

# 塔克拉玛干沙漠南缘人工防护林和自然群落多枝怪柳叶片养分特征与水分利用策略

孟德坤<sup>1,2,3</sup> 闵孝君<sup>1,2,3</sup> 臧永新<sup>1,2,3</sup> 马剑英<sup>1,2\*</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院干旱区生物地理与生物资源重点实验室/中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; <sup>2</sup>中国科学院阜康荒漠生态实验站, 新疆阜康 831505; <sup>3</sup>中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要** 干旱区人工防护林植物采用滴灌的方式补给水分以促进人工生态屏障的建成和稳定性维持,然而持续滴灌导致表层土壤盐分累积,最终威胁人工防护林的生长和生态功能。本研究通过测定塔克拉玛干沙漠南缘防护林和自然群落多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)的茎水、各潜在水源(土壤水和地下水)的稳定氢( $\delta D$ )氧( $\delta^{18}O$ )同位素值,以及叶片氮(N)、磷(P)含量和稳定碳同位素( $\delta^{13}C$ )值,探究滴灌补水对多枝怪柳叶片养分特征和水分利用策略的影响。结果表明:滴灌群落多枝怪柳对中层土壤水(40~100 cm)的利用率高于自然群落,但其主要水分来源仍然是地下水,说明其根系已经深达地下水层;滴灌群落多枝怪柳叶片N、P含量显著高于自然群落,表明水分的补给影响了植物对养分元素的吸收和转移;滴灌群落多枝怪柳长期水分利用效率显著高于自然群落,可能与灌溉造成的盐分胁迫或其叶片N、P含量较高有关,但盐分胁迫尚未对多枝怪柳造成毒害。防护林建成后可以减少灌溉用水量或停止滴灌,从而节约防护林长期建设的用水量和维护防护林生态屏障的稳定性。

**关键词** 荒漠生态系统; 滴灌; 稳定性同位素; 水分来源; 水分利用效率

**Leaf nutrient characteristics and water use strategy of *Tamarix ramosissima* in artificial shelterbelt and natural community in south margin of the Taklamakan Desert, China.**  
MENG De-kun<sup>1,2,3</sup>, MIN Xiao-jun<sup>1,2,3</sup>, ZANG Yong-xin<sup>1,2,3</sup>, MA Jian-ying<sup>1,2\*</sup> (<sup>1</sup>CAS Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid Land, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Urumqi 830011, China; <sup>2</sup>Fukang Station of Desert Ecology, Chinese Academy of Sciences, Fukang 831505, Xinjiang, China; <sup>3</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China).

**Abstract:** The establishment and maintenance of artificial ecological barriers in arid areas require drip irrigation to replenish water to plants on artificial shelterbelt. However, continuous drip irrigation leads to the accumulation of salt in the surface soil, which would threaten the growth and ecological function of artificial shelterbelts. To examine the effects of drip irrigation on leaf nutrient characteristics and water use strategies of desert plants in arid regions, we measured leaf nutrient content, water use efficiency, stable hydrogen isotope ( $\delta D$ ) and stable oxygen isotope ( $\delta^{18}O$ ) values of stem water and assessed potential water sources (soil water and groundwater) of *Tamarix ramosissima* growing in the shelterbelt and natural communities on the southern margin of the Taklimakan Desert. The results showed that the utilization rate for middle-layer soil water (40–100 cm) in *T. ramosissima* of the shelterbelt community was higher than that in the natural community, while groundwater was the main water source, indicating that root system of drip irrigated *T. ramosissima* could reach the groundwater layer. Foliar N and P concentrations of *T.*

中国科学院特色研究所主要服务项目5课题1(TSS-2015-014-FW-5-1)、国家自然科学基金面上项目(41671207)和中国科学院“西部之光”交叉团队(2019)资助。

收稿日期: 2019-07-29 接受日期: 2019-09-06

\* 通讯作者 E-mail: jyama@ms.xjb.ac.cn

*ramosissima* in the shelterbelt community were significantly higher than those in the natural community, indicating that water supply affected the absorption and transfer of key nutrients. The long-term water use efficiency of *T. ramosissima* in the shelterbelt community was significantly higher than that in the natural community, which may be related to salt stress caused by irrigation or higher foliar N and P concentrations. The drip irrigation associated salt stress had not caused toxicity to *T. ramosissima*. After the successful establishment of shelterbelt plants, irrigation can be reduced or stopped, which would facilitate to water conservation and the maintenance of shelterbelt stability.

**Key words:** desert ecosystem; drip irrigation; stable isotope; water source; water use efficiency.

荒漠生态系统中,植物利用的水源主要是降水和地下水(Ehleringer *et al.*, 1991)。水分条件决定了植物的水分利用策略,进而影响生态系统的植被组成和群落结构(Pausas *et al.*, 2001)。植物的水分来源并非一成不变,许多植物通过自身的形态可塑性来适应水分的变异性(Sultan, 2010)。一些干旱区灌木通过功能性根系的调整,既可以在降水丰沛时利用浅层土壤水又可以在干旱时从更深层的水源获取水分(Sultan, 2000)。利用稳定同位素技术研究干旱区植物水分来源,对植物和土壤破坏性较低且精确度较高(Eggemeyer *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2011; Flanagan *et al.*, 2014)。线性混合模型最多只能计算出植物对3种水源的利用比例,当潜在水源超过3个时,就需要采用IsoSource模型计算植物对多种水源的利用(Phillips *et al.*, 2003)。有研究发现,旱生、盐生植物的茎在输送水分的过程中,氢同位素(D)可能会发生分馏而氧同位素( $^{18}\text{O}$ )不发生分馏(Ellsworth *et al.*, 2007)。由此,近期干旱盐生植物水分来源研究多采用 $^{18}\text{O}$ ,通过IsoSource模型计算植物对各水源的利用(Ellsworth *et al.*, 2007; 周雅聘等, 2011)。水分利用效率(water use efficiency)是衡量植物耐旱性的一个重要指标。目前,叶片尺度上水分利用效率有两种常用的表达方式:一种是瞬时的水分利用效率(instantaneous water use efficiency,  $WUE_i$ ),通过净光合速率与蒸腾的比值来表达,但用这个值解释植物的长期碳水关系变化比较困难;另一种是长期水分利用效率(long-term water use efficiency,  $WUE_L$ ),对 $\text{C}_3$ 光合途径植物而言,叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与植物 $WUE_L$ 呈正相关关系,因此植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值可以指示植物 $WUE_L$ (Farquhar *et al.*, 1982; Yousfi *et al.*, 2013; Flanagan *et al.*, 2014)。植物的养分特征可以反映生态系统中养分周转和碳-水平衡之间的关系,叶片中的N、P含量不仅能够反映土壤养分的可利用性,还是影响 $WUE_L$ 的因素之

