DOI: 10.5846/stxb202105311425

张振杰,于露,王红梅.荒漠草原向灌丛转变过程两种优势植物定植土壤水分阈值特征.生态学报,2022,42(19):8061-8072.

Zhang Z J, Yu L, Wang H M.Characteristics of soil moisture threshold for the seedling establishment of two dominant plants in desert grassland-shrubland transition. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(19):8061-8072.

荒漠草原向灌丛转变过程两种优势植物定植土壤水分 阈值特征

张振杰1,于 露1,王红梅1,2,*

- 1 宁夏大学农学院,银川 750021
- 2 宁夏草牧业工程技术研究中心,银川 750021

摘要:为探究宁夏东部荒漠草原灌丛转变过程中两种优势种蒙古冰草(Agropyron mongolicum)和柠条锦鸡儿(Caragana korshinskii)植物更新土壤水分需求特征,在前期萌发土壤水势阈值研究的基础上,进一步通过野外观测和室内干旱胁迫试验分析确定转变过程中两种优势植物种的定植土壤水分阈值。结果表明:荒漠草原灌丛近30年人为转变过程中0—200 cm 土壤水分呈降低趋势,灌丛地土壤水分含量较荒漠草地显著降低了52.43%(P<0.05),灌丛转变加速了土壤旱化;柠条锦鸡儿和蒙古冰草幼苗定植过程中叶绿素含量随干旱胁迫程度加深呈先增加后降低趋势,其死亡率逐渐上升。通过渗透势和死亡率的拟合函数以及其对应样地的土壤水势、土壤水分关系分析得出,随样地转变柠条锦鸡儿定植土壤水势、水分阈值均低于蒙古冰草,两者平均土壤水势阈值分别为-9.38—-9.95 kPa、-8.72—-9.28 kPa,平均土壤水分阈值分别为 4.93%—5.23%、5.92%—6.50%。与蒙古冰草相比,柠条锦鸡儿更适应灌丛引入下或降雨减少引起的土壤旱化,其旱生条件下的定植成功更易发生。

关键词:荒漠草原;灌丛化;干旱胁迫;幼苗定植;水分阈值

Characteristics of soil moisture threshold for the seedling establishment of two dominant plants in desert grassland-shrubland transition

ZHANG Zhenjie¹, YU Lu¹, WANG Hongmei^{1,2,*}

- 1 School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China
- 2 Ningxia Grassland and Animal Husbandry Engineering Technology Research Center, Yinchuan 750021, China

Abstract: In order to explore the characteristics of soil moisture avilability for plant recruitments of the two dominant species Agropyron mongolicum and Caragana korshinskii in desert grassland-shrubland transition of eastern Ningxia, the soil moisture thresholds of the two plant species were caculated by conducting field observations and drought stress experiments based on the previous study on the soil water potential threshold for germination. The results showed that soil moisture in the depth of 0—200 cm soil has been decreasing during the transition from desert grassland to shrubland over the past 30 years, and the soil water content of shrubland was significantly lower than that of desert grassland by 52.43% (P<0.05), that is, shrub introduction had accelerated the process of soil drought. With the process of the seedling establishment of Caragana korshinskii and Agropyron mongolica, the chlorophyll content firstly increased and then decreased with the drought stress increase, meanwhile the mortality rate gradually increased. The fitting function of osmotic potential and mortality and soil water characteristic curves of the transitional sites were used to determine the soil water potential and soil moisture thresholds for seedling establishment of the two plant species. The results showed that the soil water thresholds of Caragana korshinskii were all lower than those of Agropyron mongolica in each transition site, and the average soil water potential thresholds of the two species were -9.38—-9.95 kPa, -8.72—-9.28 kPa, and the average soil moisture thresholds were

基金项目:国家自然科学基金项目(31860677);宁夏高等学校一流学科建设项目(NXYLXK2017A01)

收稿日期:2021-05-31; 网络出版日期:2022-05-24

^{*}通讯作者 Corresponding author. E-mail: whm_826@ 163.com

4.93%—5.23%, 5.92%—6.50%, respectively. In summary, compared with soil water acquirement of *Agropyron mongolica*, *Caragana korshinskii* is more adapted to soil drought caused by shrub introduction and climate change to recruit more successfully.

Key Words: desert grassland; shrub encroachment; drought stress; seedling establishment; moisture threshold

草原灌丛化是指木本植物密度、盖度和生物量增加导致以草地为主的生态系统在景观和区域尺度上发生重要变化的现象^[1],目前,灌丛化在北美洲、亚洲、非洲、地中海、澳大利亚以及北极地区均有发生,被认为是气候变化和人为驱动的生态系统稳态转变过程^[2-3]。虽有研究表明灌丛入侵会促进初级生产力、养分循环和土壤有机质积累^[4],但其对草本竞争优势所引起草本植物生物量和生物多样性减少,土壤理化性质变化,水土流失加剧及荒漠化等一系列草原生态系统结构、功能弱化等问题^[5-8],已经成为干旱和半干旱地区牧民生计和草原生态系统功能发挥的主要威胁^[4],特别是一些干旱和半干旱地区人为植被恢复中大量引入灌木的行为实则会造成该地区草原灌丛化加速,改变草原植被更新趋势和过程^[1]。

种子萌发和幼苗定植作为植被更新过程中的瓶颈阶段[9-10],对干旱区域内物种优势度、植被更新方向及 速率具有调控作用[11-13]。但其对环境变化,尤其是降雨与土壤水分变异高度敏感[14-15]。如有研究表明格兰 马草(Bouteloua eriopoda)、冰草(Agropyron cristatum)等草原植物的萌发率和出苗率均随降雨量增加而提 高[1,16],幼苗存活率与干旱呈负相关[17],幼苗的生理、形态和解剖学属性受干旱胁迫影响显著[18]。此外,在 降水模式改变所引起土壤水分变化直接影响草地潜在生物量的同时,植被类型转变对土壤水分的间接影响, 即由于植被选择不当或植被转变(例如灌木取代温带半干旱草原)引起的因植被蒸腾造成的生态干旱也会对 种子萌发、幼苗定植产生影响,从而改变植物种间关系,加剧资源竞争,调控植被更新[19-20]。如宁夏东部荒漠 草原随着灌丛引入密度和年限的增加,引起土壤水分消耗的同时加剧了与草本植物的竞争,导致草本生物量、 丰富度锐减,多年生草本土壤种子库密度萎缩、萌发更新受限[1,21]。而在奇瓦瓦区域的研究也表明,灌木入侵 改变了土壤水分、理化性质以及植被繁殖体,在资源竞争中处于优势地位,限制了格兰马草属多年生草本植物 更新,从而加快了土壤侵蚀速度与资源消耗[22]。并且大多数灌木种根系可进行横向和竖向延伸,不断增加与 周围土壤的接触面积,入侵草本生存空间,尽可能攫取草本植物原本获取的土壤资源(以土壤水分为主)进行 植株自身的生长繁殖活动。未来,由全球降水模式改变与灌丛入侵的协同效应所引起土壤的水分变化将对荒 漠草原-灌丛交错带种子萌发和幼苗定植造成进一步影响,改变植被种间关系及资源利用模式,影响该地区植 被更新方向和速度[23-24]。因此量化干旱胁迫下灌木与荒漠草原优势草本幼苗定植特征对于理解该地区草原 灌丛化具有积极意义。

