DOI: 10.20103/j.stxb.202211033147

刘雨,高光耀,李宗善,王聪,田立德.内蒙古荒漠草原植物水分利用特征差异及对环境因子的响应.生态学报,2023,43(19):7924-7935. Liu Y, Gao G Y, Li Z S, Wang C, Tian L D.Differences in plant water use characteristics and responses to environmental factors in the desert grassland of the Inner Mongolia. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(19):7924-7935.

内蒙古荒漠草原植物水分利用特征差异及对环境因子 的响应

刘 雨1,高光耀^{2,3,*},李宗善²,王 聪²,田立德¹

1云南大学国际河流与生态安全研究院,昆明 650500

2 中国科学院生态环境研究中心 城市与区域生态国家重点实验室,北京 100085

3 陕西黄土高原地球关键带国家野外科学观测研究站,西安 710061

摘要:水分是干旱半干旱地区植被生长的主要限制因子,水分利用是反映植被对环境变化响应的关键生态水文过程。目前缺少 对干旱半干旱区草原不同科、属植物水分利用特征差异的系统分析,且植物水分利用特征与环境因子的定量关系需要进一步研 究。在内蒙古荒漠草原进行样带调查,采集7个样地0—100 cm 深度土壤样品和15种植物根茎结合部(茎秆)、叶片样品,测定 土壤水、植物水中 8²H 和 8¹⁸O 和植物叶片 8¹³C 的同位素,利用 MixSIAR 模型确定不同科、属植物水分来源比例,分析不同科、 属植物水分利用来源和水分利用效率的差异,并建立植物水分来源比例及水分利用效率与各环境因子的定量关系。结果表明: (1)禾本科和菊科植物主要利用 0—30 cm 深度土壤水(55.63%和 51.84%),其叶片 8¹³C(-26.61%和-27.91%)均低于其他科 (包括柽柳科、藜科和蔷薇科)(-26.36%),且其他科主要利用 60—100 cm 深度土壤水(36.83%),水分利用策略更有利于在干 旱条件下生存。(2)针茅属植物对 0—30 cm 深度土壤水的利用(55.28%)和叶片 8¹³C(-26.38%)高于蒿属(31%和-28.14%), 较高的水分利用效率使其在干旱环境中具有较强的生态适应性。(3)植物对不同深度土壤水的利用比例和叶片 8¹³C 对不同环 境因子的响应有所差异,其中植物水分来源比例主要受年均降雨量、年均温和叶周长影响(P<0.05)。本研究揭示荒漠草原植 物水分利用特征,有助于理解植物对环境变化的响应策略,同时对该地区生态系统管理提供理论依据。 **关键词**:荒漠草原;植物水分利用;环境因子;响应关系;稳定同位素

Differences in plant water use characteristics and responses to environmental factors in the desert grassland of the Inner Mongolia

LIU Yu¹, GAO Guangyao^{2,3, *}, LI Zongshan², WANG Cong², TIAN Lide¹

1 Institute of International Rivers and Eco-Security, Yunnan University, Kunming 650500, China

2 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

3 National Observation and Research Station of Earth Critical Zone on the Loess Plateau in Shaanxi, Xi'an 710061, China

Abstract: Water is the main limiting factor of vegetation growth in arid and semi-arid area, and water use is a key ecohydrological process reflecting the response of vegetation to the environmental changes. At present, there is a lack of systematic analysis of the differences in water use characteristics of plants in different families and genera of grasslands in arid and semi-arid area, and the quantitative relationship between plant water use characteristics and environmental factors needs to be further studied. In this study, a transect survey was conducted in the desert steppe of the Inner Mongolia. Soil

收稿日期:2022-11-03; 网络出版日期:2023-05-15

基金项目:国家自然科学基金项目(41991233,41822103);中国科学院青年创新促进会(Y202013)

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: gygao@ rcees.ac.cn

sample at a depth of 0–100 cm, junctions (stems) and leaf samples were collected from 7 plots, and the isotopes of $\delta^2 H$ and δ^{18} O in soil water and plant water and plant leaf δ^{13} C were determined. The proportion of water sources of different families and genera plants were determined by the MixSIAR model, and the differences of water use sources and water use efficiency of plants of different families and genera were analyzed, and the quantitative relationship between the proportion of plant water sources and water use efficiency and various environmental factors were established. The results showed that Gramineae and Compositae mainly used soil water at a depth of 0-30 cm, which the absorption ratio were respectively 55.63% and 51.84%. Their leaf δ^{13} C that were -26.61% and -27.91% were lower than those of other families (including Tamaricaceae, Chenopodiaceae, and Rosaceae), which the leaf δ^{13} C was -26.36%. The absorption ratio of other families that mainly used soil water at a depth of 60-100 cm was 36.83% and the water use strategies were conducive to survival in drought conditions. The proportion of soil water utilization at a depth of 0–30 cm by Stipa was 55.28%, and the leaf δ^{13} C was -26.38%, which were higher than that of Artemisia Linn (31% and -28.14%). The water use strategy of Stipa made it have strongly ecological adaptability in arid environment. The response of soil water utilization ratio at different depths and leaf δ^{13} C to different environmental factors were different, among which the proportions of plant water sources were mainly affected by the average annual rainfall, average annual temperature, and leaf circumference (P < 0.05). This study revealed the water use characteristics of plants in desert grasslands, which was of great significance for understanding the response strategies of plants to environmental change, and it can provide the scientific basis for ecosystem management in this region.

