

DOI: 10.5846/stxb202111233311

李宗善, 陈颖, 董彦君, 焦磊, 李兆林, 王聪, 高光耀, 石丽娜, 张淑娟, 白应飞. 黄土高原多年生草本根部导水策略空间异质性特征. 生态学报, 2023, 43(15): 6443-6453.

Li Z S, Chen Y, Dong Y J, Jiao L, Li Z L, Wang C, Gao G Y, Shi L N, Zhang S J, Bai Y F. Spatial differences of root anatomical traits and hydraulic efficiency of perennial herb species on the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(15): 6443-6453.

## 黄土高原多年生草本根部导水策略空间异质性特征

李宗善<sup>1, 2, \*</sup>, 陈颖<sup>1, 3</sup>, 董彦君<sup>1</sup>, 焦磊<sup>4</sup>, 李兆林<sup>1, 2</sup>, 王聪<sup>1, 2</sup>, 高光耀<sup>1, 2</sup>, 石丽娜<sup>5</sup>, 张淑娟<sup>5</sup>, 白应飞<sup>6</sup>

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 陕西黄土高原地球关键带国家野外科学观测研究站, 西安 710061

3 东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

4 陕西师范大学 地理科学与旅游学院, 西安 710119

5 延安市劳山国有林管理局, 延安 716000

6 延安市宝塔区南泥湾国有生态林场, 延安 716000

**摘要:** 根据多年生草本根部导管解剖结构特征, 分析了黄土高原两个气候区草本物种导水结构特征及导水策略对于干旱气候条件的适应性特征。结果表明, 黄土高原半干旱区(年降雨量小于 400 mm)草本物种平均年龄较大(7 年), 理论导管直径(33  $\mu\text{m}$ )、导管面积(680  $\mu\text{m}^2$ )和导水效率(1.56  $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ )数值较高, 而导管数量(65 个)和导管分量(6.2%)数值较低; 黄土高原半湿润区(年降雨量大于 400 mm)草本物种平均年龄较小(5 年), 理论导管直径(27  $\mu\text{m}$ )、导管面积(550  $\mu\text{m}^2$ )和导水效率(1.12  $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ )数值较低, 而导管数量(85 个)和导管分量(7.5%)数值较高。黄土高原半干旱区草本物种的导管直径较大、单位面积内的导管数量较少, 因而导水效率较高, 在干旱胁迫条件下趋向于采取效率优先的导水策略; 黄土高原半湿润区草本物种的导管直径较小、单位面积内的导管数量较多, 因而导水效率较低, 在干旱胁迫条件下趋向于采取安全优先的导水策略。

**关键词:** 多年生草本; 主根导管; 导水效率; 导水策略; 黄土高原

## Spatial differences of root anatomical traits and hydraulic efficiency of perennial herb species on the Loess Plateau

LI Zongshan<sup>1, 2, \*</sup>, CHEN Ying<sup>1, 3</sup>, DONG Yanjun<sup>1</sup>, JIAO Lei<sup>4</sup>, LI Zhaolin<sup>1, 2</sup>, WANG Cong<sup>1, 2</sup>, GAO Guangyao<sup>1, 2</sup>, SHI Lina<sup>5</sup>, ZHANG Shujuan<sup>5</sup>, BAI Yingfei<sup>6</sup>

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

2 National Observation and Research Station of Earth Critical Zone on the Loess Plateau in Shaanxi, Xi'an 710061, China

3 Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

4 School for Geography and Tourism, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119, China

5 Laoshan Bureau of State-owned Ecological Forests, Yan'an 716000, China

6 Grain to Green Project Management Office of Wuyi Government, Yan'an 716000, China

**Abstract:** The study of hydraulic xylem adjustments in response to environmental changes so far mainly concentrate on tree and shrub species, whereas the knowledge on xylem anatomy of main roots and its ecological significance for the perennial

**基金项目:** 国家自然科学基金重大项目(41991233); 国家自然科学基金面上项目(42071125, 41877539)

**收稿日期:** 2021-11-23; **采用日期:** 2023-01-03

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zsls\_st@rcees.ac.cn

forb species, is generally limited to only a few cases. Based on the root anatomical traits of perennial herb species, we analyzed the root growth strategies and water transport efficiency in two comparatively climatic zones on the Loess Plateau of China. The results showed that the perennial herb species in the semi-arid area of the Loess Plateau (with annual rainfall of less than 400 mm) had relatively older age (about 7 years), and higher values of theoretical vessel diameter (about 33  $\mu\text{m}$ ), mean vessel area ( $680 \mu\text{m}^2$ ), and mean water transport efficiency ( $1.56 \text{ kg m}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ), but the number of vessel (65) and the fraction of vessel area (6.2%) were relatively lower. In contrast, the perennial herb species in the semi-humid area of the Loess Plateau (with annual rainfall of over than 400 mm) had relatively younger age (about 5 years), and lower values of theoretical lumen diameter (about 27  $\mu\text{m}$ ), mean lumen area ( $550 \mu\text{m}^2$ ) and mean water transport efficiency ( $1.12 \text{ kg m}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ), but the number of vessel (85) and the fraction of vessel area (7.5%) were relatively higher. Perennial herb species in the semi-arid area of the Loess Plateau had relatively larger lumen diameter and fewer conduits per unit area, and xylem anatomical adjustments prioritized hydraulic efficiency over safety under drought stress. Perennial herb species in the semi-humid area of the Loess Plateau had relatively smaller lumen diameter and more conduits per unit area, and xylem anatomical adjustments prioritized hydraulic safety over efficiency under drought stress. Additionally, the older herb species in the semi-arid region of the Loess Plateau have comparatively larger vessels and higher water transport efficiency. Older herb species had relatively higher biomass and net primary productivity and consequently had greater consumption of soil water content, so the roots of older herbs had higher hydraulic conduct ability for the adaptation to external drought stress conditions. Furthermore, herb species sampled at sites with higher elevation of the semi-humid region of the Loess Plateau had comparatively larger vessels and higher water transport efficiency. Sample sites at the higher elevation were generally located at the top of mountains with relatively poorer habitat conditions, so the herb species must increase the ability of hydraulic conduct function to cope with the potential negative influence of those adverse environmental conditions.

