

DOI: 10.5846/stxb202205161369

萨其拉, 张霞, 朱琳, 康萨如拉, 爽爽, 鲁香荣, 谢金凤. 长期不同放牧强度下荒漠草原建群种短花针茅 (*Stipa breviflora*) 叶片解剖结构变化. 生态学报, 2023, 43(14): 6005-6014.

Sachura, Zhang X, Zhu L, Kang S, Shuang S, Lu X R, Xie J F. Leaf anatomical changes of *Stipa Breviflora* under long-term different grazing intensities in desert steppe. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(14): 6005-6014.

长期不同放牧强度下荒漠草原建群种短花针茅 (*Stipa breviflora*) 叶片解剖结构变化

萨其拉¹, 张霞¹, 朱琳¹, 康萨如拉^{1,2,*}, 爽爽¹, 鲁香荣¹, 谢金凤¹

1 内蒙古农业大学草原与资源环境学院, 呼和浩特 010019

2 内蒙古农业大学农业部饲草栽培、加工与高效利用重点实验室, 草地资源教育部重点实验室, 教育部创新团队——草地资源可持续利用的研究, 呼和浩特 010019

摘要: 植物叶片解剖结构随放牧强度的变化而发生变化。以短花针茅荒漠草原长期(19年)固定监测放牧样地为研究区, 以建群种短花针茅叶片作为实验材料, 测量不同放牧强度(对照(CK)、轻度放牧(LG)、中度放牧(MG)、重度放牧(HG))下短花针茅叶片保护组织、输导组织、机械组织、同化组织有关的14个解剖结构指标, 分析短花针茅叶片解剖结构随长期不同放牧强度的变化, 从生理角度探讨荒漠草原植物对长期放牧的适应及响应。研究结果表明: (1) 叶片层次上, 短花针茅通过增加其叶片横切面面积和叶厚度去适应放牧干扰; (2) 保护组织方面, 与对照区相比, 重度放牧区角质层厚度增加, 但未达到差异显著性($P>0.05$), 角质层厚度占叶厚度比例随放牧强度的增加整体呈增加趋势; (3) 输导组织方面, 木质部面积随放牧强度的增加呈下降趋势, 而韧皮部面积、主导管面积、维管束面积等指标均随放牧强度的增加呈增加趋势, 但没有达到显著性($P>0.05$); (4) 机械组织方面, 厚壁组织面积和厚壁组织占叶面积比例均随放牧强度的增加呈增加趋势; (5) 同化组织方面, 随着放牧强度的增加, 短花针茅叶片叶肉组织面积显著增加($P<0.05$)。可见, 在长期不同放牧条件下对荒漠草原植物解剖结构进行研究, 在丰富荒漠草原放牧生态学研究内容的同时, 对脆弱生态系统的合理利用和保护提供科学依据。

关键词: 荒漠草原; 长期放牧; 放牧强度; 叶片解剖结构

Leaf anatomical changes of *Stipa Breviflora* under long-term different grazing intensities in desert steppe

Sachura¹, ZHANG Xia¹, ZHU Lin¹, KANG Saruul^{1,2,*}, SHUANG Shuang¹, LU Xiangrong¹, XIE Jinfeng¹

1 College of Grassland, Resources and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China

2 Key Laboratory of Forage Cultivation, Processing and High Efficient Utilization of Ministry of Agriculture, Key Laboratory of Grassland Resources, Ministry of Education P.R. of China, Grassland Resource Innovative Research Team supported by the Ministry of Education of China, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China

Abstract: The anatomical structure of plant leaves changed with different grazing intensities. Desert steppe which located at the grassland-desert ecotone is an ecosystem that is very sensitive to global changes. Grazing is one of the most important uses of desert grassland. Changes in livestock rates seriously affect the growth and development of plants in desert grasslands. *S. breviflora* is a desert steppe plant species found widely in central Asia, and is a major forage plant in the desert steppe region of Inner Mongolia. The response of leaf anatomical structure of *S. breviflora* to grazing intensity can provide a reference for studying the anti-interference of dominant species in desert steppe. In this study, a long-term (19 years)

基金项目: 内蒙古自治区自然科学基金项目(2021MS03043); 内蒙古自治区重大专项(ZDZX2018020); 国家自然科学基金重大项目(32192463)

收稿日期: 2022-05-16; **网络出版日期:** 2023-03-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: srlkang@imau.edu.cn

grazing field in *S. breviflora* desert steppe was used as the research area, and the leaves of the dominant species *S. breviflora* were used as the experimental materials. Fourteen anatomical structure indexes related to protective tissue, transport tissue, mechanical tissue and assimilation tissue of *S. breviflora* leaves under different grazing intensities (CK, LG, MG, HG) were measured to analyze the changes of leaf anatomical structure of *S. breviflora* with long-term different grazing intensities, and to explore the physiological adaptation and response of desert steppe plants to long-term grazing. The results showed that: (1) at the leaf level, *S. breviflora* adapted to long-term grazing disturbance by increasing leaf cross-sectional area and leaf thickness. (2) In terms of the protective tissue, compared with the control, the thickness of cuticle increased under heavy grazing, but the difference was not significant ($P > 0.05$). The proportion of cuticle thickness to leaf thickness increased with the increase of grazing intensity. (3) In terms of the conducting tissue, xylem area showed a decreasing trend with the increase of grazing intensity, while phloem area, dominant vessel area, and vascular bundle area showed an increasing trend with the increase of grazing intensity. There was no significant difference among different treatments ($P > 0.05$), indicating that the response of productive tissues to grazing disturbance was relatively stable. (4) In terms of mechanical tissue, the area of sclerenchyma and the ratio of sclerenchyma to leaf area increased with the increase of grazing intensity. (5) In terms of assimilation tissue, the area of mesophyll tissue of *S. breviflora* leaves increased significantly with the increase of grazing intensity ($P < 0.05$). Therefore, the study of plant anatomical structure in the desert steppe under long-term different grazing conditions can not only enrich the research content of grazing ecology, but also provide scientific basis for rational utilization and protection of fragile ecosystem.

