

平茬高度对中国沙棘萌枝能力及非结构性碳水化合物积累与分配的影响

田登娟¹, 白双成¹, 聂恺宏², 吉生丽³, 刘姝玲⁴, 陈文红⁴, 李根前^{1*}

(1 西南林业大学 林学院, 昆明 650224; 2 广元市昭化区林业局, 四川广元 628060; 3 蕉岭县文福镇人民政府, 广东梅州 514160; 4 定边县林业工作站, 陕西榆林 718600)

摘 要:为探讨中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*)伐桩萌枝的营养投资与分配机制, 以陕西省定边县 15a 中国沙棘人工林为研究对象, 设置不平茬(对照)和平茬高度 0、10、20 cm 处理, 分析伐桩萌枝能力、非结构性碳水化合物(NSC)对平茬高度的响应规律及其因果关系。结果显示:(1)随平茬高度增大, 伐桩萌枝数量上升, 萌枝存活力及生长能力先升后降; 各个构件 NSC 含量先升后稳或先升后降, 所有平茬处理均显著高于对照。(2)各个构件 NSC 储量先升后降, 平茬 10 cm 时叶片、根系及整个克隆 NSC 储量均显著高于对照。(3)地上构件 NSC 分配比例先升后降, 地下构件则先降后升, 平茬 10 cm 时叶片、根系 NSC 分配比例最高且明显高于对照。(4)萌枝生长量与叶片 NSC 含量、储量呈显著正相关, 萌枝数量及萌枝存活数量与其具有正相关趋势。研究表明, 适当高度平茬可提高叶片和根系的 NSC 含量、储量及其分配比例, 从而促进伐桩萌枝生长及其存活; 中国沙棘叶片和根系的 NSC 含量、储量及其分配比例均以平茬 10 cm 时最大, 且萌枝生长及存活能力最强。

关键词:平茬高度; 萌枝能力; 非结构性碳水化合物; 中国沙棘

中图分类号:Q945.3; S663.9

文献标志码:A

Effects of Stubble Height on Sprouting Ability and Non-structural Carbohydrates Accumulation and Distribution of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*

TIAN Dengjuan¹, BAI Shuangcheng¹, NIE Kaihong², JI Shengli³,
LIU Shuling⁴, CHEN Wenhong⁴, LI Genqian^{1*}

(1 College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2 Zhaohua Forestry Bureau of Guangyuan City, Guangyuan, Sichuan 628060, China; 3 People's Government of Wenfu Town, Jiaoling County, Meizhou, Guangdong 514160, China; 4 Forestry Station of Dingbian County, Yulin, Shaanxi 718600, China)

Abstract: We analyzed the dependencies of sprouting ability and the non-structural carbohydrate (NSC) content on the stubble heights to investigate the nutrient accumulation and allocation mechanisms of sprouts in Chinese sea buckthorn (*Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*). The experiment was conducted on a 15-year-old Chinese sea buckthorn plantation in Dingbian County, Shaanxi Province. No stumping (as the control) and stubble height 0, 10, 20 cm were set to the process. The results showed that: (1) with the increase in stubble height, the sprouting number from stumps increased, the sprout survival and

收稿日期: 2020-11-17; 修改稿收到日期: 2021-03-20

基金项目: 国家自然科学基金(31570609, 31070551, 30371193)

作者简介: 田登娟(1996—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事森林培育研究。E-mail: 1819256314@qq.com

* 通信作者: 李根前, 男, 教授, 博士生导师, 主要从事森林培育学与森林生态学研究。E-mail: 15825290016@163.com

growth ability went up first and then went down, and NSC content of each component went up first then leveled off or went down. (2) The NSC contents in each part of clonal ramets for all stubble treatments were significantly higher than those of the control. (3) The NSC reserves went up first and then went down, the leaf and root NSC allocation ratios were the highest and significantly higher than the control when the stump of 10 cm. (4) The sprout growth was significantly positively correlated with the contents and reserves of NSC, while the sprout number, sprout survival number were potentially positively correlated with the contents and reserves of NSC. In conclusion, the contents and reserves of NSC and allocation ratio in leaves and roots could be increased by the appropriate height of stubble, promoting the growth and survival of stumping. The stump of 10 cm showed the best in the sprouting growth and survival ability.

Key words: stubble height; stump sprout; non-structural carbohydrate; *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*

