

荒漠-绿洲过渡带梭梭不同平茬处理后的多维功能性状差异

万翔^{1,2} 胡小柯^{1,3,4*} 吴平^{1,2} 贺方印^{1,3} 刘淑娟^{1,2} 原成林^{5,6}

(1. 甘肃省治沙研究所, 兰州 730070; 2. “一带一路”生态系统保护修复国家林业和草原局重点实验室, 兰州 730070; 3. 甘肃省荒漠化防治重点实验室, 武威 733000; 4. 甘肃河西走廊森林生态系统定位研究站, 兰州 730070; 5. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; 6. 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 101408)

摘要 为阐明平茬处理下生态脆弱区典型固沙灌木阶段性功能状态差异, 以甘肃民勤荒漠-绿洲过渡带约 50 a 老龄梭梭 (*Haloxylon ammodendron*) 为对象, 设置未平茬、半平茬 (数量 50%)、半平茬 (高度 50%) 和全平茬 4 种处理, 比较平茬处理约 2 a 后植株构型性状、水分功能性状、碳获取性状、生长旺季非结构性碳水化合物 (NSC) 含量及 80~90 cm 土层细根样段性状的差异, 并结合相关性分析、主成分分析和熵权 TOPSIS 法评价不同处理下的性状关联特征和综合功能表现。结果表明: 不同平茬处理后, 梭梭个体多维功能性状配置存在显著差异。与未平茬和全平茬处理相比, 2 种半平茬处理整体表现出较好的地上构型状态和功能维持特征。其中, 半平茬 (高度 50%) 处理在平均冠幅、活枝数量、自然状态下水分输导能力、水力安全边界和器官 NSC 含量方面表现较优; 半平茬 (数量 50%) 处理则在净光合速率、细根样段总长度和比根长方面具有一定优势。相关性分析和主成分分析表明, 水分输导能力、水力受损程度、气孔调节、叶绿素含量、NSC 积累和细根样段性状之间存在一定关联, 提示平茬处理后梭梭个体功能状态可能表现为多性状联动变化。熵权 TOPSIS 综合评价显示, 半平茬 (高度 50%) 综合得分最高, 其次为半平茬 (数量 50%), 二者均高于未平茬和全平茬处理。本研究中, 约 50 a 老龄梭梭在平茬处理约 2 a 的观测期, 半平茬 (高度 50%) 处理在地上构型状态、水分输导能力维持和生长旺季碳水化合物积累方面表现相对较好, 可为荒漠-绿洲过渡带老龄梭梭林平茬管理提供阶段性参考。

关键词 梭梭; 荒漠-绿洲过渡带; 平茬处理; 多维功能性状; 水力功能; 非结构性碳水化合物; 细根样段性状; 熵权 TOPSIS

中图分类号: Q948.112 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2026.04.005

Differences in Multidimensional Functional Traits of *Haloxylon ammodendron* after Different Stubble Treatments in a Desert-Oasis Ecotone

WAN Xiang^{1,2} HU Xiaoke^{1,3,4*} WU Ping^{1,2} HE Fangyin^{1,3} LIU Shujuan^{1,2} YUAN Chenglin^{5,6}

(1. Gansu Desert Control Research Institute, Lanzhou 730070; 2. Key Laboratory of “Belt and Road” Ecosystem Protection and Restoration, National Forestry and Grassland Administration, Lanzhou 730070; 3. Key Laboratory of Desertification Prevention and Control in Gansu Province, Gansu Desert Control Research Institute, Wuwei 733000; 4. Gansu Hexi Corridor Forest Ecosystem Research Station, Gansu Desert Control Research Institute, Lanzhou 730070; 5. Shenyang Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016; 6. College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408)

Abstract To clarify stage-specific differences in the functional status of a typical sand-fixing shrub following stubble treatment in an ecologically fragile zone, we investigated approximately 50-year-old *Haloxylon ammodendron* individuals in the Minqin desert-oasis ecotone, Gansu Province, China. Four treatments were compared: no stubble, half stubble by branch number (50%), half stubble by height (50%), and complete stubble. Approximately two years after treatment, architectural traits, water-related functional traits, carbon

基金项目: 甘肃省林草局林草科技创新项目 (LCCX202403); 国家自然科学基金区域创新联合基金项目 (U22A20452); 甘肃省科技厅国际科技合作项目 (20YF3WA006); 中央财政林业科技推广示范项目 ([2023]ZYTG001 号)。

第一作者简介: 万翔 (1988—), 女, 高级工程师, 主要从事植物生理生态研究。

* 通信作者: Email: huxiaoke525@163.com。

收稿日期: 2026 年 4 月 16 日。

acquisition traits, non-structural carbohydrate (NSC) contents during the peak growing season, and fine-root segment traits from the 80–90 cm soil layer were measured. Correlation analysis, principal component analysis, and the entropy-weighted TOPSIS method were used to evaluate trait associations and overall functional performance among treatments. The results showed that the multidimensional functional trait configuration of *H. ammodendron* varied among stubble treatments. Compared with no stubble and complete stubble, the two half-stubble treatments generally showed better aboveground architectural status and functional maintenance characteristics. Half stubble by height (50%) demonstrated relatively better performances in mean crown width, number of living branches, native water transport capacity, hydraulic safety margin, and organ NSC contents. In contrast, half stubble by branch number (50%) showed certain advantages in net photosynthetic rate, fine-root segment length, and specific root length. Correlation and principal component analyses revealed associations among native water transport capacity, hydraulic impairment, stomatal regulation, chlorophyll content, NSC accumulation, and fine-root segment traits, suggesting linked variation among multiple functional traits following stubble treatment. The entropy-weighted TOPSIS evaluation indicated that half stubble by height (50%) had the highest comprehensive score, followed by half stubble by branch number (50%), whereas no stubble and complete stubble exhibited lower overall functional performance. These results indicated that, for approximately 50-year-old *H. ammodendron* individuals observed two years post-treatment, half stubble by height (50%) showed relatively better performance in aboveground architecture, maintenance of native water transport capacity, and growing-season non-structural carbohydrate accumulation. This study provides a stage-specific reference for stubble management of aging *H. ammodendron* plantations in desert-oasis ecotones.

Key words *Haloxylon ammodendron*; desert-oasis ecotone; stubble treatment; multidimensional functional traits; hydraulic function; nonstructural carbohydrate; fine-root segment traits; entropy-weighted TOPSIS

生态脆弱区是指对气候波动和外界干扰高度敏感、生态系统结构与功能相对不稳定且抗干扰和自我修复能力较弱的区域^[1-2]。这类区域广泛分布于荒漠-绿洲过渡带、林草交错带和农牧交错带等生态过渡地带。在全球变化背景下,其植被退化、群落结构简化及生态功能下降等问题日益突出^[3-4]。因此,从植物个体功能性状出发,解析生态脆弱区植被稳定维持机制及干扰后功能状态变化,已成为生态学和恢复生态学研究的重要内容^[5-6]。

植物功能性状是连接个体生理生态过程、群落构建机制和生态系统功能的重要桥梁^[7-8]。与传统基于物种组成和数量变化的描述性研究相比,功能性状研究能更直接地反映植物对资源的获取、分配和利用策略^[1,9]。基于功能性状的研究框架有助于从机制层面理解环境筛选、生态位分化、群落稳定性维持及生态系统功能演变过程^[2,10]。近年来,植物功能生态学研究已由单一叶性状逐渐扩展至整株多器官、多维度性状整合^[6,11]。这种整合框架不仅涵盖形态和构型性状,还包括水力性状、碳代谢性状、根系性状及不同器官功能性状之间的关联^[12-14]。在资源受限且干扰频繁的生态脆弱区,植物生态适应往往不表现为单一性状的独立变化,而是多个功能维度之间的协同调整与

权衡重组^[8,15-16]。

荒漠-绿洲过渡带是我国典型的生态脆弱区之一^[17-18]。该区域具有降水稀少、蒸发强烈、风沙活动频繁、土壤贫瘠和空间异质性显著等特征^[3,19]。在此类生境中,植被不仅是维系地表稳定和改善局地微环境的关键组分,也是调控土壤水分利用、碳循环过程和群落更新动态的重要生物基础^[20-21]。已有研究^[18,22]表明,生态脆弱区植物叶性状、根系性状及其与环境因子的耦合关系,对植被恢复与群落稳定具有重要指示意义。同时,荒漠植物叶性状在不同功能群和环境梯度下表现出明显分异,说明功能性状可为认识植物生态适应机制提供有效切入点^[18,23]。

梭梭(*Haloxylon ammodendron*)是我国西北干旱荒漠区广泛分布的典型超旱生固沙灌木(小乔木)^[24-25]。该物种具有耐旱、耐盐碱、抗风蚀和根系发达等特征,是荒漠-绿洲过渡带防风固沙和维系生态安全屏障的重要优势种^[26-27]。已有研究^[24,28-29]从小枝构型、水分来源、光合特征、液流动态及土壤-植被耦合关系等方面揭示了梭梭在干旱环境中的适应特征。另有研究^[26,30]指出,梭梭林建植会显著改变表层土壤碳、氮、磷化学计量特征及其储量。这些研究^[26,30]表明,梭梭不仅是典型的固沙植物,也是生态脆弱区中具有重要生态工程意义的

关键种。然而,现有研究多聚焦于某一类器官性状或单一生态过程^[24,28]。对于干扰背景下梭梭多维功能性状之间的关联特征,以及这些性状与个体功能状态和生态适应性之间的关系,仍缺乏系统认识^[16,31]。

对于干旱区木本植物而言,水力功能与碳代谢过程之间的协调关系,是影响其生长维持、组织更新和存活风险的重要环节^[32-33]。干旱胁迫会导致木质部导水效率下降,并增加栓塞风险和水力失效概率^[34-35]。与此同时,水分亏缺还会通过限制气孔开放和光合作用影响非结构性碳水化合物(nonstructural carbohydrate, NSC)的积累与分配^[36-37]。因此,植物受干扰后功能状态变化通常涉及导水效率、水力安全、碳获取和碳水化合物积累之间的共同调节^[38-39]。近年来,“水力失败-碳收支失衡”耦合作用已成为解释木本植物衰退、恢复和死亡风险的重要理论框架^[32,40]。根系性状在这一过程中同样不可忽视,因为地下器官与植物对土壤资源的探索和获取密切相关,并可能影响整株资源配置方式和恢复潜力^[12,14,41]。

