

DOI: 10.5846/stxb202108192303

何汐然, 丁晓雪, 许毓哲, 李君. 幼龄胡杨气孔行为对土壤质地和地下水埋深变化的响应. 生态学报, 2022, 42(15): 6150-6159.

He X R, Ding X X, Xu Y Z, Li J. Response of stomatal behavior in *Populus euphratica* seedlings to alteration in sediment type and groundwater depth. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(15): 6150-6159.

# 幼龄胡杨气孔行为对土壤质地和地下水埋深变化的响应

何汐然<sup>1,2,3</sup>, 丁晓雪<sup>1,2,3</sup>, 许毓哲<sup>1,2,3</sup>, 李君<sup>1,3,\*</sup>

1 中国科学院大学生态与地理研究所, 荒漠与绿洲国家重点实验室, 乌鲁木齐 830011

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 中国科学院阿克苏绿洲农田生态系统国家野外科学观测研究站, 阿克苏 843017

**摘要:** 气孔调节是植物适应水分条件变化的关键途径, 研究多变生境中植物气孔行为对认识植物的适应具有重要意义。洪水漫溢新形成的河漫滩是胡杨更新的自然生境, 其土壤质地和地下水埋深具高度时空异质性。已有研究主要集中于胡杨对地下水埋深变化的生理生态响应, 而对土壤质地与地下水变化交互作用影响植物水分关系的认识不足。通过设置土壤质地(砂土( $S_1$ )、砂壤土( $S_2$ )、黏壤土( $S_3$ ))与地下水埋深( $W_1$ (30 cm)、 $W_2$ (60 cm)、 $W_3$ (90 cm))交互试验模拟幼龄胡杨自然生境, 观测分析了不同条件下胡杨气孔导度( $G_s$ )、气孔导度斜率( $g_s$ )、光合的气孔限制( $L_s$ )的变化。研究表明:(1) 胡杨气孔行为对地下水变化的响应受土壤质地影响;(2) 相同地下水埋深时不同土质间  $G_s$  具显著差异,  $W_1$  时  $S_2$  与  $S_3$  的  $G_s$  显著高于  $S_1$ ;  $W_2$  时  $S_1$  与  $S_2$  明显低于  $S_3$ ;  $W_3$  时  $S_3$  最大,  $S_2$  次之,  $S_1$  最小;(3) 相同地下水埋深处理下,  $g_s$  在  $S_1$  最大,  $S_3$  次之,  $S_2$  最小;(4) 相同地下水埋深处理下,  $W_1$  时  $S_2$  与  $S_3$  的  $L_s$  显著高于  $S_1$ ,  $W_2$  与  $W_3$  时  $L_s$  在  $S_2$  最大,  $S_3$  次之,  $S_1$  最小。综上所述, 幼龄胡杨气孔行为对地下水埋深变化的响应因土壤质地而异, 这可能归因于土壤质地影响根系结构和土壤水的垂直分布, 对胡杨早期植物水分关系具有重要影响。

**关键词:** 气孔调节; 气孔导度斜率; 气孔导度; 气孔限制

## Response of stomatal behavior in *Populus euphratica* seedlings to alteration in sediment type and groundwater depth

HE Xiran<sup>1,2,3</sup>, DING Xiaoxue<sup>1,2,3</sup>, XU Yuzhe<sup>1,2,3</sup>, LI Jun<sup>1,3,\*</sup>

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

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Akesu National Station of Observation and Research for Oasis Agro-ecosystem, Aksu 843017, China

**Abstract:** Stomatal regulation is a key way for plants adapting to changes in water condition. Therefore, it is important to understand the response of stomatal behavior in *Populus euphratica* seedlings to varying sediment type and groundwater depth. The newly formed flood plain is the natural habitat for *P. euphratica* recruitment, and its sediment type and groundwater depth are highly heterogeneous in time and space. Previous studies have mainly focused on the physiological and ecological response of *P. euphratica* to the change of groundwater depth. However, the affects of the interaction between sediment type and groundwater depth changes on the plant-water relationship are well understood. This study was carried out at the Akesu National Station of Observation and Research for Oasis Agro-ecosystem. The tested *P. euphratica* seedlings were two-year-old, transplanted from the flood plain of the upper reaches of the Tarim River in June 2020. *P. euphratica* seedlings

基金项目: 国家自然科学基金项目(41171037)

收稿日期: 2021-08-19; 网络出版日期: 2022-04-07

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

were grown in lysimeters to examine the interactions between soil texture and groundwater depth on stomatal behavior. Each factor included 3 treatments, sandy soil ( $S_1$ ), sandy loam ( $S_2$ ), clay loam ( $S_3$ ) for soil texture, and 30 cm ( $W_1$ ), 60 cm ( $W_2$ ), 90 cm ( $W_3$ ) below soil surface for groundwater. Stomatal conductance ( $G_s$ ), stomatal conductance slope ( $g_1$ ), and stomatal limitation to photosynthesis ( $L_s$ ) of *P. euphratica* seedlings under each treatment were obtained during growing season in 2020. The results showed that (1) the response of stomatal behavior in *P. euphratica* seedlings to alterations in groundwater depth was mediated by sediment type. (2)  $G_s$  was significantly different between soil textures under the same groundwater depth, with the  $G_s$  values for  $S_2$  and  $S_3$  higher than under  $W_1$ ,  $S_1$  and  $S_2$  lower than  $S_3$  under  $W_2$ , and increasing from  $S_1$  to  $S_3$  under  $W_3$ . (3) The largest  $g_1$  occurring at  $S_1$ , followed by  $S_2$  and  $S_3$  under the same groundwater depth. (4) The differences in  $L_s$  between soil texture varied with groundwater condition, with the values in  $S_2$  and  $S_3$  significantly higher than  $S_1$  under  $W_1$ , and under  $W_2$  and  $W_3$ , the largest occurring in  $S_2$ , followed by  $S_3$  and  $S_1$ , respectively. In conclusion, the response of stomatal behavior in *P. euphratica* seedlings to groundwater depth was mediated by soil texture, which can be attributed to the effects of soil texture on the development of root system and the vertical distribution of soil water. Thus, sediment type may be a major factor that affects plant-water relationship in early life history for *P. euphratica*.

