

DOI: 10.5846/stxb202111193260

王林,李海波,陈汉鑫,代永欣,解庆,韩有志.海拔高度对中国沙棘水碳代谢和生长的影响——以关帝山区为例.生态学报,2023,43(5):1995-2004.

Wang L, Li H B, Chen H X, Dai Y X, Xie Q, Han Y Z. Effects of altitude on water and carbon metabolism and growth of *hippophae rhamnoides* in Guandi Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(5): 1995-2004.

海拔高度对中国沙棘水碳代谢和生长的影响 ——以关帝山区为例

王 林,李海波,陈汉鑫,代永欣,解 庆,韩有志*

山西农业大学林学院,晋中 030801

摘要:海拔是影响中国沙棘自然分布和生长的重要环境因子,水分代谢和碳代谢的平衡是植物存活和生长的基础,研究海拔对中国沙棘的水碳代谢和生长的影响有利于全面了解中国沙棘对海拔高度的适应性及其生理机制。以山西西部关帝山地区野生中国沙棘为研究对象,测定了海拔 1100—2100 m 的中国沙棘雌株在 6 月和 8 月的小枝正午水势、枝条导水损失率、枝条导管直径和导管密度、光合作用、不同部位非结构性碳水化合物(NSC)浓度,同时测定了不同海拔沙棘的株高和冠幅。结果表明:随着海拔的升高,6 月和 8 月的土壤含水量均呈增加趋势;小枝正午水势先升高后降低;枝条导水损失率在 6 月先降低后升高;随着海拔的升高沙棘的导管直径没有显著性变化,但导管密度、枝条最大比导水率、叶面积呈现先升高后降低的趋势。随着海拔的升高 6 月和 8 月光合速率均呈增加趋势;根和叶 NSC 含量没有较大幅度变化;随着海拔高度的增加中国沙棘树高和冠幅均呈现先增加后降低的趋势。以上结果表明:低海拔(1100—1300 m)和高海拔(1900—2100 m)中国沙棘生长均受到一定程度的抑制,在低海拔主要受干旱胁迫的影响,高海拔对中国沙棘的生长的抑制作用体现在低温引起的水分状况变差、生长季缩短和低温抑制树木的生长。

关键词:沙棘;海拔;水分状况;碳平衡;生长

Effects of altitude on water and carbon metabolism and growth of *hippophae rhamnoides* in Guandi Mountain

WANG Lin, LI Haibo, CHEN Hanxin, DAI Yongxin, XIE Qing, HAN Youzhi*

College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Jinzhong 030801, China

Abstract: Altitude is an important environmental factor that affects Chinese seabuckthorn (*Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis* Rousi) distribution and growth. The balance of water metabolism and carbon metabolism is the basis of plant survival and growth. Studies about the effect of altitude on water-carbon metabolism and growth of Chinese seabuckthorn will contribute to fully understanding its adaptability and physiological mechanism to altitude. In this study, wild Chinese seabuckthorn growing in Guandi Mountain area of western Shanxi Province was used as the study object. Twig water potential, branch percentage loss of conductivity (PLC), photosynthesis and nonstructural carbohydrate (NSC) concentration of female seabuckthorn plants at elevation 1100 m to 2100 m were measured in June and August, and plant height and crown width were also measured at different elevations. The results showed that with the elevation increasing, the soil water content increased in both June and August, and the midday twig water potential increased first and then decreased. The branch PLC decreased first and then increased in June. With the increase of altitude, the branch vessel

基金项目:山西省重点研发计划项目(201903D221051);山西省自然科学基金项目(2019D211360);北方功能油料树种培育与研发山西省重点实验室(201805D111010)

收稿日期:2021-11-19; **网络出版日期:**2022-10-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hanyouzhi@sxau.edu.cn

diameter did not change significantly, but the vessel density, branch maximum specific water conductivity and leaf area increased first and then decreased. And the net photosynthetic rate increased in June and August. There was no significant change of NSC content in both roots and leaves. With the increase of altitude, both tree height and crown width increased first and then decreased. The above results suggested that the growth of seabuckthorn was inhibited to some extent at both low altitude (1100—1300 m) and high altitude (1900—2100 m). Seabuckthorn at low altitude was mainly affected by drought stress. And the growth inhibition at high altitude was reflected in the poor water status resulting from low temperature, shortened growing season and the inhibition of low temperature on tree growth.

Key Words: *Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis* Rousi; elevation; water conditions; carbon balance; growth

海拔高度是影响物种分布的重要环境因子,海拔高度对环境条件的影响包括温度、水分、光照、土壤养分等多个方面,进而影响到资源的可用性,植物会随着海拔的变化在生长、存活和代谢等方面表现出不同的适应性^[1-2]。通常情况下,低海拔气温高,水分蒸散强度大,植物易于受到干旱胁迫的影响,随着海拔的升高,环境水分状况能够得到一定程度的改善,但高海拔会因为气温降低,导致碳摄取受限、代谢速率降低、生长季变短,限制植物的生长和存活^[3-5]。

水分平衡和碳平衡是植物存活和生长的基础,近年来的研究表明水力学失衡和碳饥饿是树木在干旱等逆境下死亡的两个主要原因。在水分平衡方面,根据目前广泛接受的“内聚力-张力”学说,植物的水分输导系统是以蒸腾拉力作为动力,依靠水的内聚力实现拉力的向下传导,在较大的负压或冻融交替条件下导管内水柱易于产生气穴栓塞,破坏水分输导系统的连续性,限制树冠水分供应,进而影响气孔导度和光合作用^[6]。在碳平衡方面,干旱、低温等逆境会影响到植物的光合作用,长期的碳摄取受限会影响植物碳(光合产物)的可用性,逆境也会改变植物的碳素分配策略,并进一步影响到植物对环境的适应性^[6]。水分代谢和碳代谢之间存在着复杂的交互作用,如水分限制会影响到碳摄取和光合产物的运输,也会影响到植物的碳素分配策略,进而影响植物的生长;碳失衡也会负反馈于水分输导系统,影响根系生长、吸收和输导功能^[7-8]。不同树种会因水碳平衡的适应能力和适应策略不同,导致其水碳平衡的维持能力有差异,但目前对华北中海拔山区海拔对树木的水碳代谢及对树木的生长的影响程度尚不完全了解,这也限制了这一地区不同海拔植被恢复树种选择和针对性抚育管理措施的制定。

