以及代谢产物的积累。其中,NSC作为植物体内重要的能量和碳源,在低温胁迫下的变化尤为重要。研究表明,油茶可过增加叶片可溶性糖含量提高对低温胁迫的耐受能力<sup>[20]</sup>。此外,课题组前期研究结果表明,亚低温胁迫(5℃)条件下,油茶叶片淀粉含量减少<sup>[21]</sup>。以上结果均表明,NSC在油茶响应低温胁迫过程中发挥了重要作用。目前,大多数研究集中于油茶形态特征<sup>[22-23]</sup>、光合特性<sup>[24-25]</sup>、抗氧化酶活性<sup>[26-27]</sup>等方面,鲜见有关低温胁迫对油茶叶片NSC影响的研究。

鉴于此,本研究通过测定低温胁迫下油茶叶片可溶性糖(蔗糖、果糖和葡萄糖)和淀粉含量,并测定其蔗糖代谢酶活性,分析低温胁迫对油茶叶片NSC的影响,探讨油茶叶片响应低温胁迫的生理机制,以期为提高油茶抗寒性和优化种植策略提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试材料为2年生‘长林40号’油茶,是河南当地的主栽引进品种之一,抗寒性较弱,购买自河

南省绿达山茶油股份有限公司。将购买回来的油茶幼苗移栽至直径25 cm、高35 cm的花盆内,选用混合营养土[V(营养土):V(平原土)=10:1],用硫磺粉调节pH值为5.0~5.5。2022年4—6月,在北京林业大学三倾园苗圃温室进行苗木培育养护。温室日均光量子通量密度为500  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,昼/夜温度均值约为28℃/25℃,培育养护1个月,待新长出来的枝条上有足够的完全功能叶时进行试验处理,试验开始前统一对幼苗进行浇水。

### 1.2 试验设计

选取长势一致、健康无病害油茶盆栽苗放置在BSG-250型光照培养箱(北京华睿鼎信科技有限公司)中培养2~3 d,温度设置为25℃/22℃(昼/夜),湿度70%,日均光量子通量密度为500  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,光周期为12 h/12 h(昼/夜),并统一浇适量水(200~300 mL)。将油茶幼苗分为3组,设置3个温度处理:25℃为对照(CK),0℃为轻度低温胁迫(T1),-5℃为重度低温胁迫(T2),每个处理6株幼苗。分别在处理后的0、6、12、18、24 h采集相同节位的油茶叶片样品并立即置于低温环境冷冻,待测。为保证试验结果的准确性,每个时间点的样品采集均在相同的时间段内完成。此外,在处理24 h后进行表型拍照。

### 1.3 测定指标与方法

丙二醛(malondialdehyde, MDA)浓度采用硫代巴比妥酸法测定;过氧化氢(hydrogen peroxide,  $\text{H}_2\text{O}_2$ )浓度采用紫外分光法测定<sup>[28]</sup>。可溶性糖和淀粉含量采用改进的蒽酮比色法测定(干质量状态下)<sup>[28]</sup>;蔗糖和果糖含量采用间苯二酚法测定<sup>[29]</sup>;葡萄糖含量采用测定葡萄糖氧化酶<sup>[30]</sup>的方法来测定。蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS)活性和蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)活性参照郑春芳等<sup>[31]</sup>的方法测定。酸性转化酶(acid invertase, AI)活性和中性转化酶(neutral invertase, NI)活性参照Jairo et al<sup>[32]</sup>的方法测定。

### 1.4 数据处理

采用Excel 2022软件进行数据的记录、整理,用SPSS 25.0软件对不同温度处理的数据进行差异性分析。所有数值均为6次重复的平均值。

## 2 结果与分析

### 2.1 低温胁迫对油茶幼苗叶片表型的影响

相对于 CK 而言,T1 和 T2 处理的叶片发生了明显的卷曲和萎蔫,且 T2 处理的叶片卷曲和萎蔫程度更加严重;低温处理还导致油茶叶片出现了黄色斑点,T1 和 T2 处理的叶片的黄色斑点面积差异不明显,但与 CK 相比,两者叶片的黄色斑点面积明显增加(图 1)。说明低温对油茶叶片造成了伤害。

### 2.2 低温胁迫对油茶幼苗 MDA 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 浓度的影响

如图 2 所示:MDA 浓度是衡量膜脂过氧化程

度的一个重要指标,常用于鉴别逆境伤害的程度<sup>[33]</sup>。随着低温胁迫时间的延长,油茶叶片 MDA 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 浓度均呈增加趋势。与 CK 相比,0 ℃低温胁迫(T1)6、12、24 h 后,叶片 MDA 浓度分别增加 11%、36%、61%;H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 浓度分别增加 29%、75%、76%。-5 ℃处理(T2)下的叶片 MDA 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 浓度进一步增加,与 CK 相比,低温处理 24 h 后,二者的浓度分别增加 92% 和 126%。以上结果表明低温胁迫对油茶幼苗造成了较为严重的伤害。