自20世纪七八十年代起,宁夏东部荒漠草原地区广泛应用旱生柠条锦鸡儿(Caragana korshinskii)栽培种用于植被重建,在增加地上生物量的同时,引发了多年生草本如蒙古冰草(Agropyron mongolicum)等的退化、土壤旱化等一系列问题,柠条锦鸡儿逐渐成为优势种,使得荒漠草原正在向灌丛人为转变,形成大量的草原-灌丛土镶嵌体^[24-25]。基于此,本研究选取典型草地-灌丛地镶嵌体区域,在沙芦草和柠条锦鸡儿种子萌发特性研究基础上,开展干旱胁迫下两种优势植物种子萌发后的定植试验,观测种子幼苗定植时期的生长状况以及土壤水势、水分特征,了解原生多年生禾草和引入灌丛定植阶段的土壤水分需求特征,确定其土壤水分阈值,探究全球气候变化背景下草原灌丛化过程中两种优势植物定植及其更新竞争机制,为荒漠草原人工植被恢复的演替趋势提供定量依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况及样地设置

研究区位于宁夏回族自治区东部荒漠草原地区,地理坐标为 37°04′—38°10′N,106°03′—107°04′E (图 1),海拔为 1450 m 左右,属典型温带大陆性气候。年均气温 7.7℃,无霜期 162 d 左右,年降水量 250—

350 mm,蒸发量 2131.8 mm,全年降水量的 60%—70% 发生在 7—9 月份。本研究区主要土壤类型为灰钙土,土壤结构松散,土地贫瘠。地带性植被为荒漠草原,主要分布有蒙古冰草(Agropyron mongolicum)、短花针茅(Stipa breviflora)、糙隐子草(Cleistogenes squarrosa)、赖草(Leymus secalinus)、白草(Pennisetum flaccidum)等多年生植物和狗尾草(Setaria viridis)、猪毛菜(Salsola collina)、猪毛蒿(Artemisia scoparia)等一年生植物,灌木、半灌木主要是柠条锦鸡儿(Caragana korshinskii)和牛枝子(Lespedeza potaninii)。本试验在盐池县东北部的花马池镇四墩子村选取典型的草原灌丛镶嵌区域,从中确定荒漠草地区(Desert grassland, DG)、草地边缘(Grassland edge, GE)、灌丛边缘(Shrubland edge, SE)和

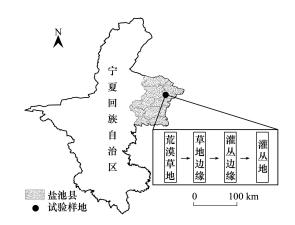


图 1 研究区及试验采样点分布图

Fig.1 The study area and the location of sampling sites

柠条锦鸡儿灌丛区(Shrubland, SL)4个研究样地(图 1,表 1^[25-26])。

表 1 样地概况 Table 1 Site description

样地 Sample site	经纬度 Lantitude and longitude	灌木 盖度/%	草本 盖度/%	рН	土壤容重 Soil bulk density/ (g/cm ³)	粘粒含量 Clay (<2 μm)/%	粉粒含量 Silt (2— 50 μm)/%	砂粒含量 Sand (50— 2000 µm)/%	有机碳 Soil organic carbon/ (g/kg)	全氮 Total nitrogen/ (g/kg)	优势植物 Dominant species
DG	107° 16′24″E 37° 46′31″N	0.00	70.00	8.35	1.38	0.40	29.26	70.35	11.88	0.63	蒙古冰草 (Agropyron mongolicum), 短花针茅(Stipa breviflora),猪毛蒿 (Artemisia scoparia)等
GE	107° 16′08″E 37° 46′32″N	6.00	66.60	8.19	1.36	0.18	28.82	71.01	11.95	0.51	牛枝子(Lespedeza potaninii),草木樨 状黄芪(Astragalus melilotoides),乳 浆大戟(Euphorbia esula)等
SE	107° 17′43″E 37° 43′59″N	23.30	47.90	8.34	1.54	0.00	5.91	94.09	6.51	0.28	柠条锦鸡儿(Caragana korshinskii), 短花针茅(Stipa breviflora),远志 (Polygala tenuifolia)等
SL	107° 17′52″E 37° 44′55″N	50.00	12.60	8.39	1.59	0.00	3.26	96.75	4.76	0.34	柠条锦鸡儿(Caragana korshinskii), 猪毛蒿(Artemisia scoparia),刺藜 (Dysphania aristata)等

柠条锦鸡儿种植于 20 世纪 90 年代初,荒漠草原于 2003 年封育;DC:荒漠草地 Desert grassland;GE:草地边缘 Grassland edge;SE:灌丛边缘 Shrubland edge;SL 灌丛地 Shrubland

1.2 研究方法

1.2.1 土壤水分及物理特性

在荒漠草地及草地边缘随机各设置 6 个 5 m×5 m 样区,灌丛(间距 6 m,种植年限近 30 年)及灌丛边缘分别跨越带间、带内各设置 3 个 10 m×10 m 样区为本试验固定监测样区。(1)0—200 cm 土壤水分:采用时域反射仪(Time Domain Reflectometry, TDR)对样地每个样区进行 2 个重复(每个样地共计 12 个重复)的土壤水分观测,通过不同方向(4 次)调整 TDR 管读取数据并及时记录,每月 2 次,观测深度为 0—200 cm,每 20 cm 为一层,共 10 层,观测时间为 2019 年 4—11 月。(2)0—20 cm 土壤水分:使用环刀法采样,取样深度为 0—20 cm,分为 3 层,分别为 0—5,5—10,10—20 cm,取样后装入铝盒,以测定土壤质量含水量。