中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*)是中国北方旱区优良的多用途树种,也是典型的克隆植物,其根系水平扩散及根蘖繁殖能力极强,平茬后还能从伐桩萌发大量枝条,拥有“独木成林”和“永生不灭”的潜力^[1-5]。即使如此,中国沙棘人工林还是出现了大面积早衰甚至死亡现象。平茬是解决这一问题最为经济而有效的途径,可迅速恢复种群数量、结构及生产力,但其效果与平茬年龄、季节、高度、方式等因素密切相关,人们对这些技术问题进行了长期研究^[6-13]。近年来,沙棘平茬促萌机制引起了学者们的极大兴趣,研究涉及平茬高度对生物量投资与分配格局、光合生理与水分生理、激素含量及激素比例影响等方面^[14-18]。关于森林萌生更新机制,朱万泽提出了6种假说^[19]。其中,营养假说认为,树木萌生能力和萌株生长与母树根系及土壤营养储存相关;资源分配假说认为,萌生更新能力取决于母树地上器官和地下器官的资源储存;但其中缺乏养分(资源)储存、分配与萌枝能力因果关系分析的案例。因此,本试验以中国沙棘为研究材料,在探讨伐桩萌枝能力、非结构性碳水化合物对平茬高度响应规律的基础上,分析萌枝能力与非结构性碳水化合物的因果关系,揭示伐桩萌枝对非结构性碳水化合物含量、投资(储量)及分配格局的响应机制,并为中国沙棘人工林适宜平茬高度的确定提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验区概况

试验区位于陕西省定边县白湾子镇魏梁山,地处107°34′33″E、37°19′3″N,为毛乌素沙地与黄土丘陵交错区,海拔1 303~1 907 m。该地属中温带半干旱大陆性季风气候,干旱少雨、春秋季节风沙频繁;年均气温7.9℃,最高气温37.7℃、最低气温

-29.4℃;年均降水量316 mm,年蒸发量2 490 mm。土壤以风沙土、盐碱土和黄绵土为主,养分贫瘠、保水保肥能力差。地带性植被为干草原、半荒漠草原,兼有旱生、沙生、盐碱植物以及中生草甸植物等种类。试验林分于2001年营造,初植株行距1 m×1.5 m,林地土壤为黄绵土但表层覆沙;试验布设时林分年龄为15a,是由中国沙棘母株(人工栽植)及其根蘖植株组成的纯林,郁闭度0.80,草本植物以沙蒿(*Artemisia ordosica*)、沙米(*Agriophyllum squarrosum*)、苦马豆(*Swainsonia salsula*)等为主;平茬前林分长势一致,但部分枝叶已经枯死、生长及繁殖能力明显下降。

1.2 试验布设与调查

田间试验采用单因素回归设计,平茬高度分为0 cm、10 cm、20 cm(留桩高度)3个水平,以不平茬为对照(CK);田间布设以随机和拉丁方排列相结合,重复4次。其中,每个处理包括10个克隆(由人工栽植的母株及其根蘖植株组成),对每个克隆的母株进行平茬,并在其茬口涂抹油漆进行标记和保护。试验于2016年4月份布设,连续3年于4—10月份每月25日进行跟踪观测萌枝数量及其生长量,2018年8月实施最终调查、生物量测定并采集测试样品。调查均以“格子样方”为依托,即以母株为中心划出1 m×1.5 m的小样方,将其视为1个克隆进行测定。本底调查主要测定每个克隆母株及其克隆子株(源于根系萌蘖)数量和生长量;跟踪调查主要测定萌蘖方式(伐桩萌枝或根系萌株)、萌蘖数量、萌蘖生长量以及母株(对照)新梢生长量。生长量采用“每木检尺”法,即在格子样方内逐株测定萌蘖树高、地径及母株新梢生长量;萌蘖数量采用个体计数法,即逐个伐桩、逐个格子样方统计萌蘖出生数量。最后,根据每个克隆(格子样方)的萌蘖数量、萌蘖生长量以及母株生长量平均值,分别选取不同处理和对照

最接近此平均值的克隆作为“平均标准克隆”。

1.3 样品采集与测定

测定样品采自“平均标准克隆”,于2018年8月进行。其中,叶片、枝条、树干、伐桩样品从树体上、中、下层混合采集,垂直根、水平根样品是将“格子样方”地下全部挖出后按比例抽取。样品采集后带回实验室烘干、磨碎、过筛,并用H₂SO₄-H₂O₂ 煮沸制备待测液。可溶性糖和淀粉含量采用蒽酮比色法测定,并将可溶性糖(葡萄糖、蔗糖、果糖等)和淀粉定义为非结构性碳水化合物的总和(NSC)^[20]。最后,根据含量和相应构件(叶片、枝条、树干、伐桩、垂直根、水平根)的生物量推算其非结构性碳水化合物投资(储量)与分配(占总量的百分比)格局。

2 结果与分析

2.1 平茬高度对伐桩萌枝数量、存活能力和生长的影响

2.1.1 萌枝数量及存活状况 未平茬(对照)克隆的母株没有萌枝,平茬克隆的母株均有萌枝发生(表1)。其中,萌枝数量由小到大依次为平茬0 cm、10 cm、20 cm,且不同平茬高度之间均差异显著;萌枝存活数量则以平茬0 cm最小,显著低于平茬10 cm和20 cm,但平茬10 cm与20 cm之间差异不显著;萌枝存活率以平茬10 cm最高、0 cm居中、20 cm最低。可见,平茬可以促进克隆母株萌枝,但萌枝数量及其存活率与平茬高度密切相关;随着平茬高度的增大,伐桩萌枝数量随之上升而其存活率先升后降,并以平茬10 cm最大。