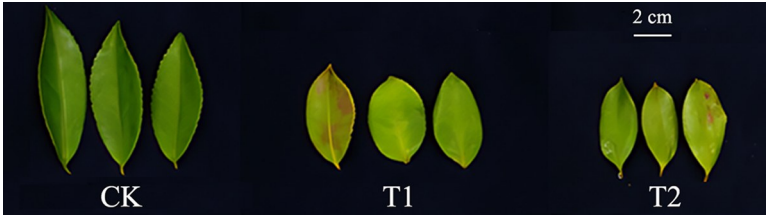
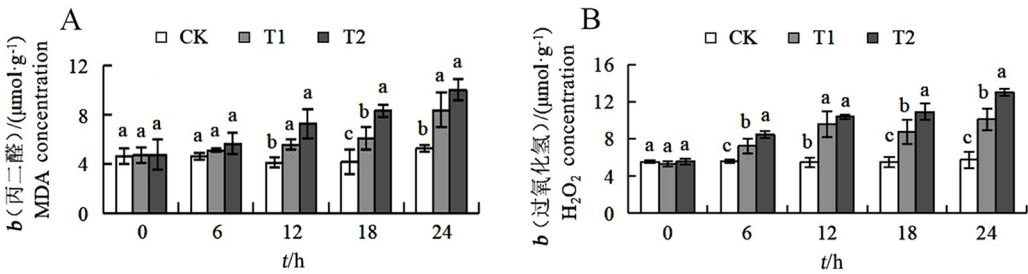


图 1 不同温度处理 24 h 后的油茶叶片表型

Fig.1 Phenotypes of *C.oleifera* leaves at 24 h after different low temperature treatments



不同小写字母表示不同处理差异显著 ( $P<0.05$ )。

Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ( $P<0.05$ ).

图 2 低温胁迫下油茶幼苗叶片的 MDA (A) 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (B) 浓度

Fig.2 Concentrations of MDA (A) and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (B) in leaves of *C.oleifera* seedlings under low temperature stress

### 2.3 低温胁迫对油茶幼苗叶片可溶性糖和淀粉含量的影响

可溶性糖含量是衡量细胞渗透势的一个重要指标,常用于鉴别植物抗逆性<sup>[34]</sup>。随着低温胁迫时间的延长,油茶叶片可溶性糖含量呈增加趋势(表 1),淀粉含量呈现减少趋势(表 2)。其中:0 ℃低温胁迫(T1)6、12、24 h 后,叶片可溶性糖含

量与 CK 相比分别增加 46%、35%、67%;淀粉含量分别减少 60%、53%、56%。与 0 ℃处理的变化趋势类似,-5 ℃处理(T2)24 h 后,油茶叶片可溶性糖和淀粉含量与 CK 相比分别增加 72% 和减少了 57%。推测低温胁迫下油茶通过将更多的淀粉转化为可溶性糖,以维持正常的渗透势来抵御低温带来的伤害。

表 1 低温胁迫下油茶幼苗叶片的可溶性糖含量<sup>1)</sup>

Table 1 Contents of soluble sugar in leaves of *C.oleifera* seedlings under low temperature stress

| 处理<br>Treatment | $\omega(\text{可溶性糖})/(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$ Soluble sugar content |             |             |             |             |
|-----------------|-----------------------------------------------------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
|                 | 0 h                                                                         | 6 h         | 12 h        | 18 h        | 24 h        |
| CK              | 19.34±3.43a                                                                 | 17.49±3.37b | 19.68±0.91b | 21.75±4.07c | 22.58±2.02b |
| T1              | 18.45±1.95a                                                                 | 25.51±5.24a | 20.60±3.55a | 30.27±2.11b | 37.61±1.72a |
| T2              | 18.79±4.55a                                                                 | 27.52±1.70a | 29.88±4.22a | 35.98±1.70a | 38.73±1.50a |

<sup>1)</sup> 表中数据为平均值±标准差;同列数据后不同小写字母表示差异显著 ( $P<0.05$ )。  
Data in the table are mean±standard deviation; different lowercase letters indicate significant differences in data within the same column ( $P<0.05$ ).

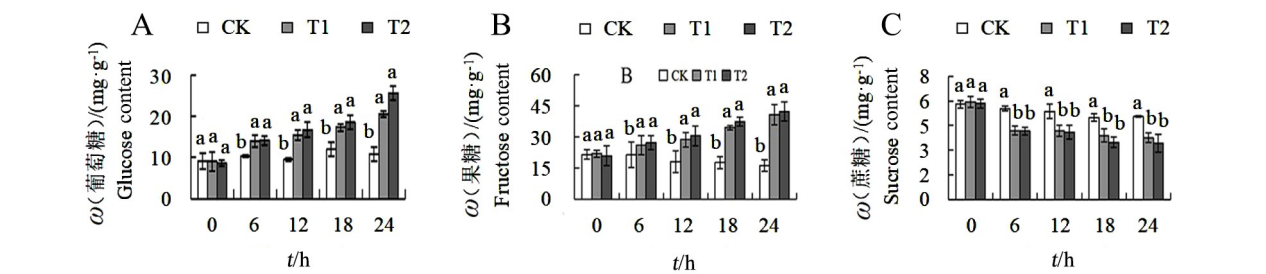
| 表 2 低温胁迫下油茶幼苗叶片的淀粉含量 <sup>1)</sup>                                                               |                                                                  |              |             |             |              |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|--------------|-------------|-------------|--------------|
| Table 2 Contents of starch in leaves of <i>C.oleifera</i> seedlings under low temperature stress |                                                                  |              |             |             |              |
| 处理<br>Treatment                                                                                  | $\omega(\text{淀粉})/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$ Starch content |              |             |             |              |
|                                                                                                  | 0 h                                                              | 6 h          | 12 h        | 18 h        | 24 h         |
| CK                                                                                               | 51.58±4.86a                                                      | 123.85±4.16a | 89.78±9.03a | 82.79±6.74a | 72.27±2.96a  |
| T1                                                                                               | 59.41±5.06a                                                      | 49.38±4.39b  | 40.99±3.01b | 32.63±4.78b | 31.23±7.42b  |
| T2                                                                                               | 52.29±3.74a                                                      | 40.69±1.36c  | 42.37±5.80b | 33.63±5.06b | 30.61±10.79b |