**Key Words:** perennial herbs; root anatomical traits; water transfer efficiency; water use strategy; the Loess Plateau

黄土高原是我国半湿润向半干旱区荒漠的过渡地带,是我国典型生态环境脆弱区,是研究陆地植被生态系统结构和功能变化对外界环境因子响应的典型区域<sup>[1-2]</sup>。草地是黄土高原地区分布最为广泛的植被类型,总面积达  $0.6 \times 10^8 \text{ hm}^2$ ,其中天然草地占 85%,人工和改良草地占 15%,占区域总面积的 32.6%;近期黄土高原地区的退耕还林还草与封山禁牧工程等生态恢复措施不断加强,黄土高原草地面积进一步扩大<sup>[3-4]</sup>。草地是黄土高原陆地生态系统的重要组成部分,参与了区域碳水循环等重要生态过程,并提供了重要的生态系统服务功能,因而探讨黄土高原草地生态系统结构和功能对气候变化响应敏感性研究也具有重要生态学价值<sup>[5-6]</sup>。

黄土高原属于典型半干旱区,草地植被的地下根系发达,草地地下生物量占植被总生物量的 80% 以上<sup>[7-8]</sup>,地下根系生物量是草地植被碳蓄积的重要组成部分,在区域草地生态系统碳循环中起着关键作用<sup>[9-10]</sup>。根系导管系统是草本物种重要的输导器官,根系导管吸收的水分决定着草地地上植被的水分状况及生理状态<sup>[11]</sup>,因而探讨黄土高原地区草本植被地下根系输水结构和用水策略对水分限制条件敏感性以及空间异质性特征具有较大的生态学价值<sup>[12]</sup>。本研究在黄土高原不同气候区(半干旱区和半湿润区)系统收集多年生草本物种根部解剖材料,提取其根部导管解剖特征参量(包括导管直径、导管面积、导管分数和水力传导效率等),并阐明黄土高原多年生草本物种导水特征在不同降雨条件下的区域差异性特征,将为黄土高原草地植被对气候变化的响应和适应等方面研究提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

黄土高原地处我国西北地区,位于中国黄河中上游地区,是世界上最大的黄土沉积区,东西绵延约

1000 km,南北地跨 750 km,平均海拔在 1500—2000 m 间,面积约 62 万 km<sup>2</sup>(图 1)。区域气候为暖温带大陆性季风气候,从西北到东南依次为干旱、半干旱和半湿润气候。黄土高原年均气温从西北区的 3.6℃ 上升到东南区的 14.3℃,降雨量从 300 mm 上升到 800 mm,植被依次为半荒漠草原、典型草原和森林草原<sup>[13-14]</sup>。黄土高原生态环境脆弱,水土流失问题突出,地表破碎、沟壑纵横,区域植被总体覆盖度较低。自封山育林和退耕还林(草)工程实施以来,黄土高原植被覆盖率明显提高,植被持续改善的面积占整个区域的 67.08%,区域整体生态环境有很大好转<sup>[15]</sup>。

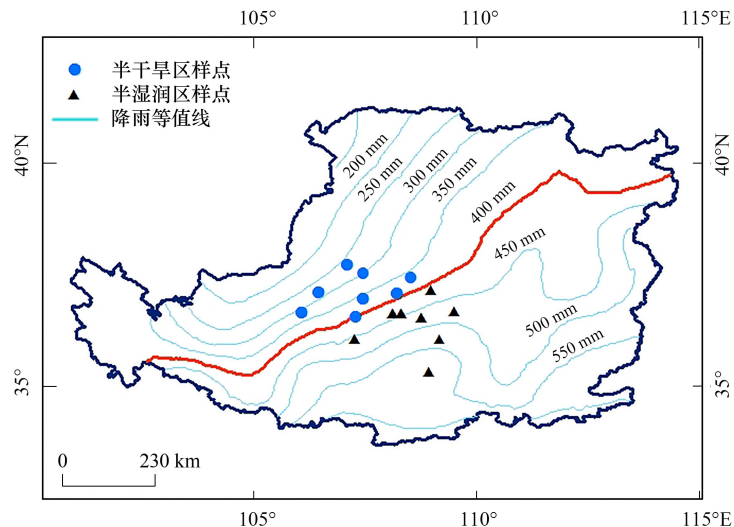


图 1 黄土高原半干旱和半湿润区多年生草本样品空间分布图

Fig.1 Locations of sampling sites of perennial forbs species of semi-arid and semi-humid regions in the Loess Plateau, China

## 1.2 样品采集与处理

在黄土高原地区半干旱区(年降雨量小于 400 mm)和半湿润区(年降雨量大于 400 mm)布设多年生草本采样点进行取样,其中半干旱区布设 7 个采样点,半湿润区布设 8 个采样点(表 1)。在采样点选取具有明显主根多年生草本物种,挑选出 3—5 株健康成熟植株,挖取其主根并清洗干净,用刀片截取 2—3 cm 深近地面的样品,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<sup>[16]</sup>。

将采集的草根样品进行石蜡切片前处理,即脱水、透明、浸蜡、包埋、切片、染色和观察测量等操作<sup>[16]</sup>,脱水是将草根样品从固定液中取出,放入不同浓度(80%、85%、90%、95%、100% I 和 100% II)的乙醇溶液中逐级进行脱水,目的在于用梯度乙醇溶液替换植物组织中的水分,以保证后续透明和包埋时二甲苯和石蜡完全渗进植物组织。透明是指用二甲苯作为媒介将脱水后组织中的乙醇置换出来。用石蜡取代透明剂,使二甲苯浸入植物组织,在切片时起支持作用,称为浸蜡。包埋是指把浸蜡处理后的样品用石蜡溶液包裹并晾干的过程<sup>[16]</sup>。

当蜡块充分凝固后,用轮转式切片机切出大约 8—14 μm 厚度的横切面腊带,后粘加载破片上。为了区分韧皮部、形成层、木质部等区域,采用复染的方法进行染色。首先经过脱蜡过程,逐级复水后依次放入 1% 番红水溶液和 0.5% 固绿乙醇溶液<sup>[17]</sup>。封片后使用 Olympus DP73 (Olympus, Tokyo, Japan) 在同一倍数(×40)下观察、拍照,并用 PTGui 全景拼接软件将不完整的图片拼接在一起。

## 1.3 数据处理与统计分析

利用 ImageJ 专业图像分析软件,选取切片上固定面积(500×500 像素,1 像素=2.63 μm)测量木质部导管区域,自动读取被测量切片的导水解剖特征并获取参量数值,并获取以下导管参量。依次为 1) 导管数量(Number of vessel, NV)(个):测量区内导管的总数量;2) 导管分数(Vessel fraction, VF)(%):测量区内导管总面积占测量区面积的比例;3) 导管平均面积(Mean vessel area, MVA)(μm<sup>2</sup>):测量区内所有导管面积的平均

均数值;4)理论导水直径(Theoretical hydraulic conductivity, Dh):测量区导管平均导水直径;5)平均水力传导率(Mean hydraulic conductivity, MKp)(kg m<sup>-1</sup> Mpa<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>):测量区导管平均水力传导率。