平茬是退化灌木群落经营与恢复实践中常用的人工调控措施^[42-43]。就作用机制而言,平茬并非仅仅意味着地上生物量的减少,还可能通过改变残留地上结构、资源分配格局及处理后更新过程,影响植株阶段性功能恢复^[42-45]。已有研究^[44-45]表明,受扰动植物或群落的恢复过程不仅取决于地上生长的重建,也与地下更新潜力、补偿动态及资源利用策略密切相关;对于固沙灌木而言,冠层去除后的恢复还涉及水力功能重建和 NSC 动员^[43]。因此,平茬效应更适宜置于多维功能性状重组框架下进行理解,而不宜仅依据萌枝数量或生长量变化加以概括^[15,43-46]。

从生态脆弱区植物功能性状研究的总体进展来看,目前仍存在三方面不足。首先,多数研究偏重株高、冠幅、叶面积等易测软性状,对水力安全、NSC 和根系功能等关键“硬性状”关注不足^[1,7]。其次,现有研究多集中于地上器官,对地上-地下器官之间的协同响应及其生态意义认识仍较有限^[12-13]。再次,关于恢复措施的评价往往停留在生长促进或表型改善层面,缺乏从多维功能性状整合角度评价管理措施后植物阶段性功能状态差异的研究^[10,15,47]。尤其是在荒漠-绿洲过渡带这类典型生态脆弱区,不同干扰方式是否会重塑植物多

维功能性状配置,是否伴随水力-碳相关性状及地下根系性状的关联变化,以及何种调控方式与较好的个体功能状态和管理效果相关,仍有待进一步阐明^[17,31]。

基于此,本研究以甘肃民勤荒漠-绿洲过渡带约 50 a 老龄梭梭为对象,设置未平茬、半平茬(数量 50%)、半平茬(高度 50%)和全平茬 4 种处理,比较平茬处理约 2 a 后植株构型性状、水分功能性状、碳获取性状、生长旺季 NSC 含量及细根样段性状的差异,并结合相关性分析、主成分分析和熵权 TOPSIS 法评价不同处理下梭梭多维功能性状的关联特征和综合功能表现。本研究重点回答以下问题:(1)不同平茬方式处理后,老龄梭梭多维功能性状是否表现出差异化配置?(2)平茬处理后,梭梭水分功能、碳获取、NSC 积累和细根样段性状之间是否存在关联变化?(3)哪种平茬方式在本研究观测阶段表现出相对较好的综合功能状态? 研究结果可为荒漠-绿洲过渡带老龄梭梭林平茬管理和阶段性功能评价提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃省武威市民勤县荒漠-绿洲过渡带(38°34'N, 102°59'E, 海拔 1 376 m),地处巴丹吉林沙漠东南缘。该区属典型温带大陆性干旱气候,表现为降水稀少、蒸发强烈和风沙活动频繁。年均降水量约为 113.2 mm,年蒸发量约为 2 604.3 mm,年均气温为 7.7 °C,年日照时间约为 2 799.4 h。冬春季多西北风,是我国北方典型风沙活动区之一。研究区土壤类型主要包括灰棕漠土、盐渍土、草甸土和风沙土,地貌类型以固定和半固定沙丘为主。区域内天然植被和人工植被共同分布,优势灌木主要有梭梭、白刺(*Nitraria tangutorum*)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)等。

1.2 研究方法

在研究区内选择地势平坦、生境相对均一的约 50 a 人工梭梭林分开展平茬试验。处理实施前,调查候选样株的基径、株高、冠幅和枯枝率等基础形态特征,并筛选株型完整、长势一致、无明显病虫害且基础形态相近的个体。随后,在候选样株中随机选取 32 株作为试验样株,并采用随机编号方式分配至未平茬、半平茬(数量 50%)、半平茬(高度 50%)和全平茬 4 个处理,每个处理 8 株。

平茬前,各处理样株在基径、株高、平均冠幅和枯枝率等指标上差异均不显著(附表1,见本刊官网补充材料,下同),表明各处理样株具有较好的初始可比性。平茬处理于2023年实施,至2025年8月开展各项指标测定时已持续约2 a。

具体操作如下。(1)未平茬处理:保持植株原有地上枝条结构不变,作为对照处理。(2)半平茬(数量50%)处理:以单株为操作单位,在保留主干和主要骨干枝的基础上,剪除约50%枝条,优先去除枯死枝、衰老枝、交叉枝、病弱枝及生长势较弱的枝条,并尽量保持剩余枝条在冠层不同方位上的均匀分布。(3)半平茬(高度50%)处理:以处理前单株株高为基准,将地上枝条统一截短至原株高约50%的高度,保留植株基部和中下部枝条结构。(4)全平茬处理:在近地表处去除全部地上枝条,仅保留根颈及地下部分(附图1,见本刊官网补充材料,下同)。

所有平茬操作均在同一时期完成,处理后不额外施肥或灌溉,使各处理植株在相同自然环境下恢复。后续构型性状、水分功能性状、碳获取性状、生长旺季NSC含量和80~90 cm土层细根样段性状测定均基于同一批标准样株开展。需要说明的是,处理前未同步测定NSC储量、木质部解剖结构、根系发育状态和初始水力功能等生理指标,因此本研究主要比较不同平茬处理约2 a后老龄梭梭个体尺度的阶段性功能性状差异。

1.2.1 构型性状测定

于2025年8月中旬植物生长旺季,对各处理样株进行构型性状调查。采用卷尺测定株高(plant height, H_p)及冠幅(东西向和南北向),并取两方向冠幅平均值作为平均冠幅(mean crown width, W_{mc});采用游标卡尺测定基径(basal diameter, D_b);统计各样株枝条总数(total branch number, N_{TB})、活枝数量(number of living branches, N_{LB})和枯枝数量(dead branch number, N_{DB}),并计算枯枝率(dead branch rate, R_{DB}):

$$R_{DB} = \frac{N_{DB}}{N_{TB}} \times 100\% \quad (1)$$

式中: R_{DB} 为枯枝率; N_{DB} 为枯枝数量; N_{TB} 为枝条总数。上述指标均为平茬处理实施约2 a后测得的构型性状指标,用于表征不同平茬处理后梭梭地上构型状态,而不作为处理前样株一致性的判定依据。

1.2.2 叶片水势测定

于2025年8月15—20日晴天分别测定各处理样株的凌晨和正午叶片水势。每个处理选择8株标准样株,在植株冠层中上部选取健康功能枝,采用便携式压力室水势仪PMS 1000(PMS Instrument Company, 美国)测定凌晨水势(predawn water potential, Ψ_{pd})和正午水势(midday water potential, Ψ_{md})。其中,凌晨水势测定时间为04:30—05:30,用于反映植株夜间水分平衡状态;正午水势测定时间为13:00—14:00,用于表征蒸腾高峰期植株水分亏缺程度。

1.2.3 叶片气体交换参数测定

于2025年8月15—20日晴天上午09:00—11:30,在各处理8株标准样株上选择树冠外围受光方向一致、健康且成熟的同化枝进行测定。若同化枝表面附着灰尘,则在原位测量前用干纸巾轻轻擦去表面沙尘。采用便携式光合作用测定系统Li-6400XT(Li-Cor, 美国)的2 cm×3 cm透明叶室测定净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)、气孔导度(stomatal conductance, G_s)和蒸腾速率(transpiration rate, T_r),并按下式计算内在水分利用效率(intrinsic water use efficiency, W_{UEi}):

$$W_{UEi} = \frac{P_n}{G_s} \quad (2)$$

式中: W_{UEi} 为内在水分利用效率; P_n 为净光合速率; G_s 为气孔导度。

测定期间的自然光合有效辐射通常在1 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,确保被测叶片处于光饱和状态。测定时流速为500 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 摩尔分数维持在380~400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,叶室温度维持在(28.0±1.5) °C,叶室内饱和水汽压差为1.52~3.52 kPa。

1.2.4 叶绿素含量测定

于光合参数测定同期,在各处理8株标准样株冠层中部向阳侧选取成熟同化枝测定叶绿素含量。样品采集后置于低温避光条件下保存,并尽快带回实验室测定。称取适量新鲜样品,剪碎后加入80%丙酮充分研磨提取,定容后于避光条件下静置至样品完全褪色。随后离心取上清液,采用分光光度计分别测定提取液在663 nm和645 nm波长下的吸光度,并计算叶绿素a、叶绿素b及总叶绿素含量,结果以 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 鲜质量表示。

$$C_a = \frac{(12.7A_{663} - 2.69A_{645})V}{1\,000m} \quad (3)$$

$$C_b = \frac{(22.9A_{645} - 4.68A_{663})V}{1000m} \quad (4)$$

$$C_T = C_a + C_b \quad (5)$$

式中: C_a 、 C_b 和 C_T 分别为叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量; A_{663} 和 A_{645} 分别为提取液在 663 nm 和 645 nm 波长下的吸光度; V 为提取液总体积; m 为样品鲜质量。

1.2.5 枝条导水率、导水率损失百分比及水力脆弱性参数测定

于 2025 年 8 月中旬, 在各处理 8 株标准样株上采集长度大于 1 m 的健康阳生枝条, 用于测定枝条导水率、导水率损失百分比 (percentage loss of conductivity, P_{LC}) 及水力脆弱性参数。为避免自然导水功能测定与水力脆弱性曲线测定之间相互干扰, 每株样株截取 2 个相近茎段, 其中一个用于自然导水率、冲洗后最大导水率及自然状态下 P_{LC} 计算, 另一个未经加压冲洗的茎段用于水力脆弱性曲线构建和导水率损失 50% 时对应水势 (P_{50}) 估算。

用于自然导水功能测定的枝段两端在水下重新切平后接入导水率测定系统, 并在低压稳定流条件下测定自然导水率 (native hydraulic conductivity, $K_{h,n}$)。在此基础上, 以边材横截面积 (sapwood area, A_s) 和枝段所支持的同化枝面积 (assimilating shoot area, A_l) 分别对导水率进行标准化, 计算边材比导率 (sapwood-specific hydraulic conductivity, K_s) 和叶片比导率 (leaf-specific hydraulic conductivity, K_l):

$$K_s = \frac{K_{h,n}}{A_s} \quad (6)$$

$$K_l = \frac{K_{h,n}}{A_l} \quad (7)$$

式中: K_s 为边材比导率; K_l 为叶片比导率; $K_{h,n}$ 为枝条自然导水率; A_s 为边材横截面积; A_l 为枝段所支持的同化枝面积。由于梭梭叶片退化, 本研究以枝段所支持的同化枝面积代替叶面积进行标准化计算。

