

DOI: 10.5846/stxb202003310762

刘深思, 徐贵青, 李彦, 吴雪, 刘杰, 米晓军. 5 种沙地灌木对地下水埋深变化的响应. 生态学报, 2021, 41(2): 615-625.

Liu S S, Xu G Q, Li Y, Wu X, Liu J, Mi X J. Difference and consistency of responses of five sandy shrubs to changes in groundwater level in the Hailiutu River Basin. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(2): 615-625.

5 种沙地灌木对地下水埋深变化的响应

刘深思^{1,2,3}, 徐贵青^{1,2,3,*}, 李彦^{1,2}, 吴雪⁴, 刘杰^{1,2,3}, 米晓军^{1,2,3}

1 中国科学院新疆生态与地理研究所, 荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 乌鲁木齐 830011

2 中国科学院阜康荒漠生态国家野外科学观测研究站, 阜康 831505

3 中国科学院大学, 北京 100049

4 新疆大学资源与环境科学学院, 乌鲁木齐 830046

摘要: 研究干旱、半干旱区植物功能性状对地形地貌分异引起的地下水埋深变化的响应, 对于揭示我国西北地区植物应对地下水埋深增加的维持机制和开展植被生态恢复建设具有重要意义。以海流兔河流域典型草原生境的 5 种建群灌木沙柳(*Salix psammophila*)、乌柳(*Salix cheilophila*)、柠条(*Caragana korshinskii*)、油蒿(*Artemisia ordosica*)和杨柴(*Hedysarum laeve*)为研究对象, 认识其在滩地、丘间-丘顶典型分布和地势抬升条件下, 沙地灌木生物量分配、根系分布及其对地下水埋深变化的生理响应特征。研究结果表明: (1) 沙柳为深根系植物, 生理功能的维持不仅依赖浅层土壤水, 而且吸取地下水; 乌柳、柠条、油蒿和杨柴为浅根系植物, 主要水源是浅层土壤水。(2) 在滩地共生条件下, 沙柳和乌柳黎明前小枝水势(ψ_{pd})、正午小枝水势(ψ_m)、气孔导度(g_s)、最大光化学量子产量(F_v/F_m)、表观量子效率(Φ)、光饱和点净光合速率(P_s)及光补偿点光量子通量密度(I_c)无显著差异; 油蒿和杨柴 ψ_m 、 g_s 与 F_v/F_m 存在显著差异。(3) 由丘间-丘顶分布引起地下水埋深不同的条件下, 丘间和丘顶沙柳 ψ_{pd} 、 ψ_m 、 P_s 和 I_c 差异显著, 乌柳 ψ_{pd} 和 g_s 差异显著, 柠条和油蒿仅 ψ_m 差异显著, 这几种灌木其它生理性状在丘间和丘顶无显著差异。(4) 沙柳生理性状与地下水埋深的相关性分析表明, 随着地下水埋深的增加, g_s 和 P_s 呈降低趋势, Φ 呈升高趋势, I_c 没有明显变化。综上所述, 不同根系分布的灌木, 对地下水埋深变化的响应存在明显差异。研究结果可以为干旱生态系统原生植被恢复的地下水管理提供参考。

关键词: 地下水埋深; 根系分布; 小枝水势; 光响应参数; 气孔导度; 最大光化学量子产量

Difference and consistency of responses of five sandy shrubs to changes in groundwater level in the Hailiutu River Basin

LIU Shensi^{1,2,3}, XU Guiqing^{1,2,3,*}, LI Yan^{1,2}, WU Xue⁴, LIU Jie^{1,2,3}, MI Xiaojun^{1,2,3}

1 State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

2 Fukang Station of Desert Ecology, Chinese Academy of Sciences, Fukang 831505, China

3 University of China Academy of Sciences, Beijing 100049, China

4 College of Resource and Environment Sciences, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

Abstract: Research on the responses of plants functional characters to the changes of groundwater level caused by topographical differentiation was important for revealing the maintenance mechanism of plants to adapt the decline of groundwater level and developing ecological restoration of vegetation in northwest China. Five sandy shrubs that grow and dominate in the Hailiutu River Basin typical grassland, namely *Salix psammophila*, *Salix cheilophila*, *Caragana korshinskii*, *Artemisia ordosica*, and *Hedysarum laeve*, were investigated. The characteristics of biomass allocation, root distribution and physiological response to changes in groundwater level of five species under different topographic conditions

基金项目: 国家自然科学基金项目(41730638, U1603105); 中国科学院前沿科学重点研究项目(QYZDJ-SSW-DQC014)

收稿日期: 2020-03-31; **网络出版日期:** 2020-11-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xugq@ ms.xjb.ac.cn

were explored (namely, flat land, interdune and dune, and uplifting topography). The results showed that: (1) *S. psammophila* belonged to a deep root type, and its survival depended on both the water in the shallow soil layers and groundwater; *S. cheilophila*, *C. korshinskii*, *A. ordosica* and *H. laeve* belonged to shallow root types and thus depended on water in shallow soil layers. (2) In the flat land of lake beaches, predawn shoot water potential (ψ_{pd}), midday shoot water potential (ψ_m), stomatal conductance (g_s), maximum quantum yield (F_v/F_m) and apparent quantum efficiency of photosynthesis (Φ), net photosynthetic rate at light saturation point (P_s) and photosynthetic photon flux density at light compensation point (I_c) of *S. psammophila* and *S. cheilophila* showed no significant difference. The ψ_m , g_s and F_v/F_m of *A. ordosica* and *H. laeve* displayed significant differences. (3) On the small dune and interdune lowland with different groundwater levels, ψ_{pd} , ψ_m , P_s and I_c of *S. psammophila* showed significant differences; ψ_{pd} and g_s of *S. cheilophila* showed significant differences; and ψ_m of *C. korshinskii* and *A. ordosica* showed significant difference. Other physiological traits of these shrubs showed no significant difference. (4) The correlation analysis between physiological characters of *S. psammophila* and groundwater level indicated that the g_s and P_s decreased significantly, Φ increased significantly, and I_c did not change significantly with groundwater level declining. In conclusion, the responses of five shrub species with different root distribution to changes of groundwater level are significantly different. The results can provide reference for groundwater resource management to native vegetation restoration in arid ecosystems that depend on groundwater.

