

DOI: 10.20103/j.stxb.202208192382

李俊鹏,李海波,王林.中国沙棘根尖功能特征对坡位和动物啃食枝叶的响应.生态学报,2023,43(17):7118-7127.

Li J P, Li H B, Wang L. Response of root tip function characteristics of *Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi to slope position and herbivores grazing on branches and leaves. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(17): 7118-7127.

中国沙棘根尖功能特征对坡位和动物啃食枝叶的响应

李俊鹏,李海波,王林*

山西农业大学林学院,太谷 030801

摘要:揭示中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi)根尖在形态、水力结构和非结构性碳水化合物(NSC)浓度对环境条件及外界干扰的响应有利于全面了解中国沙棘对环境条件在水分利用和碳素分配上的适应能力和适应策略。以山西省交城县野生沙棘林为研究对象,选取坡下部正常、坡下部动物啃食、坡上部正常和坡上部动物啃食4种类型沙棘,分析沙棘根尖形态、水力结构、非结构性碳水化合物(NSC)的响应。结果显示:与坡下部相比,在坡上部相对缺水的环境下中国沙棘根尖比根长显著增加,根尖的平均长度、直径、皮层厚度和中柱直径没有显著性变化,根尖导管直径降低、导管密度增加;根尖的比导水率正常和动物啃食分别降低18.12%和20.6%,水力脆弱性指数分别降低45.40%和48.5%,NSC含量没有显著性变化。动物啃食导致根尖比根长降低、平均直径增加、皮层厚度和中柱直径增加,导管直径降低、导管密度增加,坡上和坡下动物啃食导致比导水率降低71.14%和70.25%,水力脆弱性指数降低23.95%和19.41%。以上结果表明:坡上部较差的水分条件使中国沙棘根尖有更大的吸收面积,水分输导效率小幅降低,水力安全性较大程度提升;动物啃食导致根尖增粗、导水率较大程度降低、水力安全性小幅提升。坡位和动物啃食均未导致根尖NSC含量降低,动物啃食在坡上部相对缺水的环境中根尖响应程度更大。这表明中国沙棘根尖对坡位和动物啃食的响应有助于对两种影响因素的适应,动物啃食对根尖吸收和运输功能的影响程度更大。

关键词:中国沙棘;坡位;动物啃食;根尖;水力结构;非结构性碳水化合物

Response of root tip function characteristics of *Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi to slope position and herbivores grazing on branches and leaves

LI Junpeng, LI Haibo, WANG Lin*

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

Abstract: Revealing the response of the root tip in morphology, hydraulic structure and non-structural carbohydrate (NSC) concentration to environmental conditions and external disturbances is conducive to comprehensive understanding of the adaptive capacity and adaptive strategies of sea-buckthorn (*Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi). This study was conducted on four wild sea-buckthorn forest types in Jiaocheng, Shanxi, growing in upper and lower slope with or without herbivores grazing to analyzed the response of root tip morphology, hydraulic structure and non-structural carbohydrate. Results showed that compared with those growing in the lower part of the slope, the specific root length of root tip and the density of root tip vessels of sea-buckthorn trees under the environment of relative water shortage on the upper slope increased significantly, and the diameter of root tip vessels decreased significantly. Meanwhile the mean length, mean diameter, cortical thickness and diameter of the central column of the root tip did not change significantly, and the specific hydraulic conductivity of root tip with and without herbivores grazing decreased by 18.12% and 20.6%, the hydraulic vulnerability index by 45.40% and 48.5%, respectively. However, the root tip NSC content did not change significantly. Herbivores grazing led to the decrease of the specific root length of root tip, the increase of the root tip mean diameter, cortical thickness and diameter of the central column, similarly decreased the diameter of root tip vessels and increased the density of root tip vessels. Herbivores grazing also led to the specific hydraulic conductivity of root tip decreased by 71.14% and 70.25%, and the hydraulic vulnerability index decreased by 23.95% and 19.41% for sea-buckthorn trees at the upper

基金项目:山西省重点研发计划项目(201903D221051);山西农业大学生物育种工程项目(YZGC139)

收稿日期:2022-08-19; 网络出版日期:2023-04-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lwanger@163.com

and the lower slope, respectively. The above results suggested that the poor water condition in the upper slope could make the root tip of sea-buckthorn trees have larger absorption area, a little lower water transport efficiency, and greatly improved hydraulic safety. And the herbivores grazing led to the thickening of root tip, the great reduction of hydraulic conductivity, and the slight improvement of safety. The NSC content in root tip did not decrease due to the slope position or herbivores grazing. The response of root tip to herbivores grazing was greater on the upper slope. This indicates that the response of root tip of sea-buckthorn trees to slope position and herbivores grazing is helpful for them to adapt to the two influencing factors, and herbivores grazing has a greater impact on root tip absorption and transportation functions.

Key Words: *Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi; slope position; herbivores grazing; root tip; hydraulic architecture; non-structural carbohydrate

根系作为植物直接与土壤接触的器官,其吸收和输导功能与环境适应性密切相关^[1-3]。当环境条件发生改变时,如干旱、火灾、刈割等,植物通过自身的途径调整生长策略,改变根系形态、解剖结构适应环境。因此,根系形态和结构特征可以直接反应树木应对逆境的适应能力和适应策略^[4-6]。

