

DOI: 10.5846/stxb202101190206

刘深思, 徐贵青, 米晓军, 陈图强, 李彦. 地下水埋深和季节性干旱对古尔班通古特沙漠南缘梭梭生理和生长的影响. 生态学报, 2022, 42(21): 8881-8891.

Liu S S, Xu G Q, Mi X J, Chen T Q, Li Y. Effects of groundwater depth and seasonal drought on the physiology and growth of *Haloxylon ammodendron* at the southern edge of Gurbantonggut Desert. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(21): 8881-8891.

# 地下水埋深和季节性干旱对古尔班通古特沙漠南缘梭梭生理和生长的影响

刘深思<sup>1,2,3</sup>, 徐贵青<sup>1,2,3,\*</sup>, 米晓军<sup>4</sup>, 陈图强<sup>1,2,3</sup>, 李彦<sup>1,2</sup>

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 乌鲁木齐城北再生水有限公司, 乌鲁木齐 830013

**摘要:**干旱区因降水稀少,地下水成为荒漠植被重要且稳定的水源。选取古尔班通古特沙漠南缘建群种植物梭梭(*Haloxylon ammodendron*)为研究对象,通过测量不同地下水埋深(3.45、9.08、10.47、13.27 m 和 15.91 m)下生长季前期和后期同化枝生理生化指标(黎明水势、正午水势、含水量、氯离子、钠离子、脯氨酸和非结构性碳水化合物)和生长与形态特征(生长速率和胡伯尔值),旨在认识荒漠植物对地下水埋深增加和季节性干旱的响应特征和调节适应机制。结果表明:(1)梭梭应对地下水埋深变化的生理调节对策,是采取先降低后升高黎明前同化枝水势、降低新枝形成期同化枝生长速率、增大胡伯尔值和积累非结构性碳水化合物的策略;(2)梭梭应对生长季大气干旱的生理调节对策,是通过降低黎明前同化枝水势、维持较高胡伯尔值、积累钠离子和消耗淀粉抵御季节性干旱;(3)在大气干旱与地下水水文干旱交互作用下,梭梭是采取降低正午同化枝水势、维持较高的同化枝含水量和积累可溶性糖的生态策略。综上所述,梭梭在响应地下水水文干旱和季节性大气干旱的生理特征间存在差异。研究结果丰富了水文和大气干旱对梭梭生理和生长影响的认知,可以为基于地下水资源管理的干旱区荒漠植被保育提供参考。

**关键词:**梭梭;地下水埋深;水力性状;生长;渗透调节物质

## Effects of groundwater depth and seasonal drought on the physiology and growth of *Haloxylon ammodendron* at the southern edge of Gurbantonggut Desert

LIU Shensi<sup>1,2,3</sup>, XU Guiqing<sup>1,2,3,\*</sup>, MI Xiaojun<sup>4</sup>, CHEN Tuqiang<sup>1,2,3</sup>, LI Yan<sup>1,2</sup>

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 Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

4 Chengbei Reclaimed Water Co., LTD. Urumqi, Urumqi 830013, China

**Abstract:** Groundwater is an important and stable water source for desert vegetation due to the scarcity of precipitation in arid areas. Currently, anthropogenic withdraw of groundwater and climatic drought further limits the water availability for phreatophytic vegetation in arid regions and results in the decline of native vegetation. However, how phreatophytic plant response and adaptation to reduced water availability along the groundwater depth gradient are not clear. *Haloxylon*

**基金项目:**新疆维吾尔自治区天山青年计划项目(2020Q025);国家自然科学基金项目(32171874);新疆维吾尔自治区自然科学基金项目(2019D01A98)

收稿日期:2021-01-19; 网络出版日期:2022-06-21

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

*ammodendron* was widely distributed in northwest arid zone of China and played an important role in desertification control. Groundwater was an important water resource for *H. ammodendron*. The declining groundwater depth has caused the partially decline even death of *H. ammodendron* in their native distribution area. In this study, we selected *H. ammodendron*, one of the main constructive species, at the southern edge of Gurbantonggut Desert as the target species. In order to understand the response characteristics and regulatory adaptation mechanisms of desert plants to increasing groundwater depth and seasonal drought, we measured physiological and biochemical traits (including predawn water potential, midday water potential, water content, sodium ion, chloride ion, proline and non-structural carbohydrates), growth and morphological characteristics (including growth rate and Huber value) of assimilation branches in the early and late growing season under different groundwater depths (3.45, 9.08, 10.47, 13.27 and 15.91 m). The results showed that: (1) *H. ammodendron* adopted the strategy of first decreasing and then increasing predawn assimilation branch water potential, decreasing assimilation branch growth rate during new branch formation, increasing the Huber value and accumulating non-structural carbohydrates in response to increase in groundwater depth. (2) With the prolonged drought, *H. ammodendron* reduced predawn assimilation branch water potential, maintained high Huber values, accumulated sodium ions and consumed starch to resist seasonal drought during the growing season. (3) Reducing midday assimilation branch water potential, maintaining high assimilation branch water content and accumulating soluble sugars are ecological strategies in *H. ammodendron* to acclimate atmospheric and hydrological drought. In summary, there are differences in the physiological characteristics of *H. ammodendron* in response to groundwater hydrological drought and seasonally atmospheric drought. The results of the study enriched the knowledge of the effects of hydrological and atmospheric drought on the physiology and growth of *H. ammodendron*, and provided a reference for the conservation of desert vegetation based on groundwater resource management in arid areas.

**Key Words:** *Haloxylon ammodendron*; groundwater depth; hydraulic traits; growth; osmoregulatory substances

干旱荒漠区因降水稀少、蒸发强烈、缺少地表径流,荒漠植被部分或全部依赖地下水生存。地下水是决定荒漠区植被生长、分布和种群演替的主导因素之一<sup>[1]</sup>,而且在干旱区生态水文过程和循环中发挥着不可替代的作用<sup>[2]</sup>。在全球变化的背景下,极端干旱事件频发与气候变暖加剧了荒漠生态系统的干旱程度<sup>[3]</sup>。近年来,因工业和农业的生产需求,地下水被大量开采,导致地下水储量减少、地下水位下降和地下水质量变差。与降水相比,地下水是植物群落持续且稳定的水源。然而,地下水埋深的变化会改变生态系统的水分平衡,引起植被群落组成、水分利用策略和功能性状进行调整<sup>[4-5]</sup>。研究地下水埋深增加引起的地下水水文干旱与植物之间的相互作用对干旱区地下水的可持续利用和生态系统的健康发展至关重要<sup>[6]</sup>。