Key Words: groundwater level; root distribution; shoot water potential; light response parameters; stomatal conductance; maximum quantum yield

在干旱、半干旱生态环境脆弱区,水是限制植物种类、数量和生长发育的关键因素之一^[1-2]。由于年降水量少、蒸发剧烈,地下水成为植物生存所依赖的重要甚至是唯一的水分来源^[3]。地下水的时空分布直接或间接影响生态系统过程、植物群落组成及植物用水策略^[4-5]。流域尺度的地形地貌变化会影响地表到地下水的距离(地下水埋深),而地下水埋深变化会约束植物土壤水分获取相关的生物量分配^[4,6-7]、功能性状表达及调控机制^[8-10]。目前,基于个体水平研究植物生理性状与地下水位变化之间的关系较为普遍,如 Gries 等^[11]在塔克拉玛干沙漠南缘发现胡杨叶水势、气孔导度与地下水位变化关系密切;张晓蕾等^[12]研究表明地下水位的变化影响骆驼刺幼苗的蒸腾速率、光合作用等生理特性。然而,相关研究多集中于探讨特定植物的生理性状对地下水位变化的响应和适应,包括叶水势、气孔导度、净光合速率、叶绿素荧光参数、根系分布及生物量分配等指标的变化^[13-17]。少有研究扩展到流域尺度,基于地形地貌分异引起的地下水埋深变化,认识不同灌丛植物对地下水埋深变化的响应差异。

内陆干旱区的地下水依赖型生态系统(Groundwater Dependent Ecosystems, GDEs)包含深根系和浅根系植被群落,植物部分或全部依赖地下水^[18]。地下水位和浅层地下水的空间分布直接影响着自然植被的生长和群落的空间分布结构^[5]。改变地下水资源量将会导致地下水位的波动,进而控制着水分对植物的有效性^[17]。植物可以利用的水分不仅取决于生境的气候、土壤条件,同时与植物根深、侧根分布及根系系统的重叠程度密切相关^[19-20],这些条件决定了植物吸收水分的范围^[21]和对水分条件变化的响应及水分利用策略^[22]。然而,植被短期或长期对地下水埋深变化的响应仍然存在不确定性,关于不同功能型植物汲取水分深度和生理调整的知识仍然不足^[23]。

海流兔河流域属于我国典型的西北内陆干旱、半干旱地区,土地沙漠化严重^[24]。沙柳(*Salix psammophila*)、乌柳(*Salix cheilophila*)、柠条(*Caragana korshinskii*)、油蒿(*Artemisia ordosica*)、杨柴(*Hedysarum laeve*)等植物是海流兔河流域草原生态系统中的优势固沙灌木^[25-26],在维持生态系统稳定性和促进土地荒漠化防治中起关键作用。近年来,由于城镇化水平的提高与能源工业产业的发展,对地下水开采的需求增大,导致区域内地下水位下降,造成自然植被退化和局部荒漠化^[26-28],严重威胁 GDEs 的生态服务功能和系统稳定性^[29-30]。该研究利用海流兔河流域产流区地形地貌变化和地势抬升形成的不同地下水埋深条件,初步认识灌木生物量分配、根系分布和生理性状对地下水埋深变化的响应特征,探讨不同灌木对地下水埋深条件变化的生理调整策略,理论上有助于揭示流域乃至半干旱区内陆盆地中植物应对地下水埋深增加的抗旱生存维持

机制,实践上为沙生植被恢复的地下水资源管理提供参考。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区域概况

海流兔河流域位于鄂尔多斯盆地毛乌素沙漠与陕北黄土高原的过渡地带,地处 $38^{\circ}01'—38^{\circ}42'N$, $108^{\circ}56'—109^{\circ}36'E$ 之间,北起乌审旗的巴彦柴达木乡,南达韩家峁,西起乌审旗的查汗敖包,东至榆林大海则三队。南北长 91.3km,东西宽 109.8km,流域面积达 2603km^2 。流域内河网稀疏,海流兔河为区内主要河流,发源于乌审旗南部的新庙巴嘎,自西北向东南汇入无定河,全长 120.9km,此区内河长 $45.2\text{km}^{[31]}$ 。气候属温带大陆性季风气候,夏季炎热多雨,冬季寒冷干燥,年平均气温为 $6.6—8.6^{\circ}\text{C}$,年平均降水量为 $334.0—364.7\text{mm}$,年平均蒸发量约为 2000mm ,属典型干旱、半干旱草原环境。

流域内地势特征表现为北高南低、东西高、中间低,海拔高程在 $982.0—1479.5\text{m}$ 之间^[31]。在流域产流区以风沙地貌为主,分布着滩地、沙地、沙丘、沙梁等地貌类型。滩地主要由河、湖相沉积形成,地形平坦,受较浅的地下水埋深和盐碱化影响;沙地分布面积广,地形起伏小;沙丘地形起伏较大,高度随固定程度发生变化,滩地边缘的固定沙丘高度为 $1—4\text{m}$,半固定沙丘为 7m ;沙梁分布在流域分水岭地带,相对高差达 $15—30\text{m}^{[32]}$ 。主要优势灌木有沙柳、杨柴、油蒿、乌柳、柠条、白沙蒿(*Caryopteris mongholica*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)等。海流兔河流域地下水埋深的空间变化与灌木种类的多样性,为认识不同灌木对地下水埋深变化的响应特征提供了理想的实验场地。

1.2 样地设置和地下水位调查

在流域上游沿地形抬升设置 1 条样带,间隔一定距离选取 4 个样地,分别记为 S1-1、S1-2、S1-3 和 S1-4。每个样地随机选取 2—3 个 $10\text{m}\times 10\text{m}$ 的灌木样方,沿海拔梯度跨越滩地、沙地、沙丘、沙梁等地貌类型。S1-1 油蒿、杨柴、旱柳和沙柳分布;S1-2 油蒿、柠条、沙柳和乌柳分布;S1-3 油蒿、沙柳分布, S1-4 仅出现油蒿。本研究选取沙柳、乌柳、柠条、油蒿、杨柴 5 种灌木作为研究对象。利用 GPS 定位系统,确定样地中心经纬度位置与海拔高度。当地下水埋深小于 3m 时,采用人工土钻法测定自然存在的地下水埋深;当地下水埋深超过 3m 时,采用克里格空间插值的方法确定地下水埋深^[31]。

1.3 根系分布与生物量测定

选取高度和冠幅适中的沙柳、乌柳、柠条、油蒿和杨柴,在植物生长末期进行全根系挖掘。记录植物主根深度、各级侧根数量、长度、深度分布范围及根直径。将每一吸收根视为圆柱体,通过测得的直径和长度计算其表面积。以 10cm 为一个深度区间,计算每个土壤深度区间内吸收根表面积,绘制植物吸收根表面积垂直分布条形图^[33]。同时,对地上、地下生物量进行取样,将样品带回实验室,置于烘箱中以 65°C 烘烤 24h ,称其干重,全部生物量以烘干计重,计算根冠比。

1.4 植物生理生态指标测定

1.4.1 小枝水势测定

利用 Model 3500 植物水分压力室(PMS Instrument Company, Albany, NY, USA)分别于黎明前 40min 和正午测定黎明前小枝水势(predawn shoot water potential, ψ_{pd})和正午小枝水势(midday shoot water potential, ψ_{m})。每株植物上随机选取 1 个长势良好的枝条,重复 5 次,取数据平均值记为小枝水势值。

1.4.2 光响应曲线测定

利用 LI-6400 便携式光合作用系统(Li-Cor, Lincoln, NE, USA)在晴天测量植株的光响应曲线。分别使用 $2\times 3\text{cm}^2$ 自带红蓝光源叶室和 CO_2 注射器提供不同的光强和 CO_2 浓度。叶室控温为 30°C ,参照 CO_2 浓度设为 $400\mu\text{mol}/\text{mol}$,流量设为 $400\mu\text{mol}/\text{s}$ 。选择生长状况良好的成熟叶片进行测量,测定光响应曲线时,将叶平铺于叶室内,尽量避免叶片重叠,使叶表面接受同等的光照,所有叶片的表面积可视为光合有效面积。测定结束后,采集叶室内测定的叶,计算叶面积,再根据算出的实际叶面积折算光合速率。油蒿叶片狭窄而短小,操