**Key Words:** stomatal regulation; stomatal conductance slope; stomatal conductance; stomatal limitation

气孔控制植物叶片水分损失和二氧化碳吸收,在植物适应环境变化中起关键作用<sup>[1-2]</sup>。植物叶片气孔周围保卫细胞与叶表皮之间膨压差控制气孔开闭,而保卫细胞膨压变化非常快,因此气孔开度能够快速改变以适应生境条件变化<sup>[3]</sup>。这种快速调节能力对于植物在多变生境条件下优化水碳关系至关重要<sup>[3-4]</sup>。最优气孔行为理论认为气孔最优化行为是在控制一定水分消耗的同时,使碳吸收最大化<sup>[5]</sup>。水分利用效率反映了水分消耗与碳吸收之间的关系,表征了单位耗水的固碳量。气孔导度斜率是气孔模型中的重要参数,能有效反映气孔对  $CO_2$  浓度、水汽压亏缺等环境要素变化的敏感性。在气孔机理模型中,气孔导度斜率通常与水分利用效率呈一定比例关系,可用来描述植物水分利用策略<sup>[6]</sup>。研究表明,干旱时植物的气孔导度斜率降低,水分利用效率升高<sup>[7]</sup>,且干旱时,湿润区植物气孔导度斜率降低,而半湿润区植物气孔导度斜率保持稳定<sup>[8]</sup>。因此,对比不同生境下植物气孔行为可反映植物对生境条件变化的适应策略。

胡杨 (*Pouulus euphratica*) 作为塔里木河流域荒漠河岸林建群种<sup>[9-10]</sup>,在维护区域生态安全方面起着重要作用<sup>[11-12]</sup>。洪水漫溢后形成的湿润、裸露河漫滩是胡杨种群的自然更新生境<sup>[13-14]</sup>。由于水文波动和河流沉积作用影响,河漫滩生境地下水波动频繁,土壤质地时空异质性高<sup>[15]</sup>,这些因素将制约胡杨幼苗在河漫滩的生长发育。幼龄期胡杨抗干扰能力低、死亡率高,生活史早期存活率是限制种群天然更新的关键过程<sup>[16-17]</sup>。研究表明,地下水埋深变化会影响植物生物量分配格局<sup>[18-19]</sup>、响应机制及适应策略<sup>[20-21]</sup>。刘深思等研究发现,沙柳气孔导度随地下水埋深加深而降低<sup>[22]</sup>。王鹏等研究发现不同矿化度处理下,地下水埋深越浅多枝桠柳幼苗碳同化能力越强<sup>[23]</sup>。这些研究多集中于探讨地下水埋深变化对于植物生理行为及适应方式的影响<sup>[24]</sup>,而对于土壤质地及其与地下水埋深的交互作用对植物生理行为的影响报道较少。因此,本研究以幼龄胡杨为研究对象,通过简易蒸渗仪控制土壤质地和地下水埋深,研究不同土壤质地、地下水埋深及两者的交互作用对幼龄胡杨气孔行为的影响,分析相关气孔参数之间的关系,以阐明胡杨在适应河漫滩多变生境的气孔行为的调控作用,为胡杨林更新和保护提供重要的科学依据。

## 1 研究区概况

该研究区位于中国科学院阿克苏水平衡实验站,地理坐标为  $40^{\circ}27'N$ 、 $80^{\circ}45'E$ 。研究点所在区域属暖温带干旱气候,年平均气温为  $10.6-11.5^{\circ}C$ ,年平均降水量为  $45.7\text{ mm}$ ,年平均潜在蒸发量为  $2000-3000\text{ mm}$ ,全年无霜期达  $207\text{ d}$ ,日照时数达  $3000\text{ h}$  左右。研究区域原生植被为荒漠河岸植被,主要为杨柳科、柽柳科、

豆科等,优势种为胡杨、怪柳(*Tamarix* spp.),其他常见种主要为花花柴(*Karelinia caspica*)、疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、铃铛刺(*Halimodendron halodendron*)等。

## 2 研究方法

### 2.1 试验材料与设计

试验开始于2020年5月20日,历时92 d。供试材料是两年生幼龄胡杨,其长势均一,移植时株高(40±5) cm。栽培装置为简易蒸渗仪,蒸渗仪口径20 cm、高120 cm,每个蒸渗仪移栽2株。试验设计为地下水埋深和土壤质地交互试验,各因子3个处理,地下水埋深为30 cm(W<sub>1</sub>),60 cm(W<sub>2</sub>),90 cm(W<sub>3</sub>),土壤质地为砂土(S<sub>1</sub>)、砂壤土(S<sub>2</sub>)、黏壤土(S<sub>3</sub>),供试土质理化性质见表1。供试土壤经过筛后按容重装填至蒸渗仪。不同地下水埋深、土壤质地组合共计9个处理,每个处理4个重复,共计36个蒸渗仪。幼龄胡杨移栽一个月后待其正常生长后,开始对其进行水分控制处理。开始试验后,每天20:00向控制水位柱加水以保证试验期间地下水埋深稳定在控制水平。

表1 供试土壤的理化性质

Table 1 Physical and chemical properties of the tested soil

土壤质地 Sediment type	砂土 Sandy soil	砂壤土 Sandy loam	黏壤土 Clay loam
砂粒 Sand /%	92.5	55.4	48.5
粉粒 Silt /%	2.8	26.8	33
黏粒 Clay /%	4.7	17.8	18.5
土壤容重 Soil bulk density /(g/cm <sup>3</sup> )	1.62	1.45	1.32
pH	8.45	7.84	7.57
有机质 Soil organic matter /(g/kg)	1.84	6.96	11.92
全氮 Total nitrogen /(g/kg)	0.15	0.5	0.82

### 2.2 参数测定

利用植物压力室 PMS(PMS Instrument Co., Albany, OR, USA)对不同处理条件的胡杨枝条的凌晨和正午水势进行测定。测量时每一处理条件3个重复,取其平均值记为水势值。凌晨、正午水势的测定时间为05:30—07:30和13:30—15:30。

2020年8月,采用LI-6400便携式光合测量系统(LI-COR Corp., Lincoln, NE, USA)测量不同处理下胡杨光合日变化过程。光合日变化过程观测选择晴朗无云天气下进行。每一处理随机选取3株,每株选取四片向阳健康的叶片,在8:00—20:00每隔2 h测定一次光合参数。测定的参数包括G<sub>s</sub>、净光合速率(P<sub>n</sub>)、蒸腾速率(T<sub>r</sub>)、饱和水汽压亏缺值(D)、环境二氧化碳浓度(C<sub>a</sub>)、胞间二氧化碳浓度(C<sub>i</sub>)等光合参数。测定完扫描计算叶室内叶片面积,对光合参数进行重计算。

### 2.3 数据处理

Medlyn等人提出的气孔导度机理模型<sup>[7]</sup>,结合了collatz等人的BBL模型<sup>[25]</sup>、Santrackova等人的光合模型<sup>[26]</sup>和Cowan等人的最优气孔控制模型<sup>[5]</sup>,能综合反映环境二氧化碳浓度(C<sub>a</sub>)、饱和水汽压亏缺(D)及净光合速率(P<sub>n</sub>)与气孔导度的关系。为明确不同处理条件下胡杨气孔导度斜率变化,采用气孔导度机理模型对气孔导度进行拟合<sup>[7]</sup>:

$$g_s = g_0 + 1.6 \left( 1 + \frac{g_1}{\sqrt{D}} \right) \frac{A}{C_a} \quad (1)$$

