

DOI: 10.5846/stxb202008082069

苏丽,董波涛,孙佳,赵西梅,吴春红,夏江宝.地下水位对黄河三角洲柽柳根系生长的影响.生态学报,2021,41(10):3794-3804.

Su L., Dong B. T., Sun J., Zhao X. M., Wu C. H., Xia J. B. Effect of groundwater depth on root growth of *Tamarix chinensis* in the Yellow River Delta. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(10): 3794-3804.

地下水位对黄河三角洲柽柳根系生长的影响

苏 丽^{1,2}, 董波涛³, 孙 佳^{1,2}, 赵西梅¹, 吴春红¹, 夏江宝^{1,*}

1 滨州学院, 山东省黄河三角洲生态环境重点实验室, 滨州 256603

2 山东农业大学林学院, 泰山森林生态系统国家定位观测研究站, 黄河下游森林培育国家林业和草原局重点实验室, 泰安 271018

3 滨州市农业农村局, 滨州 256601

摘要:为揭示黄河三角洲柽柳根系生长特征对地下水位的响应规律,明确柽柳生长适宜的地下水位,在咸水矿化度(6 g/L)下,模拟设置 0、0.3、0.6、0.9、1.2、1.5、1.8 m 共 7 个地下水位。测定分析栽植柽柳土柱的水盐参数与根系生长指标。结果表明:在咸水矿化度下,地下水位可显著影响土壤水盐变化,从而影响柽柳根系的生长。随地下水位的降低,土壤含水量、含盐量和土壤溶液绝对浓度显著降低。在高水位(≤ 0.6 m)下,柽柳根系生长受水盐胁迫影响显著,柽柳根长、根径、侧根数、总生物量、侧根生物量、根系连接长度均较低,拓扑结构呈叉状分支;中水位(0.9 m)时,土壤水盐条件适宜,柽柳侧根数、根径、二级侧根和毛细根生物量达到最大值,拓扑结构由叉状分支向鱼尾形分支过渡;低水位(≥ 1.2 m)下,土壤水盐含量低,柽柳根系总生物量、主根生物量、一级侧根生物量和根系平均连接长度在 1.2 m 水位达到最大值后降低,拓扑结构呈鱼尾形分支。柽柳根系生长与地下水位密切相关,柽柳通过改变根系生长和调整构型来适应不同土壤水盐和地下水位条件。高水位(≤ 0.6 m)下柽柳以降低根系生长深度,增加分叉,调配各组织器官的生物量来适应水盐胁迫;中水位 0.9 m 下土壤水盐条件最适宜柽柳生长;低水位(≥ 1.2 m)下柽柳主要受土壤干旱胁迫而使根系向下生长,增加根系连接长度,以此扩大资源获取效率。柽柳根系生长及根系构型对咸水矿化度下不同地下水位表现出较强的适应性和可塑性。

关键词:根系生长;根系构型;土壤水盐;地下水位;柽柳;黄河三角洲

Effect of groundwater depth on root growth of *Tamarix chinensis* in the Yellow River Delta

SU Li^{1,2}, DONG Botao³, SUN Jia^{1,2}, ZHAO Ximei¹, WU Chunhong¹, XIA Jiangbao^{1,*}

1 Binzhou University, Shandong Key Laboratory of Eco-Environmental Science of Yellow River Delta, Binzhou 256603, China

2 College of Forestry, Shandong Agricultural University, Taishan Forest Ecosystem Research Station, Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration for Silviculture of the Lower Yellow River, Tai'an 271018, China

3 Binzhou Agricultural and Rural Bureau, Binzhou 256601, China

Abstract: The depth of groundwater can affect the root growth of plants. However, we know little about how groundwater depth influences the root growth characteristics and root architecture of *Tamarix chinensis* in the Yellow River Delta. To reveal the response law of the root growth characteristics of *T. chinensis* in the Yellow River Delta concerning groundwater depth and determine a suitable groundwater depth of *T. chinensis*, we conducted a greenhouse experiment to test the response of root growth characteristics of *T. chinensis* to the groundwater depth. We grew *T. chinensis* under seven groundwater depths (0, 0.3, 0.6, 0.9, 1.2, 1.5 and 1.8 m) with a saline water of 6 g/L. The results showed that in saltwater, the groundwater depth had significant effect on the growth of the *T. chinensis* root system by changing the soil water and salinity contents.

基金项目:国家自然科学基金重点项目-山东省联合基金项目(U2006215);国家自然科学基金项目(31770761);改为山东省农业科技资金(林业科技创新)项目(2019LY006);泰山学者工程专项(TSQN201909152)

收稿日期:2020-08-08; 修订日期:2021-04-10

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

When the groundwater depth was less than 0.6 m, the root length, root diameters, lateral root number, total biomass, lateral root biomass and root link length of *T. chinensis* were significantly decreased. The topological structure was dichotomous. While, the number of lateral roots, root diameters, the number of secondary lateral roots and fine root biomass of *T. chinensis* were the greatest at 0.9 m depth of groundwater. The topological structure transitioned from dichotomous to herringbone-like. The total root biomass, taproot biomass, first-order lateral root biomass and average length of links of *T. chinensis* decreased once the groundwater depth over 1.2 m, and the topological structure was herringbone-like. Thus, the root growth of *T. chinensis* is closely related to groundwater depth. *T. chinensis* root growth changed, and the configuration was adjusted to adapt to different soil water and salt and groundwater depth. At a shallow groundwater depth (≤ 0.6 m), the root growth of *T. chinensis* was suppressed but branching increased, and the biomass of various tissues and organs was altered to adapt to water and salt stress. The most suitable groundwater depth for the growth of *T. chinensis* was at 0.9 m. When the groundwater depth was more than 1.2 m, the roots of *T. chinensis* grew downward mainly due to soil drought stress, which increased the length of root, thus improved the efficiency of resource acquisition. We conclude that the *T. chinensis* can adapt to groundwater depth by altering root growth and morphology. Therefore, the adaptability of *T. chinensis* root system to different groundwater levels is of great significance to the study of vegetation restoration and ecological restoration of coastal saline-alkali wetlands under different groundwater conditions in the Yellow River Delta.