根尖是根系中对环境响应最活跃的部分,其对环境条件的响应会在很大程度上影响树木的适应能力和适应策略^[7-8],通常认为根的直径与吸收输导能力密切相关,根直径小往往预示着有较大的比根长,能探索更大的土壤体积,并能减少水分和养分吸收的障碍提高其吸收效率,具有较大直径的根主要起到输导和储藏的作用^[9]。根尖的皮层厚度与水分吸收阻力密切相关^[10-11],较大的皮层厚度会增加根水分和养分吸收的阻力,根导管直径大、导管数目多、木质部直径大意味着有较强的水分输导能力,导管直径又与水分输导安全性有密切联系,如通常认为大的导管更容易发生气穴栓塞,水力安全性降低^[12]。有研究发现,适度干旱胁迫会促进根尖数量、表面积及体积的增加,从而增加根系的吸收能力^[13],随着干旱胁迫的增加,根系总长度、总表面积、总体积和平均直径均呈现出减小趋势^[14]。在放牧影响下,植物根系会趋向小型化,植株高度、总根长、根表面积、根体积、根尖数量和节数减小,抑制了植物对水分和养分的利用^[15]。非结构性碳(NSC)是植物碳摄取和储藏间的缓冲^[16],由于根尖是距离光合器官最远的部分,根尖的NSC含量直接反应植物对光合产物的供应能力和分配策略,也会影响到根尖的呼吸、渗透调节、水分吸收等生理功能^[17-18]。有研究指出,适度干旱下,根尖的NSC含量高于粗根,即在碳有限的情况下,会优先将碳分配给根尖^[19]。放牧减少了植株的地上部分,降低了植物的光合速率,进而影响地上、地下对碳的分配^[20]。前人研究发现,植物通过减少地上部分的分配和增加地下生物量的分配以抵抗放牧压力并帮助地上部分生长^[21]。目前对于根尖对不同环境条件变化的响应程度和响应模式尚不完全了解,这也限制了对树木根系在环境变化下的适应能力和策略的全面了解。

中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi)是我国华北、西北地区重要的生态和经济兼用树种,对当地的环境有较强的适应能力^[22]。但在前期调查中也发现不同坡位沙棘因水分等环境条件变化在生长上存在一定的差别,坡下水分较好的环境条件沙棘生长情况更好^[23],同时山西的大部分沙棘分布区与放牧区重叠,动物啃食枝叶成为沙棘常见的一种生物胁迫形式,但动物啃食枝叶对沙棘根尖的影响尚不完全了解。本研究以山西沙棘重要分布区吕梁山区的中国沙棘作为研究对象,通过比较不同坡位和动物啃食枝叶条件下沙棘的根尖形态、解剖结构、NSC含量的响应,探究坡位和动物啃食枝叶对中国沙棘根尖形态和生理特征的影响,并进一步揭示两种因素影响下根尖形态和生理特征改变对根尖功能的影响。研究结果有助于全面了解沙棘对坡位和动物啃食枝叶的响应模式。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于山西省交城县西北部(37°45'—37°55'N, 111°22'—11°33'E),该地区地处暖温带大陆性季风气候区,年平均降水量 822.6 mm,年平均气温 4.3 °C, ≥10 °C 的积温 1800—2950 h。无霜期 100—125 d。主要的乔木树种有华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii* M.)、云杉(*Picea asperata* M.)、白桦(*Betula*

platyphylla S.)、山杨(*Populus davidiana* D.)、辽东栎(*Quercus wutaishanica* M.)等;灌木树种主要有中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi)、黄刺玫(*Rosa xanthina* L.)、三裂绣线菊(*Spiraea trilobata* L.)、虎榛子(*Ostryopsis davidiana* D.)等。

1.2 研究方法

试验地选择野生中国沙棘纯林,于2021年4月,在海拔1600—1750 m范围内选取坡上部和坡下部的沙棘纯林样地(5 m×5 m)各6块,其中坡上部和坡下部的各3块样地位于牛养殖区内,另外6块(坡上部和坡下部各3块样地)位于牛养殖区外,不同样地间的距离大于50 m。样地分为坡上部正常沙棘、坡上部动物啃食沙棘、坡下部正常沙棘、坡下部动物啃食沙棘4种类型。

于2021年6月、8月分别对地上部分破坏程度进行调查,被破坏样地的沙棘树冠啃食枝条约占总枝条数量的70%—80%。于2021年9月对样方内的沙棘地上部分指标(株高、基径、树龄、冠幅)进行测定(表1)。在样地内选取树木长势基本一致的标准木,树高和冠幅用米尺测量,基径用胸径尺测量,树龄用生长锥取木芯确定。每个指标重复测量6次,具体数据见表1。

表1 坡位和动物啃食对沙棘地上部分生长和叶片形态的影响

Table 1 Aboveground indexes of *Hippophae rhamnoides* under four environmental conditions

指标 Index	坡下部正常 Lower slope and normal	坡下部动物啃食 Lower slope and grazing	坡上部正常 Upper slope and normal	坡上部动物啃食 Upper slope and grazing
树龄 Tree age/a	6.00±2a	7.00±1a	6.00±2a	6.00±2a
树高 Tree height/m	2.60±0.21b	1.94±0.12a	2.38±0.29b	2.08±0.13a
基径 Basal diameter/mm	38.81±10.39a	38.35±11.42a	34.98±8.61a	37.16±12.06a
冠幅 Canopy/m	2.13±0.41a	1.24±0.34b	2.29±0.40a	1.08±0.28b

不同小写字母代表各处理组间差异显著($P<0.05$)

在每样方内随机选择2个点挖掘较完整的沙棘根,取样根系深度在10—30 cm,挖掘出的根用清水冲洗干净,将位于根系最末端且没有分枝的根尖(在本研究中根尖指的是1级根)用小刀分离,装入盛满FAA固定液((甲醛-乙酸-酒精固定液,38%甲醛5mL;冰乙酸5mL;70%酒精90mL)的塑料瓶中进行固定,贴上标签进行编号,放入冷储藏箱(2—3℃),备用。挖取的同时使用W.E.T Sensor Kit土壤水分速测仪(WET-2,DELTA-T公司,英国)测定土壤体积含水量(图1),分别测定10 cm、30 cm、50 cm深度处的土壤含水量。在10cm、30cm土层深度,坡上部土壤含水量显著高于坡下部,在50cm土层深度无显著差异。