Key Words: desert grassland; plant water use; environmental factors; response relationship; stable isotope

草地是干旱半干旱地区的主要生态系统类型^[1],在防风固沙、水土保持和水源涵养等方面具有重要作 用^[2-3]。水分是干旱半干旱地区植被生长的主要限制因子^[4],其中土壤水是干旱半干旱地区草地生态系统的 主要水分来源^[5]。植物对土壤水的利用策略和水分利用效率是干旱半干旱区植物适应环境的重要表征^[4], 与气候条件、土壤特性和植物特性(根系形态和生理特性)等密切相关^[6-10]。研究干旱半干旱地区草地生态 系统植物水分利用特征的差异及其对环境因子的响应,有助于理解植物生存策略及对环境变化的响应机制, 对揭示变化环境下草地生态系统变化特征和适应策略具有重要意义。

稳定同位素技术是研究植物水分利用特征的有效手段。通过比较各种水源与植物水的δ²H 和δ¹⁸O 等同 位素特征可以量化植物的水分利用来源^[11],采用植物叶片δ¹³C 可有效指示植物水分利用效率(WUE_i, Intrinsic water use efficiency)^[4]。目前,大多数关于干旱半干旱区荒漠草原植物水分利用特征的研究主要集中 在物种间差异以及对气候因子的响应。Eggemeyer 等^[12]发现半干旱沙丘草原的草本植物主要从上层土壤剖 面(0.05—0.5 m)吸收土壤水分,在干旱条件下,会增加对 0.5 m 以下土壤水的吸收。Hoekstra^[13]发现在种间 竞争机制下,深根系植物红车轴草对于 0—10 cm 的土壤水吸收减少,而浅根系植物黑麦草和白三叶吸水深度 趋向于更浅。Song 等^[14]研究发现荒漠草原优势物种甘草在面对水分胁迫时,提高了水分利用效率应对环境 变化。Diao 等^[15]分析了叶片δ¹³C 与气候梯度的关系,发现叶片δ¹³C 与年均降雨量的关系仅在温带干旱区呈 显著正相关,而在其他地区呈显著负相关。整体来看,目前研究缺少对干旱半干旱区草原不同科、属植物水分 利用特征差异的系统分析,对植物水分利用特征与环境因子的定量关系需要进一步研究。

为此,本文以内蒙古荒漠草原为研究区,通过样地调查和同位素示踪方法,比较不同科、属植物水分利用 来源和利用效率的差异,分析水分利用特征对环境因子(气候、土壤因子及植物特性)的响应关系,为阐明变 化环境下荒漠草原植物的响应策略以及生态系统管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区与样地设置

研究区位于中国内蒙古荒漠草原,纬度范围从北纬41°21′到43°34′,经度范围为东经111°11′到116°41′,

高程为 1000—1610 m。研究区属于温带半干旱大陆性气候,年均降雨量在 130 mm 以下,年均温为 8—19℃。 植被类型主要以草本植物为主。在 2021 年 8 月,沿干旱梯度选择 7 个样地进行野外调查。在样点布设45 m× 45 m 的典型样地,并在每个样地中布设 4 条间隔 10 m 的样线,每条样线设置 5 个 1.5 m×1.5 m 的小样方。具 体样地信息见表 1。

		Table 1	Plot information			
样地 Plots	地点(经度,纬度) Site (Longitude, Latitude)/ (°E,°N)	高程 Elevation/m	年均温 Average annual temperature/℃	年均降雨量 Average annual rainfall/mm	年均最高气温 Average annual maximum temperature/℃	年均最低气温 Average annual minimum temperatures/℃
1	希拉穆仁(116.21, 41.36)	1610	8.0	127.80	29.33	-11.00
2	四子王旗(111.90, 41.78)	1440	13.3	105.07	29.33	-11.00
3	黑沙图嘎查(111.20, 42.65)	1000	19.0	56.63	29.33	-11.00
4	苏尼特右旗(112.97, 42.08)	1390	13.0	90.20	36.33	-5.67
5	锡林郭勒1(116.67, 43.55)	1270	10.0	87.83	36.33	-5.67
6	锡林郭勒 2(116.56, 43.54)	1170	10.0	87.83	41.67	-0.67
7	多伦十三里滩(116.28, 42.05)	1320	9.3	126.00	41.67	-0.67

表 1 样地信息 Fable 1 Plot information

气象数据来自中国气象数据网(中国地面气候标准值年值数据集 1981—2010 年)

1.2 样地调查和样品采集

样地植被调查中,记录植物的株高、盖度等。采集各植物的叶片进行叶片指标测定,包括叶片周长、叶片 长度、叶片宽度、叶片厚度及叶面积指标,均采用 Yaxin-1241 便携式叶面积仪(精度 0.1 mm²)测量。样地植被 特性见表 2。土壤样品采样深度为 100 cm,采样间隔为 10 cm,设置三个重复,采样后装在自封袋中,用于测量 土壤全氮、全磷、有机碳、速效磷、无机磷等养分指标,样地土壤属性见表 3。