<sup>1)</sup>表中数据为平均值±标准差;同列数据后不同小写字母表示差异显著( $P<0.05$ )。  
Data in the table are mean±standard deviation; different lowercase letters indicate significant differences in data within the same column ( $P<0.05$ ).

## 2.4 低温胁迫对油茶幼苗叶片葡萄糖、果糖和蔗糖含量的影响

如图 3 所示;随着低温胁迫时间的延长,油茶叶片的葡萄糖、果糖含量均呈增加趋势,蔗糖含量呈减少趋势。其中,0℃处理(T1)6、12、24 h后,油茶叶片的葡萄糖含量与CK相比分别增加43%、62%、

89%;果糖含量分别增加21%、57%、151%;蔗糖含量分别减少24%、21%、25%。-5℃处理(T2)条件下叶片的果糖和葡萄糖含量在24 h达到最大值,与CK相比分别增加137%、160%;蔗糖含量在胁迫18 h后达到最低值,比CK减少31%。表明蔗糖可能被分解成了葡萄糖和果糖。



不同小写字母表示不同处理差异显著( $P<0.05$ )。  
Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ( $P<0.05$ ).

图 3 低温胁迫下油茶幼苗叶片的葡萄糖 (A)、果糖 (B) 和蔗糖 (C) 含量  
Fig.3 Contents of glucose (A), fructose (B) and sucrose (C) in leaves of *C.oleifera* seedlings under low temperature stress

## 2.5 低温胁迫对油茶幼苗叶片蔗糖代谢酶活性的影响

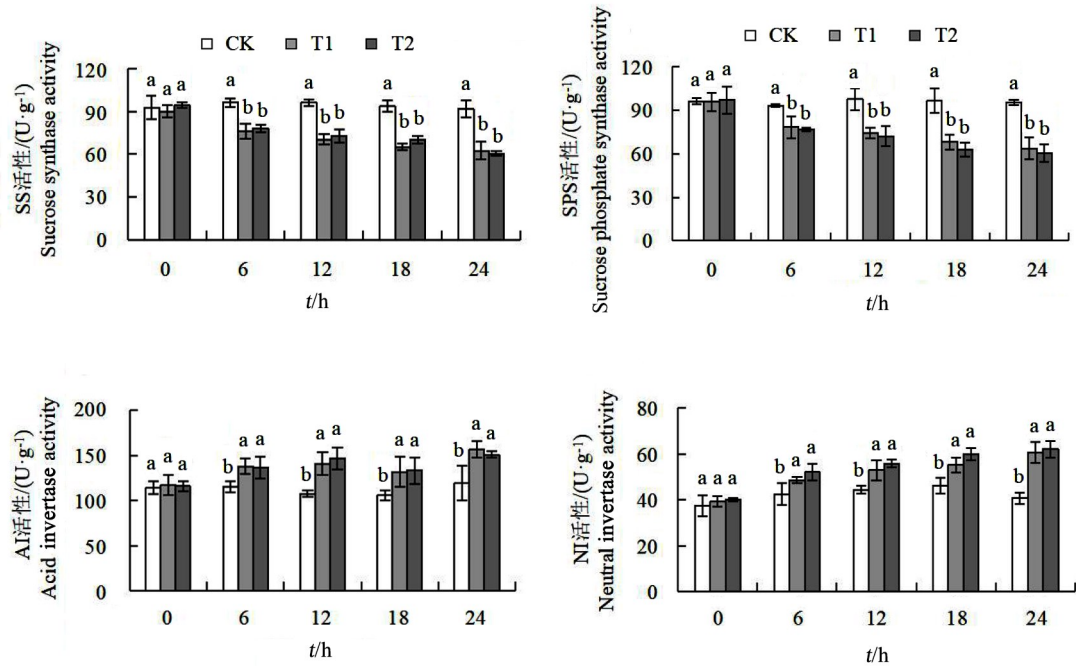
蔗糖代谢酶是指催化蔗糖分解和合成的酶类,是了解植物的生长、发育和逆境响应机制的指标之一<sup>[37]</sup>。由图 4 可知:随着低温胁迫时间的延长,油茶叶片的 SS、SPS 活性呈降低趋势。其中:0℃处理(T1)6、12、24 h后,叶片 SS 活性比CK分别降低21%、26%、31%,SPS 活性分别降低15%、24%、33%;-5℃处理(T2)的 SS、SPS 活性在24 h达到低谷,比CK分别降低34%、36%。

