

DOI: 10.5846/stxb201712222307

任丽媛, 李宗善, 王晓春. 基于根部年轮与导管特征的黄土高原苜蓿生长衰退原因分析. 生态学报, 2019, 39(3): - .

Ren L Y, Li Z S, Wang X C. Growth rings and xylem size in roots support age-related hydraulic deterioration as a major cause of growth degradation of artificial alfalfa grassland in the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(3): - .

基于根部年轮与导管特征的黄土高原苜蓿生长衰退原因分析

任丽媛^{1,2}, 李宗善^{1,*}, 王晓春²

1 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085

2 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040

摘要: 紫花苜蓿作为黄土高原退耕还林还草工程的重要人工草本物种, 对控制水土流失、植被固碳和生态环境改善等方面都发挥着重要生态作用; 但是苜蓿草地在黄土高原普遍出现生长不可持续的特征, 在第 6 年左右植被出现明显生长衰退现象。本研究在黄土高原 4 个降水梯度 (280, 400, 500 mm 和 550 mm) 的地点采集紫花苜蓿和自然对照草本物种: 委陵菜的根部年轮样品, 并分析了紫花苜蓿与委陵菜的年轮宽度和导管大小随年龄的变化趋势特征及与气候要素的相关关系。研究结果表明: 在气候暖干化环境下, 紫花苜蓿和委陵菜的年轮宽度随年龄增加都有不断下降的趋势, 且在降水量偏低样点下降更为显著, 这是由于植株在降水量偏低地点易遭受严重水分胁迫, 以致无法满足生长所需的水分而造成根部生长速率明显减缓。紫花苜蓿根部导管大小随年龄增加均有明显下降趋势, 在降水量偏低的样点下降趋势更加显著; 这表明水分胁迫随年龄增加逐渐加剧, 紫花苜蓿导管大小逐年下降以致不能满足自身生长的水分需求, 植被生长呈衰退趋势, 且在降雨偏低地区, 苜蓿生长衰退出现时间较早。自然草本委陵菜根部导管大小随年龄增加均有明显上升趋势且在降水量偏低样点上升趋势更显著, 这表明委陵菜通过增大根部导管大小、增加输水能力来满足随年龄增加不断上升的水分需求, 这也说明委陵菜导管结构特征较好的适应了黄土高原干旱半干旱环境, 生长处于可持续发展状态。

关键词: 苜蓿草地; 年轮生长; 导管大小; 生长衰退; 黄土高原

Growth rings and xylem size in roots support age-related hydraulic deterioration as a major cause of growth degradation of artificial alfalfa grassland in the Loess Plateau

REN Liyuan^{1,2}, LI Zongshan^{1,*}, WANG Xiaochun²

1 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Science, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

2 College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Alfalfa (*Medicago sativa* L.) is an important artificial herb species planted widely in the Loess Plateau during the ‘Grain to Green’ large-scale revegetation program that been in operation since 1999. It plays an important ecological role in controlling soil erosion, increasing plant carbon sequestration, and improving ecological conditions. However, the growth of alfalfa grassland is unsustainable and shows signs of growth degradation after about 6 years in the Loess Plateau because of its high growth rate and deep root systems. The current understanding of the physiological mechanisms of the growth degradation of alfalfa grassland in the Loess Plateau is still limited. In this study, we collected samples of the main

基金项目: 十三五国家重点研发计划 (2016YFC0501602); 国家自然科学基金项目 (41390462, 41571503); 中国科学院科技网络服务计划 (STS) 项目 (KFJ-STIS-ZDTP-036)

收稿日期: 2017-12-22; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zslst@rcees.ac.cn

roots of alfalfa and a natural control, the herbaceous species Chinese cinquefoil (*Potentilla chinensis*) along a precipitation gradient (280 mm, 400 mm, 500 mm, and 550 mm) in the Loess Plateau, then analyzed the variations in radial incremental growth (growth rings) and xylem size, as well as the climatic factors that correlate with these characteristics, of the main roots of the two perennial forb species. The results indicated that the annual ring widths of alfalfa and Chinese cinquefoil both decreased noticeably with increasing age, and that the growth reduction was more pronounced at sites with lower precipitation. This shows that the perennial forbs in the Loess Plateau were confronted with deteriorating environmental conditions with increasing age, and the recent trend of a warmer and drier climate is further aggravating water deficits for these forb species. The vessel sizes of plants in the alfalfa grasslands along the precipitation gradient all declined monotonically with increasing age, and the vessel reduction was more obvious at sites with lower precipitation. With the gradually intensifying water deficits with increasing age, the vessel diameter of alfalfa decreased significantly and could not satisfy the self-growing water demand, and serious growth degradation had occurred in recent years. If the alfalfa grassland was located at a dry site with lower precipitation, the time of growth degradation occurred earlier. In contrast, the vessel size of the main roots of Chinese cinquefoil kept consistently increasing with increasing age, and the amplitude of the increase in vessel size at the relatively dry site was comparatively large. This indicated that Chinese cinquefoil could enlarge its vessel size to enhance water-use efficiency, then satisfy its increasing water demand with increasing age. The concurrently accelerated water acquisition ability of Chinese cinquefoil with increasing age also indicated that it can adapt to the semi-arid climatic conditions of the Loess Plateau, and maintain a state of sustainable growth development.

Key Words: alfalfa grassland; tree rings; vessel size; growth degradation; the Loess Plateau

紫花苜蓿 (*Medicago sativa* L.) 是一种优良的豆科多年生牧草, 作为黄土高原退耕还草的主要草种, 在黄土高原地区的种植面积逐年扩大^[1-2], 有效地弥补了天然草场的不足并促进了畜牧业的发展, 具有重要的经济价值^[3-7], 紫花苜蓿还能够持续保持高产量^[8], 且其根瘤菌及大量须根给土壤留下的腐殖质可增加土壤有机质, 改善土壤团粒结构^[9]。紫花苜蓿在播种当年就可以完全郁蔽地面, 有效降低地面径流量^[10], 且可有效地控制土壤侵蚀、防止土壤退化^[6]。另外, 紫花苜蓿根深叶茂, 固土能力强, 耐贫瘠, 对防风固沙也起着重要的作用^[11]。种植苜蓿草地对黄土高原地区的脆弱生态修复、土壤结构改良、土壤肥力提高, 以及水土保持和生态保护等方面都发挥着积极作用^[12]。