Key Words: desert steppe; long-term grazing; grazing intensity; leaf anatomical structure

植物在漫长的生长发育过程中,为了满足生理要求逐渐形成了对外界环境的响应机制^[1]。植物功能性状是连接植物与环境的桥梁,外界环境促使植物外部形态结构发生改变,如叶片大小、扩散模式和植株高度等性状影响着生态系统过程和结构功能,而且环境扰动可能是特定功能性状形成的直接幕后操纵者,而这些表型结构往往和内部结构协同变化着^[2]。植物营养器官对外界环境的适应性研究已接近成熟,但是,在采食、践踏等放牧干扰下植物形态和结构变化的研究还仅限于植物表型特征上。因此,定量分析荒漠草原植物物种表型及内部结构对放牧等人为干扰的响应,对揭示脆弱生态系统面对严酷环境的生态适应机制具有重要的理论价值。荒漠草原属最干旱的草原植被类型之一,形成了以多年生丛生禾草为优势种的群落类型^[3]。前人在短花针茅(*S. breviflora*)荒漠草原进行了大量植物对外界环境响应的理论研究并发表了很多具有参考价值的成果。集中在以下几个方面:

第一,气候因子方面,在荒漠草原干旱环境中,短花针茅通过提高比叶面积和氮含量来适应环境。温度和水分是干旱、半干旱地区短花针茅植株存活的重要影响因素。短花针茅可根据其器官性状对外界环境的敏感程度来适应气候的变化,如增加降水量导致叶片数量、叶面积和株高等显著增加^[4]。大气 CO₂ 浓度增加直接影响植物的光合作用和生长发育,高浓度 CO₂ 可以提高短花针茅叶片水分利用效率,降水和高浓度 CO₂ 协同作用可提高短花针茅叶片光合能力^[5]。第二,地形因子方面,植物叶片大小直接影响植物对光的获取能力。随着海拔高度的增加,植物叶大小显著降低,其原因为在高海拔环境下,叶进行光合、同化 CO₂ 的时间较短,只能通过增加叶氮含量维持稳定的光合碳获取能力^[6]。高海拔地区植物比叶面积(SLA)显著降低,处于高海拔低温环境植物叶肉细胞增大促使细胞壁变厚,导致叶厚度增加所以 SLA 下降。第三,土壤因子方面,土壤性质是影响植物叶片性状的重要因素,植物叶性状与土壤氮循环密切相关^[7]。随着土壤氮素利用的增加,叶片的分配策略会由氮高利用率转变为碳高利用率,从高比叶面积转变为低比叶面积。草地退化导致土壤养分含量逐渐减少,植物通过功能性状的协调或组合,以适应贫瘠的土壤环境^[8]。第四,放牧干扰方面,随着放牧强度的增加,叶片各性状指标、个体生物量、植株高度、冠(丛)幅均有显著变小、变矮的趋势^[9]。放牧干扰下植物表型结构变化的相关研究已经接近成熟,而植物解剖结构对外界环境的适应是个漫长的过程,相关研究还

很少,所以在荒漠草原等脆弱生态系统开展长期放牧干扰下植物解剖结构变化研究很有必要。

与本研究处于同一个研究区的关于放牧如何影响短花针茅表型性状研究结果^[9]发现,随着放牧强度的增加,短花针茅变异性增大,可塑性增强,叶片各性状指标、植株高度、个体生物量、冠幅均有显著变矮、变小趋势^[10],可以明确放牧干扰致使荒漠草原建群种短花针茅外部表型性状发生了一定变化。而表型性状是由内在的遗传结构和生理特征共同决定的,而解剖结构是植物内在特征的外在表现,是探讨植物从生理层面响应和适应外界环境的重要指示指标^[11],可以更直观的表达植物生理生态特征^[12]。因此,植物表型性状对放牧干扰的响应可通过解剖性状进一步解译^[13]。植物叶片是植物体暴露在环境中面积最大的器官^[14],也是植物体进行光合作用和蒸腾作用的主要营养器官^[15],是植物体对外界环境影响最敏感部位。在不同生境条件下形成了诸多适应策略^[16],其解剖结构特征能准确解释植物体对外界环境的适应^[17]。所以,植物叶片结构特征能够更好地解释植物对资源的获取情况和利用效率,从而成为揭示生态系统功能的重要指标。所以,继续探索植物叶片内部解剖性状对放牧干扰如何响应对植物抗性生理研究颇具理论意义。

本研究以荒漠草原短花针茅叶片为实验材料,通过制作石蜡切片^[18]对其叶片解剖结构参数进行观察及测定,旨在分析长期(19年)不同放牧强度对短花针茅叶片解剖结构影响的同时,对该方面的空缺进行补充,也从解剖性状的角度试着探讨植物从生理层面如何适应或响应长期持续的外部人为干扰。

1 研究区概况

研究区位于内蒙古自治区乌兰察布市四子王旗内蒙古农业大学荒漠草原放牧实验样地(图1),地理坐标为41.788°N,111.896°E,海拔1450 m。属中温带大陆性气候。研究区降水少而集中,昼夜温差大;多年平均气温3.4 °C,多年平均降水量299.4 mm,无霜期90—120 d。试验区植被为短花针茅荒漠草原,主导群落类型为短花针茅+冷蒿(*Artemisia frigida*) + 无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)。植被低矮且稀疏,平均高度为8 cm,盖度17%—20%,种类组成较贫乏。土壤为淡栗钙土。该样地为放牧实验样地,围封面积约50 hm²。放牧试验从2004年6月开始,已有19年的研究历史。

该样地将围栏放牧区划分为12个小区,3个区组。在每个区组中设置4种不同的放牧强度处理,分别为对照(CK)、轻度放牧(LG)、中度放牧(MG)和重度放牧(HG),载畜率分别为0、0.91、1.82和2.71羊单位hm⁻²(a/2)⁻¹。每小区内4种处理随机排列。各处理小区面积基本相等,约4.4 hm²。

2 研究方法

2.1 野外调查及采样

野外调查于2020、2021年7月末至8月中旬生物量高峰期进行。每个实验小区设置10个测产样方,物种记录每个样方内出现的物种名称、营养枝及生殖枝高度,记录个体数(丛生禾草记录株丛数),并分种齐地面剪取地上部分带回实验室称取鲜重,经过65 °C烘箱内烘干24 h之后称取干重^[19]。

在研究区每个小区南部、中部、北部3个地段随机剪取短花针茅植株相同高度的成熟、健康、向阳、无虫害的基生叶,剪取长度3.0—3.5 cm,每个地段重复取样25—30株,迅速放入福尔马林-醋酸-酒精固定液(FAA)中固定,带回实验室4 °C保存备用。

