

DOI: 10.5846/stxb201907271586

雷善清, 王文娟, 王雨辰, 陈利俊, 吴鑫磊, 邓宗文, 张天汉, 杜志强, 李景文. 不同土壤水盐条件下多枝柽柳 (*Tamarix ramosissima*) 对胡杨 (*Populus euphratica*) 幼苗的影响. 生态学报, 2020, 40(21): 7638-7647.

Lei S Q, Wang W J, Wang Y C, Chen L J, Wu X L, Deng Z W, Zhang T H, Du Z Q, Li J W. Effects of *Tamarix ramosissima* seedlings on *Populus euphratica* seedlings under various water and salinity conditions. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(21): 7638-7647.

不同土壤水盐条件下多枝柽柳 (*Tamarix ramosissima*) 对胡杨 (*Populus euphratica*) 幼苗的影响

雷善清¹, 王文娟¹, 王雨辰¹, 陈利俊², 吴鑫磊¹, 邓宗文¹, 张天汉¹, 杜志强¹, 李景文^{1,*}

¹ 北京林业大学林学院, 北京 100083

² 国营额济纳旗林场, 内蒙古自治区阿拉善盟 735400

摘要: 目前胡杨更新困难, 种群处于退化阶段, 而与其生态位高度重叠的多枝柽柳却在扩张。为探讨多枝柽柳对胡杨生长的影响, 本研究设置了 3 个水平的水分、盐分梯度, 对胡杨进行了单种和混种的盆栽控制实验, 通过测定胡杨幼苗的生长和存活状况, 分析不同水、盐梯度下多枝柽柳如何影响胡杨生长。结果表明: (1) 多枝柽柳伴生降低当年生胡杨幼苗的存活率, 随着水分条件改善, 胡杨存活率提高, 而盐分对存活率没有显著的影响。(2) 水分、盐分和伴生模式几个因子对胡杨的生长特征的影响存在显著的交互作用 ($P < 0.05$)。各水盐条件下, 多枝柽柳会不同程度降低胡杨幼苗的株高、主根长和地上地下生物量, 而根冠比增大。混种条件下, 胡杨幼苗对水盐的响应更为敏感。(3) 相对竞争强度对水盐环境有明显的响应 ($P < 0.05$), 随水分条件改善, 地上、地下相对竞争强度降低。多枝柽柳对胡杨的生长产生不良影响的机制是通过快速消耗土壤的水分, 从而导致胡杨幼苗水分亏缺。土壤水分条件是胡杨和多枝柽柳幼苗共存的关键因素, 在水分供给不足的情况下, 对水分偏好的差异导致胡杨无法通过实生苗进行有效的更新从而加剧胡杨种群的衰退, 而多枝柽柳更为耐旱的特性使其逐步占据河岸的生境。我们的研究结果强调了两个树种对环境因子的适应性差异决定了河岸带植被发育过程中植物-土壤的相互作用导致胡杨在演替过程中表现出的衰退现象。

关键词: 胡杨; 多枝柽柳; 种间关系; 水盐条件

Effects of *Tamarix ramosissima* seedlings on *Populus euphratica* seedlings under various water and salinity conditions

LEI Shanqing¹, WANG Wenjuan¹, WANG Yuchen¹, CHEN Lijun², WU Xinlei¹, DENG Zongwen¹, ZHANG Tianhan¹, DU Zhiqiang¹, LI Jingwen^{1,*}

¹ College of forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

² Ejinaqi Forest Farm of Inner Mongolia Autonomous Region, Alxa 735400, China

Abstract: *Populus euphratica* is now facing with hard regeneration and degeneration due to restriction of water and soil salinity in hyperarid area in Northwest China, while the co-dominated shrub *Tamarix ramosissima* in riparian forests keeps expanding. As the two species are both primarily constructive in riparian forests, the relationship between them plays an important role in maintaining desert riparian ecosystem. At present, whether *Tamarix ramosissima* has become a threat to regeneration of *Populus euphratica* in the oases with changing hydrological environment remains unknown since previous

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31971538, 31570610)

收稿日期: 2019-07-27; 修订日期: 2020-06-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lijingwen@bjfu.edu.cn

studies focused primarily on impacts of abiotic stresses and the relationship between the two species is still unclear. Thus, a controlled greenhouse experiment was carried out to investigate how annual *Populus euphratica* seedlings response to neighboring *Tamarix ramosissima* seedlings under various water and salinity conditions. *Populus euphratica* seedlings were neighbored by their conspecific individuals or *Tamarix ramosissima* seedlings. Three levels of water conditions (low-water, medium-water and high-water treatment) and salinity conditions (low-salinity, medium-salinity and high-salinity treatment) intersected with each other, resulting in 18 treatments in total. The number of surviving *Populus euphratica* seedlings in each treatment were calculated and growth indexes were measured in this experiment. The results showed that neighboring *Tamarix ramosissima* seedlings inhibited growth and survival of *Populus euphratica* seedlings remarkably. Survival of *Populus euphratica* seedlings neighbored by *Tamarix ramosissima* seedlings significantly decreased, but it increased as water condition improved. Salinity had no effects on survival of seedlings. The significantly interactive effects were observed among water, soil salinity and neighbor conditions. Height, main root length, aboveground and belowground biomass of *Populus euphratica* seedlings decreased while being neighbored by *Tamarix ramosissima* under each treatment ($P < 0.001$), among which main root length had the slightest reduction. However, root/shoot ratio increased, indicating a competition induced modification of biomass allocation of *Populus euphratica* seedlings. Moreover, *Populus euphratica* seedlings were more vulnerable to drought and salinity stress while competing with *Tamarix ramosissima*. Relative competitive intensity (RCI) for both aboveground and belowground decreased as water availability improved. Therefore, sufficient water supply is a key factor to the two species to co-exist, otherwise *Populus euphratica* seedlings would die of drought because of its poorer water absorbing capacity than *Tamarix ramosissima*, which might be a reason for the failed regeneration of *Populus euphratica* and gradual expansion of *Tamarix ramosissima* to broader range of riparian zone. Our research highlighted difference in adaptation between the two species determined plant-soil interaction in the development of riparian vegetation, resulting in the degeneration of *Populus euphratica* during succession.