2.1.2 萌枝生长 表1同时显示,对照(未平茬)克隆的母株3年新梢生长量仅为0.25 m,显著小于平茬处理的萌枝高生长量。其中,伐桩萌枝的高生长量以平茬0 cm最小,显著低于平茬10 cm和20 cm,但平茬10 cm与20 cm之间差异不显著;基径

和冠幅生长量仍以平茬0 cm最小并显著低于平茬10 cm和20 cm,而平茬10 cm又显著高于平茬20 cm。这表明平茬可以促进伐桩萌枝生长,但生长量与平茬高度密切相关;随着平茬高度的增大,高生长量先升后稳,基径和冠幅生长量先升后降,且均以平茬10 cm时最大。

2.2 平茬高度对萌枝植株各个构件非结构性碳水化合物的影响

2.2.1 非结构性碳水化合物含量 平茬克隆萌株各个构件(叶片、枝条、树干、垂直根、水平根)的非结构性碳水化合物(可溶性糖、淀粉、NSC)含量均显著高于对照(图1)。图1,A显示,随着平茬高度的增大,可溶性糖含量在叶片和水平根中先升后降或先升后稳,且平茬10 cm显著高于平茬0 cm,而与平茬20 cm差异不显著;而枝条、树干、垂直根可溶性糖含量在不同平茬高度之间差异不显著。由图1,B和C可知,随着平茬高度的增大,平茬克隆萌株各个构件的淀粉、NSC含量均先升后降或先升后稳,且平茬10 cm均显著高于平茬0 cm,而与平茬20 cm大多差异不显著。另外,各构件间相比较,可溶性糖、淀粉和NSC含量以叶片、水平根明显较高,垂直根、枝和干次之,伐桩最低。以上结果说明平茬能够提高萌株各构件非结构性碳水化合物含量,并以平茬10 cm效果最佳。

2.2.2 非结构性碳水化合物储量 表2显示:平茬克隆萌株各个构件的可溶性糖、淀粉及NSC储量(投资)与对照相比有升有降,升降情况与平茬高度密切相关。其中,随着平茬高度的增大,各个构件的可溶性糖、淀粉、NSC储量,以及地上构件、地下构件、整个克隆的可溶性糖、淀粉、NSC总储量均先升后降,且不同平茬高度之间存在显著差异,并以平茬10 cm时最高。在平茬10 cm时,叶片、垂直根、水平根的可溶性糖、淀粉、NSC储量以及地上构件、地下构

表1 中国沙棘不同平茬高度伐桩萌枝能力和生长情况

Table 1 The sprouting capacity and growth of tree stump of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* at different stubble heights

平茬高度 Stubble height	萌枝数量 Sprout number	萌枝存活数量 Sprout survival number	萌枝存活率 Sprout survival rate/%	高度 High/m	基径 Diameter/mm	冠幅 Canopy/m
不平茬 No stumping (CK)	0	/	/	0.25c	/	/
平茬0 cm Stumping of 0 cm	14.04c	12.37b	88.11	1.18b	13.79c	1.40c
平茬10 cm Stumping of 10 cm	18.92b	16.97a	89.69	1.57a	18.65a	2.22a
平茬20 cm Stumping of 20 cm	25.05a	18.99a	75.81	1.55a	16.77b	1.89b

注:不同小写字母表示处理间在0.05水平存在显著性差异($P<0.05$),下同
Note: Different lowercase letters indicate significant differences among treatments at 0.05 level ($P<0.05$), the same as below