1.2.2 土壤水势与土壤水分测定

采用 0—10 cm 的土壤含水率和土壤水势计算各样地表层土壤水分特征曲线,土壤含水率和土壤水势分别用烘干法和 PSYPRO 露点水势仪测定。于 2019 年 9 月在各样地内设置与上述一致的试验测定点,从 7:00 至 17:00 每隔 1 h 测定并取 0—10 cm 土样,及时记录土壤水势值,直接称其所取土壤样品鲜重。待全部测定

结束后将所取土样带回,采用烘干法(105℃,24 h)测定土壤水分质量含水量。

1.2.3 试验材料收集及处理

试验材料于 2018 年 7—9 月在宁夏盐池县四墩子基地荒漠草地试验区进行采集。供试的蒙古冰草种子由该试验区内野生蒙古冰草繁育基地采集, 柠条锦鸡儿种子则通过野外随机收集方式获得, 即选取健康柠条锦鸡儿植株后摘下已成熟荚果, 特征详见表 2^[27]。采集的种子带回到实验室晾干后, 人工除去种子内杂质和有虫蛀或失去生活力的种子并使用物理方法去除柠条锦鸡儿种皮, 以避免其种皮过厚对本试验的影响, 最后将其放置在 4℃下贮藏供试验所用。同时为防止种子在试验中发霉, 将其用 0.1% HgCl₂消毒 10 s 左右后用蒸馏水反复冲洗^[1]。

表 2 柠条锦鸡儿和沙芦草的种子特性

试验材料 The experiment materials	种子颜色、形状 The color and shape of seeds	千粒重 The weight of thousand seeds/g
柠条锦鸡儿 Caragana korshinskii	褐色、深绿色;肾形	38.4 ± 0.58
蒙古冰草 Agropyron mongolicum	淡黄色;椭圆形	46.6 ± 0.19

Table 2 The traits of Caragana korshinskii and Agropyron mongolicum

1.2.4 种子破土及定植

在于露等[27] 初步探明荒漠草原优势植物种子萌发水势阈值的基础上,进行幼苗定植试验,探索荒漠草原优势植物在灌丛转变各阶段幼苗定植水分阈值。筛取从 4 个样地所取得的定量土壤样品,并烘干以避免土壤中多余植物种子对试验所造成的影响。将各样地所取土壤各设置 8 个水势梯度,每个梯度 3 个重复,并据此将各样地所取土壤分为均等的 24 份,分别铺在花盆(花盆内径 15 cm、高 15 cm、塑料花盆底部预先填充 5 cm厚、无种子的蛭石,铺设土样厚度为 9—10 cm)中,4 个样地,共铺设 96 个花盆。每个花盆分别种植柠条锦鸡儿种子 50 粒(播种深度为 2—3 cm)。通过保持土壤其它性质不变的情况下,根据 Michel 等[28] 配制方法,在相同样地土壤中加入浓度为 2.9%(对照组 CK)、8.2%、12.5%、17.5%、20%、21.1%、23%、23.8%(分别相当于0、0.0.02、0.1、0.3、0.6、0.7、0.9、1.2 MPa 的渗透势胁迫[27])且体积相同(350 mL)的 PEG-6000 聚乙二醇,改变土壤渗透势(溶质势)来建立土壤水势梯度。将试验样品准确称重后放置在适宜环境(光照长度为12 h,温度 20—25℃)下。每隔 2 天采用恒重法向花盆内洒入蒸馏水,保持土壤渗透势不变,进行不同水势梯度、不同样地内两种植物破土及定植试验。PEG 溶液的渗透梯度与土壤中的水势并不一致,采用不同浓度PEG 溶液是为了通过改变土壤渗透势从而改变土壤水势建立不同水势梯度,采用恒重法是为保持土壤渗透势不变从而保持土壤水势基本恒定。因此定植试验开始后,及时记录每个 PEG 浓度下的土壤水势值,取 3 个重复的平均值作为该渗透势胁迫下的水势梯度值,并记录种子破土及幼苗死亡情况,50 天后试验结束,测定幼苗叶绿素含量。蒙古冰草定植试验与之相同。

1.3 测试指标

1.3.1 土壤水分特征曲线模拟

对各样地内土壤水势和体积含水量数据进行非线性曲线模拟并绘制土壤水分特征曲线。

$$(1)$$
 土壤质量含水量 = $\frac{\text{鲜重} - \text{干重}}{\text{干重}}$

(2) 土壤体积含水量 =
$$\frac{\pm 壤质量含水量}{\pm 壤容重}$$

1.3.2 幼苗死亡率计算

幼苗定植死亡率:
$$M = \frac{N-n}{N}$$

式中,n 和 N 分别为定植试验完成后存活的幼苗数和出苗总数。

1.4 数据分析

利用单因素方差分析(One-way ANOVA)中的最小显著差法(LSD)对 PEG 浓度模拟干旱胁迫梯度下定植的各项参应进行分析;使用 S 型曲线拟合渗透势和死亡率,确定幼苗死亡率对渗透势的响应曲线,并根据羊旻^[29]的方法,令 S 型曲线的三阶导函数等于零,计算其加速增长阶段作为渗透势阈值范围。采用线性模型拟合渗透势和土壤水势,确定渗透势和土壤水势模型,利用非线性 Log3P1 模型拟合土壤水势和水分,确定土壤水分特征曲线;利用幼苗死亡率对渗透势的响应曲线、渗透势和土壤水势模型和土壤水分特征曲线推算定植土壤水分阈值。数据处理采用 SPSS 13.0 软件,采用 Excel 和 Origin 绘图并进行曲线拟合,求导函数及其他数值运算采用数学软件 Maple 完成。