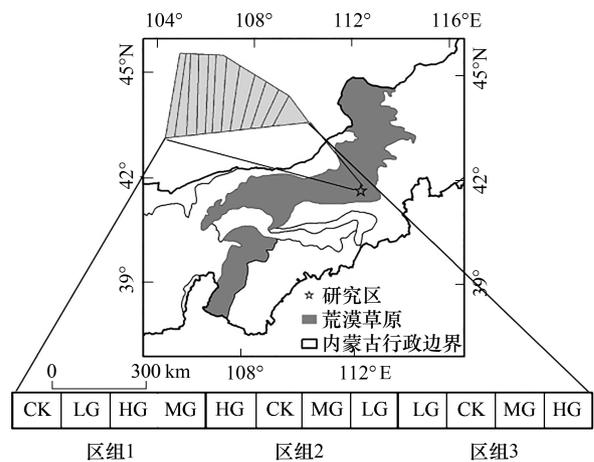


图1 研究区地理位置与样地分布图

Fig.1 Geographical location and plot distribution of the study area

CK: 对照; LG: 轻度放牧 Light grazing; MG: 中度放牧 Moderately grazing; HG: 重度放牧 Heavy grazing

2.2 石蜡切片制作

将 FAA 固定液中固定的短花针茅叶片(每个样地随机选择 5—10 株),通过以下步骤制作短花针茅叶片石蜡切片,以备后续的观察和指标测量。

脱水与透明^[13]:FAA 固定液→85%乙醇 2 h→95%乙醇 2 h→无水乙醇 2 h→无水乙醇 2 h→1/2 无水乙醇+二甲苯 2 h→二甲苯 2 h→二甲苯 2 h;

浸蜡与包埋:二甲苯→1/2 碎蜡+1/2 二甲苯(60℃过夜)→纯蜡 4 h→纯蜡 4 h→包埋;

切片与粘片:将包埋好的蜡块用刀片修成规整的梯形将蜡块粘于小木块上,上机切片,切片厚度在 8—14 μm 左右。接着在载玻片上涂抹粘片剂(甲液),再滴蒸馏水(乙液),放上石蜡切片(每片载玻片粘 10—20 石蜡切片,每株重复 3 次),用滤纸吸取多余的水分将载玻片放于 40℃展片台中烤干(3 天左右);

脱蜡与染色:二甲苯 20 min→二甲苯 20 min→1/2 二甲苯+1/2 无水乙醇 10 min→无水乙醇 5 min→无水乙醇 5 min→95%乙醇 5 min→85%乙醇 5 min→番红 4 h→85%乙醇 5 min→固绿 10 s→无水乙醇 10 s→无水乙醇 10 s→1/2 二甲苯+1/2 无水乙醇 5 min→二甲苯 5 min→二甲苯 5 min;

封片:在载玻片上滴加适量中性树胶,再将洁净盖玻片倾斜放下,进行封片。将封好的切片放入 35.5℃温箱中干燥过夜。

2.3 拍照及测量

将短花针茅叶片石蜡切片放在显微镜下 4×10、10×10 倍观察,再用与显微镜相连的 LAS X 软件进行拍照并用 JPEG 格式存储(长和宽为 1314.08 μm 和 875.89 μm),测量并计算如下 14 个解剖结构指标(表 1)。叶片厚度是指示抗旱能力的重要指标,而叶横切面面积是与光合作用关系最密切、变化最大、同时最易受外界环境的一项指标^[2]。保护组织角质层能够防止植物体内水分的过分蒸腾,也能防止外部水分和溶质进入组织,进而起到保护作用^[2,19-20]。输导组织是植物体内长距离运输物质的组织,尤其维管组织中的木质部、韧皮部、维管束及导管在植物与土壤互作关系中起着至关重要的作用,均能够充分体现植物水分运输能力。机械组织在植物体内能够起机械支持作用和稳固作用,厚壁组织细胞壁比厚角组织等其他组织更加坚硬表示和植物体的避牧策略有关^[11]。同化组织是利用水和 CO₂ 进行光合作用制造同化产物的组织,能够充分体现植物进行光合作用能力。

表 1 短花针茅叶片解剖结构指标

Table 1 Anatomical structure indexes of *Stipa breviflora*

组织类型 Organization types	测量指标 Measurement index
叶片层次 Leaf level	叶片横切面面积、叶厚度
组织层次 Organizational level	
保护组织	角质层厚度、角质层占叶片厚度比例(%)=角质层厚度/叶片厚度×100
输导组织	维管束面积、主导管面积、韧皮部面积、木质部面积、木质部占叶面积比例(%)=木质部面积/叶片横切面积×100、主导管占维管束面积比例(%)=主导管面积/维管束面积×100
机械组织	厚壁组织面积、厚壁组织占叶面积比例(%)=厚壁组织面积/叶横切面面积×100
同化组织	叶肉组织面积、叶肉组织占叶横切面面积比例(%)=叶肉组织面积/叶横切面面积×100

2.4 统计分析

首先用 ArcGis 9.3 软件测量短花针茅叶片解剖结构各类指标的长度、厚度、面积等参数,并采用 SPSS 21.0 在 4 种放牧强度(控制区、轻度放牧、中度放牧、重度放牧)之间做单因素方差分析(One-Way ANOVA)差异显著性检验最小显著性差异法(LSD)方差齐性检验,最后使用 Origin 统计分析与图像软件作图,探讨短花针茅叶片解剖结构在不同放牧强度下有无差异及如何变化。

3 研究结果

3.1 短花针茅叶片横切面面积与叶厚度对不同放牧强度的响应

叶片横切面面积与叶厚度作为重要环境指示指标对放牧干扰作出了响应。从图 2 中可以看出,与控制区

相比,3种放牧区叶片横切面面积均显著增加($P<0.05$)。随着放牧强度的增加,叶厚度起初先减小,在中度放牧区达最低值,后又增加至重度放牧区,达到最高值,互相之间呈现显著差异($P<0.05$)(图2)。