在自然导水率测定完成后, 对同一枝段进行加压冲洗以去除木质部栓塞, 并测定冲洗后最大导水率。冲洗液采用过滤 ($<0.20 \mu\text{m}$) 并脱气的 $20 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ KCl 溶液, 冲洗压力为 0.1 MPa, 冲洗时间为 20~30 min。自然状态下 P_{LC} 按下式计算:

$$P_{LC} = \left(1 - \frac{K_{h,n}}{K_{h,\max}}\right) \times 100\% \quad (8)$$

式中: P_{LC} 为自然状态导水率损失百分比; $K_{h,n}$ 为枝条自然导水率; $K_{h,\max}$ 为加压冲洗后最大导水率。

水力脆弱性曲线采用离心法构建。将未经加压冲洗的茎段固定于配备定制“Sperry”转子的高速离心机 (Model 20 K, Cence, 中国) 上, 通过逐步增加转速模拟不同木质部张力。旋转张力梯度设置为 0、0.5、1.0、1.5、2.0、2.5、3.0、3.5、4.0、4.5、5.0 MPa, 每个张力水平下离心 3 min 后取出枝条, 并在水下平衡 5~10 min 后测定其导水率 $K_h(\Psi)$ 。将 0 MPa 张力下测得的导水率定义为初始最大导水率 (initial maximum hydraulic conductivity, $K_{h,0}$), 并按下式计算脆弱性曲线导水率损失百分比 ($P_{LC,vc}$):

$$P_{LC,vc}(\Psi) = \left(1 - \frac{K_h(\Psi)}{K_{h,0}}\right) \times 100\% \quad (9)$$

式中: $P_{LC,vc}(\Psi)$ 为水力脆弱性曲线中水势 (Ψ) 下的导水率损失百分比; $K_h(\Psi)$ 为特定水势下测得的导水率; $K_{h,0}$ 为 0 MPa 张力下测得的初始最大导水率。

随后利用 SigmaPlot 软件 (Systat Software, San Jose, CA, 美国) 中的 sigmoidal 模型拟合水力脆弱性曲线, 计算导水率损失 50% 时对应的水势 (P_{50} , MPa)。水力脆弱性曲线中的 $P_{LC,vc}$ 仅用于 P_{50} 估算, 不作为结果图、相关性分析和综合评价中的 P_{LC} 指标。

1.2.6 膨压丧失点与水力安全边界测定

采用干燥法构建压力-容积 (P - V) 曲线, 并计算膨压丧失点 (turgor loss point, Ψ_{lp})。于黎明前在各处理标准样株上采集健壮末端枝条, 采后立即将枝条基部切口浸入清水中, 并用黑色塑料袋包裹以避免光和减少蒸腾。样品带回实验室后, 在水中重新剪去枝条基部约 2 cm, 随后复水 2 h 使其达到饱和状态。之后剪取约 10 cm 长的小枝, 测定初始鲜质量, 并在缓慢失水过程中交替测定枝条水势和质量; 枝条水势采用 PMS 1000 压力室水势仪测定, 质量采用高精度分析天平 CPA225D (Sartorius Inc., 德国) 测定。样品最终于 70 °C 烘干 48 h 后称取干质量。根据叶片水势与相对含水量关系构建 P - V 曲线, 获得膨压丧失点 (Ψ_{lp}), 水力安全边界 (hydraulic safety margin, H_{SM}) 根据膨压丧失点 (Ψ_{lp}) 与导水率损失 50% 时对应水势 (P_{50}) 之间的差值计算:

$$H_{SM} = \Psi_{lp} - P_{50} \quad (10)$$

式中: H_{SM} 为水力安全边界; Ψ_{lp} 为膨压丧失点; P_{50}

为导水率损失 50% 时对应的水势。

1.2.7 非结构性碳水化合物含量测定

于 2025 年 8 月中旬各生理指标测定完成后,分别采集各处理标准样株的根、茎和叶样品,用于 NSC 含量测定,根样采自样株冠幅投影范围内根际 80~90 cm 土层中的活体细根样段,根径限定为 <2 mm;茎样采自冠层中部向阳侧生长健壮、无明显病虫害的枝条;由于梭梭叶片退化,叶样以当年生健康同化枝代替。样品带回实验室后,先于 105 °C 下杀青 30 min,再于 75 °C 下烘干至恒质量,随后使用球磨仪 TL3000 (Dinghaoyuan, 中国) 将样品研磨成粉末。称取 0.1 g 样品,以 80% 乙醇提取可溶性糖,并采用蒽酮比色法在分光光度计 UV2300 (Jinghua, 中国) 620 nm 波长下测定可溶性糖 (soluble sugar, SS) 含量;提取可溶性糖后的残渣进一步浸提淀粉,并同样采用蒽酮比色法测定淀粉 (starch, ST) 含量。总非结构性碳水化合物含量按下式计算:

$$C_{\text{NSC}} = C_{\text{SS}} + C_{\text{ST}} \quad (11)$$

式中: C_{NSC} 为总非结构性碳水化合物含量; C_{SS} 为可溶性糖含量; C_{ST} 为淀粉含量。由于本研究仅在 2025 年 8 月生长旺季采集一次 NSC 测试样品,所得结果主要反映该时期的碳水化合物积累状态。

1.2.8 细根样段性状测定

2025 年 8 月中旬,在各处理 8 株标准样株根际采集细根样品。采样时,在每株样株冠幅投影范围内选择靠近主根分布区的根际位置,采集 80~90 cm 土层中直径 <2 mm 的活体细根样段。根样带回实验室后,用清水轻轻冲洗去除表面附着土壤,并在体视显微镜下挑选颜色较浅、质地柔韧且无明显腐烂特征的活体细根进行分析。采用根系扫描仪 Epson Expression 12000XL (Epson, 日本) 获取根系图像,利用 WinRHIZO Pro 2019b (Regent Instruments, 加拿大) 分析细根样段总长度 (fine-root segment length, L_{R})。随后将根样于 75 °C 烘干至恒质量后称取根干质量 (root dry mass, M_{RD}),并按下式计算比根长 (specific root length, S_{RL}):

$$S_{\text{RL}} = \frac{L_{\text{R}}}{M_{\text{RD}}} \quad (12)$$

式中: S_{RL} 为比根长; L_{R} 为 80~90 cm 土层所采集活体细根样段总长度; M_{RD} 为对应细根样段干质量。

1.3 数据处理

试验数据经 Microsoft Excel 2019 初步整理,结果以平均值 ± 标准误 (Mean ± SE) 表示。所有统计

分析和图形绘制均在 R 4.3.1 中完成。组间差异检验前,采用 Shapiro-Wilk 检验评价残差正态性,采用 Levene 检验评价方差齐性。对于符合正态性和方差齐性要求的指标,采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 检验不同平茬处理间差异,并采用 Tukey 法进行多重比较;对于不满足参数检验前提的指标,采用 Kruskal-Wallis 非参数检验,并进一步采用 Dunn 法进行事后多重比较,采用 Holm 方法校正 P 。显著性水平设定为 $P < 0.05$ 。采用 Pearson 相关分析评价不同功能性状之间的关联;采用主成分分析 (principal component analysis, PCA) 揭示不同平茬处理下梭梭多维功能性状的整体分异格局,分析前对各指标进行中心化和标准化处理。进一步采用熵权 TOPSIS 法对不同平茬处理下的阶段性综合功能表现进行评价与排序。综合评价指标涵盖地上构型状态、水分输导能力、水力受损程度、水力安全、碳获取、生长旺季 NSC 积累和细根样段性状等功能维度,其中枯枝率和 P_{LC} 为负向指标,其余为正向指标;各指标属性及标准化方式见附表 2。Pearson 相关分析、PCA 和熵权 TOPSIS 评价均基于单株个体观测值开展。数据可视化主要基于 ggplot2、ComplexHeatmap 和 factoextra 等 R 扩展包完成。