水力性状的调节是植物抵御干旱胁迫的重要方面。植物的水分调节包括叶水势、水力导度、水分利用效率、水力安全阈值等<sup>[7]</sup>。地下水埋深增加引起的水文干旱,造成水分有效性降低,促使植物进行水分调整。但不同的植物对水文干旱的敏感性和适应性具有较大的差异。例如,胡杨(*Populus euphratica*)通过提高水分利用效率<sup>[8]</sup>和叶片最大导水率、降低饱和膨压和膨压消失点渗透势以适应水文干旱<sup>[9]</sup>;古丁氏柳(*Salix gooddingii*)以较低的黎明前叶水势应对水文干旱,而怪柳(*Tamarix chinensis*)的水分有效性则没有改变<sup>[10]</sup>。尽管已有研究揭示梭梭(*Haloxylon ammodendron*)的同化枝水势与地下水埋深呈显著的负相关<sup>[11-12]</sup>,但荒漠植物水力性状在生长季的不同阶段会表现出不同的变化趋势<sup>[13]</sup>,因此深入研究梭梭的水分调节对策仍具有重要意义。

形态调节是植物在干旱胁迫下维持生存的重要生态策略。在器官水平上,根、茎、叶的表型可塑性是植物适应干旱的重要组成部分。在荒漠生态系统中,地下水埋深增加引起的水文干旱是导致植物发生形态调整的关键环境因子。骆驼刺(*Alhagi sparsifoli*)幼苗增加根系生长速率<sup>[14]</sup>、胡杨降低展叶效率<sup>[15]</sup>、怪柳增加冠层枯死率<sup>[10]</sup>的策略来响应地下水埋深的增加。部分旱生植物的叶片为了减少蒸腾面积而退化为膜质鳞片,由同

化枝代替叶进行同化作用<sup>[16]</sup>。此外,安富博等<sup>[17]</sup>研究表明,地下水埋深增加造成民勤绿洲人工梭梭林当年新枝生长量急剧减少。然而,在极端干旱的条件下,关于荒漠植物叶片生长速率与地下水埋深关系的研究还少有报道。

积累渗透调节物质是植物抗旱的一种重要生理适应机制<sup>[18]</sup>。有机溶质和无机离子是植物体内两种重要的渗透调节物质,它包括可溶性糖、脯氨酸、钠离子、氯离子等一系列渗透活性分子/离子<sup>[19]</sup>。发挥渗透调节作用的物质因物种和环境胁迫而不同。梭梭通过积累钠离子以抵御干旱胁迫;白梭梭(*Haloxylon persicum*)主要依靠积累可溶性糖来抵抗盐碱的危害<sup>[20]</sup>;胡杨通过积累可溶性糖、蔗糖、脯氨酸、甜菜碱和钾离子等多种渗透调节物质来适应地下水埋深增加引起的水文干旱<sup>[21]</sup>。从时间尺度上来看,植物体内渗透调节物质不仅具有日变化<sup>[22]</sup>,而且因物候<sup>[23]</sup>、树龄<sup>[24]</sup>发生改变。然而,荒漠植物体内渗透调节物质和非结构性碳水化合物对地下水埋深增加的响应特征,尚不清楚。

梭梭,属藜科梭梭属灌木或小乔木,是古尔班通古特沙漠南缘荒漠灌丛植物的建群种之一。它具有耐贫瘠、耐干旱、耐盐碱、抗风沙等优良特性,是荒漠地区防风固沙、保护草场、改善沙区气候的重要植物,在维护区域生态系统结构和功能方面具有很高的价值<sup>[11]</sup>。早期研究认为梭梭应对水分胁迫(降水及其转化而来的表层土壤水引起的水分亏缺)的一个重要策略是稳定的气孔开度与有效的形态调节<sup>[25]</sup>。在水分条件较好时,具有高的光合速率、气孔导度和蒸腾速率;水分匮乏时则选择落叶并进入休眠,生长减缓或停滞<sup>[26]</sup>,并认为梭梭主要依赖降水,是雨养旱生植物。但进一步研究发现,在干旱少雨甚至无雨的生长季后期,地下水是主要水源甚至唯一水源<sup>[27]</sup>。此外梭梭水分吸收策略存在年际尺度的调整,相对于干旱年份,梭梭增加了湿润年份对表层土壤水的利用比例,但表层土壤水对植株水分来源的总体贡献度仍不及深层土壤水和地下水<sup>[28]</sup>。由此可见梭梭主要依赖地下水,可以称之为兼性潜水植物。当前,地下水埋深增加对梭梭生存造成了严重破坏,而且发现梭梭在不同区域存在大面积的退化死亡现象<sup>[29]</sup>。本文沿地下水位梯度对古尔班通古特沙漠梭梭的生理生态特征进行研究,旨在阐释梭梭的水分调节对策、形态结构调整和渗透调节过程,这对于充分认识荒漠梭梭林的抗旱生存维持机制具有重要意义,同时有助于荒漠梭梭林的管理和保育。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区域位于古尔班通古特沙漠南缘,中国科学院阜康荒漠生态系统国家站沙漠试验区。该区域属典型的温带大陆性沙漠气候,昼夜温差大,夏季炎热,冬季寒冷,平均积雪深度为 20—30 cm,年均积雪覆盖时间为 100—150 d<sup>[30]</sup>。年平均气温为 6.6℃,年平均降水量约为 160 mm,年平均蒸发量约为 2000 mm<sup>[25]</sup>。地势呈南高北低,海拔 370—500 m,地貌类型以固定与半固定沙丘、沙垄为主。沙丘顶部是以白梭梭植物群落为代表的荒漠植物群落,盖度为 15%—30%;垄间则以梭梭群落为主,盖度为 20%—50%<sup>[31]</sup>。物种丰富度相对较高,群落常伴生有沙漠绢蒿(*Seriphidium santolinum*)、尖喙牻牛儿苗(*Erodium oxycarrhynchum*)、条叶庭荠(*Alyssum linifolium*)等草本植物。

### 1.2 实验样地设置

在北沙窝野外试验区,选择 5 个实验样点组成地下水埋深变化梯度,实验样点分别记为 S1、S2、S3、S4 和 S5(表 1)。根据土壤水分状况的季节性差异<sup>[11]</sup>,将所有的实验测量分为两个阶段:生长季前期(4—6 月)和生长季后期(7—9 月)。生长季前期土壤受到冬季冰雪融水和春季降水的补给;生长季后期气温升高,蒸发加剧,土壤水分亏缺得不到及时补充<sup>[32]</sup>,浅层土壤含水量(0—100 cm)偏低(图 1)。在每个样点选择 5 棵长势良好、株高冠幅相近的成年梭梭测量其生理指标。利用 GPS 测量仪(ZL180,卓林科技,安徽合肥)测量样点的地理位置和海拔,利用激光测距仪(DL4168,得力,浙江)测量样点地下水埋深信息。