式中,g<sub>s</sub>为气孔导度(mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>),g<sub>0</sub>为零光合时的气孔导度;A为光合净CO<sub>2</sub>吸收速率(μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>),即所测P<sub>n</sub>;C<sub>a</sub>为环境二氧化碳浓度,D为饱和水汽压亏缺;g<sub>1</sub>为气孔导度斜率,能有效反映气孔导度对CO<sub>2</sub>浓度、饱和

水汽压亏缺和光合作用的敏感性<sup>[4]</sup>,且与临界水分利用效率( $\lambda = \partial A/\partial E$ , mmol CO<sub>2</sub>/mol H<sub>2</sub>O)成一定比例关系<sup>[3]</sup>(方程(2)),可描述植物水分利用策略。

$$g_1 \propto \sqrt{\Gamma/\lambda} \quad (2)$$

式中, $\Gamma$ 为CO<sub>2</sub>补偿点(单位:μL/L), $\lambda$ 为临界水分利用效率(单位:mmol CO<sub>2</sub>/mol H<sub>2</sub>O)。

为明确不同处理条件下气孔行为对叶片光合限制的差异,计算了气孔限制值( $L_s$ ), $L_s$ 的计算采用 Berry 和 Downtow 提出的公式(方程(3))<sup>[27]</sup>:

$$L_s = (C_a - C_i)/(C_a - \Gamma) \quad (3)$$

式中, $\Gamma$ 为CO<sub>2</sub>补偿点,常忽略不计,公式可改写为:

$$L_s = 1 - \frac{C_i}{C_a} \quad (4)$$

光合的非气孔限制值由  $C_i/G_s$  确定<sup>[28]</sup>。

水分利用效率(WUE)按照如下公式计算:

$$WUE = \frac{P_n}{T_r} \quad (5)$$

式中, $P_n$ 为净光合速率(μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), $T_r$ 为蒸腾速率(mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)。

采用双因素方差分析(Two-Way ANOVA)检验土壤质地、地下水埋深及二者的交互效应对胡杨气孔导度、气孔限制值、水分利用效率等指标的影响。数据统计分析软件采用 SPSS 20.0 (SPSS for Windows, Version 20.0, chicago, IL, USA)。

### 3 结果

#### 3.1 不同处理条件下胡杨生理参数的差异

如表 2 所示,土壤质地对所测定的胡杨指标参数均有显著影响( $P<0.05$ );地下水埋深对胡杨气孔限制值与正午水势均有显著影响( $P<0.05$ );土壤质地和地下水埋深的交互作用仅对非气孔限值具显著影响( $P<0.05$ )。总之,土壤质地是引起胡杨气孔行为差异的主效应因素,而地下水埋深及两者交互作用对胡杨气孔行为无明显影响。

表 2 土壤质地及地下水埋深对胡杨各参数指标的方差分析结果

Table 2 Results of ANOVAs testing the effects of sediment type and groundwater depth on parameters of *Populus euphratica*

参数指标 Parameter index	土壤质地 sediment type		地下水埋深 Groundwater depth treatment		土壤质地×地下水埋深 Interaction between groundwater depth and soil texture	
	F	P	F	P	F	P
气孔导度 Stomatal conductance	39.94	0.00	0.55	0.58	2.24	0.08
净光合速率 Net photosynthetic rate	54.38	0.00	0.61	0.55	0.64	0.64
蒸腾速率 Transpiration rate	34.52	0.00	0.19	0.83	1.55	0.20
水分利用效率 Water use efficiency	22.57	0.00	1.59	0.21	1.02	0.40
气孔限制 Stomatal limit	39.34	0.00	6.04	0.00	1.60	0.19
非气孔限制 Non-stomatal limitation	65.65	0.00	1.93	0.16	4.17	0.00
凌晨水势 Predawn water potential	53.25	0.00	4.34	0.05	2.70	0.10
正午水势 Midday water potential	36.54	0.00	10.12	0.00	3.43	0.06

#### 3.2 不同处理条件下的胡杨枝条水势变化

由图 1 可以看出,在三种地下水埋深条件下, $S_1$ 中胡杨凌晨水势最低, $S_1 W_1$ 为-2.54 Mpa, $S_1 W_2$ 为-2.26 Mpa, $S_1 W_3$ 为-2.65 Mpa,且显著低于 $S_2$ 与 $S_3$ ;而 $S_1$ 中胡杨正午水势显著低于 $S_3$ ;以上结果表明 $S_1$ 水分条

件差,胡杨水分亏缺严重。其次,植物枝条水势对于地下水埋深的响应因土壤质地的不同有所差异,在  $S_2$  与  $S_3$  中胡杨凌晨与正午水势随着地下水埋深的增加而升高;这说明随着地下水埋深加深,胡杨水分亏缺程度有所缓解;而  $S_1$  中胡杨水势变化不具该规律,在  $S_1W_3$  时具最小凌晨水势与正午水势 ( $-3.64$  Mpa),  $S_1W_2$  具最小凌晨水势与正午水势 ( $-3.22$ )。

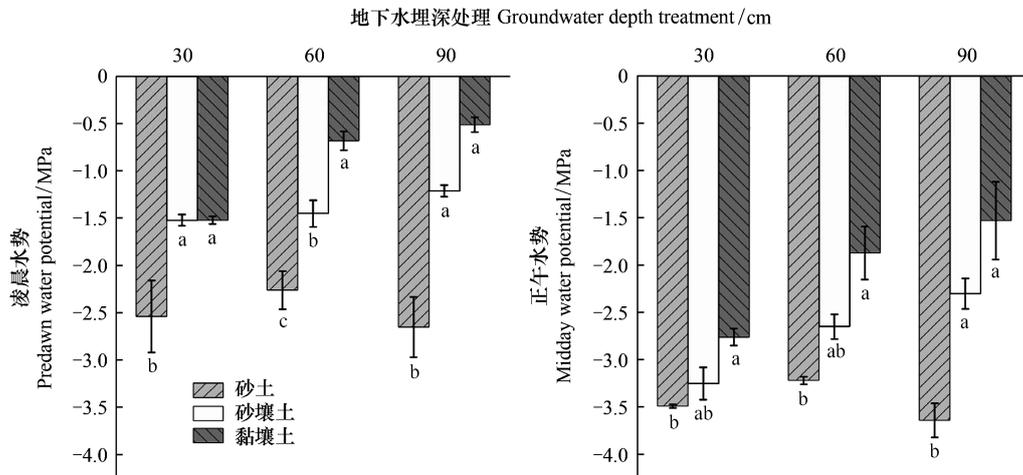


图1 不同处理条件胡杨凌晨水势与正午水势变化

Fig.1 The changes of predawn and midday water potential in xylem of *Populus euphratica* under different treatment conditions

$W_1$ : 地下水埋深 30 cm Groundwater depth 30 cm;  $W_2$ : 地下水埋深 60 cm Groundwater depth 60 cm;  $W_3$ : 地下水埋深 90 cm Groundwater depth 90 cm;  $S_1$ : 砂土 sandy soil;  $S_2$ : 砂壤土 sandy loam;  $S_3$ : 黏壤土 clay loam; 不同小写字母代表同一地下水埋深条件下不同土质间存在显著差异 ( $P < 0.05$ )