表 1 黄土高原多年生草本采样点信息表

Table 1 Site information of perennial forbs sampled in the Loess Plateau, China

| 样地编号<br>Plot no. | 气候区<br>Climate zone | 采样点<br>Sample site | 经度<br>Longitude | 纬度<br>Latitude | 海拔<br>Elevation/m | 采样物种<br>Sample species |
|------------------|---------------------|--------------------|-----------------|----------------|-------------------|------------------------|
| S1               | 半干旱区                | 李旺                 | 106.08          | 36.68          | 1418              | OR, ML, PH             |
| S2               | 半干旱区                | 下马关                | 106.45          | 37.12          | 1569              | ML, PH, CJ             |
| S3               | 半干旱区                | 盐池                 | 107.1           | 37.75          | 1371              | SF, ML, PH             |
| S4               | 半干旱区                | 环县                 | 107.3           | 36.57          | 1235              | PH                     |
| S5               | 半干旱区                | 铁边城                | 107.45          | 36.98          | 1405              | DM, HL, GD, PT         |
| S6               | 半干旱区                | 定边                 | 108.53          | 37.47          | 1372              | GU                     |
| S7               | 半干旱区                | 吴起                 | 108.53          | 37.47          | 1378              | MA, LC, ML, BS, GU     |
| S8               | 半湿润区                | 曹李塬                | 107.28          | 36.08          | 1354              | MS, SU                 |
| S9               | 半湿润区                | 白豹                 | 108.12          | 36.65          | 1428              | MA, AM, LC, SO, ES     |
| S10              | 半湿润区                | 同湾                 | 108.32          | 36.65          | 1526              | MS, AS, GA, ES, LS     |
| S11              | 半湿润区                | 永宁                 | 108.77          | 36.55          | 1129              | DM, LA, HA, PT         |
| S12              | 半湿润区                | 宜君                 | 108.93          | 35.33          | 1175              | PC, PT                 |
| S13              | 半湿润区                | 靖边                 | 108.98          | 37.17          | 1463              | EL, MA, CD             |
| S14              | 半湿润区                | 富县                 | 109.18          | 36.08          | 1275              | OR                     |
| S15              | 半湿润区                | 羊圈沟                | 109.52          | 36.7           | 1201              | OR, PT                 |

OR:砂珍棘豆 *Oxytropis racemosa*;ML:天蓝苜蓿 *Medicago lupulina*;PH:骆驼蓬 *Peganum harmala*;CJ:蓟 *Cirsium japonicum*;SF:苦参 *Sophora flavescens*;DM:香青兰 *Dracocephalum moldavica*;HL:泥胡菜 *Hemistepta lyrata*;GD:达乌里秦艽 *Gentiana dahurica*;PT:菊叶委陵菜 *Potentilla tanacetifolia*;GU:甘草 *Glycyrrhiza uralensis*;MA:白花草木犀 *Melilotus alba*;LC:截叶铁扫帚 *Lespedeza cuneata*;BS:红柴胡 *Bupleurum scorzonerifolium*;MS:紫花苜蓿 *Medicago sativa*;SU:漏芦 *Stemmacantha uniflora*;AM:草木樨状黄耆 *Astragalus melilotoides*;SO:苦苣菜 *Sonchus oleraceus*;ES:牻牛儿苗 *Erodium stephanianum*;AS:沙参 *Adenophora stricta*;GA:大丁草 *Gerbera anandria*;LS:野亚麻 *Linum stelleroides*;LA:益母草 *Leonurus artemisia*;HA:阿尔泰狗娃花 *Heteropappus altaicus*;PC:白头翁 *Pulsatilla chinensis*;EL:线叶大戟 *Euphorbia lingiana*;CD:大果琉璃草 *Cynoglossum divaricatum*

由于导管大多数是椭圆的,导管的理论直径  $D=[3/2(ab)^3/(a^2+b^2)]^{1/4}$ ,其中  $a$  和  $b$  分别表示长轴和短轴的长度<sup>[18]</sup>,根据 Tyree 和 Zimmermann<sup>[19]</sup> 的水力传导概念,理论水力传导率(The theoretical hydraulic conductivity,  $K_h$ )可由每个导管(等效圆)直径通过改进的哈根泊肃叶方程(Hagen-Poiseuille)计算。

$$K_h = \left( \frac{\pi \rho}{128 \eta} \right) \sum_{i=1}^n (d_i)^4$$

式中, $\rho$  是 20 ℃ 水(998.2 kg/m<sup>3</sup>)的密度, $\eta$  是 20 ℃ (1.002×10<sup>-9</sup> MPa s)水的粘度, $d_i$ 是在第  $i$  年测量的第  $n$  个导管(等效圆)直径。

本研究中相关数据用 Microsoft Excel 2014 进行记录和整理;数据分析主要采用 SPSS 22.0(SPSS Inc. Chicago, USA)软件和 R 语言程序(R Core Team 2016);图形绘制采用 R 语言程序(R Core Team 2016)和 ArcGIS 9.2(ESRI, Redlands, CA, USA)软件完成。

2 结果与分析

2.1 不同气候区多年生草根样品科属

在黄土高原半干旱区共采集多年生草本物种 13 种,分属于 8 科 13 属(表 2),种类最多的是豆科,一共有 6 个草本物种,分别为白花草木犀(*Melilotus alba*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)、截叶铁扫帚(*Lespedeza cuneata*)、苦参(*Sophora flavescens*)、砂珍棘豆(*Oxytropis racemosa*)和天蓝苜蓿(*Medicago lupulina*);其次是菊科,一共有 2 个草本物种,分别为蓟(*Cirsium japonicum*)和泥胡菜(*Hemistepta lyrata*);其他科的草本种类均较

少,均为 1 个草本物种。

在黄土高原半湿润区共采集多年生草本物种 18 种,分属于 9 科 18 属(表 2),种类最多的是豆科和菊科,均有 5 个草本物种,属于豆科的草本物种有白花草木犀、草木樨状黄芪(*Astragalus melilotoides*)、截叶铁扫帚、砂珍棘豆、黄花苜蓿(*Medicago falcata*),属于菊科的草本有阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)、白头翁(*Pulsatilla chinensis*)、大丁草(*Gerbera anandria*)、苦苣菜(*Sonchus oleraceus*)和漏芦(*Stemmacantha uniflora*);其他科的草本种类均较少,均为 1—2 个草本物种。