Key Words: *Populus euphratica*; *Tamarix ramosissima*; interspecific relationship; water-salinity condition

胡杨(*Populus euphratica*)作为荒漠河岸林的建群种,对绿洲生态系统的维持具有重要的作用^[1]。水文因子是制约胡杨种群分布和发育的最关键因子^[1-3]。自然条件下,胡杨的有性繁殖更新高度依赖季节性洪水泛滥,洪水漫溢后低盐湿润的河漫滩环境是胡杨通过种子更新的最理想场所^[4-5]。而目前在野外胡杨的更新高度依赖根蘖苗^[6],原因主要有以下两点,首先是水文条件的改变^[7]。生态输水工程缓解了西北荒漠区生态系统退化的问题,但是由于输水与自然的洪水泛滥在时间和空间格局上都有较大的差异,无法为胡杨提供其有性繁殖所需的安全生境^[8-9]。其次,是水文条件改变所带来的土壤盐渍化现象。伴随着气候暖干化,目前绿洲土壤盐渍化表现出加重的趋势,成为影响胡杨种群分布的重要影响因素^[10-11]。

多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)是极端干旱区分布最广的怪柳属植物,几乎占据怪柳属植物所有的生境类型^[12]。荒漠河岸林生态系统中,胡杨和多枝怪柳为优势种,长久以来胡杨+怪柳群丛是稳定共存的群落类型。研究表明胡杨和多枝怪柳在繁殖特性、适宜生境和幼苗分布上具有很大的相似性^[1,13]。幼苗期,两者在河漫滩聚集分布,具有高度重合的生态位^[14]。但是多枝怪柳不论在幼苗阶段还是成熟阶段均较胡杨有更广泛的适应能力,其根系具有从水分不饱和土壤中吸取水分的能力^[15-16],对地下水位波动的适应力也强于胡杨^[17]。尹林克和李涛^[18]发现塔里木河中下游地区胡杨林群落中胡杨与多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)表现出显著的负关联。尽管很多研究表明了两者的适应性差异,对于混生系统中多枝怪柳对胡杨生长的影响研究还十分有限,而目前怪柳的扩展有超出其原有的分布区域的趋势^[19],原本胡杨的适宜生境受到怪柳的挤压。

植物种间关系及其对环境胁迫梯度响应的研究,对胁迫环境下植被的恢复具有重要的指导意义^[20]。在气候变化和日益加剧的人为干扰的影响之下,荒漠绿洲的水文格局已经发生了深刻的改变,使土壤水盐条件发生了变化。在此背景下胡杨实生苗天然更新的困境是否受到多枝怪柳的影响仍不明确。因此,本研究以当

年生胡杨幼苗为研究目标,探讨水盐环境变化下,胡杨幼苗对伴生多枝怪柳竞争的反应,拟解决以下的问题:(1)当年生怪柳的存在是否对当年生胡杨幼苗的生存和生长产生影响?(2)怪柳的存在对胡杨幼苗生长的影响在不同环境梯度是否存在差异?这些问题的解决,不仅可以对已有的种间关系理论进行验证和补充,进一步了解荒漠河岸林群落维持稳定的内在机理,还可以为荒漠河岸林生态系统的管理和修复提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 实验地点

实验在国营额济纳旗林场的日光温室内进行。额济纳旗地处内蒙古自治区最西北部,地理坐标 $97^{\circ}10'23''-103^{\circ}07'15''E, 39^{\circ}53'20''-42^{\circ}47'20''N$,为典型的温带大陆性干旱气候,冬季严寒,夏季炎热,光照充足。最热月7月平均温度达 $26.3^{\circ}C$,7—9月日温差达 $14-20^{\circ}C$ 。多年平均降水量为 39.8 mm ,且集中于6—9月,一次性降水量很少达 10 mm 以上,年蒸发量却高达 3000 mm 以上,地下水的补给以及植物生长高度依赖于黑河上游来水。

1.2 实验材料

实验采用的胡杨种子和多枝怪柳种子采自额济纳旗胡杨林自然保护区,胡杨种子为2017年7月采集,多枝怪柳种子为2017年11月采集,种子经过风干、筛选后密封,保存在 $-18^{\circ}C$ 冰箱内。花盆口径为 25 cm ,高度 60 cm 。实验用土壤取自林场苗圃,过 2 mm 筛,去除石子、植物根系等杂质,经过暴晒,装盆,每盆干土重量为 12 kg 。

1.3 实验方法

本研究采用室内盆栽控制实验的方法,控制因子为水分、盐分和伴生模式。伴生模式两种:有怪柳和无怪柳,胡杨-胡杨组为均匀分布的10株胡杨幼苗,胡杨-怪柳组为均匀分布的5株胡杨幼苗和5株怪柳幼苗。育苗采取先播种胡杨再播种怪柳的方式,5月10日播种下胡杨种子,待胡杨幼苗定植,20号播种怪柳。胡杨苗龄在40天时进行间苗,胡杨-胡杨组和胡杨-怪柳组每盆分别留10株和5株长势一致的胡杨苗,胡杨-怪柳组留5株长势一致的怪柳,苗在盆中分布均匀。此时胡杨高度为 $(19.43 \pm 0.31)\text{ mm}$,怪柳高度为 $(38.11 \pm 3.36)\text{ mm}$ 。间苗之前保证水分充足,间苗后开始对水盐进行控制。

水分处理设置了3种给水方式,每7天(W1)、每4天(W2)、每天(W3)浇一次,每次 500 mL ,对应的重量含水量最低时约为 $5\%、10\%、15\%$;盐分3个处理,分别为 $0(S1)、1.8(S2)、3.6\text{ g/盆}(S3)$ 的总盐量。盐分的施入采用 NaCl 水溶液的形式,在浇水的时候施入。盐分分为五次施入,除第一次施入时按梯度分别为 $0、0.2、0.4\text{ g}$,其余4次均按 $0、0.4、0.8\text{ g}$ 的梯度施入。低水组(W1)盐处理与水处理同期,28 d后只进行控水处理;中水组(W2)的每次盐处理间隔一次给水,即32 d后只控水;高水组(W3)的控盐处理与W2同期。

胡杨苗经过100 d(一个生长季)的生长后进行收苗,在水中小心地进行单株苗的分离。在量取株高和主根长后,将苗从基部分成地上和地下两部分,分别放在纸袋中在 $80^{\circ}C$ 下烘干至恒重,用万分之一天平称得生物量。

1.4 数据分析

采用根冠比来反映胡杨幼苗地上地下权衡的特征,根冠比 = 地下生物量/地上生物量。采用相对竞争强度系数 $\text{RCI}(\text{relative competitive intensity})$ 来衡量不同水盐条件下,怪柳对胡杨地上、地下生长影响程度的大小^[21]。分别以 RCI_a 和 RCI_b 表示地上、地下相对竞争强度。