然而紫花苜蓿属于多年生深根系植物, 对土壤水分消耗十分强烈易造成土壤干化, 导致苜蓿草地产量持续下降, 植被出现生态退化现象, 从而制约后续植被或作物生长^[10], 从黄土丘陵区紫花苜蓿生物量变化规律和土壤水分过耗与恢复特征来看, 紫花苜蓿在退耕地生长的高峰期为第 4 年—第 5 年, 到第 6 年, 由于土壤水分过耗严重, 生物量明显下降而出现生长衰退^[13]。黄土高原苜蓿草地普遍存在不同程度的土壤干层, 土壤干化程度随种植年限延长而加深, 苜蓿生长 6—8 年后应及时更新^[14]; 黄土高原不同种植年限苜蓿地在 0—300 cm 土层平均含水量均明显低于当地土壤稳定湿度值, 种植 10 年以上的苜蓿地的土壤水分含量仅为 7%—9%, 甚至低于作物有效水分利用下限, 一般认为黄土高原地区苜蓿适宜的种植年限为 6—8 年左右^[15]。可见, 对于黄土高原人工苜蓿草地在生活史后期出现生长衰退原因探讨主要还是集中在土壤干化及其生态学效应上, 虽然也有研究从光合和呼吸^[16]、水分输导和利用^[17]、渗透调节^[18]和酶活性^[19]等方面阐述苜蓿对于干旱胁迫的响应特点, 但是基于草本年轮资料探讨苜蓿草地对于干旱环境响应及其生长衰退的研究还未引起人们的关注。

现在越来越多的研究表明北半球温带地区的多年生草本物种的根部次生解剖结构会像木本植物一样在生长季早期形成较大的导管组织, 而在生长季节晚期形成较小的导管组织, 从而形成可以识别的逐年年轮组织结构。草本年轮资料及其解剖结构不仅可以确定草本物种的年龄^[20], 也开始被应用于草本植物的导水特征、草本植物生长对气候响应以及草本物种生活史策略等研究领域^[21-24]。运用草本年轮学方法, 本研究在黄

土高原多个地点采集紫花苜蓿的根部年轮样本,并分析紫花苜蓿根部解剖结构特征并辨识年轮特征;另外,在采样点也采集黄土高原常见自然草本物种:委陵菜(*Potentilla chinensis*)的根部年轮样品作对照,以便更好地揭示出紫花苜蓿逐年生长趋势和导管结构特征,并结合苜蓿草地在生长后期出现植被衰退现象进行讨论分析。

1 研究区自然概况

黄土高原是世界上最大的黄土沉积区,位于中国太行山以西、日月山以东,秦岭以北、阴山以南,平均海拔在 1500—2000 m 间,面积约 62.14 万 km²(图 1)^[25]。区域气候为暖温带大陆性季风气候,降雨量总的趋势是从东南向西北递减,东南部 600—700 mm,中部 300—400 mm,西北部 100—200 mm。以 200 mm 和 400 mm 等年降雨量线为界,依次为半湿润区、半干旱区和干旱区。年均气温从西北部的 3.6℃ 上升到东南部的 14.3℃,植被依次为风沙草原、草原和森林草原^[26],苜蓿草地是黄土高原重要的草地生态系统^[10]。土壤类型依次为风沙土、灰钙土、黄绵土、黑垆土和褐土。由于人类活动的加剧以及土地长期不合理的利用等原因,黄土高原的植被总体覆盖度较低,水土流失十分严重^[27]。自实施植被建设和退耕还林(草)以来,植被覆盖率明显提高,使得黄土高原生态环境脆弱、黄河泥沙含量及断流等问题均有所好转^[2]。

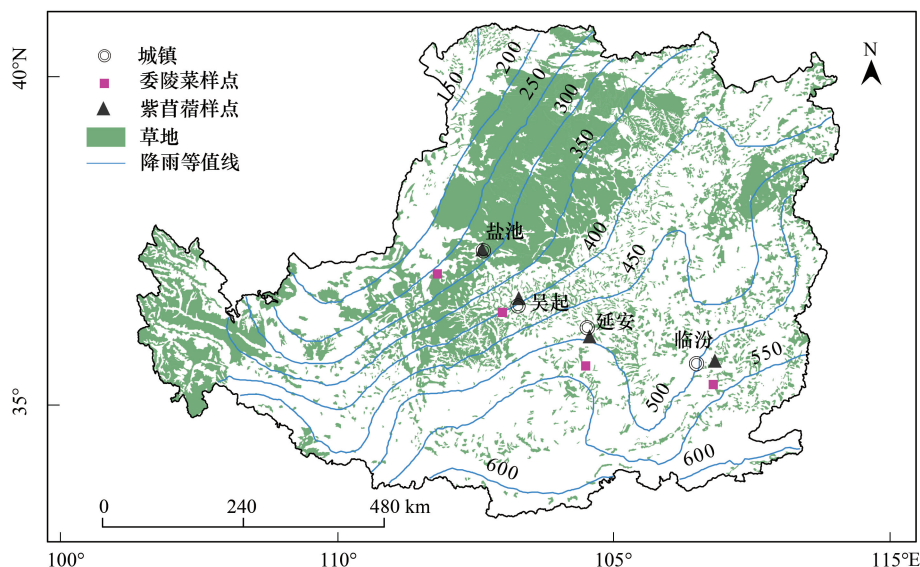


图 1 黄土高原紫苜蓿和委陵菜草根年轮样品空间分布图

Fig.1 Sample sites of annual growth rings of roots in perennial forbs (*Medicago sativa* and *Potentilla recta*) in the Loess Plateau of China

2 材料和方法

2.1 样品采集

2014 年 9 月至 10 月,在黄土高原地区临汾(500 mm)至盐池(280 mm)的 220 mm 的降雨范围沿东西方向均匀设置 4 个采样点(图 1,表 1)。在各样点采集人工物种紫花苜蓿和自然物种委陵菜的草本主根,用刀片将离地面 10 cm 的主根截取一段并放入体积 50 倍以上的 FAA(70%乙醇:甲醛:乙酸=9:0.5:0.5)固定液中固定^[28],后放入便携式冰箱中保存。

2.2 样品处理

将采集的草根样品进行石蜡切片前处理:即经过脱水、透明、浸蜡和包埋操作。将草根样品从固定液中取出,依次在 70%、80%、85%、95%和 100%浓度的乙醇溶液中浸泡各 2 h 进行逐级脱水;再将样品 2 次浸泡在二甲苯溶液中各 2 h 以置换出脱水后组织中残留的乙醇,即为透明;在高温条件下,将样品在石蜡溶液中浸泡并