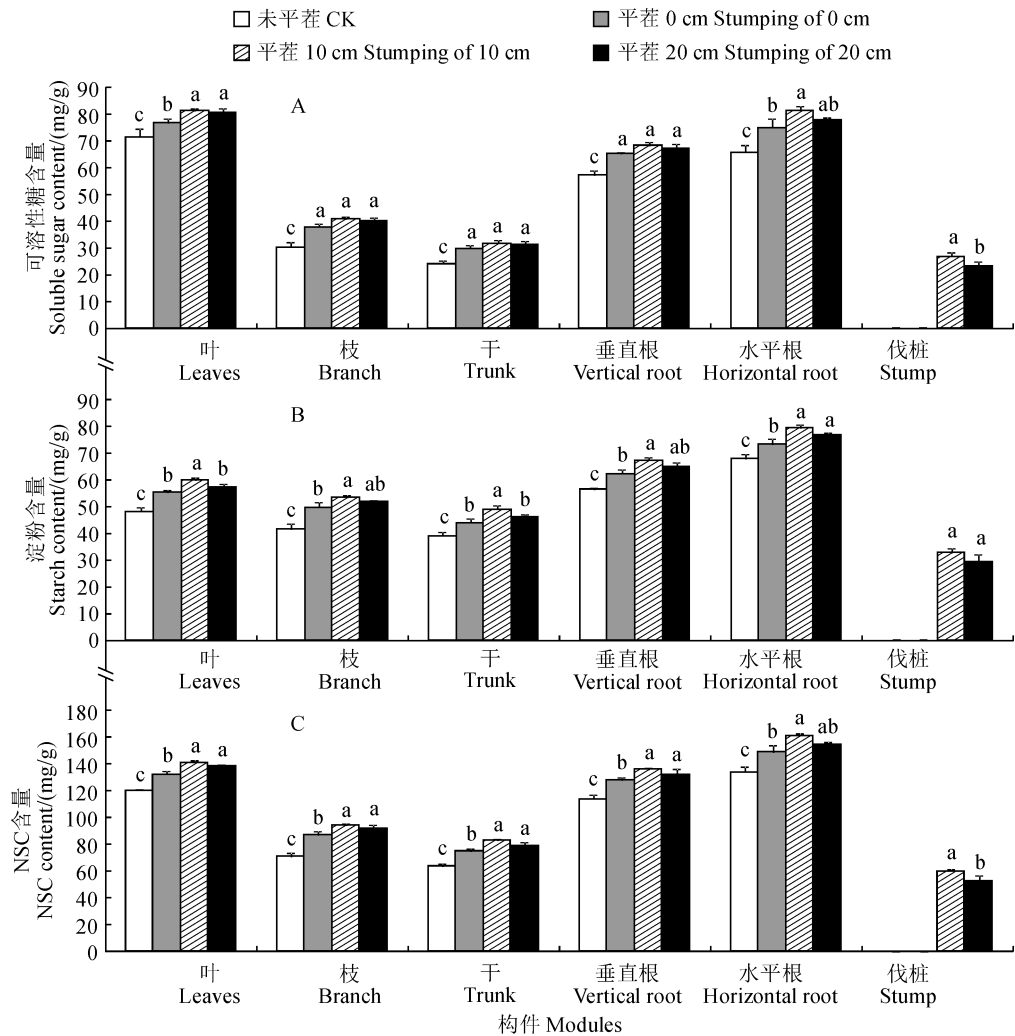


图 1 不同平茬高度下中国沙棘萌枝植株各个构件非结构性碳水化合物含量

Fig. 1 The non-structural carbohydrate content in the sprout modules of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* at different stubble heights

表 2 中国沙棘不同平茬高度萌枝植株各个构件非结构性碳水化合物储量

Table 2 The non-structural carbohydrate reserves in the stump modules of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* at different stubble height

非结构性碳水化合物 Non-structural carbohydrate	平茬高度 Stumping height	地上构件储量 Reserves of aboveground modules/g					地下构件储量 Reserves of underground modules/g			总储量 Gross reserves /g
		叶 Leaf	枝 Branch	干 Trunk	伐桩 Stump	地上 Aboveground	垂直根 Vertical root	水平根 Horizontal root	地下 Underground	
可溶性糖 Soluble sugar	CK	38.88b	44.39a	32.86a	0.00	116.14b	22.61c	35.83c	58.44c	174.58b
	0 cm	21.29c	9.98c	5.33c	0.00	36.61c	24.34c	52.67c	77.02c	113.62c
	10 cm	91.28a	52.88a	25.98a	8.42b	178.58a	63.57a	124.72a	188.30a	366.88a
	20 cm	41.27b	26.44b	16.58b	14.72a	99.01b	45.37b	84.73b	130.40b	229.41b
淀粉 Starch	CK	26.45bc	59.87a	53.54a	0.00	139.87b	22.36c	36.91c	59.27c	199.14b
	0 cm	15.35c	12.88c	7.95c	0.00	36.19c	23.29c	51.67c	74.97c	111.16c
	10 cm	69.35a	63.71a	41.48a	10.27b	188.83a	62.88a	121.50a	184.39a	373.21a
	20 cm	33.24b	30.28b	25.69b	18.54a	107.75b	44.21b	83.61b	127.81b	235.57b
NSC	CK	65.33b	104.26b	86.41a	0.00	256.01b	44.97c	72.74c	117.71c	373.72b
	0 cm	36.65c	22.86d	13.27c	0.00	72.79c	47.65c	104.34c	151.98c	224.78c
	10 cm	160.63a	119.59a	67.46a	18.71a	367.40a	126.46a	246.23a	372.68a	740.09a
	20 cm	74.51b	56.72c	42.26b	33.26c	206.01b	89.87b	168.35b	258.22b	464.99b

件和整个克隆的可溶性糖、淀粉、NSC 总储量均比对照显著提高。说明适宜高度平茬有利于中国沙棘叶片及根系可溶性糖、淀粉和 NSC 储量的显著提高。

2.2.3 非结构性碳水化合物分配格局 从表 3 可知:在可溶性糖、淀粉、NSC 分配中,对照(未平茬)克隆萌株的地上构件约占 70.0%、地下构件约占 30.0%,而平茬克隆的地上构件占 30.0%~50.0%、地下构件占 50.0%~70.0%。在地上构件的可溶性糖、淀粉、NSC 再分配中,未平茬的以枝条占明显优势,而平茬的以叶片占明显优势;在地下构件的再分配中,平茬的垂直根、水平根分配比例与未平茬的相比均明显提高,尤其是水平根占有绝对优势。同时,随着平茬高度的增大,地上构件的非结构