Key Words: root growth; root architecture; saltwater; groundwater levels; *Tamarix chinensis*; Yellow River Delta

黄河三角洲处于海陆交界地带,呈现植被结构单一、植被覆盖率低、生态环境脆弱等典型特征。受潮汐变化、海水入侵、黄河来水来沙量减少等因素的影响,黄河三角洲地下水及其矿化度是影响土壤水盐运移的重要因素^[1-3]。土壤是植物根系生长发育和分布的场所,土壤含水量和含盐量直接影响黄河三角洲植物的生长发育、分布格局及生物多样性。因此,从地下水变化的角度,探讨地下水位对土壤水盐以及植物生长的影响是揭示黄河三角洲植被分布格局和植被退化过程的重要环节。

地下水是影响滨海滩涂土壤水盐动态变化和植被恢复的关键因素^[4]。泥质海岸带受地下水、气候、植被及微地形等自然环境的影响,土壤水盐动态变化复杂^[2,5]。地下水的不断波动,导致土壤水盐含量不断变化。土壤水分是植物生长和生存的物质基础,是物质传输和迁移的重要载体,能直接影响植物的生长发育^[6];地下水可影响土壤盐分的迁移、积累以及释放^[1]。“盐随水走,水去盐留”,溶解在地下水中的盐分随水分迁移到达地表,受蒸发作用后盐分在表土层积累,造成土壤盐渍化。土壤水分亏缺、土壤渍水或含盐量过高都会影响植物的生长^[5]。黄河三角洲地下水位变化复杂、矿化度高,以及蒸降比大和海水入侵等自然因素,易导致土壤含水量、有效蓄水潜能与土壤含盐量波动较大,导致土壤次生盐渍化严重,从而影响植物的生长发育。柽柳(*Tamarix chinensis*),深根性植物、根系发达、耐干旱、耐盐碱,可以通过盐腺排除多余盐分,适应盐渍化环境,对防治水土流失、改良土壤和维持滨海湿地生态系统平衡具有重要作用^[7-9]。柽柳也是黄河三角洲盐碱地主要的水土保持灌木树种和退化湿地生态修复的重要植物材料。根系通过在土壤中的穿插、缠绕、网络及固结等,在吸收水分和养分的同时,对改良土壤的物理结构和营养成分、增强土壤的抗侵蚀能力和抗剪切能力有着重要作用^[10]。根系拓扑指数能反映不同植物根系的分支模式,通过分支模式分析根系构型有助于理解植物根系对水盐生境的适应能力^[11]。因此,开展不同地下水位对土壤水盐运移及植物根系生长的影响研究,对黄河三角洲不同地下水条件下滨海盐碱类湿地的植被恢复与生态修复具有重要意义。

目前,众多学者对黄河三角洲柽柳的研究主要集中在柽柳灌丛对土壤盐分及养分的影响^[12]、柽柳种群空间分布格局^[13]、柽柳林土壤微生物与呼吸特征^[14]、生长动态对密度结构的响应规律^[15]、柽柳根系分布特征及其影响因素^[16]、扦插幼苗根系对不同盐分的响应规律^[17]和盐分逆境下柽柳根系的生理生化特征等^[18-19]。柽柳在北美等多作为入侵植物以生物防治^[20]、植被演替^[21]研究为主,柽柳林在泥质海岸带具有较好的降盐改土功能^[22],但随着土壤盐分的不同,柽柳对林下草本生长影响差异较大^[23]。但涉及地下水位如何影响土

壤水盐变化以及怪柳生长状况,特别是对怪柳根系生长参数及其构筑型的探讨较少,尚不明确黄河三角洲滨海滩涂怪柳根系生长的水盐适应机制,这在一定程度上影响了泥质海岸带水盐逆境下怪柳的栽植管理。鉴于此,为有效探明咸水矿化度下不同地下水位对怪柳根系生长的影响,明确怪柳根系的生长适应策略和适宜水盐条件。本文模拟咸水矿化度下 7 个不同的地下水位,在无地表水分来源和降雨的情况下,以栽植怪柳的土壤柱体为研究对象,测定分析土壤水盐参数以及怪柳根系生长参数和根系构型等。研究结果可丰富和完善黄河三角洲地区怪柳生长的水盐适应策略,可为怪柳栽植的水盐管理措施提供理论依据和技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究在山东省黄河三角洲生态环境重点实验室的科研温室内进行(117°58'57" E, 37° 22'56" N)。温室玻璃透光率超过 90%,室内空气相对湿度平均为 45%±6%,大气温度平均为(25±4)℃。实验土壤取自黄河下游滩地,土壤质地为粉砂壤土,土壤类型为潮土,其初始 pH 值为 7.54,平均含盐量为 0.1%,田间持水量为 37.86%,土壤容重为 1.32 g/cm³。为模拟黄河三角洲的地下水矿化度,地下水设置为咸水矿化度,并以黄河三角洲 NaCl 为主的海盐自行配置。配置的咸水 pH 为 7.26±0.06,盐度为(1.34±0.15)%,电导率为(21.97±2.63) ms/cm,地下水矿化度为(6.23±0.26) g/L。怪柳苗木采用 3 a 实生苗,基径为 1.40 cm,苗高统一截杆至 0.5 m。

1.2 试验设计

2014 年 3 月 5 日将怪柳实生苗栽植于直径为 0.3 m 的 PVC 管中,PVC 管实际淹水区为 0.55 m 深,为防止土壤渗漏,在 PVC 管底部铺设纱网。将 PVC 管放置在桶底内径为 0.46 m、上口内径为 0.57 m、高度为 0.70 m 的水桶中,水桶置于原生境土壤中,以保持水温的稳定性。通过控制 PVC 管长度模拟设计不同地下水位(水桶表面水位到土壤表面的垂直距离),PVC 管上部留 0.03 m 空隙层,方便试验初始阶段的浇水管理。在咸水矿化度下,共模拟设置 7 种 0 m(地表积水)、0.3、0.6、0.9、1.2、1.5、1.8 m 地下水位,其对应的 PVC 管高度分别为 0.58、0.88、1.18、1.48、1.78、2.08、2.38 m。不同水位下栽植怪柳模拟装置和实景图(见图 1)。栽植后 30 d 内从地上部分 4 次灌溉淡水,共浇水 12.00 L,此后开始进行咸水矿化度处理。每个地下水位处理设置 3 个重复,共计 21 个栽植怪柳的土壤柱体,每个土壤柱体栽植怪柳 1 株。在地下水位处理 810 d 后,2017 年 7 月 8 日—7 月 20 日进行栽植怪柳土壤柱体的水盐参数、根系生长和根系拓扑指数等的测定。



图 1 不同地下水位下栽植怪柳土柱的模拟示意图和实景图

Fig.1 Schematic diagram and photo of soil columns with planting *Tamarix chinensis* under different groundwater depths