沙棘是在我国西北、西南和东北地区广泛分布的经济、生态两用型灌木树种,中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis* Rousi)在我国的黄土高原区有较大的分布面积,在黄土高原区中国沙棘既可以分布在海拔 1000 m 左右的低海拔,也可以分布在超过 2000 m 的中高海拔^[9],这表明中国沙棘对黄土高原环境有较强的适应能力。但在前期研究中发现山西吕梁山中部关帝山地区野生中国沙棘沿海拔梯度在生长上会呈现一定的规律,即低海拔(1000 m 左右)和高海拔(2000 m 以上)植株较矮,而在海拔 1500—1700 m 的中海拔沙棘生长较旺盛,植株高大,生长较好。但目前尚不了解温带中海拔山区海拔高度对中国沙棘生长影响的生理机制。本研究以关帝山区不同海拔高度的中国沙棘为研究对象,通过分析沿海拔高度中国沙棘在水分状况、光合作用、碳平衡和生长上的响应,研究中国沙棘对温带中海拔山区海拔高度的响应,并揭示低海拔和高海拔沙棘生长状况受阻与水碳代谢的关系。本研究关注的问题是:(1)中国沙棘的植物水分状况随着海拔高度的变化趋势;(2)中国沙棘的光合作用和非结构性碳水化合物浓度随海拔高度的变化趋势;(3)低海拔和高海拔中国沙棘生长受限与水碳代谢的关系。

1 材料与方法

1.1 实验地概况和实验设计

研究地点在山西西部吕梁山中段关帝山地区文峪河流域,地理位置为 111°18′—112°18′E, 37°20′—38°20′N,主峰孝文海拔最高,为 2831 m。该区气候属暖温带大陆性季风气候,年平均气温为 4.5℃,1 月平

均气温为 $-10.2\text{ }^{\circ}\text{C}$,7月平均气温为 $17.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。年平均降水量为 $600\text{—}822\text{ mm}$,降水主要集中在7、8月份,土壤为黄褐土和棕壤土^[10-11]。该地区主要乔木树种有华北落叶松、云杉、油松、青杨、山杨、白桦、辽东栎等,灌木树种主要有沙棘、山刺玫、胡枝子、乌柳、虎榛子等,中国沙棘在该区域有较大面积的分布,呈纯灌木林或与油松、黄刺玫、乌柳等共生形成混交林。

在2018年6月在海拔高度 1100 m 、 1300 m 、 1500 m 、 1700 m 、 1900 m 和 2100 m 的阳坡或半阳坡的中下部的天然沙棘灌木纯林各设置3个 $10\text{ m}\times 10\text{ m}$ 的样地,样地海拔选择标准海拔 $\pm 30\text{ m}$ 以内,土层厚度 $50\text{—}70\text{ cm}$ 。在样地中随机选取生长良好,无病虫害的中国沙棘雌株为研究对象。

分别在2018年的6月(旱季)和8月(雨季)测定不同海拔沙棘林的土壤含水量、小枝正午水势、枝条导水损失率、枝条比导水率、净光合速率、气孔导度,根和叶片的可溶性糖、淀粉、非结构性碳水化合物(NSC)含量。在2018年8月测定叶面积、比叶重、树高、冠幅。

1.2 土壤含水量、小枝正午水势、枝条导水损失率和枝条比导水率测定

于2018年6月上旬(旱季)和8月中旬(雨季)选择连续晴天测定土壤含水量、正午水势和枝条导水损失率。土壤含水量用TRME-T3 TDR便携式土壤水分测定仪(IMKO, Ettlingen, 德国)测定,在每个海拔的3个样地中随机测定6次,由于沙棘的根系主要分布区在 $0\text{—}30\text{ cm}$ 土层^[12],故土壤含水量测定土层深度为 20 cm 。小枝正午水势的测定时间为 $12:00\text{—}14:00$,用PMS 600D水势仪(PMS Albany, 美国)选择树冠中上部向阳面的1—2年生小枝测定,每个海拔高度随机测定5—6个单株,每个单株选择1个小枝测定。枝条导水损失率的测定时间同正午水势,选择树冠中上部向阳面的2年生枝条测定,测定方法参照王林等^[13]的方法进行,并按公式:“枝条导水损失率=枝条初始导水率(K_i)/枝条最大导水率(K_{\max})”计算枝条导水损失率。枝条比导水率的测定时间为2018年8月,在测定枝条导水损失率的同时获得枝条最大导水率,并按公式:“枝条比导水率=枝条最大导水率(K_{\max})/枝条边材面积(s)”计算枝条最大比导水率。枝条导水损失率和最大导水率在每个海拔的3个样地中随机选取5—6个枝条测定。

1.3 枝条导管直径和导管密度、叶面积测定

枝条导管直径和导管密度在2018年8月中旬测定,选取树冠中上部向阳面的2年生枝条,枝条去除韧皮部后在滑走切片机上沿径向切片,切片厚度为 $30\text{ }\mu\text{m}$,在显微镜下观察拍照,并测定导管直径和导管密度,导管密度根据单位面积上的导管数计算,每个海拔高度取5个茎段,每个茎段随机测定30—50个导管的直径,每个茎段随机选取2个视野拍照测定导管密度。叶面积的测定时间为2018年8月用叶面积仪测定,采集树冠中上部向阳面叶片测定,每个海拔随机选择样树5株,每株采集叶片5—6个。

1.4 光合速率和气孔导度测定

光合速率和气孔导度在2018年6月上旬和8月中旬,选择连续晴天的 $9:00\text{—}11:30$ 用Li-6400光合测定系统(LI-COR, Lincoln, 美国)测定,红蓝光源设定光强为 $1500\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$,预实验表明该光照强度在沙棘的光饱和点之上,每个海拔随机选3个单株,每个单株选择向阳面树冠中上部2个叶片进行测定。