2 结果

2.1 转变过程土壤水分动态变化

如图 2 可知,在荒漠草地向灌丛地人为转变过程中,0—20 cm 土层土壤含水量显著低于 0—200 cm 土层,两者土壤水分含量均表现为荒漠草地>草地边缘>灌丛边缘>灌丛地(P<0.05),且荒漠草地显著高于灌丛地,分别高出 4.6%和 8.11%。除灌丛地 0—200 cm 土层没有明显的季节动态,各样地 0—20 cm 和 0—200 cm 土层土壤水分均呈现生长期降低和秋季降雨增加的季节波动。

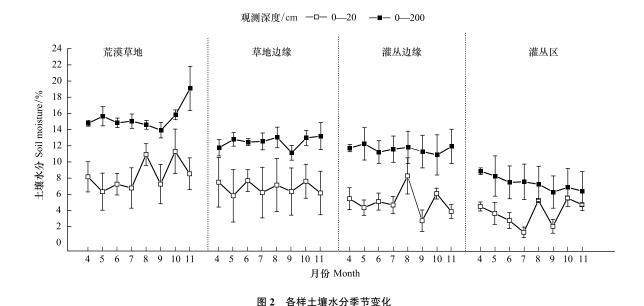


Fig.2 Seasonal dynamics of shallow soil moisture in each site

2.2 转变过程中干旱胁迫下植物定植叶绿素含量变化

由图 3 可知,蒙古冰草在草地边缘内叶绿素平均含量最大,为 4.29 mg/g,对渗透胁迫加深响应也最为敏感,最值间差值为 11.68 mg/g;在灌丛地内叶绿素含量波动区间为 2.35—4.75 mg/g,波动最小且一直处于低值。柠条锦鸡儿同样在草地边缘内叶绿素平均含量最高,为 24.46 mg/g;对渗透胁迫加深响应也最敏感,最值间差值为 15.95 mg/g。各样地转变过程中,蒙古冰草和柠条锦鸡儿叶绿素含量均先上升,在渗透势为-0.02 MPa 时达到最大值,两者分别平均为 7.17 mg/g 和 29.40 mg/g,而后随渗透势胁迫加剧呈逐步下降趋势,至-1.2 MPa时含量最少,两者分别平均为 1.67 mg/g 和 16.08 mg/g,且柠条锦鸡儿叶绿素含量显著高于蒙古冰草(P<0.05)。

2.3 转变过程中干旱胁迫下植物定植过程死亡率变化

由图 4 可知,在荒漠草地土壤中定植时,两种植物幼苗死亡率对渗透势响应有所不同,对其拟合后所得曲

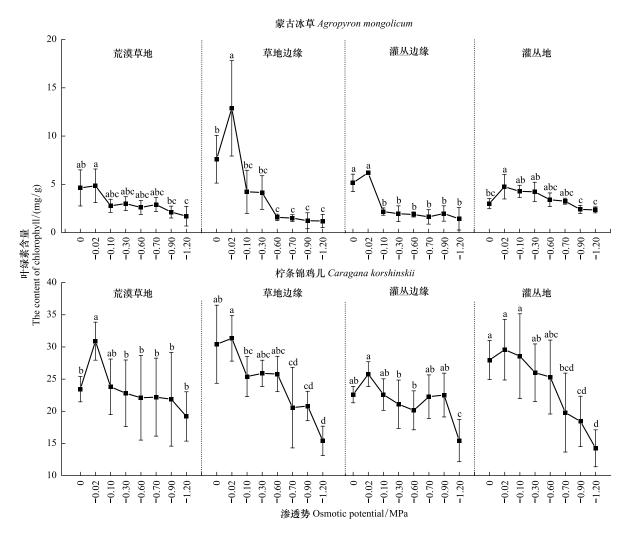


图 3 荒漠草原-灌丛人为转变过程中柠条锦鸡儿和蒙古冰草叶绿素含量的响应

Fig.3 Response of Chlophyll content of Caragana korshinskii and Agropyron mongolicum to different osmotic potential in desert grassland-shrubland state transition

不同字母表示同一样地内不同渗透势间叶绿素的差异显著(P<0.05)

线方程分别为:蒙古冰草:
$$y=21.98+\frac{79.50}{1+e^{\frac{\varphi+0.30}{0.06}}}$$
 , $(R^2=0.96)$, 柠条锦鸡儿: $y=28.57+\frac{73.84}{1+e^{\frac{\varphi+0.46}{0.06}}}$, $(R^2=0.73)$ $_{\odot}$

令 S 型曲线的三阶导函数等于零,可得蒙古冰草和柠条锦鸡儿的渗透势阈值分别为-0.22--0.38 MPa 和-0.38--0.54 MPa。

由图 5 可知,在草地边缘土壤中定植时,两种植物幼苗死亡率对渗透势响应的曲线方程分别为:蒙古冰草: $y=26.71+\frac{77.17}{1+e^{\frac{\varphi+0.25}{0.06}}}$, $(R^2=0.77)$, 柠条锦鸡儿: $y=28.56+\frac{92.04}{1+e^{\frac{\varphi+0.76}{0.06}}}$, $(R^2=0.77)$, 使用与上述相同方法

推导出蒙古冰草和柠条锦鸡儿的渗透势阈值分别为-0.17—-0.32 MPa 和-0.68—-0.84 MPa。

由图 6 可知,在灌丛边缘的土壤中定植时,两种植物幼苗死亡率对渗透势响应的曲线方程分别为:蒙古冰草: $y=40.37+\frac{100.89}{1+e^{\frac{\varphi+0.08}{0.06}}}$, $(R^2=0.73)$, 柠条锦鸡儿: $y=35.20+\frac{93.00}{1+e^{\frac{\varphi+0.72}{0.06}}}$, $(R^2=0.73)$, 使用相同方法推导出

蒙古冰草和柠条锦鸡儿的渗透势阈值分别为-0.60—-0.76 MPa 和 -0.64—-0.80 MPa。

由图 7 可知,在灌丛地的土壤中定植时,两种植物幼苗死亡率对渗透势响应的曲线方程分别为:蒙古冰

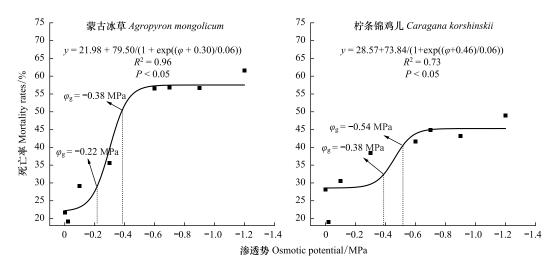


Fig. 4 The impacts of osmotic potentials on mortality rate of Caragana korshinskii and Agropyron mongolicum in the Desert grassland