1.3 测定指标及方法

1.3.1 土壤水盐参数的测定

对栽植柽柳的土柱按照 0—20 cm 一层,分层取整个土柱的土壤样品。每个 PVC 管随机取 3 个样品,用烘干法测定土壤质量含水量,土壤盐分测定采用残渣烘干法,水土比 5:1。土壤溶液绝对浓度(%)= 土壤含盐量(占干土质量的比例)/土壤质量含水量(占干土质量的比例)×100%。

1.3.2 柽柳根系生长参数的测定

将实验处理的 21 株柽柳整株于 2017 年 7 月 8 日—7 月 20 日挖掘出来。用自来水冲洗根系上附着的泥沙,待根系晾干后,利用游标卡尺和米尺等工具测定以下参数:(1)根系内部连接^[24](两个分支点之间为内部连接)、外部连接数量(分生与分生组织之间为外部连接)、连接长度(两个连续分支之间的长度为连接长度)图 2;(2)各级根系的直径,并测量根系长度;(3)根系分级数及其生物量。根系生物量的测定:在 105 ℃ 杀青,30 min 后在 80 ℃ 烘干至恒重,称量各部分鲜重和干重。

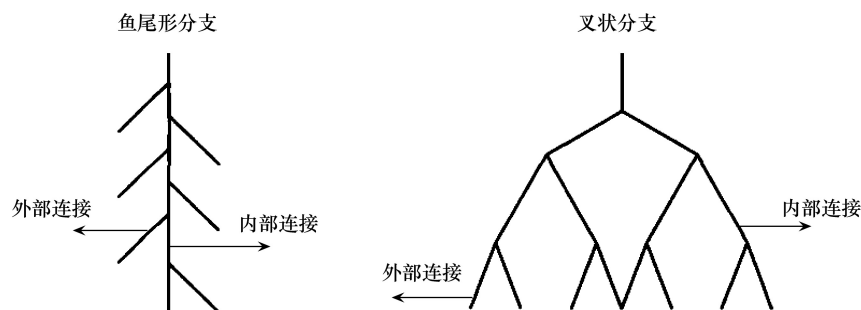


图 2 根系拓扑结构示意图

Fig.2 The schematic view of topology of root system

1.3.3 根系拓扑的结构测算

Fitter^[25] 提出根系有两种极端分支模式:鱼尾形分支和叉状分支,应用拓扑指数表示根系的分支模式,其中拓扑指数:

$$TI = \frac{\lg A}{\lg M} \quad (1)$$

式中, M 为根系所有外部连接的总数, A 为最长根系通道内部连接的总数。拓扑指数越接近 1,根系越接近鱼尾形分支;拓扑指数越接近 0.5,根系越接近叉状分支。

但是,在实际应用发现,Fitter^[25] 拓扑模型在很大程度上取决于 M ,所以 Oppelt^[26] 等在此基础上提出了新的修正拓扑参数来说明根系分支状况的中间过渡形式。Oppelt 把从基部到根终端连接数量称为拓扑长度 a ,最大拓扑长度和 Fitter 模型的等级 A 相同, b 为根系平均拓扑长度,其中 b 和根系基部到根终端通道的所有连接总数 Pe 相联系,可以用以下方程表示:

$$b = Pe/v_0 \quad (2)$$

式中, (v_0 相当于 Fitter 拓扑模型的外部连接总和 M),由于 a, b 随着根系的 v_0 值的改变而变化,所以通过对 a, b 进行线性转换得到修正值 q_a, q_b ,其范围在 0—1 之间,具体方法如下列方程所示:

$$q_a = \frac{a-1-lbv_0}{v_0-1-lbv_0} \quad (3)$$

$$q_b = \frac{b-1-lbv_0}{(v_0+1)/2-v_0^{-1}-lbv_0} \quad (4)$$

式中, $lbv_0 = \ln v_0 / \ln 2$, 鱼尾形分支修正值 $q_a = q_b = 1$, 叉状分支 $q_a = q_b = 0$ 。

1.4 数据分析

通过 Excel 2010 对实验数据进行计算和处理,采用 SPSS 13.0 统计软件利用单因素方差分析(ANOVA)对实验数据性进行显著性分析。

2 结果与分析

2.1 不同地下水位下栽植柽柳土柱水盐参数

由表 1 可知,随地下水位降低,土壤含水量、含盐量和土壤溶液绝对浓度总体呈显著下降趋势。土壤水盐含量与地下水位呈极显著正相关($P<0.05$),0 m 水位土壤水盐含量和土壤溶液绝对浓度均为最大值。在 0.3、0.6、0.9、1.2、1.5、1.8 m 水位下土壤含盐量与 0 m 水位相比分别下降 18.69%、28.03%、44.4%、58.41%、75.2%、88.78%;土壤含水量分别下降 9.3%、14.86%、19.24%、20.41%、60.91%、68.44%;土壤溶液绝对浓度分别下降 10.33%、15.50%、31.14%、47.76%、36.69%、64.52%。

表 1 不同地下水位下栽植柽柳土柱水盐参数

Table 1 Water and salt parameters of soil column planted *Tamarix chinensis* under different groundwater levels

地下水位 Groundwater depth/m	土壤含盐量 Soil salt content/%	土壤含水量 Soil water content/%	土壤溶液绝对浓度 Absolute concentration of soil solution/%
0	2.14±0.15a	29.88±3.80a	7.16±1.13a
0.3	1.74±0.11b	27.10±3.27ab	6.42±1.23a
0.6	1.54±0.09bc	25.44±3.44bc	6.05±1.11a
0.9	1.19±0.03cd	24.13±2.77bc	4.93±0.98bc
1.2	0.89±0.04d	23.78±1.18c	3.74±0.78cd
1.5	0.53±0.06e	11.68±1.75d	4.54±0.46bc
1.8	0.24±0.02f	9.43±1.34d	2.54±0.34d

同列不同字母表示差异显著($P<0.05$)

2.2 不同地下水位下柽柳根系空间分布特征

由表 2 可知,随地下水位降低,柽柳根系生长深度呈现显著增加趋势($P<0.05$)。但受 PVC 圆管直径影响,在水平方向根系生长幅度均为 0.4 m。在 0 m 水位时,柽柳根系生长深度最小,0.3、0.6、0.9、1.2、1.5、1.8 m 水位下,柽柳根系生长深度分别是 0m 水位的 1.5、2.0、2.6、3.1、3.4、3.5 倍。随地下水位降低,柽柳根系集中分布深度显著增加($P<0.05$),0.3、0.6、0.9、1.2、1.5、1.8 m 地下水位下柽柳根系集中分布深度分别是 0 m 水位的 11、21、31、41、51、61 倍。