1.5 非结构性碳水化合物含量测定

于2018年6月上旬和8月中旬采集样品,每个海拔在样地中随机选取5—6个单株,在每株向阳面的树冠中上部随机采集一个2年生枝条,收集叶片用于测定非结构性碳水化合物,根采集深度为 $10\text{—}30\text{ cm}$,直径为 $0.5\text{—}0.8\text{ cm}$ 的根用于测定非结构性碳水化合物。带回实验室后把木质部和韧皮部分开,样品在 $75\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下烘干 48 h ,粉碎后过 100 目筛。可溶性糖和淀粉含量测定用硫酸蒽酮法^[14],非结构性碳水化合物含量为同一部位可溶性糖含量和淀粉含量之和。

1.6 株高、冠幅测定

株高和冠幅的测定时间为2018年8月,在每个海拔的3个样地中随机选择5—6个单株测定,冠幅为东西和南北两个方向的平均值。

1.7 统计分析

采用SPSS 22.0软件进行数据统计分析,不同海拔在相同时间的测定指标差异显著性采用单因素方差分

析,并用最小显著性差异数法(LSD)进行多重比较,以 $P<0.05$ 作为显著性标准。用SigmaPlot 10.0 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 海拔高度对中国沙棘林土壤含水量、小枝水势和枝条导水损失率的影响

无论在6月还是8月,土壤含水量均随海拔的升高而增大,海拔1700 m以上高海拔的土壤含水量显著高于1700 m以下海拔。同一海拔高度8月份的土壤含水量均显著高于6月。6月的土壤含水量在10.3%—17.2%,8月的土壤含水量在15.3%—21.3%(图1)。

在6月和8月,中国沙棘的正午水势随海拔高度的升高均呈现先增高后降低的趋势,6月水势在海拔1700 m处最大,海拔1700 m中国沙棘小枝正午水势显著高于其它海拔;在8月,中国沙棘小枝正午水势在海拔1900 m处最大,海拔1700 m次之,并且显著高于海拔1700 m以下沙棘,同一海拔6月小枝正午水势均显著低于8月(图1)。

在6月,中国沙棘的枝条导水损失率均随海拔升高呈现先减小后增大的趋势,在海拔1700 m处中国沙棘导水损失率最小,为41.7%,在海拔1900 m和2100 m处较高,分别为78.2%和79.0%。海拔1700 m中国沙棘枝条导水损失率显著低于海拔1300 m及以下沙棘,也显著低于海拔1900 m和2100 m中国沙棘。8月时,海拔1100 m处中国沙棘的导水损失率显著高于其他海拔,其他海拔之间差异不显著。除1700 m外同一海拔高度6月的导水损失率均显著高于8月。

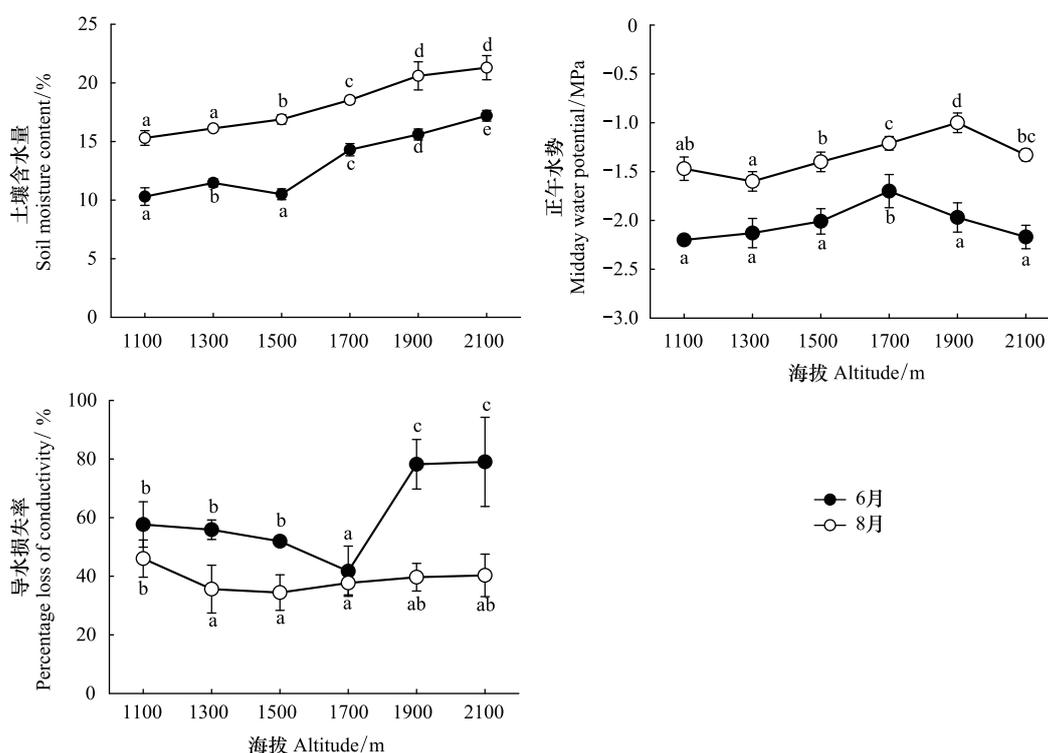


图1 不同海拔沙棘的土壤含水量、正午水势和枝条导水损失率(平均数±标准差)

Fig.1 Soil water content, midday water potential and branch percentage loss of hydraulic conductivity at different altitudes of seabuckthorn (Mean±SD)

不同小写字母表示同一时间不同海拔同一指标间的差异显著性

2.2 海拔高度对中国沙棘枝条导管直径、导管密度和最大比导水率的影响

不同海拔中国沙棘的平均导管直径没有显著性差异。在海拔1100—1700 m,随着海拔的升高枝条导管密度呈上升趋势,海拔1900 m和2100 m导管密度较1700 m略有降低,但没有显著性差异。枝条比导水率在