同位素样品采集包括土壤样品、植物根茎结合部(茎秆)样品和植物叶片样品三部分。土壤样品采集深度、间隔等与上述一致,分别采集两份,一份保存在100 mL玻璃瓶中,聚乙烯封口膜封口,测量土壤水 δ²H 和 δ¹⁸O 值,一份装在铝盒中,用于测量土壤含水量(105℃,24 h)。对于小灌木植物,在样地中选择 3 株植物,沿着植物的四个方向选取非绿色的栓化的枝条,去除外部韧皮部,剪成小段,保存在100 mL玻璃瓶中,并用封口 膜封口,设置 4 个重复。对于草本植物,在样地中选取 3—4 株草本植物,采集每株植物的根茎结合部,同样置 于玻璃瓶中,设置 4 个重复。同时在设置的样地中选择 8—10 株植物,沿不同方向采集各种植物的叶片,置于自封袋中,样品经烘干(70℃,72 h)、研磨、过筛(100 目筛)及再烘干(70℃,48 h),用于测量 δ¹³C。

1.3 实验分析

野外采集的土壤、根茎结合部(茎秆)样品全部密封在冰箱(-20℃)中保存,进行水分抽提。水分抽提装置为全自动真空冷凝抽提装置(LI-2100,LICA,Beijing,China),抽提时间和效率为3h和98%。水分抽提后将水样保存在2mL玻璃瓶中,密封在冰箱(-4℃),进行后续的同位素分析工作。采用LGR水同位素分析仪(DLT-100,Los Gatos Research, Mountain View,USA)测定土壤水中的δ²H(测试精度为±1.2‰)和δ¹⁸O(±0.3‰)。采用稳定同位素质谱仪(MAT253,Thermo Fisher Scientific,Bremen,Germany)测量植物根茎结合部(茎秆)水中的δ²H(±1‰)、δ¹⁸O(±0.2‰)与叶片δ¹³C值。稳定同位素值为^[4]:

$$\delta X = (R_{\text{sample}} / R_{\text{standard}} - 1) \times 1000 \tag{1}$$

式中,*X*可以代表²H,¹⁸O,¹³C。*R*_{sample}和*R*_{standard}分别是样品和标准样品中的²H/¹H,¹⁸O/¹⁶O或者¹³C/¹²C。 V-SMOW(Vienna Standard Mean Ocean Water)是²H和¹⁸O的标准物质,V-PDB(Vienna Pee Dee Belemnite)是 ¹³C的标准物质。