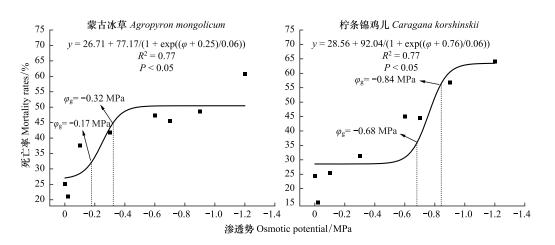


图 5 柠条锦鸡儿和蒙古冰草在草地边缘的死亡率受渗透势的影响

Fig. 5 The impacts of osmotic potentials on mortality rate of Caragana korshinskii and Agropyron mongolicum in the Grassland edge

草:
$$y = 32.37 + \frac{88.18}{1 + e^{\frac{\varphi + 0.51}{0.06}}}$$
, $(R^2 = 0.65)$, 柠条锦鸡儿: $y = 26.36 + \frac{71.05}{1 + e^{\frac{\varphi + 0.55}{0.06}}}$, $(R^2 = 0.65)$, 使用相同方法推导出

蒙古冰草和柠条锦鸡儿的渗透势阈值分别为-0.43—-0.60 MPa 和-0.47—-0.63 MPa。

2.4 渗透势与各转变样地土壤水势关系模拟

由图 8 可知,通过线性拟合模型进行模拟后发现,盆栽试验中用于干旱胁迫的溶液渗透势与各样地土壤水势关系分别如下:

荒漠草地:
$$y_1 = -6.91 + 2.26x_1$$
; 草地边缘: $y_2 = -7.15 + 3.91x_2$ 灌丛边缘: $y_3 = -7.72 + 4.21x_3$; 灌丛地: $y_4 = -8.36 + 3.87x_4$

蒙古冰草在荒漠草地、草地边缘、灌丛边缘和灌丛地定植土壤水势阈值分别为: -6.79—-7.14、-7.81—-8.40、-10.24—-10.91 和-10.02—-10.68 kPa, 标条锦鸡儿在四个样地定植土壤水势阈值分别为: -7.14—-7.51、-9.80—-10.43、-10.41—-11.08 和-10.17—-10.79 kPa。

2.5 转变样地土壤水分特征曲线模拟

由图 9 可知,通过非线性 Log3P1 拟合模型进行拟合后发现,各样地土壤水势与水分关系分别如下:

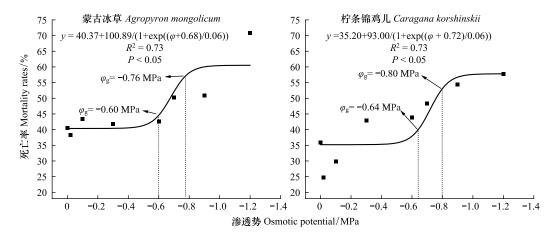


图 6 柠条锦鸡儿和蒙古冰草在灌丛边缘的死亡率受渗透势的影响

Fig. 6 The impacts of osmotic potentials on mortality rate of Caragana korshinskii and Agropyron mongolicum in the Shrubland edge

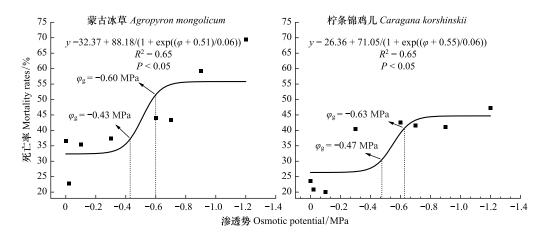


图 7 柠条锦鸡儿和蒙古冰草在灌丛地的死亡率受渗透势的影响

Fig. 7 The impacts of osmotic potentials on mortality rate of Caragana korshinskii and Agropyron mongolicum in the Shrubland

荒漠草地: $y_1 = -19.43 + 5.40 \ln(x_1 - 1.57)$; 草地边缘: $y_2 = -12.81 + 2.47 \ln(x_2 - 1.39)$ 灌丛边缘: $y_3 = -17.46 + 8.01 \ln(x_3 - 1.21)$; 灌丛地: $y_4 = -10.26 + 2.86 \ln(x_4 - 1.78)$

蒙古冰草在荒漠草地、草地边缘、灌丛边缘和灌丛地定植土壤水分阈值分别为 10.23%—10.84%、7.35%—8.95%、3.47%—3.67%, 2.64%—2.87%。而柠条锦鸡儿在四个样地内定植土壤水分阈值分别为9.67%—10.23%、4.01%—4.76%、3.43%—3.62%和 2.61%—2.81%。

3 讨论

草原灌丛化作为全球面临的严峻生态问题之一,通过改变草地生态系统结构及功能,进而影响生态水文过程,造成土壤旱化^[30]。虽然有研究指出丘陵地区灌木林盖度明显增加,减少地面接收太阳辐射,可降低土壤水分蒸发量,出现灌木林地表层土壤水分高于草滩草坡的现象^[31—32],但大多数研究结果表明,随着草原灌丛化的加剧和灌丛生长年限的增加,地上植被群落结构被改变,木本植物逐渐取代多年生草本,土壤理化性质发生改变,土壤旱化加重,特别是深层次土壤水分消耗加剧^[33]。在本研究结果中,随灌丛盖度从 0%急剧增加到 50%,土壤表层水分与深层土壤水分均呈下降趋势。这可能由于灌木高生物量需要大量水分支持,且其拥有较深的主根和发达的侧根,能够同时吸收深层土壤水分和浅层土壤水分,从而加剧灌丛区域内土壤水分蒸