$\text{RCI} = (P_{\text{mono}} - P_{\text{mix}}) / P_{\text{mono}}$ 式中, P_{mono} 表示胡杨单生条件下的地上生物量或地下生物量,取同一水盐处理下胡杨-胡杨组幼苗的平均值, P_{mix} 表示怪柳伴生下胡杨幼苗的生物量。RCI 值在0到1之间,值越大,说明胡杨受到多枝怪柳竞争的影响越大。若RCI为负值,表明和多枝怪柳伴生对胡杨的生长有利。

生长季后期,一些幼苗死亡,生物量调查在幼苗刚死亡时进行,因此死亡幼苗的生物量数据不影响其生长状况指标。收集死亡幼苗的落叶,收苗时收取幼苗的其余部分,数据归入对应处理组进行分析。

用 SPSS 17.0 对数据进行分析,对各指标进行水分、盐分和伴生类型的多因素方差分析,对单一因子变量的处理组进行单因素方差分析,采用 Duncan 法来判定差异显著性。用 Sigmaplot 作图。

2 结果和分析

2.1 不同水分、盐分条件下伴生模式对胡杨幼苗存活的影响

和多枝柽柳伴生明显降低了胡杨幼苗的存活率。胡杨-胡杨组在任何一个水分、盐分的梯度,胡杨幼苗存活率为 100%,而生长后期,胡杨-柽柳组在各个水盐梯度胡杨出现不同程度的幼苗死亡现象(图 1)。在 W1、W2 两个水分梯度上只有少量幼苗存活,低水高盐(W1S3)条件下幼苗甚至全部死亡。随水分梯度提高,胡杨幼苗存活数呈现上升的趋势,高水(W3)条件下,胡杨幼苗存活数显著提高。盐分处理对幼苗的存活没有明确的影响。此外,在所有的水盐处理中,多枝柽柳没有出现死亡的情况。

2.2 不同水盐条件下多枝柽柳对胡杨幼苗生长的影响

多因素方差分析的结果表明,胡杨地上地下对水分、盐分以及伴生模式均有积极的响应(表 1)。各指标对水分和伴生模式的响应达到极显著($P < 0.001$)。盐分显著影响株高和主根长($P < 0.05$),但是对其他指标的影响程度未达到显著。 F 值也表明,在本试验梯度下,水分和伴生模式比盐分对胡杨幼苗的生长影响更大。

在水分、盐分和伴生模式 3 个因子的交互作用中,水盐交互和水分-伴生模式交互作用对胡杨幼苗生长的影响较大,水盐交互作用显著影响胡杨幼苗的株高、地下生物量和根冠比($P < 0.05$),而水分-伴生模式交互作用显著影响幼苗株高、主根长、地上生物量和地下生物量($P < 0.05$),盐分-伴生模式的交互作用对根冠比有显著的影响($P < 0.05$),但对其他指标的影响不显著(表 1)。

表 1 水分、盐分及伴生模式对胡杨幼苗地上地下生长的影响(三因素方差分析)

Table 1 Effects of water, salinity and neighbor on growth of *Populus euphratica* seedlings (three-way ANOVA)

因子及因子间交互作用 Main factors and interactions	<i>df</i>	株高/cm Height	主根长/cm Main root length	地上生物量/g Aboveground biomass	地下生物量/g Belowground biomass	根冠比 Root/shoot ratio
水分 Water	2	99.770 ***	7.592 ***	65.984 ***	46.001 ***	8.556 ***
盐分 Salinity	2	3.415 *	6.250 **	2.173	1.891	0.077
伴生模式 Neighbor	1	224.065 ***	145.972 ***	295.001 ***	262.525 ***	41.225 ***
水分×盐分 Water×Salinity	4	2.679 *	1.958	2.045	4.246 **	4.962 ***
水分×伴生模式 Water×Neighbor	2	4.792 **	5.047 **	23.126 ***	15.003 ***	1.818
盐分×伴生模式 Salinity×Neighbor	2	0.023	0.141	0.529	2.026	3.052 *
水分×盐分×伴生模式 Water×Salinity×Neighbor	4	2.101	0.685	1.042	2.305	0.440

表中数值为 F 检验值, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

2.2.1 不同水盐条件下多枝柽柳对胡杨幼苗株高和主根长的影响

水、盐和伴生模式对胡杨幼苗株高都有显著的影响(表 1),随水分梯度提高,株高显著增大;各个水盐梯度下,胡杨-柽柳组的株高与胡杨-胡杨组相比均表现出极显著的差异($P < 0.01$)(图 2)。除 W1S2 外,各水

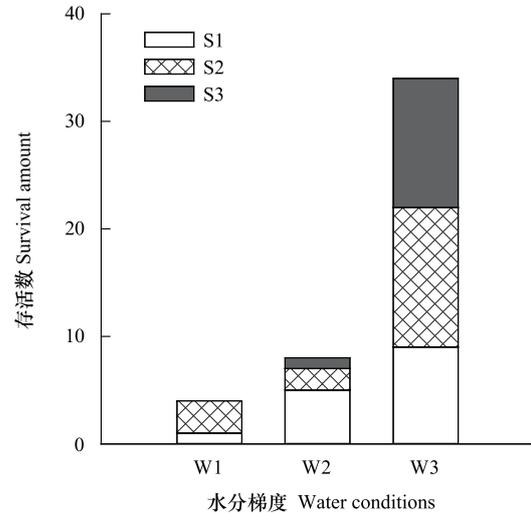


图 1 胡杨-柽柳组胡杨幼苗存活数量

Fig.1 Survival amount of *Populus euphratica* seedlings neighbored by *Tamarix ramosissima*

W1:低水 Low-water treatment; W2:中水 Medium-water treatment; W3:高水 High-water treatment; S1:低盐 Low-salinity treatment; S2:中盐 Medium-salinity treatment; S3:高盐 High-salinity treatment