作不便,因而没有测量光响应曲线。

采用 MnMolecular 指数函数关系式对光响应曲线进行拟合,公式如下^[33]:

$$y = A [1 - e^{-k(x-x_c)}] \quad (1)$$

式中, y 是净光合速率(P_n), x 是叶室内光量子通量密度($PPFD_i$), A 为光饱和点的 P_n (P_s), x_c 为光补偿点的 $PPFD_i$ (I_c), $k \times A$ 为光合作用表观量子效率(Φ)。通过拟合获得 P_s 、 I_c 和 Φ 等参数以衡量植物的光合能力。

1.4.3 气孔导度测定

利用 SC-1 稳态气孔计(Model SC-1, Decagon, USA)测定植株的气孔导度(g_s)。选取植株长势良好的成熟叶片,将通道夹子夹在叶片上,采取手动模式测量其气孔导度并记录数据,实验重复 3—9 次。

1.4.4 叶绿素荧光测定

利用 Pocket PEA 植物效率分析仪(Pocket PEA, PE 32 1JL, Hansatech Instruments Ltd, King's Lynn Norfolk, UK)测定灌木叶片的初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)和光化学最大量子产量(F_v/F_m)。每次测量选取数量相当的成熟叶片,将其摊开均匀置于叶夹内,选择冠层中有充足光照的成熟叶片进行测量,重复 6—15 次。

1.5 数据处理

利用 SPSS 21.0 软件(SPSS for Windows, Version 21.0, Chicago, IL, USA)对数据进行统计分析,对 5 种灌木小枝水势、光合参数、气孔导度及叶绿素荧光数据进行单因素方差分析(One-way ANOVA)、独立样本 T 检验和 Duncan 多重比较;对沙柳各项生理指标与地下水埋深进行相关性分析, $P < 0.05$ 时表示差异显著。利用 Sigmaplot 12.5 (Sigmaplot for windows, Version 12.5, Systat Software, USA)软件中的非线性回归模块对光合数据进行拟合及绘图。

2 结果

2.1 生物量分配与根系分布

从表 1 中可以看出,不同样地灌木生物量的大小存在差异。S1-1—S1-4 的灌木层地上生物量、地下生物量和总生物量呈降低的趋势,表明灌木层生物量可能受到由地势抬升而引起的地下水埋深增加的限制。S1-2 地上生物量小于地下生物量,其它 3 个样地地上生物量均大于地下生物量,这表明 S1-2 的灌木把更多的光合产物投入到地下部分,这可以增强植物对地下水资源的获取能力^[34]。4 个样地的标准误均偏大,表明不同样方生物量的变化非常大,这可能是由于地下水埋深变化、人类活动如放牧、资源开采所导致^[28,32]。

表 1 样地位置与生物量
Table 1 The location and biomass of the sample plot

调查点 Sample plot	S1-1	S1-2	S1-3	S1-4
经纬度	38°44'32.2" N	38°46'38.1" N	38°47'17.9" N	38°48'02.2" N
Longitude and Latitude	108°48'38.3" E	108°48'48.1" E	108°45'10.5" E	108°42'33.9" E
海拔 Altitude/m	1326	1330	1380	1412
地貌类型 Landform	滩地	沙地、沙丘	沙丘	沙梁
地下水埋深 groundwater level/m	0.6	1.1、2.6	2.8	11.0
地上生物量 Aboveground biomass/(g/m ²)	432.80±390.62	235.04±57.97	112.39±34.47	69.68±59.39
地下生物量 Belowground biomass/(g/m ²)	362.83±332.64	281.24±167.44	77.46±16.54	40.90±31.76
总生物量 Total biomass/(g/m ²)	795.62±723.26	516.28±224.10	189.85±51.02	110.58±91.15

样本数 $n = 2-3$, 生物量数据采用平均值±标准误 (Mean±SE) 表示

根系调查结果表明(图 1),沙柳主根伸展的深度达 500cm,吸收根主要分布在地表以下 10—120cm 之间,其吸收根表面积占总吸收根表面积的 50%以上;在 300—500cm 深的土层中仍有 13.21%的侧根分布。乌柳和柠条所有根系主要分布在地表下 60cm 深的土层中,其中 50%以上的吸收根表面积分布在 0—20cm 深的土层

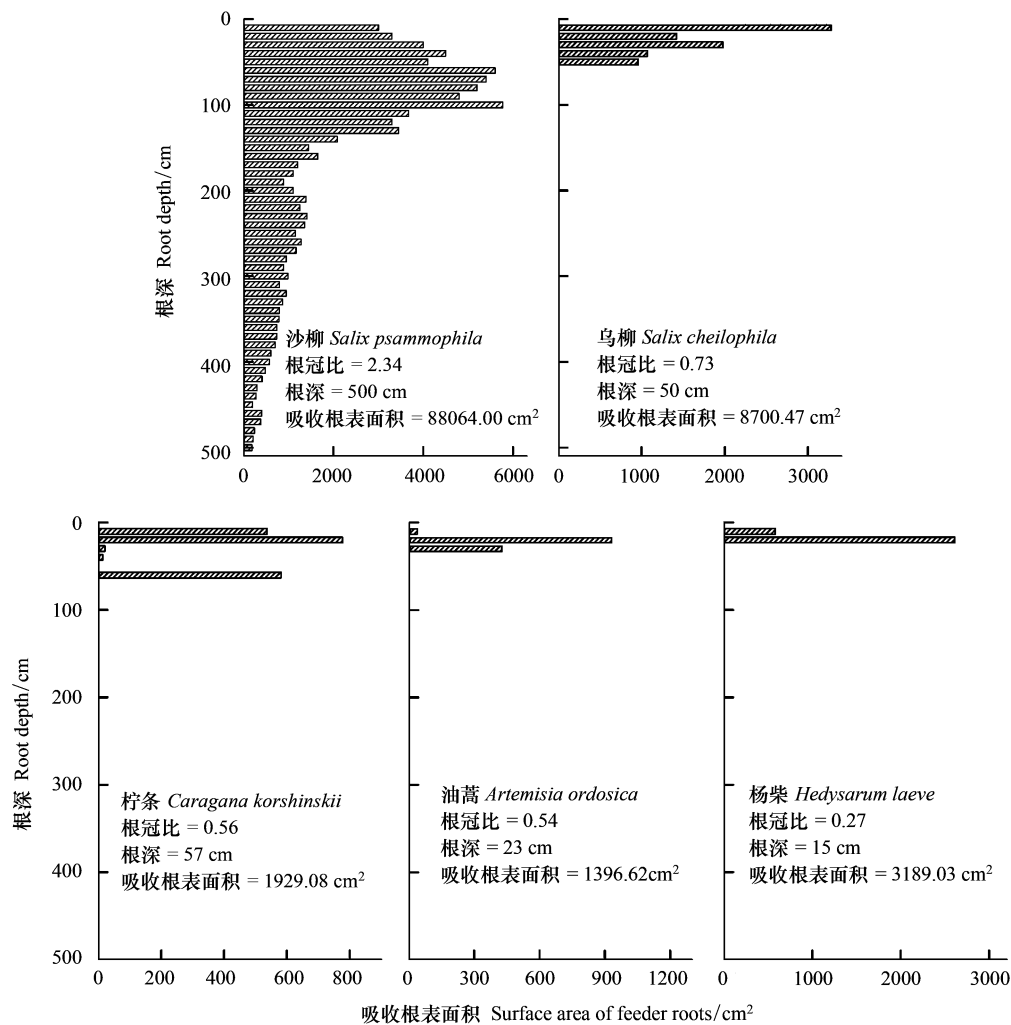


图 1 5 种灌木的吸收根表面积垂直分布与根冠比

Fig.1 Vertical distribution of surface area of the feeders roots and root-shoot ratio