由图 4 可知:AI、NI 活性的变化趋势与 SS、SPS 的变化趋势相反。其中,0℃低温胁迫(T1)6、12、24 h后,AI 活性与CK相比分别升高19%、31%、32%,NI 活性分别升高14%、18%、48%。与 SS 和 SPS 不同的是,AI 活性在0℃处理(T1)24 h达到最大值,NI 活性在-5℃处理(T2)24 h达到最大值。说明蔗糖的减少可能是由蔗糖代谢酶的变化导致蔗糖分解所引起的。AI 和 NI 活性升高可能

是为了分解蔗糖,以抵御低温逆境的不利影响;SS 和 SPS 活性降低可能是由于低温对油茶幼苗造成了伤害。

## 3 讨论与结论

叶片表型是反映植物受胁迫后受伤害程度最明显的指标。本研究发现,低温胁迫使油茶叶片卷曲和萎蔫,出现了黄色斑点,这与石林墨等<sup>[35]</sup>对于油茶的研究结果相似,说明低温对油茶叶片造成了伤害。研究表明,低温胁迫下植物体内活性氧的增加会引起膜系统受损<sup>[36]</sup>,而 MDA 作为膜脂过氧化的产物,其含量的积累会对膜和细胞造成伤害<sup>[33]</sup>。本研究显示,低温胁迫导致油茶幼苗叶片的 MDA 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的含量升高,说明短期低温胁迫对油茶细胞膜功能造成了损害,导致细胞膜内的一些碳水化合物外流。乔亚科等<sup>[33]</sup>对大豆(*Glycine max*)和张蓓等<sup>[36]</sup>对橘树(*Citrus reticulata*)的研究结果与本研究结果相似。



不同小写字母表示不同处理差异显著 ( $P<0.05$ )。  
Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ( $P<0.05$ ).  
图 4 低温胁迫下油茶幼苗叶片的蔗糖代谢酶活性  
Fig.4 Activities of sucrose metabolizing enzymes in leaves of *C.oleifera* seedlings under low temperature stress

葡萄糖、果糖和蔗糖是可溶性糖的组成成分,是植物体内主要的碳水化合物来源<sup>[15]</sup>。低温胁迫下,植物叶片内的 NSC 会发生一系列的生理生化变化,以适应或抵抗低温环境。可溶性糖是植物在逆境下进行渗透调节的一类重要物质。有研究表明,低温胁迫下,植株体内的可溶性糖含量增加,渗透势提高,植物耐寒能力增强<sup>[37]</sup>。本研究发现,低温胁迫后油茶叶片的可溶性糖含量与胁迫时间呈正相关,这与吴炜等<sup>[20]</sup>对于油茶的研究结果相似。在逆境条件下,植物体内的 NSC 可以相互转化<sup>[31]</sup>。有研究表明,低温胁迫会导致植物体内糖和淀粉等 NSC 含量的快速变化<sup>[15]</sup>;油茶叶片为了应对低温胁迫,淀粉含量减少,可溶性糖含量增加,保证了油茶细胞的渗透势的稳定<sup>[20]</sup>,这与本研究结果相似。本研究表明,低温胁迫后油茶叶片的果糖和葡萄糖含量增加,蔗糖含量减少,这可能是由于蔗糖可以被输送到植物的多个组织进行物质合成等基本

生命活动,也可以暂时被保存起来,分解为己糖以维持正常的代谢活动,为受到胁迫后继续生长发育提供必要的能量。刘敏洁等<sup>[38]</sup>研究指出,老麦芒(*Elymus sibiricus*)幼苗蔗糖含量随着聚乙二醇(PEG)胁迫的增强而减少;戴云

等<sup>[39]</sup>研究表明,水分胁迫下高茅茅(*Festuca elata*)蔗糖含量出现降低的趋势。以上研究结果与本研究结果相似。

植物在受到胁迫后,叶片为了维持正常的生理功能,会调整蔗糖代谢酶的活性,以应对能量供应和物质转运的挑战<sup>[40]</sup>。蔗糖合成和代谢过程中的催化酶对维持植物体内蔗糖动态平衡意义重大。SS 和 SPS 主要与蔗糖合成有关,是植物体内糖代谢的重要酶之一,也是催化蔗糖合成的重要酶,其活性变化可以反映植物体内蔗糖合成的能力<sup>[41]</sup>。本研究中,低温胁迫导致 SS 和 SPS 活性持续降低,且与对照差异显著( $P<0.05$ )。这说明在低温胁迫下,油茶通过降低 SS 和 SPS 活性来降低蔗糖的积累,以此来抵御低温逆境可能对其造成的不利影响,这与刘敏洁等<sup>[38]</sup>对于老麦芒幼苗的研究结果相似。AI、NI 两种酶在植物体内蔗糖的分解代谢中具有重要的作用。本研究表明,AI 和 NI 活性随胁迫时间延长呈现升高趋势,这可能是油茶对低温胁迫的一种保护性反应,AI 和 NI 参与催化蔗糖水解成葡萄糖和果糖的过程,为植物的生长发育提供必需的碳水化合物,增强植物的抗逆能力。AI 和 NI 活性均从低温胁迫 6 h 就与 CK 出现显著差异,可以认为这是一个临界时间,植物受到严重胁迫