表 2 黄土高原多年生草本物种组成信息表

Table 2 Species composition of perennial herbaceous species in the Loess Plateau

| 区域<br>Region              | 序号<br>No. | 物种名称<br>Species                         | 科名<br>Family | 属名<br>Genera |
|---------------------------|-----------|-----------------------------------------|--------------|--------------|
| 半干旱区<br>Semi-dry region   | 1         | 香青兰 <i>Dracocephalum moldavica</i>      | 唇形科          | 香青兰属         |
|                           | 2         | 白花草木犀 <i>Melilotus alba</i>             | 豆科           | 草木犀属         |
|                           | 3         | 甘草 <i>Glycyrrhiza uralensis</i>         | 豆科           | 甘草属          |
|                           | 4         | 截叶铁扫帚 <i>Lespedeza cuneata</i>          | 豆科           | 胡枝子属         |
|                           | 5         | 苦参 <i>Sophora flavescens</i>            | 豆科           | 槐属           |
|                           | 6         | 砂珍棘豆 <i>Oxytropis racemosa</i>          | 豆科           | 棘豆属          |
|                           | 7         | 天蓝苜蓿 <i>Medicago lupulina</i>           | 豆科           | 苜蓿属          |
|                           | 8         | 骆驼蓬 <i>Peganum harmala</i>              | 蒺藜科          | 骆驼蓬属         |
|                           | 9         | 蓟 <i>Cirsium japonicum</i>              | 菊科           | 蓟属           |
|                           | 10        | 泥胡菜 <i>Hemistepta lyrata</i>            | 菊科           | 泥胡菜属         |
|                           | 11        | 达乌里秦艽 <i>Gentiana dahurica</i>          | 龙胆科          | 秦艽属          |
|                           | 12        | 红柴胡 <i>Bupleurum scorzoniferifolium</i> | 伞形科          | 柴胡属          |
|                           | 13        | 菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>   | 蔷薇科          | 委陵菜属         |
|                           | —         | —                                       | —            | —            |
|                           | —         | —                                       | —            | —            |
|                           | —         | —                                       | —            | —            |
|                           | —         | —                                       | —            | —            |
|                           | —         | —                                       | —            | —            |
| 半湿润区<br>Semi-humid region | 1         | 香青兰 <i>Dracocephalum moldavica</i>      | 唇形科          | 香青兰属         |
|                           | 2         | 益母草 <i>Leonurus artemisia</i>           | 唇形科          | 益母草属         |
|                           | 3         | 线叶大戟 <i>Euphorbia lingiana</i>          | 大戟科          | 大戟属          |
|                           | 4         | 白花草木犀 <i>Melilotus alba</i>             | 豆科           | 草木犀属         |
|                           | 5         | 草木樨状黄芪 <i>Astragalus melilotoides</i>   | 豆科           | 黄耆属          |
|                           | 6         | 截叶铁扫帚 <i>Lespedeza cuneata</i>          | 豆科           | 胡枝子属         |
|                           | 7         | 砂珍棘豆 <i>Oxytropis racemosa</i>          | 豆科           | 棘豆属          |
|                           | 8         | 黄花苜蓿 <i>Medicago falcata</i>            | 豆科           | 苜蓿属          |
|                           | 9         | 阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>     | 菊科           | 狗娃花属         |
|                           | 10        | 白头翁 <i>Pulsatilla chinensis</i>         | 菊科           | 白头翁属         |
|                           | 11        | 大丁草 <i>Gerbera anandria</i>             | 菊科           | 大丁草属         |
|                           | 12        | 苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>            | 菊科           | 苦苣菜属         |
|                           | 13        | 漏芦 <i>Stemmacantha uniflora</i>         | 菊科           | 漏芦属          |
|                           | 14        | 牻牛儿苗 <i>Erodium stephanianum</i>        | 牻牛儿苗科        | 牻牛儿苗属        |
|                           | 15        | 大果琉璃草 <i>Cynoglossum divaricatum</i>    | 玄参科          | 琉璃草属         |
|                           | 16        | 沙参 <i>Adenophora stricta</i>            | 桔梗科          | 沙参属          |
|                           | 17        | 野亚麻 <i>Linum stelleroides</i>           | 亚麻科          | 亚麻属          |
|                           | 18        | 菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>   | 蔷薇科          | 委陵菜属         |

## 2.2 不同气候区多年生草根导管参量特征

从多年生草根根部导管特征参量数值变化区间来看(图2),半干旱区草本物种平均年龄(7.5年左右)要高于半湿润区草本物种(5.5年左右),而半干旱区草本物种单位面积内的导管数量( $NV=65$ 个)和导管分量( $VF=5.5\%$ )要低于半湿润区草本物种( $NV=80$ 个, $VF=7.5\%$ ),其中导管数量的差异性达到了显著性水平。从草本根部导水能力的导管参量来看,半干旱草本物种的理论导水直径( $Dh=34\ \mu\text{m}$ )、平均导管面积( $MVA=650\ \mu\text{m}^2$ )、平均水力传导率( $MKp=1.62\ \text{kg m}^{-1}\ \text{Mpa}^{-1}\ \text{s}^{-1}$ )均要高于半湿润区草本物种( $Dh=28.5\ \mu\text{m}$ ,  $MVA=575\ \mu\text{m}^2$ ,  $MKp=1.15\ \text{kg m}^{-1}\ \text{Mpa}^{-1}\ \text{s}^{-1}$ ),其中导管数量和平均水力传导率的差异达到了显著性水平。

