

生物炭对干旱胁迫下咖啡苗生长及非结构性碳水化合物化合物的影响

韩泽邦¹, 吕玉兰², 邵忠思¹, 喻好好^{1,2},
张佳欣¹, 董相书¹, 何飞飞¹

(1. 云南大学农学院, 云南 昆明 650500; 2. 云南省农业科学院热带亚热带作物研究所, 云南 保山 678000)

摘要:为明确在干旱胁迫下施用生物炭对咖啡苗生长及非结构性碳水化合物(NSC)含量的影响,以正常水分处理(W1:土壤水分最大持水量的65%~70%,不施用生物炭;W2:土壤水分最大持水量的65%~70%,施用相当于烘干土质量5%的生物炭)为对照,设置不同生物炭处理(D1:不施生物炭;D2:施用量为干土质量的5%)下进行持续干旱与复水的盆栽试验,干旱与复水共设4个处理,分别为持续干旱9 d(DL)、持续干旱13 d(DS)、持续干旱9 d+复水后3 d(DL+R)、持续干旱13 d+复水后3 d(DS+R),分析各器官(根、茎、叶)干物质质量、NSC组分含量及其质量的变化。结果表明:与正常水分处理(W1)相比,持续干旱9 d时(DL),D1处理咖啡苗叶的可溶性糖含量、淀粉含量和NSC比率分别下降22.5%、21.1%和21.1%,根的可溶性糖含量和NSC比率分别显著提高8.7%和62.8%,茎的可溶性糖含量和NSC比率分别显著提高22.0%和28.2%。持续干旱13 d时(DS),D1处理较W1处理的根、茎、叶干质量和总干物质量分别下降30.6%、22.2%、34.8%和30.8%,叶的NSC含量和NSC比率分别下降23.7%和16.4%,根的NSC含量和NSC比率分别增加33.8%和57.9%;生物炭处理(D2)较不施生物炭的处理(D1)总干质量增加16.7%,根、茎、叶的NSC含量和NSC比率分别下降18.0%和24.1%,叶的NSC含量和NSC比率分别增加22.8%和15.0%。持续干旱9 d复水后3 d时(DL+R),生物炭处理(D2)对各器官NSC含量恢复作用显著,且与正常水分处理(W1)间无显著差异;干旱13 d复水后3 d时(DS+R),不施生物炭处理(D1)的咖啡苗生长未恢复,而生物炭处理(D2)对咖啡苗恢复作用显著,D2较D1处理的总干质量增加20.3%,叶的NSC含量增加22.7%,根和茎的NSC含量分别下降11.8%和15.3%。可见,施用生物炭是增强咖啡抗旱性和减缓咖啡NSC组分剧烈变化的有效途径。

关键词:干旱胁迫;生物炭;咖啡;生长;非结构性碳水化合物

中图分类号:S571.2 **文献标志码:**A

Effects of biochar on growth and non-structural carbohydrates of coffee seedlings under drought stress

HAN Zebang¹, LV Yulan², SHAO Zhongsi¹, YU Haohao^{1,2},
ZHANG Jiaxin¹, DONG Xiangshu¹, HE Feifei¹

(1. School of Agriculture, Yunnan University, Kunming, Yunnan 650500, China;

2. Tropical and Subtropical Economical Crops Institute, Yunnan Academy of Agriculture Science, Baoshan, Yunnan 678000, China)

Abstract: The purpose of this study was to clarify the effects of biochar application on the growth of coffee seedlings and non-structural carbohydrates (NSC) under drought stress. The normal water treatment was as control (W1: 65%~70% soil moisture of the maximum water holding capacity with no biochar applied; W2: 65%~70% soil moisture of the maximum water holding capacity with 5% biochar applied to dry soil). The pot experiment of continuous drought and rewatering under different biochar treatments was set up as D2 of 5% of soil dry weight and D1 of no biochar applied under the same drought stress. Four treatments were set up for drought and rewatering,

收稿日期:2023-04-07

修回日期:2023-06-05

基金项目:云南大学新一轮“双一流”建设项目(CZ22634404);云南大学研究生科研创新项目(KC-22221772);国家重点研发计划项目(2020YFD1001202)

作者简介:韩泽邦(1997-),男,甘肃陇西人,硕士研究生,研究方向为咖啡干旱生理。E-mail:3481005369@qq.com

通信作者:何飞飞(1976-),女,云南保山人,副教授,硕士生导师,主要从事咖啡逆境生理研究。E-mail:hfeifei@ynu.edu.cn

which were continuous drought for 9 days (DL), continuous drought for 13 days (DS), continuous drought for 9 days and rewatering for 3 days (DL + R), and continuous drought for 13 days and rewatering for 3 days (DS+R). The changes of dry mass, NSC component content and quality of each organ (root, stem and leaf) were analyzed. The results showed that after 9 days of continuous drought (DL), compared with normal water treatment (W1), the soluble sugar content, starch content and NSC ratio of coffee seedling leaves in D1 treatment decreased by 22.5%, 21.1% and 21.1%, respectively. The soluble sugar content and NSC ratio of roots were significantly increased by 8.7% and 62.8%, and the soluble sugar content and NSC ratio of stems were significantly increased by 22.0% and 28.2%, respectively. At 13 days of continuous drought (DS), compared with normal water treatment (W1), the dry mass of roots, stems, leaves and total dry mass of D1 treatment decreased by 30.6%, 22.2%, 34.8% and 30.8%, respectively; the NSC content and NSC ratio of leaves decreased by 23.7% and 16.4%, respectively; and the NSC content and NSC ratio of roots increased by 33.8% and 57.9%, respectively. Meanwhile, compared with the treatment without biochar (D1), the total dry mass of biochar treatment (D2) increased by 16.7%, NSC content in roots and NSC ratio in stems decreased by 18.0% and 24.1%, and NSC content and NSC ratio in leaves increased by 22.8% and 15.0%. After 9 days of continuous drought and 3 days of rewatering (DL+R), biochar treatment (D2) significantly restored the NSC content of each organ, and there was no difference between biochar treatment and normal water treatment (W1); and rewatering 3 days after 13 days of drought (DS+R), coffee seedlings without biochar treatment (D1) did not recover, while biochar treatment (D2) had a significant recovery effect on coffee seedlings, compared with D1 treatment. The total dry mass of D2 increased by 20.3%, the NSC content of leaves increased by 22.7%, and the NSC content of roots and stems decreased by 11.8% and 15.3%. The findings indicated that the application of biochar to soil was an effective way to enhance the drought resistance of coffee and to slow down the drastic changes of NSC components in coffee.