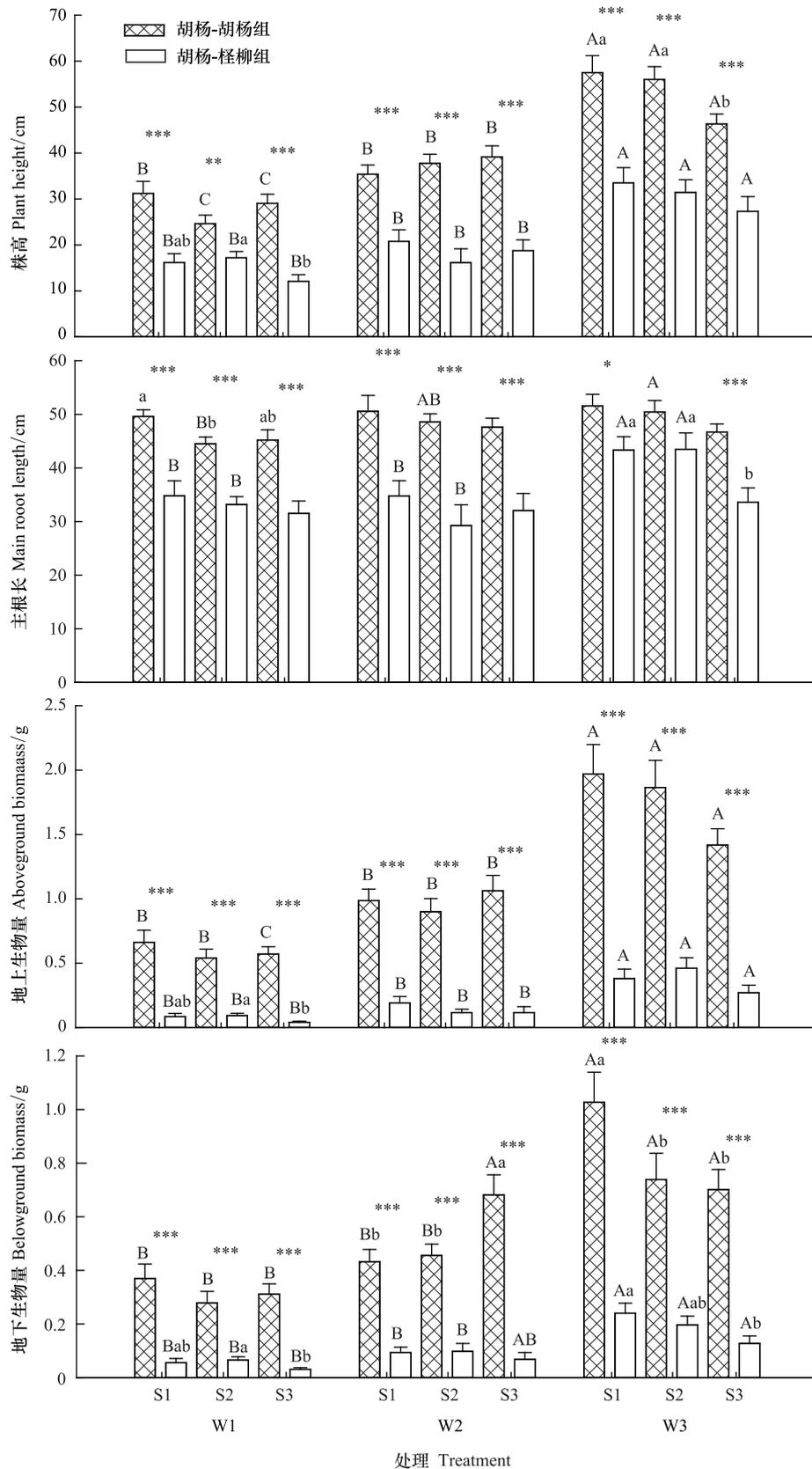


图2 不同水盐条件下多枝柽柳对胡杨幼苗生长的影响

Fig.2 Effects of *Tamarix ramosissima* on growth of *Populus euphratica* under different water and salinity conditions

不同的小写字母表示同一水分梯度下不同盐分梯度之间具有显著性差异;不同大写字母表示同一盐分梯度下不同水分梯度之间具有显著性差异(Duncan 多重比较);*表示两种伴生模式间差异,其中*表示 $P<0.05$,**表示 $P<0.01$,***表示 $P<0.001$

盐梯度的胡杨-柽柳组比胡杨-胡杨组降低了40%以上, W1S3条件下株高降幅最大, 达58.5%(图2)。胡杨-胡杨组幼苗在W3条件下, 高盐(S3)显著降低的株高, 而胡杨-柽柳组中, 单一盐分的变化对幼苗株高影响不显著。

除个别处理, 胡杨-柽柳组主根长显著低于胡杨-胡杨组($P < 0.05$), 大部分处理两组间差异达到极显著($P < 0.001$)。与胡杨-胡杨组相比, 胡杨-柽柳组主根长平均降低了27.5%, 与株高、生物量相比, 是各指标中降幅最小的。胡杨-胡杨组主根长随水分和盐分的变化不明显, 单一盐分降低或水分提高, 主根长有增大的趋势, 但没有表现出显著。胡杨-柽柳组的主根长则表现出随水盐梯度的变化而发生明显的变化。S1、S2盐分梯度下, W3的主根长显著高于W1、W2; 而S3梯度下, 各水分梯度间主根长没有显著差异。W1、W2水分梯度下, 主根长对盐分变化不敏感, W3条件下, 高盐(S3)条件显著降低胡杨幼苗的主根长。表明种间竞争存在条件下, 胡杨幼苗主根长降低, 且主根生长对水盐的响应更为敏感。

2.2.2 不同水盐条件下多枝柽柳对胡杨幼苗生物量积累和分配的影响

在所有水盐梯度上, 胡杨-柽柳组的胡杨幼苗地上生物量和地下生物量都显著低于胡杨-胡杨组(图2)。各水盐条件下, 胡杨-柽柳组的地上生物量、地下生物量降幅均高达75%以上, 且呈现出随水分胁迫程度越高, 降幅越大的趋势, W1S3时地上、地下生物量降幅最大, 分别达到92.3%和90.2%。两种伴生模式下, 水分对胡杨幼苗地上生物量影响显著, 随水分梯度提高, 地上生物量增大(表1, 图2); 而盐分及水盐交互作用对胡杨地上生物量的积累影响不显著(表1, 图2)。

水分以及水盐交互作用对胡杨幼苗的地下生物量影响达到显著水平(表1), 但不同伴生模式下地下生物量对水盐响应不一样。胡杨-胡杨组在S1和S2条件下, W3处理的地下生物量显著高于W1和W2处理; 高盐胁迫下, W2和W3处理的地下生物量无显著差异。且不同水分条件下, 胡杨-胡杨组地下生物量对盐分的响应不一样。胡杨-柽柳组在各个水分梯度下则大致表现出高盐(S3)一定程度降低地下生物量的趋势; 随水分梯度增大, 同一盐分梯度下的胡杨地下生物量逐渐增大。