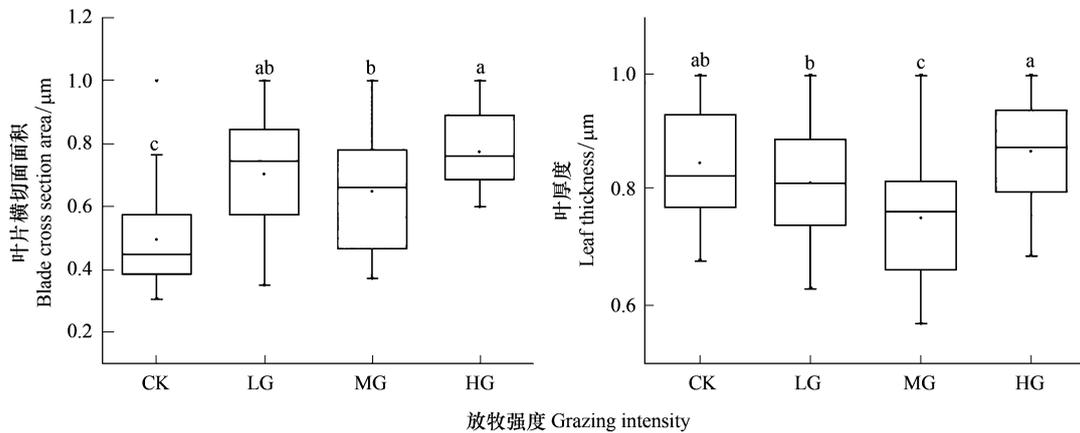


图2 不同放牧强度下短花针茅叶横切面面积与叶厚度变化

Fig.2 Changes of leaf cross-sectional area and leaf thickness of *S. breviflora* under different grazing intensities

不同字母表示在 0.05 水平上差异显著

3.2 短花针茅叶片保护组织对不同放牧强度的响应

植物角质层对整个叶片起保护作用,主要起到防止外界有害物质侵袭和防止水分散失的作用,是植物表征外界环境(尤其是干旱程度)的重要指示指标。从图3中可以看出,与对照区相比,重度放牧区角质层厚度增加,但未达到差异显著性($P>0.05$)。随着放牧强度的增加,角质层厚度出现先减少后增加趋势。而角质层占叶片厚度比例随着放牧强度增加整体变化不明显,但是中度和重度放牧区之间依然呈现显著差异(图3)。角质层厚度与角质层占叶片厚度比例两项指标在中度放牧区与重度放牧区之间均出现了显著差异($P<0.05$)。

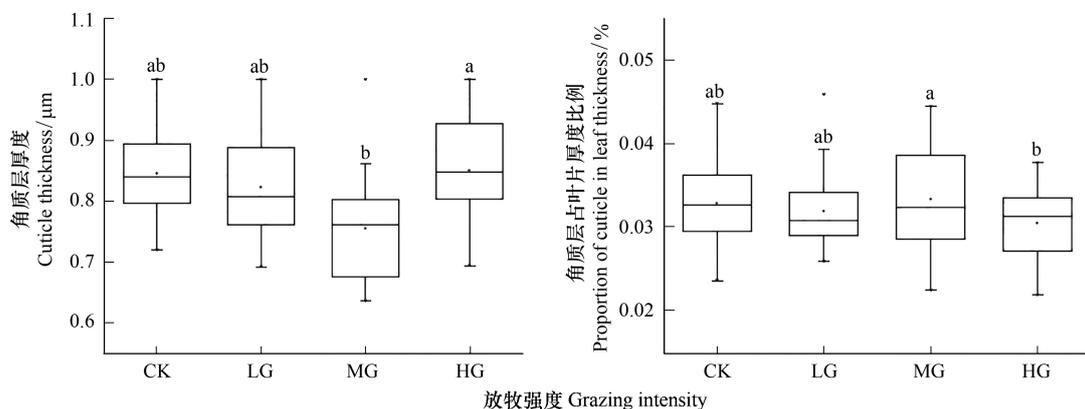


图3 不同放牧强度下短花针茅叶片保护组织变化

Fig.3 Changes of protective tissue of *S. breviflora* under different grazing intensities

3.3 短花针茅叶片输导组织对不同放牧强度的响应

输导组织是植物体中担负物质运输的主要组织。从图4中可以看出,随着放牧强度的增加木质部面积整体呈现下降趋势,且与对照区相比,重度放牧区木质部面积显著减小,与控制区之间呈现显著差异(One-Way ANOVA, LSD 方差齐性检验, $P<0.05$);而木质部占叶面积比例随着放牧强度的增加有显著变化;韧皮部和维管束面积在各处理间均无差异显著性($P>0.05$),但可以看出随着放牧强度的增加整体出现增加趋势。不难发现,无放牧的控制区维管束面积变异性较小,而处于放牧区的维管束面积变异性相对较大;随放牧强度的增

加主导管面积整体出现增加趋势,且3种放牧区主导管面积显著大于控制区($P<0.05$)。图4中可看出,主导管占维管束面积比例在各处理之间均无差异显著性,但可以发现各处理之间主导管占维管束面积比表现出较小的变异性。