Keywords: drought stress; biochar; coffee; growth; non-structural carbohydrates

全球气候变化引起极端干旱和炎热频发,严重威胁农业生产,其造成的作物产量损失已超过所有病原菌造成的损失之和^[1]。小粒种咖啡(*Coffea arabica* L.)为茜草科咖啡属常绿灌木或小乔木,由于在原产地(埃塞俄比亚)长期位于热带雨林下层,形成了喜温凉、湿润、荫蔽或半荫蔽的习性,对干旱敏感^[2]。云南省是我国小粒种咖啡主产区,其种植面积、产量和农业产值占全国 98%以上^[3]。春旱是云南热区较为典型的气象特征,近年来云南咖啡产区的温度和太阳辐射总体增加而相对湿度在下降^[4],有朝干热化演化的趋势,尤其干热河谷区咖啡减产风险较大。2010 年前后云南咖啡种植区遭遇了严重的干旱,咖啡产业损失近 6 亿元^[5]。

非结构性碳水化合物(Non-structural carbohydrate, NSC)是植物初级和次生代谢的主要底物,主要成分包括可溶性糖、淀粉、果聚糖、低聚糖、糖醇、脂类、氨基酸,其中可溶性糖和淀粉是植物 NSC 的主要形式^[6]。当植物处于逆境条件下,现有的 NSC 不足以维持植株生长发育、呼吸代谢及防御,储存的 NSC 作为缓冲物质开始水解以调节其平衡状态,体内 NSC 浓度降低到一定程度时植物便会死亡^[7-8]。干旱胁迫影响不同器官中 NSC 的分配、使

用和运输。研究表明,刺槐经受干旱胁迫后,淀粉向可溶性糖的转化增加,NSC 被提前消耗,茎和粗根中 NSC 含量显著降低,叶和细根的 NSC 则无明显变化^[9]。岳桦幼苗叶、皮、茎秆和根的可溶性糖和 NSC 含量随干旱胁迫程度的加剧而显著增加,而淀粉含量显著降低^[10]。榆树叶片可溶性糖含量随干旱胁迫程度的加剧先减少后增加,严重干旱时茎中的可溶性糖向粗根转移^[11]。但当前研究对干旱胁迫下 NSC 在不同物种、不同器官中分布格局仍然理解不足,干旱过程中 NSC 动态的分析也有限,NSC 的积累是主动过程还是被动过程尚无定论,且 NSC 的储存和消耗机制仍不明确^[12-13]。

生物炭具备改善土壤结构、性质及保水和固碳等多重优势,其施用后土壤水分含量显著提高^[14-15]。生物炭具有发达的多孔结构,比表面积大,能改善土壤的总孔隙度和各尺度孔隙的比例^[16-17],通过影响土壤的毛细管作用而影响土壤的持水性能。此外,生物炭具有羧基、羟基、酚醛基等亲水表面官能团,保证了其良好的水分吸附能力^[18]。土壤施用生物炭可作为作物生产中应对干旱的新策略,同时还有助于防治季节性干旱山区农业土壤退化。本文通过盆栽控水试验,开展施用生

物炭对于干旱胁迫下咖啡苗生长状况和 NSC 在不同器官分配动态变化的研究,揭示小粒种咖啡抵御环境干旱的作用机制,以期为咖啡种植业应对季节性干旱提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试作物与材料

盆栽试验于 2021 年 4—8 月在云南省昆明市云南大学呈贡校区玻璃温室内进行。正式试验期间(2021 年 8 月)温室内的温度为 18~28℃,湿度为 44%~60%,9:00—11:00 平均光照强度为 3 240 Lx,温室荫蔽度为 21.1%。盆栽土壤采自云南大学呈贡校区,挑出非土物质(沙石、植物残体等)后风干,碾碎过 4 mm 筛备用。土壤最大持水量为 55.2%,土壤 pH 值为 7.71,有机质含量 5.37 g·kg⁻¹,水解性氮含量 14.95 mg·kg⁻¹,有效磷含量 2.75 mg·kg⁻¹,速效钾含量 91.39 mg·kg⁻¹。

供试咖啡苗:小粒种咖啡(*Coffea arabica* L.),1 a 龄,品种为云南主栽品种‘卡蒂姆 7963’,在云南省保山市潞江镇进行育苗。

供试生物炭:购于河南商丘三利新能源有限公司。生物炭比表面积为 4.61 m²·g⁻¹,孔容为 0.017 cm³·g⁻¹,C、H、N、P、K 含量分别为 32.4%、2.4%、2.1%、8.3%、2.7%。生物炭电镜扫描结果见图 1,图中多孔状的空间结构为生物炭的微观成像。

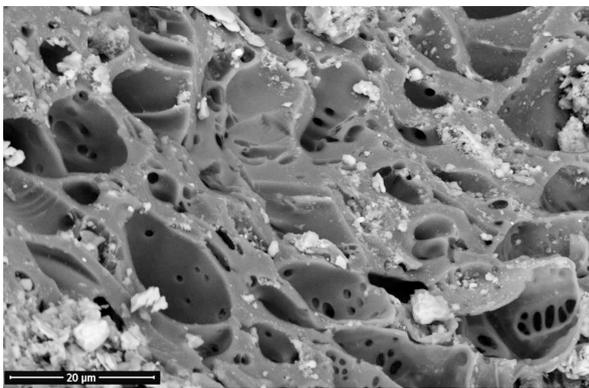


图 1 生物炭电镜扫描图象

Fig.1 Scanning electron microscope image of biochar

1.2 试验设计

试验采用双因素随机设计,试验因素为生物炭和土壤水分,共 4 个处理,4 次重复,处理分别为:W1:土壤水分保持在最大持水量的 65%~70%,不施用生物炭;W2:土壤水分保持在最大持水量的 65%~70%,施用相当于烘干土质量 5%的生物炭;

D1:持续干旱直至咖啡苗凋萎,不施用生物炭;D2:持续干旱时间同 D1 处理,施用相当于烘干土质量 5%的生物炭。D1 和 D2 处理下分别设置两种复水处理:(1)D1 全部叶片第一次出现萎蔫时(持续干旱 9 d),两处理分别复水至土壤水分最大持水量的 65%~70%;(2)D1 持续干旱至出现重度萎蔫完全凋萎时(持续干旱 13 d),两处理分别复水至土壤水分最大持水量的 65%~70%。采样时期以 D1 处理的萎蔫程度为依据,分为 5 个阶段:(1)预培养结束时,记为 D0;(2)D1 持续干旱 9 d,记为 DL;(3)D1 干旱 9 d+复水后 3 d,记为 DL+R;(4)D1 持续干旱 13 d,记为 DS;(5)D1 干旱 13 d+复水后 3 d,记为 DS+R。

咖啡苗移栽前称取 0.5 kg 的小鹅卵石垫于盆底,便于灌水后水分自由流出。每盆定植 2 株形态健康、大小基本一致的幼苗,盆钵上口直径 30 cm、下底直径 20 cm、高 30 cm,每盆装土 5 kg。为保证咖啡苗适应盆栽试验环境,预培养 120 d,期间每隔 3 d 补 1 次水,补水时称重浇水,土壤水分保持在最大持水量的 65%~70%。

1.3 测定指标与方法

干物质质量:各处理从盆中挖出咖啡苗,水洗法洗根,将咖啡苗根、茎、叶分开,105℃杀青 2 h,70℃烘干 48 h,完全烘干后测定单株根、茎和叶的干质量。

可溶性糖、淀粉和 NSC 的含量:将烘干后的根、茎和叶(顶端第二对成熟叶片)磨碎过筛,用硫酸-蒽酮比色法测定可溶性糖和淀粉的含量。可溶性糖和淀粉含量之和为 NSC 的含量。

单株可溶性糖、淀粉和 NSC 的质量,NSC 比率:根/茎/叶 NSC 质量=单株根/茎/叶干质量×根/茎/叶 NSC 含量;根、茎、叶 NSC 比率为各器官 NSC 质量分别与整株 NSC 质量的比值。