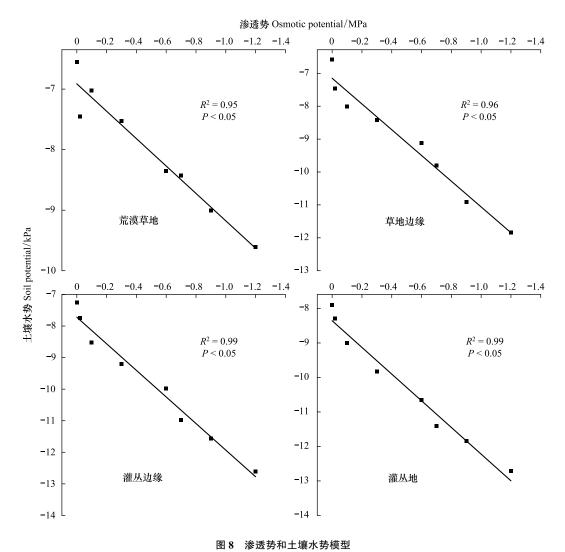


Fig.8 The model of osmosis potential and soil potential

腾,造成深层土壤水分消耗加剧^[1]。此外,研究发现随灌丛转变,土壤容重、粒径和土壤孔隙度显著改变,粘粒和粉粒减少,而沙粒增加^[26];这可能是因为灌木根系在长期延伸过程中会与周围土壤进行相互作用,破坏土壤粒径和孔隙度。而土壤中形成的相对互联的大孔隙,可以改变土壤渗透性和水力传导特性,将部分水分转变成为"优势流",迅速渗入并储存在土壤深处以适应干旱环境来维持其生物量^[34—35]。荒漠草地向灌丛地转变可能会通过"沃岛效应"促进土壤碳(C)和氮(N)的积累^[36],但在此样地中,灌丛地有机碳、全氮含量均显著低于荒漠草地,且灌下养分积聚不明显,可能是灌木对土壤养分库的影响是由于 C、N 累积和流失途径的相对重要性不同所致,即在转变过程中促进土壤 C 和 N 积累的因素部分或全部被促进增加的损失因素(呼吸作用、硝化作用和反硝化作用)抵消^[37]。这些利己的资源利用方式,增加了草原群落尺度上的土壤资源空间异质性,加速草本的退化^[1],增加了土壤空斑面积^[38],进而加速了表层和深层土壤水分的蒸发和消耗。

幼苗定植期是植被更新的关键环节,对环境变化,尤其是干旱胁迫极为敏感。因此,在灌丛化所造成土壤日益旱化的情况下,植物幼苗定植的成功与否决定着该地区未来植被更新的走向^[39]。本研究结果表明:在轻微干旱条件下,蒙古冰草和柠条锦鸡儿的死亡率均处于最低值,说明轻度干旱可以促进其定植成功^[40—41],可能是因为荒漠植被在发育过程中已经形成一定程度的干旱适应机制。但随着干旱胁迫进一步加剧,两者死亡率均呈现上升趋势,而柠条锦鸡儿死亡率波动较小,且在不同干旱梯度下的变化均小于蒙古冰草,在极端干旱情况下的死亡率也低于蒙古冰草,说明在土壤旱化逐步加剧和水分变异较大情况下,柠条锦鸡儿的幼苗定植

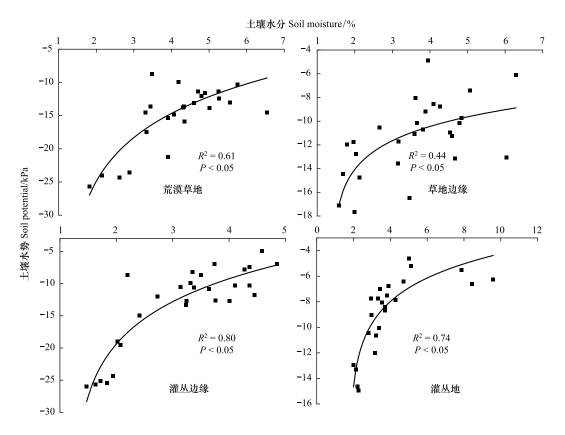


图 9 土壤水分和土壤水势关系模型

Fig.9 The model of soil moisture and soil potential

更具竞争性。叶绿素作为植物光合作用中的主要色素,参与吸收与转化太阳能以确保光合作用顺利完成,与植物根系之间联系密切的同时对干旱条件亦十分敏感^[42]。Ammar等^[43]研究发现,随干旱胁迫程度加剧,叶绿素呈先增加后递减趋势。本试验结果也表明随着干旱程度加深,柠条锦鸡儿和蒙古冰草的叶绿素含量均先升高后下降,这是因为干旱胁迫加剧减弱了两者根系吸收外界能源的能力,进一步使植株体内酶活性降解失活,继而降低了叶绿素含量,与前人研究相近^[44]。并且随着干旱程度的加深,柠条锦鸡儿叶绿素含量的降低比例(45.32%)显著小于沙芦草叶绿素含量的降低比例(76.72%),说明沙芦草的叶绿素含量对于干旱胁迫更为敏感。结合土壤水分特征曲线,就两种植物的死亡率和各样地的土壤水分变化总结发现,随着干旱梯度加大,土壤水分含量逐渐减少,而死亡率随之显著增加,且在转变过程中两者死亡率均有所升高,以蒙古冰草最为显著;依据 S 型曲线所得出的阈值也发现:柠条锦鸡儿在各样地幼苗定植中所需土壤水分阈值均低于蒙古冰草,因此在长期干旱或水分匮乏的环境中柠条锦鸡儿幼苗更容易存活并定植。并且随荒漠草地向灌丛转变,两种植物幼苗定植所需土壤水势阈值变化不明显但水分阈值变化显著,这与该区域土壤颗粒组成、团粒结构、容重等土壤物理特性的改变相关^[26]。

尽管诸多原因造成灌丛化现象,但全球气候变化导致的降雨模式改变,为耐旱、耐贫瘠的灌木植物在干旱、半干旱地区提供了扩张机会^[45],对其群落结构和生态系统有着深远影响,即植被群落结构和空间分布的巨大转变^[46],短期使生物量发生变化,长期则影响植被构成^[47];在本研究中,就总体水分含量(0—200 cm)而言,荒漠草地春季土壤水分逐渐升高;当7、8月降水量最多时,与之对应的各样地内夏季土壤水分含量却最低;进入秋季后降雨使得各样地土壤水分得到补充继而升高,说明季节变化下土壤水分与所处环境中降水变化表现即使有所延迟,但大致同步。但在气候和植被共同调控下,灌丛地消耗了大量土壤深层水分,即使夏季降水较充沛,深层土壤水分也是通过再分配注入旱化的深层次土壤用以补充消耗^[48],导致秋季土壤水分增加