根冠比是体现植物生物量分配的指标, 反映植物可获得水分的多少。在所有水盐梯度条件下, 和柽柳伴生的胡杨幼苗根冠比要普遍大于胡杨-胡杨组的值, 这与生物量、株高等指标正好相反(图3)。表明和柽柳竞争的情况下, 胡杨倾向于增大光合产物向地下部分的投入。胡杨-胡杨组根冠比随水分和盐分的变化没有表现出明显的趋势。胡杨-柽柳组中, 水分为W1和W2的条件下, 盐分对幼苗根冠比的影响不显著; 在W3条件下, 低盐和高盐都能显著降低幼苗的根冠比。

2.3 不同水盐条件对相对竞争强度的影响

衡量竞争强度的众多指标中, RCI是应用最为广泛的一个^[22], 生物量往往作为植物生长表现的最有力指示作为竞争强度计算的依据^[23]。相对竞争强度(RCI)结果表明, 各水盐条件下胡杨幼苗的生长都受到了柽柳的强烈抑制, 地上和地下受到的影响程度接近。水分对地上、地下相对竞争强度(RCI_a 、 RCI_b)影响显著($P < 0.05$), 无论是地上还是地下, 高水(W3)条件下的RCI值趋向于最小(表2, 图4), 高盐(S3)条件下, W3下的 RCI_a 值显著低于W1、W2($P < 0.05$)。盐分对 RCI_b 影响显著(表2), W3条件下, S3条件显著提高 RCI_b ($P < 0.05$), 但盐分对 RCI_a 的影响不显著, 且水分、盐分对 RCI_a 、 RCI_b 的影响均无显著交互作用(表2, 图4)。以上结果表明胡杨和多枝柽柳的种间关系受到了水盐环境的调控, 水分可以缓解柽柳竞争对胡杨幼苗生长的影响, 尤其是盐胁迫环境下; 而盐胁迫会增大种间地下竞争强度。

表2 水盐条件对相对竞争强度的影响

Table 2 Effects of water and salinity conditions on relative competitive intensity (two-way ANOVA)

因子及因子间交互作用 Main factors and interactions	df	RCI_a	RCI_b
水 Water	2	5.186 **	3.354 *
盐 Salinity	2	2.782	6.476 **
水×盐 Water×Salinity	4	0.662	0.824

RCI_a : 地上相对竞争强度 Aboveground relative competitive intensity; RCI_b : 地下相对竞争强度 Belowground relative competitive intensity; 表中数值为F检验值, 其中*表示 $P < 0.05$, **表示 $P < 0.01$

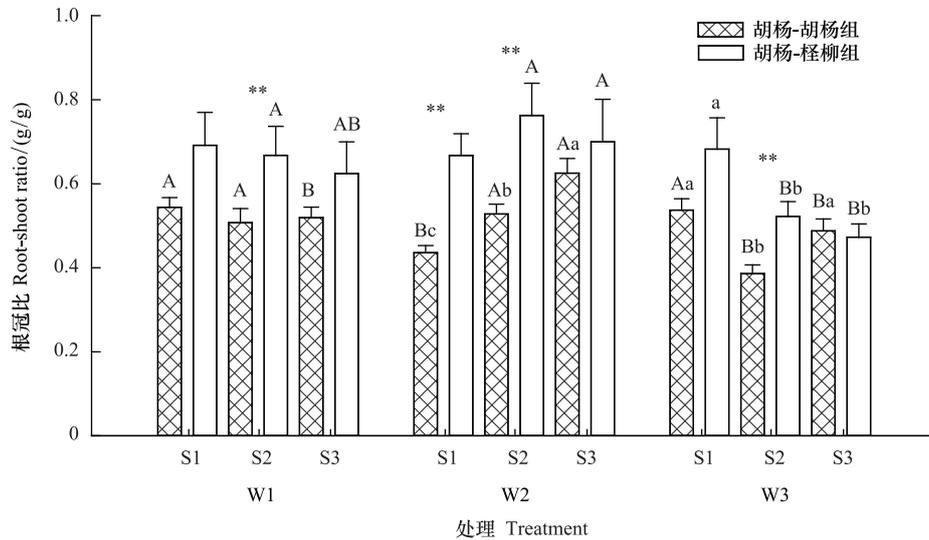


图3 不同水盐条件下伴生模式对胡杨幼苗根冠比的影响

Fig.3 Effects of *Tamarix ramosissima* on root/shoot ratio of *Populus euphratica* under different water and salinity conditions

* 表示两种伴生模式间差异,其中*表示 $P < 0.05$, **表示 $P < 0.01$, ***表示 $P < 0.001$

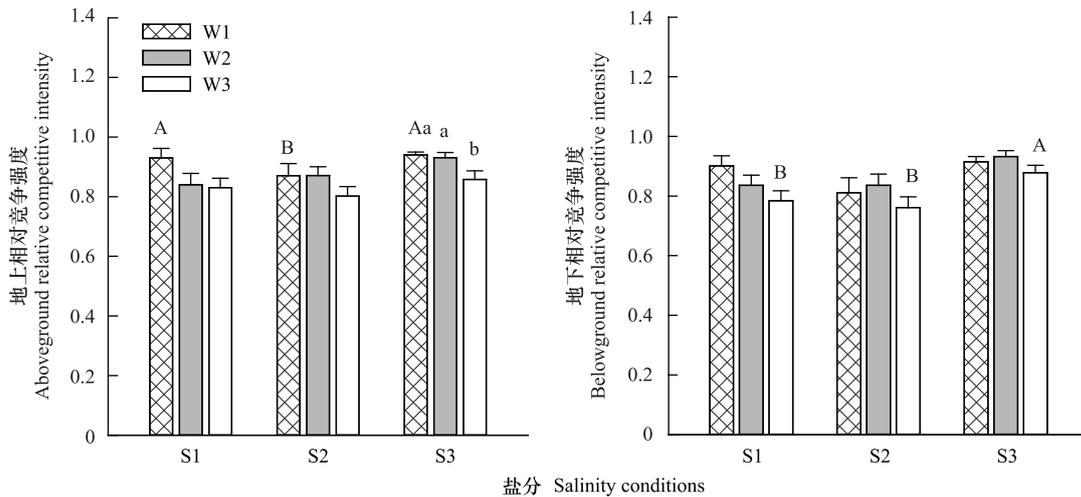


图4 不同水盐条件对相对竞争强度的影响

Fig.4 Effects of water and salinity conditions on relative competitive intensity

3 讨论和结论

3.1 多枝怪柳对胡杨幼苗生存和生长的影响

以往的研究表明,安全生境的缺失是胡杨通过实生幼苗更新失败的原因^[24]。一些研究认为,多枝怪柳和胡杨幼苗的混生对胡杨幼苗存活率影响十分有限^[25],而本试验结果表明多枝怪柳伴生下显著提高了胡杨幼苗死亡率(图1)。结果的差异可能来源于实验对象的区别,三年生的幼苗具有更强的抗逆性,而对于当年生幼苗,竞争对存活具有重要的影响。表明除了土壤水盐等非生物因素的限制,多枝怪柳的竞争也是限制胡杨通过实生苗更新的重要因素。