1.4 数据分析

运用 SPSS 12.0 进行数据分析,使用 ANOVA 和 Duncan 法对试验数据进行方差分析和多重比较,Excel 2019 作图。

2 结果与分析

2.1 干旱-复水和生物炭对咖啡苗干物质质量的影响

咖啡苗不同采样时期各器官干物质质量见表 1。干旱 9 d 时(DL),D1 和 D2 各器官的干物质质量均无显著变化($P>0.05$),D1 的叶片失水萎蔫、完全下垂,D2 的叶片轻度萎蔫、轻微下垂;复水 3 d 后(DL+R),咖啡苗叶片挺立,恢复正常。

干旱 13 d 时 (DS), D1 和 D2 处理各器官的干质量不同程度下降。与 W1 处理相比, D1 和 D2 处理的根、茎、叶干质量和总干质量分别下降 30.6% 和 3.2%、22.2% 和 28.6%、34.8% 和 23.9%、30.8% 和 20.5%。复水 3 d 后 (DS+R), D1 幼苗没有恢复, 失水死亡; D2 幼苗叶片恢复挺立、舒展、叶色基本正常。此时, D2 的根干质量和总干质量分别比 D1 处理显著提高 39.5% 和 16.7%, 说明生物炭能缓解重度干旱胁迫对咖啡苗不可逆的损伤。W2 处理的总干质量低于 W1 处理 (表 1), 可能与施用生物炭后正常灌水导致土壤水分过多有关。

2.2 干旱-复水和生物炭对咖啡苗 NSC 及其组分含量的影响

2.2.1 对根 NSC 及其组分含量的影响 由图 2 可知, 干旱胁迫下根的 NSC 含量显著升高 ($P < 0.05$)。干旱 9 d 时 (DL), D1 和 D2 处理的可溶性糖含量显著高于 W1 处理, 分别增加 8.7% 和 22.1%; 干旱持续至 13 d 时 (DS), D1 和 D2 的可溶性糖含量分别较 W1 处理增加 66.6% 和 30.8%, 可溶性糖含量与淀粉含量的比值也显著高于 W1 处理。各处理间根的淀粉含量大多无明显差异, 因此 D1 和 D2 处理的 NSC 含量随可溶性糖含量变化而变化。

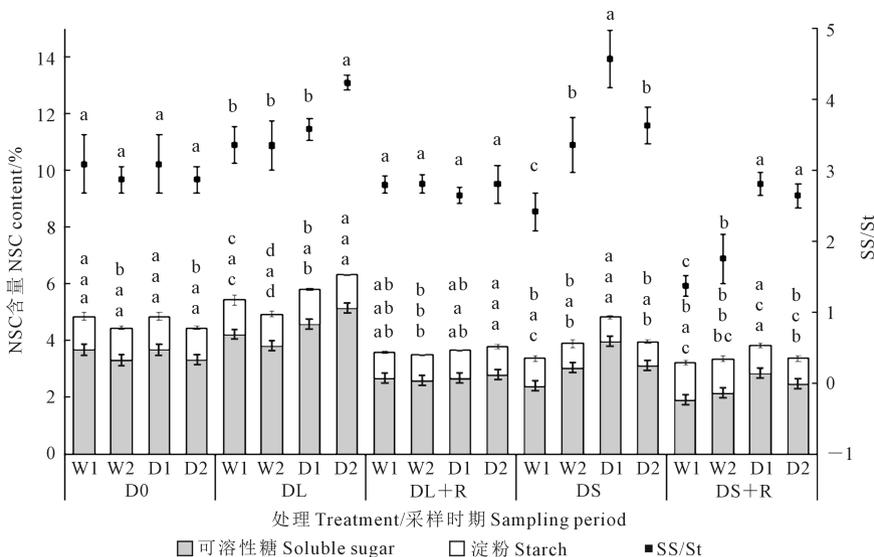
表 1 干旱及复水下施用生物炭对咖啡苗各器官干质量的影响/(g·株⁻¹)

Table 1 Effects of biochar application on the dry mass of coffee seedlings under drought and rehydration conditions/(g·plant⁻¹)

时期 Time	处理 Treatment	根干质量 Root dry mass	茎干质量 Stem dry mass	叶干质量 Leaf dry mass	总干质量 Total dry mass
D0	W1	3.7±1.0a	4.4±0.6a	10.0±1.8a	18.1±1.0a
	W2	3.5±0.3a	4.6±0.7a	10.1±1.8a	18.1±0.8a
	D1	3.7±1.0a	4.4±0.6a	10.0±1.8a	18.1±0.2a
	D2	3.5±0.3a	4.6±0.7a	10.1±1.8a	18.1±0.6a
DL	W1	4.4±1.2a	5.1±0.9a	12.0±1.2a	21.5±1.5a
	W2	3.6±1.3a	4.5±0.7a	12.0±1.5a	20.1±1.8a
	D1	5.5±2.0a	4.6±1.1a	10.1±0.9a	20.2±1.2a
	D2	4.5±1.0a	4.3±0.5a	11.6±1.8a	20.5±1.2a
DL+R	W1	4.6±0.9ab	5.2±1.1a	12.1±2.0a	21.9±1.0a
	W2	3.4±1.0b	4.5±0.8a	12.1±2.0a	19.9±1.3b
	D1	5.5±1.1a	4.6±1.0a	10.0±1.3a	20.2±0.5ab
	D2	4.5±0.7ab	4.4±0.7a	11.8±1.5a	20.7±1.3ab
DS	W1	6.2±0.7a	6.3±0.7a	13.8±1.5a	26.3±0.6a
	W2	5.6±0.9a	4.4±0.8b	13.2±1.8a	23.3±0.9b
	D1	4.3±0.6b	4.9±0.9b	9.0±1.8b	18.2±0.9d
	D2	6.0±0.3a	4.5±0.6b	10.5±1.7b	20.9±0.9c
DS+R	W1	6.2±0.6a	6.4±1.2a	13.5±2.3a	26.1±0.6a
	W2	5.8±0.7a	4.2±0.7b	11.8±0.7ab	21.8±1.0b
	D1	4.2±0.7b	4.6±0.8b	9.4±2.0b	18.2±1.1c
	D2	6.1±0.8a	4.4±0.6b	11.5±2.5ab	21.9±1.0b

注: 同列不同小写字母表示同一采样时期不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among treatments at the same sampling time ($P < 0.05$).



注: NSC 含量为可溶性糖和淀粉含量的总和。SS: 可溶性糖含量; St: 淀粉含量; SS/St: 可溶性糖与淀粉含量的比值。不同小写字母表示同一采样时期不同处理间差异显著 ($P < 0.05$), 柱形图上的多重比较字母标记从上到下依次表示 NSC 含量、淀粉含量和可溶性糖含量。下同。

Note: The NSC content is the sum of soluble sugar and starch content. SS: Soluble sugar content; St: Starch content; SS/St: Ratio of soluble sugar to starch. Different lowercase letters indicate significant differences between different treatments during the same sampling period ($P < 0.05$), and the multiple comparison letter markers on the column chart from top to bottom are: NSC content, starch content, and soluble sugar content. The same below.