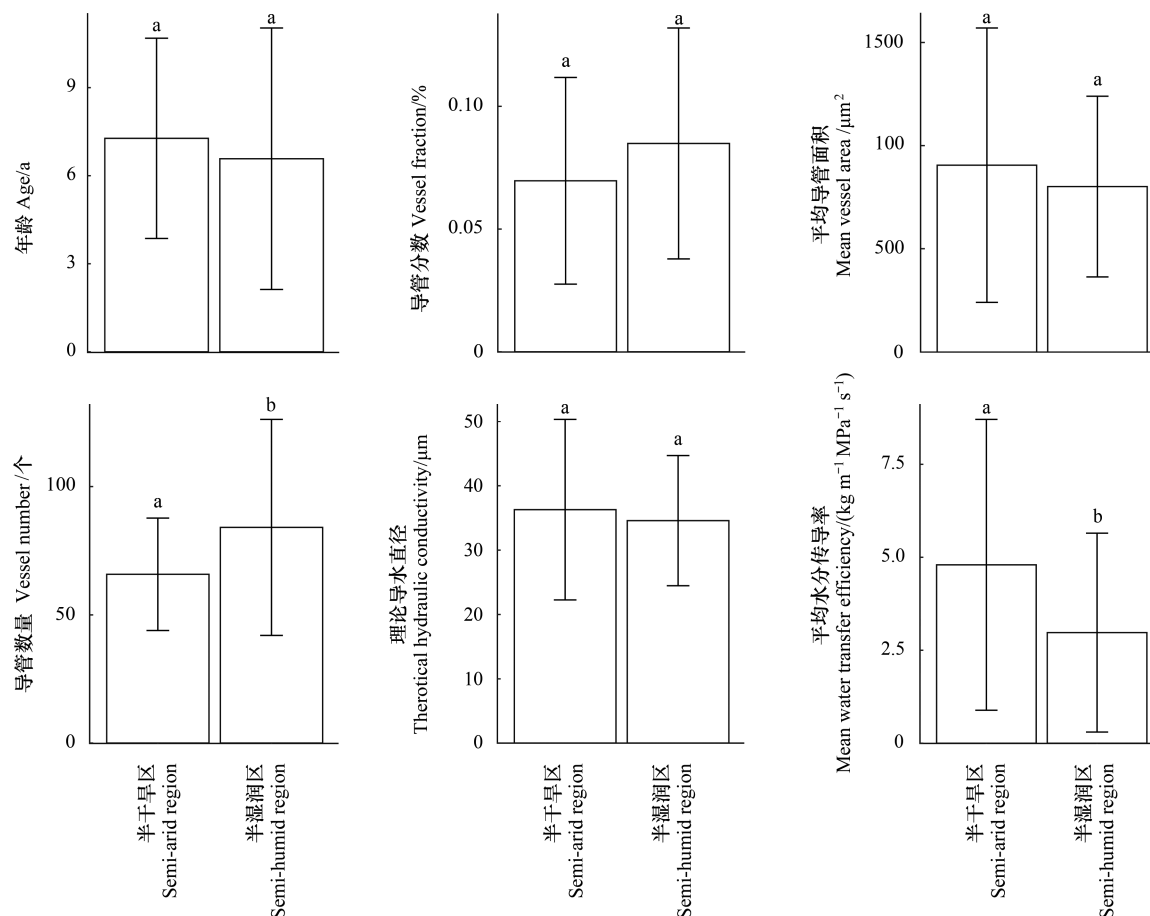


图2 黄土高原不同气候区多年生草根根部导管特征参量对比

Fig.2 The difference of the major hydraulic traits in secondary root xylem for perennial herbaceous species of different climate zones in the Loess Plateau

Age, 年龄; NV, 导管数量; VF, 导管分数; Dh, 理论导水直径; MVA, 平均导管面积; MKp, 平均水分传导率

## 2.3 不同气候区多年生草根导管参量间相关性

从多年生草根根部导管数量和导水效率参量间相关特征来看(图3),半干旱区的草本物种导管数量与理论导水直径( $R=-0.22$ ,  $P>0.05$ )、导管平均面积( $R=-0.267$ ,  $P>0.05$ )、平均水分传导率( $R=-0.251$ ,  $P>0.05$ )呈一定负相关关系,但是未达到统计显著性水平( $P=0.065-0.075$ );半湿润区的草本物种导管数量与理论导水直径( $R=-0.569$ ,  $P<0.01$ )、导管平均面积( $R=-0.578$ ,  $P<0.01$ )、平均水分传导率( $R=-0.583$ ,  $P<0.01$ )呈明显负相关关系,均达到统计显著性水平。

## 2.4 不同气候区多年生草根导管参量随年龄梯度变化规律

从多年生草根根部导管参量随年龄梯度的变化特征来看(图4),半干旱区的草本物种导管参量均随年龄

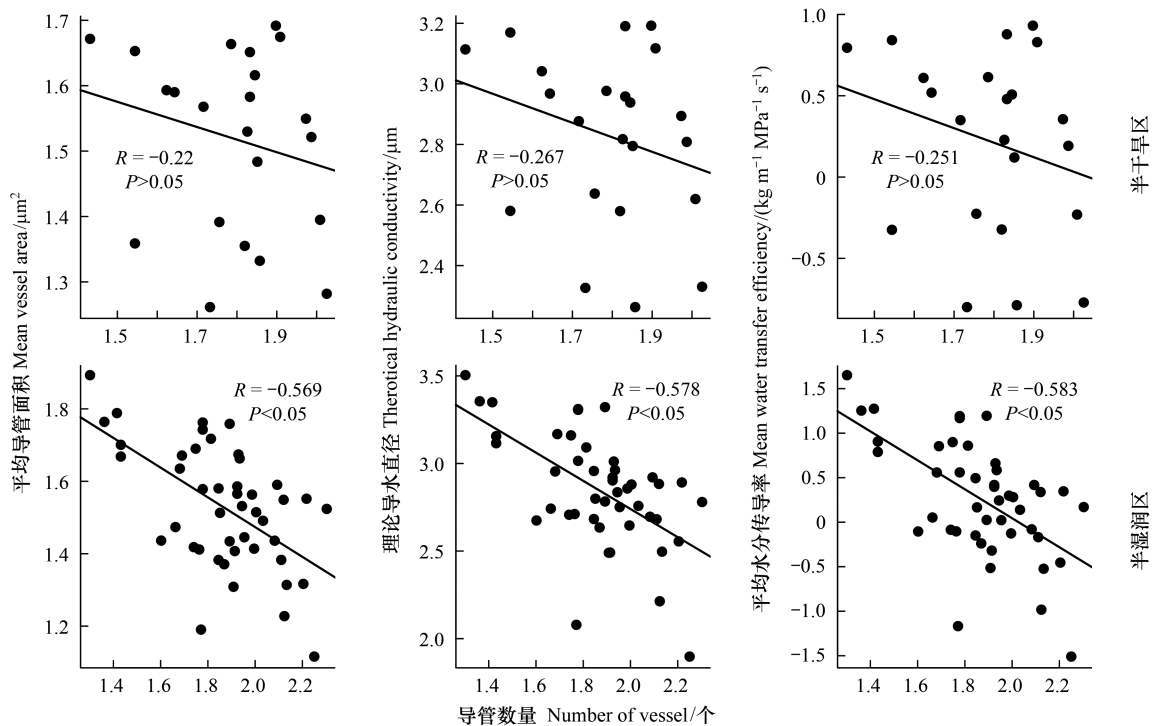


图3 黄土高原不同气候区多年生草本根部导管参量间相关性

Fig.3 The correlations of root hydraulic conductivity parameters of perennial herbaceous species of different climate zones in the Loess Plateau

梯度有一定正相关关系,其中与导管分量( $R=0.386$ ,  $P>0.05$ )和导管数量( $R=0.287$ ,  $P>0.05$ )的关系较强,而与理论导管直径( $R=0.237$ ,  $P>0.05$ )、平均导管面积( $R=0.229$ ,  $P>0.05$ )和平均水分传导率( $R=0.235$ ,  $P>0.05$ )的关系较弱。半湿润区的草本物种导管参量均随年龄梯度则无明显的相关关系,仅导管数量与年龄梯度有弱负相关关系,而理论导管直径、平均导管面积和平均水分传导率与年龄梯度具有弱正相关关系。

### 2.5 不同气候区多年生草本根部导管参量随海拔梯度变化规律

从多年生草本根部导管参量随海拔梯度的变化特征来看(图5),半湿润区的草本物种导管参量均随海拔梯度有一定正相关关系,其中与导管分量( $R=0.389$ ,  $P<0.05$ )的正相关关系最强,其次是导管直径( $R=0.207$ ,  $P>0.05$ )、平均导管面积( $R=0.198$ ,  $P>0.05$ )和平均水分传导率( $R=0.193$ ,  $P>0.05$ ),另外导管数量与海拔梯度也维持一定负相关关系( $R=0.169$ ,  $P>0.05$ )。半干旱区的草本物种导管参量均随海拔梯度则无明显的相关关系,两者之间的相关系数均较低,没有达到统计显著水平( $P=0.084-0.095$ )。