### 1.3 试验方法

#### 1.3.1 土壤含水量

利用土钻在植物采样点附近采集浅层土壤样品,深度为 1 m,土层深度分别为 0—20 cm,20—40 cm,40—

60 cm, 60—80 cm, 80—100 cm。采集的土壤样品装入铝盒, 用烘干法测量土壤含水量。每个实验样点 3 个重复。

表 1 样点地理位置、海拔与地下水埋深

Table 1 The location, altitude and groundwater depth at five sites

样点 Site	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Altitude/m	地下水埋深 Groundwater depth/m
S1	44°22'54" N	87°55'01" E	388.18	3.45±0.01
S2	44°24'32" N	87°55'22" E	380.74	9.08±0.00
S3	44°23'45" N	87°55'34" E	381.90	10.47±0.01
S4	44°25'37" N	87°54'30" E	382.00	13.27±0.00
S5	44°30'35" N	87°53'50" E	380.63	15.91±0.00

S1: 样点 1 Site1; S2: 样点 2 Site2; S3: 样点 3 Site3; S4: 样点 4 Site4; S5: 样点 5 Site5

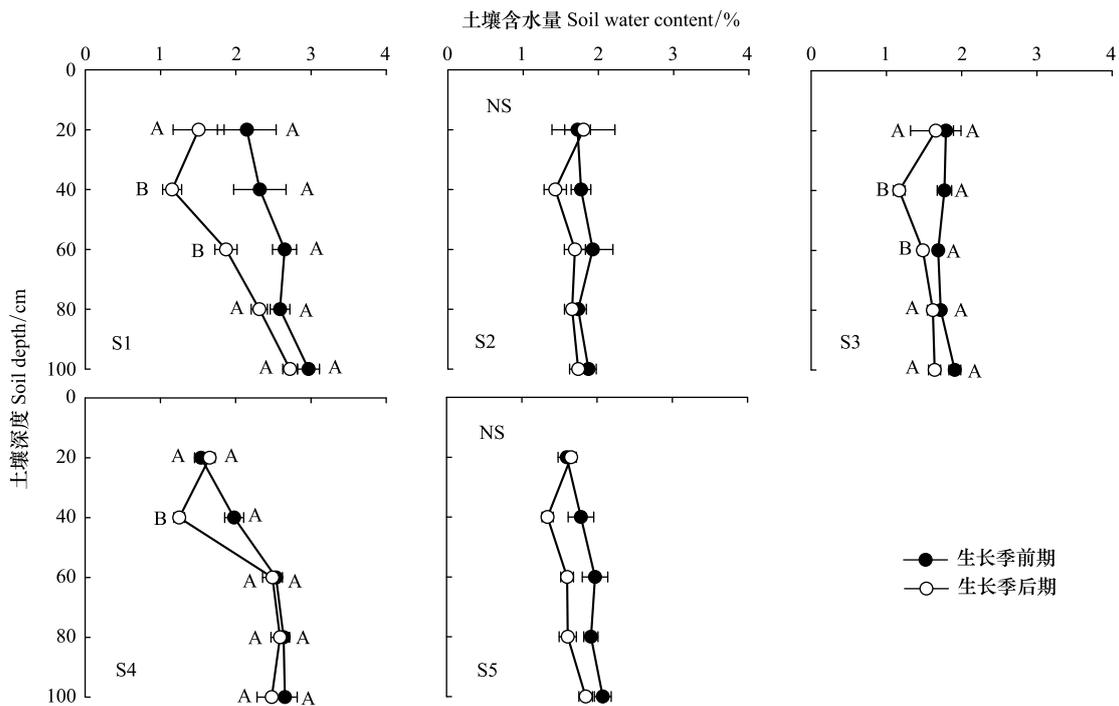


图 1 生长季前期和后期土壤含水量的变化

Fig. 1 Changes in soil water content in the early and late growing season

S1: 样点 1 Site1; S2: 样点 2 Site2; S3: 样点 3 Site3; S4: 样点 4 Site4; S5: 样点 5 Site5; NS 表示土壤含水量在不同生长阶段差异不显著, 不同大写字母表示土壤含水量在不同生长阶段差异显著 ( $P < 0.05$ )

### 1.3.2 同化枝水势

利用植物水势压力室 (Model 3500, PMS Instrument Company, Albany, USA) 测量梭梭同化枝的黎明前和正午水势。黎明前水势 ( $\Psi_{pd}$ ) 在日出前 30 min 测定, 正午水势 ( $\Psi_m$ ) 在 13:00—14:00 测定, 每个实验样点 8 个重复。

### 1.3.3 同化枝含水量

同化枝含水量采用烘干称重法测定。清晨剪取同化枝样品, 将其迅速放入随身携带的冰盒中, 带回实验室称取鲜重, 然后放入烘箱在 75℃ 下干燥 48 h, 称其干重, 3 个重复。同化枝含水量 (ABWC) 的计算公式为: (同化枝鲜重 - 同化枝干重) / 同化枝鲜重 × 100%。

### 1.3.4 同化枝生长速率

梭梭同化枝生长速率在 4—8 月进行测定。每棵梭梭标记两个同化枝。以白板为底,白板上带有特定面积的黑块,使用相机(EOS550D, Canon Inc., Japan)定期拍摄照片,拍照间隔为 10 d 或 11 d。利用图像处理软件(Adobe Photoshop CS6, USA)去除照片中除实验对象之外的其它枝条。使用 CI-400 CIAS 软件(Computer Imaging Analysis Software)批量计算出黑块与同化枝的面积,通过黑块实际面积与计算面积的比例关系计算出同化枝的实际面积<sup>[25]</sup>。同化枝生长速率(ABGR)计算公式,如下:

$$ABGR = \frac{(S_{t+1} - S_t)}{S_t} \times \frac{1}{\Delta t}$$

式中, $S_t$ 为  $t$  时刻的同化枝面积, $S_{t+1}$ 为  $t+1$  时刻的同化枝面积, $\Delta t$  为两次拍照的时间间隔。

### 1.3.5 胡伯尔值

在每棵梭梭上剪取一个南面生长的三级枝条。使用扫描仪(Epson Perfection 2400 Photo, Seiko Epson, Japan)对每个枝条上所有的同化枝面积进行扫描。用品红溶液对枝条横截面染色,用游标卡尺测量枝条的边材和心材直径,计算枝条横截面的导水面积。胡伯尔值,即为枝条导水面积与叶片总面积的比值。

### 1.3.6 渗透调节物质和非结构性碳水化合物

采集当年新生的同化枝,带回实验室。将样品置于 65℃ 烘箱烘干 48h 后,使用混合震荡型研磨仪研磨成粉。测定指标包括钠离子( $\text{Na}^+$ )、氯离子( $\text{Cl}^-$ )、脯氨酸(Pro)、可溶性糖(SS)和淀粉。 $\text{Na}^+$  采用火焰光度计(FP640, 上海精科)测定; $\text{Cl}^-$  采用以明胶-乙醇水溶液为稳定剂的氯化银沉淀法测定<sup>[33]</sup>;脯氨酸采用茚三酮比色法测定<sup>[34]</sup>;可溶性糖和淀粉采用苯酚硫酸法测定<sup>[35]</sup>,非结构性碳水化合物为可溶性糖和淀粉之和。每个指标的测定均为 3 个重复。