1100—1700 m 呈上升趋势,在海拔 1700 m 达到最大值,在 1700—2100 m,随着海拔的升高,枝条导水率呈现下降趋势(图 2)。

中国沙棘的叶面积随海拔的升高表现出先增大后减小的趋势,海拔 1700 m 处叶面积最大,均值为 3.46 cm^2 ,海拔 1100 m 处沙棘叶面积最小,均值仅为 1.46 cm^2 ,海拔 1700 m 处沙棘叶面积是海拔 1100 m 处沙棘的 2.37 倍(图 2)。

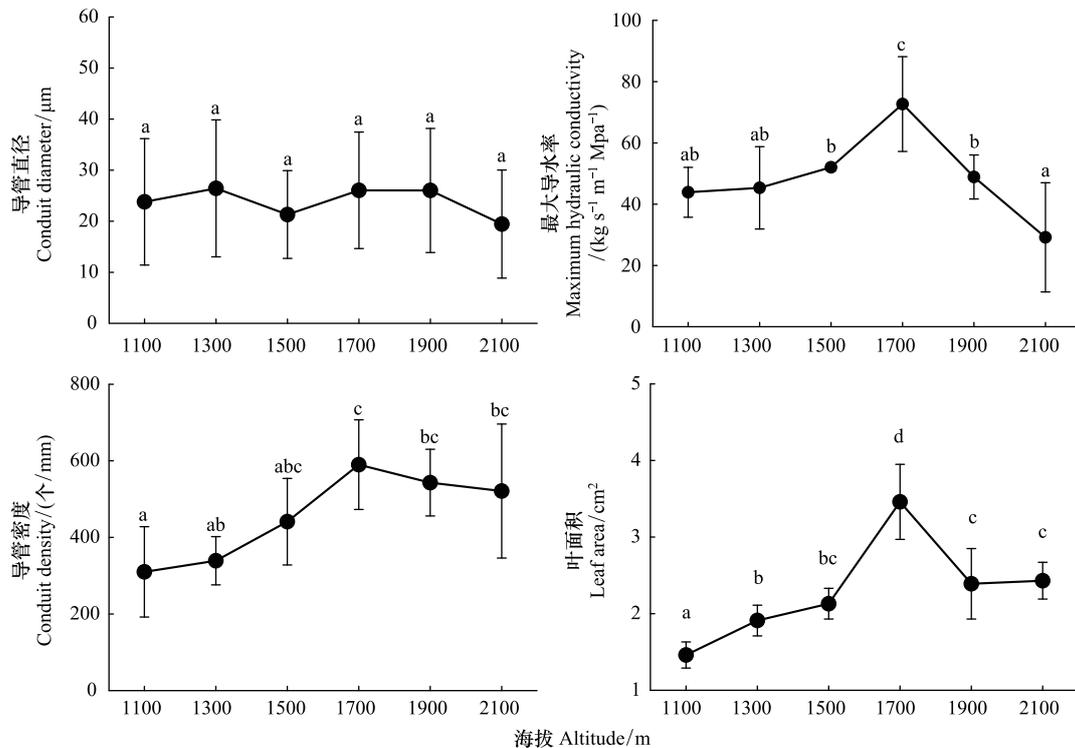


图 2 不同海拔沙棘的枝导管直径、导管密度、枝条比导水率和叶面积(平均数 \pm 标准差)

Fig.2 Vessel diameter, vessel density, maximum specific hydraulic conductivity and leaf area at different altitudes of seabuckthorn (Mean \pm SD)

2.3 海拔高度对中国沙棘光合作用的影响

在 6 月,中国沙棘的光合速率随海拔升高呈现增加趋势,海拔 1100 m 的光合速率最低,海拔 1300 m、1500 m、1700 m 光合速率没有显著性差异,海拔 1900 m 和 2100 m 光合速率显著高于 1700 m 及以下海拔。不同海拔中国沙棘光合速率的变化范围在 $5.5\text{--}11.9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。在 8 月,中国沙棘光合速率随海拔升高呈现上升趋势,不同海拔光合速率的变化范围在 $12.8\text{--}18.3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (图 3)。在 6 月中国沙棘气孔导度在 1100—1900 m 呈现上升趋势,2100 m 的气孔导度显著低于 1500—1900 m,在 8 月,随着海拔的升高,气孔导度呈现上升趋势,1100 m 和 1300 m 中国沙棘的气孔导度显著低于 1500—2100 m(图 3)。

2.4 海拔高度对中国沙棘叶、根非结构性碳水化合物含量的影响

在 6 月,除海拔 1900 m 叶可溶性糖含量略低外,其他海拔叶可溶性糖含量没有显著性差异。根木质部可溶性糖含量在 1100 m、2100 m 处于较高水平,显著高于除 1900 m 以外的其他海拔高度。中国沙棘根韧皮部可溶性糖含量在 1100—1700 m 间没有显著性差异,在海拔 1700—2100 m 呈下降趋势,在海拔 2100 m 达到最小值。在 8 月,叶和根木质部可溶性糖含量沿海拔梯度呈下降趋势,1100 m 最大,在 2100 m 最小。根韧皮部可溶性糖含量在 1100—1900 m 呈下降趋势,在 2100 m 较 1900 m 略有上升。

在 6 月,中国沙棘叶 NSC 含量在不同海拔间变化不大,且没有一致规律。根木质部 NSC 含量随海拔高度的增加呈下降趋势,在 1100 m NSC 含量最高。根韧皮部 NSC 含量在 1100—1700 m 间没有显著性差异,在