图 2 干旱及复水下施用生物炭对咖啡苗根中 NSC 及其组分含量的影响

Fig.2 Effects of biochar application on the content of NSC and its components in coffee seedling roots under drought and rehydration conditions

干旱 9 d 复水后 3 d(DL+R), D1 和 D2 的 NSC 组分含量恢复正常,与 W1 处理无显著差异。干旱 13 d 时(DS), D1 和 D2 的 NSC 含量均高于 W1 处理,但 D2 处理的可溶性糖和 NSC 含量分别比 D1 处理降低 21.5% 和 18.0% ($P < 0.05$),可溶性糖与淀粉含量的比值显著低于 D1;复水后 3 d(DS+R), D1 和 D2 的淀粉含量均显著下降,分别比 W1 处理降低 26.5% 和 31.9%,此时 D1 处理的 NSC 含量仍显著高于 W1,但 D2 的 NSC 含量回落且与 W1 处理无显著差异, D2 的可溶性糖和 NSC 含量分别比 D1 降低 13.1% 和 11.8%。可见,生物炭能减缓持续干旱下咖啡苗根中 NSC 组分含量的剧烈变化。

2.2.2 对茎 NSC 及其组分含量的影响 干旱胁迫下茎的 NSC 含量变化与根相似,亦呈增加趋势(图 3)。干旱 9 d 时(DL), D1 的可溶性糖含量比 W1 高 22.0% ($P < 0.05$), NSC 含量随之增加。干旱 13 d 时(DS),与 W1 处理相比, D1 和 D2 的可溶性糖含量升高,分别增加 28.6% 和 32.3%; D1 和 D2 的 NSC 含量以及可溶性糖与淀粉含量的比值均显著增加 ($P < 0.05$)。

干旱 9 d 复水后 3 d(DL+R),与 W1 相比, D1 的可溶性糖含量增加 23.2%,淀粉含量降低 28.6%,可溶性糖与淀粉含量的比值显著增加;而 D2 的 NSC 及其组分含量恢复至正常,与 W1 差异不显著。干旱 13 d 时(DS), D1 和 D2 的 NSC 含量上升明显且两者间无显著差异。复水后 3 d(DS+R), D1 的可溶性糖和 NSC 含量分别比 W1 提高 36.5% 和 10.6%;但 D2 的可溶性糖含量回落,可溶性糖含量和 NSC 含量与 W1 处理无显著差异。可见,生物炭有利于咖啡

苗茎中 NSC 含量恢复到正常灌水水平(图 3)。

2.2.3 对叶 NSC 及其组分含量的影响 持续干旱胁迫下,咖啡苗叶 NSC 组分含量的变化趋势与根和茎相反,呈下降的趋势(图 4)。干旱 9 d 时(DL), D1 和 D2 的可溶性糖含量分别较 W1 处理降低 22.5% 和 10.0%,淀粉含量分别降低 21.1% 和 14.8% ($P < 0.05$)。干旱 13 d 时(DS), D1 和 D2 处理的可溶性糖含量进一步下降,分别比 W1 降低 33.2% 和 20.3%; D1 的淀粉含量下降 30.3%,但 D2 淀粉含量无显著变化 ($P > 0.05$)。

干旱 9 d 复水后 3 d(DL+R), D1 和 D2 的 NSC 含量有所恢复,但 D1 的可溶性糖含量以及 SS/St 仍显著高于 W1 处理;而 D2 恢复正常,且与 W1 处理无显著差异。干旱 13 d 时(DS), D2 可溶性糖和淀粉含量分别比 D1 提高 21.1% 和 40.6%;复水 3 d 后(DS+R), D2 的叶可溶性糖含量比 D1 提高 20.5%, D2 的 NSC 含量也高于 D1。生物炭处理能减缓叶片 NSC 含量的剧烈下降(图 4)。

由图 4 可知, W2 叶的 NSC 含量低于 W1,可溶性糖与淀粉含量的比值与 W1 也存在显著差异,可能与土壤水分过多有关。

2.3 干旱-复水和生物炭对咖啡苗 NSC 及其组分质量的影响

2.3.1 对根 NSC 及其组分质量的影响 如图 5 所示,干旱 9 d 时(DL), D1 和 D2 根的可溶性糖质量比 W1 处理分别提高 36.4% 和 24.5% ($P < 0.05$); D1 的淀粉质量比 W1 处理提高 27.3%,而 D2 的淀粉质量与 W1 无显著差异 ($P > 0.05$); D1 和 D2 处理的 NSC

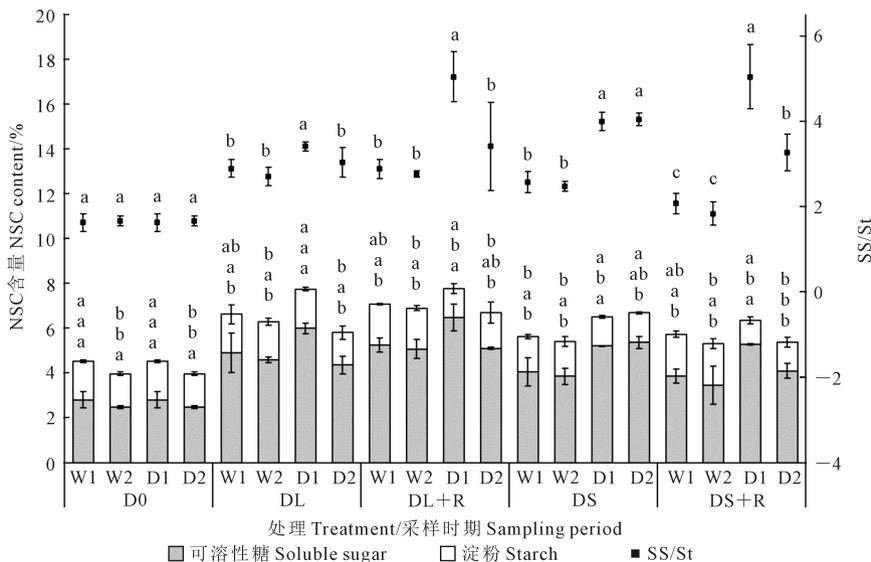


图 3 干旱及复水下施用生物炭对咖啡苗茎中 NSC 及其组分含量的影响

Fig.3 Effects of biochar application on the content of NSC and its components in coffee seedling stems under drought and rehydration conditions