表 2 不同地下水位下柽柳根系空间分布参数

Table 2 Spatial distribution parameters of *Tamarix chinensis* root system under different groundwater levels

地下水位 Groundwater depth/m	根长 Root length/m	根系集中分布位置 Root system concentrated distribution position/m
0	0.55±0.02f	0.03±0.01g
0.3	0.85±0.02e	0.33±0.01f
0.6	1.15±0.03d	0.63±0.02e
0.9	1.45±0.03c	0.93±0.03d
1.2	1.75±0.04b	1.23±0.04c
1.5	1.88±0.07ab	1.53±0.05b
1.8	1.95±0.08a	1.83±0.08a

同列不同字母表示差异显著($P<0.05$)

2.3 不同地下水位下柽柳根径、侧根数及侧根不同径级的根系长度

由图 3 可知,随地下水位降低,柽柳根径先增加后缓慢降低。在 0.9 m 水位柽柳根径达到最高值

(25.6 mm), 分别比 0、0.3、0.6 m 水位时显著升高 40.23%、33.98%、11.71%。中低水位下 (≥ 0.9 m), 柽柳根径显著大于高水位 (≤ 0.6 m)。但地下水位低于 0.9 m 时, 柽柳根径缓慢下降, 1.2、1.5、1.8 m 水位与 0.9 m 水位相比仅降低 3.90%、7.42%、11.32%, 差异不显著 ($P > 0.05$)。随地下水位降低, 柽柳侧根数量先增加后快速降低, 在 0.9 m 水位达最高值。柽柳侧根数量在 0 m 水位时为最低值 3 个; 0.3 m 水位时, 侧根数增加幅度较小。在 0.6 m、0.9 m 水位下, 柽柳侧根数量显著升高 ($P < 0.05$), 分别是 0 m 水位的 2.6 倍和 3.3 倍。但超过 0.9 m 水位时, 柽柳侧根数量显著下降 ($P < 0.05$), 1.2 m、1.5 m、1.8 m 水位时与 0.9 m 水位相比分别降低 1.4、2.0、2.5 倍。

由图 3 可知, 不同地下水位下, 随柽柳根系径级的变大, 根系长度在逐渐变长。2—3 mm 径级的柽柳根系平均长度为 27.6 cm, 与其相比, 3—4 mm、4—5 mm、 $d > 5$ mm 径级的根系分别增加 19.55%、22.79%、59.73%。随地下水位降低, 柽柳不同径级的根系长度呈现波动趋势, 总体表现为中低水位 (≥ 0.9 m) 显著大于高水位 (≤ 0.6 m) ($P < 0.05$)。在 0 m 水位下, 柽柳不同径级根系长度由细到粗分别是 28、28.5、39、50.4 cm。0.3 m 水位下, 2—3 mm 和 $d > 5$ mm 径级的柽柳根系长度相比 0 m 水位分别降低 8.48%、12.69%, 而 3—4 mm 和 4—5 mm 径级的柽柳根系长度相比 0 m 水位分别增加 35.59%、7.14%。在 0.6 m 水位下又略有降低, 但在 0.9 m 水位下, 不同径级的柽柳根系长度显著升高 ($P < 0.05$), 出现一个区间峰值 (53.25—85.94 cm)。在 1.2 m 水位下, 不同径级的柽柳根系长度又明显下降 ($P < 0.05$), 由细到粗 4 个不同径级根系长度与 0.9 m 水位相比, 分别下降 12.67%、40.95%、19.08%、22.96%。在 1.5 m 水位下, 3—4 mm、4—5 mm 和 $d > 5$ mm 的柽柳根系长度明显升高达最大值, 与 0.9 m 水位相比增加 6.82%、16.25%、12.08% ($P < 0.05$)。但 2—3 mm 径级的根系长度与 0.9 m 水位相比显著降低 66.23%, 1.8 m 水位继续下降达到最低值 8 cm。在 1.8 m 地下水位 3—4 mm 径级的柽柳根系长度达到最大值 94.75 cm, 而 4—5 mm 和 $d > 5$ mm 径级的柽柳根系长度显著下降 ($P < 0.05$), 与 1.5 m 水位相比下降 3.18%、10.18%。

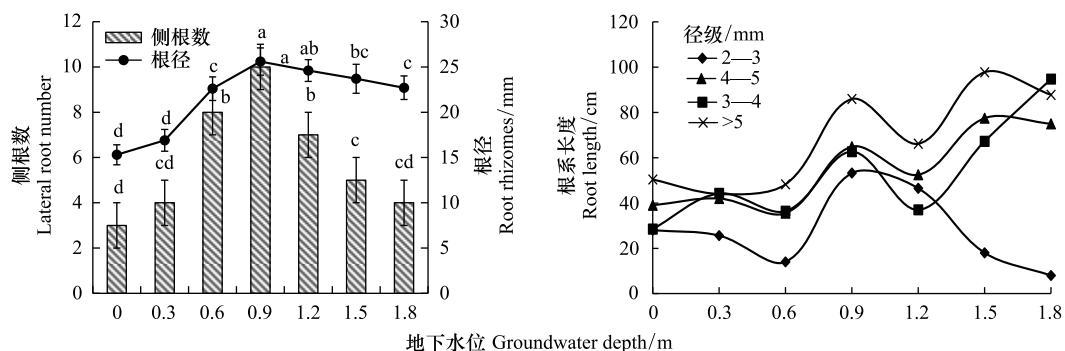


图 3 不同地下水位下柽柳根径、侧根数及侧根不同径级的根系长度

Fig.3 Root diameter, number of lateral roots and root length of different diameters of lateral roots of *Tamarix chinensis* under different groundwater levels

不同水位之间不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

2.4 不同地下水位下柽柳根系总生物量、主根和不同径级侧根生物量

由图 4 可知, 随地下水位的降低, 柽柳根系鲜重和干重生物量均先增加后降低, 呈抛物线型, 在 1.2 m 水位下均达最高值。低水位 (1.2、1.8 m) 柽柳生物量显著高于中高水位 (≤ 0.9 m) ($P < 0.05$)。0、0.3、0.6、0.9 m 水位与 1.2 m 水位相比分别减少 62.57%、56.98%、47.31%、29.76%。超过 1.2 m 水位柽柳根系生物量显著下降, 1.5、1.8 m 水位下柽柳生物量分别比 1.2 m 水位下降 23.97%、30.21% ($P < 0.05$)。但 0.9 m 和 1.8 m 水位下, 柽柳生物量无显著差异 ($P > 0.05$)。