1.3 根系形态测定

采集的根尖用Epson V850 Pro数字化扫描仪进行扫描,扫描出的图像采用WinRHIZO软件(雷金特仪器公司,加拿大)进行形态特征分析,可得到根尖的长度及平均直径,扫描的同时记录根尖数量,由总长度与总数的比值可得根尖的平均长度。将扫描完成的根尖放入65℃烘箱中烘干至恒重,测定根系的生物量(精确到0.0001 g)。根尖的比根长用总根长除以根干重计算。

1.4 根系解剖指标

将FAA固定液中的根系取出,每种类型随机选取5—8个根样,采用石蜡切片法制成根尖横剖面切

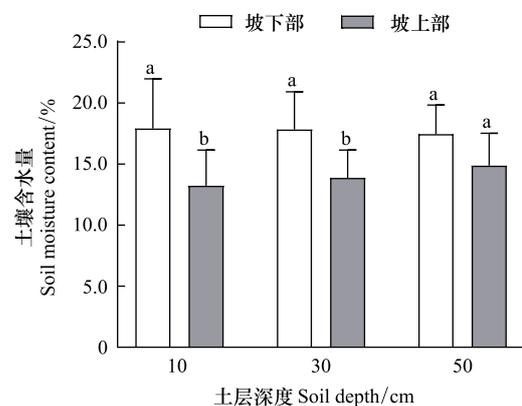


图1 坡下部与坡上部样地含水量差异

Fig.1 Difference of water content between sample plots at lower and upper slope

不同小写字母代表不同坡位相同土层深度的土壤含水量间的差异显著性($P<0.05$)

片^[24],每个根样最少制作3张切片,使用Olympus-CX31光学显微镜观测并拍照,并用Motic Images Plus 2.0软件直接测量切片中每个根样的导管直径、最大导管直径、皮层厚度、中柱直径等,并计算皮层厚度与中柱直径的比值。根导水率 K_{hp} ($\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)利用Hagen-Poiseuille^[25]公式计算:

$$k_{hp} = \sum_1^n \frac{\pi \rho}{128 \eta} r_{lum}^4$$

式中, ρ 为水在20℃时的密度(998.205 kg/m^3), η 为水在20℃时的粘滞系数($1.002 \times 10^{-9} \text{ MPa} \cdot \text{s}$), r_{lum} 为木质部导管半径, n 为导管个数。

根比导水率(K_s): $K_s = K_{hp}/A_{xyl}$, A_{xyl} 为根横截面上木质部所占面积。根木质部栓塞脆弱性指数为导管平均直径与导管密度之比^[26]。

1.5 根系非结构性碳含量测定

烘干的根系粉碎过筛进行可溶性糖和淀粉含量测定,可溶性糖和淀粉测定采用硫酸蒽酮法^[27],NSC含量为可溶性糖和淀粉之和。

1.6 数据分析

依据形态测定数据计算各指标平均值和标准误差。采用方差分析,通过SNK检验各个根序的根尖在形态和解剖之间的差异($\alpha=0.05$),并进行双因素方差分析检验坡位、啃食及交互效应对各指标的影响。数据分析均采用SPSS 26.0软件完成,用GraphPad Prism作图。

2 结果与分析

2.1 坡位和动物啃食对中国沙棘根尖形态和解剖的影响

坡位和动物啃食对根尖长度均没有显著影响,但动物啃食会导致根尖长度略低于未啃食($P>0.05$)。坡上部导致沙棘的比根长显著大于坡下部($P<0.05$),比坡下部大26.7%。坡上和坡下动物啃食均导致根尖比根长显著降低($P<0.05$),坡上和坡下分别降低了41.2%和29.3%。双因素方差分析结果显示坡位和动物啃食的交互作用对比根长的影响达到显著水平($P<0.05$)(表2)。

表2 坡位和动物啃食及交互对根系各指标的影响

Table 2 Impact of slope position and herbivores grazing and interaction on root indexes

指标 Index	坡位 Slope position		动物啃食 Herbivores grazing		坡位×啃食 Slope position× Herbivores grazing	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
	平均长度 Average length	1.828	0.218	2.278	0.175	0.093
比根长 Specific root length	12.022	0.018 *	85.816	0.000 **	6.784	0.048 *
平均直径 Average diameter	5.549	0.057	30.833	0.001 **	2.645	0.155
皮层厚度 Cortical thickness	100.735	0.000 **	24.432	0.000 **	101.249	0.000 **
中柱直径 Stele diameter	4.995	0.030 *	2.879	0.096	24.306	0.000 **
皮层/中柱 Cortical thickness/Stele diameter	7.369	0.011 *	3.01	0.094	1.224	0.278
最大导管直径 Maximum vessel diameter	29.729	0.001 **	7.798	0.023 *	7.402	0.026 *
导管直径 Average vessel diameter	59.884	0.000 **	13.819	0.000 **	4.628	0.033 *
导管密度 Vessel density	30.083	0.000 **	2.46	0.128	0.116	0.736
比导水率 Specific hydraulic conductivity	2.640	0.133	49.39	0.000 **	0.868	0.371
脆弱性指数 Vulnerability index	204.529	0.000 **	27.221	0.000 **	1.591	0.210
可溶性糖 Soluble sugar	15.136	0.006 **	12.988	0.009 **	11.554	0.011 *
淀粉 Starch	2.586	0.147	1.606	0.241	0.475	0.510
非结构性碳水化合物 Non-structural carbohydrate	4.217	0.079	4.739	0.066	2.833	0.136