### 3.3 不同处理条件下的气孔行为变化

#### 3.3.1 不同处理条件下的气孔导度变化

由图 2 可知,  $G_s$  对地下水埋深的响应因土质不同具有一定差异。  $W_1$  条件下,  $S_1$  中胡杨  $G_s$  显著低于  $S_2$  与  $S_3$ ;  $W_2$  条件下,  $S_3$  中胡杨  $G_s$  显著高于  $S_1$  与  $S_2$ ;  $W_3$  条件下,  $S_3$  中胡杨  $G_s$  显著高于  $S_2$ ,  $S_2$  显著高于  $S_1$ , 这表明胡杨气孔开度在不同地下水埋深下的表现与土壤质地状况相关。同一土质中胡杨  $G_s$  对地下水埋深变化的响应为:  $S_1$  中胡杨在  $W_2$  时具最大  $G_s$  ( $0.15 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),  $W_3$  时最小  $G_s$  ( $0.09 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), 两者相比,  $G_s$  降低 40%;  $S_2$  中胡杨在  $W_1$  时具最大  $G_s$  ( $0.23 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),  $W_2$  时最小  $G_s$  ( $0.17 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), 两者相比,  $G_s$  降低 26.1%;  $S_3$  中胡杨  $G_s$  随着地下水埋深加深而增大。以上结果表明, 胡杨气孔开度对地下水埋深变化的响应因土壤质地具有一定差异。

#### 3.3.2 不同处理条件下的气孔导度斜率变化

在不同处理条件下, 胡杨幼苗具有不同的气孔导度模型参数。由气孔优化模型拟合线性回归分析结果可知, 除  $S_1W_3$  条件下胡杨幼苗气孔导度变化不符合气孔导度模型外 ( $P > 0.05$ ), 其他处理条件下的拟合结果较好 ( $P < 0.05$ )。在  $W_1$  与  $W_2$  条件下,  $S_1$  中胡杨  $g_1$  最大,  $S_3$  次之,  $S_2$  最小;  $W_3$  条件下, 胡杨  $g_1$  大小依次为  $S_3$  最大,  $S_2$  次之,  $S_1$  最小。而相同土壤质地中的胡杨  $g_1$  对地下水

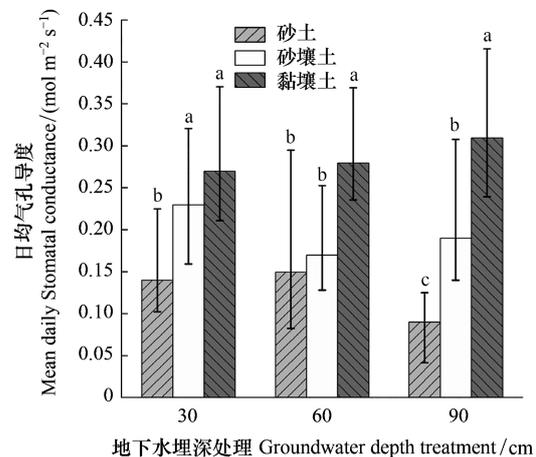


图2 不同处理条件对胡杨气孔导度的变化

Fig.2 The changes of stomatal conductance of *Populus euphratica* under different treatment conditions

埋深变化的响应规律表现为:随着地下水埋深加深, $S_1$ 中胡杨  $g_1$ 无明显变化; $S_2$ 中  $g_1$ 呈先降低后升高趋势,在  $W_1$ 时出现最大值,为 2.001, $W_2$ 时出现最小值,为 1.49; $S_3$ 中  $g_1$ 呈下降趋势。上述结果说明,胡杨  $g_1$ 对地下水位的响应因土壤质地的差异而表现不同的规律(图 3)。