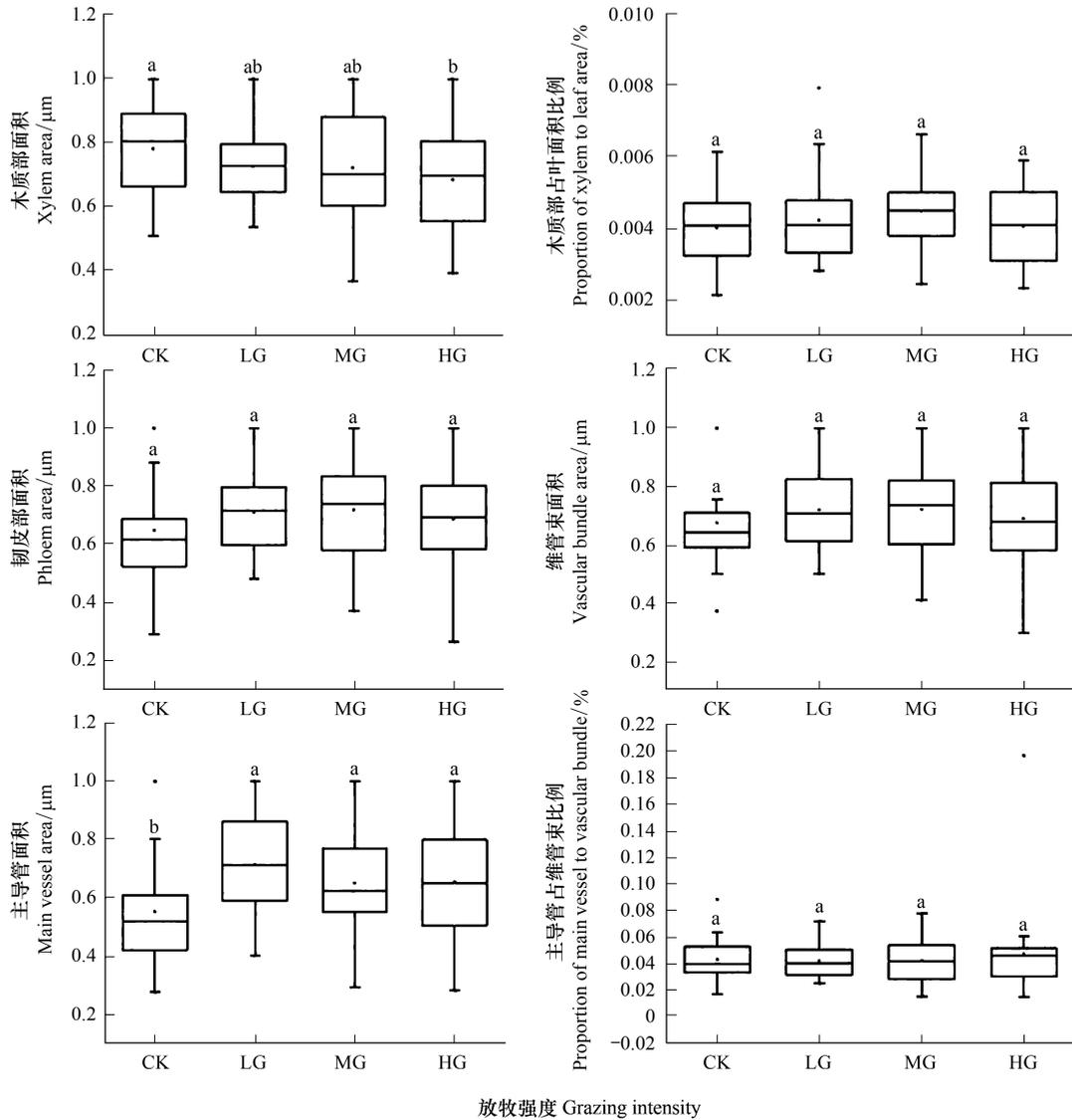


图4 不同放牧强度下短花针茅叶片输导组织变化

Fig.4 Changes of conducting tissue of *S. breviflora* under different grazing intensities

3.4 短花针茅叶片机械组织对不同放牧强度的响应

机械组织作为植物主要的支持组织,对放牧干扰表现出了较强的适应性。从图5中可以看出,与轻度放牧区相比,中度放牧区与重度放牧区厚壁组织面积显著增加($P<0.05$),且随放牧强度增加整体呈现先减小后增加趋势;厚壁组织占叶面积比例随放牧强度增加也呈现出显著变化,其中轻度放牧区达到最高(图5)。

3.5 短花针茅叶片同化组织对不同放牧强度的响应

叶肉组织是植物进行光合作用和蒸腾作用的主要场所。禾本科植物的叶肉组织属于等面叶,没有栅栏组织和海绵组织之分。本文对短花针茅叶肉组织的分析发现,随着放牧强度的增加,叶肉组织面积整体出现增加趋势,且轻度和重度放牧区与控制区之间呈现显著差异($P<0.05$)、随着放牧强度的增加,叶肉组织占叶横切面面积比例在各处理之间均无差异显著性。(图6)

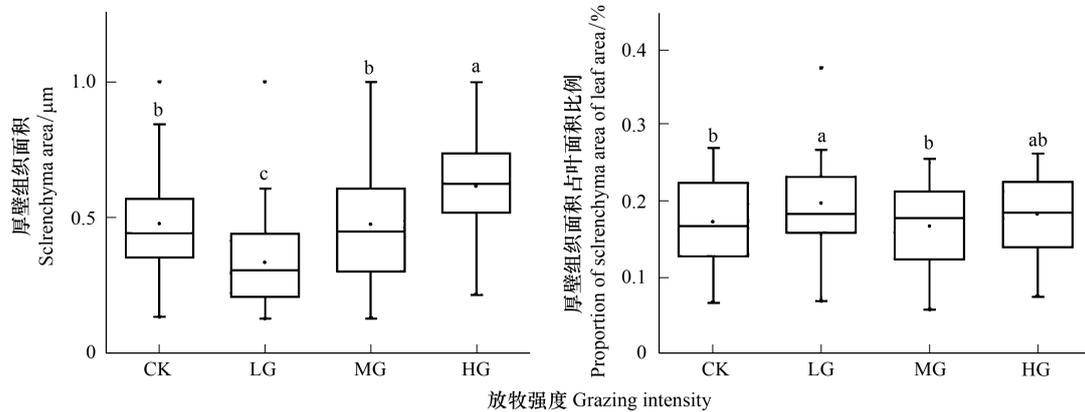


图5 不同放牧强度下短花针茅叶片机械组织变化

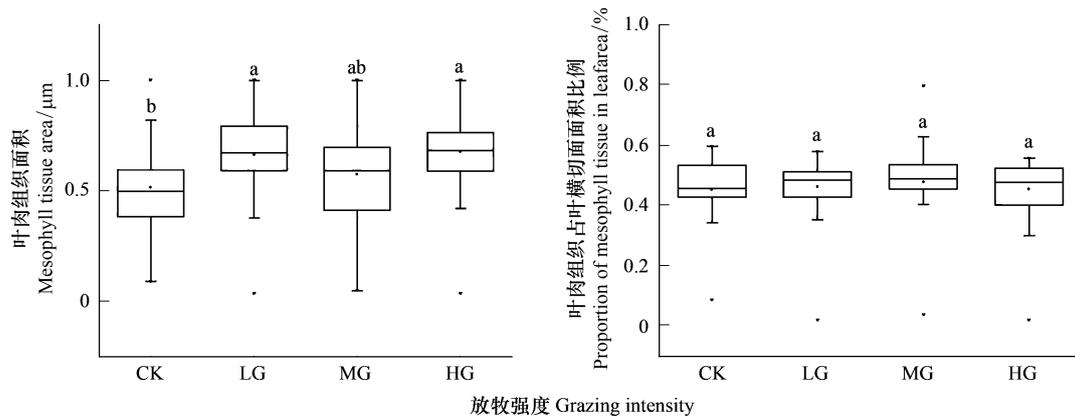
Fig.5 Changes of mechanical tissue of *S. breviflora* under different grazing intensities

图6 不同放牧强度下短花针茅叶片同化组织变化

Fig.6 Changes of aerenchyma tissue of *S. breviflora* under different grazing intensities