一(Vitousek *et al.*, 2004; 展小云等, 2012)。

塔克拉玛干沙漠南缘是极度干旱地区,降水少,蒸发大,加之水资源的匮乏以及不合理的开发利用,导致该地区的生态环境日益恶化(Chen *et al.*, 2003; 郭京衡等, 2016)。水资源的匮乏限制了植物正常的生长发育,采用滴灌方式在一定程度上为人工防护林补给了土壤水分,但受滴灌技术的限制和恶劣环境的影响,灌溉水利用效率较低。国内学者针对该地区植物光合生理特征、环境适应等方面做了许多研究(郭自春等, 2014; Zhang *et al.*, 2016),但对现有防护林植物水分利用策略的研究较少。因此,有必要通过研究干旱区自然群落和人工防护林的滴灌群落植物水分来源、水分利用效率及叶片养分含量特征,探究水分条件差异对植物水分利用策略和环境适应性的影响。

本研究以新疆策勒地区人工防护林滴灌群落和自然群落为对象,通过分析多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)茎秆水和不同潜在水分来源(地下水、土壤水)的 $\delta^{18}\text{O}$ 值,比较同一物种在不同生境下的水分来源差异。通过测量水分利用效率特征,结合土壤含水量和叶片化学计量特征等指标,分析多枝柽柳在不同水分条件下的水分利用策略及生理适应机制。研究结果可以为干旱区自然生态系统的保护和荒漠绿洲防护林体系的稳定维持提供科学依据和数据支持。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

实验于中国科学院新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外研究站(策勒站)附近进行。策勒站位于昆仑山北麓,塔克拉玛干沙漠南缘( $35^{\circ}17'55''\text{N}$ — $39^{\circ}50'00''\text{N}$ ,  $80^{\circ}03'24''\text{E}$ — $82^{\circ}10'34''\text{E}$ ),海拔1365 m,属于典型的暖温带荒漠干旱气候,年平均气温 $12^{\circ}\text{C}$ 。全年仅5月和7月降水次数比较多,但降

水量较少,年平均降水量 36 mm,年均潜在蒸发量 2600 mm。策勒绿洲的水源主要以高山冰雪融水和大气降水为主,地表径流年际变化很小,但是年内差异显著,除夏季(6—8月)水量丰沛外,其余时间多为枯水期。土壤类型主要是风沙土、棕漠土和盐土。策勒站附近的人工防护林没有人工施肥仅采用滴灌方式灌溉,一株植物配备一颗滴灌喷头,滴头位于植株的主茎处,滴灌水的矿化度较高,每次滴灌量 30 L,持续 7 h 左右,从 3 月初到 10 月底每隔 15 d 灌溉一次(邢鹏等,2019)。

## 1.2 研究方法

### 1.2.1 样品采集

茎秆采集 于 2017 年 7 月进行采样,滴灌和自然群落分别选取 4 个样点,每个样点选取 4 株生长旺盛的多枝怪柳分别采样,剪取非绿色的栓化小枝,去除绿色叶片,迅速装入采样瓶并用 Parafilm 封口膜密封,然后放入冰盒,带回实验室冷冻保存,用于植物木质部水同位素分析。同化枝采集:采集同株多枝怪柳向阳面中上部成熟且健康的同化枝装入信封中,带回实验室用于叶片养分含量和稳定性碳同位素测定。土壤样品采集:分别在每个样点选定的 4 个植株下方地势相对均一、并临近样株的位置,用土钻挖取 1 个土壤剖面。取土间隔为 0~10、10~20、20~40、40~60、60~80、80~100、100~140、140~180、180~220、220~260、260~300 cm。将采集的土样分成 3 份,一份装入样品瓶并用 Parafilm 封口膜密封,放入冰盒中,带回实验室冷冻保存用于土壤水氢氧同位素分析;一份装入铝盒,用烘干法测定土壤含水量;一份装入自封袋中,用于土壤 pH 和电导率的测定。水样采集:井水取样与植物样品和土壤样品采集同步进行,在灌溉水井取出水样装入采样瓶中,用 Parafilm 封口膜密封放入冰盒,带回实验室冷藏保存,测定氢氧同位素值。

### 1.2.2 气体交换参数测定

在样品采集期间,选取滴灌和自然群落各长势良好的植株 4 株,取向阳面中上部同化枝,于 10:00—13:00 使用便携式光合仪(LI-6400, Li-Cor, Lincoln, NE, USA)测定不同群落植物光合参数。利用 2 cm×3 cm 红蓝光源叶室,设定光强(PPFD)梯度为 2000、1600、1200、800、600、400、200、150、100、50、20、0  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,叶室相对湿度保持在 30%~50%,叶温控制在 30  $^{\circ}\text{C}$ ,大气  $\text{CO}_2$  浓度 400  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  左右。测定不同光照强度下植物叶片净光合速率( $A$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )和蒸腾速率( $T_s$ ,  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。