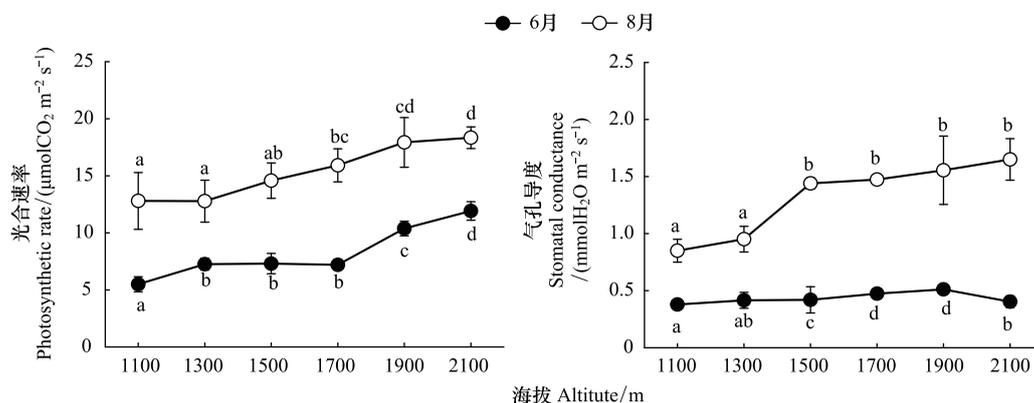


图3 不同海拔沙棘的净光合速率和气孔导度(平均数 \pm 标准差)

Fig.3 Net photosynthetic rate and stomatal conductance at different altitudes of seabuckthorn (Mean \pm SD)

1700—2100 m,随着海拔的升高呈现下降趋势。在8月,叶 NSC 含量随海拔的升高呈下降趋势,但 1700 m 显著高于除 1100 m 的其他海拔。根木质部 NSC 含量变化不大,在 1900 m 和 2100 m 略有上升。根韧皮部 NSC 含量变化没有明显规律(图 4)。

2.5 海拔高度对中国沙棘株高和冠幅的影响

在海拔 1500 m、1700 m、1900 m 中国沙棘的株高和冠幅显著高于海拔 1100 m、1300 m、2100 m,株高在海拔 1500 m 达到最大值,均值为 3.6 m,海拔 1500 m 株高为海拔 1100 m 株高的 1.8 倍。冠幅在海拔 1700 m 处最大,均值为 2.3 m,显著大于其他海拔,海拔 1700 m 沙棘冠幅为海拔 1100 m 冠幅的 1.91 倍(图 5)。

3 讨论

3.1 海拔高度对中国沙棘水分状况的影响

随着海拔高度的增加,温度降低,降水量增加,空气湿度上升,环境中水分的可用性增加,通常情况下植物受到水分限制的影响会逐渐减弱^[15]。在本研究的 6 月和 8 月两次检测中,土壤含水量均随着海拔高度的增加呈现上升趋势,这表明随着海拔的升高,环境水分状况趋好。但在本研究中,中国沙棘的植物水分状况并没有和环境水分状况呈现一致规律,在海拔 1100—1700 m,中国沙棘的正午水势随着海拔的升高呈上升趋势,枝条导水损失率呈下降趋势,这表明在海拔 1100—1700 m 随着海拔高度的升高,中国沙棘的水分状况趋好。但海拔 1900 m 和 2100 m 的 6 月正午水势显著低于海拔 1700 m,2100 m 在 8 月的正午水势显著低于 1900 m,且在 6 月海拔 1900 m 和 2100 m 的枝条导水损失率显著高于 1100—1700 m,这表明在高海拔(1900 m 和 2100 m),环境水分状况较好没有转化为中国沙棘的较好水分状况。原因是,在高海拔环境水分状况已不是中国沙棘生长的主要限制因素,而高海拔的温度降低成为水分利用的主要限制因素^[16],本研究中海拔 1900 m 的 8 月的正午水势显著高于 1700 m 及以下海拔,也佐证了 8 月的温度较 6 月升高对高海拔中国沙棘的水分状况有利。

前人的大量研究表明植物水分长距离输导系统在干旱、低温等逆境下木质部导管产生气穴栓塞,大量导管的气穴栓塞成为植物在逆境下水分从根到叶运输的主要障碍^[6, 17]。在本研究中,在 6 月高海拔(1900 m 和 2100 m)中国沙棘枝条导水损失率接近 80%,这表明高海拔中国沙棘较大程度受到水分输导限制的影响。目前的研究表明渗透调节介导的木质部导管气穴栓塞修复需要淀粉的水解及可溶性糖向栓塞导管运输^[18],同时也有水通道蛋白的参与^[19],高海拔较低的温度可能会限制这些生理过程,因此生长季前期(6 月)高海拔沙棘枝条导水损失率显著增加是由如下原因造成:一是高海拔水势的降低促进了栓塞的形成;二是较低的气温限制了气穴栓塞的短期修复^[20],三是高海拔地区冬季更低的温度(或更多的冻融交替循环)可能造成了栓塞