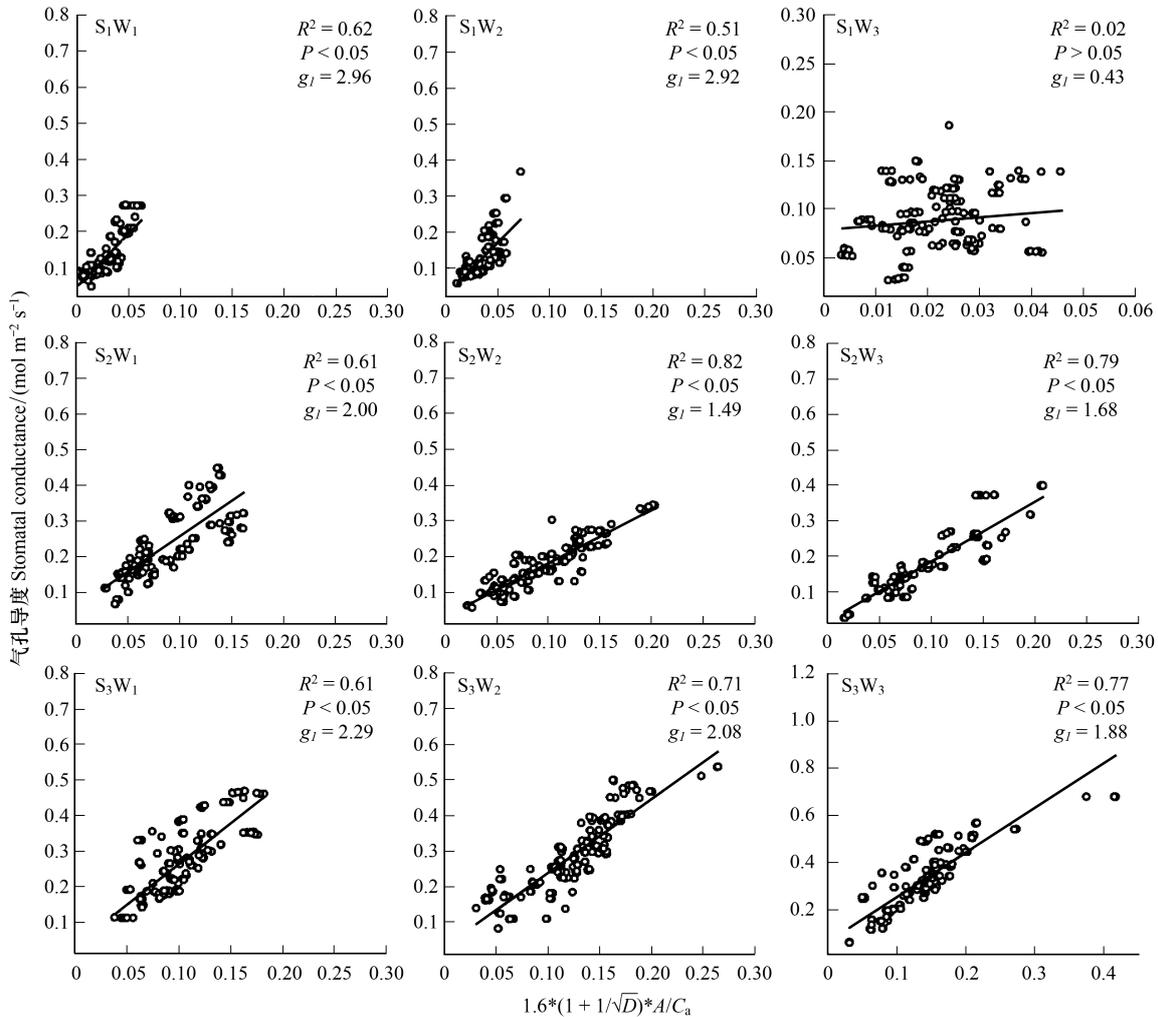


图 3 不同处理条件下胡杨气孔导度与环境因子及光合参数的关系

Fig.3 Relationships between stomatal conductance and the environmental and photosynthetic factors for the *Populus euphratica* under different treatment conditions

$1.6 \times (1 + 1/\sqrt{D}) \times A/C_a$ : 光合、环境综合因子 Photosynthetic and environmental factors;  $D$ : 水汽压亏缺 Vapor pressure deficit;  $A$ : 净光合速率 Net photosynthetic rate;  $C_a$ : 环境二氧化碳浓度 Ambient carbon dioxide concentration;  $g_1$ : 气孔导度斜率 stomatal conductance slope

由图 4 可知,  $W_1$ 条件下,  $S_2$ 与  $S_3$ 中胡杨 WUE 显著高于  $S_1$ , 这说明这两种土质中的胡杨维持较高水平的 WUE;  $W_2$ 与  $W_3$ 条件下, WUE 则表现为  $S_2$ 显著高于  $S_3$ ,  $S_3$ 显著高于  $S_1$ , 即随着地下水埋深加深,  $S_2$ 中的胡杨提高了单位耗水碳生产量。且由分析可知, 气孔导度斜率与水分利用效率呈显著负相关, 当气孔导度斜率减小时, 水分利用效率呈增大趋势。

### 3.3.3 不同处理条件下气孔对光合作用的限制

不同处理条件下, 胡杨气孔、非气孔因素对于光合的限制作用差异很大。由图 5 可知, 相同地下水埋深处,  $S_2$ 与  $S_3$ 中胡杨  $P_n$ 显著高于  $S_1$ , 且  $S_1$ 中胡杨非气孔因素对光合作用的限制显著高于  $S_2$ 与  $S_3$ 。而胡杨气孔因素对光合的限制作用变化与非气孔限制有所差异,  $W_1$ 条件下,  $S_2$ 与  $S_3$ 中胡杨气孔对于光合作用的限制显著大于  $S_1$ ;  $W_2$ 与  $W_3$ 条件下,  $S_2$ 中胡杨气孔对光合作用的限制显著高于  $S_3$ ,  $S_3$ 显著高于  $S_1$ 。随着地下水埋

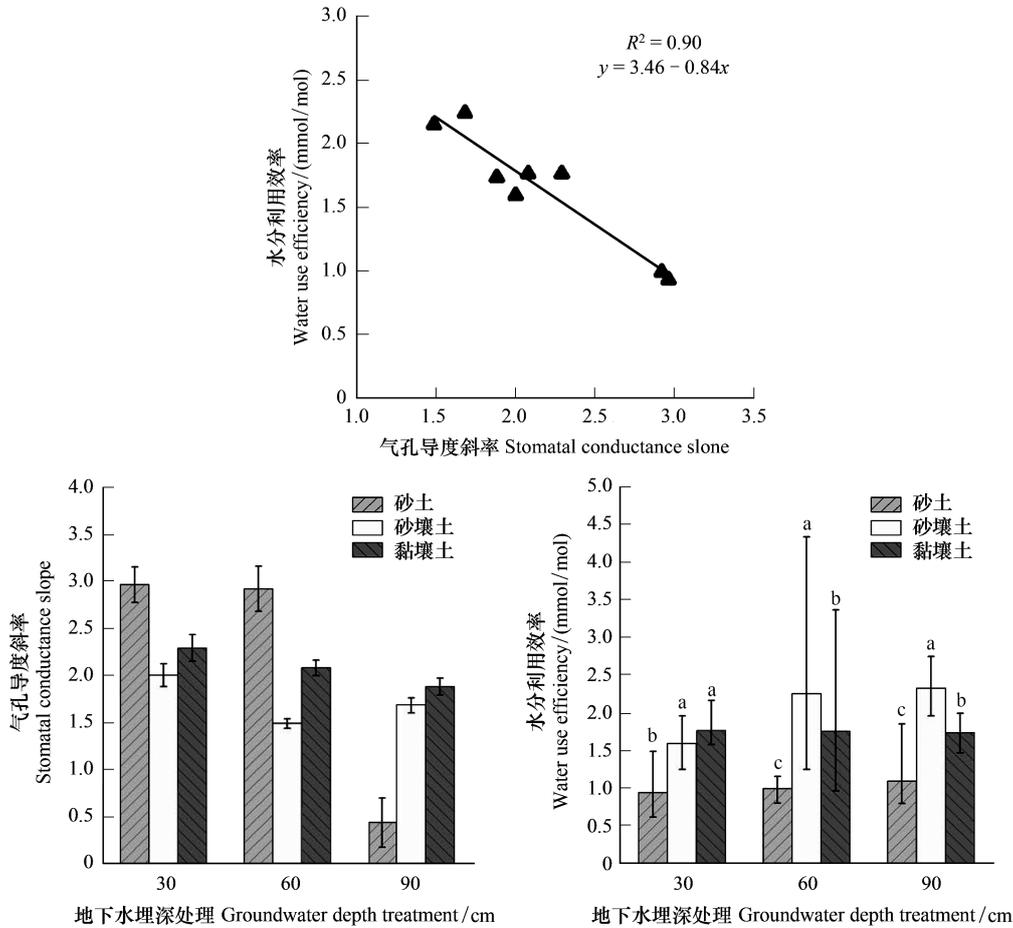


图4 不同处理条件胡杨气孔导度斜率与水分利用效率的变化

Fig.4 The changes of stomatal conductance slope and water use efficiency of *Populus euphratica* under different treatment conditions

深变化,三种土壤质地中胡杨气孔对于光合的限制中呈相同的趋势,即在  $W_2$  与  $W_3$  时,胡杨气孔对光合的限制处于同一水平,但高于  $W_1$  时的限制作用;而非气孔因素对光合的限制在三种土质中表现具有差异,主要体现在  $S_1$  中非气孔因素对光合的限制作用在  $W_3$  时达到最大(3.61),  $S_2$  与  $S_3$  中胡杨非气孔因素对光合的限制作用随着地下水埋深的加深而减弱。

