

塔里木河下游多枝桤柳幼苗生长和 光合生理指标对输水漫溢的响应特征

王明慧, 马晓东*, 张瑞群, 邢旭明

(新疆师范大学 生命科学学院, 新疆特殊环境物种保护与调控生物学重点实验室, 乌鲁木齐 830054)

摘要:以塔里木河下游天然漫溢区多枝桤柳幼苗为研究对象, 分析连续漫溢干扰下多枝桤柳幼苗生长和种群变化特征, 以及不同漫溢强度下幼苗的光合特性。结果表明: (1) 在连续 2 次较强输水漫溢的干扰下, 多枝桤柳幼苗种群密度从 2013 年 3 月到 2014 年 7 月呈先增后降再增的趋势, 而其冠面积、株高和基径则呈先降后增再降的趋势。(2) 在第 2 次输水漫溢较弱的 III 监测区, 多枝桤柳幼苗种群密度呈先增加后逐渐降低的趋势, 而其冠面积、株高和基径则呈先降低后逐渐增加的趋势。(3) 随第 2 次输水漫溢量逐渐减弱, 多枝桤柳幼苗叶片相对含水量呈先降后增的趋势, 叶绿素含量、实际光化学量子产量(Φ_{psII})、光化学猝灭系数(q_p)均呈逐渐降低的趋势, 而非光化学猝灭系数(NPQ)呈逐渐增加的趋势, 但潜在最大光化学量子效率(F_v/F_m)总体处于相对适宜的状态。研究认为, 连续 2 次较强的输水漫溢条件虽能够使生长季期间漫溢区多枝桤柳幼苗种群得到更新, 但同时也导致大量幼苗受淹死亡, 从而使漫溢区的多枝桤柳幼苗种群不能形成一定的规模; 建议采取强弱交替的方式进行生态输水, 既能提高新发生幼苗的存活率, 又能使幼苗稳定的生长。

关键词:多枝桤柳; 漫溢干扰; 种群; 幼苗生长; 叶绿素荧光

中图分类号: Q945.79 文献标志码: A

Response of Growth Dynamic and Photosynthetic Characteristics of *Tamarix ramosissima* Seedlings to River Flooding in the Lower Reaches of Tarim River

WANG Minghui, MA Xiaodong*, ZHANG Ruiqun, XING Xuming

(Key Laboratory of Species Conservation and Control in Xinjiang, College of Life Sciences, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China)

Abstract: Taking *Tamarix ramosissima* seedlings in the natural flooding area along lower reaches of Tarim River as objects, we analyzed the growth of seedlings and variation of the population under continuous flooding disturbance, and the photosynthetic dynamic responses of seedlings under different flood intensities. Conclusions were as following: (1) the population density of *T. ramosissima* seedlings under continuous twice strong flooding disturbance, from March 2013 to July 2014, increased firstly, then decreased and increased lastly, but the seedlings' crown, height and stem diameter decreased firstly, then increased and decreased. (2) The population density of the seedlings increased firstly and then decreased in monito-

收稿日期: 2016-04-04; 修改稿收到日期: 2016-10-23

基金项目: 国家自然科学基金(41261103); 国家科技支撑计划(2014BAC15B02); 新疆师范大学研究生科技创新基金(20131208); 国家自然科学基金 NSFC-新疆联合基金(U-1303102)

作者简介: 王明慧(1991-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物生态方面的研究。E-mail: 907009956@qq.com

* 通信作者: 马晓东, 博士, 硕士生导师, 主要从事植物生态方面的研究。E-mail: mxdl1107@126.com

ring area III in which the second flooding disturbance was weaker, but its crown, height and stem diameter decreased firstly and then increased. (3) The leaf relative water content of the seedlings decreased firstly with the second flooding disturbance decreasing and then increased. At the same time, the chlorophyll content, actual photochemical efficiency of photosystem II in the light (Φ_{PSII}), photochemical quenching (q_P) of the seedlings decreased, the non-photochemical quenching (NPQ) increased, but the maximal photochemical efficiencies of PS II (F_v/F_m) maintained optimum value. The research means that although the continuous twice strong flooding disturbance could make the population of *T. ramosissima* seedlings regenerated, it also cause death to a large number of seedlings for flooding. As a result, the population of *T. ramosissima* seedlings could not form a certain scale. We suggest that we can adopt the strong and weak alternately manner to conduct ecological water conveyance, which can improve the survival rate of seedlings, and make the seedlings to grow stably.

Key words: *Tamarix ramosissima* L.; flooding disturbance; the population; the growth of seedlings; the chlorophyll fluorescence parameters

塔里木河下游地处极端干旱区,其荒漠河岸植被群落主要依靠人工生态输水维系^[1]。在生态输水过程中,通过生态闸或河道人工缺口的作用在河岸两侧一定范围内出现漫溢现象,河水漫溢作为河流生态系统的一个重要的环境干扰因子,是干旱和半干旱区河岸林生态系统的主要“组建者”之一^[2]。白元等采用点格局分析方法对漫溢干扰下胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)幼苗库在空间分布格局上的变化及分布规律进行了研究,表明塔里木河下游胡杨幼树主要分布在生态输水的河道附近和河水漫溢区^[3]。徐海量等研究表明洪水漫溢干扰对半干旱区域河岸林物种丰富度具一定的影响^[4]。