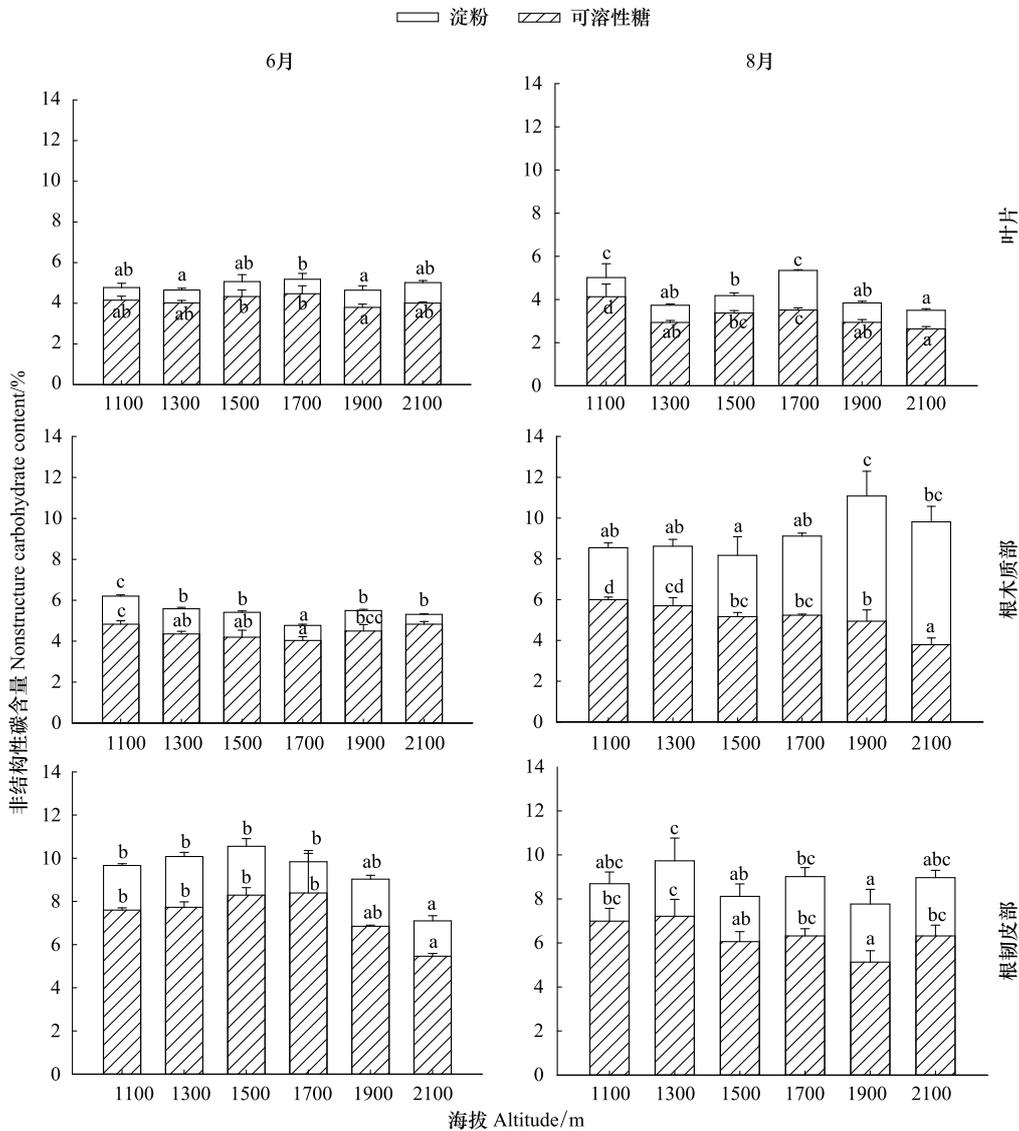


图4 不同海拔高度沙棘叶片、根木质部和根韧皮部的非结构性碳水化合物含量(平均数±标准差)

Fig.4 NSC content in leaves, root xylem and root phloem at different altitudes of seabuckthorn (Mean±SD)

脆弱性的增加^[21],四是受物候期的影响,高海拔中国沙棘在生长季前期冬季产生的气穴栓塞的季节性修复尚未完成^[22]。水分长距离运输受到气穴栓塞的影响,进而导致枝条和叶片的水势降低,水分状况变差。因此虽然高海拔的土壤水分状况更好,且蒸腾潜能更低,但中国沙棘的水分状况较 1700 m 差。低海拔(1100 m 和 1300 m)中国沙棘的 6 月枝条导水损失率接近 60%,显著高于 1700 m,这表明低海拔中国沙棘在旱季也一定程度上受到水分长距离运输限制的影响,低海拔水分供应不足导致的水势降低是引起低海拔中国沙棘枝条水分输导受限的主要原因。

前人的研究多表明在水分匮乏条件下,植物的木质部导管特征的变化通常是导管直径减小,导管密度增加^[6, 8, 13],但在本研究中,不同海拔沙棘的导管直径间没有显著性差异,只是在海拔 2100 m 导管直径较 1700 m 和 1900 m 略低,沙棘枝条的导管密度在 1100—1700 m 间随海拔高度的增加呈上升趋势,在 1700—2100 m 导管密度又略有下降,枝条导水率与导管密度呈现相似变化趋势,这表明中国沙棘导管直径对海拔导致的环境变化不敏感。前人的报道也表明影响中国沙棘导管直径的主要因素是种源,受环境变化影响较小^[23],近期也有报道表明干旱会降低木质部导管密度^[24],沙棘导管形态沿海拔梯度变化的驱动机制有待进

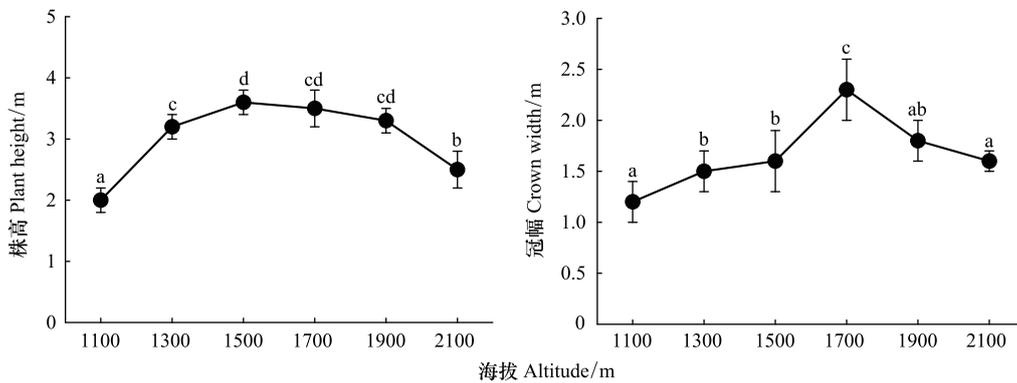


图5 不同海拔高度沙棘的株高和冠幅(平均数±标准差)

Fig.5 Plant height and crown width at different altitudes of seabuckthorn (Mean±SD)

一步研究。

3.2 海拔高度对中国沙棘光合作用和碳素分配的影响

前人对沿海拔梯度光合速率的变化没有一致结果,有研究表明光合速率随着海拔升高而降低^[25-27],认为随着海拔高度的增加,源库不平衡条件下的碳积累会导致光合相关基因表达的下调^[26-27],也有研究表明随着海拔的上升光合速率升高,并认为碳摄取不是限制植物在高海拔生长变差的原因^[28]。在本研究中无论是6月还是8月,中国沙棘的净光合速率均呈现随海拔高度的升高而增加,且8月的光合速率均显著高于同一海拔6月的水平。这表明中国沙棘的光合速率对水分状况有较强的依赖,虽然在海拔1700 m以上温度降低,但对光合作用来说,该环境下白天(或接近中午)的温度不是主要限制因素。另外在本研究中只测定了上午时间的光合潜能,受野外条件的限制没有检测光合的日变化,前人的研究也表明干旱条件对下午的光合作用会受到更大程度的限制^[29],高海拔条件下日光合作用时间和生长季的缩短均会限制植物的碳摄取。