4 结论与讨论

4.1 短花针茅叶片横切面面积与叶厚度对不同放牧强度的响应

放牧对植物营养器官解剖结构影响的研究较少,但也有部分研究从植物叶片气孔器、叶表皮及其角质层等入手,探讨了长期放牧对植物解剖结构产生的重要作用^[2,3,23,26,29,45]。短花针茅属荒漠草原建群种植物,当草地退化时在群落竞争当中处于劣势,从而表现出植株矮小、叶片变薄等特点^[20]。叶厚度是反应植物抗旱的重要指标。干旱区植物叶片通常较厚,主要是因为叶肉组织占比较大,叶肉细胞液泡化程度较高,便于储存更多的水分。叶片厚度增加促使叶片能够吸收更多的光,从而达到提高叶片光能利用率的目的^[21]。本研究结果发现,随放牧强度增加,短花针茅叶片横切面面积整体出现增加趋势,叶片厚度呈先减小后增大的趋势,且重度放牧区叶片厚度显著增加。可能原因是长期放牧导致植物高度、盖度和密度的降低,使暴露在空气中的裸露土壤面积增加^[22],群落环境越来越干旱^[23],最终导致植物叶片厚度及叶横切面面积增加,以更好的面对连续干扰导致的越来越干旱的环境。另一方面,多数研究指出放牧强度导致植物体矮小化^[24],这是植物的避牧和耐牧策略共同导致的,而恰恰是这种策略使植物体矮小化的同时,通过增加单位面积质量来达到生产力的补偿生长^[25]。因此重度放牧区短花针茅叶片厚度的增加也可能是植物体避牧和耐牧策略下补偿生长的体现^[26]。

4.2 短花针茅叶片保护组织对不同放牧强度的响应

多年研究表明,长期不同强度放牧可以使短花针茅本身或植物群落都发生一系列响应^[27]。保护组织存在于植物体表,由一层或数层细胞构成,具有防止水分过度蒸腾、抵抗外界风雨和病虫害侵入等作用^[28]。植物角质层的主要功能是作为透水屏障,防止水分从表皮表面蒸发,也能防止外部水分和溶质进入组织,进而起到保护作用^[29]。角质层还可以起到机械支撑作用,防止植物在干旱环境下发生萎蔫^[30],更重要的是降低了牧草的适口性^[31]。本研究发现,角质层厚度随放牧强度增加先减小后增大,处于重度放牧区角质层厚度显著增加,这与典型草原相关研究结果一致^[32],从而认为植物角质层变厚是草原植物普遍的对家畜啃食的一种防御措施^[33]。同样,随放牧强度增加,角质层占叶片厚度比例整体呈现增加趋势,纤维素的增加和角质层加厚是一致的,是植物为了抵抗家畜采食通过降低适口性来达到耐牧的效果。从本研究结果可以明确,角质层对放牧干扰做出了适当响应。

4.3 短花针茅输导组织对不同放牧强度的响应

随不同放牧强度的变化,植物通过地上地下功能器官资源分配规律达到其表型性状的变化,最终以适合自身生存的方式发展^[12-15]。植物功能性状对家畜牧食表现出优先选择策略,被家畜优先采食的性状在重度放牧干扰下显著降低,甚至导致家畜喜食性状面临灭绝。植物对食草家畜采食表现出抵抗或者忍受的适应策略,一方面,植物通过植株变小、叶数变少、低叶面积、高的叶干物质含量、丛生生长、坚硬的齿状附属物等叶片性状适应高强度放牧干扰,植物属性朝低营养方向发展,进而抑制自身生长。另一方面,植物通过低组织密度、高叶面积、低叶片干物质含量、匍匐茎、柔软的叶片等性状高效率获得养分,及时补足缺失的组织,提高植物地上部分生产力,为家畜提供更多选择性从而表现出更强大的耐牧力^[12-18]。植物性状对放牧干扰的响应在一定程度上也受到土壤养分等可利用资源的影响,而这些植物的一系列变化反过来又影响土壤因子^[22]。随着放牧强度的增加,植物覆盖度降低,土壤蒸发量增加,土壤保水能力下降。放牧可促进土壤呼吸作用,水分对土壤的影响可缓解放牧对土壤的影响。输导组织是植物体内长距离运输物质的组织,尤其维管组织中的木质部在植物与土壤互作关系中起着至关重要的作用。木质部面积可以反映叶脉输导水分的能力,与植物叶片的水分状况密切相关,作为抗寒性指示指标具有积极的指示意义^[2]。主脉木质部面积/维管束面积代表输导组织和同化组织相互协调、相互制约的关系,具有遗传稳定性,可作为抗逆性的结构指标^[28]。植物维管系统由木质部和韧皮部构成。维管束的发育情况与水分以及溶解在水中的矿物质和碳水化合物的运转效率相关^[17]。维管束数量越多、导管直径越大或导管数目越多,木质部水分运送效率就越高^[22]。有研究指出,C₄禾草叶解剖结构因为有了维管束这一结构的存在促使食草昆虫对其适口性降低。本研究维管束面积随放牧强度增加出现增加趋势,各处理间均无差异显著性,对放牧干扰表现不明显。本研究结果发现,随放牧强度增加,短花针茅木质部面积整体呈下降趋势,而木质部占叶面积比例呈增加趋势,说明短花针茅为了适应极端环境,通过增加其木质部占叶面积比例来提高叶脉输导水分的能力。导管普遍存在于被子植物木质部中,由细胞壁木质化的死细胞纵向连接而成^[34]。单子叶植物具有粗大的导管呈V型排列^[35]。研究发现,短花针茅可以通过使维管束导管腔的变化致使叶面积产生变化进而适应温度变化^[36]。还有学者指出,紫花针茅为了适应干旱环境,增加主脉导管和维管束面积、导管直径和维管束占叶横切面面积来增强水分传输^[37]。在本研究区,随放牧强度的增加,主导管面积整体呈增加趋势,说明为了适应放牧干扰,短花针茅通过增大导管面积来提高水分传输能力^[38]。韧皮部面积虽然随放牧强度增加呈增加趋势,但各处理之间无差异显著性,说明韧皮部对放牧干扰做出的响应不敏感。以上结果充分说明,短花针茅叶片输导组织通过增加其面积提高叶片输水能力适应放牧干扰^[39]。

4.4 短花针茅机械组织对不同放牧强度的响应

长期放牧导致的家畜采食、践踏促使植物受到机械损伤。机械组织在植物体内主要起机械支持作用和稳固作用。机械组织细胞的特点是细胞壁均匀或不均匀加厚^[31]。研究表明,抗旱性越强的植物其机械组织越发达^[36]。植物厚壁组织主要对叶片起支撑作用,使叶片能保持良好的形态^[40]。本研究结果表明,随放牧强