## 1.4 数据分析

利用 SPSS 21.0 软件对数据进行统计分析,利用单因素方差分析(One-way ANOVA)中的 Duncan 检验分析不同地下水埋深生理生态参数的显著性差异,利用双因素方差分析(Two-way ANOVA)确定地下水埋深、生长阶段以及地下水埋深×生长阶段的交互作用对梭梭生理生态参数的影响;利用独立样本  $T$  检验分析同一地下水埋深不同生长阶段生理生态参数的显著性差异;采用 Pearson 相关分析探讨地下水埋深对梭梭同化枝生长速率的影响。数据分析之前对所有数据进行正态性和方差齐性检验。使用 SigmaPlot 12.5 软件对数据进行绘图。

## 2 结果

### 2.1 不同地下水埋深和生长期梭梭生理生化特征的变化

不同生长阶段梭梭沿地下水埋深增加的水分关系如图 2 所示。地下水埋深和生长阶段对  $\Psi_{\text{pd}}$  和  $\Psi_{\text{m}}$  有显著的影响( $P < 0.001$ )。 $\Psi_{\text{pd}}$  和  $\Psi_{\text{m}}$  随地下水埋深的变化与生长阶段有关。生长季前期  $\Psi_{\text{pd}}$  和  $\Psi_{\text{m}}$  显著高于生长季后期( $P < 0.05$ )。随着地下水埋深的增加,生长季前期, S1 梭梭  $\Psi_{\text{pd}}$  最高,明显高于 S2—S4( $P < 0.05$ ); S1 和 S3  $\Psi_{\text{m}}$  明显高于其它 3 个样点( $P < 0.05$ );生长季后期,梭梭  $\Psi_{\text{pd}}$  先降后升, $\Psi_{\text{m}}$  在较浅的地下水埋深明显高于较深的地下水埋深( $P < 0.05$ )。地下水埋深对 ABWC 产生了显著的影响( $P < 0.001$ )。生长季前期和后期,梭梭 ABWC 先升后降。

不同生长阶段梭梭同化枝中渗透调节物质和非结构性碳水化合物沿地下水埋深梯度的变化特征如图 3 所示。地下水埋深对梭梭同化枝中  $\text{Cl}^-$ 、SS 和碳水化合物(NSC)含量的影响达到极显著水平( $P < 0.01$ )。随着地下水埋深的增加,梭梭同化枝中  $\text{Cl}^-$  的含量先升后降; S1—S4 同化枝中 SS 和 NSC 含量差异不显著,但在 S5 SS 和 NSC 含量显著升高( $P < 0.05$ )。生长阶段对梭梭同化枝中  $\text{Na}^+$  和 SS 含量产生了极显著的影响( $P < 0.01$ )。生长季前期梭梭同化枝中  $\text{Na}^+$  含量显著低于生长季后期( $P < 0.05$ )。地下水埋深对梭梭同化枝中 Pro 和淀粉含量的影响与生长阶段有关( $P < 0.05$ )。生长季前期, S3 梭梭同化枝中脯氨酸(Pro)含量最高,且明显高

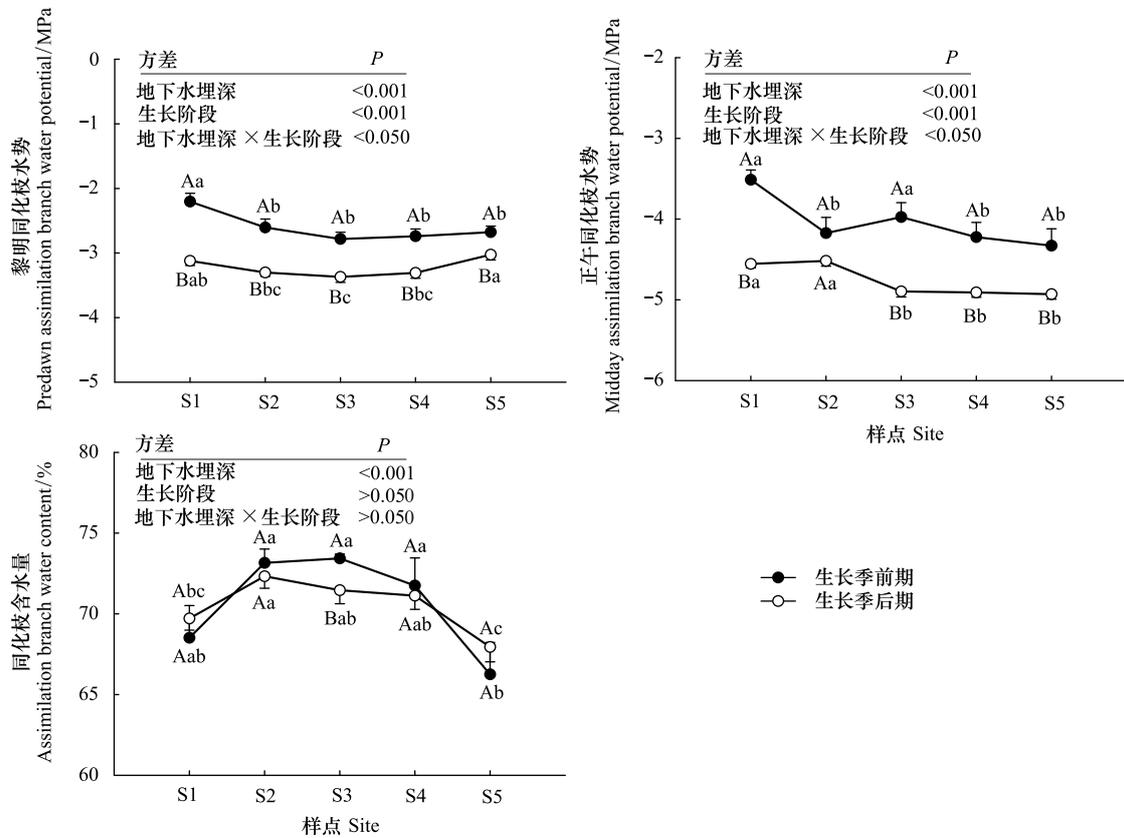


图2 不同地下水埋深下梭梭水分关系的变化

Fig.2 Variation of water relations in *H. ammodendron* under different groundwater depth

不同小写字母表示该变量在不同地下水埋深下差异显著( $P < 0.05$ ); 不同大写字母表示该变量在不同生长阶段差异显著( $P < 0.05$ )