中。油蒿与杨柴 50% 以上的吸收根表面积分布在 10—20cm 的土壤深度。根据 5 种灌木的根系分布情况可知(图 1),乌柳、柠条、油蒿和杨柴均为浅根系植物,根系垂直深度不超过 60cm,侧根集中分布于浅层土壤;沙柳为深根系植物,其主根发达,侧根发育,分布面积广。

由 5 种灌木的根冠比可知(图 1),沙柳的根冠比最大,乌柳、柠条、油蒿及杨柴根冠比均较小。这表明,在典型的干旱、半干旱草原环境中,沙柳更多的生物量投入地下以生长和发育庞大的根系,从而在更大的土壤体积中获取水分,相应的深根也有助于适应更广的地下水埋深范围。乌柳、柠条、油蒿及杨柴对地下生物量的投资较小,其浅根系主要利用由降水转化而来的浅层土壤水。

2.2 滩地环境中灌木的生理性状特征

小枝水势、净光合速率、气孔导度和最大光化学量子产量等生理指标可以反映植物在各种环境胁迫下的生理健康状态^[35-38]。沙柳、乌柳、油蒿和杨柴在滩地共生环境中的生理性状特征如图 2 所示。沙柳和乌柳黎明前小枝水势(ψ_{pd})没有明显差异,油蒿和杨柴 ψ_{pd} 也没有明显差异,而前者的水分条件明显好于后者($P < 0.05$)。油蒿正午小枝水势(ψ_m)最高,为 -0.94MPa ,其次是杨柴,沙柳和乌柳 ψ_m 较低且不存在显著差异。与之相应地,油蒿气孔导度(g_s)大于另三种植物,其中乌柳和杨柴的 g_s 明显小于油蒿($P < 0.05$)。从 4 种灌木的最大光化学量子产量(F_v/F_m)发现,杨柴 F_v/F_m 显著高于其它三种灌木($P < 0.05$),为 0.83;沙柳、乌柳和油蒿

F_v/F_m 差异不显著。在滩地共生环境中沙柳与乌柳的光合能力差异不显著, 3 种植物表观量子效率 (Φ) 和光饱和点净光合速率 (P_s) 均不存在明显差异, 仅杨柴光补偿点光量子通量密度 (I_c) 显著大于沙柳与乌柳 ($P < 0.05$)。

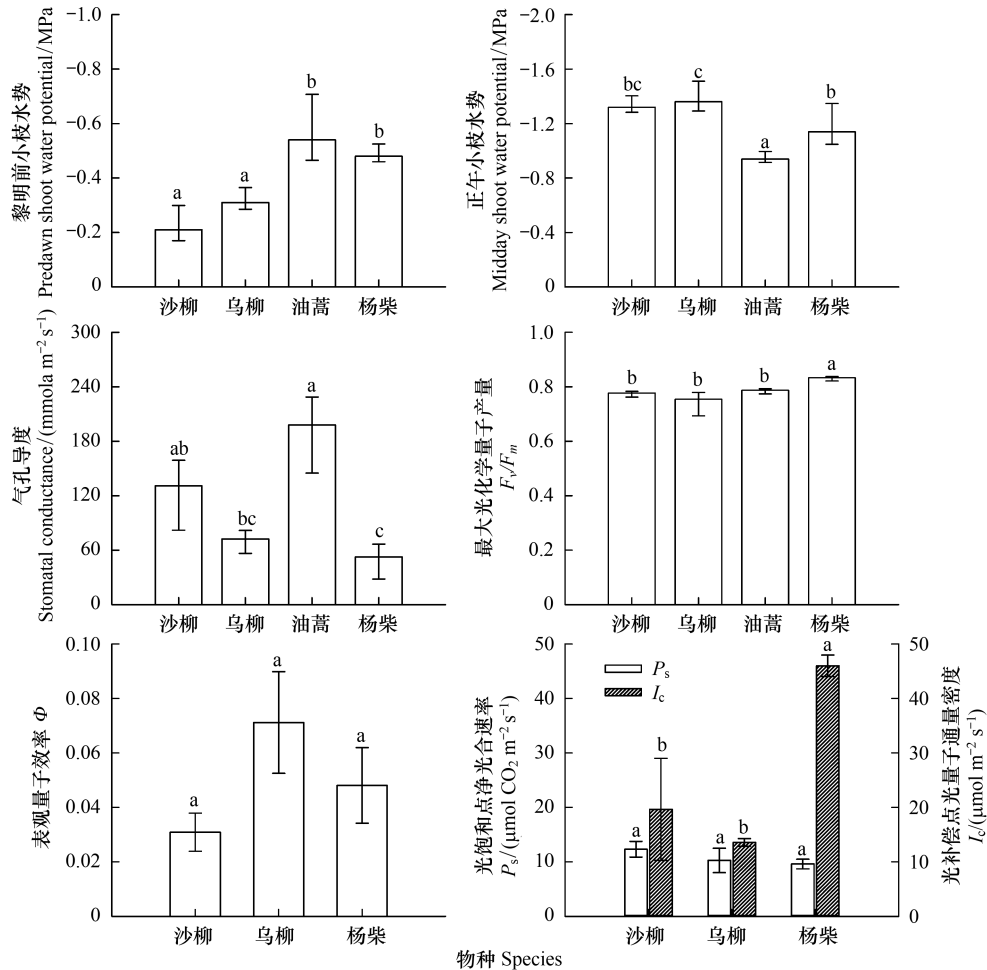


图2 滩地共生环境中沙柳、乌柳、油蒿和杨柴小枝水势、气孔导度、最大光化学量子产量及光响应参数

Fig.2 Shoot water potential, stomatal conductance, maximum quantum yield and light response parameters of *Salix psammophila*, *Salix cheilophila*, *Artemisia ordosica* and *Hedysarum laeve* in the flat land

2.3 丘间、丘顶分布下灌木的生理性状特征

对丘间、丘顶同种植物的生理性状进行对比研究, 可以促进我们对植物策应地下水埋深变化的机理认识。图3显示了丘间、丘顶分布下沙柳、乌柳、柠条和油蒿的 ψ_{pd} 、 ψ_m 、 g_s 和 F_v/F_m 。沙柳丘间 ψ_{pd} 明显低于丘顶 ($P < 0.05$), 预示着生长在丘顶的沙柳水分条件好于丘间; 乌柳丘间 ψ_{pd} 明显高于丘顶 ($P < 0.05$); 柠条与油蒿丘间、丘顶 ψ_{pd} 差异不显著。正午时丘顶沙柳、柠条和油蒿小枝水势均显著高于丘间 ($P < 0.05$); 而乌柳丘间、丘顶 ψ_m 没有明显差异。沙柳、柠条和油蒿的 g_s 对地形分异表现出一致性, 三者均没有明显变化。相比之下, 乌柳丘间、丘顶的 g_s 则显示出显著差异 ($P < 0.05$), 其丘间的 g_s 明显大于丘顶。在两种地貌类型中, 4 种植物的 F_v/F_m 值差异性均不显著。丘间沙柳的 P_s 和 I_c 显著高于丘顶, Φ 没有明显差异; 乌柳和柠条的光合能力没有受到微地形分异的限制, P_s 、 I_c 和 Φ 均没有显著差异 (图4)。