性碳水化合物分配比例先升后降,以平茬 10 cm 时最高;地下构件的非结构性碳水化合物分配比例先降后升,以平茬 10 cm 时最低。以上结果表明:随着平茬高度的增大,平茬克隆地上构件与地下构件的非结构性碳水化合物分配存在权衡现象;平茬 10 cm 有利于非结构性碳水化合物向叶片和枝条中分配,而平茬 0 和 20 cm 有利于非结构性碳水化合物向水平根和垂直根中分配。

2.3 萌枝能力与叶片非结构性碳水化合物含量和储量的关系

2.3.1 萌枝能力与叶片非结构性碳水化合物含量的关系 由表 4 可见:伐桩萌枝数量、存活数量与其叶片中可溶性糖、淀粉、NSC 含量具有正相关趋势,

表 3 中国沙棘不同平茬高度萌枝植株各个构件非结构性碳水化合物分配格局

Table 3 The distribution pattern of non-structural carbohydrate in the stump modules of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* at different stubble heights

非结构性碳水化合物 Non-structural carbohydrate	平茬高度 Stumping height	地上构件分配 Distribution of aboveground modules/%					地下构件分配 Distribution of underground modules/%		
		叶 Leaf	枝 Branch	干 Trunk	伐桩 Stump	地上 Aboveground	垂直根 Vertical root	水平根 Horizontal root	地下 Underground
可溶性糖 Soluble sugar	CK	22.25	25.45	18.79	0.00	66.49	12.97	20.53	33.51
	0 cm	18.74	8.83	4.71	0.00	32.28	21.35	46.35	67.72
	10 cm	24.84	14.46	7.09	2.32	48.72	17.45	33.83	51.28
	20 cm	17.91	11.46	7.22	6.45	43.05	19.92	37.03	56.95
淀粉 Starch	CK	13.23	30.00	26.79	0.00	70.03	11.31	18.65	29.97
	0 cm	13.81	11.64	7.17	0.00	32.64	20.89	46.47	67.36
	10 cm	19.02	17.69	11.15	2.78	50.65	16.91	32.43	49.35
	20 cm	14.38	12.48	10.88	7.93	45.67	18.75	35.57	54.32
NSC	CK	17.46	27.87	23.05	0.00	68.39	12.08	19.53	31.61
	0 cm	16.31	1.22	5.93	0.00	32.46	21.13	46.41	67.54
	10 cm	21.93	16.08	9.13	2.56	49.69	17.18	33.13	50.31
	20 cm	16.15	11.97	9.08	7.21	44.38	19.33	36.29	55.62

表 4 中国沙棘伐桩萌枝、存活及生长能力与叶片非结构性碳水化合物含量和储量的相关系数

Table 4 Correlation coefficients between stump sprouting, survival capability and its growth increment and the NSC content and reserve in leaves of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*

指标 Indication	可溶性糖含量 Soluble sugar content	淀粉含量 Starch content	NSC 含量 NSC content	可溶性糖储量 Soluble sugar reserve	淀粉储量 Starch reserve	NSC 储量 NSC reserve
萌枝数量 Sprout number	0.603	0.283	0.482	0.367	0.384	0.376
萌枝存活数量 Sprout survival number	0.653	0.440	0.589	0.573	0.588	0.581
高度 Height	0.760 *	0.740 *	0.800 **	0.825 **	0.834 **	0.830 **
基径 Ground diameter	0.847 **	0.877 **	0.918 **	0.969 **	0.972 **	0.971 **
冠幅 Canopy	0.834 **	0.864 **	0.905 **	0.947 **	0.951 **	0.949 **

注: * 和 ** 分别表示相关系数达到 0.05 和 0.01 显著水平
Note: * and ** indicate the correlation coefficients are significant at 0.05 and 0.01 level, respectively

但均未达到显著水平;同时,伐桩萌枝植株的高、基径、冠幅生长量与其叶片中可溶性糖、淀粉、NSC 含量均呈极显著或显著正相关关系。由此表明:随着叶片中可溶性糖、淀粉及 NSC 含量的增大,伐桩萌枝及其存活能力表现出上升趋势,伐桩萌枝的生长能力显著上升。

2.3.2 萌枝能力与叶片非结构性碳水化合物储量的关系 由表 4 还可知:伐桩萌枝及存活数量与克隆叶片的可溶性糖、淀粉、NSC 储量间具有正相关趋势,但均未达到显著水平;而伐桩萌枝的高、基径、冠幅生长量与克隆叶片的可溶性糖、淀粉、NSC 储量均呈极显著正相关关系。由此表明:随着克隆叶片的可溶性糖、淀粉、NSC 储量的增大,伐桩萌枝及其存活能力表现出上升趋势,伐桩萌枝的高、基径、冠幅生长量均极显著提高。