NSC 储藏反映植物光合碳获取和代谢生长碳消耗间的平衡关系,之前的研究发现 NSC 浓度随海拔高度会有显著性变化^[30],在干旱、低温等逆境条件下,可溶性糖会起到维持渗透调节,维持呼吸代谢,木质部导管气穴栓塞修复、水力结构功能维持等生理功能,同时 NSC 也可以为生长提供碳源,同时 NSC 含量会受到碳摄取和运输、生长与储藏关系、不同功能的优先次序等多种因素的影响。在低海拔地区,干旱影响会导致 NSC 的源-库关系发生变化,如在轻度和中度干旱下,对生长的影响较对光合作用的影响提前,造成生长变慢,NSC 积累,但严重或长期干旱下 NSC 含量下降成为限制植物生长和存活的重要因素^[6]。在本研究中,海拔1900 m和2100 m的6月根韧皮部 NSC 含量有一定程度的降低,8月叶片 NSC 含量较海拔1700 m有一定程度的降低,低海拔(1100—1300 m)中国沙棘 NSC 含量较高海拔有一定程度的增加或没有变化。这表明在低海拔水分匮乏导致生长一定程度受限,但没有造成碳限制,高海拔 NSC 含量有小幅度的降低,高海拔光合潜能虽然有一定程度升高,但受到低温和生长季较短导致光合有效时间缩短的影响,高海拔非结构性碳库并没有明显增加。

3.3 不同海拔中国沙棘水碳代谢与生长的关系

树木水分状况是影响生长的重要因素,水分状况变差会限制植物的光合作用,影响碳摄取^[6-8],细胞膨压维持是促进细胞体积增加的主要动力,水分在其中起到重要作用,同时水分状况变差也会缩短分生组织的活动时间^[31],前人的报道也表明生长受阻与水分供应关系密切^[32],尤其是在干旱半干旱地区,这种依赖性更强。光合产物是植物生长的物质基础,生长受抑制与碳的关系的相关研究认为主要与碳摄取受阻的“源限制”和碳分配受阻的“库限制”有关^[30]。在本研究中,在低海拔,较低的土壤含水量和较高的环境温度导致较大的蒸腾潜能,导致中国沙棘水分状况变差,进而成为沙棘生长受限的主要因素。高海拔对树木生长的限制作用有不同的假说,但普遍认为这是由于较低的温度引起,与碳摄取受限或碳分配受限有关,也有研究认为高海

拔的冰冻导致水分状况变差限制了树木的生长^[17]。在本研究中,在高海拔,在少数部位体现出 NSC 含量降低,这表明高海拔生长受限在一定程度上受到碳摄取限制影响,但高海拔中国沙棘的叶和根 NSC 降低程度较小或没有变化,这表明非结构性碳不足的限制作用不大,这种生长的下调并不是单纯由于碳供应不足(源限制)造成,而是更多的与低温对树木生长的抑制(库限制)有关^[33-34]。本研究同时也发现在高海拔,生长受到抑制并没有造成中国沙棘 NSC 的积累,这可能是沙棘本身对生长和储藏间的协调有关,也可能与高海拔生长季较短和叶面积减小导致的碳摄取能力不足有关。在本研究中,高海拔生长季前期(6月)较大的气穴栓塞导致的水分状况变差也是导致高海拔沙棘生长受阻的原因之一。

4 结论

本研究测定了关帝山地区 1100—2100 m 中国沙棘的水分状况、光合作用、碳代谢和生长。结果表明:低海拔(1100—1300 m)和高海拔(1900—2100 m)中国沙棘生长均受到一定程度的抑制。低海拔沙棘主要受干旱胁迫的影响,导致水分状况变差、光合速率降低、生长受限,高海拔对中国沙棘的抑制作用体现在低温导致生长季前期水分输导受阻,生长季缩短和温度较低导致碳摄取受限,以及低温抑制了树木的生长。

参考文献(References):