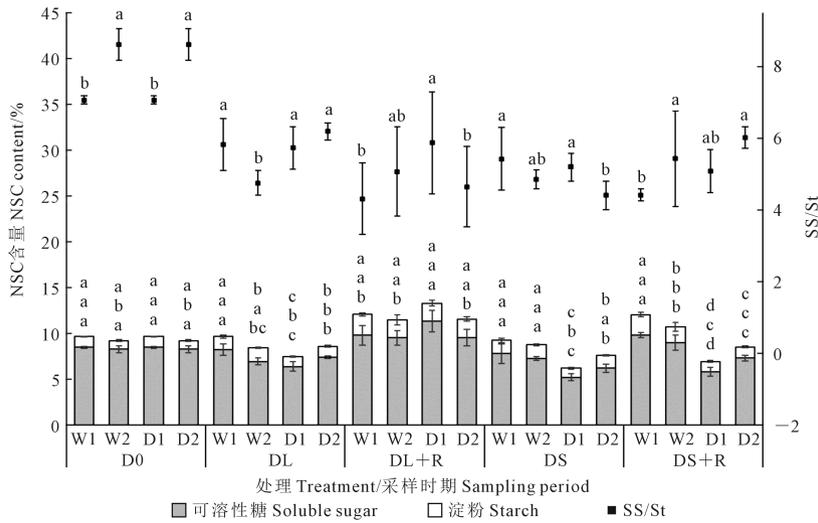
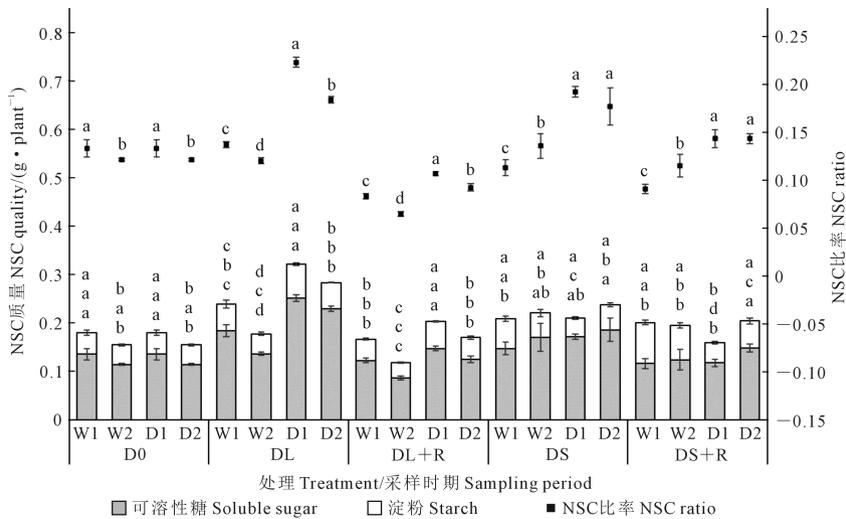


图 4 干旱及复水下施用生物炭对咖啡苗叶中 NSC 及其组分含量的影响
Fig.4 Effects of biochar application on the content of NSC and its components in coffee seedling leaves under drought and rehydration conditions



注:柱形图上的多重比较字母标记从上到下依次表示 NSC 质量、淀粉质量和可溶性糖质量。下同。

Note: The multiple comparison letter markers on the column chart from top to bottom are: NSC quality, starch quality, and soluble sugar quality. The same below.

图 5 干旱及复水下施用生物炭对咖啡苗根中 NSC 及其组分质量的影响
Fig.5 Effects of biochar application on the quality of NSC and its components in coffee seedling roots under drought and rehydration conditions

比率均高于 W1。干旱 13 d 时(DS),D1 和 D2 根的可溶性糖质量比 W1 处理分别提高 17.0%和 26.5%,但淀粉质量比 W1 处理分别降低 37.7%和 16.4%;D1 和 D2 的 NSC 质量与 W1 处理间无显著差异,但 NSC 比率高于 W1 处理。

生物炭处理有利于减缓根 NSC 质量的变化(图 5)。持续干旱 9 d 时(DL),D1 和 D2 的 NSC 质量增加,但 D1 的增幅高于 D2;D2 的可溶性糖质量和淀粉质量分别比 D1 降低 8.8%和 22.9%,NSC 比率也低于 D1。复水 3 d 后(DL+R),D1 的可溶性糖质量和淀粉质量分别较 W1 处理增加 20.5%和 27.3%,而 D2 的

NSC 及其组分的质量与 W1 无显著差异;D2 的 NSC 比率显著低于 D1。持续干旱 13 d 时(DS),D2 的 NSC 质量与 D1 差异不显著,但 D2 淀粉质量比 D1 高 34.2%;复水 3 d 后(DS+R),D1 的 NSC 质量最低,显著低于 D2,D2 的 NSC 质量与 W1 无显著差异;D2 的可溶性糖质量和淀粉质量比 D1 分别提高 26.5%和 33.3%。

由图 5 可知,在 D0、DL 和 DL+R 时期,W2 根的 NSC 质量显著低于 W1,W2 根的 NSC 比率也显著低于 W1 处理,可能与土壤水分含量不同有关。

2.3.2 对茎 NSC 及其组分质量的影响 干旱胁迫下,茎的 NSC 质量呈下降趋势,但 NSC 比率升高

(图 6)。持续干旱 9 d 时(DL),D1 的 NSC 质量与 W1 处理间无显著差异($P>0.05$),但 NSC 比率高于 W1;D2 的可溶性糖质量和淀粉质量比 W1 分别降低 24.7%和 28.4%($P<0.05$),但 D2 的 NSC 比率与 W1 无显著差异。持续干旱 13 d 时(DS),与 W1 相比,D1 和 D2 茎的淀粉质量分别减少 35.4%和 40.4%,NSC 质量也随之降低,但 NSC 比率均显著高于 W1。

生物炭处理有利于茎 NSC 比率的恢复(图 6)。干旱 9 d 复水后 3 d(DL+R),D2 的可溶性糖质量和 NSC 质量分别比 D1 降低 24.7%和 17.5%。干旱 13 d 时(DS),D2 与 D1 的 NSC 质量无显著差异,但 D2 的 NSC 比率显著低于 D1;复水 3 d 后(DS+R),D1 和 D2 的 NSC 质量显著下降,D2 的可溶性糖质量和 NSC 质量比 D1 分别减少 26.2%和 19.5%;D2 的 NSC 比率显著低于 D1,与 W1 处理无显著差异。

由图 6 可知,W2 茎的 NSC 质量低于 W1;在 DS 和 DS+R 时期,W2 茎的 NSC 比率也低于 W1,可能与土壤水分有关。

2.3.3 对叶 NSC 及其组分质量的影响 干旱胁迫下叶的 NSC 质量和 NSC 比率均持续下降(图 7)。持续干旱 9 d 时(DL),D1 和 D2 叶的可溶性糖质量分别比 W1 处理降低 34.9%和 12.7%,淀粉质量分别降低 34.5%和 18.1%($P<0.05$),D1 和 D2 叶的 NSC 质量也低于 W1 处理。干旱 13 d 时(DS),D1 和 D2 叶的可溶性糖和淀粉质量持续下降,可溶性糖质量分别比 W1 处理降低 56.5%和 39.3%,淀粉质量分别降低 54.2%和 25.6%;D1 和 D2 叶的 NSC 质量和 NSC 比率也持续下降。