3 讨 论

碳水化合物是植物光合作用的主要产物,非结构性碳水化合物是植物生长、代谢过程的能量源泉^[21-23]。环境因素变化影响植物体内的生理代谢过程,从而改变碳水化合物含量及其在不同构件中的分配,最终调控植物生长发育^[24-25]。尤其是平茬使植株几乎失去了所有地上生物量,萌生更新则需要幸存芽(或其他分生组织)以及碳水化合物和其他养分支撑新萌植株第一片叶展开^[26-29]。同时,在茎干砍伐后的萌生过程中植株储存的碳水化合物被消耗,说明萌生植株的生长也需要碳水化合物支撑^[30-32]。本研究结果也表明,平茬改变了中国沙棘 NSC 含量、储量及其分配格局,尤其是提高了根系、叶片的 NSC 含量、储量及其分配比例,但不同平茬高度之间存在差异。随着平茬高度的增大,NSC 含量、储量先升后降或先升后稳,并在平茬 10 cm 时达到最大。同时,萌枝生长量与叶片 NSC 含量、储量呈显著或极显著正相关,而萌枝数量、萌枝存活率与其具有正相关趋势。因此,萌枝生长、存活能力随平茬高度增大先升后降,并以平茬 10 cm 时最大。另一方面,平茬改变了中国沙棘 NSC 在各构件的分配格局,尤其是加大了对叶片和根系的 NSC 分配比例,有利于对光资源和地下资源的获取与利用,为萌枝的发生、存活及生长提供了支撑。

郭月峰对沙棘的研究表明:在平茬 0、10、20 cm 的情况下,植株净光合速率、水分利用效率较未平茬均显著提高,其中以 10 cm 增幅最大,整体生长状况也以 10 cm 最好^[15]。于瑞鑫对柠条的研究也表明:

5 年内,平茬植株的净光合速率和水分利用效率均大于对照(未平茬)^[33]。张泽宁对沙棘的研究还表明:平茬 10 cm 时,叶片、根系的生物量投资与分配比例显著高于对照,且萌枝生长能力与叶片、根系生物量投资呈正相关关系,因此平茬 10 cm 时萌枝生长量最大^[17]。这些研究结果提示,平茬干扰不仅可以提高光合效率以及光合产物的积累能力,而且光合能力、光合产物积累、萌枝存活及生长是一个连续驱动过程,即存在因果关系。高海银、白双成等从种群恢复速率、内源激素方面的探讨,不仅为本研究结果提供了佐证,也证明了内源激素在萌枝发生中的决定性调控作用^[14,16,18]。与之相比,本研究在探明 NSC 含量、储量及其分配格局对平茬高度响应规律的基础上,确认了 NSC 积累及分配格局与萌枝生长、存活能力之间的因果关系,从平茬干扰对 NSC 的影响角度揭示了中国沙棘伐桩萌枝机制。

对禾草的研究表明,刈割后根系和残茬中贮藏的非结构性碳水化合物在再生初期起着重要作用。此后,留茬叶片或新生叶片的光合产物则对再生起着重要作用^[34]。本研究与禾草刈割不同,其中仅对克隆母株进行了平茬,平茬后与其联结的克隆子株(根蘖植株)依然可以继续行使其光合功能。也就是说,平茬后 3 年内累积萌枝数量、存活数量及生长量与叶片 NSC 含量、储量的关系,包括了整个克隆存留叶片及萌枝新生叶片对 NSC 积累的贡献。由于存留叶片和新生叶片的生物量大小、净光合速率都与平茬高度密不可分,因此萌枝生长、存活能力也与平茬高度息息相关^[15,17]。平茬 3 年后,所有处理各个构件的 NSC 含量均显著高于对照,尤其是留桩 10 cm 的整个克隆以及叶片和根系 NSC 储量显著大于对照、树干和枝条的 NSC 储量也不低于对照,说明适当高度平茬可使中国沙棘的 NSC 积累能力在短期内恢复。与平茬更新的“持续生态位效应”(短期内恢复种群数量、结构和功能)相比,可谓之“持续生理机能效应”^[12,19]。然而,本研究只是从 NSC 积累能力方面进行了探讨。因此,平茬后生理机能的恢复过程是与中国沙棘类似克隆植物有待不断完善的重要内容之一,它将揭示平茬更新“持续生态位效应”的生理学基础。

4 结 论

平茬干扰通过改变中国沙棘 NSC 含量、储量及其分配格局促进萌枝存活及生长,尤其是叶片和根系 NSC 含量、储量及其分配比例的提高具有极其重

要的意义。具体而言,萌枝生长能力与叶片 NSC 含量及储量呈正相关关系、萌枝存活能力与其具有正相关趋势。由于叶片 NSC 含量、储量及其分配比例

随平茬高度增大先升后降或先升后稳,因此萌枝生长、存活能力先升后降,平茬 10 cm 时最大。

参考文献:

[1] 高志义, 张玉胜. 沙棘根系特性的观察与研究[J]. 北京林业大学学报, 1989, **11**(4): 53-59.
GAO Z Y, ZHANG Y S. The observation and investigation on the feature of root system of *Seabuckthorn* [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 1989, **11**(4): 53-59.