1.4 数据分析

根据 0—100 cm 土层剖面土壤水 δ²H 和 δ¹⁸O 值及土壤含水量的变化情况及其变异程度,将土层划分 0—

					表 2	样地植物特	埑					
				'.	Fable 2 Plan	t characteristic	s of the plot					
样 Plots	植物 Plants	科 Famil	y Genu	s	株高 Plant height/cm	盖度 Cover/%	多度 Abundance	叶面积 Leaf area⁄ mm ²	叶禹长 Leaf circumference/ mm	时长 Leaf length/mm	时宽 Blade width/mm	叶厚 Blade thickness/mm
1	糙隐子草(Cleistogenes squarrosa (Trin.)	Keng) 禾本ī	科 隐于	5草属	5.50 ± 2.10	4.31 ± 3.65	22.42 ± 12.77	25.13 ± 6.31	25.37 ± 6.10	25.00 ± 1.73	1.63 ± 0.21	0.11 ± 0.00
	针茅(Stipa capillata Linn)	禾本行	斛 针茅	5属	40.11 ± 8.25	9.32 ± 6.30	10.74 ± 5.18					0.38 ± 0.05
	狗娃花(Aster hispidus Thunb.)	菊科	狗娃	_琶 花属	19.00 ± 5.49	3.06 ± 3.52	7.85 ± 8.36	16.00 ± 3.24	19.13±7.63	12.33 ± 0.58	1.77 ± 0.25	0.29 ± 0.04
5	冷蒿(Antemisia frigida Willd.)	菊科	蒿属		18.27 ± 5.00	6.03 ± 4.62	5.87 ± 3.98			8.92 ± 0.113	1.08 ± 0.11	0.54 ± 0.53
	针茅(Stipa capillata Linn)	禾本	科 针芽	「属	20.90 ± 4.50	31.55 ± 16.36	12.45±5.16	15.07 ± 10.98		112.00 ± 73.63	0.33 ± 0.06	0.40 ± 0.06
б	红砂(Reaumuria songarica (Pall.) Maxin	n.) 柽柳	李 唐郡	5柴属	24.75±7.16	35.00 ± 9.60	13.10 ± 5.25			2.71 ± 0.05	0.49 ± 0.06	0.49 ± 0.06
	盐.爪.爪 (Kalidium foliatum (Pall.) Moq.)	藜科	盐爪	い爪属	26.25 ± 13.02	6.88 ± 4.60	4.88 ± 0.35			21.68 ± 1.64	1.21 ± 0.24	1.21 ± 0.24
4	栉叶蒿(Neopallasia pectinata (Pall.) Pol	jak.) 菊科	巷叶	「蒿属	27.75 ± 5.50	18.25 ± 11.47	28.05 ± 10.63	7.03 ± 3.77	6.67 ± 4.65	13.67 ± 5.69	1.00 ± 0.30	0.31 ± 0.06
	羽茅(Achnatherum sibiricum (L.) Keng)	禾本	科 芨芨	5 草属	45.00 ± 10.00	29.62 ± 12.82	20.38 ± 6.91	126.87 ± 30.05	145.83 ± 15.06	88.33±14.36	2.13 ± 0.42	0.19 ± 0.01
5	白羊草(Bothriochloa ischaemum (Linnaeu	us) Keng) 禾本河	科 孔颖	〔草属	60.67±7.04	45.33 ± 25.39	51.33 ± 21.91	1067.20 ± 65.40	485.13 ± 18.00	255.00 ± 15.87	6.07 ± 0.25	0.29 ± 0.02
9	大针茅(Stipa grandis P. Smirn.)	禾本	科 针茅	調査	101.76 ± 16.67	25.18 ± 14.23	29.71 ± 11.38	201.17 ± 87.36	264.43 ± 118.08	172.00 ± 26.51	1.77 ± 0.45	0.22 ± 0.01
	黄花蒿(Artemisia annua)	菊科	蒿属	11-2	66.25±5.18	4.31±2.69	9.50 ± 5.40	I				Ι
7	克氏针茅(Stipa krylovü Roshev Willd.)	禾本	科 针茅	に属	86.88±18.52	14.41 ± 11.86	17.50 ± 7.96		I		I	I
	冷蒿(Antemisia frigida)	菊科	蒿属	11-2	39.47±11.24	20.00 ± 15.93	30.79 ± 15.00			13.09 ± 2.12	11.36 ± 2.64	0.37 ± 0.05
	菊叶委陵菜(Potentilla tanacetifolia Willd. ex Schlecht.)	蔷薇	科委隊	5菜属	45.26±5.77	5.16±2.57	10.37 ± 3.93	151.10±24.58	64.77±2.79	24.67±0.58	8.97±1.78	0.30±0.06
					表 3	样地土壤属	五					
					Table 3 St	il properties o	of the plot					
样地 Plots	答重 粘粒 Capacitive 粘粒 weight Particles/% (g/cm ³) particles/%	粉粒 Powder grains/9	. %	砂细 Fine sand/%	sar C **	且役 barse id/%	全須 Total nitrogen/ (g/kg)	全磷 Total phosphorus (g/kg)	有机 在和 Orga (g/k	凝 nic ⊬ n/ ph g) ((速效磷 Available osphorus/ mg/kg)	无机磷 Inorganic phosphorus/ (g/kg)
-	1.36±0.01 8.29±0.82	18.58±1.	46	57.50±2.5	3 15.6	3±2.16	0.79±0.54	0.56 ± 0.20	9.18±.	5.03 2.	.24±0.35	0.34 ± 0.21
7	1.16 ± 0.24 10.40 ± 1.69	20.77±1.	79	52.66±5.1	16.1	8±5.01	0.76 ± 0.73	0.26 ± 0.09	7.87±	5.52 3.	.81±2.29	0.12 ± 0.01
б	1.39 ± 0.20 14.91 ± 3.69	26.51±4.	48	43.71±4.2	28 14.8	8±11.75	0.41 ± 0.24	0.23 ± 0.08	4.83±	2.27 5.	.38±4.12	0.13 ± 0.04
4	1.49 ± 0.03 13.82 ± 0.37	24.77±3.	05	47.87±4.8	36 28.8	2±2.59	0.61 ± 0.36	0.25 ± 0.08	6.71±	3.98 2.	$.11 \pm 0.53$	0.12 ± 0.02
Ś	0.84 ± 0.12 9.41 ± 1.02	17.94±2.	51	63.64±2.4	9.0	1 ± 5.90	0.83 ± 0.72	0.27 ± 0.05	9.51±	8.19 2.	.15±1.05	0.14 ± 0.02
9	1.10 ± 0.08 10.31 ± 2.42	17.97±5.	75	54.48±8.1	17 17.2	3±16.24	0.72 ± 0.60	0.22 ± 0.07	7.84±	5.09 2.	.29±0.61	0.11 ± 0.01
٢	1.15 ± 0.05 8.71 ± 3.91	14.58±8.	08	37.23±4.€	50 39.4	8±16.32	0.55 ± 0.62	0.12 ± 0.09	6.12±	7.07 2.	.05±1.38	0.07 ± 0.01

刘雨 等:内蒙古荒漠草原植物水分利用特征差异及对环境因子的响应

7927

http://www.ecologica.cn

30 cm、30—60 cm 和 60—100 cm。利用贝叶斯同位素混合模型 MixSIAR(R4.0.5 软件中 MixSIAR 包)分析不同层次土壤水源对各植物根茎结合部(茎秆)水的贡献比例。模型中植物根茎结合部(茎秆)水δ²H 和δ¹⁸O