时,迫切需要转化酶调节碳水化合物的供给,给植物足够的己糖作为碳源来保证植物的正常生命活动,这与孟焕文等<sup>[42]</sup>的研究结果相似。此外,还有很多研究表明,植物受到外界非生物胁迫时,体内的转化酶活性会增强,以维持糖代谢动态平衡,保证植物正常生长<sup>[42-43]</sup>。

综上所述,短期低温胁迫导致油茶‘长林40’幼苗叶片的可溶性糖含量增加,淀粉含量减少,说明其通过调节NSC含量来改变渗透势,从而降低低温胁迫的伤害。油茶叶片蔗糖含量减少,葡萄糖和果糖含量增加,一方面可能是蔗糖主动参与水解,另一方面可能是由自身的呼吸代谢所导致。低温胁迫后,油茶幼苗叶片的SS、SPS活性降低,AI、NI活性升高,说明蔗糖含量变化可能是由代谢酶活性变化所致,但也不排除是其他可溶性碳水化合物参与调节所导致的,这需要进一步研究。

### 参考文献 (References)

- [1] 陈图强,徐贵青,刘深思,等.干旱胁迫下梭梭水力性状调整与非结构性碳水化合物动态[J].植物生态学报, 2023,47(10):1407-1421. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0276.
- CHEN T Q, XU G Q, LIU S S, et al. Hydraulic traits adjustments and nonstructural carbohydrate dynamics of *Haloxylon ammodendron* under drought stress[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2023, 47(10): 1407-1421. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0276.
- [2] 张亦弛,郭素娟.植物生长延缓剂对板栗苗枝条生长及叶片非结构性碳水化合物的影响[J].南京林业大学学报(自然科学版),2020,44(6):85-93. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.201903071.
- ZHANG Y C, GUO S J. Effects of plant growth retardants on the growth of branches and non-structural carbohydrates in leaves of chestnut (*Castanea mollissima*) seedlings[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2020, 44(6): 85-93. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.201903071.
- [3] 宋琳,雒文涛,马望,等.极端干旱对草甸草原优势植物非结构性碳水化合物的影响[J].植物生态学报,2020,44(6):669-676. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0331.
- SONG L, LUO W T, MA W, et al. Extreme drought effects on nonstructural carbohydrates of dominant plant species in a meadow grassland [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2020,44(6):669-676. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0331.
- [4] CAZETTA J O, REVOREDO M D. Non-structural carbohydrate metabolism, growth, and productivity of maize by increasing plant density [J]. Agronomy, 2018, 8(11): 243. DOI: 10.3390/agronomy8110243.
- [5] LIU X, GRIEVE C. Accumulation of chiro-inositol and other non-structural carbohydrates in *Limonium* species in response to saline irrigation waters[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 134(3):329-336. DOI: 10.21273/jashs.134.3.329.
- [6] 李永刚,张元明.荒漠齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)非结构性碳水化合物含量对植株脱水的响应[J].生态学报,2018,38(23):8408-8416. DOI: 10.5846/stxb201801010004.
- LI Y G, ZHANG Y M. Response of non-structural carbohydrate content of *Syntrichia caninervis* to dehydration process[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018,38(23):8408-8416. DOI: 10.5846/stxb201801010004.
- [7] 张亦弛,郭素娟,孙传昊.生长延缓剂对板栗叶片解剖结构及非结构性碳水化合物的影响[J].北京林业大学学报,2020,42(1):46-53. DOI: 10.12171/j.1000-1522.20180437.
- ZHANG Y C, GUO S J, SUN C H. Effects of growth retardants on anatomy and non-structural carbohydrates of chestnut leaves[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020,42(1):46-53. DOI: 10.12171/j.1000-1522.20180437.
- [8] SILD E, YOUNIS S, PLEIJEL H, et al. Effect of CO<sub>2</sub> enrichment on non-structural carbohydrates in leaves, stems and ears of spring wheat [J]. Physiologia Plantarum, 1999,107(1):60-67. DOI: 10.1034/j.1399-3054.1999.100109.x.
- [9] TRAVERSARI S, NERI A, TRAVERSI M L, et al. Daily osmotic adjustments in stem may be good predictors of water stress intensity in poplar[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 146: 13-22. DOI: 10.1016/j.plaphy.2019.10.039.
- [10] 张天俊,张永亮,李威,等.植物生长延缓剂对羊草非结构性碳水化合物含量及产量的影响[J].草地学报,2021,29(2):407-411. DOI: 10.11733/j.issn.1007-0435.2021.02.025.
- ZHANG T J, ZHANG Y L, LI W, et al. Effect of growth retardants on content of non-structural carbohydrate and products of *ley mus chinensis* [J]. Acta Agrestia Sinica, 2021,29(2):407-411. DOI: 10.11733/j.issn.1007-0435.2021.02.025.