### 1.2.3 土壤含水量、pH 和电导率测定

采用烘干法获得土壤质量含水量,pH 按土水比 1:5 混合后用 pH 计测定( PHS-3C, 上海雷磁电化学仪器, 上海, 中国),电导率(EC)按土水比 1:5 混合后用电导仪测定( DDS30, 上海精研电子科技有限公司, 上海, 中国)。

### 1.2.4 叶片氮磷含量

在多枝怪柳向阳面中上部采集成熟且健康同化枝,先在 105  $^{\circ}\text{C}$  杀青 30 min,后在 65  $^{\circ}\text{C}$  烘箱中烘干 48 h,使用 MM400 型球磨机(RetshGmbh, Haan, Germany)充分研磨后干燥储存。叶片 N 含量采用凯氏定氮法测定;叶片磷 P 含量采用酸溶-钼锑抗比色法测定。

### 1.2.5 稳定同位素组成

植物茎和土壤样品采用低温真空冷凝装置抽提水分,所有液态水样低温保存。所有液态水样的稳定氢氧同位素含量采用液态水同位素分析仪(LWIA, DLT-10, Los Gatos Research, Mountain View, CA, USA)测定  $\delta\text{D}$  和  $\delta^{18}\text{O}$  值。采用稳定同位素质谱仪(Isoprime 100, Manchester, UK)测定叶片  $\delta^{13}\text{C}$  比率:

$$\delta X(\text{‰}) = (R_{\text{sam}}/R_{\text{std}} - 1) \times 1000 \quad (1)$$

式中, $X$  对应样品的氢氧或碳同位素比率, $R_{\text{sam}}$  是样品元素的重轻同位素丰度之比, $R_{\text{std}}$  是国际通用标准的重轻同位素丰度之比。

### 1.2.6 植物水源的划分

根据不同深度土壤水  $\delta^{18}\text{O}$  值的差异,将土层分成 3 组,即浅层土壤水、中层土壤水和深层土壤水。由于滴灌群落和自然群落土壤水  $\delta^{18}\text{O}$  值在土壤垂直剖面的分布有差异,因此两种群落的水源划分略有不同。滴灌群落的水源划分为 0~40、40~100、100~300 cm 的土壤水和地下水;自然群落的水源划分为 0~40、40~140、140~300 cm 的土壤水和地下水。采用 IsoSource 混合模型计算不同群落植物对不同水源的相对利用率(Phillips *et al.*, 2003)。本文采用 4 个完全不同的水源(0~40、40~140 或 40~100、140~300 或 100~300 cm 的土壤水和地下水)的  $\delta^{18}\text{O}$  值进行模型计算。模型参数中的来源增量(source increment)为 1‰,质量平衡公差(mass balance tolerance)为 0.1‰。

### 1.2.7 水分利用效率的测定

实验分别测定瞬时水分利用效率(instantaneous water use efficiency,  $WUE_i$ )和长期水分利用效率(long-term water use efficiency,  $WUE_L$ )。其中,瞬时水分利用效率计算公式为:

$$WUE_i = A/T_s \quad (2)$$

式中,  $A$  为植物叶片净光合速率,  $T_r$  为植物叶片蒸腾速率。

长期水分利用效率 ( $WUE_L$ ) 根据 Farquhar 等 (1982) 提出的公式计算:

$$WUE_L = \frac{C_a - C_i}{1.6\Delta e} \quad (3)$$

$$WUE_L = C_a \left(1 - \frac{\delta^{13}C_a - a - \delta^{13}C_p}{b - a}\right) / 1.6\Delta e \quad (4)$$

$$\delta^{13}C_a = -6.429 - 0.006 \exp[0.0217(t - 1740)] \quad (5)$$

$$\delta^{13}C_p = \delta^{13}C_a - a - (b - a)C_i / C_a \quad (6)$$

式中,  $C_a$  和  $C_i$  为大气及胞间的  $CO_2$  浓度值,  $\Delta e$  为叶片内外水气压差值,  $\delta^{13}C_a$  和  $\delta^{13}C_p$  分别表示大气及植物组织中稳定碳同位素组成,  $a$  和  $b$  分别扩散及羧化过程中的稳定碳同位素分馏值 (约 4.4‰ 和 27‰),  $t$  为公元年份。

### 1.3 数据处理

采用 R 语言对数据进行分析。分析前对数据进行正态性和方差齐性检验。采用单因素方差分析滴灌和自然群落不同层次土壤含水量、pH 和电导率; 多枝怪柳叶片 N、P 含量及其 N/P 值; 多枝怪柳叶片水分利用效率的差异水平。采用线性回归分析叶片水分利用效率与叶片养分特征之间的关系, 显著水平设  $\alpha = 0.05$ 。使用 Origin 8.5 进行制图。

## 2 结果与分析

### 2.1 滴灌和自然群落土壤含水量、pH 和电导率变化

滴灌群落土壤含水量和电导率均大于自然群

落, 但滴灌群落土壤 pH 小于自然群落土壤 (图 1)。滴灌群落土壤含水量 ( $2.96\% \pm 0.40\%$ ) 显著高于自然群落土壤含水量 ( $0.94\% \pm 0.13\%$ )。滴灌和自然群落土壤水分含量都随土壤深度加深而增大, 但自然群落土壤含水量相较滴灌群落随深度增加较小。滴灌群落土壤在 100~140 cm 土层含水量最大 (图 1A)。滴灌群落土壤 pH ( $8.44 \pm 0.14$ ) 小于自然群落土壤 pH ( $8.73 \pm 0.06$ ), 但在 20~140 cm 范围内波动剧烈, 在 100~140 cm 土层滴灌群落土壤 pH 和自然群落土壤差值最大。随着土壤深度加深, 滴灌和自然群落土壤 pH 变化都逐渐缓和 (图 1B)。滴灌群落土壤电导率 ( $123.02 \pm 18.06 \mu S \cdot cm^{-1}$ ) 大于自然群落土壤电导率 ( $36.63 \pm 5.56 \mu S \cdot cm^{-1}$ )。滴灌群落在 0~100 cm 范围内电导率波动剧烈, 之后先增大后减小, 自然群落土壤电导率变化较为缓和, 在 100~140 cm 深度上滴灌群落土壤电导率最大 (图 1C)。