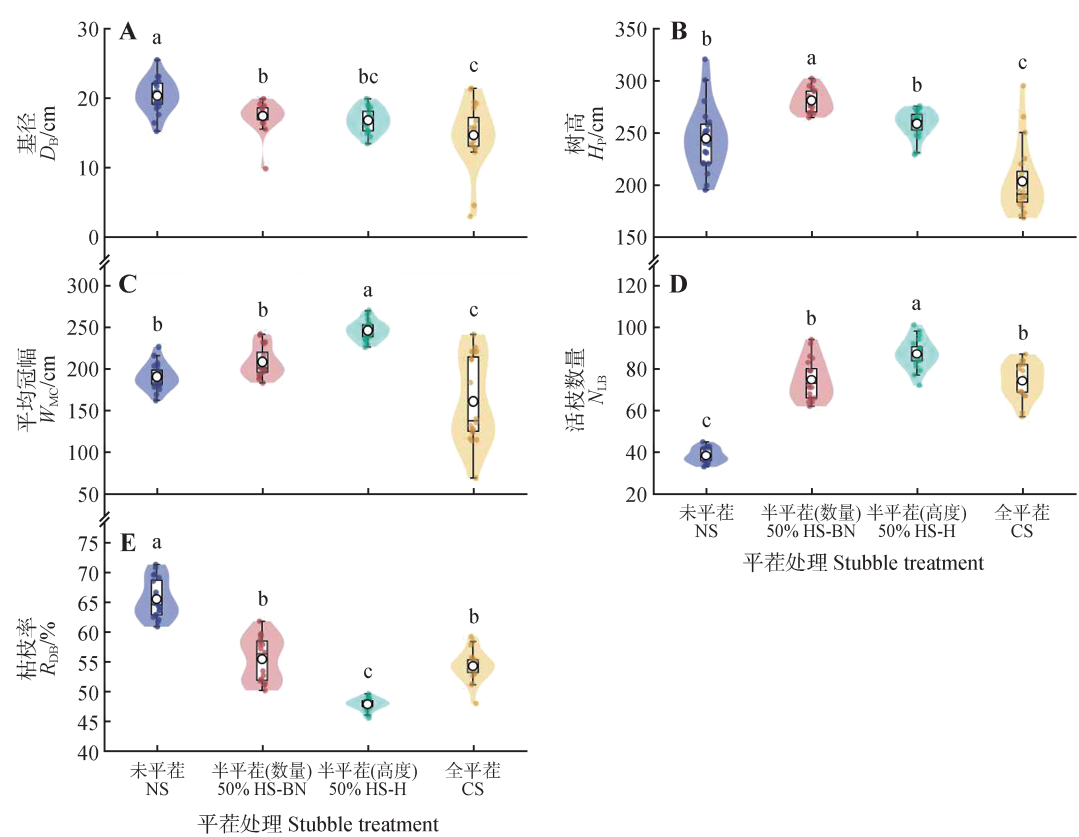
2 结果与分析

2.1 不同平茬方式下梭梭构型性状变化特征

平茬处理约 2 a 后,不同处理下梭梭构型性状表现出显著差异 (图 1)。全平茬处理下基径和株高较低,半平茬 (数量 50%) 处理下株高最高。半平茬 (高度 50%) 处理下平均冠幅和活枝数量均最高,分别为 (246.01 ± 2.59) cm 和 (87.10 ± 1.59) , 且显著高于其余处理 ($P < 0.05$); 其枯枝率最低 (47.97 ± 0.22 %), 显著低于其余处理 ($P < 0.05$)。未平茬处理的活枝数量最低 (38.45 ± 0.77), 枯枝率最高 (65.54 ± 0.73 %); 全平茬处理的平均冠幅最低, 为 (160.47 ± 11.38) cm。各处理相比较,半平茬 (高度 50%) 处理下梭梭地上构型状态方面表现较好。

2.2 不同平茬方式下梭梭导水效率及水力安全特征

平茬处理约 2 a 后,不同处理下梭梭导水效率及水力安全相关性状差异明显 (图 2)。在导水效率方面,半平茬 (高度 50%) 处理的 K_s 和 K_t 均最高, 分别为 $(0.009\ 388 \pm 0.000\ 397)$ $\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ 和 $(0.000\ 826 \pm 0.000\ 016)$ $\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$, 显著高于



A~E 分别代表基径(D_B)、株高(H_P)、平均冠幅(W_{MC})、活枝数量(N_{LB})和枯枝率(R_{DB})。NS、50% HS-BN、50% HS-H 和 CS 分别表示未平茬、半平茬(数量 50%)、半平茬(高度 50%)和全平茬。数据为平均值 $\pm$ 标准误($n=8$)。不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。
A~E represented basal diameter(D_B), plant height(H_P), mean crown width(W_{MC}), number of living branches(N_{LB}), and dead branch rate (R_{DB}), respectively. NS, 50% HS-BN, 50% HS-H and CS represented no stubble, half stubble by branch number (50%), half stubble by height (50%) and complete stubble, respectively. Data were mean $\pm$ SE($n=8$). Different lowercase letters indicated significant differences among treatments ($P<0.05$).

图1 不同平茬方式下梭梭构型性状差异

Fig.1 Differences in architectural traits of *H. ammodendron* under different stubble treatments

其余处理($P<0.05$);未平茬处理的 K_s 最低,仅为 $(0.000\ 330\pm0.000\ 011)\text{ kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$ 。

叶片水势在不同平茬方式下也表现出显著差异。半平茬(高度 50%)处理的 Ψ_{pd} 和 Ψ_{md} 均最高,分别为 $(-3.244\pm0.106)\text{ MPa}$ 和 $(-4.641\pm0.063)\text{ MPa}$;未平茬处理的 Ψ_{pd} 和 Ψ_{md} 最低,分别为 $(-4.739\pm0.096)\text{ MPa}$ 和 $(-7.297\pm0.057)\text{ MPa}$ 。半平茬(高度 50%)处理下 P_{LC} 最低,为 $(33.00\pm0.66)\%$,显著低于其余处理($P<0.05$);未平茬和全平茬处理的 P_{LC} 分别为 $(86.00\pm0.73)\%$ 和 $(85.92\pm0.99)\%$,二者差异不显著。 H_{SM} 在 2 种半平茬处理中较高,其中半平茬(高度 50%)处理的 H_{SM} 为 $(2.80\pm0.17)\text{ MPa}$,显著高于未平茬和全平茬处理($P<0.05$)。

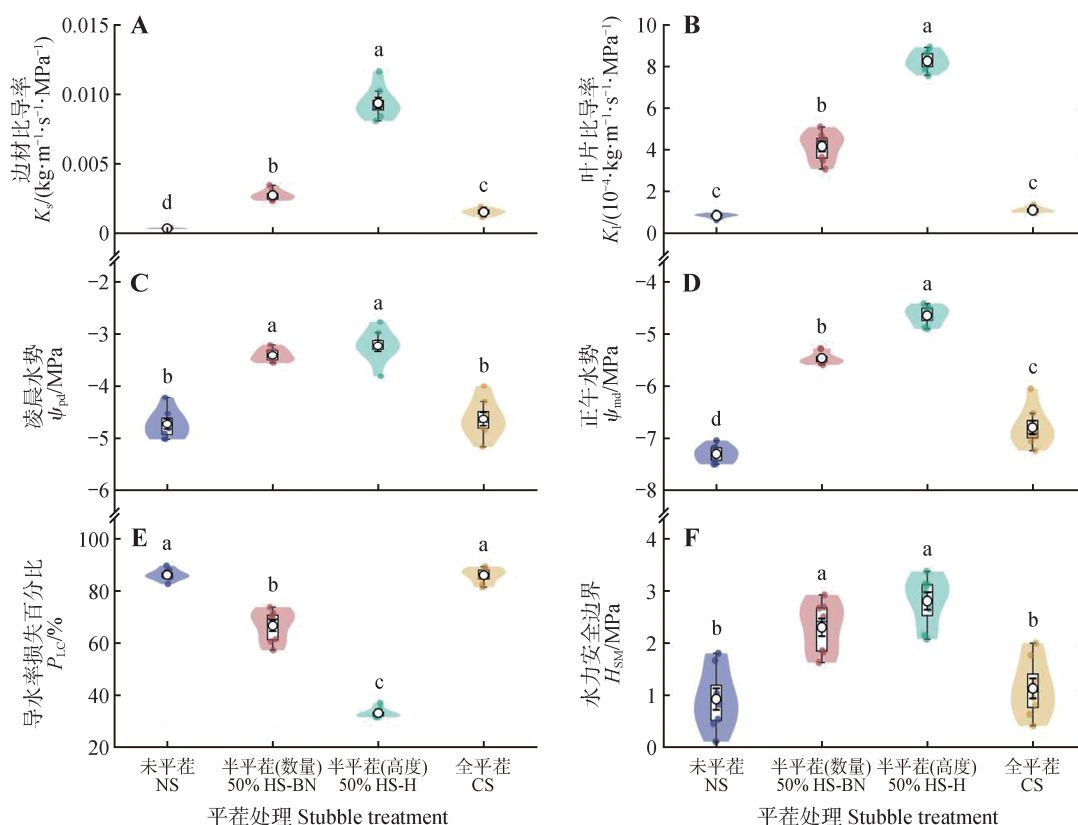
2.3 不同平茬方式下梭梭碳获取性状变化

不同平茬方式对梭梭碳获取性状的影响较为明显(图 3)。半平茬(数量 50%)处理的 P_n 最高,为

$(16.53\pm0.29)\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,显著高于其余处理($P<0.05$);未平茬、半平茬(高度 50%)和全平茬处理之间差异不显著。 G_s 以半平茬(高度 50%)处理最高,为 $(0.038\ 2\pm0.000\ 4)\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,显著高于其余处理($P<0.05$);未平茬和全平茬处理较低,且二者差异不显著。2 种半平茬处理的 T_r 均显著高于未平茬和全平茬处理,其中半平茬(数量 50%)处理最高,为 $(1.440\pm0.011)\text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。 W_{UEi} 在未平茬和全平茬处理中较高,半平茬(高度 50%)处理最低。叶绿素(Chl)含量在半平茬(高度 50%)处理中最高,为 $(1.017\pm0.018)\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,显著高于其余处理($P<0.05$)。

2.4 不同平茬方式下梭梭生长旺季 NSC 含量及地下功能性状变化

不同平茬处理后,梭梭根、茎和同化枝 NSC 含量表现出一定差异(图 4)。总体上,半平茬(高度



A~F 分别代表边材比导率(K_s)、叶片比导率(K_l)、凌晨水势(Ψ_{pd})、正午水势(Ψ_{md})、导水率损失百分比(P_{LC})和水力安全边界(H_{SM})。NS、50% HS-BN、50% HS-H 和 CS 分别表示未平茬、半平茬(数量 50%)、半平茬(高度 50%)和全平茬。数据为平均值 $\pm$ 标准误($n=8$)。不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

A~F represented sapwood-specific hydraulic conductivity (K_s), leaf-specific hydraulic conductivity (K_l), predawn water potential (Ψ_{pd}), midday water potential (Ψ_{md}), percentage loss of conductivity (P_{LC}) and hydraulic safety margin (H_{SM}), respectively. NS, 50% HS-BN, 50% HS-H and CS represented no stubble, half stubble by branch number (50%), half stubble by height (50%) and complete stubble, respectively. Data were mean $\pm$ SE ($n=8$). Different lowercase letters indicated significant differences among treatments ($P<0.05$).