各水盐处理下,与胡杨-胡杨组相比,胡杨-怪柳组株高、主根长、地上生物量和地上生物量不同程度地降

低(图2),其中地上、地下生物量降幅达到75%以上。生物量是表征植物竞争能力的重要指标^[23],生物量急剧下降表明当年生胡杨幼苗在和多枝柽柳的种间竞争中极为不利。

胡杨幼苗的各个生长指标中,主根长降幅最小(图2)。这是因为胡杨幼苗早期根系以纵向生长为主,各处理组间胡杨主根长差异较小,深根系是胡杨适应水分快速多变的河漫滩生境的重要生物学特征^[26]。胡杨-胡杨组中水盐对幼苗的主根长影响不明显(图2),也表明了深根策略的稳定性。胡杨-柽柳组中,主根长对水盐变化敏感,高盐胁迫(S3)和水分胁迫(W1、W2)均能显著降低主根长(图2),说明和多枝柽柳竞争时,胡杨幼苗对盐旱胁迫的抗性降低。

种间关系受到非生物环境因子的调控,种间关系的类型和强度会随环境梯度的改变而发生变化^[27]。张雪妮等人^[28]研究发现,土壤盐分梯度越高,植物群落中种间互利性越低。北美柽柳入侵的研究表明,多枝柽柳扩张可以通过水文条件的恢复得到缓解^[15,29]。本研究中,水分对地上、地下相对竞争强度(RCI_a 、 RCI_b)均达到显著的影响($P<0.05$)(表2),高水(W3)条件下 RCI_a 、 RCI_b 趋于最低(图4),尤其在高盐S3条件下, RCI_a 随水分梯度升高显著降低,表明水分可以缓解柽柳竞争对胡杨地上、地下生长的抑制作用。盐分对 RCI_b 影响显著,对 RCI_a 没有显著的影响(表2),这可能是胡杨幼苗根系对盐胁迫的敏感性高于地上部分所致^[30],胡杨幼苗的耐盐机制是根系通过选择性吸收Cl离子,把盐分截留在根系中从而减小对地上部分的损害^[31]。此外,幼苗存活率随水分条件改善而提高,也表明了水分可以缓解多枝柽柳间竞争对胡杨幼苗的影响,充足的水分是胡杨和多枝柽柳幼苗共存的必要条件。

3.2 多枝柽柳对胡杨幼苗生长的影响机制

植物种间竞争通常有资源利用型竞争和干扰型竞争^[32],前者是由于植物共享有限的资源而产生的。在极端干旱区,水是植物生长所需的限制性资源,胡杨水分吸收特征受到种间竞争的影响^[33]。本试验结果表明水、盐、伴生模式及其交互作用对胡杨幼苗生长的影响都达到显著($P<0.05$),其中水和伴生模式的交互作用对胡杨幼苗各个生长量指标都达到了极显著($P<0.01$)(表1),表明水分胁迫和竞争对胡杨幼苗的生长并非简单的叠加作用。

与胡杨相比,多枝柽柳水势较低,水分利用效率较低,碳同化过程耗水量大^[25,34]。已有研究表明多枝柽柳入侵会导致河道加速干涸^[35]。和多枝柽柳伴生时,胡杨幼苗倾向将更多生物量投入到地下生长中,根冠比增大,而根冠比增大是胡杨幼苗受到干旱胁迫时的塑性响应^[36],这表明了多枝柽柳是通过对水分的掠夺对胡杨的生长产生了影响。对土壤重量含水量的测定证实了同样给水量下,胡杨-柽柳组土壤最低含水量要远远小于纯胡杨组,W3条件下的土壤含水量实际上仍对胡杨幼苗构成了干旱胁迫(图5)。

胡杨和多枝柽柳的水分利用策略和适应能力不同是试验中混生胡杨幼苗存活率明显下降,柽柳却没有出现死亡的重要原因。同样生长条件下,柽柳(*Tamarix spp.*)茎和根系木质部的最大导水率($K_{s,max}$)均大于胡杨^[37],具有更强的潜在导水能力,导管抗空穴能力高于胡杨^[38],具有更强的耐旱性。此外,其净光合速率对水分变化不敏感,干旱条件下,仍可通过增加水分消耗来维持高碳同化速率^[34]。这些特性表现出柽柳具有排挤胡杨并侵占河漫滩生境的能力。而胡杨幼苗水分利用策略较为保守,当受到干旱胁迫,其叶片气孔导度下降以减少水分丧失,导致胞间 CO_2 减少,碳同化受到限制,这是柽柳伴生下胡杨幼苗生长量剧烈下降的重要

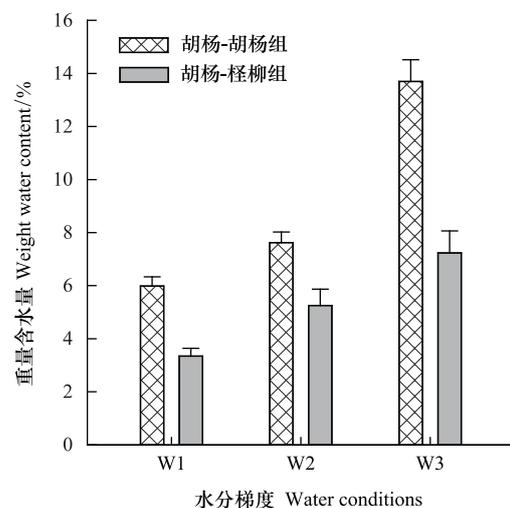


图5 不同给水条件下土壤最低重量含水量

Fig.5 Minimum value of weight water content under different water conditions

原因。

同时,来自柽柳地上部分的竞争也影响了胡杨的生长,多枝柽柳大量分枝的特性在有限的空间中会对胡杨幼苗产生遮蔽,而光照和胡杨幼苗地上生物量积累密切相关^[39],光照不足也会显著妨碍幼苗根系的发育^[40]。