2.4 地形抬升下沙柳对地下水埋深变化的生理响应

在地势抬升条件下, 沙柳的水分状态受到地下水埋深变化的影响, 其结果如图5所示。当地下水埋深为 1.1m 时, 沙柳 ψ_{pd} 和 ψ_m 较低; 而当地下水埋深位于 2.6m 时, 沙柳 ψ_{pd} 和 ψ_m 均显著升高 ($P < 0.05$)。沙柳 g_s 与 P_s

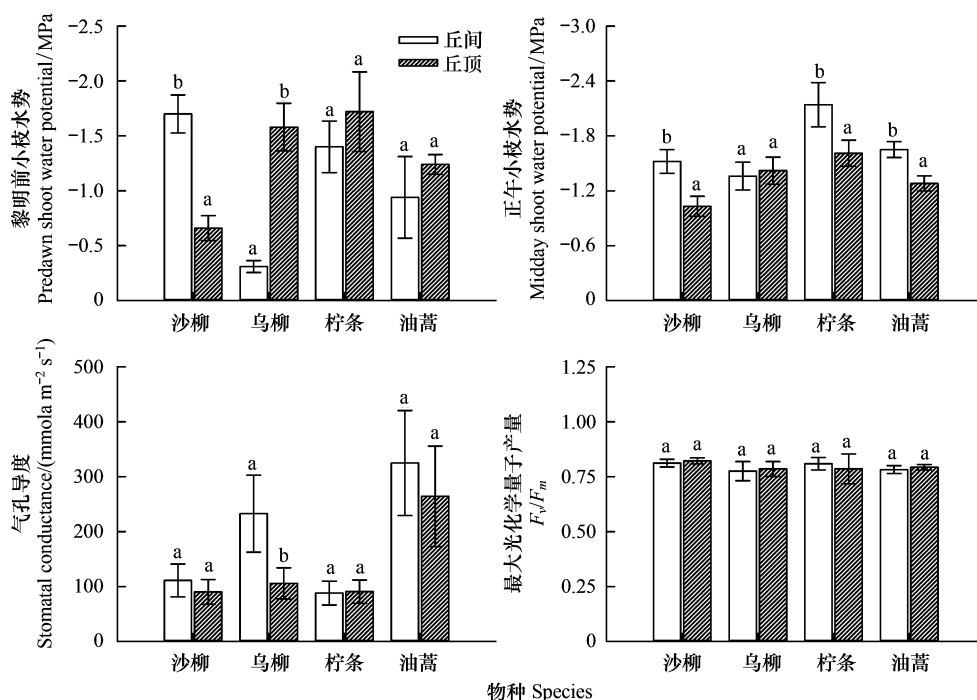


图3 典型丘间、丘顶分布下沙柳、乌柳、柠条和油蒿小枝水势、气孔导度及最大光化学量子产量

Fig.3 Shoot water potential, stomatal conductance and maximum quantum yield of *Salix psammophila*, *Salix cheilophila*, *Caragana korshinskii* and *Artemisia ordosica* at the lowland and sandy dune

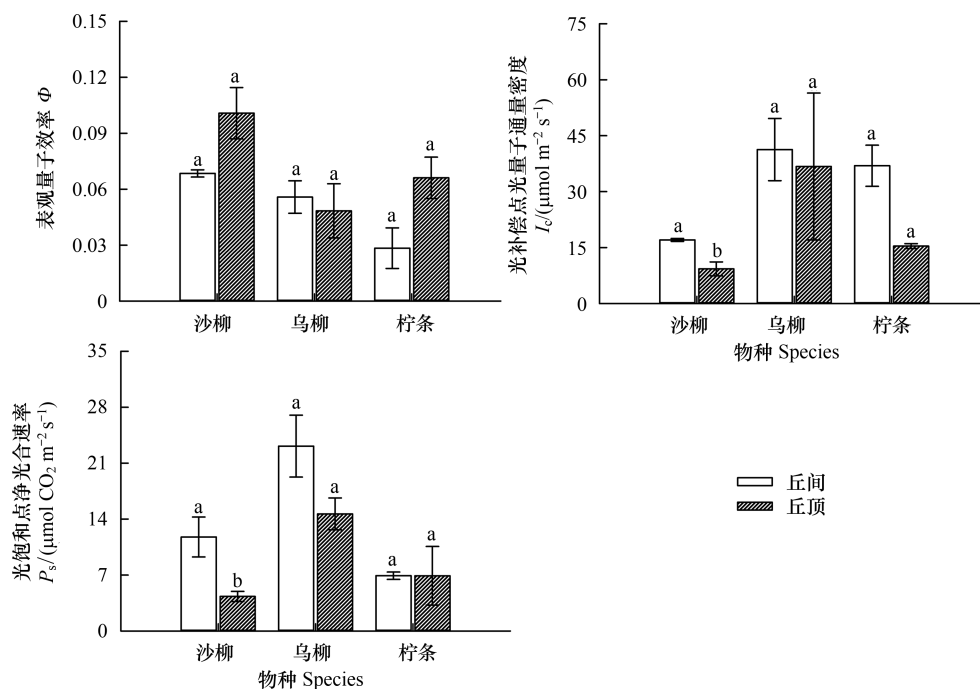


图4 典型丘间、丘顶分布下沙柳、乌柳和柠条表观量子效率、光补偿点光子通量密度及光饱和点净光合速率

Fig.4 Apparent quantum efficiency of photosynthesis, photosynthetic photon flux density at light compensation point and net photosynthetic rate at light saturation point of *Salix psammophila*, *Salix cheilophila* and *Caragana korshinskii* at the lowland and sandy dune

对地下水埋深变化的响应一致,线性回归分析的结果表明,随着地下水埋深的增加, g_s 与 P_s 逐渐减小($P < 0.05$)。当地下水埋深为 0.6m 时,沙柳 F_v/F_m 最小,为 0.78;当地下水埋深为 1.1m、2.6m、2.8m 时, F_v/F_m 不存在明显差异。沙柳 Φ 与地下水埋深的关系则呈现出显著的正相关,即 Φ 随着地下水埋深的增加逐渐升高($P < 0.05$),而地下水埋深的变化并没有引起沙柳 I_c 的显著差异。