度增加,短花针茅叶片厚壁组织呈现先减小后增加趋势,处于重度放牧区厚壁组织面积显著增大。厚壁组织的细胞壁除了纤维素、半纤维素之外,还产生了木质素,所以比厚角组织等其他机械组织更加坚硬,这种结果可能和植物体的避牧策略有关,通过增加厚壁组织的面积比例降低适口性达到避牧作用^[41]。

4.5 短花针茅同化组织对不同放牧强度的响应

长期放牧将导致植物光合作用、呼吸作用、水分利用效率和水土保持能力等生态学功能受到影响,进而使植物功能性状发生变化^[17]。长期过度放牧将导致植物叶片受损,光合能力下降,叶片生活力减弱,牧草再生能力下降,最后导致叶片生物量降低。在初始响应时,放牧妨碍叶片进行光合作用,而光合产物的减少导致植物资源分配发生改变,引发不同性状间的同级效应,使之逐渐形成与所处生境相适应的对策^[22]。同化组织是利用水和 CO₂进行光合作用制造同化产物的组织。同化组织的细胞中含有大量的叶绿体,具有发达的胞间隙^[42]。作为单子叶植物,短花针茅叶片属于等面叶,没有栅栏组织和海绵组织的分化,因此无法通过增大栅栏组织与海绵组织比例来适应不良环境,只能通过改变叶肉组织(即同化组织)面积提高自身对环境的适应性^[43]。叶肉是位于叶片上、下表皮之间的绿色组织,也是叶内最发达、最重要、随环境变化变异最大的组织^[26]。研究发现,环境越干旱,叶肉组织面积越大,叶肉细胞越小且排列越紧密^[44]。叶肉组织厚度增加可以减少水分蒸腾消散以及强光导致的灼伤^[45],且叶肉组织属于液泡化程度高的基本组织(薄壁组织),比其他组织更能储存水分。本研究结果表明,随放牧强度的增加,叶肉组织整体呈现增加趋势,处于重度放牧区叶肉组织面积最大,于向芝等发现禁牧后草原群落植物叶肉细胞密度有降低的趋势,即过牧退化后植物叶肉细胞密度增大,同样,赵雪燕等提出随着放牧率的增大,扁蓿豆、冷蒿叶片的叶肉细胞面积显著减小^[2,44]。以上结果均与本研究结果一致。说明为了适应放牧干扰,短花针茅叶肉组织通过增加其面积来抵抗恶劣环境^[46]。

荒漠草原作为较脆弱的草地生态系统,也是我国重要的生态恢复区域,对群落构建机制的研究意义重大。过度放牧后的退化草原,由于放牧压力以及放牧导致的小环境的变化,致使植物叶片解剖结构发生一系列变化。短花针茅作为荒漠草原常见的建群种,为满足自身正常生长,其内部解剖结构对放牧干扰作出了较强的适应性。例如,随着放牧强度的增加,短花针茅通过增加角质层厚度降低家畜适口性;同时增加维管束面积、导管面积增加输水效率;增加机械组织占叶面积比例从而降低适口性达到避牧作用;增加同化组织面积提高光合利用效率。研究还增加了关于植物叶片横切面面积和木质部、韧皮部等输导组织方面的几项指标,这在以往相关解剖结构研究当中并不多见,然而还需要更多的研究了解放牧干扰下这些指标的整体趋势。本文较为深入地研究了在植物个体水平上,植物功能性状对长期放牧干扰的响应特征,虽然还无法从短花针茅解剖结构随放牧强度的趋势变化准确判断继续增大放牧压力下短花针茅解剖结构将会发生怎样的变化,但是利用荒漠草原这种独特环境条件的生态系统时,制定合理的、可持续的放牧制度是必要的^[28]。

参考文献(References):

- [1] 侯扶江,杨中艺.放牧对草地的作用.生态学报,2006,26(1):244-264.
- [2] 赵雪艳,汪诗平.不同放牧率对内蒙古典型草原植物叶片解剖结构的影响.生态学报,2009,29(6):2906-2918.
- [3] 吕晓敏,王玉辉,周广胜,许振柱,陈军,谭丽萍,刘涛.温度与降水协同作用对短花针茅生物量及其分配的影响.生态学报,2015,35(3):752-760.
- [4] 孙一梅,田青,郭爱霞,张森溪,吕朋,左小安.放牧和氮添加对半干旱沙质草地优势种糙隐子草及群落功能性状的影响.草地学报,2021,29(3):563-571.
- [5] 王慧,周广胜,蒋延玲,石耀辉,许振柱.降水与 CO₂浓度协同作用对短花针茅光合特性的影响.植物生态学报,2012,36(7):597-606.
- [6] 陈庆诚,赵松岭,杨凤翔.针茅草原放牧演替中种群消长的数学模型. Journal of Integrative Plant Biology, 1981, 23(4): 323-328.
- [7] 王合云,董智,郭建英,李红丽,李锦荣,韩国栋,陈新闻.不同放牧强度下短花针茅荒漠草原植被-土壤系统有机碳组分储量特征.生态学报,2016,36(15):4617-4625.
- [8] 李丹,康萨如拉,赵梦颖,张庆,任海娟,任婧,周俊梅,王珍,吴仁吉,牛建明.内蒙古羊草草原不同退化阶段土壤养分与植物功能性状的关系.植物生态学报,2016,40(10):991-1002.
- [9] 徐海红,侯向阳,那日苏.不同放牧制度下短花针茅荒漠草原土壤呼吸动态研究.草业学报,2011,20(2):219-226.
- [10] Flo V, Martínez-Vilalta J, Mencuccini M, Granda V, Anderegg W R L, Poyatos R. Climate and functional traits jointly mediate tree water-use strategies. The New Phytologist, 2021, 231(2): 617-630.