持续添加石蜡至组织完全浸蜡;最后将组织进蜡成功的样品晾干,并做成便于切片的蜡块,完成包埋^[29]。

表 1 黄土高原紫萁蕨和委陵菜草本年轮样点信息表

Table 1 Sample information of annual growth rings of roots in perennial forbs (*Medicago sativa* and *Potentilla recta*) in the Loess Plateau of China

物种 Species	地点 Site	经纬度 Longitude E, Latitude N	降雨量 Precipitation/mm	海拔 Elevation /m	年龄 Age/a
紫萁蕨 <i>Medicago sativa</i>	临汾	111.89°, 36.07°	550	1200	10
	延安	109.52°, 36.47°	500	1180	13
	吴起	107.92°, 36.88°	400	1470	10
	盐池	107.44°, 37.79°	280	1520	12
委陵菜 <i>Potentilla recta</i>	临汾	111.92°, 36.76°	550	860	11
	延安	109.52°, 36.07°	550	1190	11
	吴起	107.92°, 37.05°	400	1500	13
	盐池	106.66°, 37.45°	280	1540	10

用轮转式切片机切出大约厚度为 10—15 μm 样品横切面腊带,后粘连到载玻片上,经过番红固绿染色,可区分出木质部(红色)和非木质部(绿色)的结构^[28]。封片后使用数码显微镜观察、拍照;可根据草根次生木质部中的早材(大细胞、大导管)和晚材(小细胞、小导管)清晰辨别出年轮的特征和模式^[18]。一些生活史较长的物种,使用图像处理软件将解剖照片进行拼接后形成完整的年轮图像。

2.3 数据处理

通过 IMAGE TOOLS 软件对草根样品切片照片的年轮结构和最大导管直径进行逐年量测,每一个样品照片取 3 个不同射线方向进行测量,取平均数值序列作为该样品的最终年轮宽度序列^[18]。如果一个样品不同方向上的年轮数量有所不同,则取样品年龄的最大值和最小值的平均值估测其年限^[21,30]。

2.4 气象数据

气象数据选取距离四个草本采样点最近的国家标准台站的数据,包括逐年平均气温和年总降水量数据,时间区间为 1961—2016 年,气象资料来自于中国气象科学数据共享服务网(<http://cdc.cma.gov.cn>)。

3 结果与分析

3.1 过去数十年气候变化特征

从本研究 4 个采样点的气象站气候数据变化趋势来看(图 2),在过去数十年间,黄土高原地区温度具有较为明显的上升趋势,特别是在 1990 年代以来,气候变暖趋势更加明显;黄土高原地区降雨在过去数十年大致呈下降趋势,从总体上看,黄土高原气候特征总体向暖干化方向发展。

3.2 草根解剖结构的年轮特征

从紫花苜蓿的根部解剖特征来看(图 3),其导管分布特征较像木本植物的环孔材(Ring porous woods),譬如栎属(*Quercus* spp.)和桤属(*Fraxinus* spp.)物种,较大的导管均整齐排列在早材中,而较小的导管则均匀分布在晚材中,大小导管之间有明确边界,根据每年早材的大导管特征可以界定年轮界限,另外紫花苜蓿的导管在纵向上被射线细胞和木纤维所分割;从委陵菜的根部解剖特征来看(图 3),其导管分布特征较像木本植物的半环孔材(Semi-ring porous),譬如胡桃属(*Juglans* spp.)和枫杨属(*Pterocarya* spp.)物种,导管在早材中较大,而在晚材中较小,但是从早材到晚材的方向导管是逐渐变小,根据每年导管大小渐变特征可以确定年轮边界,另外委陵菜的导管在纵向上被射线细胞所分割,而没有纤维组织分布。可见,根据紫花苜蓿和委陵菜的根部解剖结构特征,特别是导管在早晚材的结构特征,基本上都能划分出较为清晰的年轮结构,从而获取其逐年的年轮宽度和导管直径数据。