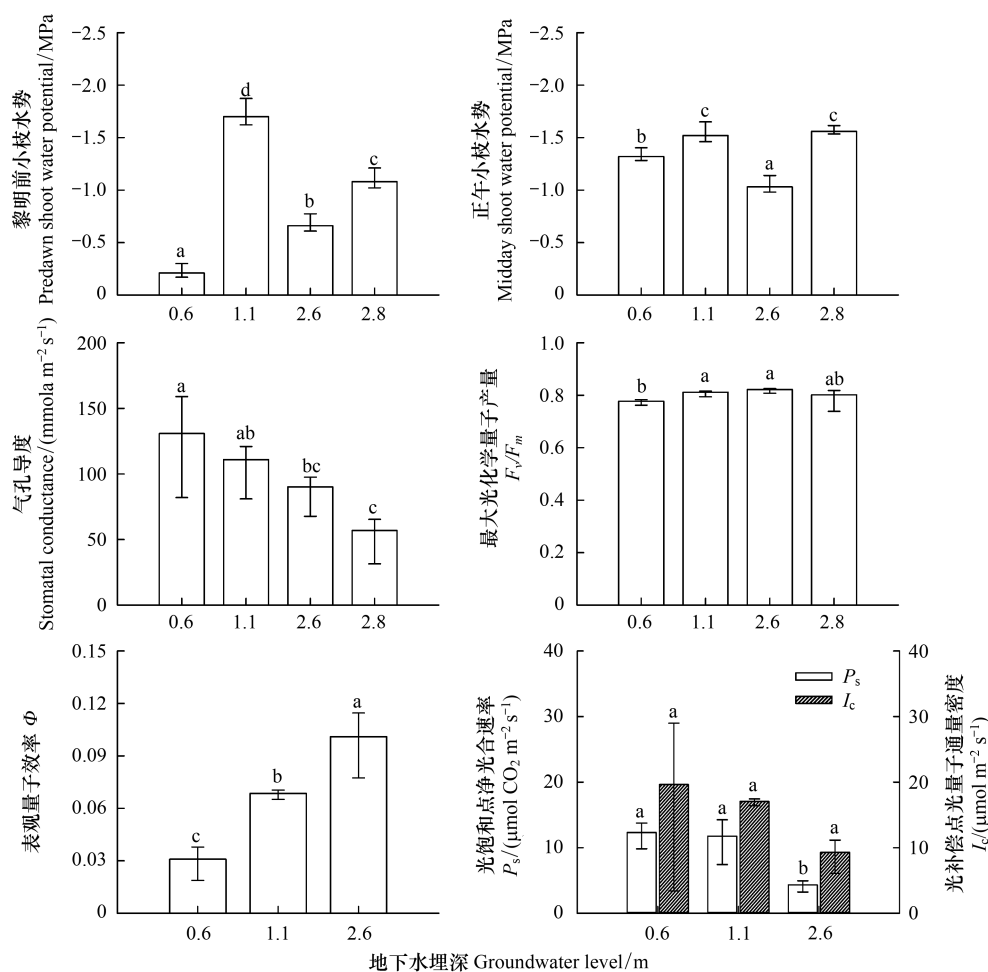


图5 不同地下水埋深沙柳小枝水势、气孔导度、最大光化学量子产量及光合指标

Fig.5 Shoot water potential, stomatal conductance, maximum quantum yield and photosynthetic parameters of *Salix psammophila* under different groundwater level

3 讨论

地下水埋深是控制干旱区植被生长和分布的关键因素之一^[26]。在降水稀少、蒸发剧烈的干旱区,当地下水埋深较浅,小于或等于植物根系深度时,植物可能由于土壤盐渍化和土壤透气性差^[10,14,32],导致植被分布稀疏。当根系深入毛细水带时,植物可以利用沿毛管上升而存在于土壤毛管孔隙中的地下水^[39],以维持正常生长。当地下水埋深过深,植物根系不能触及毛管上升区时,植物会因水分匮乏而影响生存^[26,32]。根据植物根系分布调查的结果(图1),这5种沙地灌木的根系分别属于两种功能型:深根型和浅根型。沙柳属于深根系植物,它不仅利用表层土壤水,而且能获取深层地下水,这与前人的研究结果相似^[40-41]。Zunzunegui等^[42]研究表明,在干旱季节,这类植物的吸收根能够吸收深层水源以满足水分需求。相比之下,乌柳、柠条、油蒿与杨柴均为浅根系植物,其生存依赖于由降水转换而来的浅层土壤水和较浅的地下水。吕京京在海流兔河流域的研究结果表明^[24],这类灌木尽管不完全依赖地下水,但对地下水很敏感。

植物功能性状能够响应生存环境的变化,在一定程度上起到塑造植物生态策略的作用。由于植物功能性状的差异性,使物种间形成不同获取、利用和保存资源的策略,导致同一生活型植物具有不同的竞争优势和适应机制^[43]。在地势平缓的滩地共生条件下,油蒿和杨柴的生理性状存在显著差异,油蒿 ψ_m 与 g_s 明显高于杨柴, F_v/F_m 明显低于杨柴(图 2)。任昱^[44]等研究也表明,相比杨柴,油蒿具有较高的相对含水量和较低的叶绿素含量。而且根据张翠霞等^[45]对沙生植物的研究表明,油蒿在正午时气孔并未完全关闭,其蒸腾作用仍保持较高水平,这可能与油蒿叶片的形态结构密切相关。油蒿的叶表面具有表皮绒毛、角质膜蜡质层,且气孔密度较高、气孔深陷,这不仅能阻止水分蒸腾^[46],而且有利于叶片吸水^[47]。此外,肖春旺等人^[48]发现,无论水分的丰缺,油蒿的株高、总枝长、叶数、以及叶、茎枝、根、总生物量干重均大于杨柴。因此,油蒿对环境的适应能力更强、分布范围更广;而杨柴的适应能力较弱,分布范围相对狭窄。

长期处于相同的选择压力下,同一生活型植物在形态性状、生理性状与繁殖性状等方面表现出相似性,从而呈现出趋同适应的现象^[49]。Callaway^[50]认为,植物群落中的物种对特定物理环境具有相似的功能性状。本研究结果表明,滩地共生环境中沙柳和乌柳具有相似的生理性状, ψ_{pd} 、 ψ_m 、 g_s 、 F_v/F_m 、 Φ 、 P_s 和 I_c 等生理生态指标均表现出一致性(图 2),说明这两种灌木在滩地生境采取相同的生态策略。这一现象产生的原因与沙柳、乌柳之间的亲缘关系和形态结构有关,根据刘玉冰等人^[46]对于旱半干旱区荒漠植物叶片形态特征的研究表明,尽管沙柳和乌柳属于不同的种,但两种灌木同为柳属,且都是典型的异面叶,叶片上表皮覆被绒毛,下表皮为柳属植物特有的蜡质层,如沙柳的膜片状蜡质晶体、乌柳的壳状蜡质层。

丘间低地到沙丘的过渡,除了海拔高度的直接变化,地下水埋深变化最为明显。已有的研究表明,地下水位变化会影响植物的生长发育和生理性状^[51-53]。丘间、丘顶沙柳与乌柳的生理性状表现出差异性,二者 ψ_{pd} 、 ψ_m 、 g_s 、 P_s 和 I_c 的变化均不一致,仅 F_v/F_m 和 Φ 相似(图 3、4),这说明沙柳和乌柳的生理活动对不同地下水埋深的响应存在差异。乌柳 ψ_{pd} 和 g_s 受到水分的限制,但光合作用与荧光效率并没有表现对地下水埋深变化的显著响应(图 3、4),表明地下水埋深对乌柳水分生理性状的影响更为强烈。柠条和油蒿的生理活动对地下水埋深变化的响应呈现出一致性,生长在不同地貌类型的 2 种灌木 ψ_{pd} 、 g_s 和 F_v/F_m 均没有明显变化,但丘间 ψ_m 明显低于丘顶(图 3),这一现象可能与浅地下水埋深盐分表聚限制根土界面土壤水分传输过程有关^[54]。