- [11] 何涛, 吴学明, 贾敬芬. 青藏高原高山植物的形态和解剖结构及其对环境的适应性研究进展. 生态学报, 2007, 27(6): 2574-2583.
- [12] 贾丽欣, 杨阳, 张峰, 乔莽, 赵萌莉. 不同载畜率下短花针茅分蘖数量对内源激素浓度的响应. 生态学报, 2019, 39(7): 2391-2397.
- [13] 杨虎彪, 李晓霞, 罗丽娟. 植物石蜡切片中透明和脱蜡技术的改良. 植物学报, 2009, 44(2): 230-235.
- [14] 李西良, 刘志英, 侯向阳, 吴新宏, 王珍, 胡静, 武自念. 放牧对草原植物功能性状及其权衡关系的调控. 植物学报, 2015, 50(2): 159-170.
- [15] 崔秀萍, 刘果厚, 张瑞麟. 浑善达克沙地不同生境下黄柳叶片解剖结构的比较. 生态学报, 2006, 26(6): 1842-1847.
- [16] 刘文亭, 卫智军, 吕世杰, 王天乐, 张爽, 海松. 放牧调控对短花针茅种群年龄及叶性状的影响. 草业学报, 2017, 26(1): 63-71.
- [17] 纪若璇, 于笑, 常远, 沈超, 白雪卡, 夏新莉, 尹伟伦, 刘超. 蒙古莠叶片解剖结构的地理种源变异及其对环境变化响应的意义. 植物生态学报, 2020, 44(3): 277-286.
- [18] 周乃富, 张俊佩, 刘昊, 查巍巍, 裴东. 木本植物非均质化组织石蜡切片制作方法. 植物学报, 2018, 53(5): 653-660.
- [19] 李耀琪, 王志恒. 植物叶片形态的生态功能、地理分布与成因. 植物生态学报, 2021, 45(10): 1154-1172.
- [20] de Bello F, Price J N, Münkemüller T, Liira J, Zobel M, Thuiller W, Gerhold P, Götzenberger L, Lavergne S, Lepš J, Zobel K, Pärtel M. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. *Ecology*, 2012, 93(10): 2263-2273.
- [21] Diaz S, Cabido M, Casanoves F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 1998, 9(1): 113-122.
- [22] 费松林, 方精云, 樊拥军, 赵坤, 刘雪皎, 崔克明. 贵州梵净山亮叶水青冈叶片和木材的解剖学特征及其与生态因子的关系. 植物学报, 1999, 41(9): 1002-1009.
- [23] 闫瑞瑞, 卫智军, 运向军, 褚文彬, 乌仁其其格, 辛晓平. 放牧制度对短花针茅荒漠草原主要植物种光合特性日变化影响的研究. 草业学报, 2009, 18(5): 160-167.
- [24] Fu H, Zhong J Y, Yuan G X, Guo C J, Ding H J, Feng Q, Fu Q. A functional-trait approach reveals community diversity and assembly processes responses to flood disturbance in a subtropical wetland. *Ecological Research*, 2015, 30(1): 57-66.
- [25] Hussein M, Abo-Leila B, Metwally S, Leithy S Z. Anatomical structure of *Jatropha* leaves affected by proline and salinity conditions. *Journal of Applied Sciences Research*, 2012, 8(1): 491-496.
- [26] Kraft N J B, Cornwell W K, Webb C O, Ackerly D D. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, 2007, 170(2): 271-283.
- [27] 柴永福, 岳明. 植物群落构建机制研究进展. 生态学报, 2016, 36(15): 4557-4572.
- [28] 于向芝, 贺晓, 张韬, 王炜. 内蒙古退化草原8种植物叶结构对禁牧的响应. 生态学报, 2007, 27(4): 1638-1645.
- [29] 龚时慧, 温仲明, 施宇. 延河流域植物群落功能性状对环境梯度的响应. 生态学报, 2011, 31(20): 6088-6097.
- [30] Wu G L, Cheng Z, Alatalo J M, Zhao J X, Liu Y. Climate warming consistently reduces grassland ecosystem productivity. *Earth's Future*, 2021, 9(6): e2020EF001837.
- [31] Kraft N J B, Valencia R, Ackerly D D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 2008, 322(5901): 580-582.
- [32] Lindo Z, Whiteley J, Gonzalez A. Traits explain community disassembly and trophic contraction following experimental environmental change. *Global Change Biology*, 2012, 18(8): 2448-2457.
- [33] Perronne R, Munoz F, Borgy B, Reboud X, Gaba S. How to design trait-based analyses of community assembly mechanisms: insights and guidelines from a literature review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2017, 25: 29-44.
- [34] 吕晋慧, 王玄, 冯雁梦, 李艳锋, 赵红霞, 王媛. 遮荫对金莲花光合特性和叶片解剖特征的影响. 生态学报, 2012, 32(19): 6033-6043.
- [35] 李金花, 李镇清. 不同放牧强度下冷蒿、星毛委陵菜的形态可塑性及生物量分配格局. 植物生态学报, 2002, 26(4): 435-440.
- [36] 马香艳, 刘乐乐, 尹美淇, 宋慧佳, 朱鹏程, 于晓娜, 杜宁, 王仁卿, 郭卫华. 基于野外调查和同质种植园实验的芦苇植物功能性状变异研究. 生态学报, 2021, 41(10): 3755-3764.
- [37] 吴建波, 王小丹. 高寒草原优势种紫花针茅叶片解剖结构对青藏高原高寒干旱环境适应性分析. 植物生态学报, 2021, 45(3): 265-273.
- [38] 汪诗平, 王艳芬, 陈佐忠. 气候变化和放牧活动对糙隐子草种群的影响. 植物生态学报, 2003, 27(3): 337-343.
- [39] 李永宏. 放牧影响下羊草草原和大针茅草原植物多样性的变化. *Journal of Integrative Plant Biology*, 1993, 35(11): 877-884.
- [40] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [41] 邱权, 潘昕, 李吉跃, 王军辉, 马建伟, 杜坤. 青藏高原20种灌木抗旱形态和生理特征. 植物生态学报, 2014, 38(6): 562-575.
- [42] 刘金亮, 于明坚. 片段化森林群落构建的生态过程及其检验方法. 植物生态学报, 2019, 43(11): 929-945.
- [43] 张庆, 牛建明, 董建军. 内蒙古地区短花针茅(*Stipa breviflora*)种群遗传多样性. 生态学报, 2008, 28(7): 3447-3455.
- [44] 贺金生, 陈伟烈, 王勋陵. 高山栎叶的形态结构及其与生态环境的关系. 植物生态学报, 1994, 18(3): 219-227.
- [45] 覃凤飞, 李强, 崔焯茗, 李洪萍, 杨智然. 越冬期遮阴条件下3个不同休眠型紫花苜蓿品种叶片解剖结构与其光生态适应性. 植物生态学报, 2012, 36(4): 333-345.
- [46] 向响, 黄永梅, 杨崇耀, 李泽卿, 陈慧颖, 潘莹萍, 霍佳璇, 任梁. 海拔对青海湖流域群落水平植物功能性状的影响. 植物生态学报, 2021, 45(5): 456-466.