值作为混合源数据,不同层次(0—30 cm、30—60 cm 和 60—100 cm) 土壤水的 δ^2 H 和 δ^{18} O 均值及标准差作为 源数据, discrimination data 设置为 0, MCMC 链设置为"long"。

利用 SPSS 24.0 中单因素方差分析(One-way ANOVA)对不同科、属植物土壤水来源比例及叶片δ¹³C 的差 异进行分析。由于环境变量较多,且因子间存在多重共线性,因此需要对其进行筛选。利用 SPSS 24.0 中 Pearson 相关分析计算环境因子之间的相关程度,剔除共线性较强的因子。经过筛选,气候因子包括年均降雨 量和年均温,植物因子包括株高、盖度、叶周长,土壤因子包括容重、粗砂含量和土壤含水量。利用 Origin 2018 对所选环境因子与植物水分来源比例(水分利用效率)进行拟合,寻求最优拟合模型。

2 结果与分析

2.1 土壤含水量变化特征

如图 1 所示,不同样地的土壤含水量在 2%—18%。希拉穆仁草地(样地 1)土壤含水量随土壤深度的增加而逐渐增加,黑沙图(样地 3)、苏尼特(样地 4)、锡林郭勒 2(样地 6)和多伦草地(样地 7)土壤含水量随土 壤深度的增加而逐渐降低,四子王旗(样地 2)、锡林郭勒 1 草地(样地 5)土壤含水量随土壤深度的变化不大。 方差分析表明,不同样地之间土壤含水量具有显著性差异(P<0.01)。



图 1 各样地土壤水含水量变化



样地1:希拉穆仁草地;样地2:四子王旗草地;样地3:黑沙图嘎查草地;样地4:苏尼特右旗草地;样地5:锡林郭勒草地1;样地6:锡林郭勒草 地2;样地7:多伦草地;不同小写字母表示不同样地间土壤含水量差异显著(P<0.05)

2.2 土壤水和茎秆水同位素变化特征

图 2 所示,希拉穆仁、四子王旗、黑沙图样地土壤水氢氧同位素随着土壤深度的增加呈减少的趋势,苏尼 特草地土壤水同位素随土壤深度的增加呈现先增加后减少的趋势,锡林郭勒草地 1 和多伦草地整体呈现先减 小后增加的趋势。方差分析表明,不同样地之间土壤水同位素具有显著性差异(P<0.01)。不同植物根茎结 合部(茎秆)水氢氧同位素值具有显著差异(P<0.05),其中针茅同位素值在不同降雨梯度下具有显著差异 (P<0.01),冷蒿(四子王旗草地)的δ²H、δ¹⁸O均值分别为-30.69‰和 10.37‰,显著高于多伦草地(-46.58‰ 和-3.85‰)(P<0.05)。

2.3 不同科、属植物水分利用特征的差异

不同科植物对 0—30 cm 深度土壤水的吸收比例分别是 55.63%(禾本科)、51.84%(菊科)和 27.67%(其





Fig.2 Soil water and plant root junction $(\,{\rm stem}\,)$ water $\delta^2 H$ and $\delta^{18}O$ changes in various plots

图中红色和蓝色分别代表各样地土壤水 $\delta^2 H \approx \delta^{18} O = (4.5 \pm 10.5)$ (基本) (4.5 + 4.5 +

他科,包括柽柳科、藜科和蔷薇科)(图3)。禾本科和菊科植物对60—100 cm 深度土壤水的利用比例分别为 18.76%和 11.76%,显著低于其他科(36.83%)(P<0.05)(图3)。禾本科和菊科叶片δ¹³C 均值分别为 -26.61‰和-27.91‰,低于其他科(-26.36‰)(图4)。不同属植物水分利用特征没有显著性差异(P>0.05)。 针茅属植物 0—30 cm 深度土壤水平均贡献比例(55.28%)、60—100 cm 深度土壤水平均贡献比例(15.33%) 高于蒿属(31%和 14.33%),而 30—60 cm 深度土壤水平均贡献比例则低于蒿属。针茅属植物叶片δ¹³C 均值 为-26.38‰,高于蒿属(-28.14‰)。

2.4 植物水分利用特征与环境因子的关系

0-30 cm 深度土壤水贡献比例主要受年均降雨量、年均温、叶周长、粗砂含量等因素影响(P<0.05)



不同小写字母表示不同科(属)植物间植物水分来源比例差异显著(P<0.05)





Fig.4 Differences in leaf $\delta^{13}C$ in different families and genera

(图 5)。随着年均降雨量和粗砂含量的增加,草本植物 0—30 cm 深度土壤水贡献比例整体呈现增加的趋势, 而年均温和叶周长增加时,0—30 cm 深度土壤水贡献比例呈现降低的趋势。30—60 cm 深度土壤水贡献比例 主要受年均降雨量和叶周长影响(*R*²>0.5, *P*<0.05),随着年均最高气温、叶周长的增加,水分来源比例呈现增 加的趋势,年均降雨量与之相反(图 6)。60—100 cm 深度土壤水贡献比例受年均温、年均降雨量和盖度显著 影响(*P*<0.05)(图 7)。随着年均温的增加,60—100 cm 深度土壤水贡献比例整体呈现增加的趋势,年均降雨 量则与之相反。叶片δ¹³C 与气候、土壤和植物因子的相关性均不显著(*P*>0.05)(图 8)。