### 2.2 滴灌和自然群落多枝怪柳对各潜在水源的利用率

实验结果表明, 不同深度土壤水  $\delta^{18}O$  和  $\delta D$  值存在较大差异, 并有一定规律性, 可以用来研究滴灌和自然群落多枝怪柳对不同深度土壤水的利用情况 (表 1)。无论滴灌群落还是自然群落, 表层土壤水  $\delta^{18}O$  及  $\delta D$  值与下层土壤水相比明显偏高, 说明该层次受蒸发和降雨的影响而发生同位素富集现象。滴灌群落对土壤水的利用率高达 52.2%, 高于自然群落, 对中层土壤水和深层土壤水的利用率相接近, 分别是 20.8% 和 23.6%; 自然群落对土壤水的利用

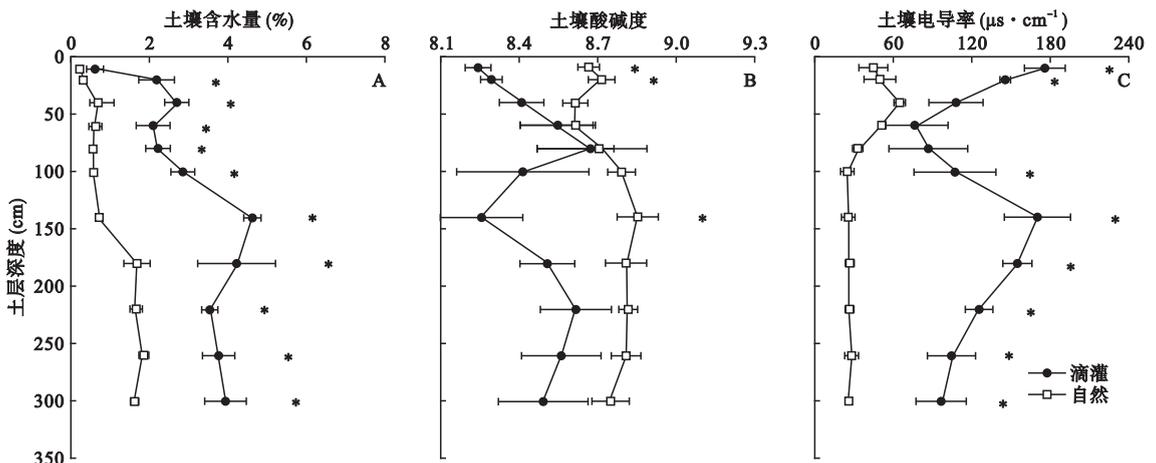


图 1 滴灌和自然群落土壤含水量、pH 及电导率沿土壤剖面变化

Fig.1 Variation of soil water content, pH and electrical conductivity (EC) across soil profile at the irrigation and natural *Tamarix ramosissima* communities

误差棒表示均值的标准误差 ( $n=4$ )。\* 代表同一层次土壤含水量和 pH 及电导率在滴灌群落和自然群落间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

表 1 滴灌和自然群落多枝怪柳对各水源利用比例 (%)  
Table 1 Proportions of feasible water sources (%) for *Tamarix ramosissima* at the irrigation and natural communities

群落	水分来源		水源同位素组成 (‰)		水源利用比例 (%)	
			$\delta^{18}\text{O}$	$\delta\text{D}$	平均值	波动范围
滴灌	土壤深度 (cm)	0~40	3.85	-24.17	7.8	0~21
		40~100	-3.29	-36.57	20.8	0~52
		100~300	-4.66	-44.29	23.6	0~59
	地下水 (cm)	900	-7.56	-38.30	47.9	21~77
自然	土壤深度 (cm)	0~40	4.69	-44.84	4.7	0~11
		40~140	0.48	-51.72	7.6	0~18
		140~300	-4.28	-50.40	26.1	7~48
	地下水 (cm)	1200	-6.54	-38.16	61.7	44~76

率为 39.4%,对浅层土壤水和中层土壤水的利用率分别是 4.7%和 7.6%,但自然群落对地下水的利用率高达 61.7%。随着土壤深度变化,滴灌和自然群落对不同土层水源的利用率逐渐增加,在地下水层深度上对水源的利用率达到最大值。

### 2.3 滴灌和自然群落多枝怪柳叶片养分特征

滴灌群落多枝怪柳叶片 N 含量 ( $28.11 \pm 2.68 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ) 显著高于自然群落多枝怪柳叶片 N 含量 ( $18.77 \pm 1.23 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ) (图 2A)。滴灌群落多枝怪柳叶片 P 含量 ( $1.05 \pm 0.07 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ) 显著高于自然群落多枝怪柳叶片 P 含量 ( $0.64 \pm 0.11 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ) (图 2B)。滴灌群落多枝怪柳叶片 N/P 值 ( $27.27 \pm 3.52$ ) 小于自然群落多枝怪柳叶片 N/P 值 ( $31.64 \pm 2.04$ ),但差异不显著(图 2C)。

### 2.4 滴灌和自然群落多枝怪柳水分利用效率及其与叶片养分关系

滴灌和自然群落多枝怪柳  $WUE_L$  在较高的光强

下 ( $400 \sim 2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 没有显著差异,在较低光强下 ( $150 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),滴灌群落多枝怪柳叶片  $WUE_L$  显著小于自然群落多枝怪柳(图 3A)。滴灌群落多枝怪柳  $WUE_L$  ( $134.02 \pm 8.70 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ) 显著高于自然群落多枝怪柳  $WUE_L$  ( $104.61 \pm 3.59 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ) (图 3B)。