不显著,且春季返潮不明显。同时夏季植被生长需水较强,除地表蒸发失水外,地上植被维持自身所需水分以及植物蒸腾作用等也大量消耗土壤水分^[49]。随着水分不断消耗,干旱胁迫将进一步加剧。在本文中,随干旱胁迫加剧,柠条锦鸡儿幼苗的死亡率逐步低于蒙古冰草低,且变异较小,叶绿素含量下降幅度也较低,总体水分阈值亦较低,因此在长期干旱下更容易存活并定植。另外,Heras等^[50]研究推测奇瓦瓦地区灌丛扩张可能是由于石炭酸灌木(*L. tridentata*)在1960年干旱时期中保有抗旱竞争优势的结论也与本研究一致。上述研究结果反映了植被与气候之间存在反馈机制,在灌丛引入的条件下,气候与植被的共同调控作用可能会导致生态干旱^[23],由于灌木和多年生草本植物在定植期间对于干旱胁迫的响应差异,将导致多年生草本植物在定植过程中处于劣势,进一步加剧灌丛扩张和土壤退化。

4 结论

荒漠草原-灌丛近30年转变过程中土壤水分呈下降趋势,旱化加剧。柠条锦鸡儿和蒙古冰草幼苗定植过程中叶绿素含量随干旱胁迫程度加深呈现先略微增加后降低趋势,死亡率逐渐上升。在转变过程中柠条锦鸡儿和蒙古冰草定植平均土壤水分阈值分别为4.93%—5.23%和5.92%—6.50%,且柠锦鸡儿幼苗在各转变样地所需土壤水分阈值均低于蒙古冰草,较蒙古冰草(幼苗)更适应土壤旱化。

参考文献 (References):

- [1] 于露. 荒漠草原向灌丛地人为转变过程种子库和植被更新特征研究[D]. 银川:宁夏大学, 2020.
- [2] Zheng Y R, Zhou G S, Zhuang Q L, Shimizu H. Long term elimination of grazing reverses the effects of shrub encroachment on soil and vegetation on the Ordos Plateau. Journal of Geophysical Research; Biogeosciences, 2020, 125(5); e2019JG005439.
- [3] Naito A T, Cairns D M. Patterns and processes of global shrub expansion. Progress in Physical Geography: Earth and Environment, 2011, 35(4): 423-442
- [4] Eshete A, Treydte A C, Hailemariam M, Solomon N, Dejene T, Yilma Z, Birhane E. Variations in soil properties and native woody plant species abundance under *Prosopis juliflora* invasion in Afar grazing Lands, Ethiopia. Ecological Processes, 2020, 9(1): 36.
- [5] Cleland E E, Goodale U M. Co-limitation by nitrogen and water constrains allocation response to drought in deciduous and evergreen shrubs in a semi-arid ecosystem. Plant Ecology, 2019, 220(2): 213-225.
- [6] Brunsell N A, Nippert J B, Buck T L. Impacts of seasonality and surface heterogeneity on water-use efficiency in mesic grasslands. Ecohydrology, 2014, 7(4): 1223-1233.
- [7] Dahl R, Dalgaard T, Bork E W. Shrub encroachment following wetland creation in mixedgrass prairie alters grassland vegetation and soil. Environmental Management, 2020, 66(6): 1120-1132.
- [8] Eldridge D J, Bowker M A, Maestre F T, Roger E, Reynolds J F, Whitford W G. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. Ecology Letters, 2011, 14(7): 709-722.
- [9] Engelbrecht B M J, Kursar T A, Tyree M T. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. Trees, 2005, 19(3): 312-321.
- [10] Han A R, Kim H J, Jung J B, Park P S. Seed germination and initial seedling survival of the subalpine tree species, *Picea jezoensis*, on different forest floor substrates under elevated temperature. Forest Ecology and Management, 2018, 429: 579-588.
- [11] Peters D P C, Yao J, Browning D, Rango A. Mechanisms of grass response in grasslands and shrublands during dry or wet periods. Oecologia, 2014, 174(4): 1323-1334.
- [12] Koontz T L, Simpson H L. The composition of seed banks on kangaroo rat (*Dipodomys spectabilis*) mounds in a Chihuahuan Desert grassland. Journal of Arid Environments, 2010, 74(10): 1156-1161.
- [13] Bochet E. The fate of seeds in the soil: a review of the influence of overland flow on seed removal and its consequences for the vegetation of arid and semiarid patchy ecosystems. Soil, 2015, 1(1): 131-146.
- [14] Walck J L, Hidayati S N, Dixon K W, Thompson K, Poschlod P. Climate change and plant regeneration from seed. Global Change Biology, 2011, 17(6): 2145-2161.
- [15] Brancatelli G I E, Amodeo M R, Zalba S M. Seedling emergence and survival of invasive pines in Argentinian mountain grasslands. Biological Invasions, 2021, 23(3): 903-918.
- [16] 胡小文, 王彦荣, 武艳培. 荒漠草原植物抗旱生理生态学研究进展. 草业学报, 2004, 13(3): 9-15.
- [17] Kolb T E, Flathers K, Bradford J B, Andrews C, Asherin L A, Moser W K. Stand density, drought, and herbivory constrain ponderosa pine regeneration pulse. Canadian Journal of Forest Research, 2020, 50(9): 862-871.
- [18] Hodecker B E R, Pita-Barbosa A, de Barros N F, Merchant A. Water availability preceding long-term drought defines the tolerance of *Eucalyptus* to water restriction. New Forests, 2018, 49(2): 173-195.
- [19] Zastrow M. China's tree-planting drive could falter in a warming world. Nature, 2019, 573(7775): 474-475.