图 5 0-30 cm 深度土壤水分贡献比例与气候、土壤和植物因子的关系

Fig.5 Relationship between soil moisture contribution ratio and climate, soil and plant factors at a depth of 0-30 cm





Fig.6 Relationship between soil moisture contribution ratio and climate, soil and plant factors at a depth of 30-60 cm

3 讨论

3.1 不同科、属植物水分利用特征差异

本研究中禾本科与菊科对 0-30 cm 土壤水的平均吸收比例高于其他三科(柽柳科、藜科和蔷薇科), 而

http://www.ecologica.cn



图 7 60—100 cm 深度土壤水分贡献比例与气候、土壤和植物因子的关系

Fig.7 Relationship between soil moisture contribution ratio and climate, soil and plant factors at a depth of 60-100 cm



图 8 植物叶片 δ¹³C 与气候、土壤和植物因子的关系



对 60—100 cm 土壤水的吸收比例显著低于其他科,表明禾本科和菊科主要利用 0—30 cm 土壤水,而其他科 植物主要利用 60—100 cm 土壤水。不同生活型植物具有不同的水分来源^[12]。禾本科中糙隐子草、针茅、大 针茅、羽茅、白羊草和克氏针茅均为多年生草本植物;菊科中狗娃花为一年或二年生草本植物,黄花蒿为一年 生草本植物,冷蒿为多年生草本植物,栉叶蒿为一年或多年生草本植物;其他科中红砂(柽柳科)与盐爪爪(藜 科)是小灌木植物,菊叶委陵菜为多年生草本植物。在植物群落中,灌草不同生活型植物具有不同的水分利 用策略,灌木对地下生物量投入较多,对于中深层土壤水利用更多,而草本植物对地上生物量投入更多,对浅 层土壤水利用更多^[16-17]。针茅属主要利用 0—30 cm 土壤水,蒿属主要利用 30—60 cm 土壤水。针茅属与蒿 属均为草本植物,其中四子王旗草地、锡林郭勒草地及多伦草地中均有针茅属和蒿属的植物,针茅属植物高度 均高于蒿属。同时四子王旗草地(锡林郭勒草地 2)中针茅(大针茅)的盖度和多度均高于冷蒿(黄花蒿),说 明针茅对该区域环境的适应能力较强。

叶片上的气孔作为二氧化碳和水汽的通道,控制植物蒸腾耗水和固碳间的平衡,进而影响植物水分利用效率(WUE_i)^[18]。研究表明,植物叶片δ¹³C值与WUE_i之间存在正相关关系,即δ¹³C值越高,WUE_i越高^[19]。 在干旱半干旱地区,水分是限制植物生长的主要因子,植物水分利用效率(WUE_i)决定了它们在群落中的竞 争优势^[20]。浅层土壤水受降雨补充,干旱条件下植物易受水分胁迫影响^[21-22],深层土壤水受蒸发和降水影 响较小,对植物而言是相对稳定的水源。其他科植物δ¹³C高于禾本科和菊科植物,同时获取较深层的水源, 保证了其在干旱环境中产生更多的干物质,有利于自身生存^[23]。针茅属叶片δ¹³C值高于蒿属,其WUE_i也高 于蒿属,表明针茅属的植物通过较高的水分利用效率而不是获取深层土壤水来适应环境。研究认为大针茅适 应干旱环境的条件是将更多的资源分配给横向的扩展,占据更大面积的土壤表面,进而提高水分竞争能力和 光合能力^[24]。

3.2 植物水分利用特征对环境因子的响应

植物水分利用特征受气候(降水和气温等)、土壤(土壤水分可用性等)以及植物自身特性的影响,在不同 环境中具有不同的水分利用状况。降水是干旱半干旱地区植物生长发育的限制因子。本研究发现,年均降雨 量是影响植物水分利用特征的主要因子。随着年均降雨量的增加,植物对浅层(0—30 cm)土壤水的利用显 著增加,而对中深层(30—100 cm)土壤水的利用显著减少。随着降雨量的增加,降雨对浅层土壤水的补给较 易,植物对浅层土壤水分利用更高^[25]。年均温则与年降雨量呈现相反的趋势,这可能是由于气温升高造成土 壤表面蒸发增加^[26],促使植物吸收深层水分。在土壤特性方面,降水会通过影响土壤水分^[27],间接影响植物 水分利用特征。但是,在本研究中土壤含水量对植物水分利用特征影响不大,可能是样点较少的原因。同时 土壤特性可以通过改变渗透系数和持水能力改变植物吸水模式^[28—29]。随着粗砂含量的增加,土壤孔隙度增 加,降水入渗率高,植物对浅层土壤水的利用也显著增加。