## 3 讨论

一般认为植物物种在生存胁迫环境下生活史较长,并具有较高的年龄,所以年龄较大的植株个体往往分布于生存条件极端恶劣的种群空间分布的边缘地带或海拔上线<sup>[20-21]</sup>。本研究表明黄土高原半干旱区草本物种平均年龄较大(7.5年左右),年龄较大的物种是骆驼蓬(*Peganum harmala*),年龄为16年;半湿润区草本物种平均年龄较小(5.5年左右),年龄最大物种是阿尔泰狗娃花,年龄为11年。黄土高原半干旱区属于典型草原向半荒漠过渡地带,气候干旱,年降雨量一般在250—400 mm,该地区草本植物生存条件较为恶劣,因而草本物种的平均年龄较高;而黄土高原半湿润区属于典型草原向森林植被过渡地带,气候相对湿润,年降雨量一般在450—600 mm,该地区草本植物生存条件相对优越,因而草本物种的平均年龄较低。另外,黄土高原半干旱区和半湿润区多年生草本物种平均年龄均要高于北美地区(2—3年)<sup>[22]</sup>和欧洲地区(3—5年)<sup>[23]</sup>多年生

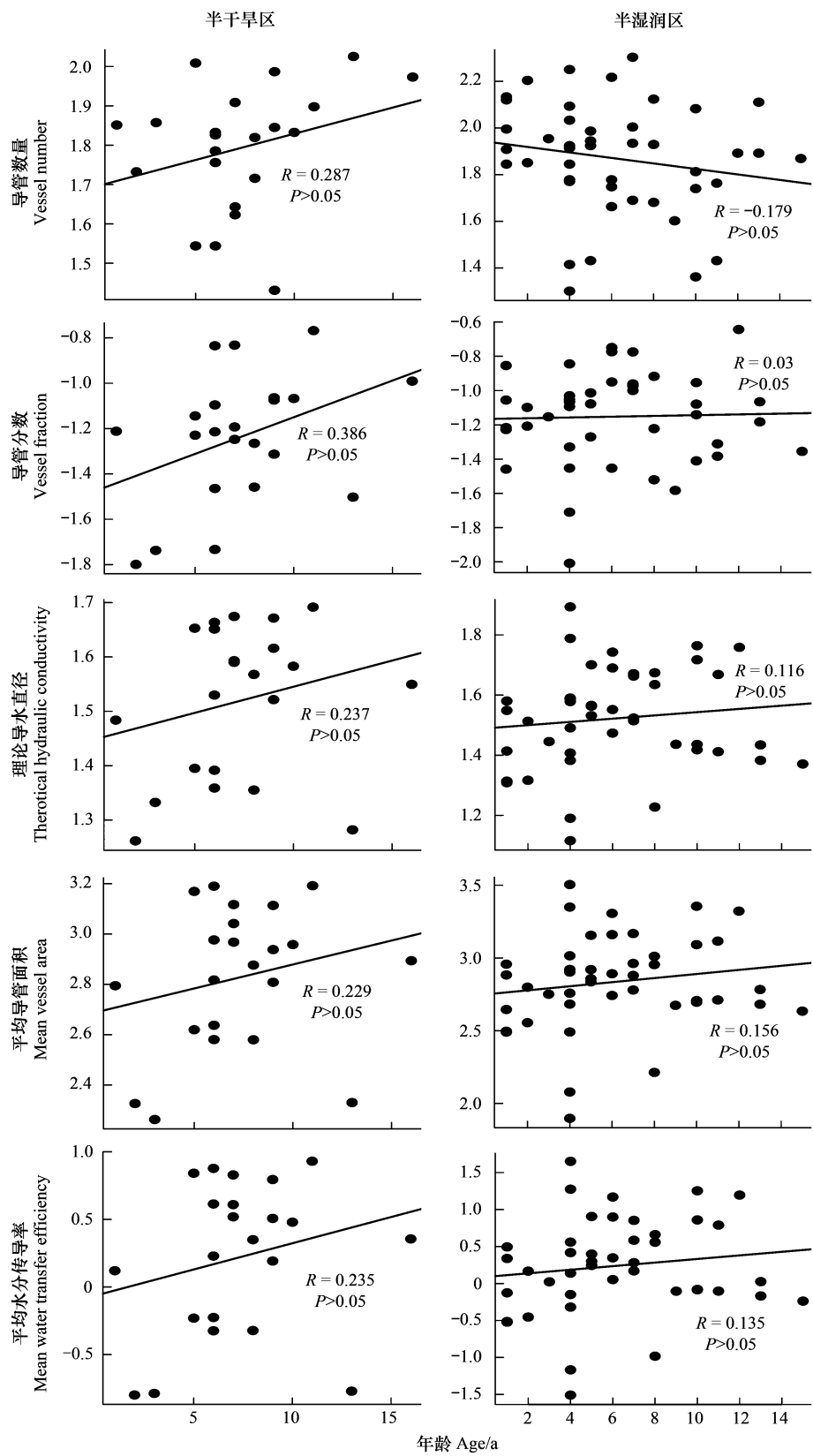


图 4 黄土高原不同气候区多年生草本根部导管特征参量随年龄梯度变化规律

Fig.4 The changing trend of major hydraulic traits along the age gradient for perennial herbaceous species of different climate zones in the Loess Plateau