图 4 可知, 随地下水位降低, 柽柳主根和不同径级根系的鲜重生物量均表现为先增加后降低的趋势, 呈抛物线型。主根、一级侧根在 1.2 m 水位下均达最高 (125.96、133.26 g), 二级侧根、毛细根在 0.9 m 水位下达最

高(48.26、18.01 g)。柽柳一级侧根、二级侧根,毛细根鲜重生物量中低水位(≥ 0.9 m)大于高水位(≤ 0.6 m)。0、0.3、0.6、0.9 m 水位与 1.2 m 水位相比,柽柳主根鲜重生物量分别减少 54.91%、36.32%、20.51%、23.15%。超过 1.2 m 水位,柽柳主根鲜重生物量显著下降,与之相比 1.5、1.8 m 水位柽柳主根生物量分别降低 31.05%、58.89% ($P < 0.05$)。柽柳一级侧根鲜重生物量超过 1.2 m 水位逐渐降低。其中一级侧根鲜重生物量在 ≤ 0.9 m 水位下变化差异较小 ($P > 0.05$), 0、0.3、0.6、0.9、1.5、1.8 m 地下水位时一级侧根鲜重生物量与 1.2 m 水位相比分别下降 72.54%、74.46%、69.63%、69.21%、32.81%、22.61%。在 0、0.3、0.6、1.2、1.5、1.8 m 水位下,柽柳二级侧根的鲜重生物量分别比 0.9 m 水位下降 79.48%、81.16%、82.75%、53.61%、42.94%、16.60%。在 0.3、0.6、0.9、1.2、1.5 m 下,柽柳毛细根生物量分别是 0.9 m 水位的 3.29、10.65、4.24、2、1.91、2.35 倍。

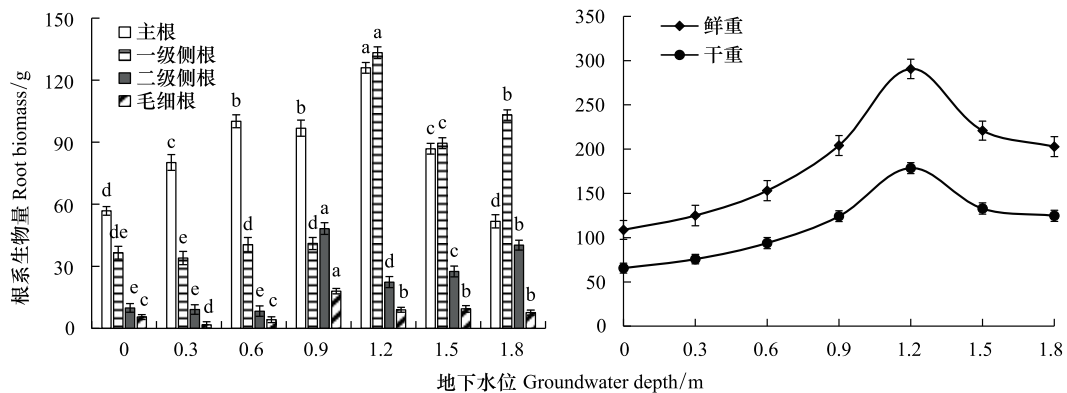


图4 不同地下水位下柽柳根系总生物量、主根和不同径级侧根生物量

Fig.4 Total root biomass, tap root and lateral root biomass of *Tamarix chinensis* under different groundwater levels

不同水位之间不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

2.5 不同地下水位下柽柳根系的连接长度

图5可知,随地下水位的降低,柽柳根系的平均连接长度逐渐增加,1.8 m 水位最高为 19.7 cm。0、0.3、0.6、0.9、1.2、1.5 m 水位柽柳根系平均连接长度与 1.8 m 水位相比分别下降 60.91%、56.85%、42.13%、31.97%、13.19%、5.58%。随地下水位的降低,柽柳根系连接总长度先增加后缓慢降低,在 1.2 m 水位时达最高(256.5 cm), 0、0.3、0.6、0.9、1.5、1.8 m 水位柽柳根系连接总长度与 1.2 m 水位相比分别下降 69.87%、63.70%、46.74%、32.69%、5.87%和 7.99%; 1.2—1.8 m 水位下根系连接总长度差异不显著 ($P > 0.05$)。低水位 (≥ 1.2 m) 柽柳根系连接总长度高于中高水位 (≤ 0.9 m) ($P < 0.05$)。

2.6 不同地下水位下柽柳根系拓扑指数与拓扑结构

由表3可知,不同地下水位下柽柳根系可描述为3种拓扑指数 q_a 、 q_b 、 TI 。不同地下水位下柽柳根系拓扑指数之间存在显著差异性: q_a ($F = 59.19$, $P < 0.01$)、 q_b ($F = 51.41$, $P < 0.01$)、 TI ($F = 110.94$, $P < 0.01$)。根系拓扑指数可以反映不同地下水位柽柳根系之间拓扑结构的差异性,地下水位为 0、0.3、0.6 m 柽柳根系拓扑指数较小,其中 $TI = 0.68$ 、 0.66 、 0.67 ,都比较接近 0.5,接近叉状分支。地下水位为 1.5 m 和 1.8 m 下柽柳根系的拓扑指数 TI 较大, $TI = 0.82$ 、 0.88 ,接近 1,根系接近鱼尾形分支。在地下水位为 0.9 m 和 1.2 m 下,柽柳根系拓扑指数居中, $TI = 0.74$ 、 0.77 ,既不接近 0.5 也不靠近 1,所

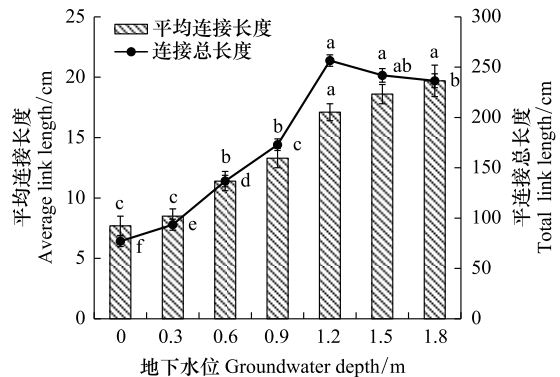


图5 不同地下水位下柽柳根系的连接长度

Fig.5 Root link length of *Tamarix chinensis* under different groundwater levels

不同水位之间不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

以其既不接近叉状分支,也不接近鱼尾形分支,属于两者中过渡状态。

表 3 不同地下水位下柽柳根系拓扑结构参数

Table 3 The parameters of root system topology of *Tamarix chinensis* under different groundwater levels