植物水分来源除受降雨、土壤因素影响以外,还与植物本身的特性相关,比如植物叶片和根系。叶片是植物进行光合及蒸腾作用的重要器官^[30],叶周长越大,其气孔可能越多,蒸腾作用消耗的水分越多,若浅层土壤水分无法满足植物需求,可能会吸收更深层次的土壤水。根系是植物水分吸收的主要组织,根系深度会对植物水分利用产生重要影响^[31]。针茅根系生物量位于土层 0—20 cm^[32],羊草根系分布集中层是 0—40 cm^[33],红砂根系主要位于地下 0—70 cm,盐爪爪根系主要位于 0—30 cm^[34],其水分利用特征有所差异。根系较深的植物能利用深层水源,在水分胁迫环境下具有更强的竞争性适应环境变化^[13]。植物叶片 δ¹³C 与各环境因子间并无显著相关性,即水分利用效率随环境梯度的变化不大,很可能是通过其他途径来适应环境变化,具体原因还需进一步探究。研究结果初步反映了不同科、属植物水分利用特征的差异,对探究干旱半干旱区植物的生态适应性及对荒漠草原的生态系统管理具有重要意义。在后续研究中,应增加样点及采样次数对其进行分析,有助于进一步理解干旱半干旱区荒漠草原植物的适应策略以及对环境变化的响应。

4 结论

本研究利用稳定同位素技术和贝叶斯同位素混合模型(MixSIAR),确定内蒙古荒漠草原各植物水分来源 比例,分析不同科、属植物水分利用特征的差异及其对环境因子的响应。主要结论如下:

(1)不同科植物间水分利用特征存在差异。禾本科和菊科植物主要利用 0—30 cm 深度土壤水,而其他 三科(柽柳科、藜科和蔷薇科)植物主要利用 60—100 cm 深度土壤水。叶片 δ¹³C 表明,其他科植物具有较高 的水分利用效率,增强了其他科植物在干旱条件下的适应性。 (2)不同属植物水分利用特征不同。针茅属和蒿属植物主要土壤水分来源深度分别是 0—30 cm 和 30— 60 cm。针茅属植物水分利用效率高于蒿属,表明其主要通过保持较高的水分利用效率而不是获取深层土壤 水来适应干旱环境。

(3)植物不同深度土壤水分贡献比例和叶片δ¹³C对不同环境因子的响应不同。其中,年均降雨量、年均 温和叶周长对植物水分来源比例有显著影响。随着年均降雨量的增加,植物对 0—30 cm 土壤水的吸收比例 显著增加,对 30—100 cm 土壤水的利用逐渐减少。年均温和叶周长与之相反。

参考文献(References):

- [1] Tang X G, Ma M G, Ding Z, Xu X B, Yao L, Huang X J, Gu Q, Song L S. Remotely monitoring ecosystem water use efficiency of grassland and cropland in China's arid and semi-arid regions with MODIS data. Remote Sensing, 2017, 9(6): 616.
- [2] Bi X, Li B, Fu Q, Fan Y, Ma L X, Yang Z H, Nan B, Dai X H, Zhang X S. Effects of grazing exclusion on the grassland ecosystems of mountain meadows and temperate typical steppe in a mountain-basin system in Central Asia's arid regions, China. Science of the Total Environment, 2018, 630: 254-263.
- [3] 朱趁趁,龚吉蕊,杨波,张子荷,王彪,矢佳昱,岳可欣,张魏圆.内蒙古荒漠草原防风固沙服务变化及其驱动力.生态学报,2021,41
 (11):4606-4617.
- [4] 王剑. 基于稳定同位素技术的黄土丘陵区典型植物水分利用来源研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2019.
- [5] 邹慧,高光耀,傅伯杰.干旱半干旱草地生态系统与土壤水分关系研究进展.生态学报,2016,36(11):3127-3136.
- [6] Liu Z Q, Yu X X, Jia G D. Water uptake by coniferous and broad-leaved forest in a rocky mountainous area of Northern China. Agricultural and Forest Meteorology, 2019, 265: 381-389.
- [7] Wang T, Xu Q, Zhang B B, Gao D Q, Zhang Y, Ren R R, Jiang J. Effects of understory removal and thinning on water uptake patterns in *Pinus massoniana* Lamb. plantations: evidence from stable isotope analysis. Forest Ecology and Management, 2022, 503: 119755.
- [8] Zhou H, Zhao W Z, He Z B, Yan J L, Zhang G F. Variation in depth of water uptake for *Pinus sylvestris var. mongolica* along a precipitation gradient in sandy regions. Journal of Hydrology, 2019, 577: 123921.
- [9] Meißner M, Köhler M, Schwendenmann L, Hölscher D, Dyckmans J. Soil water uptake by trees using water stable isotopes (δ²H and δ¹⁸O)-a method test regarding soil moisture, texture and carbonate. Plant and Soil, 2014, 376(1): 327-335.
- [10] Dai Y, Zheng X J, Tang L S, Li Y. Stable oxygen isotopes reveal distinct water use patterns of two *Haloxylon* species in the Gurbantonggut Desert. Plant and Soil, 2015, 389(1): 73-87.
- [11] Wang S F, Gao X D, Yang M, Huo G P, Song X L, Siddique K H M, Wu P T, Zhao X N. The natural abundance of stable water isotopes method may overestimate deep-layer soil water use by trees. Hydrology and Earth System Sciences Discussions, 2022, https://doi.org/10.5194/hess-2022-142.
- [12] Eggemeyer K D, Awada T, Harvey F E, Wedin D A, Zhou X H, Zanner C W. Seasonal changes in depth of water uptake for encroaching trees Juniperus virginiana and Pinus ponderosa and two dominant C4 grasses in a semiarid grassland. Tree Physiology, 2009, 29(2): 157-169.
- [13] Hoekstra N J, Finn J A, Hofer D, Lüscher A. The effect of drought and interspecific interactions on depth of water uptake in deep- and shallow-rooting grassland species as determined by δ^{18} O natural abundance. Biogeosciences, 2014, 11(16): 4493-4506.
- [14] Song K C, Hu H Y, Xie Y Z, Fu L. The effect of soil water deficiency on water use strategies and response mechanisms of *Glycyrrhiza uralensis* fisch. Plants: Basel, Switzerland, 2022, 11(11): 1464.
- [15] Diao H Y, Wang A Z, Yuan F H, Guan D X, Wu J B. Changes in tree leaf δ¹³C along climatic and geographical gradients in China. Trees, 2022: 1-12.
- [16] Dodd M B, Lauenroth W K, Welker J M. Differential water resource use by herbaceous and woody plant life-forms in a shortgrass steppe community. Oecologia, 1998, 117(4): 504-512.
- [17] Villagra P E, Giordano C V, Alvarez J, Bruñol J, Guevara A, Carmen S, Passera C B, Greco S A. To be a plant in the desert: water use strategies and water stress resistance in the Central Monte desert from Argentina. Ecologia Austral, 2011, 21(1): 29-42.
- [18] 刘宁. 川西亚高山森林生态系统水碳过程耦合与模拟[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2013.
- [19] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1989, 40: 503-537.
- [20] Diao H J, Kardol P, Dong K H, Wang C H. Effects of nitrogen addition and mowing on nitrogen- and water-use efficiency of Artemisia frigida in a grassland restored from an abandoned cropland. Journal of Plant Ecology, 2021, 14(3): 515-526.