多枝怪柳叶片  $WUE_L$  与叶片 N 含量呈显著正相关关系 ( $R^2 = 0.79, P < 0.05$ ) (图 4A)。同时,多枝怪柳叶片  $WUE_L$  与叶片 P 含量也呈显著正相关关系 ( $R^2 = 0.66, P < 0.05$ ) (图 4B)。

## 3 讨论

### 3.1 滴灌和自然群落多枝怪柳水分来源的比较

本研究发现,滴灌群落和自然群落表层土壤含水量之间没有明显差异且水分含量最少,这与研究区表层土壤水分受蒸发的影响有关(郭自春等, 2014);在其余的土壤分层中,滴灌群落土壤含水量均显著大于自然群落土壤含水量,尤其在 100~140 cm 范围内达到峰值,说明滴灌群落在这一深度上土壤水比较丰富。研究区中层土壤质地较粗,易受上层土壤含水量的影响,而地面灌溉水补给量较大,土壤水不断下渗,而深层土壤质地较细,不利于水分下渗;同时该土壤深度受蒸发影响较小,持续的滴灌补水导致该层次土壤含水量最高。不同土壤水同位素的差异也进一步证实了土壤含水量在不同深度之间存在差异:由于强烈的蒸发分馏效应,表层土壤水的  $\delta^{18}\text{O}$  值显著高于其他土层;随着土壤深度的增加,土壤水的  $\delta^{18}\text{O}$  值越接近地下水,这与其他干旱区的

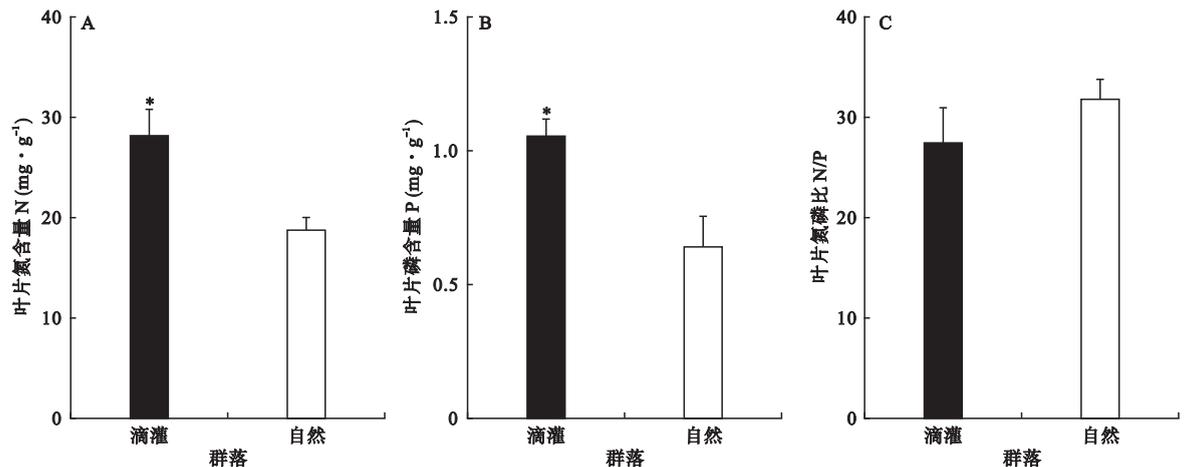


图 2 滴灌和自然群落多枝怪柳叶片 N、P 含量及其 N/P

Fig.2 Leaf nitrogen content, phosphorus content and N/P for the irrigation and natural *Tamarix ramosissima* communities

\* 代表滴灌群落和自然群落多枝怪柳叶片氮含量或磷含量差异显著 ( $P < 0.05$ )。

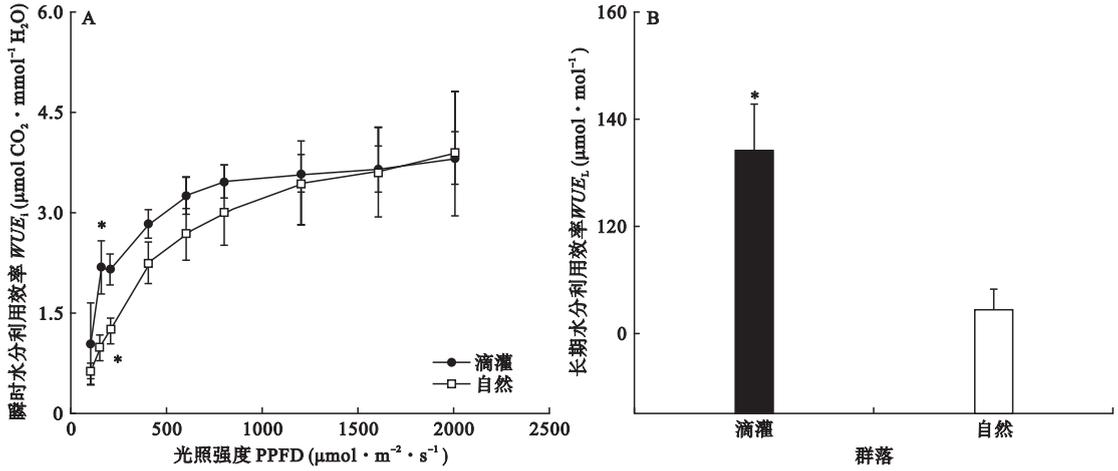


图3 滴灌和自然群落多枝桤柳的瞬时水分利用效率和长期水分利用效率

Fig.3 Instantaneous water use efficiency ( $WUE_i$ ) and long-term water use efficiency ( $WUE_L$ ) of plant leaves at the irrigation and natural communities