于其它4个样点( $P < 0.05$ ); S1—S4同化枝中淀粉含量差异不显著,但在S5淀粉含量明显减少( $P < 0.05$ )。生长季后期,S4梭梭同化枝中Pro含量最低,另4个样点Pro含量明显高于S4( $P < 0.05$ ),且不存在明显差异;同化枝中淀粉含量相对稳定。

## 2.2 不同地下水埋深和生长期梭梭生长和形态的变化

不同地下水埋深下梭梭的同化枝生长速率如图4所示。地下水埋深对4—5月梭梭ABGR产生了显著的影响,5月地下水埋深较浅的ABGR明显高于地下水埋深较深的地点( $P < 0.05$ )。6—8月地下水埋深对ABGR没有显著的影响。不同地下水埋深梭梭胡伯尔值的变化特征如图5所示。地下水埋深、生长阶段和二者的交互作用对梭梭HV的影响均达到极显著水平( $P \leq 0.001$ )。生长季前期,在较浅的地下水埋深HV差异不显著,在较深的地下水埋深HV显著增大( $P < 0.05$ )。生长季后期,在地下水埋深增加的条件下,梭梭HV相对稳定。

## 3 讨论

### 3.1 地下水埋深和季节性干旱对梭梭生理性状的影响

叶(同化枝)水势和含水量不仅能反映植物的水分状态,也是植物进行水分调节的重要表征。冯树林等<sup>[36]</sup>研究发现,随着干旱胁迫的加剧,荒漠灌木叶水势呈下降趋势。然而,也有学者认为,荒漠灌木的水力行为高度动态,在不同的水分供应状态和温度条件下,其水力调节对策可从部分等水势转变为极端非等水势<sup>[13]</sup>。本研究中,随着地下水埋深的增加,生长季前期和后期梭梭 $\Psi_{pd}$ 均呈现先降低后升高的变化趋势(图2),表明梭梭 $\Psi_{pd}$ 受到地下水埋深增加引起的水文干旱胁迫,但地下水有效性降低促使梭梭水分利用效

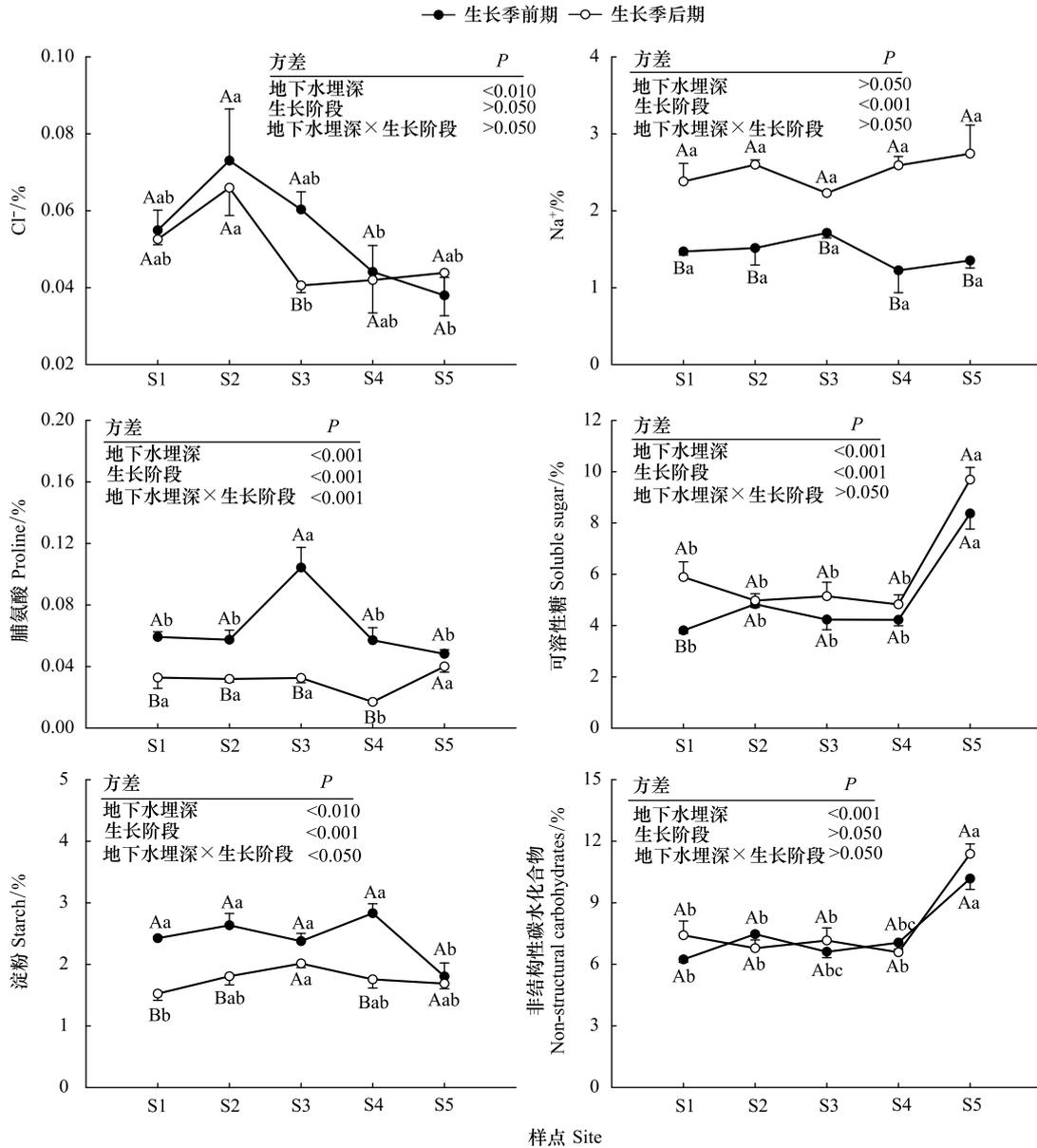


图3 不同地下水埋深下梭梭同化枝渗透调节物质和非结构性碳水化合物的变化

Fig.3 Variation of assimilation branch osmotic adjustment substance and non-structural carbohydrates in *H. ammodendron* under different groundwater depth

不同小写字母表示该变量在不同地下水埋深下差异显著 ( $P < 0.05$ ), 不同大写字母表示该变量在不同生长阶段差异显著 ( $P < 0.05$ )

率提高、气孔导度降低以及蒸腾速率下降<sup>[11-12]</sup>,这在一定程度上补偿了地下水埋深持续增加对其同化枝水势的负面影响。与较浅的地下水埋深相比,较深的地下水埋深下  $\Psi_m$  明显降低(图 2),这与前人<sup>[11]</sup>研究的结果一致。此外,与生长季前期相比,除 S2 的  $\Psi_m$  外,生长季后期  $\Psi_{pd}$  和  $\Psi_m$  均显著降低(图 2),这表明梭梭经历季节性大气干旱。梭梭是荒漠环境中的旱生肉质植物,同化枝角质层厚,储水组织发育良好<sup>[37]</sup>。因此,尽管地下水埋深在 15 m 以上,生长季前期和后期梭梭 ABWC 仍高于 65% 以上(图 2),这表明高 ABWC 是梭梭在干旱生境中长期生存的适应性特征。