本研究结果表明,多枝柽柳耗水的特性是其对胡杨幼苗生存和生长造成影响的重要原因。除此之外是否存在其他的机制,目前尚未明确。对美国入侵柽柳的研究中表明,多枝柽柳与本土三角叶杨的竞争仅在后者密度低的时候表现出来,且竞争还与土壤基质有关系^[15]。此外,本试验也无法表明两个物种间是否存在干扰型竞争。总而言之,胡杨和多枝柽柳的种间关系及其动态变化还需要进行更多的研究。

3.3 水对河岸林群落种间关系维持的重要性

生态位重叠程度越高和平均适合度差异越大,物种间越倾向于竞争排斥^[41],据此,多枝柽柳和胡杨的竞争将会导致野外胡杨种群的缩减,柽柳逐渐占主导地位。目前成熟的河岸林中胡杨占据主导地位^[42],这是由于在河岸林群落演替过程中,自然状态下的洪水漫溢对胡杨更有利,使胡杨在演替过程逐渐占据主导地位^[43]。水分条件较好的条件下,胡杨的净光合效率高于多枝柽柳^[25],而目前的水文状况更利于柽柳的定植和生长^[33]。胡杨的生长需水对河水的依赖度较高^[44],地下水位为 2—4 m 时为成熟河岸林中胡杨和柽柳共存的最佳条件,随地下水位降低,柽柳逐渐在群落中占优而胡杨退化^[45]。本试验结果也表明了良好的水分是早期胡杨幼苗和多枝柽柳幼苗共存所需。

群落中某一物种优势增强往往是气候变化导致种间相互作用改变的结果^[27]。一项针对河岸林生态系统的 meta 分析指出,气候变化带来的旱化现象会导致河岸林植物群落中耐旱能力强的物种个体数量增长,而耐旱能力较差的物种被取代^[46]。一些研究者认为,柽柳在北美的扩张是土壤盐渍化和旱化的一个指示,这种土壤条件不再适合本土树种的生存,而柽柳耐盐耐旱的特性使其能够很好地存活下来^[29]。目前胡杨更新失败而多枝柽柳持续扩张的现状,和河漫滩生境改变有重要的联系。尽管生态输水在遏制绿洲退化上已取得一定的成效,但目前的水文格局还无法满足胡杨有性繁殖更新的需求。由于输水量和输水格局与自然状态洪水泛滥的过程大相径庭^[7],在植物生长与繁殖的关键需水期输水量不足而土壤蒸发强烈,使输水之后绿洲土壤盐渍化表现出加重的趋势^[11]。已有研究表明胡杨幼苗的定植除了与当年水分输入有关外,还与次年的持续输水量和时间有重要的关系^[8]。而多枝柽柳的更新对水文格局受到人为干扰响应不敏感^[47]。目前胡杨种子更新失败而柽柳扩张的现象是水盐制约及胡杨竞争劣势共同造成的。因此,为了促进胡杨有性繁殖自然更新和维持荒漠河岸林群落结构,目前最有效的方式应是通过改善生态输水的方式,在胡杨种子萌发和幼苗生长关键时期创造安全生境,同时满足天然植被的合理生态水位,从而实现胡杨实生苗生长和存活以及胡杨种群的维持与发展。

参考文献 (References):

- [1] 王世绩. 全球胡杨林的现状及保护和恢复对策. 世界林业研究, 1996, (6): 37-44.
- [2] 吕爽. 胡杨幼苗地上地下生长特性对水土条件的响应[D]. 北京: 北京林业大学, 2015.
- [3] 韩路, 王海珍, 牛建龙, 王家强, 柳维扬. 荒漠河岸林胡杨群落特征对地下水水位梯度的响应. 生态学报, 2017, 37(20): 6836-6846.
- [4] 王丽娟. 胡杨(*Populus euphratica*) 幼苗根系生长特征及影响因素研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2015.
- [5] Li X, Li Y, Zhang G, Wang L, Yoshikawa K. Regeneration properties of a *Populus euphratica* riparian forest located in the vicinity of the Ejina Oasis, Inner Mongolia, China. Landscape and Ecological Engineering, 2017, 13(1): 71-79.
- [6] 郝鹏. 基于环境因子的极端干旱区胡杨繁殖适应机制研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2012.
- [7] 司建华, 冯起, 席海洋, 鱼腾飞, 李炜. 黑河下游额济纳绿洲生态需水关键期及需水量. 中国沙漠, 2013, 33(2): 560-567.
- [8] Thevs N, Zerbe S, Schnittler M, Abdusalih N, Succow M. Structure, reproduction and flood-induced dynamics of riparian Tugai forests at the Tarim River in Xinjiang, NW China. Forestry, 2008, 81(1): 45-57.
- [9] 周莹莹, 陈亚宁, 朱成刚, 陈亚鹏, 陈晓林. 塔里木河下游胡杨(*Populus euphratica*) 种群结构. 中国沙漠, 2018, 38(2): 315-323.
- [10] 年雁云, 王晓利, 蔡迪花. 黑河流域下游额济纳三角洲气候及生态环境变化分析. 干旱气象, 2015, 33(1): 28-37.
- [11] 鱼腾飞, 冯起, 刘蔚, 司建华, 席海洋, 陈丽娟. 黑河下游土壤水盐对生态输水的响应及其与植被生长的关系. 生态学报, 2012, 32(22): 7009-7017.
- [12] 杨维康, 张道远, 张立运, 尹林克. 新疆主要柽柳属植物(*Tamarix* L.) 的生态类型划分与生境相似性研究. 干旱区地理, 2004, 27(2):