\* 代表滴灌群落和自然群落多枝桤柳水分利用效率差异显著 ( $P < 0.05$ )。

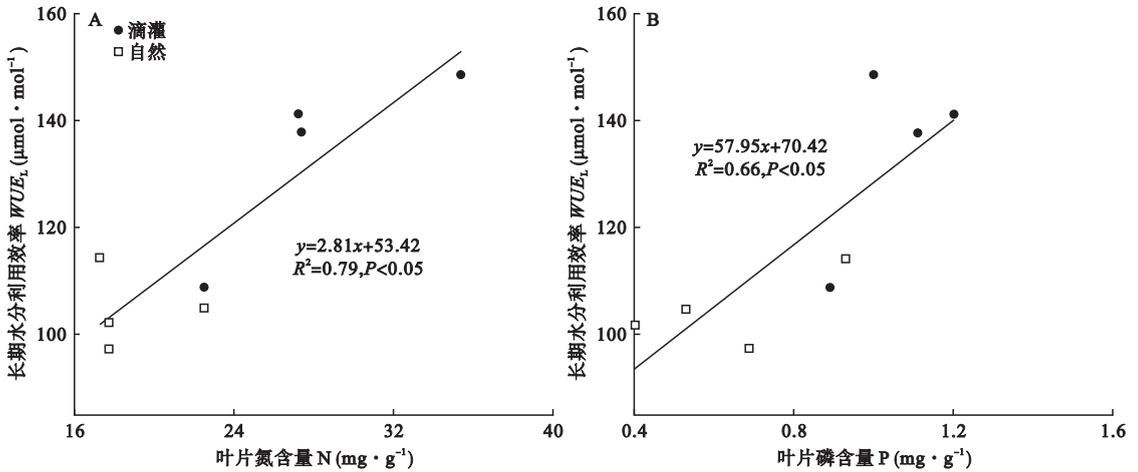


图4 多枝桤柳叶片 WUE 与 N、P 含量的相关关系

Fig.4 Relationship of WUE with foliar N and P content across the irrigation and natural communities

研究结果类似 (Zhu *et al.*, 2014)。

多枝桤柳作为深根植物 (phreatophytes), 可以在水分不饱和的土壤环境中保持根系活力 (Busch *et al.*, 1992; Shafroth *et al.*, 2000)。桤柳不仅可以从深层土壤中含水量较高的土层吸收水分, 还能通过其较强的抗旱能力利用含水量较低土层中的水分 (Pinay *et al.*, 1992; Busch *et al.*, 1995; Tiemuerbieke *et al.*, 2018)。研究区滴灌群落多枝桤柳对中层土壤水的利用率显著高于自然群落, 推测是因为人为滴灌的井水下渗提高了滴灌群落中层土壤含水量, 而植物根系本身具有感知土壤水分梯度的能力, 并且有向土壤湿润区域发展的向水性 (Simonneau *et al.*, 2010)。相较于自然群落, 滴灌群落中层土壤水分含量较高, 从而导致该土层根系的活力较高, 反映

出同种植物在不同水分条件下的根系形态可塑性。滴灌和自然群落的多枝桤柳均对地下水的依赖程度最高, 说明其根系已深达地下水层。多枝桤柳作为深根型根系植物, 其生存和生理活动的维持主要依赖深层土壤水和地下水等稳定水源 (许皓等, 2005; 徐贵青等, 2009)。

### 3.2 滴灌和自然群落多枝桤柳水分利用效率和叶片养分特征的比较

植物的水分利用效率与其所处的环境相关, 相对于水分充足的植物来说, 水分亏缺的植物会采取提高水分利用效率策略来适应环境 (Knight *et al.*, 1994; Dawson *et al.*, 2002)。干旱区植物普遍会通过提高自身水分利用效率来适应水分亏缺环境, 应对干旱胁迫 (Knight *et al.*, 1994)。同一种植物处于不

同的环境时,其水分利用效率也会有差异(马剑英等,2008;周雅聃等,2011)。研究区滴灌和自然群落多枝怪柳的  $WUE_i$  在较高的光照强度下(400~2000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )没有显著差异,但在较弱的光照强度下(150~200  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),滴灌群落多枝怪柳的  $WUE_i$  显著大于自然群落。自然群落的多枝怪柳受干旱环境的影响通过关闭气孔减小蒸腾来提高水分利用效率。相较于自然群落多枝怪柳,滴灌群落多枝怪柳受高矿化度井水灌溉的影响,虽然受到的干旱胁迫减弱,但土壤中盐分的积累引起生理干旱迫使其关闭气孔减少蒸腾水流失,从而水分利用效率提高,因此滴灌群落多枝怪柳的  $WUE_i$  与自然群落没有显著差异。相较于  $WUE_i$ , 叶片  $\delta^{13}\text{C}$  所表征的  $WUE_L$  可以更好地代表植物在叶片生长阶段对水分的利用和环境的适应情况(Farquhar *et al.*, 1982)。植物  $\delta^{13}\text{C}$  值与土壤含水量呈负相关,因此生活在干旱环境下的植物水分利用效率普遍较高(Ma *et al.*, 2012; Ma *et al.*, 2016)。但自然群落多枝怪柳  $WUE_L$  显著低于滴灌群落多枝怪柳,这与我们的推测不一致。闵孝君等(2017)研究发现,在盐胁迫条件下,植物  $\delta^{13}\text{C}$  值与土壤盐度呈正相关关系。干旱区人工防护林一般采用就地打井取水的方式进行灌溉,但高矿化度的井水极易引起防护林土壤中盐分的积累(李丙文等,2011)。结合滴灌群落和自然群落的土壤含水量和电导率特征,虽然滴灌群落土壤拥有较高的含水量,但随着水分的不断输入,土壤盐分也在日益积累,进而影响植物根系对水分的吸收利用。推测滴灌群落多枝怪柳较高的  $WUE$  与防护林采用高矿化度的地下水滴灌有关,虽然滴灌提高了土壤含水量,但同时也加剧了土壤盐分的累积。盐胁迫会减小植物的气孔开度,限制 Rubisco 羧化作用,导致植物细胞内的  $^{12}\text{CO}_2$  分压降低,植物被迫吸收更多  $^{13}\text{CO}_2$ , 因此提高了植物的  $^{13}\text{C}$  值(Amor *et al.*, 2013)。