表中数据为沙棘根系各指标双因素(坡位、动物啃食)方差分析及交互作用下t检验的*F*值和*P*值,*表示在0.05水平上差异显著($P<0.05$),**表示在0.01水平上差异显著($P<0.01$)

坡位对根尖直径没有显著影响,动物啃食导致根尖直径增大,坡上和坡下分别增大 27.2% ($P<0.05$) 和 15.3% ($P>0.05$)。坡位对根尖皮层厚度没有显著影响,坡位对根尖中柱直径没有显著影响,动物啃食导致坡上部沙棘的根尖中柱直径显著增大 ($P<0.05$),但坡下部无显著性差异 ($P>0.05$)。坡位对沙棘根尖皮层/中柱比例没有显著差异,动物啃食导致沙棘的皮层/中柱比例升高,坡上和坡下分别升高 13.0% ($P>0.05$) 和 20.3% ($P<0.05$) (图 2)。

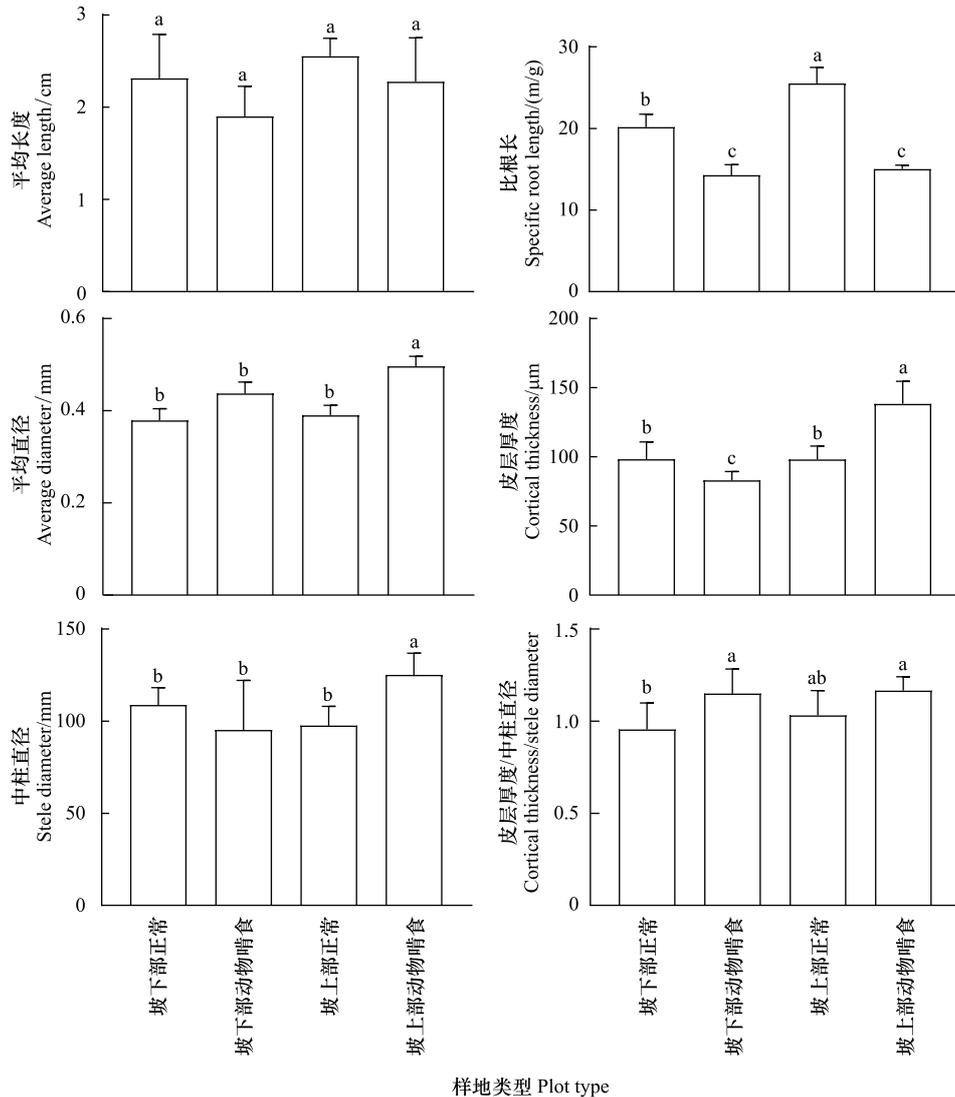


图 2 坡位和动物啃食对沙棘根尖形态和解剖的影响

Fig. 2 Effects of slope position and herbivores grazing on the morphology and anatomy of *Hippophae rhamnoides* root tips

不同小写字母代表各处理组间差异显著 ($P<0.05$)

2.2 坡位和动物啃食对中国沙棘根尖水力结构的影响。

坡位对沙棘最大导管直径没有显著影响,但坡上部会导致最大导管直径略低于坡下部,动物啃食导致坡上部沙棘的根尖最大导管直径显著降低 ($P<0.05$),但坡下部没有显著性差异 ($P>0.05$)。坡上部沙棘的平均导管直径显著低于坡下部 ($P<0.05$),动物啃食导致坡上部沙棘的平均导管直径显著降低,但坡下部没有显著性差异 ($P>0.05$)。

坡上部沙棘的导管密度显著大于坡下部 ($P<0.05$),动物啃食对导管密度没有显著影响,但动物啃食会导致导管密度略高于未啃食。动物啃食对根尖比导水率的影响达到显著水平 ($P<0.05$),坡位和动物啃食对根