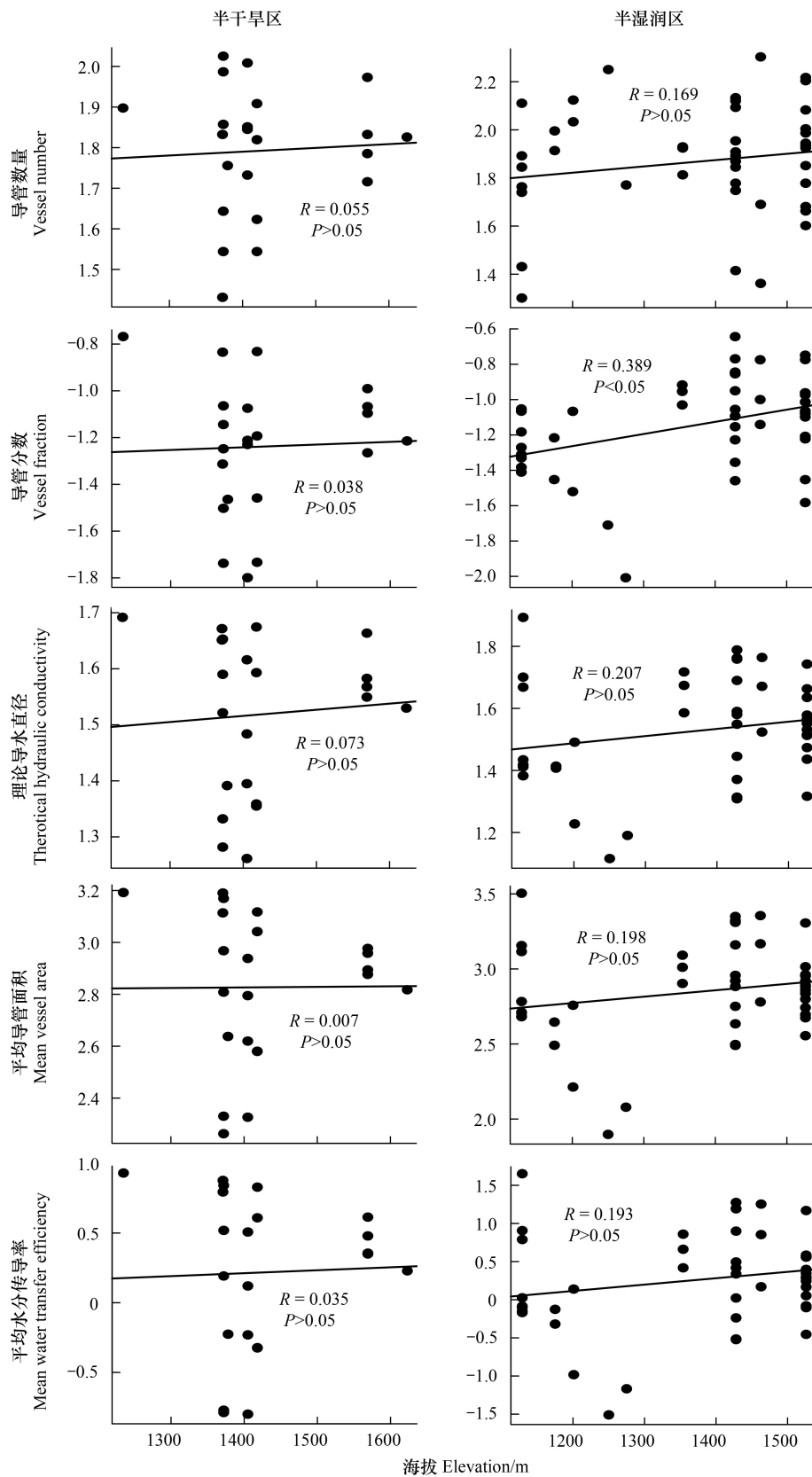


图5 黄土高原不同气候区多年生草本根部导管特征参量随海拔梯度变化规律

Fig.5 The changing trend of major hydraulic traits along the elevation gradient for perennial herbaceous species of different climate zones in the Loess Plateau

草本物种的平均年龄,这主要是因为黄土高原地区总体上是水分限制条件明显的半干旱区域,土壤水分和养分水平要明显较低,因而与欧洲和北美地区相比多年生草本的平均年龄较大。

一般认为导管数量和导管大小间的相关性程度被认为是植物物种导水策略出现权衡的一个重要指标,在无环境胁迫条件下导管数量和导管大小一般都会维持较好的负线性关系<sup>[23-24]</sup>。如果在环境胁迫条件下,植物导水策略会向两种方向发展,一种是导管直径变大、导管数量变小,趋向于导水效率优先的导水策略;一种是导管直径变小、导管数量增多,趋向于导水安全效率优先的导水策略<sup>[25]</sup>。从根部不同导管参量对比特征来看,黄土高原半干旱区和半湿润区多年生草本根部导水策略具有明显不同的特征。半干旱区多年生草本的导管数量较少、导管分量较低,而导管直径较大、导水效率较高,导管数量与导管直径间关系较弱,草本物种采取的一种导水效率优先的导水策略。李荣等<sup>[24]</sup>对黄土高原 6 个耐旱树种木质部结构与栓塞脆弱性的关系研究发现,较为耐旱的沙棘、刺槐和榆树的木质部导管直径较大、导管长度长,而导管密度较小,导水效率较高。较不耐旱的旱柳、元宝枫和榛的木质部导管直径较小、导管长度较短,而导管密度较大,导水效率较低,以上观点与本文的结果具有较好对应特征。已有研究表明木质部导管的导水率与导管直径的四次方成正比(Hagen-Poiseuille 方程)<sup>[19]</sup>,即导管直径越大,导管的导水能力就越强。黄土高原半干旱区降雨偏少,草本植物受到干旱胁迫程度较为严重,半干旱区草本采取一种导水效率优先策略,即趋向于形成大导管来提升导水效率,以便维持其在干旱环境下正常生长需求<sup>[26-27]</sup>。另外,干旱区草本在遭遇水分因子胁迫时,一方面可以主动形成根部导管栓塞,从而降低导水能力来适应低水势条件和环境变化<sup>[28-30]</sup>,另一方面可通过关闭气孔、减少叶面蒸发、渗透调节、保持膨压、增加组织弹性等途径来抵御干旱胁迫<sup>[31-32]</sup>。黄土高原半湿润区多年生草本的导管数量较多、导管分量较高,而导管直径较小、导水效率较低,导管数量与导管大小间维持着正常的强负相关关系,这证明了该地区草本根部采取的一种导水相对安全的导水策略,还未对于干旱胁迫出现导水效率和安全的权衡特征。

本研究还发现黄土高原半干旱区多年生草本根部不同导管参量与年龄梯度有正相关关系,这表明半干旱区年龄较大的草本物种导水效率较高、耗水量也较大,这是因为黄土高原草地大多是不同时期撂荒草地,已有大量研究表明草地随着撂荒时间延长,草地植被群落结构和功能日趋复杂、群落净初级生产力和生物量上升,草地土壤水分条件和养分状况也随着撂荒时间也逐渐下降<sup>[32-34]</sup>,因为草本物种的水分胁迫程度随着年龄增长而不断增强,因而其导管大小和导水效率随年龄也有不断上升趋势。另外,黄土高原半湿润区多年生草本根部导管参量与海拔梯度有正相关关系,这表明半湿润区海拔较高地区的草本物种导水效率较高,而海拔较低的草本物种导水效率较低。半湿润区位于黄土高原丘陵沟壑区,较高海拔样点多位于向阳岭顶地带,水土条件相对较差,因而草本根部较大的导管和较高的导水效率来适应较高的水分胁迫条件;较低海拔样点多位于崩梁坡的中下坡位,水土条件较岭地要相对优越,草本物种生长发育还未受到水分胁迫影响,因而草本根部的导管直径和导水效率也相对偏低。

#### 4 结论

本研究在黄土高原半干旱区(年降雨量小于 400 mm)和半湿润区(年降雨量大于 400 mm)两个降雨区收集了多年生草本根部解剖样品,并对根部导管参量和导水效率特征进行了阐述。结果表明黄土高原半干旱和半湿润区草本物种根部导管参量和导水策略具有较大差异性,半干旱区多年生草本年龄较大,导管直径较大而导水效率较高,采取的是一种优先考虑导水效率的导水策略;半湿润区多年生草本年龄较小,导管直径较小而导水效率较低,采取的是一种优先安全考虑导水效率的导水策略。黄土高原不同气候区草本物种导水策略的不同是与具体生境条件相关联的,半干旱区气候干旱,草本物种生长受到水分胁迫,根部导管特征表现出导水效率优先的权衡策略;而半湿润区气候适宜,草本物种生长还未受到明显水分胁迫,根部导管特征表现出导水安全优先的权衡策略。本研究还发现黄土高原半干旱区草本导水效率随年龄梯度有上升趋势,而半湿润区草本导水效率随海拔梯度有上升趋势。本文系统分析了黄土高原草本根部导管结构和导水策略在不同气