- [1] Louthan A M, Doak D F, Angert A L. Where and when do species interactions set range limits? *Trends in Ecology & Evolution*, 2015, 30(12): 780-792.
- [2] Conlisk E, Castanha C, Germino M J, Veblen T T, Smith J M, Kueppers L M. Declines in low-elevation subalpine tree populations outpace growth in high-elevation populations with warming. *Journal of Ecology*, 2017, 105(5): 1347-1357.
- [3] Körner C, Basler D, Hoch G, Kollas C, Lenz A, Randin C F, Vitasse Y, Zimmermann N E. Where, why and how? Explaining the low-temperature range limits of temperate tree species. *Journal of Ecology*, 2016, 104(4): 1076-1088.
- [4] Vospernik S, Nothdurft A. Can trees at high elevations compensate for growth reductions at low elevations due to climate warming? *Canadian Journal of Forest Research*, 2018, 48(6): 650-662.
- [5] Körner C. The cold range limit of trees. *Trends in Ecology & Evolution*, 2021, 36(11): 979-989.
- [6] McDowell N G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 2011, 155(3): 1051-1059.
- [7] Liang X G, Gao Z, Shen S, Paul M J, Zhang L, Zhao X, Lin S, Wu G, Chen X M, Zhou S L. Differential ear growth of two maize varieties to shading in the field environment: effects on whole plant carbon allocation and sugar starvation response. *Journal of Plant Physiology*, 2020, 251: 153194.
- [8] Trifilò P, Casolo V, Raimondo F, Petrusa E, Boscutti F, Lo Gullo M A, Nardini A. Effects of prolonged drought on stem non-structural carbohydrates content and post-drought hydraulic recovery in *Laurus nobilis* L.: the possible link between carbon starvation and hydraulic failure. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 120: 232-241.
- [9] 师瑞瑞, 覃金兰, 李少斌. 2 个不同海拔中国沙棘天然种群的表型多样性研究. *长江大学学报: 自然科学版*, 2019, 16(8): 92-96, 9.
- [10] 冯燕辉, 梁文俊, 魏曦, 赵伟文, 卜瑞英, 王凯娜. 不同林分密度华北落叶松林枯落物及土壤特征分析. *西南师范大学学报: 自然科学版*, 2021, 46(3): 179-187.
- [11] 郭晋平, 丁颖秀, 张芸香. 关帝山华北落叶松林凋落物分解过程及其养分动态. *生态学报*, 2009, 29(10): 5684-5695.
- [12] 崔浪军, 梁宗锁, 韩蕊莲, 杨建伟. 沙棘-杨树混交林生物量、林地土壤特性及其根系分布特征研究. *林业科学*, 2003, 39(6): 1-7.
- [13] 王林, 代永欣, 樊兴路, 张芸香, 黄平, 万贤崇. 风对黄花蒿水力学性状和生长的影响. *生态学报*, 2015, 35(13): 4454-4461.
- [14] Mitchell P J, O'Grady A P, Tissue D T, White D A, Ottenschlaeger M L, Pinkard E A. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist*, 2013, 197(3): 862-872.
- [15] Ibañez V N, Kozub P C, González C V, Jerez D N, Masuelli R W, Berli F J, Marfil C F. Response to water deficit of semi-desert wild potato *Solanum kurtzianum* genotypes collected from different altitudes. *Plant Science*, 2021, 308: 110911.
- [16] Li M Y, Leng Q N, Hao G Y. Contrasting patterns of radial growth rate between *Larix principis-rupprechtii* and *Pinus sylvestris* var. *mongolica* along an elevational gradient are mediated by differences in xylem hydraulics. *Forest Ecology and Management*, 2021, 497: 119524.
- [17] Fang L D, Ning Q R, Guo J J, Gong X W, Zhu J J, Hao G Y. Hydraulic limitation underlies the dieback of *Populus pseudo-simonii* trees in water-limited areas of Northern China. *Forest Ecology and Management*, 2021, 483: 118764.

- [18] Tomasella M, Petrusa E, Petruzzellis F, Nardini A, Casolo V. The possible role of non-structural carbohydrates in the regulation of tree hydraulics. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 21(1): 144.
- [19] Secchi F, Pagliarani C, Zwieniecki M A. The functional role of xylem parenchyma cells and aquaporins during recovery from severe water stress. *Plant, Cell & Environment*, 2017, 40(6): 858-871.
- [20] Fernández-Pérez L, Villar-Salvador P, Martínez-Vilalta J, Toca A, Zavala M A. Distribution of pines in the Iberian Peninsula agrees with species differences in foliage frost tolerance, not with vulnerability to freezing-induced xylem embolism. *Tree Physiology*, 2018, 38(4): 507-516.
- [21] Soukup A, Pecková E, Ježková B, Sklenář P. Structural adaptations in plants from the humid equatorial *Andes* indicate a trade-off between hydraulic transport efficiency and safety. *American Journal of Botany*, 2021, 108(11): 2127-2142.
- [22] Dai Y X, Wang L, Wan X C. Frost fatigue and its spring recovery of xylem conduits in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous species *in situ*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 146: 177-186.
- [23] 张新英, 曹宛虹. 生长在不同生境下的沙棘次生木质部解剖学的研究. *Journal of Integrative Plant Biology*, 1990(12): 909-915, 993-994.
- [24] Li S, Li X, Wang J, Chen Z C, Lu S, Wan X C, Sun H Y, Wang L, Delzon S, Cochard H, Jiang X M, Shu J H, Zheng J M, Yin Y F. Hydraulic traits are coupled with plant anatomical traits under drought-rewatering cycles in *Ginkgo biloba* L. *Tree Physiology*, 2021, doi(10.1093): treephys.
- [25] Wiley E, Helliker B. A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth. *New Phytologist*, 2012, 195(2): 285-289.
- [26] Bansal S, Germino M J. Carbon balance of conifer seedlings at timberline: relative changes in uptake, storage, and utilization. *Oecologia*, 2008, 158(2): 217-227.
- [27] Wang Q W, Qi L, Zhou W M, Liu C G, Yu D P, Dai L M. Carbon dynamics in the deciduous broadleaf tree Erman's birch (*Betula ermanii*) at the subalpine treeline on Changbai Mountain, Northeast China. *American Journal of Botany*, 2018, 105(1): 42-49.
- [28] Piper F I, Viñeola B, Linares J C, Camarero J J, Cavieres L A, Fajardo A. Mediterranean and temperate treelines are controlled by different environmental drivers. *Journal of Ecology*, 2016, 104(3): 691-702.
- [29] Leng H N, Lu M Z, Wan X C. Variation in embolism occurrence and repair along the stem in drought-stressed and re-watered seedlings of a poplar clone. *Physiologia Plantarum*, 2013, 147(3): 329-339.
- [30] 周全. 树木海拔上限形成的低温适应性碳分配机制[D]. 武汉: 中国科学院大学(中国科学院武汉植物园), 2021.
- [31] Simon P, Lena M. Radial growth response of horse chestnut (*Aesculus hippocastanum* L.) trees to climate in Ljubljana, Slovenia. *Urban Forestry & Urban Greening*, 2016, 18: 110-116.
- [32] Liu Y Y, Wang A Y, An Y N, Lian P Y, Wu D D, Zhu J J, Meinzer F C, Hao G Y. Hydraulics play an important role in causing low growth rate and dieback of aging *Pinus sylvestris* var. *mongolica* trees in plantations of Northeast China. *Plant, Cell & Environment*, 2018, 41(7): 1500-1511.
- [33] Zhang X J, Song K, Pan Y J, Gao Z W, Pu F G, Lu J H, Shang K K, Da L J, Cieraad E. Responses of leaf traits to low temperature in an evergreen oak at its upper limit. *Ecological Research*, 2020, 35(5): 900-911.
- [34] Michaletz S T. Evaluating the kinetic basis of plant growth from organs to ecosystems. *New Phytologist*, 2018, 219(1): 37-44.