叶片是植物对环境变化反应最敏感的器官,叶片中 N、P 含量及其比值能在一定程度上反映植物所处环境中光合作用强弱、有机物累积动态和养分限制状况(张珂等,2014;孙力等,2017)。N 是叶绿素的重要组成元素,相关研究表明,N 与植物叶片叶绿素含量呈正相关关系(Chandler *et al.*, 1995; Yoo *et al.*, 2003),而叶绿素是光合速率的决定性因素之一。P 元素能影响参与光合作用的 Rubisco 羧化酶(P 和 N 是 Rubisco 羧化酶重要组成元素),从而间

接影响光合作用。研究区环境恶劣,土壤中养分含量低,自然群落植物所需营养元素主要来自于外界环境,当降水量较少时,自然群落多枝怪柳对土壤中养分的吸收和利用速率减缓,从而导致叶片能够积累的有效养分含量降低。滴灌带来的水分加速了凋落物及有机质的分解和迁移,使土壤中的营养元素更加富集,从而滴灌群落的多枝怪柳叶片中 N、P 含量相对较高。因此,干旱区生态系统水分输入,不仅能够缓解干旱胁迫,还能够改善植物的养分状况。有研究发现植物叶片 N 含量较高时,光合作用相应增强,叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  增加(Chandler *et al.*, 1995),也有研究认为,当叶片 N 含量增加时,单位叶面积的叶片质量增加使内部扩散限制增加,导致叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  减小(Williams *et al.*, 2000)。本研究中,  $WUE_L$  与叶片 N 含量和 P 含量相关性都显著,可能的原因是,干旱区土壤保肥保水能力差,氮磷养分匮乏,滴灌群落多枝怪柳的叶片 N、P 含量虽然高于自然群落,但还是受到严重的养分限制,叶片 N、P 含量有限的增加增强了植物的光合作用,从而提高了  $WUE_L$ 。含 P 的小分子容易受植物蒸腾作用的影响,被提到植物根系表面,因此叶片 P 含量与蒸腾速率呈正相关关系(Cernusak *et al.*, 2010)。研究发现,叶片 P 含量较低的植物  $WUE_L$  下降的主要原因是叶片气孔导度或呼吸速率增加;而在叶片 P 含量较高的植物中,叶片单位面积干质量和呼吸速率较低,  $WUE_L$  较高(Singh *et al.*, 2000),该结论与本研究结果相符。N 和 P 的共同作用影响滴灌和自然群落多枝怪柳的  $WUE_L$ ,说明滴灌和自然群落多枝怪柳的养分状况对  $WUE_L$  的影响具有重要意义。

#### 4 结 论

多枝怪柳在滴灌和自然群落对中层土壤水利用比例上的差异可能反映了不同水分条件下的多枝怪柳用水策略差异,说明水分条件的差异会影响植物根系形态的发育。滴灌和自然群落多枝怪柳均对地下水的利用率最高,表明其作为典型的深根植物,主要水分来源是地下水。滴灌群落虽然有更好的水分条件,但受限于当前灌溉技术和研究区蒸发强烈等因素,滴灌水并不能有效地补给到植物根系吸水的最佳位置;同时,滴灌所带来的盐分积累会造成植物生理干旱,进而减弱了其水分利用能力。随着防护林的发育建成,滴灌群落多枝怪柳的主要水分来源将逐渐过渡为地下水,可以逐步减少滴灌用水量甚