尖脆弱性指数的影响均达到显著水平($P<0.05$),二者交互作用对比导水率和脆弱性指数均未达到显著水平(表 2)。坡位对沙棘根尖比导水率没有显著影响,坡下部略高于坡上部。动物啃食导致沙棘的根尖比导水率显著降低($P<0.05$),坡上部和坡下部分别降低 71.14%和 70.25%。坡上正常沙棘的脆弱性指数显著低于坡下正常沙棘,比正常沙棘低 45.40%($P<0.05$),动物啃食导致沙棘的脆弱性指数均显著降低,坡上部和坡下部分别降低 23.95%和 19.41%($P<0.05$)(图 3)。

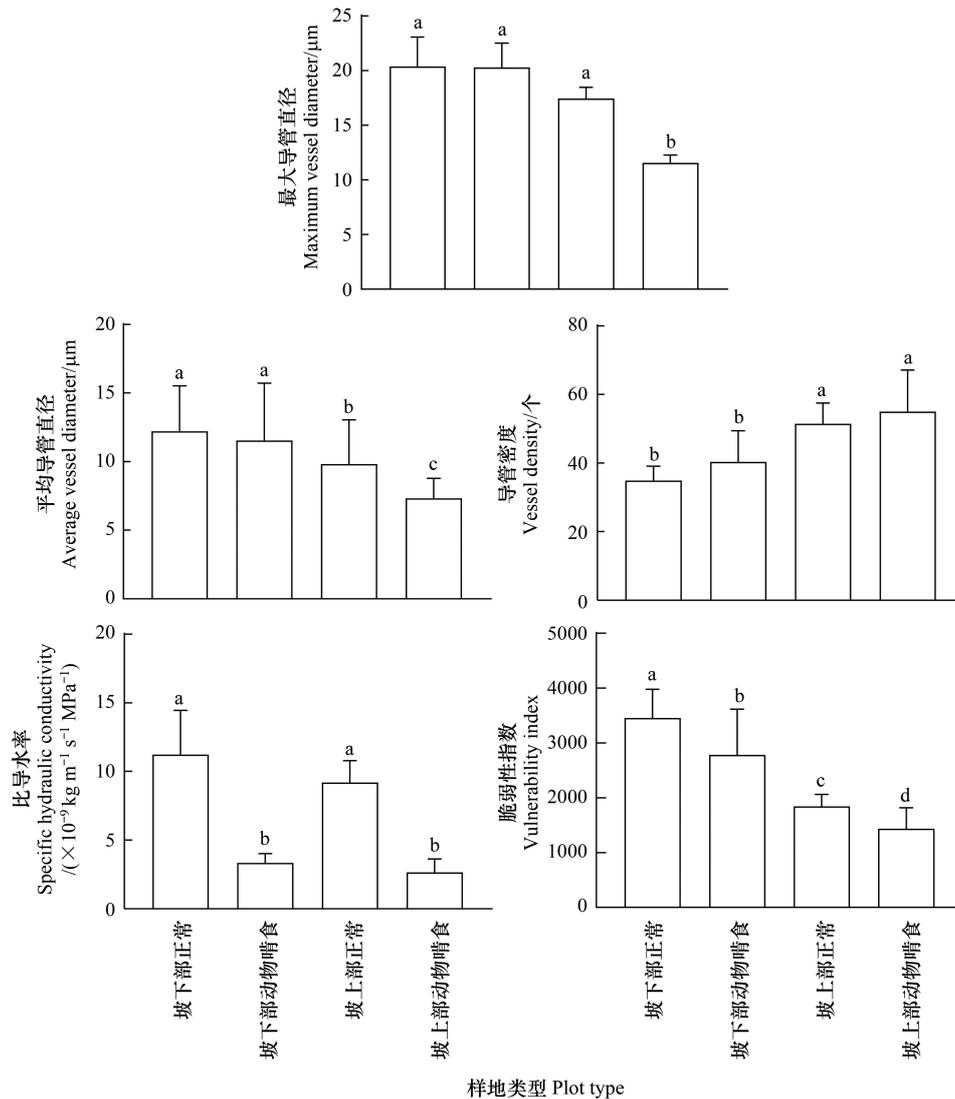


图 3 坡位和动物啃食对根尖水力结构的影响

Fig.3 Effect of slope position and herbivores grazing on fine root hydraulic structure

2.3 坡位和动物啃食对沙棘根尖 NSC 含量的影响

坡位对沙棘的可溶性糖含量没有显著性影响,动物啃食导致坡上部沙棘根尖可溶性糖含量显著升高($P<0.05$),但坡下部没有显著性差异。坡位对沙棘根尖的 NSC 含量没有显著性影响,动物啃食导致坡上部沙棘根尖的 NSC 含量显著升高($P<0.05$),而坡下部根尖 NSC 含量没有显著性差异(图 4)。