图 2 不同平茬方式下梭梭导水效率及水力安全相关性状差异

Fig.2 Differences in hydraulic efficiency- and hydraulic safety-related traits of *H. ammodendron* under different stubble treatments

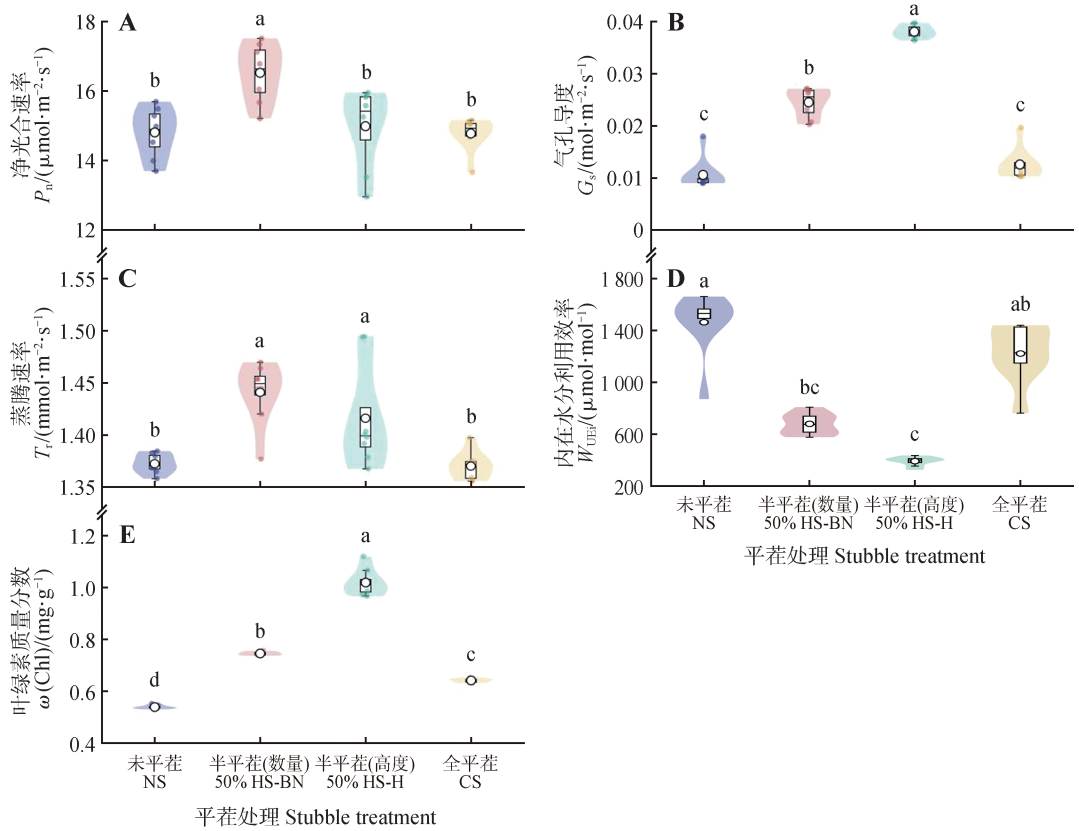
50%)处理的各器官 NSC 含量较高,其中根 NSC 含量最高,为(10.55 $\pm$ 0.47)%,显著高于其余处理($P<0.05$);未平茬处理根 NSC 含量最低,为(6.79 $\pm$ 0.28)%。茎和叶 NSC 含量也均以半平茬(高度 50%)处理较高,分别为(11.06 $\pm$ 0.61)%和(10.18 $\pm$ 0.61)%,且均显著高于未平茬处理($P<0.05$)。

半平茬(数量 50%)处理的细根样段总长度最大,为(131.3 $\pm$ 8.0)mm,显著高于全平茬处理($P<0.05$);根干质量在各处理间差异不显著($P>0.05$)。比根长以半平茬(数量 50%)处理最高,显著高于半平茬(高度 50%)处理。总体来看,半平茬(高度 50%)处理在生长旺季 NSC 积累方面表现较高,而半平茬(数量 50%)处理在细根样段长度和比根长

方面具有一定优势。

2.5 梭梭多维功能性状协同关系

相关性分析显示,梭梭构型性状、水分功能性状、碳获取性状、生长旺季 NSC 含量和细根样段性状之间存在一定关联(附图 2)。PCA 结果进一步显示,不同平茬处理在多维功能性状组合上存在分异(图 5)。半平茬(高度 50%)处理主要分布于 PC1 负轴方向,与导水效率、水力安全、叶绿素含量和 NSC 积累等性状关系较密切;半平茬(数量 50%)处理偏向 PC2 正轴方向,与净光合速率和细根样段总长度等性状关系较密切;未平茬和全平茬处理主要分布于 PC1 正轴方向,与较高的枯枝率和导水率损失百分比等指标相对应。



A~E 分别代表净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、内在水分利用效率(W_{UEi})和叶绿素质量分数($\omega(\text{Chl})$)。NS、50% HS-BN、50% HS-H 和 CS 分别表示未平茬、半平茬(数量 50%)、半平茬(高度 50%)和全平茬。数据为平均值 $\pm$ 标准误($n=8$)。不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

A~E represented net photosynthetic rate(P_n), stomatal conductance(G_s), transpiration rate(T_r), intrinsic water use efficiency(W_{UEi}) and chlorophyll mass fraction($\omega(\text{Chl})$), respectively. NS, 50% HS-BN, 50% HS-H and CS represented no stubble, half stubble by branch number(50%), half stubble by height(50%) and complete stubble, respectively. Data were mean $\pm$ SE($n=8$). Different lowercase letters indicated significant differences among treatments($P<0.05$).

图3 不同平茬方式下梭梭碳获取性状差异

Fig.3 Differences in carbon acquisition traits of *H. ammodendron* under different stubble treatments

2.6 不同平茬方式下梭梭综合功能表现评价

熵权TOPSIS综合评价结果显示,不同平茬方式下梭梭阶段性综合功能表现存在明显差异(图6)。各处理综合得分由高到低依次为半平茬(高度50%)(0.658)>半平茬(数量50%)(0.571)>全平茬(0.254)>未平茬(0.175)。综合评价结果表明,在本研究观测阶段,2种半平茬处理的综合功能表现整体优于未平茬和全平茬处理。

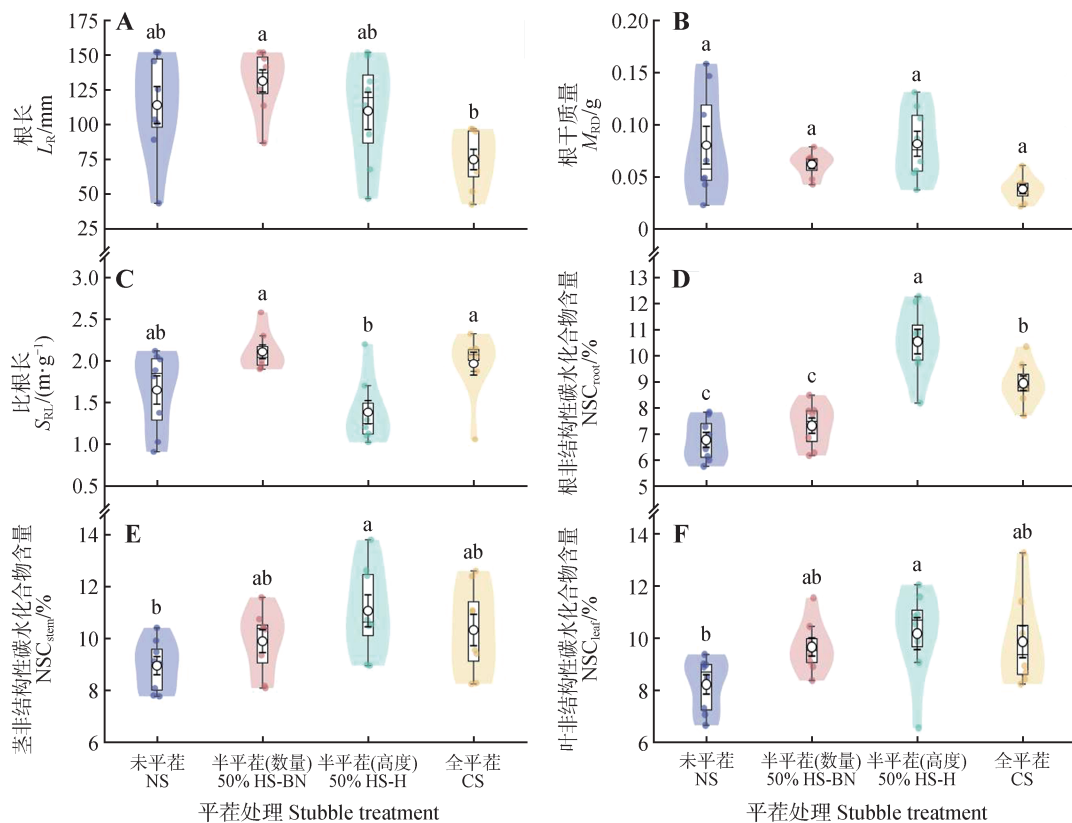
3 讨论

3.1 平茬处理后梭梭多维功能性状整体变化

本研究表明,不同平茬方式处理约2 a后,老龄梭梭在构型性状、水力功能、碳获取、生长旺季NSC含量和细根样段性状方面均表现出明显差异。与未平茬和全平茬处理相比,2种半平茬处理

的梭梭总体表现出较好的构型和功能维持状态,说明适度保留部分地上结构可能更有利于老龄梭梭在平茬后维持水分运输、碳输入和组织更新之间的平衡^[15,42-43]。这一结果也说明,平茬处理后的植株恢复并不只是地上枝条数量或冠层形态的变化,还涉及构型、水力、碳代谢和细根样段性状等多个功能维度的协同响应^[7-8,11]。

从构型性状看,半平茬(高度50%)处理具有较高的平均冠幅和活枝数量,同时枯枝率较低,表明其在处理后2 a内形成了相对较好的地上结构状态。相比之下,全平茬虽然能够刺激萌枝更新,但地上结构重建程度和水力功能表现均未持续占优,说明强度过高的地上部去除可能增加恢复初期的资源重建压力^[43]。未平茬处理则表现出较高枯枝率和较弱水力功能状态,提示老龄梭梭若长



A~F 分别代表 80~90 cm 土层细根样段总长度(L_R)、根干质量(M_{RD})、比根长(S_{RL})、根非结构性碳水化合物含量(NSC_{root})、茎和叶(同化枝) NSC 含量(NSC_{stem} 、 NSC_{leaf})。NS、50% HS-BN、50% HS-H 和 CS 分别表示未平茬、半平茬(数量 50%)、半平茬(高度 50%)和全平茬。数据为平均值 $\pm$ 标准误($n=8$)。不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

A~F represented fine-root segment length (L_R) in the 80–90 cm soil layer, root dry mass (M_{RD}), specific root length (S_{RL}), root NSC content (NSC_{root}), stem and leaf (assimilating-shoot) NSC content (NSC_{stem} , NSC_{leaf}), respectively. NS, 50% HS-BN, 50% HS-H and CS represented no stubble, half stubble by branch number (50%), half stubble by height (50%) and complete stubble, respectively. Data were mean $\pm$ SE ($n=8$). Different lowercase letters indicated significant differences among treatments ($P<0.05$).