生物炭处理能减缓干旱胁迫下叶 NSC 质量以及 NSC 比率的剧烈下降(图 7)。干旱 9 d 复水后 3 d

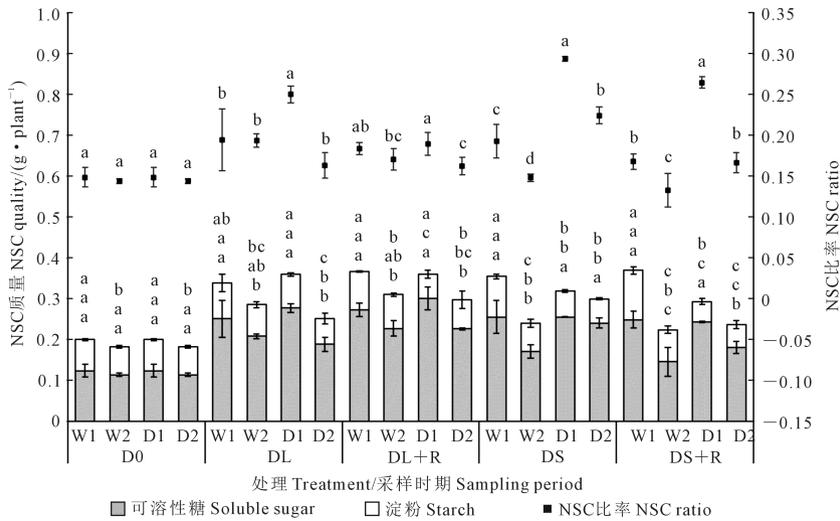


图 6 干旱及复水下施用生物炭对咖啡苗茎中 NSC 及其组分质量的影响
Fig.6 Effects of biochar application on the quality of NSC and its components in coffee seedling stems under drought and rehydration conditions

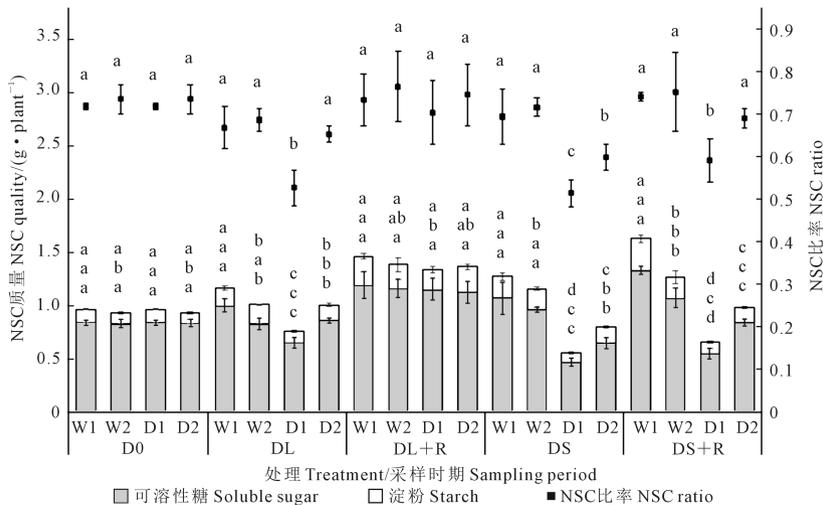


图 7 干旱及复水下施用生物炭对咖啡苗叶中 NSC 及其组分质量的影响
Fig.7 Effects of biochar application on the quality of NSC and its components in coffee seedling leaves under drought and rehydration conditions

时(DL+R), D1 和 D2 处理 NSC 质量及 NSC 比率均恢复正常,与正常水分处理(W1)无显著差异。干旱 13 d 复水后 3 d 时(DS+R), D1 和 D2 处理 NSC 及组分的质量和 NSC 比率均低于正常水分处理; D2 较 D1 处理可溶性糖质量和 NSC 质量分别增加 53.3% 和 49.6%, NSC 比率与 W1 处理间无显著差异($P>0.05$)。

3 讨论

3.1 干旱-复水对咖啡苗各器官 NSC 及其组分含量的影响

研究表明, NSC 组分含量以及 NSC 在各个器官中的分配, 是维持植株碳平衡以及生存的关键^[19-20]。干旱胁迫使淀粉水解为可溶性糖, 可溶性糖含量与淀粉含量(SS/St)的比值升高^[21]; 可溶性糖在渗透调节和信号传导中起着重要作用^[22], 其通过降低植物的水势, 促进植物对水分的吸收。本研究发现, 咖啡苗各器官中 NSC 组分可溶性糖含量和淀粉含量均存在显著差异(图 2~4)。干旱胁迫 9 d 时(DL), 叶中可溶性糖含量和淀粉含量下降, 根和茎中可溶性糖含量增加, 表明碳的分配从叶向根转移, 即从形态学上端转移至形态学下端, 导致根的 NSC 含量增加, 叶的 NSC 含量降低; 但根和茎中淀粉含量变化比较平稳($P>0.05$), 可能是淀粉作为 NSC 贮藏库稳定的主体, 对环境的变化并不敏感, 干旱胁迫较轻时根和茎中淀粉含量尚未被影响, 这与古叶巨桉^[23]和桑树^[24]中的研究结果相似。干旱 9 d 复水后 3 d 时(DL+R), 各器官 NSC 含量恢复正常, 表明轻度干旱复水后咖啡苗的 NSC 含量基本恢复; 但茎和叶的可溶性糖含量及 SS/St 仍高于正常水分处理, 可能是根为最先感应土壤水分变化的部位, 因此其 NSC 含量能快速恢复, 而茎和叶对土壤水分的感应速度略慢, 短时间内可溶性糖与淀粉之间的转化还未恢复平衡状态; 叶中可溶性糖含量在复水后升高, 可能是在复水恢复前, 叶片仍处于轻微的干旱胁迫状态, 光合效率高于正常水分处理, 导致叶片可溶性糖含量不降反升。

不少研究发现, 干旱胁迫使叶片可溶性糖含量增加^[25-26]。本研究结果有所不同, 干旱 13 d 时(DS), 叶可溶性糖含量和淀粉含量均显著下降。这可能是因为胁迫下叶片光合碳同化过程被抑制的同时, 可溶性糖持续地向下运输, 叶的 NSC 含量大幅度减小; 其次咖啡苗中碳运输通道的茎节较短, 供试咖啡‘卡蒂姆 7963’品种的抗逆性强^[27], 茎中 NSC 的流通性能较佳, 叶可溶性糖能及时被转运至根。此时根和茎中的可溶性糖含量显著升高, SS/St

增加, 可能是根和茎为应对干旱胁迫, 促进淀粉向可溶性糖转化, 具有渗透调节作用的可溶性糖被大量合成; 但根的淀粉含量变化并不明显, 可能是根的可溶性糖在消耗时, 有来自叶的可溶性糖输入, 两相平衡, 无需根内淀粉向可溶性糖转化。干旱 13 d 复水后 3 d 时(DS+R), 各器官 NSC 组分可溶性糖含量和淀粉含量未恢复, 此时根的淀粉含量显著下降, 表明剧烈干旱下光合被抑制, 作为碳源的叶器官中 NSC 被严重消耗而枯竭, 根只能消耗自身淀粉水解为可溶性糖作为能量供应。