3 讨论

3.1 坡位和动物啃食枝叶对中国沙棘根尖形态特征的影响

坡上部的水分条件低于坡下部,这是坡位造成的主要差异,前人有研究表明水分匮乏会导致根尖直径变

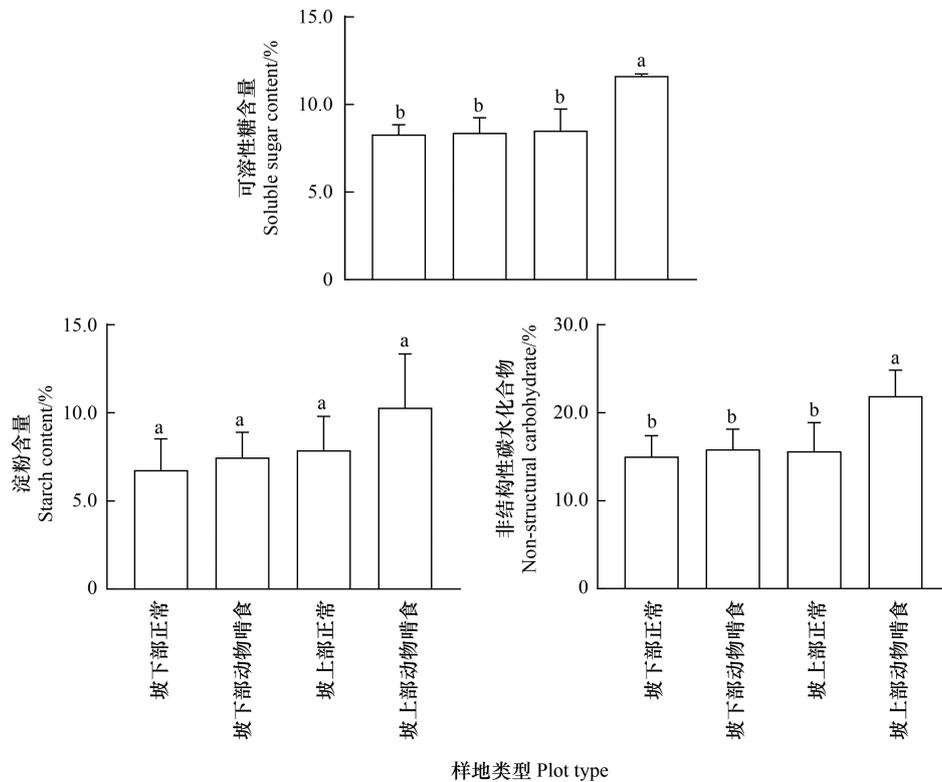


图4 坡位和动物啃食对沙棘根尖可溶性糖、淀粉及非结构性碳含量的影响

Fig.4 Effect of slope position and animal eating on soluble sugar, starch and NSC content of *Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi root tip

小,平均长度和根表面积增加,有利于根尖对水分的吸收,也有研究表明干旱环境增加了根尖的粗度^[28-29],根尖采取相对保守的策略应对水分减少,这与不同物种根对干旱的响应策略有差别有关。在本研究中,沙棘根尖应对坡位的响应为:坡上部根尖的比根长显著增加,平均长度、平均直径、皮层和中柱直径、皮层厚度/中柱直径均没有显著性变化,这表明沙棘根在应对坡位变化时在根尖形态上响应不大,比根长增加表明单位质量根尖的长度增加,这会增加同样质量根尖的吸收面积,但在平均长度、直径上这种响应没有达到显著性水平。这表明这种响应幅度较小。

通常动物啃食对植物的影响主要是因为动物啃食会导致植物地上部分大量叶片和部分幼嫩枝条减少,光合能力减弱,减少了光合产物向地下部分的运输,从而使根系受到影响^[30];动物啃食的同时也可能因踩踏土壤导致土壤容重增加,孔隙度减小,植物根系生长时需要克服更大的机械阻力,致使根系生长和构型发生改变^[31]。在本研究中动物啃食显著降低了中国沙棘根尖的比根长、增加了根尖的平均直径及坡上部沙棘根尖的皮层厚度、中柱直径,比根长降低与本研究表现出平均直径增加结果一致,比根长的降低也与动物踩踏导致的土壤紧实相关,但本研究无法准确区分动物啃食枝叶和踩踏在根尖形态上改变上的作用,这将是下一步研究的内容。结果也表明动物啃食导致根尖皮层厚度/中柱直径的比例增加,即在动物啃食条件下皮层厚度增加程度较中柱更大,这表明动物啃食后沙棘根尖采取了更为保守的策略,皮层增加会导致水分吸收阻力增加,根尖的水分吸收效率降低,这是对地上部分叶面积减少、水分需求减少的一种适应,也是在光合产物供应不足条件下减少新根发生^[32],倾向于利用老的根尖的一种策略^[33]。

3.2 坡位和动物啃食对中国沙棘根尖水力结构的影响

根系承担着水分吸收和运输的功能,前人的研究表明级次低的根尖主要功能是吸收水分和养分,但同样承担着水分运输的功能^[34]。对大部分植物来说,干旱会导致木质部导管直径减小、导管密度增加,这会导致

水分输导效率的下降,但有利于逆境下的水分输导安全的维持^[35-36]。在本研究中,坡上部正常中国沙棘根尖最大导管直径、平均导管直径、比导水率均略小于坡下部,没有显著性差异,这表明坡位对导水率的影响程度较小,但对于动物啃食,坡上部和坡下部的动物啃食沙棘比导水率均显著低于对应的正常沙棘,这表明动物啃食对沙棘的水分输导效率有较大的影响。

从比导水率和脆弱性指数的结果看,干旱等逆境下植物水分输导组织的导水效率下降,水力安全性上升,这是大部分植物应对水分条件变差在水力结构上的响应模式,牺牲部分导水效率,增加水分输导安全性。在本研究中,发现一个有意思的现象,坡上部较差的水分条件导致比导水率较坡下小幅降低(正常沙棘降低 18.12%,动物啃食降低 20.6%),脆弱性指数较大幅度的降低(正常沙棘降低 45.40%,动物啃食降低 48.5%),但在遭受动物啃食时,与正常沙棘相比,坡上部和坡下部均表现出比导水率大幅度降低(坡上和坡下分别降低 71.14%和 70.25%),但脆弱性指数只有小幅度的降低(坡上和坡下分别降低 23.95%和 19.41%)。即在干旱条件下,沙棘的根尖比导水率小幅降低的同时根尖水分输导安全性大幅度增加,而在动物啃食条件下比导水率大幅度降低,水力安全性却只有小幅度降低。这不仅仅是导管直径变化导致的结果,同时与导管壁厚度、纹孔的变化模式或导管壁纹孔膜的木质素沉积模式有关^[35,37],即动物啃食可能较大程度的影响了导管的水力安全性的维持能力,虽然仅仅通过脆弱性来推测水分输导安全性说服力不够,但仍反映出不同逆境条件下植物水分输导效率和安全性可塑性响应模式不同,即单纯干旱会小幅牺牲导水率,能较大幅度提高导水安全性,这对水分输导效率和安全性间协调有利,而动物啃食大幅度影响了导水率,但对水力安全性的调节作用较小,这种响应差别的具体生理机制有待进一步深入研究。