- [11] 向芬,李维,刘红艳,等.氮素水平对茶树叶片氮代谢关键酶活性及非结构性碳水化合物的影响[J].生态学报,2019,39(24):9052-9057. DOI: 10.5846/stxb20181011220.
- XIANG F, LI W, LIU H Y, et al. Effects of nitrogen levels on key enzyme activities and non-structural carbohydrates in nitrogen metabolism in tea leaves[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(24):9052-9057. DOI: 10.5846/stxb20181011220.
- [12] 王凯,林婷婷,吕林有,等.水分胁迫对杨树幼苗非结构性碳水化合物分配的影响[J].生态学杂志,2019,38(11):3283-3290. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201911.01.
- WANG K, LIN T T, LÜ L Y, et al. Effects of water stress on non-structural carbohydrates distribution in poplar seedlings[J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(11):3283-3290. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201911.01.
- [13] 张子雷,余海霞,曲鲁平,等.热浪频次及间隔时间对闽楠和木荷苗木水力结构和非结构性碳水化合物的影响[J].生态学报,2024,44(3):1251-1263. DOI: 10.20103/j.stxb.202302230319.
- ZHANG Z L, YU H X, QU L P, et al. Effects of heat wave frequency and interval on the hydraulic structure characteristics and non-structural carbohydrates of *Phoebe bournei* and *Schima superba* seedlings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(3):1251-1263. DOI: 10.20103/j.stxb.202302230319.
- [14] 李娜,孙涛,毛子军.长期极端高温胁迫对樟子松幼苗生物量及非结构性碳水化合物的影响[J].植物研究,2014,34(2):212-218. DOI: 10.7525/j.issn.1673-5102.2014.02.012.
- LI N, SUN T, MAO Z J. Effects of long-term high-temperature stress on the biomass and non-structure carbohydrates of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings[J]. Bulletin of Botanical Research, 2014, 34(2):212-218. DOI: 10.7525/j.issn.1673-5102.2014.02.012.
- [15] 毛子军,贾桂梅,刘林馨,等.温度增高、CO<sub>2</sub>浓度升高、施氮对蒙古栎幼苗非结构碳水化合物积累及其分配的综合影响[J].植物生态学报,2010,34(10):1174-1184. DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2010.10.006.
- MAO Z J, JIA G M, LIU L X, et al. Combined effects of elevated temperature, elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen supply on non-structural carbohydrate accumulation and allocation in *Quercus mongolica* seedlings[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(10):1174-1184. DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2010.10.006.
- [16] 周永斌,吴栋栋,于大炮,等.长白山不同海拔岳桦非结构碳水化合物含量的变化[J].植物生态学报,2009,33(1):118-124. DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2009.01.013.
- ZHOU Y B, WU D D, YU D P, et al. Variations of non-structural carbohydrate content in *Betula ermanji* at different elevations of Changbai mountain, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2009, 33(1):118-124. DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2009.01.013.
- [17] GENT M P N. Dynamic carbohydrate supply and demand model of vegetative growth: response to temperature, light, carbon dioxide, and day length[J]. Agronomy, 2018, 8(2):21. DOI: 10.3390/agronomy8020021.
- [18] 唐润钰,孙敏红,吴玲利,等.不同外源物质对低温胁迫下油茶花器官的缓解效应[J].植物生理学报,2023,59(1):219-230. DOI: 10.13592/j.cnki.ppj.100194.
- TANG R Y, SUN M H, WU L L, et al. Alleviating effect of different exogenous substances on floral organs of *Camellia oleifera* under low temperature stress[J]. Plant Physiology Journal, 2023, 59(1):219-230. DOI: 10.13592/j.cnki.ppj.100194.
- [19] 吴玲利,李建安,王楠,等.低温胁迫对两个油茶品种开花结实及生理特性的影响[J].植物生理学报,2020,56(4):681-692. DOI: 10.13592/j.cnki.ppj.2020.0061.
- WU L L, LI J A, WANG N, et al. The effects of low temperature stress on the flowering, fruiting and physiological characteristics of two *Camellia oleifera* cultivars[J]. Plant Physiology Journal, 2020, 56(4):681-692. DOI: 10.13592/j.cnki.ppj.2020.0061.
- [20] 吴炜,高小明,胡娟娟,等.北缘油茶对不同海拔生境的生理响应[J].安徽农业大学学报,2019,46(4):655-659. DOI: 10.13610/j.cnki.1672-352x.20191013.022.
- WU W, GAO X M, HU J J, et al. Physiological responses of northern *Camellia oleifera* to the habitats in different altitudes[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2019, 46(4):655-659. DOI: 10.13610/j.cnki.1672-352x.20191013.022.
- [21] 高璐鑫,王琪,陈雨晴,等.春季亚低温胁迫对油茶‘华硕’叶片光合生理特性的影响[J].西南林业大学学报(自然科学),2022,42(1):100-107. DOI: 10.11929/j.swfu.202007010.
- GAO L X, WANG Q, CHEN Y Q, et al. Effects of subchilling stress in spring on photosynthetic physiological