[2] 李根前, 唐德瑞, 赵一庆. 沙棘的生物学与生态学特性[J]. 西北植物学报, 2000, **20**(5): 892-897.
LI G Q, TANG D R, ZHAO Y Q. The biological property and ecological habit of *Hippophae* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2000, **20**(5): 892-897.

[3] 贺 斌, 李根前, 徐德兵, 等. 沙棘克隆生长及其生态学意义[J]. 西北林学院学报, 2006, **21**(3): 54-59.
HE B, LI G Q, XU D B, *et al.* The clonal growth and its ecological significance of *Hippophae* [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2006, **21**(3): 54-59.

[4] SILVERTOWN J W, LOVETT DOUST J. Introduction to Plant Population Biology (Third edition)[M]. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1993.

[5] TAKAHASHI M K, HORNER L M, KUBOTA T, *et al.* Extensive clonal spread and extreme longevity in saw palmetto, a foundation clonal plant[J]. *Molecular Ecology*, 2011, **20**(18): 3 730-3 742.

[6] 胡建忠. 沙棘平茬后年生长节律及再生能力的研究[J]. 沙棘, 1991, (4): 25-32.
HU J Z. Study on the growth rhythm and regeneration ability of *Hippophae rhamnoides* stumping in later years [J]. *Hippophae*, 1991, (4): 25-32.

[7] 李根前, 唐德瑞, 赵一庆. 毛乌素沙地中国沙棘平茬更新的萌蘖生长与再生能力[J]. 沙棘, 2000, **13**(4): 9-12.
LI G Q, TANG D R, ZHAO Y Q. Sprout growth and re-growth ability in stumping regeneration of *Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* on Mu Us Sandland[J]. *Seabuckthorn Hippophae*, 2000, **13**(4): 9-12.

[8] 包永平, 王景余, 孙德学, 等. 沙棘平茬复壮更新技术研究[J]. 防护林科技, 2004, (3): 14, 20.
BAO Y P, WANG J Y, SUN D X, *et al.* Study on technology of stumping and rejuvenating of *Hippophae rhamnoides* Linn. [J]. *Protection Forest Science and Technology*, 2004, (3): 14, 20.

[9] 李甜江, 李允菲, 田 涛, 等. 中国沙棘平茬萌蘖种群的密度动态及其调节规律[J]. 浙江农林大学学报, 2011, **28**(5): 713-719.
LI T J, LI Y F, TIAN T, *et al.* Density dynamics with model adjustments forstump sprouts of *Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2011, **28**(5): 713-719.

[10] 于凤梅. 辽东地区沙棘平茬更新复壮综合技术[J]. 辽宁林业科技, 2014, (1): 61-62.
YU F M. Integrated technology of stumping regeneration and rejuvenation of *Hippophae rhamnoides* in Liaoning area[J]. *Journal of Liaoning Forestry Science & Technology*, 2014, (1): 61-62.

[11] 郭亚军. 平茬高度对沙棘更新复壮的影响[J]. 内蒙古林业调查设计, 2016, **39**(5): 35-36, 56.
GUO Y J. Effects of the stumping height on regeneration and invigoration of *Seabuckthorn* [J]. *Inner Mongolia Forestry Investigation and Design*, 2016, **39**(5): 35-36, 56.

[12] 聂恺宏, 吉生丽, 邹 旭, 等. 中国沙棘平茬萌蘖动态及其对种群结构的影响[J]. 云南大学学报(自然科学版), 2018, **40**(4): 804-813.
NIE K H, JI S L, ZOU X, *et al.* Stump sprouting dynamics of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* and its effects on population structure [J]. *Journal of Yunnan University (Natural Sciences Edition)*, 2018, **40**(4): 804-813.

[13] 韩易良, 任余艳, 何金军, 等. 不同留茬高度及作业方式对沙棘更新复壮的影响[J]. 防护林科技, 2020, (9): 7-10.
HAN Y L, REN Y Y, HE J J, *et al.* Effects of different stubble heights and operation methods on the regeneration and rejuvenation of *Hippophae rhamnoides* [J]. *Protection Forest Science and Technology*, 2020, (9): 7-10.

[14] 高海银, 刘春红, 李 倩, 等. 中国沙棘人工林适宜平茬高度的探讨[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2019, **39**(5): 15-20.
GAO H Y, LIU C H, LI Q, *et al.* Discussion on suitable stumping height of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* plantation[J]. *Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences)*, 2019, **39**(5): 15-20.

[15] 郭月峰, 祁 伟, 姚云峰, 等. 留茬高度对砒砂岩区沙棘生理特征的影响[J]. 生态环境学报, 2020, **29**(6): 1 116-1 122.
GUO Y F, QI W, YAO Y F, *et al.* Effect of stubble height on the physiological characteristics of *Hippophae rhamnoides* in the sandstone region[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2020, **29**(6): 1 116-1 122.