3.3 草根年轮宽度随年龄变化趋势

从草根年轮宽度随年龄的变化趋势特征来看(图 4),4 个采样点的紫花苜蓿和委陵菜的年轮宽度随年龄

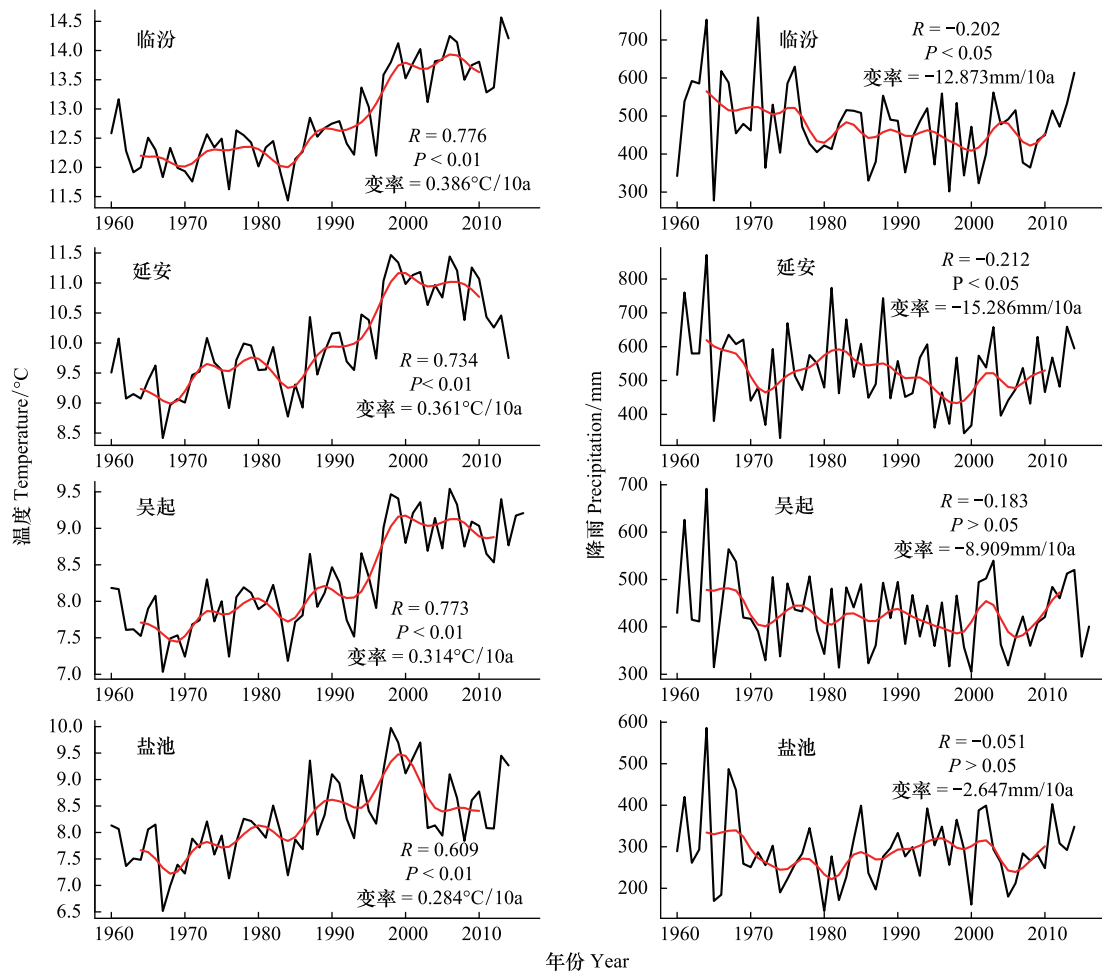


图2 黄土高原草本样点过去数十年气候变化特征

Fig.2 The climate changing trend during the past decades for the sample sites for perennial forbs in the Loess Plateau of China

红线代表 10 年滑动平均序列

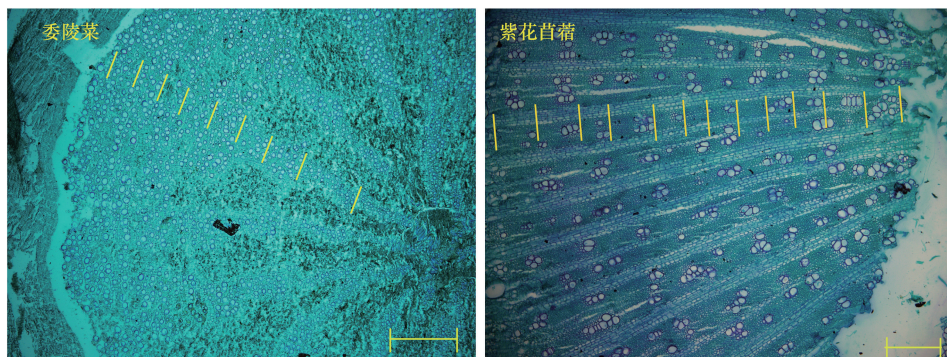


图3 黄土高原委陵菜和紫花苜蓿草根次生解剖结构中的年轮特征

Fig.3 Distinct growth rings in the secondary xylem of the root collar of *Potentilla recta* and *Medicago sativa* as viewed through a microscope. Scale bars = 500µm.

增加均有明显下降趋势,另外两个相对较为湿润的采样点(临汾和延安),紫花苜蓿和委陵菜年轮宽度较宽,但随着年龄下降趋势也较为明显;而两个相对较为干旱的采样点(吴起和盐池),紫花苜蓿和委陵菜年轮宽度较窄,但随着年龄下降趋势也较为平缓。其次,各样点的苜蓿年轮宽度均大于委陵菜的年轮宽度,但随着生长

年限增加,生活史末期苜蓿与委陵菜的年轮宽度趋于相近,甚至低于委陵菜的年轮宽度值,表明随着年份增加,苜蓿的生长优势逐年减弱。

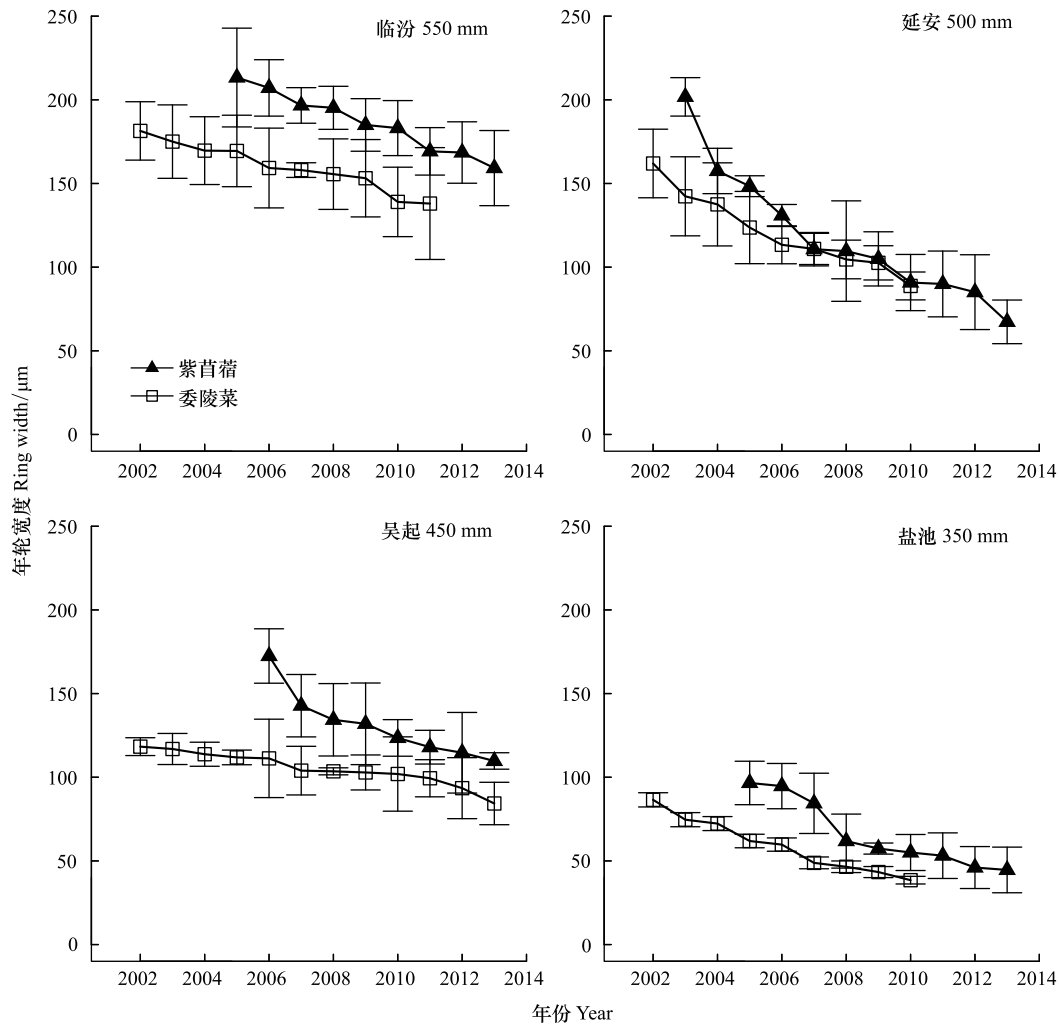


图4 黄土高原紫苜蓿与委陵菜的年轮宽度变化特征

Fig.4 The changing trends of mean width of annual root rings for *Medicago sativa* and *Potentilla recta* in relation to year in the Loess Plateau