- 186-192.
- [13] 尹林克. 中亚荒漠生态系统中的关键种——怪柳(*Tamarix* spp.). 干旱区研究, 1995, 12(3): 43-47.
- [14] 赵峰侠, 尹林克. 荒漠内陆河岸胡杨和多枝怪柳幼苗种群空间分布格局及种间关联性. 生态学杂志, 2007, 26(7): 972-977.
- [15] Sher A A, Marshall D L. Seedling competition between native *Populus deltoides* (Salicaceae) and exotic *Tamarix ramosissima* (Tamaricaceae) across water regimes and substrate types. American Journal of Botany, 2003, 90(3): 413-422.
- [16] 孙丽坤, 刘万秋, 陈拓, 刘光琇. 怪柳属(*Tamarix*)植物生境适应机制与资源价值研究进展. 中国沙漠, 2016, 36(2): 349-356.
- [17] Li E G, Tong Y Q, Huang Y M, Li X Y, Wang P, Chen H Y, Yang C Y. Responses of two desert riparian species to fluctuating groundwater depths in hyperarid areas of Northwest China. Ecohydrology, 2019, 12(3): e2078.
- [18] 尹林克, 李涛. 塔里木河中下游地区荒漠河岸林群落种间关系分析. 植物生态学报, 2005, 29(2): 226-234.
- [19] 黄培祐. 干旱区开发引起怪柳植丛扩展现象的研究//全国首届产业生态学与循环经济学术研讨会. 北京: 中国生态学学会, 2003: 215-221.
- [20] 单立山, 苏铭, 张正中, 王洋, 王珊, 李毅. 不同生境下荒漠植物红砂-珍珠猪毛菜混生根系的垂直分布规律. 植物生态学报, 2018, 42(4): 475-486.
- [21] Grace J B. On the measurement of plant competition intensity. Ecology, 1995, 76(1): 305-308.
- [22] 蒋智林, 刘万学, 万方浩, 李正跃. 植物竞争能力测度方法及其应用评价. 生态学杂志, 2008, 27(6): 985-992.
- [23] Keddy P, Nielsen K, Weiher E, Lawson R. Relative competitive performance of 63 species of terrestrial herbaceous plants. Journal of Vegetation Science, 2002, 13(1): 5-16.
- [24] Cao D C, Li J W, Huang Z Y, Baskin C C, Baskin J M, Hao P, Zhou W L, Li J Q. Reproductive characteristics of a *Populus euphratica* population and prospects for its restoration in China. PLoS One, 2012, 7(7): e39121.
- [25] Wu G L, Jiang S W, Liu H, Zhu S D, Zhou D D, Zhang Y, Luo Q, Li J. Early direct competition does not determine the community structure in a desert riparian forest. Scientific Reports, 2018, 8(1): 4531.
- [26] Ye Z Q, Wang J M, Wang W J, Zhang T H, Li J W. Effects of root phenotypic changes on the deep rooting of *Populus euphratica* seedlings under drought stresses. PeerJ, 2019, 7: e6513.
- [27] Olsen S L, Töpper J P, Skarpaas O, Vandvik V, Klanderud K. From facilitation to competition: temperature - driven shift in dominant plant interactions affects population dynamics in seminatural grasslands. Global Change Biology, 2016, 22(5): 1915-1926.
- [28] 张雪妮, 吕光辉, 杨晓东, 贡璐, 秦璐, 何学敏, 刘昊奇. 基于盐分梯度的荒漠植物多样性与群落、种间联接响应. 生态学报, 2013, 33(18): 5714-5722.
- [29] Glenn E P, Nagler P L. Comparative ecophysiology of *Tamarix ramosissima* and native trees in western U.S. riparian zones. Journal of Arid Environments, 2005, 61(3): 419-446.
- [30] 周洪华, 李卫红. 胡杨木质部水分传导对盐胁迫的响应与适应. 植物生态学报, 2015, 39(1): 81-91.
- [31] 马焕成, 王沙生. 盐胁迫下胡杨的离子响应. 西南林学院学报, 1998, 18(1): 42-47.
- [32] 许驭丹, 董世魁, 李帅, 沈豪. 植物群落构建的生态过滤机制研究进展. 生态学报, 2019, 39(7): 2267-2281.
- [33] Wang D D, Yu Z T, Peng G, Zhao C Y, Ding J L, Zhang X L. Water use strategies of *Populus euphratica* seedlings under groundwater fluctuation in the Tarim River Basin of Central Asia. CATENA, 2018, 166: 89-97.
- [34] 吴桂林, 蒋少伟, 周天河, 王丹丹, 李君. 不同地下水埋深胡杨与怪柳幼苗的水分利用策略比较. 干旱区研究, 2016, 33(6): 1209-1216.
- [35] Busch D E, Smith S D. Mechanisms associated with decline of woody species in riparian ecosystems of the southwestern U.S. Ecological Monographs, 1995, 65(3): 347-370.
- [36] 张楠, 杨雪芹, 曹德昌, 李景文, 井家林, 吕爽, 夏延国. 土壤水肥因子对胡杨幼苗生长权衡和木质化的影响. 西北植物学报, 2013, 33(4): 771-779.
- [37] 周洪华, 李卫红, 木巴热克·阿尤普, 徐茜. 荒漠河岸林植物木质部导水与栓塞特征及其对于干旱胁迫的响应. 植物生态学报, 2012, 36(1): 19-29.
- [38] Ayup M, Chen Y N, Nyongesah M J, Zhang Y M, Rajput V D, Zhu C G. Xylem anatomy and hydraulic traits of two co-occurring riparian desert plants. IAWA Journal, 2015, 36(1): 69-83.
- [39] 刘倩雯. 额济纳绿洲胡杨种子萌发及幼苗生长影响因子[D]. 北京: 北京林业大学, 2011.
- [40] 赵振勇, 张科, 卢磊, 周生斌, 张慧. 塔里木河中游洪水漫溢区荒漠河岸林实生苗更新. 生态学报, 2011, 31(12): 3322-3329.
- [41] 储诚进, 王西石, 刘宇, 蒋林, 何芳良. 物种共存理论研究进展. 生物多样性, 2017, 25(4): 345-354.
- [42] Li J, Yu B, Zhao C, Nowak R S, Zhao Z, Sheng Y, Li J. Physiological and morphological responses of *Tamarix ramosissima* and *Populus euphratica* to altered groundwater availability. Tree Physiology, 2013, 33(1): 57-68.
- [43] Wu G L, Jiang S W, Liu W Y, Zhao C Y, Li J. Competition between *Populus euphratica* and *Tamarix ramosissima* seedlings under simulated high groundwater availability. Journal of Arid Land, 2016, 8(2): 293-303.
- [44] 李亚飞, 于静洁, 陆凯, 王平, 张一驰, 杜朝阳. 额济纳三角洲胡杨和多枝怪柳水分来源解析. 植物生态学报, 2017, 41(5): 519-528.
- [45] Li W H, Zhou H H, Fu A H, Chen Y P. Ecological response and hydrological mechanism of desert riparian forest in inland river, northwest of China. Ecohydrology, 2013, 6(6): 949-955.
- [46] Garssen A G, Verhoeven J T A, Soons M B. Effects of climate-induced increases in summer drought on riparian plant species: a meta-analysis. Freshwater Biology, 2014, 59(5): 1052-1063.
- [47] Merritt D M, Le Roy Poff N. Shifting dominance of riparian *Populus* and *Tamarix* along gradients of flow alteration in western North American rivers. Ecological Applications, 2010, 20(1): 135-152.