沙柳在丘间-丘顶的生理特征,可以间接反映其生长状态与地下水埋深之间的关系。然而,关于沙柳的生理性状对地下水埋深变化的响应仍不明确。研究表明(图 5),沙柳多项生理指标受到地下水埋深的显著影响。前人对多枝怪柳^[10]的研究表明, ψ_{pd} 随地下水埋深的增加而显著降低。本研究发现,当地下水埋深从 0.6m 增加到 1.1m 时,沙柳 ψ_{pd} 与 ψ_m 小枝水势显著降低;然而,当地下水埋深从 1.1m 增加到 2.6m 时, ψ_{pd} 与 ψ_m 明显升高(图 5)。这种现象出现的原因可能是:(1)在海流兔河流域,当地下水埋深较浅时,地下水在强烈的蒸发作用下可直接通过毛细上升作用携带矿物质到达地表,导致表土层盐分积累^[32],沙柳受到盐分胁迫的限制, ψ_{pd} 与 ψ_m 显著降低;(2)当地下水埋深介于 0.6—1.1m 时,沙土土壤水分的贡献率占总蒸发量的 80% 以上^[55],土壤水分因蒸发散失而引起植物水势下降。此外,随着地下水埋深的增加, g_s 和 P_s 呈降低趋势, Φ 则呈升高趋势,这与前人的研究结果相似^[12,14,51]。在自然环境下,沙柳通过利用弱光进行光合作用、提高光能利用效率、减小光饱和时的光合能力和降低气孔导度的生态适应策略应对地下水埋深的增加(图 5)。

地下水位与植物功能性状的关系并不是简单的线性统计关系,而是植物、土壤、地下水综合作用的复杂系统^[13]。本文主要是研究 5 种沙地灌木对地下水埋深变化的生理响应,还应充分考虑地下水水质、地下水位波动、土壤含水量及植物可塑性等影响因素,加强高光谱遥感技术和同位素示踪技术的应用,采用长期定位研究,明确植物对地下水的吸收、利用情况。

4 结论

(1)沙柳为深根系植物,根冠比大,生理活动的维持不仅依赖浅层土壤水,而且吸取地下水;乌柳、柠条、油蒿和杨柴为浅根系植物,根冠比小,主要水源是降水形成的浅层土壤水。

(2)在滩地共生环境中,沙柳和乌柳具有相同的适应机制, ψ_{pd} 、 ψ_m 、 g_s 、 F_v/F_m 、 Φ 、 P_s 和 I_c 等生理生态指标均表现出一致性;油蒿和杨柴的生理性状存在显著差异,油蒿 ψ_m 与 g_s 明显大于杨柴, F_v/F_m 明显低于杨柴。

(3)在丘间-丘顶分布下,沙柳与乌柳对地下水埋深变化的生理响应表现出差异性,二者 ψ_{pd} 、 ψ_m 、 g_s 、 P_s 和 I_c 的变化均不一致,仅 F_v/F_m 和 Φ 相同;柠条和油蒿对地下水位变化的生理响应呈现出一致性, ψ_{pd} 、 g_s 和 F_v/F_m 均没有明显变化,丘间 ψ_m 都明显低于丘顶。

(4)地下水埋深的变化显著地影响沙柳的生理性状。线性回归分析的结果表明,随着地下水埋深的增加,沙柳 g_s 和 P_s 呈降低趋势, Φ 呈升高趋势。

参考文献(References):

- [1] Dube O P, Geoff P. Effects of rainfall variability and communal and semi-commercial grazing on land cover in southern African rangelands. *Climate Research*, 2001,17(2): 195-208.
- [2] Watson R. Common themes for ecologists in global issues. *Journal of Applied Ecology*, 1999,36(1): 1-10.
- [3] Rodriguez-Iturbe I. Ecohydrology: A hydrologic perspective of climate-soil-vegetation dynamics. *Water Resources Research*, 2000,36(1): 3-9.
- [4] 许皓,李彦,谢静霞,程磊,赵彦,刘冉. 光合有效辐射与地下水位变化对怪柳属荒漠灌木群落碳平衡的影响. *植物生态学报*, 2010,34(4): 376-386.
- [5] Xu W, Su X S. Challenges and impacts of climate change and human activities on groundwater-dependent ecosystems in arid areas-A case study of the Nalenggele alluvial fan in NW China *Journal of hydrology*, 2019,573: 376-385.
- [6] Horton J L, Clark J L. Water table decline alters growth and survival of *Salix gooddingii* and *Tamarix chinensis* seedlings. *Forest Ecology and Management*, 2001,140(2/3): 239-247.
- [7] Xu G Q, Yu D D, Li Y. Patterns of biomass allocation in *Haloxylon persicum* woodlands and their understory herbaceous layer along a groundwater depth gradient. *Forest Ecology and Management*, 2017,395: 37-47.
- [8] Horton J L, Kolb T E, Hart S C. Physiological response to groundwater depth varies among species and with river flow regulation. *Ecological Applications*, 2001,11(4): 1046-1059.
- [9] Máguas C, Rascher K G, Martins-Loução A, Carvalho P, Pinho P, Ramos M, Correia O, Werner C. Responses of woody species to spatial and temporal ground water changes in coastal sand dune systems. *Biogeosciences*, 2011,8(12): 3823-3832.
- [10] 张佩,袁国富,庄伟,薛沙沙. 黑河中游荒漠绿洲过渡带多枝怪柳对地下水位变化的生理生态响应与适应. *生态学报*, 2011,31(22): 6677-6687.
- [11] Gries D, Zeng F, Foetzi A, Arndt S K, Bruehlheide H, Thomas F M, Zhang X, Runge M. Growth and water relations of *Tamarix ramosissima* and *Populus euphratica* on Taklamakan desert dunes in relation to depth to a permanent water table. *Plant, Cell & Environment*, 2003,26(5): 725-736.
- [12] 张晓蕾,曾凡江,刘波,张慧,刘镇,安桂香. 不同地下水埋深下骆驼刺幼苗叶片生理参数光响应特性. *干旱区地理*, 2011,34(2): 229-235.
- [13] 赵文智,刘鹤. 荒漠区植被对地下水埋深响应研究进展. *生态学报*, 2006,26(8): 2702-2708.
- [14] 玛丽娅·奴尔兰,刘卫国,霍举颂,李宏侠,张雨,刘建国,徐悦. 旱生芦苇对地下水位变化的生态响应及适应机制. *生态学报*, 2018,38(20): 7488-7498.
- [15] Wu X, Zheng X J, Li Y, Xu G Q. Varying responses of two *Haloxylon* species to extreme drought and groundwater depth. *Environmental and Experimental Botany*, 2019,158: 63-72.
- [16] 陈亚鹏,陈亚宁,徐长春,李卫红,付爱红. 塔里木河下游地下水埋深对胡杨气体交换和叶绿素荧光的影响. *生态学报*, 2011,31(2): 344-353.
- [17] Naumburg E, Mata-Gonzalez R, Hunter R G, McLendon T, Martin D W. Phreatophytic vegetation and groundwater fluctuations: A review of current research and application of ecosystem response modeling with an emphasis on great basin vegetation. *Environmental Management*, 2005,35(6): 726-740.
- [18] 陈伟涛,孙自永,王焰新,马瑞. 论内陆干旱区依赖地下水的植被生态需水量研究关键科学问题. *地球科学——中国地质大学学报*, 2014,39(9): 1340-1348.
- [19] Schenk H J, Jackson R B. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology*, 2002,90(3): 480-494.
- [20] XU G Q, Li Y. Rooting depth and leaf hydraulic conductance in the xeric tree *Haloxylon ammodendron* growing at sites of contrasting soil texture. *Functional Plant Biology*, 2008,35(12): 1234-1242.