- [20] Wilson S D, Schlaepfer D R, Bradford J B, Lauenroth W K, Duniway M C, Hall S A, Jamiyansharav K, Jia G, Lkhagva A, Munson S M, Pyke D A, Tietjen B. Functional group, biomass, and climate change effects on ecological drought in semiarid grasslands. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2018, 123(3): 1072-1085.
- [21] 周玉蓉,宁夏荒漠草原灌丛引入过程中土壤种子库、微生物矿化响应特征[D].银川;宁夏大学,2018.
- [22] Turnbull L, Wainwright J, Brazier R E. Changes in hydrology and erosion over a transition from grassland to shrubland. Hydrological Processes, 2010, 24(4): 393-414.
- [23] Tietjen B, Schlaepfer D R, Bradford J B, Lauenroth W K, Hall S A, Duniway M C, Hochstrasser T, Jia G S, Munson S M, Pyke D A, Wilson S D. Climate change-induced vegetation shifts lead to more ecological droughts despite projected rainfall increases in many global temperate drylands. Global Change Biology, 2017, 23(7): 2743-2754.
- [24] 赵亚楠. 宁夏东部荒漠草原灌丛引入过程中土壤水分、碳氮空间演变及水分阈值研究[D]. 银川: 宁夏大学, 2019.
- [25] 李志丽,王红梅,孙忠超,马彦平,赵亚楠,李雪颖.宁夏东部荒漠草原-灌丛地转变过程土壤氮素响应.应用生态学报,2021,32(4):1230-1240.
- [26] 孙忠超,郭天斗,于露,马彦平,赵亚楠,李雪颖,王红梅.宁夏东部荒漠草原向灌丛地人为转变过程土壤粒径分形特征.草业学报,2021,30(4):34-45.
- [27] 于露,郭天斗,孙忠超,马彦平,李志丽,赵亚楠,王红梅.荒漠草原向灌丛地转变过程中两种优势植物种子萌发及阈值特征.生态学报,2021,41(10):4160-4169.
- [28] Michel B E, Kaufmann M R. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. Plant Physiology, 1973, 51(5): 914-916.
- [29] 羊旻. Logistic 模型中的参数估计[D]. 兰州: 兰州大学, 2013.
- [30] Rathore V S, Singh J P, Bhardwaj S, Nathawat N S, Kumar M, Roy M M. Potential of native shrubs haloxylon salicornicum and Calligonum polygonoides for restoration of degraded lands in arid western Rajasthan, India. Environmental Management, 2015, 55(1): 205-216.
- [31] 艾宁,强大宏,刘长海,李阳,罗梦娇,陈宗礼.半干旱黄土区山地枣林春季土壤水分动态变化研究.农业现代化研究,2019,40(2):342-348.
- [32] 韩姣姣, 段旭, 赵洋毅. 金沙江干热河谷典型林草植被下坡面土壤水分分布控制因素. 东北林业大学学报, 2018, 46(4): 29-34, 38-38.
- [33] 赵亚楠,于露,周玉蓉,王红梅,马千虎,陆琪.宁夏东部荒漠草原灌丛引入对土壤水分动态及亏缺的影响.生态学报,2020,40(4): 1305-1315.
- [34] Li X Y, Yang Z P, Li Y T, Lin H. Connecting ecohydrology and hydropedology in desert shrubs; stemflow as a source of preferential flow in soils. Hydrology and Earth System Sciences, 2009, 13(7); 1133-1144.
- [35] 李柳,郑肖然,李小雁,张思毅. 小叶锦鸡儿灌丛对土壤水分下渗及优势流的影响. 水土保持学报, 2015, 29(2): 55-59, 132-132.
- [36] Vetaas O R. Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. Journal of Vegetation Science, 1992, 3(3): 337-344.
- [37] McCulley R L, Archer S R, Boutton T W, Hons F M, Zuberer D A. Soil respiration and nutrient cycling in wooded communities developing in grassland. Ecology, 2004, 85(10): 2804-2817.
- [38] 于露,王红梅,郭天斗,杨青莲,孙忠超. 荒漠草原-灌丛镶嵌体的植被稳态转变特征. 生态学报, 2021, (24): 1-11.
- [39] 胡慧,杨雨,包维楷,刘鑫,李芳兰. 干旱河谷微生境变化对乡土植物幼苗定植的影响. 植物生态学报, 2020, 44(10): 1028-1039.
- [40] Guo Y Y, Yu H Y, Kong D S, Yan F, Zhang Y J. Effects of drought stress on growth and chlorophyll fluorescence of *Lycium ruthenicum* Murr. seedlings. Photosynthetica, 2016, 54(4): 524-531.
- [41] 杨景宁, 王彦荣. PEG 模拟干旱胁迫对四种荒漠植物种子萌发的影响. 草业学报, 2012, 21(6): 23-29.
- [42] 丁红,张智猛,戴良香,宋文武,康涛,慈敦伟.不同抗旱性花生品种的根系形态发育及其对干旱胁迫的响应.生态学报,2013,33 (17):5169-5176.
- [43] Ammar A, Ben Aissa I, Mars M, Gouiaa M. Comparative physiological behavior of fig (*Ficus carica L.*) cultivars in response to water stress and recovery. Scientia Horticulturae, 2020, 260: 108881.
- [44] Gholami M, Rahemi M, Rastegar S. Use of rapid screening methods for detecting drought tolerant cultivars of fig (Ficus carica L.). Scientia Horticulturae, 2012, 143: 7-14.
- [45] 彭海英,李小雁,童绍玉. 内蒙古典型草原灌丛化对生物量和生物多样性的影响. 生态学报, 2013, 33(22): 7221-7229.
- [46] Benech-Arnold R L, Súnchez R A, Forcella F, Kruk B C, Ghersa C M. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. Field Crops Research, 2000, 67(2): 105-122.
- [47] Ponce-Campos G E, Moran M S, Huete A, Zhang Y G, Bresloff C, Huxman T E, Eamus D, Bosch D D, Buda A R, Gunter S A, Scalley T H, Kitchen S G, McClaran M P, McNab W H, Montoya D S, Morgan J A, Peters D P C, Sadler E J, Seyfried M S, Starks P J. Ecosystem resilience despite large-scale altered hydroclimatic conditions. Nature, 2013, 494(7437): 349-352.
- [48] 于露,周玉蓉,赵亚楠,郭天斗,孙忠超,王红梅. 荒漠草原土壤种子库对灌丛引入和降水梯度的响应特征. 草业学报, 2020, 29(4):
- [49] 王芑丹,杨温馨,黄洁钰,徐昆,王佩.灌丛化的蒸散耗水效应数值模拟研究——以内蒙古灌丛化草原为例.植物生态学报,2017,41 (3):348-358.
- [50] Moreno-de las Heras M, Turnbull L, Wainwright J. Seed-bank structure and plant-recruitment conditions regulate the dynamics of a grassland-shrubland Chihuahuan ecotone. Ecology, 2016, 97(9): 2303-2318.