- characteristics of *Camellia oleifera* 'Huashuo' leaves [J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 2022, 42(1): 100–107. DOI: 10.11929/j.swfu.202007010.
- [22] 曹林青, 钟秋平, 罗帅, 等. 干旱胁迫下油茶叶片结构特征的变化[J]. 林业科学研究, 2018, 31(3): 136–143. DOI: 10.13275/j.cnki.lykxyj.2018.03.018.
- CAO L Q, ZHONG Q P, LUO S, et al. Variation in leaf structure of *Camellia oleifera* under drought stress [J]. Forest Research, 2018, 31(3): 136–143. DOI: 10.13275/j.cnki.lykxyj.2018.03.018.
- [23] 黄瑞君, 王兆强, 杨阳, 等. 油茶叶片肿病变态叶片的形态特征和超微结构观察[J]. 西北植物学报, 2017, 37(1): 8–13. DOI: 10.7606/j.issn.1000–4025.2017.01.0008.
- HUANG R J, WANG Z Q, YANG Y, et al. Observation on morphological traits and ultrastructure of abnormal leaf induced by *Exobasidium gracile* in *Camellia oleifera* [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2017, 37(1): 8–13. DOI: 10.7606/j.issn.1000–4025.2017.01.0008.
- [24] 何玉琳, 吴杨, 叶子飘, 等. 油茶叶片捕光色素分子内禀特性和光能利用效率对光照强度的响应[J]. 西北植物学报, 2022, 42(9): 1552–1560. DOI: 10.7606/j.issn.1000–4025.2022.09.1552.
- HE Y L, WU Y, YE Z P, et al. Response of intrinsic characteristics of light-harvesting pigment molecules, light use efficiency to light intensity for oil-tea (*Camellia oleifera*) [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2022, 42(9): 1552–1560. DOI: 10.7606/j.issn.1000–4025.2022.09.1552.
- [25] 龚洪恩, 丁怡飞, 姚小华, 等. LED 光质对油茶苗生长和光合特性的影响[J]. 林业科学研究, 2018, 31(2): 176–182. DOI: 10.13275/j.cnki.lykxyj.2018.02.025.
- GONG H E, DING Y F, YAO X H, et al. Effects of light qualities on growth and photosynthetic characteristics of *Camellia oleifera* cutting stocks [J]. Forest Research, 2018, 31(2): 176–182. DOI: 10.13275/j.cnki.lykxyj.2018.02.025.
- [26] 张运煜, 游璐, 胡冬南, 等. 2 年生不同油茶品种树体养分对缺钾胁迫的响应差异[J]. 中南林业科技大学学报, 2023, 43(12): 67–82. DOI: 10.14067/j.cnki.1673–923x.2023.12.007.
- ZHANG Y Y, YOU L, HU D N, et al. Variations of tree nutrient response to potassium deficiency stress in different two-year-old *Camellia oleifera* cultivars [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2023, 43(12): 67–82. DOI: 10.14067/j.cnki.1673–923x.2023.12.007.
- [27] 于方明, 漆培艺, 刘可慧, 等. 锰污染土壤石灰改良对油茶生长及抗氧化酶系统的影响[J]. 农业环境科学学报, 2019, 38(8): 1882–1890. DOI: 10.11654/jaes.2019–0042.
- YU F M, QI P Y, LIU K H, et al. Effects of lime on the growth and antioxidant enzyme system of *Camellia oleifera* in manganese-contaminated soil [J]. Journal of Agro-Environment Science, 2019, 38(8): 1882–1890. DOI: 10.11654/jaes.2019–0042.
- [28] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导[M]. 广州: 华南理工大学出版社, 2015.
- CHEN J X, WANG X F. Experimental guidance of plant physiology [M]. Guangzhou: South China University of Technology Press, 2015.
- [29] FILS-LYCAON B, JULIANUS P, CHILLET M, et al. Acid invertase as a serious candidate to control the balance sucrose versus (glucose+fructose) of banana fruit during ripening [J]. Scientia Horticulturae, 2011, 129(2): 197–206. DOI: 10.1016/j.scienta.2011.03.029.
- [30] DE BRUYN J W, VAN KEULEN H A, FERGUSON J H A. Rapid method for the simultaneous determination of glucose and fructose using anthrone reagent [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 1968, 19(10): 597–601. DOI: 10.1002/jsfa.2740191009.
- [31] 郑春芳, 陈威, 刘伟成, 等. 低温胁迫后红树植物秋茄幼苗光合特性及蔗糖代谢的恢复机制[J]. 生态学杂志, 2020, 39(12): 4048–4056. DOI: 10.13292/j.1000–4890.202012.003.
- ZHENG C F, CHEN W, LIU W C, et al. Recovery mechanisms of photosynthesis and sucrose metabolism in *Kandelia obovata* seedlings from low temperature stress [J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(12): 4048–4056. DOI: 10.13292/j.1000–4890.202012.003.
- [32] JAIRO A P. Photosynthesis, transpiration, and leaf diffusive conductance of the cassava leaf in response to water stress [J]. Canadian Journal of Botany, 1983, 61(1): 373–376. DOI: 10.1139/b83–043.
- [33] 乔亚科, 李桂兰, 王文颇, 等. 野生、栽培大豆愈伤组织耐盐性与植株盐胁迫下丙二醛(MDA)含量的关系[J]. 大豆科学, 2003, 22(2): 127–131. DOI: 10.3969/j.issn.1000–9841.2003.02.010.
- QIAO Y K, LI G L, WANG W P, et al. The salt tolerance of callus of wild/cultivated soybean and MDA content of plant grown in salty soil [J]. Soybean Science,