3.2 干旱-复水对咖啡苗各器官干物质量及 NSC 质量的影响

通常情况下, 干旱胁迫会抑制植物光合作用进而使碳同化过程减弱或停止, 植株为维持生理代谢活动, 会消耗自身贮存的水化合物, 导致干物质量降低^[28]; 干旱胁迫还会中止植物体的构建过程, 转为增加 NSC 的积累^[29]。另外, 植物 NSC 的运输遵循从源流向库、从形态学上端流向形态学下端的规律, NSC 在根、茎和叶中的分配遵循经济性原则^[30], NSC 在植物体的转运和分配也受干旱胁迫的影响^[7]。本研究发现, 干旱 9 d 时(DL), 各器官干物质量不受影响, 但叶的 NSC 质量和 NSC 比率显著下降, 根的 NSC 质量和 NSC 比率升高, 说明干旱胁迫使咖啡苗更倾向于将 NSC 供应给根进行贮存; 此时, 茎的 NSC 质量未变化, 原因在于咖啡苗中茎节较短, 轻度干旱胁迫不足以影响韧皮部的碳运输, 可溶性糖的运输过程较为通畅, 根能顺利获得碳补给。干旱 9 d 复水后 3 d 时(DL+R), 叶和茎的 NSC 质量恢复正常, 但根的 NSC 质量和 NSC 比率仍高于正常水分处理, 可能是复水后短时间内, 叶仍处于轻微的水分胁迫状态, 仍会将较多的可溶性糖转运至根部。

干旱 13 d 时(DS), 咖啡苗总干物质量下降, 咖啡苗 NSC 质量也下降, 说明此时光合碳同化过程被严重抑制, 碳消耗大于碳同化; 但根的 NSC 质量变化不明显, 说明根在自身代谢消耗的同时, 还获得了来自植株形态学上端的可溶性糖, 在咖啡苗总干物质量以及总 NSC 质量降低的背景下, 根作为最重主要的 NSC 库^[31], 其 NSC 比率显著提高。干旱 13 d 复水后 3 d 时(DS+R), 咖啡苗各器官干物质量和 NSC 质量未恢复, 且持续降低, 结合对咖啡苗的形态观察, 发现此时咖啡苗枯萎死亡。

3.3 生物炭对干旱胁迫下咖啡苗 NSC 变化的影响

施用生物炭能提升根际土壤的持水能力、减缓水分胁迫^[32], 进而提升植物的抗旱性, 对水分胁迫

具有明显缓解作用,最终提升了作物的干物质量^[33]、产量^[34]和品质。本试验中,生物炭处理对于旱胁迫下咖啡苗各器官的 NSC 及其组分含量、可溶性糖含量和淀粉含量的比值、干物质量以及 NSC 质量均有显著的改善作用($P < 0.05$),可能是生物炭通过增强咖啡根际土壤的持水能力,进而增强了咖啡苗的抗旱能力。在持续干旱胁迫下(DL 和 DS 时期),咖啡苗各器官的 NSC 含量变化显著,叶中 NSC 含量下降,根和茎中 NSC 含量升高,而生物炭处理(D2)对叶中可溶性糖含量和 NSC 含量的提升作用显著,同时降低了根和茎的可溶性糖含量和 NSC 含量。可溶性糖含量与淀粉含量的比值(SS/St)可反映干旱胁迫的程度,本试验中干旱胁迫使根和茎中可溶性糖积累导致 SS/St 升高,而生物炭处理使根和茎中 SS/St 显著降低。此外,干旱胁迫下咖啡苗总干质量和总 NSC 质量降低,叶的 NSC 比率降低,根和茎的 NSC 比率升高,说明干旱胁迫下碳开始供应不足,NSC 从叶分配至根和茎;而生物炭处理增加了总干质量和总 NSC 质量,表明其减缓了干旱胁迫下的碳损耗;生物炭处理通过增加叶的 NSC 比率,使根和茎的 NSC 比率降低,从而减缓了 NSC 从叶向根和茎运输的过程,说明施用生物炭具有增强咖啡苗抗旱性的作用。

本研究结果表明,生物炭处理有利于咖啡苗各器官 NSC 的恢复。轻度干旱胁迫后复水(DL+R),咖啡苗生长基本能恢复正常,但根中 NSC 质量和 NSC 比率仍高于正常水分处理,茎和叶中的可溶性糖含量和 SS/St 也未完全恢复,而生物炭处理可使这些指标恢复至正常水平;重度干旱胁迫后复水(DS+R),咖啡苗干物质量以及 NSC 各项指标均未恢复,生物炭处理下这些指标得到一定程度的改善,结合形态观察,生物炭处理使咖啡苗叶片变绿和舒展,恢复效果明显。

综上所述,土壤施入 5% 的生物炭,可缓解持续干旱胁迫下咖啡苗各器官 NSC 的变化,同时有利于复水后的植株恢复,尤其在咖啡苗重度凋萎时较不施生物炭处理(D1)的恢复作用显著,因此土壤中施入生物炭是一种较为有效的抗旱方法。

4 结 论

1) 咖啡苗中叶的干质量占比最大(占总干质量的 49.2%~60.6%),NSC 比率最高(0.51~0.76),可溶性糖与淀粉含量的比值也最高(4.32~8.61)。

2) 持续干旱胁迫使咖啡苗总干质量和 NSC 质量下降,淀粉逐渐水解为可溶性糖,叶的可溶性糖

转运至根和茎,其 NSC 含量和 NSC 比率下降,茎的 NSC 比率增加,根 NSC 含量和 NSC 比率增加。

3) 与不施生物炭的干旱处理(D1)相比,同等干旱程度下生物炭处理(D2)增加了咖啡苗干质量和 NSC 质量,减缓了各器官可溶性糖含量、淀粉含量和 NSC 比率的变化,使叶的 NSC 比率增加、根和茎 NSC 比率下降,有利于咖啡苗在复水后的恢复。

参 考 文 献:

- [1] GUPTA A, RICO-MEDINA A, CAÑO-DELGADO A I. The physiology of plant responses to drought[J]. *Science*, 2020, 368(6488): 266-269.
- [2] DAMATTA F M, RAMALHO J D C. Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: a review[J]. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 2006, 18(1): 55-81.
- [3] 黄家雄, 吕玉兰, 李贵平, 等. 2020 年我国咖啡生产、贸易及消费形势分析[J]. *中国热带农业*, 2021, (5): 40-53.
HUANG J X, LV Y L, LI G P, et al. Analysis of China's coffee production, trade and consumption in 2020 [J]. *China Tropical Agriculture*, 2021, (5): 40-53.
- [4] 王妍方, 李仕杰, 罗琪, 等. 61 年来滇西南地区干热河谷与热带雨林地区气候变化分析[J]. *西部林业科学*, 2021, 50(2): 145-153.
WANG Y F, LI S J, LUO Q, et al. Climate change of dry-hot valley and tropical rainforest in southwest Yunnan in the past 61 years [J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2021, 50(2): 145-153.
- [5] 王欣欣. 不同灌水量对小粒咖啡抗氧化酶活性的影响[D]. 昆明: 昆明理工大学, 2016.
WANG X X. Effects of irrigation on antioxidant enzyme activity of arabica coffee [D]. Kunming: Kunming University of Science and Technology, 2016.
- [6] HARTMANN H, TRUMBORE S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees—from what we can measure to what we want to know[J]. *New Phytologist*, 2016, 211(2): 386-403.
- [7] MCDOWELL N G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality [J]. *Plant Physiology*, 2011, 155(3): 1051-1059.
- [8] KLEIN T, HOCH G, YAKIR D, et al. Drought stress, growth and nonstructural carbohydrate dynamics of pine trees in a semi-arid forest [J]. *Tree Physiology*, 2014, 34(9): 981-992.
- [9] 张婷, 曹扬, 陈云明, 等. 生长季末期干旱胁迫对刺槐幼苗非结构性碳水化合物化合物的影响[J]. *水土保持学报*, 2016, 30(5): 297-304.
ZHANG T, CAO Y, CHEN Y M, et al. Effects of drought stress on non-structural carbohydrates of *Robinia pseudoacacia* saplings at the end of the growing season [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2016, 30(5): 297-304.
- [10] 马玥, 苏宝玲, 韩艳刚, 等. 岳桦幼苗光合特性和非结构性碳水化合物积累对于旱胁迫的响应[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(2): 513-520.
MA Y, SU B L, HAN Y G, et al. Response of photosynthetic characteristics and non-structural carbohydrate accumulation of *Betula ermanii* seedlings to drought stress [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(2): 513-520.
- [11] 王凯, 赵成姣, 林婷婷, 等. 水分处理对榆树幼苗不同器官非结