地下水位 Groundwater depth/m	等级 a (A)	拓扑长度 b	基部到终端 所有连接总 和 Pe	外部连 接总和 $v_0(M)$	修正拓扑 指数 q_a	修正拓扑 指数 q_b	拓扑 指数 TI
0	6	3.83	46	14	0.13	0.03	0.68
0.3	4	4.20	20	8	0.01	0.14	0.66
0.6	5	4.62	49	11	0.08	0.06	0.67
0.9	5.7	5.12	61	11	0.20	0.41	0.74
1.2	4	4.87	39	6	0.17	0.69	0.77
1.5	6	4.06	32	8	0.37	0.05	0.82
1.8	7	4.50	41	9	0.58	0.19	0.88

等级 Altitude $a(A)$; 拓扑长度 Mean topological depth b ; 基部到终端所有连接总和 Total links from all the base to the terminal Pe ; 外部连接总和 Number of total exterior links $v_0(M)$; 修正拓扑指数 Normed values corresponding to parameters q_b ; 拓扑指数 Topological index TI

3 讨论

3.1 地下水位对根系生长指标的影响

地下水变化影响土壤含水量以及盐分的迁移、积累和释放过程^[4]。高水位(≤ 0.6 m)毛细管水上升作用强烈,盐分随地下水毛细管上升作用到达土壤表层形成活性积盐,土壤水盐量较高^[27];而低水位(≥ 1.2 m)下栽植柽柳土柱相对较高,地下水到达表土层的路径变长,超过地下水上升的临界深度,水分难以达到表土层,导致土壤水分含量降低,盐随水分运移致使土壤含盐量也逐渐降低。土壤溶液绝对浓度受不同水位水盐含量影响逐渐降低^[7,28]。

根系的生长状况与地下水位密切相关,能直接响应土壤水盐变化^[9]。植物根系一般通过水平和垂直两个方向改变形态结构,提高对养分水分的吸收能力^[24,29]。在本研究中:水平方向,七个水位由于受到 PVC 管的限制,柽柳根幅变化不大。在垂直方向,由于高水位(≤ 0.6 m)土壤水盐含量高,导致根系缺氧活力下降,吸收能力降低,根系生长受到抑制^[30],随地下水位的降低,土壤水盐含量逐渐下降,柽柳根系不断延长。适度干旱胁迫能促进根系长度增加,以便吸收深层水分和养分。这与张宇清等^[29]研究相同,宁夏梯田地区柽柳根系以垂直生长为主吸收深层水分,可见柽柳根系对水盐胁迫具有较强的抗逆能力,具有较强可塑性。

柽柳根系在高水位(≤ 0.6 m)与低水位(≥ 1.2 m)受水盐胁迫影响较大,导致根径和侧根数量明显降低,Tsakalimi^[31]等研究发现,自然生长的栎树(*Quercus ilex*)幼苗为抵御干旱,会以抑制根径的增加为代价延长主根深入湿润土层。可见低水位(≥ 1.2 m)下,柽柳根系会降低根径的大小来吸收土壤深层次水分。不同植物受水盐胁迫根系侧根数或增加^[32],或降低^[33-34]。而柽柳是深根性植物,低水位(≥ 1.2 m)柽柳会增加主根的空间扩展力获取水分和养分,可能会以适当减少侧根数的方式适应干旱胁迫。

根系直径影响根系的固着和吸收功能,不同直径的细根对环境要素的响应程度存在差异^[35]。 $d > 5$ mm 径级较大的根系主要起固定、支撑和延伸空间的作用,较小径级 2—5 mm 根系起吸收水分和养分的作用^[35-38]。柽柳根系长度随根系径级的增大不断增大,说明随地下水位的降低,土壤中柽柳以较粗径级根系为主,张宇清等^[29]也研究发现在黄土高原梯田埂坎区受干旱影响柽柳粗根在根系中占主要支配地位,与本研究结果类似。随地下水位的降低,水盐含量逐渐下降,柽柳不同径级侧根长度由细到粗不断增加,柽柳根系固定植株、吸收养分的能力不断增强。

3.2 地下水位对柽柳根系生物量分配的影响

植物为适应外界环境的变化,通过调整生物量的分配模式,以达到资源的优化配置^[39-40],柽柳根系总生

物量出现先升高后降低的变化, Farrish^[41]等研究发现, 过干或过湿的土壤环境都能降低细根的生物量, 较高水位(≤ 0.6 m)、较低水位(≥ 1.2 m)都可导致柽柳根系受到不同程度的水盐胁迫, 使柽柳根系总生物量减少。植物分级侧根的变化在根系固土能力、根系营养物质的吸收, 植物生长发育方面发挥重要作用^[42]。高水位(≤ 0.6 m)柽柳的主根生物量显著大于低水位(≥ 1.2 m), 柽柳一级侧根、二级侧根以及毛细根生物量低水位(≥ 1.2 m)显著大于高水位(≤ 0.6 m)。高水位(≤ 0.6 m)下, 土壤水盐含量高, 主根生物量占主导地位, 可见高水位柽柳根系会把更多的生物量分配给主根用来固定植株。而柽柳侧根较为活跃, 侧根由于受到高水位(≤ 0.6 m)较高水盐刺激, 柽柳会减少侧根生物量的分配, 以减少盐分的吸收避免过量的盐分摄入对植株的毒害。低水位(≥ 1.2 m)下土壤含水量低, 柽柳一级侧根生物量大于主根, 同时低水位柽柳侧根和毛细根生物量大于高水位(≤ 0.6 m)。这是因为低水位(≥ 1.2 m)下, 土壤水盐含量较低, 柽柳因干旱胁迫会把更多的生物量分配给侧根和毛细根, 以用来吸收深层水分和养分。可见, 柽柳受水盐条件的变化会调整主根、侧根和毛细根的生物量来满足生长需求。