至可以停止滴灌,从而节约防护林长期建设的用水量和维护防护林生态屏障的稳定性。

## 参考文献

- 郭京衡,李尝君,曾凡江,等. 2016. 2种荒漠植物根系生物量分布与土壤水分、养分的关系. 干旱区研究, **33**(1): 166-171.
- 郭自春,桂东伟,曾凡江,等. 2014. 策勒绿洲外围6种优势防护林植物对不同灌溉量的光合及水分生理响应. 西北植物学报, **34**(7): 1457-1466.
- 李丙文,张洪江,邱永志,等. 2011. 咸水灌溉对塔里木沙漠公路防护林植物生长的影响. 干旱区地理, **34**(2): 215-221.
- 马剑英,陈发虎,夏敦胜,等. 2008. 荒漠植物红砂叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值与生理指标的关系. 应用生态学报, **19**(5): 1166-1171.
- 闵孝君,马剑英,臧永新,等. 2017. 水、盐胁迫下长穗怪柳和梭梭碳氮同位素组成的变化特征. 干旱区研究, **34**(5): 1109-1116.
- 孙力,贡璐,朱美玲,等. 2017. 塔里木盆地北缘荒漠典型植物叶片化学计量特征及其与土壤环境因子的关系. 生态学杂志, **36**(5): 1208-1214.
- 邢鹏,臧永新,闵孝君,等. 2019. 塔克拉玛干沙漠南缘防护林和自然群落中多枝怪柳的光合特征及水分利用效率. 应用生态学报, **30**(3): 768-776.
- 徐贵青,李彦. 2009. 共生条件下三种荒漠灌木的根系分布特征及其对降水的响应. 生态学报, **29**(1): 130-137.
- 许皓,李彦. 2005. 3种荒漠灌木的用水策略及相关的叶片生理表现. 西北植物学报, **25**(7): 1309-1315.
- 展小云,于贵瑞,盛文萍,等. 2012. 中国东部南北样带森林优势植物叶片的水分利用效率和氮素利用效率. 应用生态学报, **23**(3): 587-594.
- 张珂,何明珠,李新荣,等. 2014. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征. 生态学报, **34**(22): 6538-6547.
- 周雅聃,陈世莘,宋维民,等. 2011. 不同降水条件下两种荒漠植物的水分利用策略. 植物生态学报, **35**(8): 789-800.
- Amor D, Francisco M. 2013. Variation in the leaf  $\delta^{13}\text{C}$  is correlated with salinity tolerance under elevated  $\text{CO}_2$  concentration. *Journal of Plant Physiology*, **170**: 283-290.
- Busch D, Smith SD. 1995. Mechanisms associated with decline of woody species in riparian ecosystems of the southwestern US. *Ecological Monographs*, **65**: 347-370.
- Busch DE, Ingraham NL, Smith SD. 1992. Water uptake in woody riparian phreatophytes of the southwestern United States: A stable isotope study. *Ecological Applications*, **2**: 450-459.
- Cernusak LA, Winter K, Turner BL. 2010. Leaf nitrogen to phosphorus ratios of tropical trees: Experimental assessment of physiological and environmental controls. *New Phytologist*, **185**: 770-779.
- Chandler JW, Dale JE. 1995. Nitrogen deficiency and fertilization effects on needle growth and photosynthesis in Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *Tree Physiology*, **15**: 813-817.
- Chen SP, Bai YF, Han XG. 2003. Variations in composition and water use efficiency of plant functional groups based on their water ecological groups in the Xilin river basin. *Acta Botanica Sinica*, **45**: 1251-1260.
- Dawson TE, Mambelli S, Plamboeck AH, et al. 2002. Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology & Systematics*, **33**: 507-559.
- Eggemeyer KD, Awada T, Harvey FE, et al. 2009. Seasonal changes in depth of water uptake for encroaching trees *Juniperus virginiana* and *Pinus ponderosa* and two dominant  $\text{C}_4$  grasses in a semiarid grassland. *Tree Physiology*, **29**: 157-169.
- Ehleringer JR, Phillips SL, Schuster WSF, et al. 1991. Differential utilization of summer rains by desert plants. *Oecologia*, **88**: 430-434.
- Ellsworth PZ, Williams DG. 2007. Hydrogen isotope fractionation during water uptake by wood xerophytes. *Plant and Soil*, **291**: 93-107.
- Farquhar GD, O'Leary MH, Berry JA. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Functional Plant Biology*, **9**: 281-292.
- Flanagan LB, Farquhar GD. 2014. Variation in the carbon and oxygen isotope composition of plant biomass and its relationship to water-use efficiency at the leaf- and ecosystem-scales in a northern Great Plains grassland. *Plant, Cell & Environment*, **37**: 425-438.
- Knight JD, Livingston NJ, Van Kessel C. 1994. Carbon isotope discrimination and water-use efficiency of six crops grown under wet and dryland conditions. *Plant, Cell & Environment*, **17**: 173-179.
- Ma JY, Sun W, Sun HL, et al. 2012. Stable carbon isotope characteristics of desert plants in the Junggar Basin, China. *Ecological Research*, **27**: 115-124.
- Ma Y, Song X. 2016. Using stable isotopes to determine seasonal variations in water uptake of summer maize under different fertilization treatments. *Science of the Total Environment*, **550**: 471-483.
- Pausas JG, Austin MP. 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. *Journal of Vegetation Science*, **12**: 153-166.
- Phillips DL, Gregg JW. 2003. Source partitioning using stable isotopes: Coping with too many sources. *Oecologia*, **136**: 261-269.
- Pinay G, Fabre A, Vervier P, et al. 1992. Control of C, N, P distribution in soils of riparian forests. *Landscape Ecology*, **6**: 121-132.
- Shafroth PB, Stromberg JC, Patten DT. 2000. Woody riparian vegetation response to different alluvial water table regimes. *Western North American Naturalist*, **60**: 66-76.
- Simonneau T, Habib R. 2010. Water uptake regulation in peach

- trees with split-root systems. *Plant, Cell & Environment*, **17**: 379–388.
- Singh DK, Sale PW, Pallaghy CK, *et al.* 2000. Phosphorus concentrations in the leaves of defoliated white clover affect abscisic acid formation and transpiration in drying soil. *New Phytologist*, **146**: 249–259.
- Sultan SE. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, **5**: 537–542.
- Sultan SE. 2010. Phenotypic plasticity in plants: A case study in ecological development. *Evolution & Development*, **5**: 25–33.
- Tiemuerbieke B, Min XJ, Zang YX, *et al.* 2018. Water use patterns of co-occurring C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> shrubs in the Gurbantonggut desert in northwestern China. *Science of the Total Environment*, **634**: 341–354.
- Vitousek PM. 2004. *Nutrient Cycling and Limitation: Hawaii as a Model System*. Princeton: Princeton University Press.
- Williams DG, Ehleringer JR. 2000. Carbon isotope discrimination and water relations of oak hybrid populations in southwestern Utah. *Western North American Naturalist*, **60**: 121–129.
- Yang H, Auerswald K, Bai YF, *et al.* 2011. Complementarity in water sources among dominant species in typical steppe ecosystems of Inner Mongolia, China. *Plant and Soil*, **340**: 303–313.
- Yoo SD, Greer DH, Laing WA, *et al.* 2003. Changes in photosynthetic efficiency and carotenoid composition in leaves of white clover at different developmental stages. *Plant Physiology & Biochemistry*, **41**: 887–893.
- Yousfi S, Serret MD, Araus JL. 2013. Comparative response of  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  in durum wheat exposed to salinity at the vegetative and reproductive stages. *Plant, Cell & Environment*, **36**: 1214–1227.
- Zhang J, Xu X, Li S, *et al.* 2016. Is the Taklimakan Desert highway shelterbelt sustainable to long-term drip irrigation with high saline groundwater? *PLoS ONE*, **11**: e0164106.
- Zhu L, Wang ZH, Mao GL, *et al.* 2014. Water uptake from different soil depths for halophytic shrubs grown in Northern area of Ningxia plain (China) in contrasted water regimes. *Journal of Plant Interactions*, **9**: 26–34.
- 
- 作者简介 孟德坤,男,1996年生,硕士研究生,主要从事植物生态学研究。E-mail: mengdekun17@mails.ucas.ac.cn  
责任编辑 张敏
-