图 4 不同平茬方式下梭梭 80~90 cm 土层细根样段性状及生长旺季 NSC 含量差异

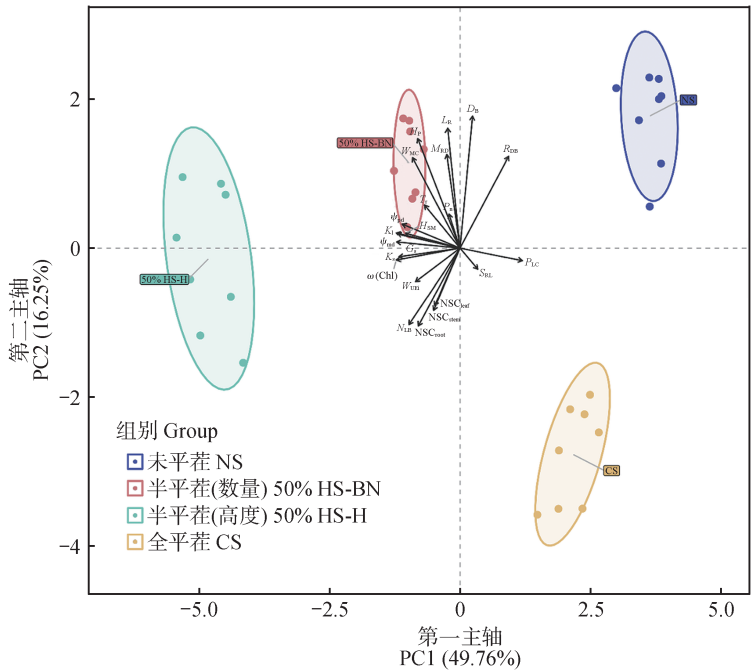
Fig.4 Differences in fine-root segment traits from the 80–90 cm soil layer and growing-season NSC contents of *H. ammodendron* under different stubble treatments

期不进行更新调控,可能面临枝条老化、导水受损和功能衰退风险^[24,29]。

因此,在本研究中,平茬处理后的阶段性功能表现并未随地上部去除强度增加而持续提高,而是表现出与残留地上结构、水力功能维持、碳水化合物积累及地下资源获取特征相关的多维差异。类似地,已有研究^[44-46]表明,受扰动生态系统的恢复过程往往受到更新潜力、补偿动态和资源利用策略等多方面因素共同影响。在本研究条件下,半平茬处理,尤其是半平茬(高度 50%)处理,与较好的阶段性功能状态相关。这一结果提示,平茬处理后老龄梭梭个体功能性状配置可能发生差异化变化,但仍需结合处理强度、植株年龄和立地水分条件综合判断^[42,47-48]。

3.2 不同平茬处理后梭梭导水效率与水力安全状态差异

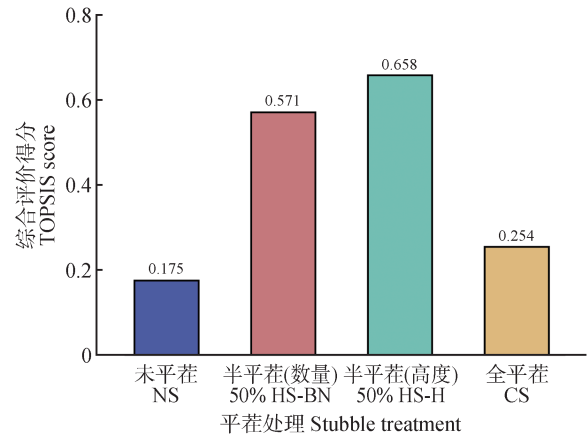
在本研究中,半平茬(高度 50%)处理下梭梭表现出较高的 K_s 和 K_l 、较低的 P_{LC} 及较大的 H_{SM} ;半平茬(数量 50%)处理下这些指标总体优于未平茬和全平茬处理。这表明,半平茬处理与较好的导水效率、较低的导水受损程度和较大的 H_{SM} 相关,提示适度保留地上结构可能有利于维持老龄梭梭存活功能枝的水力状态^[33,35]。已有研究^[34,40]指出,干旱条件下木本植物的水力状态需要从“导水效率-导水受损-水力安全”3 个维度综合评价,单一指标不足以准确反映其真实运行状态。其中, K_s 和 K_l 表征水分输送能力, P_{LC} 反映当前木质部功能受损程度,而 H_{SM} 表征膨压丧失阈值与 50% 导水损



点表示单株观测值,椭圆表示不同处理组的95%置信椭圆,箭头表示各性状在主成分空间中的载荷方向。NS、50% HS-BN、50% HS-H 和 CS 分别表示未平茬、半平茬(数量50%)、半平茬(高度50%)和全平茬。
Points represented individual observations, ellipses represented 95% confidence ellipses for different treatment groups, and arrows indicated the loading directions of traits in the principal component space. NS, 50% HS-BN, 50% HS-H and CS represented no stubble, half stubble by branch number(50%), half stubble by height(50%) and complete stubble, respectively.

图5 不同平茬方式下梭梭多维功能性状主成分分析

Fig.5 Principal component analysis of multidimensional functional traits of *H. ammodendron* under different stubble treatments



柱上数值表示各处理综合评价得分。NS、50% HS-BN、50% HS-H 和 CS 分别表示未平茬、半平茬(数量50%)、半平茬(高度50%)和全平茬。
Values above bars indicated comprehensive evaluation scores. NS, 50% HS-BN, 50% HS-H and CS represented no stubble, half stubble by branch number(50%), half stubble by height(50%) and complete stubble, respectively.

图6 不同平茬方式下梭梭综合功能表现评价

Fig.6 Comprehensive evaluation of functional performance of *H. ammodendron* under different stubble treatments

失阈值之间的生理安全间隔^[21,35]。本研究中,2种半平茬处理表现出较高 K_s 、 K_t 、较低 P_{LC} 和较大 H_{SM} ,说明其在处理后约2 a的观测阶段呈现出相对协调的水力功能组合^[31,33]。这种变化可能与平茬后地上需水负载下降及枝叶-边材关系重构有关。平茬减少了原有枝叶体系,可能降低地上蒸腾负荷和剩余导水组织的运行压力,从而与较高的凌晨和正午水势有关;同时,适度保留部分枝条和同化枝结构,有助于维持导水连续性和碳输入能力^[42-43,45]。这在一定程度上解释了半平茬处理较全平茬处理更易同时维持较高导水效率和较低水力风险。已有研究^[25,43,46]表明,冠层去除后的恢复过程不仅取决于蒸腾负荷下降,还取决于输水能力、同化能力和后续组织修复潜力。
值得注意的是,未平茬处理表现出较低的 Ψ_{md} 、较高的 P_{LC} 和较小的 H_{SM} ,说明未平茬老龄梭梭的存活功能枝已处于严重水力受损和较高水分亏缺风险状态。已有关于梭梭的研究^[49]表明,干旱胁迫下梭梭的水力性状调整与NSC动态密切相关,说明水力功能和碳代谢过程共同参与梭梭对

水分胁迫的响应;地下水埋深变化也会显著影响幼龄梭梭的水分状态、光合过程和功能性状^[50]。因此,未平茬处理较高 P_{LC} 不应被解释为正常水力状态,而更应视为老龄植株枝条功能衰退和水力风险累积的表现。

然而,较高 P_{LC} 并不意味着整株植株立即死亡。本研究结果中的 P_{LC} 主要反映测定枝段相对于最大导水能力的相对导水功能损失,而 P_{LC} 与木本植物死亡之间并不存在适用于所有物种和所有生境的固定阈值。已有研究表明,约 80% 导水率丧失可作为部分木本植物死亡风险显著升高的重要阈值,但该阈值更多代表死亡概率增加,而非植株立即死亡^[51-52];不同物种发生水力死亡时对应的导水功能损失阈值也可在 64%~93% 变化^[53]。同时,已有研究^[54]报道梭梭的 P_{50} 和 P_{88} 分别可达 -4.15 MPa 和 -7.28 MPa,与本研究未平茬处理的 Ψ_{md} 水平较为接近。因此,本研究中未平茬处理较高 P_{LC} 更应理解为老龄未平茬个体存活枝条已处于严重水力受损和较高水力风险状态,而不代表其已经完全丧失生理活性。

本研究中水力测定、气体交换和 NSC 测定均基于仍具有生理活性的存活枝条或同化枝开展,因而未平茬处理仍表现出一定净光合速率。从光合参数本身看,未平茬处理 P_n 为 $14.81 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,并非异常偏高值。已有不同林龄梭梭光合特性研究^[51]表明,梭梭在荒漠环境中仍可维持一定光合潜力;民勤绿洲-荒漠过渡带梭梭光合特性和不同土壤水分条件下梭梭冠层与叶片气体交换研究^[28-29]也表明,梭梭光合过程会随生境和水分条件发生明显调节。此外,作为 C_4 荒漠植物,梭梭在干旱胁迫下仍具有一定光合调节能力^[55]。因此,未平茬处理高 P_{LC} 与一定 P_n 并存,可能反映老龄个体内部枝条功能状态存在异质性,以及局部存活同化枝在高水力风险背景下仍维持有限碳获取能力。由于本研究并未直接测定栓塞修复过程、木质部解剖结构或枝条内栓塞空间分布,相关机制仍需通过木质部解剖观察、连续水力监测、栓塞可视化 and 复水过程测定进一步验证。

此外, W_{UEi} 在不同处理间表现出与气孔导度相反的变化趋势。未平茬和全平茬处理的 W_{UEi} 较高,主要与其较低的气孔导度有关,说明这 2 种处理下植株可能处于较保守的气孔调节状态。然而,较高的 W_{UEi} 并不代表整体恢复状态更优,因为其同时