3.3 地下水位对柽柳根系构型的影响

根系拓扑结构可反映植物对不同地下水位的适应性差异, 以及植物对营养物质的吸收与根系的延伸策略^[24-25]。根系呈现两种极端分支模式: 鱼尾形分支和叉状分支, 叉状分支能够增加根系在土壤中的扩展能力, 提高根系对营养的获取能力, 分支较多且复杂; 鱼尾形分支, 分支较少, 分支简单, 更适合贫瘠的环境^[28], 许多植物根系处在两种分支之间。高水位(≤ 0.6 m)土壤水盐含量较高, 柽柳根系拓扑指数较小接近叉状分支, 但柽柳为盐生植物, 能在减少盐分吸收中发挥作用^[43]。柽柳在水盐逆境下可调整自身根系结构, 并采用叉状分支模式增加在土壤中的拓展能力, 扩大根系分布范围。Day^[44]等认为耐性植物会扩大根系分布范围适应逆境条件, 与本研究结果类似。0.9 m 中水位下柽柳根系既接近叉状分支也接近鱼尾形分支, 说明 0.9 m 中水位为柽柳根系分支的一个生长较好的过渡状态, 柽柳可通过叉状分支吸收水分和养分, 也可通过鱼尾状分支向下探寻更多有效营养空间, 满足柽柳更高的生长需要。低水位(≥ 1.2 m)下土壤水盐含量低, 底土层土壤含水量较高, 柽柳根系受到干旱胁迫而减少自身分支往深层获取水分养分, 所以呈鱼尾状分支。随地下水位的降低, 柽柳根系拓扑结构由叉状分支向鱼尾形分支过渡, 这与单立山等^[45]研究结果一致, 营养物质的限制导致植物根系会叉状分支向鱼尾形分支过渡。

根系连接长度与根系在土壤中的空间拓展能力呈正比, 根系连接长度越长, 其空间拓展能力越强, 获取水分养分的空间也相对更大, 对水分逆境的适应能力也越强^[46]。随地下水位的降低, 水盐含量下降, 柽柳根系连接长度不断增加, 柽柳根系通过增加根系连接长度, 以获取更多水分养分空间来满足自身生长需求。

4 结论

随地下水位降低, 土壤含水量、含盐量和土壤溶液绝对浓度显著降低, 柽柳会以延长根系生长深度, 改变根系集中分布位置, 增加根系连接长度增加在土壤中的空间扩展能力应对水盐胁迫, 满足自身养分需求。根系侧根数、根径、总生物量、不同径级侧根生物量由于在高水位(≤ 0.6 m)和低水位(≥ 1.2 m)受到水盐胁迫相对减小, 在中水位 0.9 m 水盐条件适宜则达到最大值。柽柳根系通过调整主根与侧根的生物量的方式应对不同水位下的水盐胁迫以适应生长环境。柽柳不同径级侧根长度由细到粗不断增加, 说明低水位(≥ 1.2 m)下的水盐条件使柽柳根系固定植株、吸收养分的能力不断增强。高水位(≤ 0.6 m)下, 土壤水盐含量高, 柽柳根系能通过减少延伸长度, 以抑制水盐胁迫对植物体造成的伤害。在咸水矿化度下, 柽柳可通过调节根系形态来适应由地下水位导致的土壤水盐变化, 表现出较强的水盐适应性和可塑性。

高水位(≤ 0.6 m)柽柳根系拓扑结构为叉状分支, 中水位 0.9 m 由叉状分支向鱼尾形分支过渡, 低水位(≥ 1.2 m)呈鱼尾状分支。柽柳根系连接长度随地下水位降低不断增加, 高水位(≤ 0.6 m)柽柳以降低根系生长深度, 增加分叉数, 调整生物量的分配来适应水盐胁迫; 中水位 0.9 m 下土壤水盐条件最适宜柽柳生长, 低水位(≥ 1.2 m)下柽柳根系主要受土壤干旱胁迫而使根系向下生长以增加根系连接长度, 扩大资源获取效率。

参考文献 (References):