#### 4 讨论

凌晨和午间水势反映了植物水分的亏缺程度。本试验中,相同地下水埋深条件下,  $S_1$  中胡杨枝条水势显著低于  $S_2$  与  $S_3$ , 表明  $S_1$  条件下胡杨受到较程度的水分亏缺。何建新<sup>[29]</sup> 等人的研究表明, 0.05—0.005 mm 颗粒含量是影响毛细水上升高度的重要因素, 且该粒径范围的颗粒含量越高, 毛细水上升高度越高。而本研究砂壤土与黏壤土中粉粒(0.002—0.05 mm) 含量显著高于砂土, 相应的毛细水上升高度升高, 更利于植物水分吸收, 这可能是不同土质引起胡杨水势差异的原因。已有研究表明, 不同地下水埋深将会影响植物水势<sup>[30—31]</sup>, 而本研究中  $S_2$  和  $S_3$  的胡杨凌晨与正午水势随着地下水位降低而增大。朱文东的研究发现, 当地下水埋深越浅, 表层土壤盐分积累越明显<sup>[32]</sup>。而本试验区域位于塔里木河上游干流地区, 土壤盐渍化较为严重<sup>[33]</sup>, 地下水位浅导致上层土壤盐分积累, 降低土壤水分的有效性, 这可能是地下水埋深变化引起胡杨水势差异的原因。

气孔开度影响植物水分利用与碳吸收, 对植物生产力与抗旱性具有重要作用<sup>[34]</sup>。裴艳武等的研究表明, 同

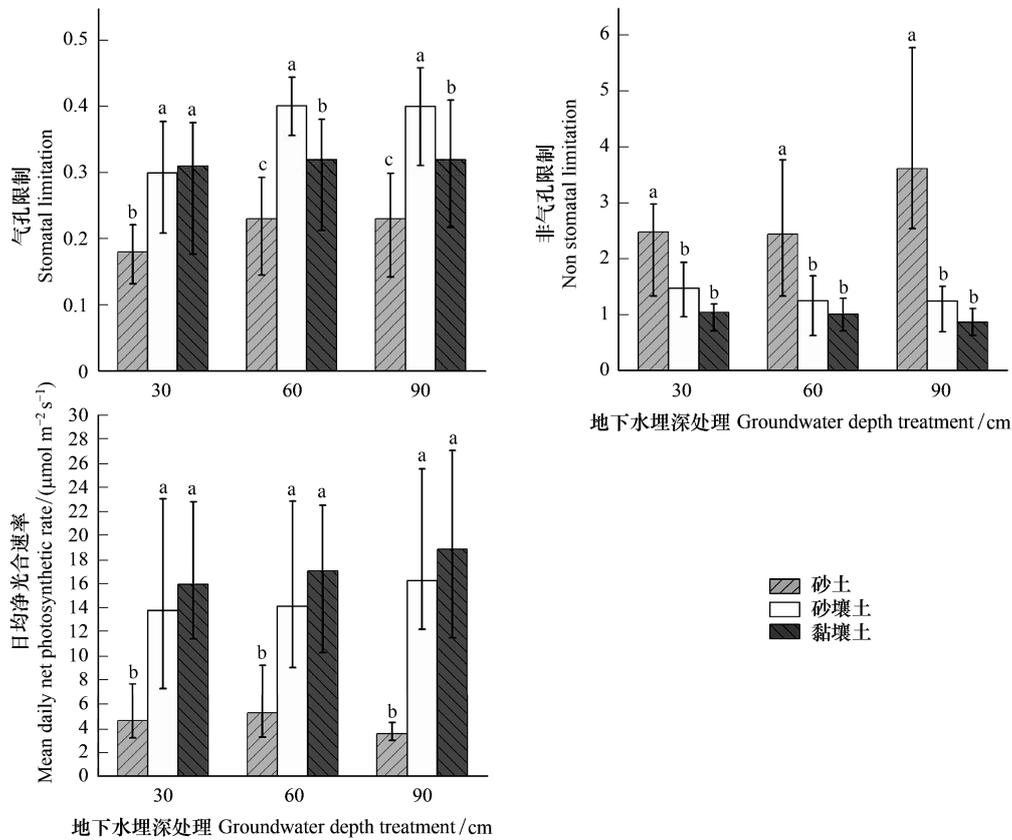


图5 不同处理条件胡杨气孔、非气孔对光合作用的影响

Fig.5 The effects of stomatal and non-stomatal limitations of *Populus euphratica* under different treatment conditions

一水分处理下,长柄扁桃不同时期气孔导度在不同质地土壤间均表现出显著差异,但这种差异在不同水分条件下表现不同<sup>[35]</sup>。而本研究发现,在同一地下水埋深处理下,胡杨幼苗气孔导度在黏壤土中最大,砂壤土中次之,砂土中最小,但不同地下水埋深处理下,不同土质间气孔导度差异性表现不同。可能原因是土质中砂粒含量减少,有利于植物不定根生长<sup>[36-37]</sup>,而地下水埋深的加深,植物根系垂直分布越分散,两者的共同作用将有助于植物吸取更深层水分<sup>[38]</sup>,从而影响植物水分状况,改变气孔开度。

气孔导度斜率会对外界生境条件的变化做出不同的响应。在不同水分生境下,同一物种具有不同的气孔导度斜率<sup>[39]</sup>。本研究中,由于土壤质地的差异,胡杨面临不同的水分条件,气孔导度斜率相应做出不同的响应。前人的研究表明,植物受到土壤水分胁迫时,对气孔导度的模拟可以通过改变干旱胁迫与光合作用/气孔导度之间作用关系来达到的<sup>[40-41]</sup>,也可通过干旱胁迫与光合作用或者光合作用参数关系的变化,模拟光合作用的变化进而模拟气孔导度的变化<sup>[42-43]</sup>。但在植物受到严重干旱胁迫时,上述方法无法准确模拟光合作用和蒸腾作用<sup>[44-45]</sup>。本试验中,在对气孔导度的模拟发现,砂土中胡杨在地下水埋深 90 cm 时拟合结果差,可能原因是该条件下胡杨受到严重水分胁迫,不能准确模拟胡杨气孔导度变化,无法准确得到气孔导度斜率。而其余地下水埋深处理下,砂土中胡杨气孔导度斜率最大,且 WUE 最低。这可能表明在严重水分亏缺条件下,气孔的调控不符合优化气孔理论,气孔的变化仅为植物生存,并非为生长。Somerville 等人<sup>[46]</sup>的研究表明在同样的生境下,气孔导度斜率低的植物具有较低的气孔导度,而小幅度降低气孔导度可提高水分利用效率。本研究的砂壤土中胡杨气孔导度斜率最小,而相较于地下水埋深 30cm 处理,60 与 90 cm 处理的气孔导度小幅降低,但水分利用效率却显著提高,此试验结果与前人研究相符。S<sub>3</sub>中胡杨幼苗 G,随着气孔导度斜率减小而增大。这可能是黏壤土水分充足,植物通过保持较高气孔导度加大水分消耗维持较高水平碳同化能力。气孔导度斜率与水分利用效率存在显著的线性关系,随着气孔导度斜率减小,水分利用效率增大,这与 Lin 等