- 2003, 22(2): 127–131. DOI: 10.3969/j.issn.1000–9841.2003.02.010.
- [34] 章异平, 海旭莹, 徐军亮, 等. 秦岭东段栓皮栎枝条非结构性碳水化合物含量的季节动态[J]. 植物生态学报, 2019, 43(6): 521–531. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0325.
- ZHANG Y P, HAI X Y, XU J L, et al. Seasonal dynamics of non-structural carbohydrate content in branch of *Quercus variabilis* growing in east Qinling Mountain range [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(6): 521–531. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0325.
- [35] 石林墨, 倪天虹, 裴云霞, 等. 湖北省主栽油茶品种苗期抗寒性评价[J]. 经济林研究, 2019, 37(4): 10–19. DOI: 10.14067/j.cnki.1003–8981.2019.04.002.
- SHI L Z, NI T H, PEI Y X, et al. Evaluation on cold tolerance of main *Camellia oleifera* cultivars at seedling stage in Hubei Province[J]. Non-wood Forest Research, 2019, 37(4): 10–19. DOI: 10.14067/j.cnki.1003–8981.2019.04.002.
- [36] 张蓓, 刘林婷, 刘若南, 等. 钙与 IAA 对易裂果蜜广橘果皮活性氧代谢和相关抗氧化基因表达的影响[J]. 果树学报, 2021, 38(12): 2034–2044. DOI: 10.13925/j.cnki.gsxb.20210242.
- ZHANG B, LIU L T, LIU R N, et al. Effects of calcium and IAA treatments on active oxygen metabolism and related antioxidant gene expressions in the peel of cracking sensitive fruit of Miguang tangerine[J]. Journal of Fruit Science, 2021, 38(12): 2034–2044. DOI: 10.13925/j.cnki.gsxb.20210242.
- [37] 孙永梅, 刘丽杰, 冯明芳, 等. 植物在低温胁迫下的糖代谢研究进展[J]. 东北农业大学学报, 2015, 46(7): 95–102, 108. DOI: 10.19720/j.cnki.issn.1005–9369.2015.07.015.
- SUN Y M, LIU L J, FENG M F, et al. Research progress of sugar metabolism of plants under cold stress[J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2015, 46(7): 95–102, 108. DOI: 10.19720/j.cnki.issn.1005–9369.2015.07.015.
- [38] 刘敏洁, 刘文辉, 杨伟, 等. 老芒麦幼苗糖代谢对 PEG 模拟干旱胁迫的响应[J]. 草原与草坪, 2021, 41(3): 63–69. DOI: 10.13817/j.cnki.cyyep.2021.03.009.
- LIU M J, LIU W H, YANG W, et al. Response of sugar metabolism to PEG-simulated drought stress in *Elymus sibiricus* seedlings [J]. Grassland and Turf, 2021, 41(3): 63–69. DOI: 10.13817/j.cnki.cyyep.2021.03.009.
- [39] 戴云. 干旱胁迫及复水条件下外源 ALA 对高羊茅糖代谢的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2013.
- DAI Y. Effects of exogenous ALA on sugar metabolism of tall fescue under drought stress and rehydration conditions [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2013.
- [40] 高彦婷, 张芮, 李红霞, 等. 水分胁迫对葡萄糖分及其蔗糖代谢酶活性的影响[J]. 干旱区研究, 2021, 38(6): 1713–1721. DOI: 10.13866/j.azr.2021.06.23.
- GAO Y T, ZHANG R, LI H X, et al. Effect of water stress on sugar accumulation and sucrose metabolism enzyme activities of greenhouse grape fruit [J]. Arid Zone Research, 2021, 38(6): 1713–1721. DOI: 10.13866/j.azr.2021.06.23.
- [41] 刁倩楠, 田守波, 陈幼源, 等. 甜瓜幼苗叶片内源一氧化氮和蔗糖代谢对低温胁迫的响应[J]. 西北植物学报, 2019, 39(3): 498–505. DOI: 10.7606/j.issn.1000–4025.2019.03.0498.
- DIAO Q N, TIAN S B, CHEN Y Y, et al. Response of endogenous nitric oxide and sucrose metabolizing to chilling stress in melon seedlings [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2019, 39(3): 498–505. DOI: 10.7606/j.issn.1000–4025.2019.03.0498.
- [42] 孟焕文, 程智慧, 吴洋, 等. 温度胁迫对番茄转化酶表达和光合特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2006, 34(12): 41–46, 52. DOI: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2006.12.009.
- MENG H W, CHENG Z H, WU Y, et al. Impact of temperature stress on invertase expression and photosynthetic characteristic in tomato plant [J]. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 2006, 34(12): 41–46, 52. DOI: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2006.12.009.
- [43] 赵欣, 孟德义, 苍晶, 等. 外源 SA 对低温胁迫下冬小麦糖酵解代谢的影响[J]. 麦类作物学报, 2022, 42(8): 1031–1038. DOI: 10.7606/j.issn.1009–1041.2022.08.13.
- ZHAO X, MENG D Y, CANG J, et al. Effect of exogenous SA on glycolytic metabolism of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) under low temperature stress [J]. Journal of Triticeae Crops, 2022, 42(8): 1031–1038. DOI: 10.7606/j.issn.1009–1041.2022.08.13.

(责任编辑: 郑珊珊)