误差线是年轮宽度测量数据(3—5个重复测量值)的标注差

3.4 草根年轮导管大小随年龄变化趋势

从草根年轮导管大小随年龄变化趋势来看(图5),四个采样点的紫花苜蓿的导管直径随年龄增加均有明显下降趋势,而委陵菜的导管直径随年龄增加则有明显上升趋势,生活史早期苜蓿的导管大小远大于委陵菜的导管大小,但由于苜蓿和委陵菜的导管大小逐年变化,生活史后期苜蓿导管大小与委陵菜导管大小相近,甚至小于委陵菜的导管大小。另外,两个相对较为湿润的采样点(临汾和延安),紫花苜蓿导管随年龄的变小趋势和委陵菜导管随年龄的变大趋势都较为平缓;而两个相对较为干旱的采样点(吴起和盐池),紫花苜蓿导管随年龄的变小趋势和委陵菜导管随年龄的变大趋势都较为明显。

3.5 草根年轮导管大小与气候要素相关特征

从草根年轮导管大小与气候要素(年均温度和年总降雨量)的相关分析来看(图6),委陵菜与降雨的相关性较强,四个不同采样点的委陵菜导管大小与降雨均呈正相关关系,其中在两个降雨量较少的采样点(吴起和盐池),相关水平达到了显著性水平;委陵菜与温度的相关性较弱,仅延安采样点的委陵菜导管大小与温

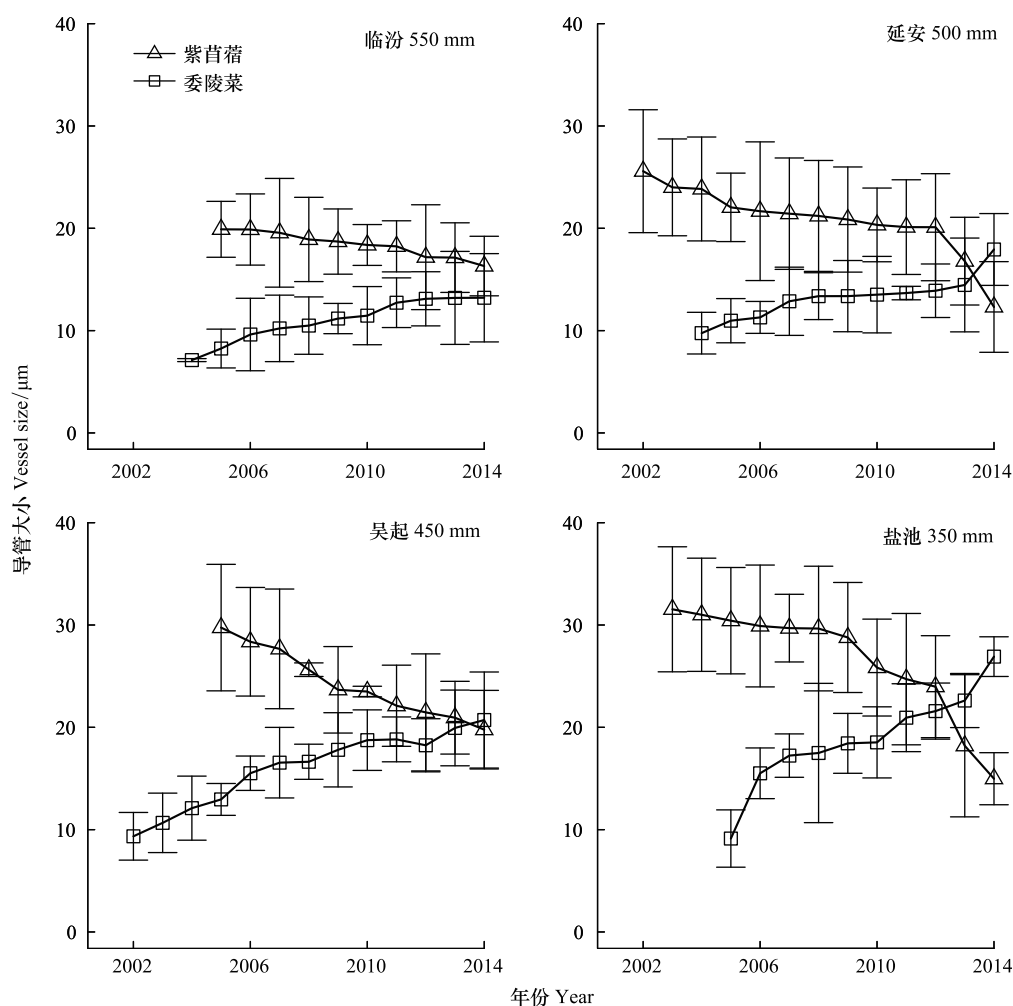


图5 黄土高原紫苜蓿与委陵菜的导管大小变化特征

Fig.5 The changing trends of vessel size of annual root rings for *Medicago sativa* and *Potentilla recta* in relation to year in the Loess Plateau

误差线是导管大小测量数据(3—5个重复测量值)的标注差

度有显著负相关关系。因紫花苜蓿的导管大小随年龄变化趋势与委陵菜呈相反的趋势,所以其与气候要素的相关关系也基本上与委陵菜呈相反的关系特征。

4 讨论

4.1 草根年轮宽度随年龄的变化趋势及原因分析

有研究表明黄土高原近代气候向暖干化发展趋势明显,区域温度上升明显,而降雨则有下降趋势,且干旱程度由南向北有逐渐加重的趋势^[31-32];本研究4个采样点的气象站数据表明黄土高原过去数十年来暖干化趋势明显,其中年均温度每十年上升0.284—0.386℃,年总降雨量每十年下降2.645—12.873 mm(图2)。黄土高原暖干化气候的发展会导致水分胁迫限制草本生长的程度趋于加强,植株的生长速率减缓,导致草根本部年轮宽度逐年减小。本研究结果也证实了黄土高原人工物种紫花苜蓿和自然物种委陵菜的年轮宽度随年龄的增加均有下降趋势(图4),土壤水分状况是控制黄土高原植被生长的重要影响要素^[33],而随着植株的生长,根系部分的旺盛生长而强烈耗水,导致土壤水分下降,形成更深的土壤干层,植株生长受到的土壤水分胁迫效益加重^[34-35]。已有大量研究证实在黄土高原地区草地植被土壤含水量随着恢复年限增加不同层次土壤水分均有明显下降趋势^[14-15],一般认为植物受到水分胁迫程度越大,其生长速率越慢,因而随年龄不断增加的土壤水分胁迫可能是本研究紫花苜蓿和委陵菜根部年轮宽度逐年出现下降趋势的主要原因。