- [21] Lin G H, Phillips S L, Ehleringer J R. Monosoonal precipitation responses of shrubs in a cold desert community on the Colorado Plateau. *Oecologia*, 1996,106(1): 8-17.
- [22] Xu H, LI Y, Xu G Q, Zou T. Ecophysiological response and morphological adjustment of two Central Asian desert shrubs towards variation in summer precipitation. *Plant, Cell & Environment*, 2007,30(4): 399-409.
- [23] Antunes C, Chozas S, West J, Zunzunegui M, Barradas M C D, Vieira S, Máguas C. Groundwater drawdown drives ecophysiological adjustments of woody vegetation in a semi-arid coastal ecosystem. *Global Change Biology*, 2018,24(10): 4894-4908.
- [24] 吕京京. 海流兔流域地下水对植被指数分布的影响研究[D]. 北京: 中国地质大学(北京), 2013.
- [25] 张国盛, 李玉灵, 王林和, 董智, 齐锦秋. 半干旱地区臭柏造林初步研究. *内蒙古林学院学报: 自然科学版*, 1999,21(1): 22-26.
- [26] 金晓媚, 张强, 杨春杰. 海流兔河流域植被分布与地形地貌及地下水位关系研究. *地学前缘*, 2013,20(3): 227-233.
- [27] 周景山, 刘利清, 吴春霞, 于咏梅, 邢喜云, 白光梅. 内蒙古毛乌素沙地局部 2009-2014 年动态变化及其原因分析. *内蒙古林业调查设计*, 2019,42(6): 24-27.
- [28] 郝新忠, 郜超, 张继平, 石长春. 煤矿开采对榆林毛乌素沙地植被与地下水的影响. *陕西林业科技*, 2019,47(7): 28-31.
- [29] 刘鹄, 赵文智, 李中恺. 地下水依赖型生态系统生态水文研究进展. *地球科学进展*, 2018,33(7): 741-750.
- [30] Eamus D, Froend R. Groundwater-dependent ecosystems: the where, what and why of GDEs. *Australian Journal of Botany*, 2006,54(2): 91-96.
- [31] 朱丽, 徐贵青, 李彦, 唐立松, 牛子儒. 物种多样性及生物量与地下水位的关系——以海流兔河流域为例. *生态学报*, 2017,37(6): 1912-1921.
- [32] 张强. 海流兔流域生态植被变化与环境影响因素研究[D]. 北京: 中国地质大学(北京), 2011.
- [33] Xu H, Li Y. Water-use strategy of three central Asian desert shrubs and their responses to rain pulse events. *Plant and Soil*, 2006,285(1/2): 5-17.
- [34] Bell D L, Sultan S E. Dynamic phenotypic plasticity for root growth in polygonum; A comparative study *American Journal of Botany*, 1999,86(6): 807-819.
- [35] 冯建灿, 胡秀丽, 毛训甲. 叶绿素荧光动力学在研究植物逆境生理中的应用. *经济林研究*, 2002,20(4): 14-18, 30-30.
- [36] 刘欣. 植物水势研究与应用综述. *吉林林业科技*, 2015,44(4): 35-37.
- [37] 王碧霞, 曾永海, 王大勇, 赵蓉, 胥晓. 叶片气孔分布及生理特征对环境胁迫的响应. *干旱地区农业研究*, 2010,28(2): 122-126, 131-131.
- [38] 王海珍, 韩路, 徐雅丽, 牛建龙, 于军. 干旱胁迫下胡杨光合作用过程模拟与模型比较. *生态学报*, 2017,37(7): 2315-2324.
- [39] 伍光和王, 乃昂, 胡双熙, 田连想, 张建明. 自然地理学(第四版). 北京: 高等教育出版社, 2008: 320-322.
- [40] 杨峰, 刘立, 王文科, 赵贵章, 段鹏. 毛乌素沙地不同地貌下沙柳根系分布特征研究. *安徽农业科学*, 2011,39(25): 15582-15583, 15607-15607.
- [41] 杨峰, 王文科, 刘立, 赵贵章, 段鹏. 毛乌素沙地沙柳根系与土壤水分特征的研究. *安徽农业科学*, 2011,39(26): 16050-16052.
- [42] Zunzunegui M, Boutaleb S, Díaz Barradas M C, Esquivias M P, Valera J, Jáuregui J, Tagma T, Ain-Lhout F. Reliance on deep soil water in the tree species *Argania spinosa*. *Tree Physiology*, 2017,38(5): 678-689.
- [43] 杜峰, 梁宗锁, 胡莉娟. 植物竞争研究综述. *生态学杂志*, 2004,23(4): 157-163.
- [44] 任昱, 魏春光, 郭小宇. 鄂尔多斯 6 种植物叶片功能性状比较. *内蒙古林业科技*, 2019,45(4): 43-46.
- [45] 张翠霞, 张秋良, 常金宝. 库布其沙漠几种植物的光合蒸腾及水分利用效率. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2007,31(4): 81-84.
- [46] 刘玉冰, 李新荣, 李蒙蒙, 刘丹, 张雯莉. 中国干旱半干旱区荒漠植物叶片(或同化枝)表皮微形态特征. *植物生态学报*, 2016,40(11): 1189-1207.
- [47] 杨利贞, 冯丽, 杨贵森, 黄磊. 柠条(*Caragana korshinskii*)、油蒿(*Artemisia ordosica*)、花棒(*Hedysarum scoparium*)叶片吸水潜力及影响因素. *中国沙漠*, 2020,40(2): 214-221.
- [48] 肖春旺, 周广胜, 马风云. 施水量变化对毛乌素沙地优势植物形态与生长的影响. *植物生态学报*, 2002,26(1): 69-76.
- [49] 马森, 李博, 陈家宽. 植物对荒漠生境的趋同适应. *生态学报*, 2006,26(11): 3861-3869.
- [50] Callaway R M. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia*, 1997,112(2): 143-149.
- [51] 刘世荣, 赵广东, 马全林. 沙木蓼和沙枣对地下水位变化的生理生态响应 II. 叶片光合作用及其对温度和光的反应. *植物生态学报*, 2003, 27(2): 223-227.
- [52] 朱成刚, 李卫红, 马建新, 马晓东. 塔里木河下游地下水位对怪柳叶绿素荧光特性的影响. *应用生态学报*, 2010,21(7): 1689-1696.
- [53] 侯荣哲, 杨娜, 孟甲, 蔺成龙, 张姣姣. 鄂尔多斯高原毛乌素沙地湖盆边缘植被与地下水关系研究. *地下水*, 2012,34(3): 10-11, 49-49.
- [54] Huang F, Zhang Y D, Zhang D R, Chen X. Environmental groundwater depth for groundwater-dependent terrestrial ecosystems in arid/semiarid regions: A review. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2019,16(5): 763.
- [55] 李吉祥. 毛乌素沙地土壤—地下水蒸发解析研究[D]. 西安: 西安科技大学, 2019.