伴随着较低的气孔开放程度和较弱的水分交换能力。相比之下,半平茬处理,尤其是半平茬(高度 50%)处理虽然 W_{UEi} 相对较低,但其较高的 G_s 、 T_r 和 Chl 含量表明植株光合器官活性和水分运输过程更为活跃。因此, W_{UEi} 变化应结合 P_n 、 G_s 、 T_r 和 Chl 含量等指标综合解释,而不宜作为单一正向恢复指标。

3.3 碳获取、NSC 积累与细根样段性状关联变化

本研究发现,半平茬(数量 50%)处理的 P_n 最高,而半平茬(高度 50%)处理在 G_s 和 Chl 含量及根、茎和同化枝生长旺季 NSC 含量方面总体较高,表明不同平茬处理后梭梭碳获取相关性状和器官碳水化合物积累状态存在差异。半平茬(数量 50%)处理更偏向于较高的即时碳同化速率,而半平茬(高度 50%)处理则表现出较高的 Chl 含量、气孔开放程度和生长旺季 NSC 积累。已有研究^[32,36-37]表明,在干旱胁迫、扰动恢复和木本植物再生过程中,碳输入、碳水化合物积累与水力功能之间存在密切联系。本研究中,2 种半平茬处理同时表现出较高的导水效率、较低的 P_{LC} 和较高的生长旺季 NSC 含量,提示水力状态、碳获取和器官碳水化合物积累之间可能存在关联变化^[32,36]。

需要指出的是,NSC 含量在多年生木本植物中具有明显季节动态,通常受到物候阶段、光合产物输入、呼吸消耗、组织更新和器官间再分配等过程共同影响^[36-37]。NSC 不仅是植物体内重要的碳水化合物组分,还与渗透调节、呼吸维持和新组织形成等过程有关^[38-39]。因此,本研究于 8 月生长旺季测得的 NSC 含量主要反映平茬处理约 2 a 后梭梭在该时期的器官碳水化合物积累状态,不宜直接外推为全年尺度上的稳定碳储备能力。后续研究仍需结合萌芽期、生长旺盛期和生长末期等多时期连续采样,进一步明确平茬处理后 NSC 动态分配及其与水力功能变化之间的关系。

地下功能性状的变化进一步表明,不同平茬处理后梭梭地上功能状态可能与较深土层局部根系形态特征存在一定关联。由于梭梭为典型深根性荒漠灌木,本研究采集 80~90 cm 土层活体细根样段,以反映较深土层局部根系形态特征。半平茬(数量 50%)处理在该土层具有较高的细根样段总长度和比根长,而根干质量在不同处理间差异不显著,说明其细根响应主要体现在未明显增加细根干物质投入的前提下,通过增加单位生物量

对应的细根长度提高局部资源探索效率,表现出相对偏向资源获取的根系形态特征^[12,14,41]。较高的比根长通常意味着植物能够以较低的生物量投入形成较大的吸收界面,从而增强对局部水分和养分的利用潜力^[12,41]。

相比之下,半平茬(高度 50%)处理虽然比根长不占优势,但其根、茎和同化枝 NSC 含量较高,同时具有较好的导水效率和 H_{SM} ,可能表明其更偏向于维持水力功能和生长旺季碳水化合物积累状态。因此,2 种半平茬处理可能分别体现了较深土层局部细根获取效率提升与当季碳水化合物积累增强的差异化配置路径,反映出获取型根系形态特征与 NSC 积累状态之间的阶段性权衡,而非单一方向上的优劣差异^[32,36-37]。本研究未开展多土层分层采样,也未测定根深、根长密度、根系拓扑结构或菌根侵染率,因此关于细根样段性状的解释仍需限定在采样土层和样段尺度,相关结果不能代表梭梭完整根系系统的空间拓展能力或整体资源获取策略,而更适合解释为地上功能性状、生长旺季 NSC 含量与 80~90 cm 土层细根样段性状之间的关联变化^[12,14]。

3.4 不同平茬方式下梭梭综合功能表现及管理启示

综合地上构型状态、水分功能性状、碳获取、生长旺季 NSC 含量和细根样段性状可以看出,不同平茬处理后梭梭表现出差异化的功能组合。未平茬处理保留了原有地上结构,但老化枝条负担较大,表现为导水效率低、 P_{LC} 高、 H_{SM} 小、活枝数量少和枯枝率高,说明其存活功能枝处于较高水力风险和较弱功能维持状态^[24,29]。全平茬处理虽然去除了大量地上枝条,但由于地上同化枝结构损失较大,导水效率和碳获取状态并未表现出明显优势,提示强度过高的地上部去除可能增加处理后阶段性功能重建压力^[42-43,46]。

相比之下,2 种半平茬处理整体表现较好,但功能组合有所差异。半平茬(数量 50%)处理在净光合速率、根长和比根长方面具有一定优势,可能表现出相对偏向资源获取的阶段性特征;半平茬(高度 50%)处理则在导水效率、 H_{SM} 、叶绿素含量和生长旺季 NSC 含量方面表现较好,可能对应相对偏向水力维持和碳水化合物积累的功能组合。在本研究指标体系和观测条件下,半平茬(高度 50%)处理综合得分最高,其次为半平茬(数量

50%),说明 2 种适度平茬处理整体功能表现优于未平茬和全平茬处理。

总体而言,平茬处理后的功能表现不宜仅依据单一光合、生长或构型指标判断,而应结合构型、水力维持、碳获取、生长旺季 NSC 含量和地下功能性状进行综合评价^[10,47]。在本研究条件下,半平茬(高度 50%)处理与较好的构型恢复、水力维持、生长旺季 NSC 积累和综合功能表现相关,可作为老龄梭梭林平茬复壮管理的优先参考方式^[26,30,43]。但需要强调的是,该结论主要基于约 50 a 老龄梭梭和平茬处理约 2 a 后的单一生长季观测,更多反映个体尺度的阶段性功能状态。由于不同林龄、立地条件和恢复年限下梭梭功能性状响应可能存在差异,且本研究地下性状测定仅限于 80~90 cm 土层活体细根样段,因此其在长期群落恢复和不同经营情景中的适用性仍需进一步验证。未来研究可结合多年份连续监测、群落尺度调查、多土层根系测定和多季节 NSC 动态分析,进一步评估不同平茬方式对老龄梭梭林恢复过程的长期影响。

4 结论

本研究以荒漠-绿洲过渡带约 50 a 老龄梭梭为对象,比较了未平茬、半平茬(数量 50%)、半平茬(高度 50%)和全平茬 4 种处理约 2 a 后构型性状、水分功能性状、碳获取性状、生长旺季 NSC 含量及 80~90 cm 土层细根样段性状的差异。结果表明,不同平茬处理后梭梭多维功能性状表现出差异化配置。与未平茬和全平茬处理相比,2 种半平茬处理整体表现出较好的地上构型状态和功能维持特征。其中,半平茬(高度 50%)处理在平均冠幅、活枝数量、水分输导能力、 H_{SM} 、叶绿素含量和生长旺季器官 NSC 含量方面表现较优,熵权 TOPSIS 综合得分最高;半平茬(数量 50%)处理则在净光合速率、80~90 cm 土层根长和比根长方面具有一定优势。综合来看,在本研究约 50 a 老龄梭梭和平茬处理约 2 a 的观测条件下,半平茬(高度 50%)可作为荒漠-绿洲过渡带老龄梭梭林平茬管理的阶段性参考。本研究结果主要反映个体尺度的阶段性功能状态,长期群落恢复效应仍需进一步验证。

参 考 文 献

- [1] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits:

- revisiting the Holy Grail[J]. *Functional Ecology*, 2002, 16(5):545-556.
- [2] McGill B J, Enquist B J, Weiher E, *et al.* Rebuilding community ecology from functional traits[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(4):178-185.
- [3] Berdugo M, Delgado-Baquerizo M, Soliveres S, *et al.* Global ecosystem thresholds driven by aridity[J]. *Science*, 2020, 367(6479):787-790.
- [4] Gazol A, Pizarro M, Hammond W M, *et al.* Droughts preceding tree mortality events have increased in duration and intensity, especially in dry biomes[J]. *Nature Communications*, 2025, 16:5779.
- [5] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, *et al.* The global spectrum of plant form and function[J]. *Nature*, 2016, 529(7585):167-171.
- [6] Funk J L, Larson J E, Ames G M, *et al.* Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes[J]. *Biological Reviews*, 2017, 92(2):1156-1173.
- [7] Violle C, Navas M L, Vile D, *et al.* Let the concept of trait be functional![J]. *Oikos*, 2007, 116(5):882-892.
- [8] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto[J]. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2):275-301.
- [9] He N P, Liu C C, Piao S L, *et al.* Ecosystem traits linking functional traits to macroecology[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2019, 34(3):200-210.
- [10] Luo W T, Shi Y, Wilkins K, *et al.* Plant traits modulate grassland stability during drought and post-drought periods[J]. *Functional Ecology*, 2023, 37(10):2611-2620.
- [11] Wright I J, Reich P B, Westoby M, *et al.* The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, 428(6985):821-827.
- [12] Carmona C P, Bueno C G, Toussaint A, *et al.* Fine-root traits in the global spectrum of plant form and function[J]. *Nature*, 2021, 597(7878):683-687.
- [13] Freschet G T, Roumet C, Comas L H, *et al.* Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: current understanding, pitfalls and future research needs[J]. *New Phytologist*, 2021, 232(3):1123-1158.
- [14] Lozano Y M, Aguilar-Trigueros C A, Flaig I C, *et al.* Root trait responses to drought are more heterogeneous than leaf trait responses[J]. *Functional Ecology*, 2020, 34(11):2224-2235.
- [15] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, *et al.* The global spectrum of plant form and function: enhanced species-level trait dataset[J]. *Scientific Data*, 2022, 9:755.
- [16] Beccari E, Carmona C P. Aboveground and belowground sizes are aligned in the unified spectrum of plant form and function[J]. *Nature Communications*, 2024, 15:9199.
- [17] 王飞, 郭树江, 樊宝丽, 等. 民勤绿洲—荒漠过渡带植物叶性状的研究[J]. *植物研究*, 2022, 42(1):71-80.
Wang Fei, Guo Shujiang, Fan Baoli, *et al.* Plant leaf traits in Minqin oasis-desert transition zone[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2022, 42(1):71-80.
- [18] 赵昌丽, 周立威, 周可柔, 等. 铃铛刺叶性状居群变异及其与环境因子的相关性[J]. *植物研究*, 2025, 45(2):277-286.
Zhao Changli, Zhou Liwei, Zhou Kerou, *et al.* Population variation of leaf traits and its correlation with environmental factors of *Caragana halodendron* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2025, 45(2):277-286.
- [19] Maestre F T, Eldridge D J, Soliveres S, *et al.* Structure and functioning of dryland ecosystems in a changing world[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2016, 47:215-237.
- [20] Hisano M, Ghazoul J, Chen X L, *et al.* Functional diversity enhances dryland forest productivity under long-term climate change[J]. *Science Advances*, 2024, 10(17):eadn4152.
- [21] Choat B, Jansen S, Brodribb T J, *et al.* Global convergence in the vulnerability of forests to drought[J]. *Nature*, 2012, 491(7426):752-755.
- [22] 杨立学, 刘士林, 付瀚萱, 等. 植被控制对人工更新紫椴幼树根系性状的影响[J]. *植物研究*, 2024, 44(2):267-278.
Yang Lixue, Liu Shilin, Fu Hanxuan, *et al.* Effects of vegetation control on root traits of artificial regeneration of *Tilia amurensis* saplings [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2024, 44(2):267-278.
- [23] 杜华栋, 范鹏辉, 毕银丽, 等. 干旱砾漠区不同地貌单元植物群落特征及其与环境因子的关系[J]. *植物研究*, 2024, 44(3):459-469.
Du Huadong, Fan Penghui, Bi Yinli, *et al.* Plant community characteristics and their relationship with environmental factors in different geomorphic units in arid gravel desert [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2024, 44(3):459-469.
- [24] 李志波, 李平衡, 王权, 等. 梭梭和多枝怪柳的末端小枝异速生长特征研究[J]. *植物研究*, 2013, 33(3):274-281, 286.
Li Zhibo, Li Pingheng, Wang Quan, *et al.* Allometric characteristics of terminal twigs of *Tamarix ramosissima* and *Haloxylon ammodendron* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2013, 33(3):274-281, 286.