- [21] Asbjornsen H, Shepherd G, Helmers M, Mora G. Seasonal patterns in depth of water uptake under contrasting annual and perennial systems in the Corn Belt Region of the Midwestern U.S.Plant and Soil, 2008, 308(1/2): 69-92.
- [22] Yang H, Auerswald K, Bai Y F, Han X G. Complementarity in water sources among dominant species in typical steppe ecosystems of Inner Mongolia, China. Plant and Soil, 2011, 340(1): 303-313.
- [23] 赵丹, 程军回, 刘耘华, 刘利利, 李瑞霞, 盛建东. 荒漠植物梭梭稳定碳同位素组成与环境因子的关系. 生态学报, 2017, 37(8): 2743-2752.
- [24] 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.
- [25] Yang L, Chen L D, Wei W, Yu Y, Zhang H D. Comparison of deep soil moisture in two re-vegetation watersheds in semi-arid regions. Journal of Hydrology, 2014, 513: 314-321.
- [26] Tang J W, Qi Y, Xu M, Misson L, Goldstein A H. Forest thinning and soil respiration in a ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada. Tree Physiology, 2005, 25(1): 57-66.
- [27] Wang C, Wang S, Fu B, Yang L, Li Z S. Soil moisture variations with land use along the precipitation gradient in the north-south transect of the loess plateau. Land Degradation and Development, 2017, 28: 926-935.
- [28] Coners H, Leuschner C. *In situ* measurement of fine root water absorption in three temperate tree species—temporal variability and control by soil and atmospheric factors. Basic and Applied Ecology, 2005, 6(4): 395-405.
- [29] Zhao Y, Wang L, Knighton J, Evaristo J, Wassen M. Contrasting adaptive strategies by *Caragana korshinskii* and *Salix psammophila* in a semiarid revegetated ecosystem. Agricultural and Forest Meteorology, 2021, 300: 108323.
- [30] Hu D W, He S P, Sun G F, Jia Y H, Su Y H, Ma X J, Dev W, Nazir M F, Geng X L, Wang L R, Pan Z E, Chen B J, Li H G, Wang X Y, Pang B Y, Du X M. Integrating Genome-wide association and whole transcriptome analysis to reveal genetic control of leaf traits in *Gossypium* arboreum L.. Genomics, 2022, 114(3): 110331.
- [31] Schenk H J. Soil depth, plant rooting strategies and species' niches. The New Phytologist, 2008, 178(2): 223-225.
- [32] 柳隽瑶. 内蒙古主要针茅草地优势种植物根系的时空格局[D]. 北京:中国科学院大学, 2019.
- [33] 宋炳煜,杨劼,旭日,乌江雨.羊草群落的水分利用.植物学报,2003,45(10):1245-1250.
- [34] 杨昊天,李新荣,刘立超,贾荣亮,王增如,李小军,李刚. 荒漠草地 4 种灌木生物量分配特征. 中国沙漠, 2013, 33(5): 1340-1348.