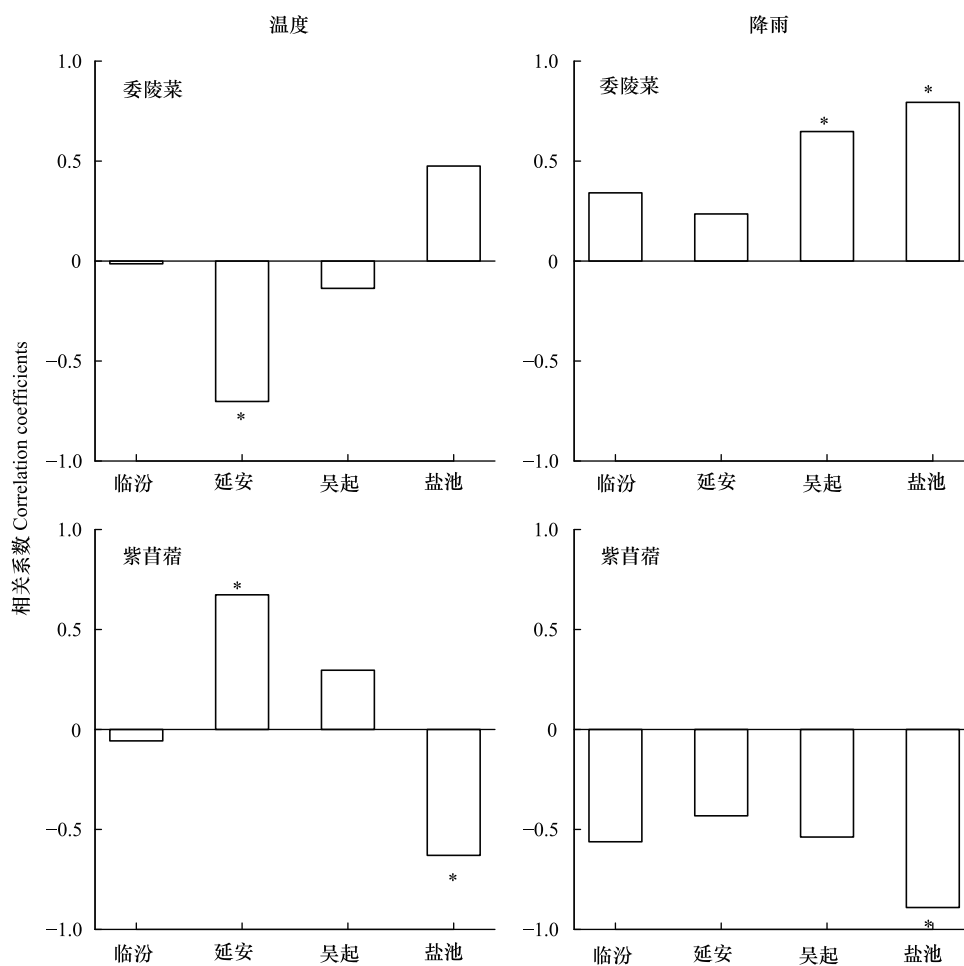


图6 黄土高原紫苜蓿和委陵菜的导管大小与气候要素相关分析图

Fig.6 Correlation analysis of the vessel size and climatic elements of *Medicago sativa* and *Potentilla recta* on the Loess Plateau

结果还显示在降水量较低的样点,紫花苜蓿和委陵菜的年轮宽度数值也较低,年轮宽度随年龄的下降趋势也更加明显,这是因为在降水量偏低的地区,植株不仅遭受着自身生长消耗而致的土壤水分亏缺^[36],还因黄土高原较为干旱地区的气候暖干化程度更加严重,植株对深层土壤水分利用效率偏低^[36],导致年轮宽度下降幅度较大,年轮宽度数值也较低^[37]。有研究表明自然生长的紫花苜蓿样地一般生长到第6年以后,生物量和生产力逐年下降,而人工补水的紫花苜蓿样地第6年以后生物量仍维持较高水平,一直可持续到9—10年,进一步说明土壤水分条件是限制紫花苜蓿生长的最为重要的因素^[15]。本研究也发现不同采样点的紫花苜蓿年轮宽度均明显大于委陵菜年轮宽度,但随着生长年限增加,紫花苜蓿的年轮宽度已经接近于委陵菜年轮宽度,在降雨量较低的样点紫花苜蓿生活史后期年轮宽度甚至低于委陵菜的年轮宽度,这进一步说明了紫花苜蓿在生活史后期出现明显的生长衰退现象,且在降雨量较低区域,生长衰退出现时间也相对较早^[33,36]。

4.2 草根年轮导管大小随年龄变化变化趋势及原因分析

本研究结果显示不同采样点的紫花苜蓿根部导管直径随年龄增加具有明显下降趋势,在生长早期苜蓿的导管直径要明显大于委陵菜,而在生长后期苜蓿的导管直径已经明显下降,甚至还要低于委陵菜导管直径(图5)。紫花苜蓿根系发达,吸水能力极强,3年生苜蓿根系可到3 m,5年生苜蓿根系可达7 m以上^[37],在生活史前期耗水依靠降雨和深层土壤水分补给,水分利用效率较高,因而导管直径较大,生长速率也较快;随着苜蓿生长年限的增加,深层土壤水分过度消耗形成干层,深层土壤水分补给能力大为减弱,水分利用效率明显

下降,导致其在生活史后期根部导管直径明显下降,最终导致苜蓿生长出现明显的生长衰退^[38-40]。另外,在降雨量较低的样点,苜蓿根部导管直径下降幅度总体上大于降雨量较高的样点,这表明在气候较为干旱的地区,苜蓿草地随年龄增加土壤干旱程度较高,水分利用效率下降也更加明显^[41-42]。已有研究表明,苜蓿草地的土壤有机质和土壤氮、磷等养分含量随恢复年限增加有逐渐下降趋势,土壤酶活性也随着恢复年限增加呈逐渐下降趋势^[43-44],这表明苜蓿由于在生长前期对水分和养分资源的过度消耗,导致生长后期小生境条件恶化,生长出现明显衰退,这也是导致导管出现明显下降趋势的重要原因。