3.3 坡位和动物啃食对根尖 NSC 含量的影响

对逆境下 NSC 含量和分配策略的研究有助于全面了解植物应对外界环境变化 NSC 分配和平衡策略^[38]。应对不同的逆境及相同逆境下不同物种会有不同的响应程度。本研究中,在坡上部水分匮乏的环境下,沙棘根尖的可溶性糖、淀粉、NSC 含量均有小幅的增加,根系可溶性糖含量的增加这有利于维持根系的水分吸收水势梯度,同时防止水分从根系向环境散失。动物啃食最直接的影响是光合部位减少,碳摄取能力降低。前人的类似研究发现植物枝叶损失会导致根 NSC 含量减少^[39],但同时也有研究表明去叶并没有降低根尖的 NSC 含量^[40-42]。在本研究中,无论是坡上部还是坡下部,动物啃食均未造成根尖可溶性糖、淀粉和 NSC 含量的降低。以上结果表明坡位和动物啃食没有造成根尖的“碳限制”。

4 结论

本研究比较了坡位和动物啃食叶片对中国沙棘根尖形态、水力结构和 NSC 含量的影响,结果表明坡上部的相对缺水条件导致中国沙棘根尖比根长显著增加,根尖导管直径降低、导管密度增加,比导水率小幅降低、脆弱性指数显著降低,NSC 含量没有显著性变化。动物啃食导致根尖直径增加、皮层厚度和中柱直径增加,导管直径降低、导管密度增加,比导水率显著降低、脆弱性指数小幅降低,NSC 含量不变或增加,且以上指标在相对缺水的坡上部响应程度较坡下更大。以上结果表明坡上部水分条件变差会导致中国沙棘根尖有更大的吸收面积,水分输导效率小幅降低,水力安全性提升;动物啃食导致根尖增粗、导水率较大程度降低、安全性小幅提升,这表明中国沙棘根尖对坡位和动物啃食的响应有助于对两种影响因素的适应,动物啃食对根尖吸收和运输功能的影响程度更大。

参考文献(References):

- [1] Geng P F, Jin G Z. Fine root morphology and chemical responses to N addition depend on root function and soil depth in a Korean pine plantation in Northeast China. *Forest Ecology and Management*, 2022, 520: 120407.
- [2] 薛建辉, 王智, 吕祥生. 林木根系与土壤环境相互作用研究综述. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2002, (03): 79-84.
- [3] 鲁少波, 刘秀萍, 鲁绍伟, 王玉华, 白永福. 林木根系形态分布及其影响因素. *林业调查规划*, 2006, (3): 105-108.
- [4] Bristiel P, Roumet C, Violle C, Volaire F. Coping with drought: root trait variability within the perennial grass *Dactylis glomerata* captures a trade-