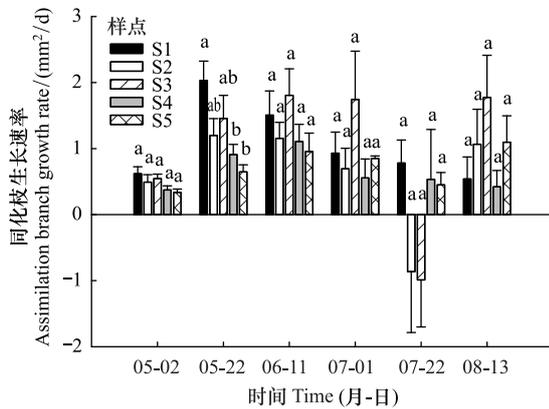


图4 不同地下水埋深下梭梭同化枝生长速率

Fig. 4 Assimilation branch growth rate in *H. ammodendron* under different groundwater depth

不同小写字母表示同化枝生长速率在不同地下水埋深下差异显著 ( $P < 0.05$ )

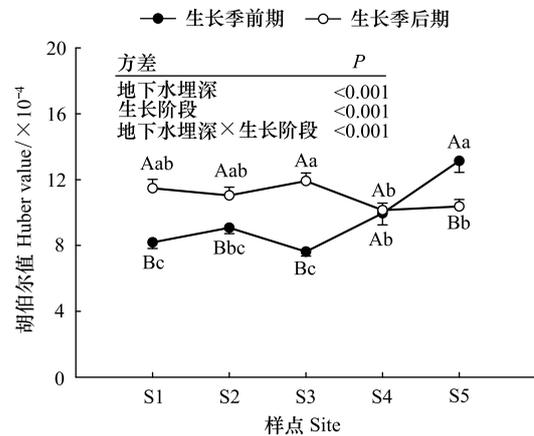


图5 不同地下水埋深下梭梭胡伯尔值的变化

Fig. 5 Variation of Huber value in *H. ammodendron* under different groundwater depth

不同小写字母表示胡伯尔值在不同地下水埋深差异显著 ( $P < 0.05$ ); 不同大写字母表示胡伯尔值在不同生长阶段差异显著 ( $P < 0.05$ )

渗透调节是植物在细胞水平上减轻干旱胁迫的一种适应策略。渗透调节物质以不同的方式保护植物免受胁迫,如提高细胞的渗透调节能力和保护膜稳定性。植物在生长过程中对氯的需求量十分少,一般在0.03%—2.0%之间。梭梭同化枝中  $\text{Cl}^-$  含量低,且随地下水埋深的增加先升后降(图3),这表明梭梭同化枝中  $\text{Cl}^-$  的渗透调节能力有限<sup>[38]</sup>,当水分有效性降低到一定程度时,植物体内  $\text{Cl}^-$  向地上部分的迁移会减弱<sup>[39]</sup>。在模拟干旱的温室条件<sup>[40]</sup>和极端干旱的自然环境中<sup>[20]</sup>,  $\text{Na}^+$  对梭梭渗透势调节的贡献均高达45%—50%。本文中梭梭同化枝中  $\text{Na}^+$  的含量没有受到地下水埋深的限制,而是因生长阶段而异。在极端干旱的荒漠环境中,  $\text{Na}^+$  是梭梭长期适应干旱的重要渗透调节物质,其含量随干旱胁迫时间的延长而累积。梭梭同化枝中 Pro 含量在多个样点差异均不显著(图3),说明梭梭同化枝中 Pro 对渗透调节的贡献较小且有限。吕昕培等<sup>[40]</sup>在研究梭梭幼苗应对干旱胁迫的渗透调节作用时,也发现 Pro 对渗透调节的贡献水平十分有限。

有研究发现,在渗透胁迫下,梭梭幼苗同化枝中的 SS 对渗透调节的贡献较小<sup>[40]</sup>。但王国华等<sup>[38]</sup>研究表明,SS 是种植年限为5—20年的梭梭抵御干旱胁迫的重要渗透调节物质。树龄的增长促使梭梭体内非结构性碳水化合物(NSC)含量成倍提高<sup>[24]</sup>。在本试验中,生长季前期与后期梭梭同化枝中 SS 含量较高,且在 S5 显著升高(图3)。由此表明,SS 是成年梭梭抵御水文干旱的渗透调节物质之一。淀粉作为植物的储存物质,通常在植物遭受干旱时部分转化为 SS 以供植物应对环境胁迫<sup>[41]</sup>。这与本研究结果一致,生长季前期梭梭同化枝中淀粉含量在 S1—S4 相对稳定,但在 S5 显著下降(图3)。而且,与生长季前期相比,生长季后期同化枝中淀粉含量出现明显的损耗(图3)。这表明梭梭可以将同化枝中的淀粉转化为 SS 以抵御地下水埋深增加的水文干旱和季节性大气干旱。干旱会改变树木的碳平衡,NSC 是在干旱胁迫下衡量碳平衡的重要性状<sup>[42]</sup>。有研究表明,干旱胁迫下植物 NSC 含量减少<sup>[43]</sup>,但 NSC 含量累积和维持<sup>[44]</sup>的结论也有报道。本文中,地下水埋深持续增加引起的水文干旱没有导致梭梭 NSC 含量耗尽,反而显著升高(图3)。这意味着梭梭没有受到碳限制,在干旱胁迫下维持较高的 NSC 含量,这对其水力功能恢复可能十分重要<sup>[45]</sup>。

### 3.2 地下水埋深和季节性干旱对梭梭生长和形态的影响

植物生长对水分的变化非常敏感,尤其是荒漠植被。地下水埋深增加引起的水文干旱会改变植物的表型可塑性<sup>[46]</sup>。有研究表明,干旱胁迫会造成荒漠植物生长缓慢、生物量减少、总叶面积和比叶面积减小<sup>[47—48]</sup>。早期研究发现,夏季降水的减少会限制梭梭的生长<sup>[25]</sup>。本研究中,相关性分析表明,4—5月梭梭 ABGR 与地下水埋深呈显著负相关 ( $P < 0.05$ )。蒋菊芳<sup>[49]</sup>、陈玲<sup>[50]</sup>等研究表明,梭梭萌芽期为4月12日,展叶期为4月

30 日,新枝形成期为 5 月 22 日。这意味着在新枝形成期,地下水埋深增加会导致 ABGR 显著降低。由此可见,梭梭可以通过改变同化枝生长速率来响应地下水水文干旱。研究结果与彭守兰等<sup>[14]</sup>的结论一致,他们发现疏叶骆驼刺随着潜水埋深的增加,生长缓慢且生物量累积减少,并且认为这种形态的可塑性是荒漠灌木长期适应干旱贫瘠环境的生态策略。