与紫花苜蓿相反,委陵菜的导管直径随着年龄增加有明显上升趋势,且在降雨量偏低的地区导管直径随年龄上升趋势更加明显。这表明自然草本物种:委陵菜能够通过增大根部导管大小,增加其输水能力来满足随年龄增加不断上升的水分需求,而且这种生态适应性特征在气候较为干旱的样点表现更加明显,这也说明委陵菜导管结构特征较好的适应了黄土高原干旱半干旱环境,生长处于可持续发展状态。

4.3 草根年轮导管生长对气候要素的响应特征

已有大量研究表明黄土高原地区植被生长主要受水分条件限制^[45-46],在黄土高原的树木年轮学材料也较好地反映出降雨信号,并被广泛应用于对过去降雨的历史重建^[47-48];黄土高原草地植被生产力与气候响应特征也表明不同草原类型的生产力随降雨量提高均呈逐渐增强的趋势,表明水分是影响黄土高原地区生产力的首要驱动因子^[49]。本研究中委陵菜年轮导管大小与降雨较为稳定的正相关关系,且在较为干旱的地区降雨信号更加明显,这主要是因为委陵菜是黄土高原自然草本物种,比较适宜本地区气候条件,因而其年轮数据基本体现出了水分条件对植物生长的限制性作用;而紫花苜蓿的年轮导管大小与降雨基本上呈负相关关系,因为苜蓿草地随年龄增加基本上呈明显的生长衰退趋势,因而年轮数据中未能反映出水分条件对植物生长的限制性作用。

5 结论

本研究以在黄土高原广泛种植的紫花苜蓿为研究对象,采用草本年轮学的理论和方法,沿4个不同降雨梯度采集苜蓿草地的主根年轮样品,并对应采集了每个采样点的自然草本物种:委陵菜的对照样品,并分析了其根部年轮宽度和导管大小随年龄的变化趋势及其气候响应特征。结果表明,紫花苜蓿和委陵菜的年轮宽度随年龄增加的变化趋势较为相似,大致上具有随年龄增加年轮宽度呈明显下降趋势,且在较为干旱的样地,年轮宽度下降趋势更加明显,这主要是由于随年龄增加不断增加的水分胁迫条件导致的。紫花苜蓿和委陵菜的导管大小随年龄增加的变化趋势具有明显的差异性,紫花苜蓿的导管直径随年龄增加呈线性下降趋势,体现出其导水能力逐年下降,生长逐渐趋于衰退,年轮数据中没有稳定的气候信号;委陵菜的导管直径随年龄增加呈线性上升趋势,体现出其导水能力逐年上升,生长趋于可持续,其年轮数据能够较为明确的反映出水分因子对植物生长的限制性影响作用。本研究利用草本年轮学的方法分析了黄土高原紫花苜蓿根部年轮宽度和导管变化特征,并与自然物种委陵菜进行了对比分析,并指出水分条件恶化和输水能力下降是苜蓿草地在生长后期出现生长衰退的重要原因,该研究为该地区草地植被生态恢复建设提供科学依据。

参考文献 (References):

- [1] 傅伯杰,郭旭东,陈利顶,马克明,李俊然. 土地利用变化与土壤养分的变化——以河北省遵化县为例. 生态学报, 2001, 21(6): 926-931.
- [2] 李文静,王振,韩清芳,任曾辉,闫明科,张鹏,贾志宽,杨宝平. 黄土高原人工苜蓿草地固碳效应评估. 生态学报, 2013, 33(23): 7467-7477.
- [3] Wang G H, Zhang X S. Supporting of potential forage production to the herbivore-based pastoral farming industry on the Loess Plateau. Acta Botanica Sinica, 2003, 45(10): 1186-1194.
- [4] 傅伯杰,陈利顶,马克明. 黄土丘陵区小流域土地利用变化对生态环境的影响——以延安市羊圈沟流域为例. 地理学报, 1999, 54(3): 241-246.
- [5] 焦峰,温仲明,李锐. 黄土高原退耕还林(草)环境效应分析. 水土保持研究, 2005, 12(1): 26-29, 78-78.