候带的差异性,将为全面认识黄土高原草地群落对干旱环境响应和适应的生活史策略提供重要科学依据。

#### 参考文献(References):

- [1] Fu B J, Liu Y, Lu Y H, He C S, Zeng Y, Wu B F. Assessing the soil erosion control service of ecosystems change in the Loess Plateau of China. *Ecological Complexity*, 2011, 8(4): 284-293.
- [2] Zhang B Q, He C S, Burnham M, Zhang L H. Evaluating the coupling effects of climate aridity and vegetation restoration on soil erosion over the Loess Plateau in China. *Science of the Total Environment*, 2016, 539: 436-449.
- [3] 程积民, 程杰, 杨晓梅, 刘伟, 陈芙蓉. 黄土高原草地植被碳密度的空间分布特征. *生态学报*, 2012, 32(1): 226-237.
- [4] Li J J, Li Z, Lü Z. Analysis of spatiotemporal variations in land use on the Loess Plateau of China during 1986-2010. *Environmental Earth Sciences*, 2016, 75(11): 1-12.
- [5] Sun W Y, Song X Y, Mu X M, Gao P, Wang F, Zhao G J. Spatiotemporal vegetation cover variations associated with climate change and ecological restoration in the Loess Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2015, 209/210: 87-99.
- [6] Lü Y H, Fu B J, Feng X M, Zeng Y, Liu Y, Chang R Y, Sun G, Wu B F. A policy-driven large scale ecological restoration: quantifying ecosystem services changes in the Loess Plateau of China. *PLoS One*, 2012, 7(2): e31782.
- [7] 樊勇明, 李伟, 温仲明, 郭倩, 刘晶, 杨雪, 郑诚, 杨玉婷, 姜艳敏, 张博. 黄土区不同恢复年限草地群落生物量及根冠比对氮添加的响应. *生态学报*, 2021, 41(24): 9824-9835.
- [8] 姚静. 黄土丘陵区草地土壤呼吸对模拟降雨变化的响应[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020.
- [9] 任丽媛, 李宗善, 王晓春, 石松林, 顾卓欣, 杨婧雯. 黄土高原多年生草本根部年轮特征. *生态学报*, 2018, 38(9): 3195-3207.
- [10] 张国帅, 买尔当·克依木, 焦磊, 高光耀, 李宗善, 王晓春. 黄土高原多年生草本物种根部导水结构及空间分异特征. *生态学报*, 2020, 40(14): 4883-4893.
- [11] 刘玉. 半干旱区草地自然恢复的地上-地下生态过程研究. 北京: 中国科学院大学(中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心), 2018.
- [12] 艾绍水, 李秧秧, 陈佳村, 陈伟月. 陕北沙地 3 种典型灌木根木质部解剖结构及水力特性. *应用生态学报*, 2015, 26(11): 3277-3284.
- [13] 李宗善, 杨磊, 王国梁, 侯建, 信忠保, 刘国华, 傅伯杰. 黄土高原水土流失治理现状、问题及对策. *生态学报*, 2019, 39(20): 7398-7409.
- [14] 杨艳芬, 王兵, 王国梁, 李宗善. 黄土高原生态分区及概况. *生态学报*, 2019, 39(20): 7389-7397.
- [15] Feng X, Fu B, Piao S, Wang S, Ciais P, Zeng Z, Lü Y, Zeng Y, Li Y, Jiang X, Wu B. Revegetation in China's Loess Plateau is approaching sustainable water resource limits. *Nature Climate Change*, 2016, 6(11): 1019-1022.
- [16] 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.
- [17] 李凤英, 马姜明, 梁士楚, 唐绍清, 薛跃规. 低毒高效的植物石蜡切片方法. *农学学报*, 2014, 4(4): 83-85.
- [18] Lewis A M, Boose E R. Estimating volume flow-rates through xylem conduits. *American Journal of Botany*, 1995, 82(9): 1112-1116.
- [19] Tyree M T, Zimmermann M H. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Berlin: Springer, 2002.
- [20] Schulman E. Longevity under adversity in conifers. *Science*, 1954, 119(3091): 396-399.
- [21] Shao X, Xu Y, Yin Z Y, Liang E, Zhu H, Wang S. Climatic implications of a 3585-year tree-ring width chronology from the northeastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Quaternary Science Reviews*, 2010, 29(17-18): 2111-2122.
- [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] Büntgen U, Pšomas A, Schweingruber F H. Introducing wood anatomical and dendrochronological aspects of herbaceous plants: applications of the Xylem Database to vegetation science. *Journal of Vegetation Science*, 2014, 25(4): 967-977.
- [24] 李荣, 党维, 蔡靖, 张硕新, 姜在民. 6 个耐旱树种木质部结构与栓塞脆弱性的关系. *植物生态学报*, 2016, 40(3): 255-263.
- [25] 安锋, 张硕新, 赵平娟. 木本植物木质部栓塞脆弱性研究进展. *西北林学院学报*, 2002, 17(3): 30-34.
- [26] Choat B, Jansen S, Brodribb T J, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci S J, Feild T S, Gleason S M, Hacke U G, Jacobsen A L, Lens F, Maherali H, Martínez-Vilalta J, Mayr S, Mencuccini M, Mitchell P J, Nardini A, Pittermann J, Pratt R B, Sperry J S, Westoby M, Wright I J, Zanne A E. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 2012, 491(7426): 752-755.
- [27] Hacke U G, Sperry J S, Wheeler J K, Castro L. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*, 2006, 26(6): 689-701.
- [28] 安锋, 张硕新, 赵平娟. 8 种木本植物木质部栓塞变化与生理生态指标关系的研究 I. 与植物木质部水势的关系. *西北植物学报*, 2005, 25(8): 1595-1600.
- [29] 韩德梁, 王彦荣. 紫花苜蓿对干旱胁迫适应性的研究进展. *草业学报*, 2005, 14(6): 7-13.
- [30] 彭文英, 张科利, 陈瑶, 杨勤科. 黄土坡耕地退耕还林后土壤性质变化研究. *自然资源学报*, 2005, 20(2): 272-278.
- [31] 李学斌, 陈林, 李国旗, 安慧. 干旱半干旱地区围栏封育对甘草群落特征及其分布格局的影响. *生态学报*, 2013, 33(13): 3995-4001.
- [32] 郑周敏. 黄土高原不同封育年限草地土壤理化和生物学性质变化[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.