- [25] 李宁, 周海, 任珩, 等. 不同地下水位处梭梭(*Haloxylon ammodendron*)水分来源特征[J]. 中国沙漠, 2021, 41(4): 79-86.
- Li Ning, Zhou Hai, Ren Heng, *et al.* Water sources of *Haloxylon ammodendron* under different groundwater depths [J]. Journal of Desert Research, 2021, 41(4): 79-86.
- [26] 王子婷, 刘继亮, 罗永忠, 等. 荒漠绿洲过渡带梭梭(*Haloxylon ammodendron*)林建植对表层土壤碳氮磷化学计量特征及储量的长期影响[J]. 中国沙漠, 2025, 45(5): 241-252.
- Wang Ziting, Liu Jiliang, Luo Yongzhong, *et al.* Long-term effects of *Haloxylon ammodendron* plantations on topsoil carbon, nitrogen, phosphorus stoichiometry and stocks in the desert-oasis ecotone [J]. Journal of Desert Research, 2025, 45(5): 241-252.
- [27] 罗青红, 宁虎森, 陈启民. 人工梭梭(*Haloxylon ammodendron*)林固沙过程中植被与土壤耦合关系[J]. 中国沙漠, 2018, 38(4): 780-790.
- Luo Qinghong, Ning Husen, Chen Qimin. Relation between vegetation and soil of *Haloxylon ammodendron* plantation in the process of sand-fixation [J]. Journal of Desert Research, 2018, 38(4): 780-790.
- [28] 赵长明, 魏小平, 尉秋实, 等. 民勤绿洲荒漠过渡带植物白刺和梭梭光合特性[J]. 生态学报, 2005, 25(8): 1908-1913.
- Zhao Changming, Wei Xiaoping, Yu Qiushi, *et al.* Photosynthetic characteristics of *Nitraria tangutorum* and *Haloxylon ammodendron* in the ecotone between oasis and desert in Minqin, Region, Country [J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(8): 1908-1913.
- [29] 高松, 苏培玺, 严巧娣. 荒漠植物梭梭群体和叶片水平气体交换对不同土壤水分的响应[J]. 中国科学: 生命科学, 2011, 41(3): 226-237.
- Gao Song, Su Peixi, Yan Qiaodi. Canopy and leaf gas exchange of *Haloxylon ammodendron* under different soil moisture regimes [J]. Scientia Sinica: Vitae, 2011, 41(3): 226-237.
- [30] 田媛, 唐立松, 乔瑞平. 梭梭幼苗个体生长规律与死亡率关系研究[J]. 植物研究, 2016, 36(1): 84-89.
- Tian Yuan, Tang Lisong, Qiao Ruiping. Relationships between the mortality and morphoallaxis of *Haloxylon ammodendron* seedling [J]. Bulletin of Botanical Research, 2016, 36(1): 84-89.
- [31] McDowell N, Pockman W T, Allen C D, *et al.* Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? [J]. New Phytologist, 2008, 178(4): 719-739.
- [32] Adams H D, Zeppel M J B, Anderegg W R L, *et al.* A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality [J]. Nature Ecology & Evolution, 2017, 1(9): 1285-1291.
- [33] Anderegg W R L, Klein T, Bartlett M, *et al.* Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(18): 5024-5029.
- [34] Li X M, Xi B Y, Wu X C, *et al.* Unlocking drought-induced tree mortality: physiological mechanisms to modeling [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 835921.
- [35] Sapes G, Roskill B, Dobrowski S, *et al.* Plant water content integrates hydraulics and carbon depletion to predict drought-induced seedling mortality [J]. Tree Physiology, 2019, 39(8): 1300-1312.
- [36] Hartmann H, Moura C F, Anderegg W R L, *et al.* Research frontiers for improving our understanding of drought-induced tree and forest mortality [J]. New Phytologist, 2018, 218(1): 15-28.
- [37] Blumstein M, Oseguera M, Caso-McHugh T, *et al.* Non-structural carbohydrate dynamics' relationship to leaf development under varying environments [J]. New Phytologist, 2024, 241(1): 102-113.
- [38] Zhang P P, Ding J X, Wang Q T, *et al.* Contrasting coordination of non-structural carbohydrates with leaf and root economic strategies of alpine coniferous forests [J]. New Phytologist, 2024, 243(2): 580-590.
- [39] Zhang G Q, Mao Z, Maillard P, *et al.* Not all sweetness and light: non-structural carbohydrate storage capacity in tree stems is decoupled from leaf but not from root economics [J]. Functional Ecology, 2024, 38(3): 668-678.
- [40] Mitchell P J, O'Grady A P, Tissue D T, *et al.* Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality [J]. New Phytologist, 2013, 197(3): 862-872.
- [41] Zheng C C, Bochmann H, Liu Z G, *et al.* Plant root plasticity during drought and recovery: what do we know and where to go? [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1084355.
- [42] Bond W J, Midgley J J. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16(1): 45-51.
- [43] Guo J J, Gong X W, Li X H, *et al.* Coupled hydraulics and carbon economy underlie age-related growth decline

- and revitalisation of sand-fixing shrubs after crown removal [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2024, 47 (8): 2999-3014.
- [44] Luo W T, Muraina T O, Griffin-Nolan R J, *et al.* High below-ground bud abundance increases ecosystem recovery from drought across arid and semiarid grasslands [J]. *Journal of Ecology*, 2023, 111(9): 2038-2048.
- [45] Luo W T, Ma W, Song L, *et al.* Compensatory dynamics drive grassland recovery from drought [J]. *Journal of Ecology*, 2023, 111(6): 1281-1291.
- [46] Cheng L, Yang H L, Zhang H X, *et al.* Comparative analysis of hydraulics and water-use strategies in shrubs under controlled drought conditions for ecosystem restoration [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2025, 18(3): rtaf030.
- [47] Castro H, Dias M C, Sousa J P, *et al.* Functional groups response to water deficit in Mediterranean ecosystems [J]. *Plants*, 2023, 12(7): 1471.
- [48] Taleb M H, Majidi M M, Pirnajmedin F, *et al.* Plant functional trait responses to cope with drought in seven cool-season grasses [J]. *Scientific Reports*, 2023, 13: 5285.
- [49] 陈图强, 徐贵青, 刘深思, 等. 干旱胁迫下梭梭水力性状调整与非结构性碳水化合物动态 [J]. *植物生态学报*, 2023, 47(10): 1407-1421.
- Chen Tuqiang, Xu Guiqing, Liu Shensi, *et al.* Hydraulic traits adjustments and nonstructural carbohydrate dynamics of *Haloxylon ammodendron* under drought stress [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2023, 47(10): 1407-1421.
- [50] 刘深思, 徐贵青, 陈图强, 等. 地下水埋深对幼龄梭梭功能性状的影响 [J]. *应用生态学报*, 2022, 33(3): 733-741.
- Liu Shensi, Xu Guiqing, Chen Tuqiang, *et al.* Effects of groundwater depth on functional traits of young *Haloxylon ammodendron* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(3): 733-741.
- [51] 贺晓慧, 司建华, 周冬蒙, 等. 不同林龄梭梭 (*Haloxylon ammodendron*) 的光合特性和水分利用效率 [J]. *中国沙漠*, 2023, 43(1): 20-26.
- He Xiaohui, Si Jianhua, Zhou Dongmeng, *et al.* Photosynthetic properties and leaf-scale water use efficiency of *Haloxylon ammodendron* in different stand ages [J]. *Journal of Desert Research*, 2023, 43(1): 20-26.
- [52] Hammond W M, Yu K L, Wilson L A, *et al.* Dead or dying? Quantifying the point of no return from hydraulic failure in drought-induced tree mortality [J]. *New Phytologist*, 2019, 223(4): 1834-1843.
- [53] Shao J J, Zhou X H, Zhang P P, *et al.* Embolism resistance explains mortality and recovery of five subtropical evergreen broadleaf trees to persistent drought [J]. *Ecology*, 2023, 104(2): e3877.
- [54] Xu G Q, Chen T Q, Liu S S, *et al.* Within-crown plasticity of hydraulic properties influence branch dieback patterns of two woody plants under experimental drought conditions [J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 854: 158802.
- [55] Su P X, Cheng G D, Yan Q D, *et al.* Photosynthetic regulation of C4 desert plant *Haloxylon ammodendron* under drought stress [J]. *Plant Growth Regulation*, 2007, 51(2): 139-147.