- [6] 温晓霞, 翁琴, 李生焯, 杨改河. 黄土高原苜蓿草业开发利用探讨. 干旱地区农业研究, 2003, 21(3): 160-163.
- [7] 王铭财. 浅析紫花苜蓿的种植技术及经济价值. 农业与技术, 2015, 35(10): 149-149.
- [8] 廖允成, 王立祥, 温晓霞. 黄土高原苜蓿草业基地组建的可行性分析. 草业科学, 1996, 13(6): 45-48.
- [9] 李裕元, 邵明安. 黄土高原北部紫花苜蓿草地退化过程与植物多样性研究. 应用生态学报, 2005, 16(12): 2321-2327.
- [10] 李裕元, 邵明安, 上官周平, 樊军, 王丽梅. 黄土高原北部紫花苜蓿草地退化过程与植被演替研究. 草业学报, 2006, 15(2): 85-92.
- [11] 侯军岐, 张社梅. 黄土高原地区退耕还林还草效果评价. 水土保持通报, 2002, 22(6): 29-31.
- [12] 苏永中, 刘文杰, 杨荣, 范桂萍. 河西走廊中段绿洲退化土地退耕种植苜蓿的固碳效应. 生态学报, 2009, 29(12): 6385-6391.
- [13] 郑江坤, 魏天兴, 朱金兆, 赵健, 陈致富, 朱文德, 大林直. 黄土丘陵区自然恢复与人工修复流域生态效益对比分析. 自然资源学报, 2010, 25(6): 990-1000.
- [14] 韩仕峰. 宁南山区苜蓿草地土壤水分利用特征. 草业科学, 1990, 7(5): 47-53.
- [15] 罗珠珠, 牛伊宁, 李玲玲, 蔡立群, 张仁陟, 谢军红. 陇中黄土高原不同种植年限苜蓿草地土壤水分及产量响应. 草业学报, 2015, 24(1): 31-38.
- [16] 韩瑞宏, 卢欣石, 高桂娟, 杨秀娟. 紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 对于旱胁迫的光合生理响应. 生态学报, 2007, 27(12): 5229-5237.
- [17] 李玉山. 苜蓿生产动力态及其水分生态环境效应. 土壤学报, 2002, 39(3): 404-411.
- [18] 余玲, 王彦荣, Garnett T, Auricht G, 韩德梁. 紫花苜蓿不同品种对于旱胁迫的生理响应. 草业学报, 2006, 15(3): 75-85.
- [19] 刘建新, 王鑫, 王凤琴. 水分胁迫对苜蓿幼苗渗透调节物质积累和保护酶活性的影响. 草业科学, 2005, 22(3): 18-21.
- [20] Dietz H, Ullmann I. Age-determination of dicotyledonous herbaceous perennials by means of annual rings: Exception or rule? *Annals of Botany*, 1997, 80(3): 377-379.
- [21] Olano J M, Almeria I, Eugenio M, von Arx G. Under pressure: how a Mediterranean high-mountain forb coordinates growth and hydraulic xylem anatomy in response to temperature and water constraints. *Functional Ecology*, 2013, 27(6): 1295-1303.
- [22] Dietz H, von Arx G. Climatic fluctuation causes large-scale synchronous variation in radial root increments of perennial forbs. *Ecology*, 2005, 86(2): 327-333.
- [23] Buntgen U, Trnka M, Krusic P J, Kyncl T, Kyncl J, Luterbacher J, Zorita E, Ljungqvist F C, Auer I, Konter O, Schneider L, Tegel W, Stepanek P, Brunnemann S, Hellmann L, Nievergelt D, Esper J. Tree-ring amplification of the early nineteenth-century summer cooling in central Europe. *Journal of Climate*, 2015, 28(13): 5272-5288.
- [24] von Arx G, Carrer M. ROXAS - A new tool to build centuries-long tracheid-lumen chronologies in conifers. *Dendrochronologia*, 2014, 32(3): 290-293.
- [25] 易浪, 任志远, 张翀, 刘雯. 黄土高原植被覆盖变化与气候和人类活动的关系. 资源科学, 2014, 36(1): 166-174.
- [26] 谢宝妮, 秦占飞, 王洋, 常庆瑞. 黄土高原植被净初级生产力时空变化及其影响因素. 农业工程学报, 2014, 30(11): 244-253.
- [27] 王云强. 黄土高原地区土壤干层的空间分布与影响因素[D]. 北京: 中国科学院研究生院(教育部水土保持与生态环境研究中心), 2010.
- [28] 张军周, 勾晓华, 赵志千, 刘文火, 张芬, 曹宗英, 周非飞. 树轮生态学研究中的微树芯石蜡切片制作的方法探讨. 植物生态学报, 2013, 37(10): 972-977.
- [29] 王章勇, 杨保, 秦春, 史锋. 树木径向生长机制监测和模拟研究进展. 中国沙漠, 2013, 31(3): 780-787.
- [30] von Arx G, Edwards P J, Dietz H. Evidence for life history changes in high-altitude populations of three perennial forbs. *Ecology*, 2006, 87(3): 665-674.
- [31] Sun Q H, Miao C Y, Duan Q Y, Wang Y F. Temperature and precipitation changes over the Loess Plateau between 1961 and 2011, based on high-density gauge observations. *Global Planetary Change*, 2015, 132: 1-10.
- [32] Liu Z P, Wang Y Q, Shao M G, Jia X X, Li X L. Spatiotemporal analysis of multiscalar drought characteristics across the Loess Plateau of China. *Journal of Hydrology*, 2016, 534: 281-299.
- [33] 邵明安, 贾小旭, 王云强, 朱元骏. 黄土高原土壤干层研究进展与展望. 地球科学进展, 2016, 31(1): 14-22.
- [34] 翟春梅. 紫花苜蓿抗旱性评价及对水分胁迫适应机制的研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2008.
- [35] Wang Y Q, Shao M A, Shao H B. A preliminary investigation of the dynamic characteristics of dried soil layers on the Loess Plateau of China. *Journal of Hydrology*, 2010, 381(1-2): 9-17.
- [36] 高艳. 黄土丘陵区撂荒群落共存种植物竞争对土壤水分变化的响应[D]. 北京: 中国科学院研究生院(教育部水土保持与生态环境研究中心), 2016.
- [37] 李文尧, 张岁岐, 山仑. 水分胁迫对紫花苜蓿根系吸水与光合特性的影响. 草地学报, 2007, 15(3): 206-211.
- [38] Vander Willigen C, Sherwin H W, Pammenter N W. Xylem hydraulic characteristics of subtropical trees from contrasting habitats grown under identical environmental conditions. *New Phytologist*, 2000, 145(1): 51-59.
- [39] Ewers F W, Fisher J B, Chiu S T. Water transport in the liana *Bauhinia fassoglensis* (fabaceae). *Plant Physiology*, 1989, 91(4): 1625-1631.

- [40] Kröber W, Zhang S R, Ehmgig M, Bruehlheide H. Linking xylem hydraulic conductivity and vulnerability to the leaf economics spectrum—a cross-species study of 39 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species. *Plos One*, 2014, 9(11): e109211.
- [41] 陈淑义. 水分胁迫对苜蓿生长和品质的影响及生理基础[D]. 泰安: 山东农业大学, 2006.
- [42] 刘国利, 何树斌, 杨惠敏. 紫花苜蓿水分利用效率对水分胁迫的响应及其机理. *草业学报*, 2009, 18(3): 207-213.
- [43] 吴旭东, 张晓娟, 谢应忠, 徐坤, 杨菁. 不同种植年限紫花苜蓿人工草地土壤有机碳及土壤酶活性垂直分布特征. *草业学报*, 2013, 22(1): 245-251.
- [44] 徐坤, 李世忠. 不同种植年限苜蓿地土壤理化性状. *草业科学*, 2015, 32(11): 1767-1773.
- [45] Lü Y H, Zhang L W, Feng X M, Zeng Y, Fu B J, Yao X L, Li J R, Wu B F. Recent ecological transitions in China: greening, browning, and influential factors. *Scientific Reports*, 2015, 5: 8732.
- [46] Feng X M, Fu B J, Piao S L, Wang S, Ciais P, Zeng Z Z, Lü Y H, Zeng Y, Li Y, Jiang X H, Wu B F. Revegetation in China's Loess Plateau is approaching sustainable water resource limits. *Nature Climate Change*, 2016, 6(11): 1019-1022.
- [47] Chen F, Yuan Y J, Wen W S, Yu S L, Fan Z, Zhang R B, Zhang T W, Shang H M. Tree-ring-based reconstruction of precipitation in the Changling Mountains, China, since A.D. 1691. *International Journal of Biometeorology*, 2012, 56(4): 765-774.
- [48] Liu Y, Lei Y, Sun B, Song H M, Sun J Y. Annual precipitation in Liancheng, China, since 1777 AD derived from tree rings of Chinese pine (*Pinus tabulaeformis* Carr.). *International Journal of Biometeorology*, 2013, 57(6): 927-934.
- [49] 程杰. 黄土高原草地植被分布与气候响应特征[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2011.