人<sup>[7]</sup>的研究结果相符,与 Héroult 等人<sup>[8]</sup>提出的理论公式相一致。

植物生长过程中,水分亏缺会对植物光合产生气孔限制与非气孔限,导致植物的光合作用下降,影响植物正常生长<sup>[47]</sup>。本研究中,不论地下水埋深变化, $S_1$ 中胡杨日均光合作用显著低于 $S_2$ 与 $S_3$ 。已有研究表明<sup>[48-49]</sup>,水分亏缺严重条件下,非气孔限制对光合作用占主导,且非气孔限制通常比气孔限制对光合速率的影响更大<sup>[40]</sup>,与本实验结果相符合,即 $S_1$ 中胡杨水分亏缺严重,非气孔限制占主导,显著降低胡杨光合作用,且 $S_1W_3$ 条件下非气孔限制最大,光合作用最小。 $S_2$ 与 $S_3$ 中胡杨日均光合作用随着地下水埋深加深逐渐增大。两种土质中,随着地下水埋深加深胡杨气孔限制作用有所加大,但非气孔限制作用减弱,而非气孔限制作用的影响更大<sup>[39]</sup>,这可能是引起光合作用增强的原因。

## 5 结论

目前已有的研究主要集中于地下水埋深变化对植物气孔行为的影响,但忽略了植物在土壤质地变化时的响应差异。本研究发现,不同土壤质地中的胡杨气孔行为对地下水埋深变化的响应具有差异性。砂土中幼龄胡杨通过保持低 $G_s$ 与高 $g_i$ 适应地下水埋深变化,光合作用受到较大的非气孔限制作用,导致胡杨在保持低水分消耗的同时 WUE 也保持在低水平。砂壤土中幼龄胡杨通过降低 $G_s$ 和保持低 $g_i$ 适应地下水埋深变化,随着地下水埋深加深,胡杨在降低水分消耗的同时提高 WUE,维持高效碳同化水平。黏壤土中幼龄胡杨通过保持高 $G_s$ 和较低 $g_i$ 适应地下水埋深变化,随着地下水埋深加深,胡杨在增大水分消耗的同时具较高 WUE,维持高碳同化能力。本文研究证明土壤质地改变了胡杨气孔行为对地下水埋深变化的响应,表明不仅仅是生境的水分条件,土壤质地也是影响胡杨生活史早期植物水分关系的重要因子。研究的结果丰富了我们对荒漠河岸带植物水分关系的认识,明确了土壤质地如何通过与地下水交互作用而限制或促进幼龄胡杨的生长,因而对深入认识河岸带幼龄胡杨空间分布以及胡杨自然更新的环境约束具有重要实践意义。

## 参考文献 (References):

- [ 1 ] 曹生奎, 冯起, 司建华, 常宗强, 卓玛措, 席海洋, 苏永红. 植物叶片水分利用效率研究综述. 生态学报, 2009, 29(7): 3882-3892.
- [ 2 ] Katul G, Leuning R, Oren R. Relationship between plant hydraulic and biochemical properties derived from a steady-state coupled water and carbon transport model. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(3): 339-350.
- [ 3 ] Damour G, Simonneau T, Cochard H, Urban L. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant, Cell & Environment*, 2010, 33(9): 1419-1438.
- [ 4 ] 范嘉智, 王丹, 胡亚林, 景盼盼, 王朋朋, 陈吉泉. 最优气孔行为理论和气孔导度模拟. 植物生态学报, 2016, 40(6): 631-642.
- [ 5 ] Cowan I R, Farquhar G D. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 1977, 31: 471-505.
- [ 6 ] Medlyn B E, Duursma R A, Eamus D, Ellsworth D S, Prentice I C, Barton C V M, Crous K Y, de Angelis P, Freeman M, Wingate L. Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance. *Global Change Biology*, 2011, 17(6): 2134-2144.
- [ 7 ] Lin Y S, Medlyn B E, Duursma R A, Prentice I C, Wang H, Baig S, Eamus D, de Dios V R, Mitchell P, Ellsworth D S, de Beeck M O, Wallin G, Uddling J, Tarvainen L, Linderson M L, Cernusak L A, Nippert J B, Ocheltree T W, Tissue D T, Martin-StPaul N K, Rogers A, Warren J M, De Angelis P, Hikosaka K, Han Q M, Onoda Y, Gimeno T E, Barton C V M, Bennie J, Bonal D, Bosc A, Low M, Macinins-Ng C, Rey A, Rowland L, Setterfield S A, Tausz-Posch S, Zaragoza-Castells J, Broadmeadow M S J, Drake J E, Freeman M, Ghannoum O, Hutley L B, Kelly J W, Kikuzawa K, Kolari P, Koyama K, Limousin J M, Meir P, da Costa A C L, Mikkelsen T N, Salinas N, Sun W, Wingate L. Optimal stomatal behaviour around the world. *Nature Climate Change*, 2015, 5(5): 459-464.
- [ 8 ] Héroult A, Lin Y S, Bourne A, Medlyn B E, Ellsworth D S. Optimal stomatal conductance in relation to photosynthesis in climatically contrasting *Eucalyptus* species under drought. *Plant, Cell & Environment*, 2013, 36(2): 262-274.
- [ 9 ] 任志国, 陈亚鹏, 李卫红, 刘树宝. 地下水埋深对塔里木河下游建群种植物叶片 $\delta^{13}C$ 值的影响. 草业学报, 2014, 23(2): 76-82.
- [ 10 ] Zhang Y M, Chen Y N, Pan B R. Distribution and floristics of desert plant communities in the lower reaches of Tarim River, southern Xinjiang, People's Republic of China. *Journal of Arid Environments*, 2005, 63(4): 772-784.
- [ 11 ] 陈亚宁, 张宏锋, 李卫红, 陈亚鹏. 新疆塔里木河下游物种多样性变化与地下水位的关系. 地球科学进展, 2005, 20(2): 158-165.
- [ 12 ] Thevs N, Zerbe S, Schnittler M, Abdusalih N, Succow M. Structure, reproduction and flood-induced dynamics of riparian Tugai forests at the Tarim River in Xinjiang, NW China. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 2008, 81(1): 45-57.
- [ 13 ] Scott M L, Friedman J M, Auble G T. Fluvial process and the establishment of bottomland trees. *Geomorphology*, 1996, 14(4): 327-339.
- [ 14 ] Li X, Li Y, Zhang G, Wang L, Yoshikawa K. Regeneration properties of a *Populus euphratica* riparian forest located in the vicinity of the Ejina Oasis, Inner Mongolia, China. *Landscape and Ecological Engineering*, 2017, 13(1): 71-79.