叶片的形态和结构与植物的抗旱机制密切相关,胡伯尔值(HV)被认为是评价植物抗旱性的重要功能性状<sup>[51]</sup>。在干旱胁迫下,植物通常具有较高的 HV 以维持叶片水分关系的稳定<sup>[52]</sup>。在阿塔卡马沙漠牧豆树(*Prosopis tamarugo*)<sup>[53]</sup>和塔克拉玛干沙漠胡杨<sup>[15]</sup>的研究中表明,地下水埋深增加会促使 HV 显著增大。这与本研究结果一致,生长季前期梭梭 HV 随地下水埋深的增加呈现增大的趋势(图 5),这增强了单位叶面积的供水能力;生长季后期梭梭采取有效的形态调整,维持较高的 HV 值以保证水分运输的有效性(图 5)。

#### 4 结论

地下水埋深、生长阶段及其交互作用对古尔班通古特沙漠梭梭的生理生化和生长与形态产生了不同的影响。主要结论为:(1)在生理调节上,梭梭通过先降低后升高  $\Psi_{pd}$  和积累 NSC 响应地下水埋深的增加。(2)在生长和形态调整上,梭梭在生长季前期采取降低新枝形成期的 ABGR 和增大 HV 的策略响应地下水埋深的增加。(3)与生长季前期相比,梭梭采取降低  $\Psi_{pd}$ 、维持较高的 HV、积累  $\text{Na}^+$  和消耗淀粉的策略抵御季节性干旱。(4)在地下水埋深和生长阶段的交互作用下,降低  $\Psi_m$ 、维持较高的 ABWC 和积累 SS 是梭梭适应大气和地下水水文干旱的结果。由此可见,梭梭生理和形态性状对地下水水文干旱和季节性大气干旱及其交互作用间的响应,既存在一致性,又存在差异性。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Zhang X L, Guan T Y, Zhou J H, Cai W T, Gao N N, Du H, Jiang L H, Lai L M, Zheng Y R. Groundwater depth and soil properties are associated with variation in vegetation of a desert riparian ecosystem in an arid area of China. *Forests*, 2018, 9(1): 34.
- [ 2 ] 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*, 2014, 39(9): 1340-1348.
- [ 3 ] Dai A G. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, 2013, 3(1): 52-58.
- [ 4 ] Villalobos-Vega R, Salazar A, Miralles-Wilhelm F, Haridasan M, Franco A C, Goldstein G. Do groundwater dynamics drive spatial patterns of tree density and diversity in Neotropical savannas? *Journal of Vegetation Science*, 2014, 25(6): 1465-1473.
- [ 5 ] 白玉锋,陈超群,徐海量,张广朋,张沛,凌红波.塔里木河下游荒漠植被地上生物量空间分布与地下水埋深关系. *林业科学*, 2016, 52(11): 1-10.
- [ 6 ] Yin L H, Zhou Y X, Huang J T, Wenninger J, Zhang E Y, Hou G C, Dong J Q. Interaction between groundwater and trees in an arid site: potential impacts of climate variation and groundwater abstraction on trees. *Journal of Hydrology*, 2015, 528: 435-448.
- [ 7 ] 罗丹丹,王传宽,金鹰.植物水分调节对策:等水与非等水行为. *植物生态学报*, 2017, 41(9): 1020-1032.
- [ 8 ] 麦尔哈巴·尼加提,戴岳,师庆东,李涛,肖合来提·巴义,安外尔·阿布杜热伊木.沙漠腹地天然绿洲胡杨和柽柳叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值对不同地下水埋深的响应. *应用生态学报*, 2020, 31(4): 1083-1087.
- [ 9 ] Pan Y P, Chen Y P, Chen Y N, Wang R Z, Ren Z G. Impact of groundwater depth on leaf hydraulic properties and drought vulnerability of *Populus euphratica* in the Northwest of China. *Trees*, 2016, 30(6): 2029-2039.
- [ 10 ] 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.
- [ 11 ] 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.
- [ 12 ] Wu X, Zheng X J, Yin X W, Yue Y M, Liu R, Xu G Q, Li Y. Seasonal variation in the groundwater dependency of two dominant woody species in a desert region of Central Asia. *Plant and Soil*, 2019, 444(1/2): 39-55.
- [ 13 ] Guo J S, Hultine K R, Koch G W, Kropp H, Ogle K. Temporal shifts in iso/anisohydry revealed from daily observations of plant water potential in a dominant desert shrub. *New Phytologist*, 2020, 225(2): 713-726.
- [ 14 ] 彭守兰,曾凡江,王会提,郭京衡,高欢欢,罗维成,宋聪.潜水埋深对疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifoli*)幼苗生长和叶片形态的影响. *中国沙漠*, 2014, 34(2): 396-404.