- 构性碳水化合物的影响[J]. 干旱区研究, 2019, 36(1): 113-121.
- WANG K, ZHAO C J, LIN T T, et al. Effects of different water treatments on non-structural carbohydrates in different organs of *Ulmus pumila* seedlings in the Horqin sandy land[J]. Arid Zone Research, 2019, 36(1): 113-121.
- [12] MARTÍNEZ-VILALTA J. Carbon storage in trees: pathogens have their say[J]. Tree Physiology, 2014, 34(3): 215-217.
- [13] DIETZE M C, SALA A, CARBONE M S, et al. Nonstructural carbon in woody plants [J]. Annual Review of Plant Biology, 2014, 65: 667-687.
- [14] 闫辰啸, 洪明, 秦佳豪, 等. 生物炭对和田风沙土水力特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2021, 39(4): 21-28.
- YAN C X, HONG M, QIN J H, et al. Effects of biochar on hydraulic characteristics of aeolian sandy soil in Hetian[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2021, 39(4): 21-28.
- [15] 李欣雨, 张川, 闫浩芳, 等. 生物炭和灌水量对土壤保水性及温室番茄生理特性的影响[J]. 排灌机械工程学报, 2022, 40(3): 317-324.
- LI X Y, ZHANG C, YAN H F, et al. Effects of biochar and irrigation amount on soil water retention and physiological characteristics of tomato under greenhouse condition [J]. Journal of Drainage and Irrigation Machinery Engineering, 2022, 40(3): 317-324.
- [16] 张雅馥, 王金满, 王敬朋, 等. 生物炭添加对矿区压实土壤水力特性的影响[J]. 农业工程学报, 2021, 37(22): 58-65.
- ZHANG Y F, WANG J M, WANG J P, et al. Effects of biochar addition on the hydraulic properties of compacted soils in mining areas [J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2021, 37(22): 58-65.
- [17] 张皓钰, 刘竞, 易军, 等. 生物质炭短期添加对不同类型土壤水力性质的影响[J]. 土壤, 2022, 54(2): 396-405.
- ZHANG H Y, LIU J, YI J, et al. Effects of short-termed biochar application on hydraulic properties of different types of soils[J]. Soils, 2022, 54(2): 396-405.
- [18] TOMCZYK A, SOKOŁOWSKA Z, BOGUTA P. Biochar physico-chemical properties: pyrolysis temperature and feedstock kind effects [J]. Reviews in Environmental Science and Bio/Technology, 2020, 19(1): 191-215.
- [19] POORTER L, KITAJIMA K. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species[J]. Ecology, 2007, 88(4): 1000-1011.
- [20] 文小梅, 鲜婷, 刘俊雁, 等. 去叶对青杨雌雄植株生长和非结构性碳水化合物的影响[J]. 生态学杂志, 2021, 40(1): 41-48.
- WEN X M, XIAN T, LIU J Y, et al. Effects of defoliation on growth and non-structural carbohydrates in female and male *Populus cathayana*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2021, 40(1): 41-48.
- [21] MAGUIRE A J, KOBE R K. Drought and shade deplete nonstructural carbohydrate reserves in seedlings of five temperate tree species [J]. Ecology and Evolution, 2015, 5(23): 5711-5721.
- [22] SALA A, WOODRUFF D R, MEINZER F C. Carbon dynamics in trees: feast or famine? [J]. Tree Physiology, 2012, 32(6): 764-775.
- [23] KONG J J, LIU W Q, HUANG F, et al. Spatial patterns of non-structural carbohydrates in *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* under dry-season irrigation with fertilization [J]. Forests, 2021, 12(8): 1049.
- [24] 沈谦, 梁正川, 余泽岑, 等. 不同施氮水平对桑树幼苗非结构性碳水化合物及其抗旱能力的影响[J]. 西北农业学报, 2023, 32(3): 402-410.
- SHEN Q, LIANG Z C, YU Z C, et al. Effects of different nitrogen application levels on non-structural carbohydrates and drought resistance of *Morus alba* [J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2023, 32(3): 402-410.
- [25] PINHEIRO C, CHAVES M M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? [J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(3): 869-882.
- [26] 侯俊峰, 黄鑫, 侯阁阁, 等. 非结构性碳水化合物积累与小麦植株抗旱性及产量的关系[J]. 西北农业学报, 2017, 26(11): 1590-1597.
- HOU J F, HUANG X, HOU G G, et al. Relationship between non-structural carbohydrate accumulation and drought resistance and grain yield of wheat [J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2017, 26(11): 1590-1597.
- [27] 萧自位, 赵萍香, 白学慧, 等. 不同土壤水分条件下 4 个小粒种咖啡品种的光合特性[J]. 热带农业科技, 2020, 43(3): 25-29.
- XIAO Z W, ZHAO P X, BAI X H, et al. The influence of soil moisture content on photosynthesis of four coffee varieties [J]. Tropical Agricultural Science & Technology, 2020, 43(3): 25-29.
- [28] 龙海燕, 邓伦秀. 植物形态对干旱胁迫的反应与适应性研究[J]. 湖北农业科学, 2019, 58(8): 5-7.
- LONG H Y, DENG L X. Response and adaptation of plant morphology to drought stress [J]. Hubei Agricultural Sciences, 2019, 58(8): 5-7.
- [29] PANTIN F, FANCIULLINO A L, MASSONNET C, et al. Buffering growth variations against water deficits through timely carbon usage [J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 483.
- [30] LACOINTE A, KAJJI A, AMEGLIO T, et al. Storage and mobilization of carbon reserves in walnut and its consequences on the water status during winter [J]. Acta Horticulturae, 1993, 311: 201-209.
- [31] HARTMANN H, ZIEGLER W, TRUMBORE S. Lethal drought leads to reduction in nonstructural carbohydrates in Norway spruce tree roots but not in the canopy [J]. Functional Ecology, 2013, 27(2): 413-427.
- [32] DAS O, SARMAH A K. The love-hate relationship of pyrolysis biochar and water: a perspective [J]. Science of the Total Environment, 2015, 512/513: 682-685.
- [33] 王淑君. 生物炭基肥和水分胁迫对花生产量及土壤养分利用的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2018.
- WANG S J. Effects of biochar-based fertilizer and water stress on peanut yield and soil nutrient utilization [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2018.
- [34] AKHTAR S S, LI G T, ANDERSEN M N, et al. Biochar enhances yield and quality of tomato under reduced irrigation [J]. Agricultural Water Management, 2014, 138: 37-44.