- [15] Cao D C, Li J W, Huang Z Y, Baskin C C, Baskin J M, Hao P, Zhou W L, Li J Q. Reproductive characteristics of a *Populus euphratica* population and prospects for its restoration in China. *PLoS One*, 2012, 7(7): e39121.
- [16] 郝鹏. 基于环境因子的极端干旱区胡杨繁殖适应机制研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2012.
- [17] 王雪梅, 闫帮国, 史亮涛, 刘刚才. 车桑子幼苗生物量分配与叶性状对氮磷浓度的响应差异. *植物生态学报*, 2020, 44(12): 1247-1261.
- [18] 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.
- [19] 白雪, 赵成章, 康满萍. 疏勒河中游河岸林地下水埋深对胡杨幼苗生物量分配与生长的影响. *生态学杂志*, 2020, 39(11): 3605-3612.
- [20] 张佩, 袁国富, 庄伟, 薛沙沙. 黑河中游荒漠绿洲过渡带多枝桧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.
- [21] 吴桂林, 蒋少伟, 周天河, 王丹丹, 李君. 不同地下水埋深胡杨与柽柳幼苗的水分利用策略比较. *干旱区研究*, 2016, 33(6): 1209-1216.
- [22] 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.
- [23] 王鹏, 赵成义, 李君. 地下水埋深及矿化度对多枝桧柳幼苗光合特征及生长的影响. *水土保持通报*, 2012, 32(2): 84-89.
- [24] 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.
- [25] Collatz G J, Ball J T, Grievet C, Berry J A. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1991, 54(2/4): 107-136.
- [26] Armeth A, Lloyd J, Šantrůčková H, Bird M, Grigoryev S, Kalaschnikov Y N, Gleixner G, Schulze E D. Response of central Siberian Scots pine to soil water deficit and long-term trends in atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Global Biogeochemical Cycles*, 2002, 16(1): 1005.
- [27] Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis. *Photosynthesis*, 1982, 2: 263-343.
- [28] Ramanjulu S, Sreenivasulu N, Sudhakar C. Effect of water stress on photosynthesis in two mulberry genotypes with different drought tolerance. *Photosynthetica*, 1998, 35(2): 279-283.
- [29] 何建新, 糟凯龙, 杨海华. 塔里木河胡杨实现自我恢复的新方法探索. *水电能源科学*, 2021, 39(7): 33-37.
- [30] 蒋少伟, 周多多, 吴桂林, 李君. 不同地下水埋深下胡杨枝条水力导度及其季节变化. *干旱区研究*, 2017, 34(3): 648-654.
- [31] 付爱红, 陈亚宁, 李卫红, 刘家珍, 薛燕. 新疆塔里木河下游不同地下水位的胡杨水势变化分析. *干旱区地理*, 2004, 27(2): 207-211.
- [32] 朱文东. 不同埋深与矿化度的潜水蒸发对土壤盐渍化的影响[D]. 长春: 中国科学院大学(中国科学院东北地理与农业生态研究所), 2019.
- [33] 闫正龙, 王晓国, 高凡, 黄强, 袁著春, 卓锐. 塔里木河干流上游地区土壤盐渍化时空变化监测分析. *干旱区资源与环境*, 2010, 24(10): 105-110.
- [34] Henry C, John G P, Pan R H, Bartlett M K, Fletcher L R, Scoffoni C, Sack L. A stomatal safety-efficiency trade-off constrains responses to leaf dehydration. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 3398.
- [35] 裴艳武, 黄来明, 贾小旭, 邵明安, 张应龙. 不同土质条件下土壤水分对长柄扁桃生理特性的影响. *灌溉排水学报*, 2020, 39(6): 1-10.
- [36] 贾立华, 赵长星, 王月福, 王铭伦. 不同质地土壤对花生根系生长、分布和产量的影响. *植物生态学报*, 2013, 37(7): 684-690.
- [37] 鲍雅静, 曹明, 李政海, 郭鹏, 张靖, 秦洁. 羊草与大针茅根系构型对水分梯度响应的比较研究. *生态学报*, 2019, 39(3): 1063-1070.
- [38] 吕爽, 张现慧, 张楠, 夏延国, 井家林, 李景文. 胡杨幼苗根系生长与构型对土壤水分的响应. *西北植物学报*, 2015, 35(5): 1005-1012.
- [39] Zhou S X, Duursma R A, Medlyn B E, Kelly J W, Prentice I C. How should we model plant responses to drought? An analysis of stomatal and non-stomatal responses to water stress. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 182-183: 204-214.
- [40] Sala A, Tenhunen J D. Simulations of canopy net photosynthesis and transpiration in *Quercus ilex* L. under the influence of seasonal drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1996, 78(3/4): 203-222.
- [41] Verhoef A, Allen S J. A SVAT scheme describing energy and CO<sub>2</sub> fluxes for multi-component vegetation: Calibration and test for a Sahelian savannah. *Ecological Modelling*, 2000, 127(2/3): 245-267.
- [42] Ronda R J, de Bruin H A R, Holtslag A A M. Representation of the canopy conductance in modeling the surface energy budget for low vegetation. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 2001, 40(8): 1431-1444.
- [43] Best M J, Pryor M, Clark D B, Rooney G G, Essery R L H, Ménard C B, Edwards J M, Hendry M A, Porson A, Gedney N, Mercado L M, Sitch S, Blyth E, Boucher O, Cox P M, Grimmond C S B, Harding R J. The Joint UK Land Environment Simulator (JULES), model description-Part 1: energy and water fluxes. *Geoscientific Model Development*, 2011, 4(3): 677-699.
- [44] Reichstein M, Tenhunen J D, Rouspard O, Ourcival J M, Rambal S, Miglietta F, Peressotti A, Pecchiari M, Tirone G, Valentini R. Severe drought effects on ecosystem CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biology*, 2002, 8(10): 999-1017.
- [45] Keenan T, García R, Friend A D, Zaehle S, Gracia C, Sabate S. Improved understanding of drought controls on seasonal variation in Mediterranean forest canopy CO<sub>2</sub> and water fluxes through combined in situ measurements and ecosystem modelling. *Biogeosciences*, 2009, 6(8): 1423-1444.
- [46] Somerville C, Youngs H, Taylor C, Davis S C, Long S P. Feedstocks for lignocellulosic biofuels. *Science*, 2010, 329(5993): 790-792.
- [47] 高冠龙, 冯起, 张小由, 司建华, 鱼腾飞. 植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制研究综述. *干旱区研究*, 2018, 35(4): 929-937.
- [48] Flexas J, Medrano H. Drought-inhibition of photosynthesis in C<sub>3</sub> plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 2002, 89(2): 183-189.
- [49] 韩瑞宏, 卢欣石, 高桂娟, 杨秀娟. 紫花苜蓿(*Medicago sativa*)对干旱胁迫的光合生理响应. *生态学报*, 2007, 27(12): 5229-5237.