[16] 张泽宁, 张 耀, 郭胜伟, 等. 中国沙棘内源激素对平茬措施的响应[J]. 西部林业科学, 2019, **48**(5): 29-36.
ZHANG Z N, ZHANG Y, GUO S W, *et al.* Endogenous phytohormone response to stumping treatments in *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* [J]. *Journal of West China*

Forestry Science, 2019, **48**(5): 29-36.

[17] 张泽宁, 李 芳, 郭彩云, 等. 中国沙棘伐桩萌枝能力对平茬高度的响应[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2020, **40**(6): 34-39.

ZHANG Z N, LI F, GUO C Y, *et al.* Response of sprouting ability of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* to stubble height[J]. *Journal of Southwest Forestry University* (Natural Sciences), 2020, **40**(6): 34-39.

[18] 白双成, 姜 准, 张增悦, 等. 中国沙棘平茬萌蘖能力对内源激素的响应[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2020, **40**(3): 82-87.

BAI S C, JIANG Z, ZHANG Z Y, *et al.* Response of stump sprouting ability to endogenous hormones in *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*[J]. *Journal of Southwest Forestry University* (Natural Sciences), 2020, **40**(3): 82-87.

[19] 朱万泽, 王金锡, 罗成荣, 等. 森林萌生更新研究进展[J]. 林业科学, 2007, **43**(9): 74-82.

ZHU W Z, WANG J X, LUO C R, *et al.* Progresses of studies on forest sprout regeneration[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, **43**(9): 74-82.

[20] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. 植物生理学实验指导, 第 2 版[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009.

[21] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 等. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展[J]. 植物学报, 2002, **19**(1): 30-38.

PAN Q M, HAN X G, BAI Y F, *et al.* Advances in physiology and ecology studies on stored non-structure carbohydrates in plants[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2002, **19**(1): 30-38.

[22] LI M H, XIAO W F, WANG S G, *et al.* Mobile carbohydrates in Himalayan treeline trees I. Evidence for carbon gain limitation but not for growth limitation[J]. *Tree Physiology*, 2008, **28**: 1 287-1 296.

[23] TROMER, SHEATH G W, BRYANT A M. Seasonal variations in total nonstructural carbohydrate and major element levels in perennial ryegrass and paspalum in a mixed pasture[J]. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 2012, **32**(2): 157-165.

[24] SHI P, KÖRNER C, HOCH G. A test of the growth-limitation theory for alpine tree line formation in evergreen and deciduous taxa of the eastern Himalayas[J]. *Functional Ecology*, 2008, **22**(2): 213-220.

[25] 张海燕, 王传宽, 王兴昌, 等. 白桦和紫椴树干非结构性碳水化合物空间变异[J]. 应用生态学报, 2013, **24**(11): 3 050-3 056.

ZHANG H Y, WANG C K, WANG X C, *et al.* Spatial variation of non-structural carbohydrates in *Betula platyphylla* and *Tilia aumrensis* stems[J]. *China Journal of Applied Ecology*, 2013, **24**(11): 3 050-3 056.

[26] PATE J S, FROEND R H, BOWEN B J, *et al.* Seedling growth and storage characteristics of seeder and resprouter species of Mediterranean-type ecosystems of S. W. Australia[J]. *Annals of Botany*, 1990, **65**(6): 585-601.

[27] CANADELL J, LOPEZ-SORIA L. Lignotuber reserves support regrowth following clipping of two Mediterranean shrubs[J]. *Functional Ecology*, 1998, **12**(1): 31-38.

[28] BOND W J, MIDGLEY J J. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, **16**: 45-51.

[29] VESK P A, WARTON D I, WESTOBY M. Sprouting by semi-arid plants: testing a dichotomy and predictive traits[J]. *Oikos*, 2004, **107**(1): 72-89.

[30] DANCKWERTS J. E, GORDON A. J. Long-term partitioning, storage and remobilization of 14C assimilated by *Trifolium repens* (cv. Blanca)[J]. *Annals of Botany*, 1989, **64**(5): 533-544.

[31] KAYS J S, CANHAM C D. Effects of time and frequency of cutting on hardwood root reserves and sprout growth[J]. *Forest Science*, 1991, **37**(2): 524-539.

[32] MCPHERSON K, WILLIAMS K. The role of carbohydrate reserves in the growth, resilience, and persistence of cabbage palm seedlings (*Sabal palmetto*)[J]. *Oecologia*, 1998, **117**(4): 460-468.

[33] 于瑞鑫, 王 磊, 蒋 齐, 等. 不同平茬年限人工柠条林光合特性及土壤水分的响应变化[J]. 西北植物学报, 2019, **39**(3): 506-515.

YU R X, WANG L, JIANG Q, *et al.* Changes in response to photosynthetic characteristics and soil water of artificial *Caragana intermedia* with different pruning years[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, **39**(3): 506-515.

[34] 廖伟彪, 南志标, 张美玲. 刈割对禾草生长的影响[J]. 中国草地学报, 2008, **30**(5): 96-105.

LIAO W B, NAN Z B, ZHANG M L. Effects of cutting on grass growth[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2008, **30**(5): 96-105.

(编辑:裴阿卫)