- off between dehydration avoidance and dehydration tolerance. *Plant and Soil*, 2019, 434(1): 327-342.
- [5] Zhou M, Guo Y M, Sheng J, Yuan Y J, Zhang W H, Bai W M. Using anatomical traits to understand root functions across root orders of herbaceous species in temperate steppe. *New Phytologist*, 2022, 234(2): 422-434.
- [6] 许璐璐, 王涵, 高盼盼, 吴三桥, 张辰露. 环境胁迫对植物根系形态的影响. *安徽农业科学*, 2020, 48(14): 16-19.
- [7] Pan F J, Qian Q, Liang Y M, Wang K L, Zhang W. Spatial variations in fine root turnover, biomass, and necromass of two vegetation types in a Karst ecosystem, southwestern China. *Forests*, 2022, 13(4): 611.
- [8] Dong N, Zhou J, Yan G Y, Liu G C, Xing Y J, Wang Q G. Effects of long-term nitrogen addition and precipitation reduction on the fine root dynamics and morphology in a temperate forest. *European Journal of Forest Research*, 2022, 141(3): 363-378.
- [9] Guo D L, Xia M X, Wei X, Chang W J, Liu Y, Wang Z Q. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytologist*, 2008, 180(3): 673-683.
- [10] Kong D L, Wang J J, Zeng H, Liu M Z, Miao Y, Wu H F, Kardol P. The nutrient absorption-transportation hypothesis: optimizing structural traits in absorptive roots. *New Phytologist*, 2017, 213(4): 1569-1572.
- [11] Huang B R, Eissenstat D M. Linking hydraulic conductivity to anatomy in plants that vary in specific root length. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2000, 125(2): 260-264.
- [12] Tyree M T. Plant hydraulics: the ascent of water. *Nature*, 2003, 423(6943): 923.
- [13] 吴敏, 张文辉, 周建云, 马闯, 韩文娟. 干旱胁迫对栓皮栎幼苗细根的生长与生理生化指标的影响. *生态学报*, 2014, 34(15): 4223-4233.
- [14] 汪堃, 南丽丽, 郭全恩, 姚宇恒, 何海鹏, 夏静, 马彪. 干旱胁迫对不同根型苜蓿根系构型的影响. *生态学报*, 2022(20): 1-9.
- [15] Wei X T, Zhong M Y, Liu Y H, Wu R X, Shao X Q. Covariation in root traits of *Leymus chinensis* in response to grazing in steppe rangeland. *The Rangeland Journal*, 2019, 41(4): 313.
- [16] Ji L, Khan A, Wang J, Yu D P, Yang Y C, Yang L X, Lu Z M. Root traits determine variation in nonstructural carbohydrates (NSCs) under different drought intensities and soil substrates in three temperate tree species. *Forests*, 2020, 11(4): 415.
- [17] Mei L, Xiong Y M, Gu J C, Wang Z Q, Guo D L. Whole-tree dynamics of non-structural carbohydrate and nitrogen pools across different seasons and in response to girdling in two temperate trees. *Oecologia*, 2015, 177(2): 333-344.
- [18] Kosola K R, Dickmann D I, Paul E A, Parry D. Repeated insect defoliation effects on growth, nitrogen acquisition, carbohydrates, and root demography of poplars. *Oecologia*, 2001, 129(1): 65-74.
- [19] Ji L, Liu Y, Wang J, Lu Z M, Zhang L J, Yang Y C. Differential variation in non-structural carbohydrates in root branch orders of *Fraxinus mandshurica* Rupr. seedlings across different drought intensities and soil substrates. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 692715.
- [20] McSherry M E, Ritchie M E. Effects of grazing on grassland soil carbon: a global review. *Global Change Biology*, 2013, 19(5): 1347-1357.
- [21] López-Mársico L, Altesor A, Oyarzabal M, Baldassini P, Paruelo J M. Grazing increases below-ground biomass and net primary production in a temperate grassland. *Plant and Soil*, 2015, 392(1): 155-162.
- [22] 李甜江. 中国沙棘人工林衰退的水分生理生态机制[D]. 北京: 北京林业大学, 2011.
- [23] 陈汉鑫. 山西野生沙棘对吕梁山区海拔和坡位的生理生态响应[D]. 晋中: 山西农业大学, 2020.
- [24] 贺冰, 李志岗, 郝晓娟, 贺运春. 植物材料快速石蜡制片方法. *植物学报*, 2014, 49(2): 203-208.
- [25] Tyree M T, Ewers F W. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 1991, 119(3): 345-360.
- [26] Scholz A, Klepsch M, Karimi Z, Jansen S. How to quantify conduits in wood? *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 56.
- [27] 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.
- [28] Suseela V, Tharayil N, Orr G, Hu D H. Chemical plasticity in the fine root construct of *Quercus* spp. varies with root order and drought. *New Phytologist*, 2020, 228(6): 1835-1851.
- [29] 赵红梅, 邓素芳, 杨艳君, 冀爱青, 李洪燕. 干旱胁迫对藜麦幼苗组织解剖结构和生理特性的影响. *核农学报*, 2021, 35(06): 1476-1483.
- [30] Smit A, Kooijman A M. Impact of grazing on the input of organic matter and nutrients to the soil in a grass-encroached Scots pine forest. *Forest Ecology and Management*, 2001, 142(1): 99-107.
- [31] Zhou G Y, Zhou X H, Nie Y Y, Bai S H, Zhou L Y, Shao J J, Cheng W S, Wang J W, Hu F Q, Fu Y L. Drought-induced changes in root biomass largely result from altered root morphological traits: evidence from a synthesis of global field trials. *Plant, Cell & Environment*, 2018, 41(11): 2589-2599.
- [32] 李俊楠, 王文娜, 谢玲芝, 王政权, 谷加存. 去叶对水曲柳和落叶松苗木当年生长及细根动态的影响. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 1082-1092.

- [33] 蔡丽平, 吴鹏飞, 侯晓龙, 马祥庆, 郑珊珊, 郑锦文. 类芦根系对不同强度干旱胁迫的形态学响应. 中国农学通报, 2012, 28(28): 44-48.
- [34] McCormack M L, Dickie I A, Eissenstat D M, Fahey T J, Fernandez C W, Guo D L, Helmisaari H, Hobbie E A, Iversen C M, Jackson R B, Leppälammil-Kujansuu J, Norby R J, Phillips R P, Pregitzer K S, Pritchard S G, Rewald B, Zadworny M. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 2015, 207(3): 505-518.
- [35] 李泽东, 陈志成, 曹振, 车路平, 刘舒文, 张永涛. 华北低山丘陵区常用树种木质部解剖特征及水力学抗旱性. 生态学报, 2021, 41(01): 69-78.
- [36] Larter M, Pfautsch S, Domec J C, Trueba S, Nagalingum N, Delzon S. Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callitris*. *New Phytologist*, 2017, 215(1): 97-112.
- [37] Lens F, Sperry J S, Christman M A, Choat B, Rabaey D, Jansen S. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist*, 2011, 190(3): 709-723.
- [38] Richardson A D, Carbone M S, Keenan T F, Czimeczik C I, Hollinger D Y, Murakami P, Schaberg P G, Xu X M. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytologist*, 2013, 197(3): 850-861.
- [39] Liu Y, Li P, Xiao L, Wang W, Yu K X, Shi P. Heterogeneity in short-term allocation of carbon to roots of *Pinus tabulaeformis* seedlings and root respiration under drought stress. *Plant and Soil*, 2020, 452(1/2): 359-378.
- [40] Shobbar M S, Azhari O, Shobbar Z S, Niknam V, Askari H, Pessarakli M, Ebrahimzadeh H. Comparative analysis of some physiological responses of rice seedlings to cold, salt, and drought stresses. *Journal of Plant Nutrition*, 2012, 35(7): 1037-1052.
- [41] Parida A K, Jha B. Inductive responses of some organic metabolites for osmotic homeostasis in peanut (*Arachis hypogaea* L.) seedlings during salt stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2013, 35(9): 2821-2832.
- [42] 王文娜, 高国强, 李俊楠, 王政权, 谷加存. 去叶对水曲柳苗木根系非结构性碳水化合物分配的影响. 应用生态学报, 2018, 29(07): 2315-2322.