- [1] 宋香静. 黄河三角洲湿地不同盐分条件对柽柳根系的影响[D]. 北京:中国林业科学研究院, 2017.
- [2] 赵西梅, 夏江宝, 陈为峰, 陈印平. 蒸发条件下潜水埋深对土壤-柽柳水盐分布的影响. 生态学报, 2017, 37(18):6074-6080.
- [3] 管孝艳, 王少丽, 高占义, 吕焱, 付小军. 盐渍化灌区土壤盐分的时空变异特征及其与地下水埋深的关系. 生态学报, 2012, 32(4):1202-1210.
- [4] 侯金鑫, 王德, 肖鲁湘, 曹万云. 地下水埋深对土壤水盐、植被影响研究进展. 鲁东大学学报:自然科学版, 2019, 35(2):150-156.
- [5] 夏江宝, 赵西梅, 赵自国, 陈印平, 刘俊华. 不同潜水埋深下土壤水盐运移特征及其交互效应. 农业工程学报, 2015, 31(15):93-100.
- [6] 梁轩. 青木关岩溶流域土壤水化学变化特征及其控制因素[D]. 重庆:西南大学, 2013.
- [7] 宋战超, 夏江宝, 赵西梅, 张国典, 李常准, 毕玉青. 不同地下水矿化度条件下柽柳土柱的水盐分布特征. 中国水土保持科学, 2016, 14(2):41-48.
- [8] 李小倩, 夏江宝, 赵西梅, 杨吉华. 不同潜水埋深下浅层土壤的水盐分布特征. 中国水土保持科学, 2017, 15(2):43-50.
- [9] 宋香静, 李胜男, 韦玮, 郭嘉, 于一雷, 刘志伟. 不同盐分水平对中国柽柳和甘蒙柽柳根系生长及生理特性的影响. 生态学杂志, 2017, 36(10):2759-2767.
- [10] 曹波, 曹志东, 王黎明, 孙保平, 王德成, 张雪彪, 刘菊芳. 植物根系固土作用研究进展. 水土保持应用技术, 2009, (1):26-28.
- [11] 单立山, 李毅, 任伟, 苏世平, 董秋莲, 耿东梅. 河西走廊中部两种荒漠植物根系构型特征. 应用生态学报, 2013, 24(1):25-31.
- [12] 张天举, 陈永金, 刘加珍, 靖淑慧. 黄河三角洲柽柳灌丛对土壤盐分养分的影响. 人民黄河, 2019, 41(1):70-74.
- [13] 赵连春, 赵成章, 王小鹏, 文军. 秦王川湿地柽柳分布与环境因子的关系. 生态学报, 2018, 38(10):3422-3431.
- [14] 李永涛, 王霞, 王振猛, 杜振宇, 王守国, 刘德玺. 黄河三角洲不同林龄人工柽柳林生长季土壤微生物与土壤呼吸特征研究. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(2):86-92.
- [15] 夏江宝, 陆兆华, 孔雪华, 刘京涛, 韩瑞东, 朱金方. 黄河三角洲湿地柽柳林生长动态对密度结构的响应特征. 湿地科学, 2012, 10(3):332-338.
- [16] 宋香静, 李胜男, 韦玮, 郭嘉, 于一雷, 刘志伟. 黄河三角洲柽柳根系分布特征及其影响因素. 湿地科学, 2017, 15(5):716-723.
- [17] 宋香静, 李胜男, 郭嘉, 于一雷, 刘志伟, 韦玮. 不同盐分水平对柽柳扦插苗根系生长及生理特性的影响. 生态学报, 2018, 38(2):606-614.
- [18] Xia J B, Zhao X M, Ren J Y, Lang Y, Qu F Z, Xu H. Photosynthetic and water physiological characteristics of *Tamarix chinensis* under different groundwater salinity conditions. Environmental and Experimental Botany, 2017, 138:173-183.
- [19] Zhu Z, Zhang L Y, Gao L X, Tang S Q, Zhao Y, Yang J. Local habitat condition rather than geographic distance determines the genetic structure of *Tamarix chinensis* populations in Yellow River Delta, China. Tree Genetics & Genomes, 2016, 12(1):14.
- [20] Bean D, Dudley T. A synoptic review of *Tamarix* biocontrol in North America; tracking success in the midst of controversy. Biocontrol, 2018, 63(3):361-376.
- [21] González E, Shafroth P B, Lee S R, Reed S C, Belnap J. Riparian plant communities remain stable in response to a second cycle of *Tamarix* biocontrol defoliation. Wetlands, 2020, 40(6):1863-1875.
- [22] Feng X H, Liu X J, Zhang X M, Li J S. Growth dynamic of *Tamarix chinensis* plantations in high salinity coastal land and its ecological effect//Gul B, Böer B, Khan M, Clüsener-Godt M, Hameed A, eds. Sabkha Ecosystems. Cham:Springer, 2019:113-124.
- [23] Zhou D Y, Guo W H, Li M Y, Eller F, Zhang C Y, Wu P, Yi S J, Yang S R, Du N, Yu X N, Guo X. No fertile island effects or salt island effects of *Tamarix chinensis* on understory herbaceous communities were found in the coastal area of Laizhou Bay, China. Wetlands, 2020, 40(6):2679-2689.
- [24] 杨小林, 张希明, 单立山, 魏疆, 解婷婷, 李义玲. 塔克拉玛干沙漠腹地塔克拉玛干柽柳根系构型研究. 干旱区研究, 2008, 25(5):659-667.
- [25] Fitter A H. The topology and geometry of plant root systems; influence of watering rate on root system topology in *Trifolium pratense*. Annals of Botany, 1986, 58(1):91-101.
- [26] Oppelt A L, Kurth W, Godbold D L. Topology, scaling relations and Leonardo's rule in root systems from African tree species. Tree Physiology, 2001, 21(2/3):117-128.
- [27] 樊自立, 马英杰, 张宏, 王让会, 赵元杰, 周宏飞. 塔里木河流域生态地下水位及其合理深度确定. 干旱区地理, 2004, 27(1):8-13.
- [28] 史海滨, 杨树青, 李瑞平. 作物水盐联合胁迫效应与水分高效利用研究. 北京:中国水利水电出版社, 2009.
- [29] 张宇清, 朱清科, 齐实, 张岩, 王冬梅. 梯田埂坎立地植物根系分布特征及其对土壤水分的影响. 生态学报, 2005, 25(3):500-506.
- [30] 李鹏, 赵忠, 李占斌, 王乃江. 植被根系与生态环境相互作用机制研究进展. 西北林学院学报, 2002, 17(2):26-32.

- [31] Tsakalidimi M, Tsitsoni T, Ganatsas P, Zagas T. A comparison of root architecture and shoot morphology between naturally regenerated and container-grown seedlings of *Quercus ilex*. *Plant and Soil*, 2009, 324(1/2):103-118.
- [32] 李文尧, 张岁岐, 丁圣彦, 山仑. 干旱胁迫下紫花苜蓿根系形态变化及与水分利用的关系. *生态学报*, 2010, 30(19):5140-5150.
- [33] 张海波, 崔继哲, 曹甜甜, 张佳彤, 刘千千, 刘欢. 大豆出苗期和苗期对盐胁迫的响应及耐盐指标评价. *生态学报*, 2011, 31(10):2805-2812.
- [34] 张承林, 付子轼. 水分胁迫对荔枝幼树根系与梢生长的影响. *果树学报*, 2005, 22(4):339-342.
- [35] Graefe S, Hertel D, Leuschner C. Fine root dynamics along a 2,000-m elevation transect in South Ecuadorian mountain rainforests. *Plant and Soil*, 2008, 313(1/2):155-166.
- [36] Bonser A M, Lynch J, Snapp S. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris*. *New Phytologist*, 1996, 132(2):281-288.
- [37] 吕刚, 刘红民, 高英旭, 魏忠平. 排土场边坡根系分布及其对土壤抗冲性的影响. *土壤通报*, 2014, 45(3):711-715.
- [38] 何广志. 极端干旱区柽柳根系构型与水分利用机制研究[D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学, 2016.
- [39] Lloret F, Casanovas C, Peñuelas J. Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root:shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. *Functional Ecology*, 1999, 13(2):210-216.
- [40] Wilson J B. A review of evidence on the control of shoot:root ratio, in relation to models. *Annals of Botany*, 1988, 61(4):433-449.
- [41] Farrish K W. Spatial and temporal fine-root distribution in three louisiana forest soils. *Soil Science Society of America Journal*, 1991, 55(6):1752-1757.
- [42] 朱铁霞, 高凯, 王琳, 高阳. 断根时间和断根半径对菊芋根系生物量及其水平分布的影响. *草业科学*, 2018, 35(6):1510-1516.
- [43] 丁效东, 张士荣, 宋杰, 冯固. 不同抗盐机制对柽柳适应盐渍环境的贡献. *干旱区研究*, 2007, 24(2):207-212.
- [44] Day S D, Wiseman P E, Dickinson S B, Harris J R. Tree root ecology in the urban environment and implications for a sustainable rhizosphere. *Arboriculture and Urban Forestry*, 2010, 36(5):193-205.
- [45] 单立山, 李毅, 董秋莲, 耿东梅. 红砂根系构型对干旱的生态适应. *中国沙漠*, 2012, 32(5):1283-1290.
- [46] 郭京衡, 曾凡江, 李尝君, 张波. 塔克拉玛干沙漠南缘三种防护林植物根系构型及其生态适应策略. *植物生态学报*, 2014, 38(1):36-44.