- [15] 魏圆慧, 王志鑫, 梁文召, 马富龙, 韩路. 胡杨枝叶功能性状对地下水位梯度的响应与适应. 西北植物学报, 2020, 40(6): 1043-1051.
- [16] 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.
- [17] 安富博, 纪永福, 赵艳丽, 李亚, 张莹花, 赵鹏. 民勤绿洲地下水对人工梭梭林生长的影响. 干旱区资源与环境, 2019, 33(9): 183-188.
- [18] Blum A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant, Cell & Environment*, 2017, 40(1): 4-10.
- [19] Gao T P, Chen T, Feng H Y, An L Z, Xu S J, Wang X L. Seasonal and annual variation of osmotic solute and stable carbon isotope composition in leaves of endangered desert evergreen shrub *Ammopiptanthus mongolicus*. *South African Journal of Botany*, 2006, 72(4): 570-578.
- [20] Song J, Feng G, Tian C Y, Zhang F S. Osmotic adjustment traits of *Suaeda physophora*, *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* in field or controlled conditions. *Plant Science*, 2006, 170(1): 113-119.
- [21] Si J H, Feng Q, Yu T F, Zhao C Y, Li W. Variation in *Populus euphratica* foliar carbon isotope composition and osmotic solute for different groundwater depths in an arid region of China. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2015, 187(11): 1-15.
- [22] Traversari S, Neri A, Traversi M L, Giovannelli A, Francini A, Sebastiani L. Daily osmotic adjustments in stem may be good predictors of water stress intensity in poplar. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 146: 13-22.
- [23] 章异平, 海旭莹, 徐军亮, 吴文霞, 曹鹏鹤, 安文静. 秦岭东段栓皮栎枝条非结构性碳水化合物含量的季节动态. 植物生态学报, 2019, 43(6): 521-531.
- [24] 崔旭盛, 郭玉海, 杜友, 陈晓丽, 翟志席, 骆翔, 赵东平, 朱艳霞. 梭梭碳水化合物含量与树龄关系的研究. 中国农业大学学报, 2010, 15(5): 37-41.
- [25] 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.
- [26] 许皓, 李彦, 邹婷, 谢静霞, 蒋礼学. 梭梭(*Haloxylon ammodendron*)生理与个体用水策略对降水改变的响应. 生态学报, 2007, 27(12): 5019-5028.
- [27] Dai Y, Zheng X J, Tang L S, Li Y. Stable oxygen isotopes reveal distinct water use patterns of two *Haloxylon* species in the Gurbantongut Desert. *Plant and Soil*, 2015, 389(1/2): 73-87.
- [28] Zhou H, Zhao W Z, Zhang G F. Varying water utilization of *Haloxylon ammodendron* plantations in a desert-oasis ecotone. *Hydrological Processes*, 2017, 31(4): 825-835.
- [29] 司朗明, 刘彤, 刘斌, 李磊. 古尔班通古特沙漠西部梭梭种群退化原因的对比分析. 生态学报, 2011, 31(21): 6460-6468.
- [30] 周宏飞, 李彦, 汤英, 周宝佳, 徐宏伟. 古尔班通古特沙漠的积雪及雪融水储存特征. 干旱区研究, 2009, 26(3): 312-317.
- [31] 张立运, 陈昌笃. 论古尔班通古特沙漠植物多样性的一般特点. 生态学报, 2002, 22(11): 1923-1932.
- [32] 戴岳, 郑新军, 唐立松, 李彦. 古尔班通古特沙漠南缘梭梭水分利用动态. 植物生态学报, 2014, 38(11): 1214-1225.
- [33] 周强, 李萍, 曹金花, 於丙军. 测定植物体内氯离子含量的滴定法和分光光度法比较. 植物生理学通讯, 2007, 43(6): 1163-1166.
- [34] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 1900.
- [35] Buysse J, Merckx R. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue. *Journal of Experimental Botany*, 1993, 44(10): 1627-1629.
- [36] 冯树林, 李博渊, 吕国利, 黄优, 王进鑫. 紫穗槐幼苗不同生长阶段叶水势对干旱胁迫与复水的响应特征. 草地学报, 2020, 28(5): 1363-1371.
- [37] Wang S M, Wan C G, Wang Y R, Chen H, Zhou Z Y, Fu H, Sosebee R E. The characteristics of Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> and free proline distribution in several drought-resistant plants of the Alxa Desert, China. *Journal of Arid Environments*, 2004, 56(3): 525-539.
- [38] 王国华, 陈蕴琳, 缙倩倩. 荒漠绿洲过渡带不同年限雨养梭梭(*Haloxylon ammodendron*)对土壤水分变化的响应. 生态学报, 2021, 41(14): 5658-5668.
- [39] 孙慧敏, 王益权, 刘军, 鲁晓玲. 氯离子在土壤水分与作物生长关系研究中的指示作用. 西北植物学报, 2006, 26(11): 2302-2306.
- [40] Lü X P, Gao H J, Zhang L, Wang Y P, Shao K Z, Zhao Q, Zhang J L. Dynamic responses of *Haloxylon ammodendron* to various degrees of simulated drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 139: 121-131.
- [41] 孙小妹, 何明珠, 周彬, 李金霞, 陈年来. 霸王根茎叶非结构性碳与 C: N: P 计量特征对干旱的响应. 干旱区地理, 2021, 44(1): 240-249.
- [42] Jin Y Q, Li J, Liu C G, Liu Y T, Zhang Y P, Sha L Q, Wang Z, Song Q H, Lin Y X, Zhou R W, Chen A G, Li P G, Fei X H, Grace J. Carbohydrate dynamics of three dominant species in a Chinese savanna under precipitation exclusion. *Tree Physiology*, 2018, 38(9): 1371-1383.
- [43] Dickman L T, McDowell N G, Sevanto S, Pangle R E, Pockman W T. Carbohydrate dynamics and mortality in a piñon-juniper woodland under three future precipitation scenarios. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38(4): 729-739.[PubMed]

- [44] Signori-Müller C, Oliveira R S, de Vasconcellos Barros F, Tavares J V, Gilpin M, Diniz F C, Zevallos M J M, Yupayccana C A S, Acosta M, Bacca J, Chino R S C, Cuellar G M A, Cumapa E R M, Martinez F, Mullisaca F M P, Nina A, Sanchez J M B, da Silva L F, Tello L, Tintaya J S, Ugarteche M T M, Baker T R, Bittencourt P R L, Borma L S, Brum M, Castro W, Coronado E N H, Cosio E G, Feldpausch T R, Fonseca L D M, Gloor E, Llampazo G F, Malhi Y, Mendoza A M, Moscoso V C, Araujo-Murakami A, Phillips O L, Salinas N, Silveira M, Talbot J, Vasquez R, Mencuccini M, Galbraith D. Non-structural carbohydrates mediate seasonal water stress across Amazon forests. *Nature Communications*, 2021, 12: 2310.
- [45] Tomasella M, Casolo V, Aichner N, Petruzzellis F, Savi T, Trifilò P, Nardini A. Non-structural carbohydrate and hydraulic dynamics during drought and recovery in *Fraxinus ornus* and *Ostrya carpinifolia* saplings. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 145: 1-9.
- [46] Carter J L, White D A. Plasticity in the Huber value contributes to homeostasis in leaf water relations of a mallee Eucalypt with variation to groundwater depth. *Tree Physiology*, 2009, 29(11): 1407-1418.
- [47] 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*, 2012, 33(1): 57-68.
- [48] Li C J, Zeng F J, Zhang B, Liu B, Guo Z C, Gao H H, Tiyp T. Optimal root system strategies for desert phreatophytic seedlings in the search for groundwater. *Journal of Arid Land*, 2015, 7(4): 462-474.
- [49] 蒋菊芳, 梁从虎, 杨华, 张宇林, 丁文魁, 杨永龙. 近十年气温和降水对荒漠植物梭梭、刺蓬物候期的影响. *干旱区资源与环境*, 2017, 31(2): 141-146.
- [50] 陈玲. 民勤近年气温和降水对梭梭物候期的影响. *农业与技术*, 2017, 37(18): 228-229.
- [51] Xu G Q, Arndt S K, Farrell C. Leaf traits of drought tolerance for 37 shrub species originating from a moisture gradient. *Water*, 2020, 12(6): 1626.
- [52] Preston K A, Ackerly D D. Hydraulic architecture and the evolution of shoot allometry in contrasting climates. *American Journal of Botany*, 2003, 90(10): 1502-1512.
- [53] Garrido M, Bown H, Ayamante J, Orell M, Sánchez A, Acevedo E. The adjustment of *Prosopis tamarugo* hydraulic architecture traits has a homeostatic effect over its performance under descent of phreatic level in the Atacama Desert. *Trees*, 2020, 34(1): 89-99.