多枝怪柳(*Tamarix ramosissima* L.)广泛分布于中国西北部平原荒漠、沙地和盐碱地,具有很强的耐盐、耐旱、耐沙埋的特性,作为塔里木河下游荒漠河岸林灌木层建群种,它对该地区河岸林的稳定起重要作用^[5,6]。随着河水消退,多枝怪柳以种子散播的方式,沿塔里木河两岸的漫溢带发生大量幼苗,形成新的种群。多枝怪柳幼苗期是植物单株存活和种群扩展的决定性生活期,它们在极端干旱环境中发生和定居要更为艰难^[7]。以往有关学者对多枝怪柳幼苗的研究主要集中在其幼苗生物量、形态、生理和根系分布对水分胁迫的响应上,以及其种群的空间分布格局方面^[8-11],也有学者对洪水漫溢区多枝怪柳实生苗的更新进行了研究^[12]。虽然赵振勇等^[12]对漫溢干扰下多枝怪柳实生幼苗的密度情况也进行了考察,但主要是集中在1次漫溢后的效应,而有关连续漫溢干扰下多枝怪柳幼苗种群生长的动态特征,以及不同漫溢干扰强度后续将对多枝怪柳幼苗光合生长产生和影响方面的研究较少。基于此,为探究漫溢干扰作用下多枝怪柳幼苗种群是

否会形成一定的规模效应以及不同漫溢强度下多枝怪柳幼苗的光合生理状态,本研究对连续漫溢干扰下多枝怪柳幼苗种群地上形态特征和种群密度,以及不同漫溢强度下多枝怪柳幼苗的叶绿素荧光特征进行了探讨,旨在从个体和种群水平揭示漫溢干扰对多枝怪柳幼苗生存状态的影响,进而为塔里木河下游荒漠河岸林的更新生长和生态恢复提供科学依据。

1 研究区概况与方法

1.1 研究区概况

研究区位于塔里木河下游英苏断面,地处塔克拉玛干沙漠和库鲁克沙漠之间,属典型的极端干旱温带大陆气候,区域内荒漠河岸林生态系统极为脆弱和不稳定。研究区内年降水量仅 17.4~42.0 mm,年蒸潜在发量 2 500~3 000 mm,气候极度干燥,风沙危害严重。自 20 世纪 50 年代以来,由于人类不合理的水土资源开发,又加之 1972 年大西海子水库的兴建,使塔里木河下游 321 km 河道断流,地下水水位大幅度下降,塔里木河下游的荒漠河岸林生态系统退化严重,怪柳群落逐渐斑块化,呈不均匀的条带、斑块状分布。自 2000 年 4 月开始向塔里木河下游实施生态输水工程,由于水量较大,从而出现了较大范围的河水漫溢现象,河水消退的地方常常出现大量茂密的植被,河水漫溢区萌生了多枝怪柳和胡杨的实生苗以及黑果枸杞(*Lycium ruthenicum* Murr.)、疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia* Shap.)、铃铛刺(*Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss)和花花柴(*Karelinia caspia* (Pall.) Less.)等一年生草本植物。

1.2 样地设置

2013 年 3 月底在塔里木河下游英苏断面河水

漫溢区,选择3个具有多枝桤柳分布的典型区域设置为幼苗库监测点,分别标记为I、II和III,每个监测区设置3个10 m×10 m调查样方。2012年10月底和2013年8月初河水漫溢发生,形成一定面积的漫溢区,并于2013年11月对3个监测点处的漫溢情况进行调查,调查数据作为各监测点漫溢情况的强弱指标。其中,I监测区水深1 m、漫溢带最大宽度10 m;II监测区水深0.15 m、漫溢带最大宽度3 m;III监测区无水淹情况、土壤含水量为22.8%。在2013年3月、2013年7月、2014年3月、2014年7月和2014年11月,分别对3个监测区9个样方中多枝桤柳幼苗种群的株高、冠幅、基径和密度以及0~150 cm土层土壤含水量进行了连续调查取样。同时,为监测各漫溢干扰下幼苗的光合生理状态,于2014年7月中旬植物生长旺季,对各监测区多枝桤柳幼苗叶绿素荧光参数日变化和叶绿素含量等指标进行了测定。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 叶绿素荧光数据的采集与处理 于2014年7月中旬分别在I、II和III3块监测区每个调查样方中随机选取20株生长状态相近且健康的多枝桤柳幼苗,于晴好的天气下,采用调制叶绿素荧光仪(JUNIOR PAM)野外实地测定叶绿素荧光数据。每日于8:00~20:00每隔4 h测定1次光适应下最大荧光值 F_m' 、初始荧光 F_o' 和实时荧光值 F' ,每个时段重复6次,并于采样当天凌晨4:00测量暗适应后叶片的 F_o 和 F_m 。潜在最大光化学量子效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(q_p)和非光化学淬灭系数(NPQ)等参数通过以下公式计算。

$$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$$

$$\Phi_{PSII} = (F_m' - F')/F_m'$$

$$NPQ = F_m/F_m' - 1$$

$$q_p = (F_m' - F')/(F_m' - F_o')$$

1.3.2 叶绿素含量和组织含水量的测定 于2014年7月中旬多枝桤柳幼苗叶绿素荧光参数测定的同时,采用随机取样法,对多枝桤柳幼苗的叶绿素和组织含水量进行测定。于10:00在I、II和III3块监测区每个调查样方中随机摘取若干健康的多枝桤柳幼苗叶片,分别称取剪碎的新鲜叶片0.15 g,放入15 mL的具塞试管中,加入丙酮-乙醇混合提取液(80%丙酮与无水乙醇的体积比为1:1),每块样地共有9个重复,标好记号置于避光的条件下浸提48 h,待剪碎的叶片变白,溶液呈绿色后摇匀,用紫外

可见分光光度计分别在波长663和645 nm下定OD值,计算叶绿素a和叶绿素b含量。再另取3 g新鲜叶片,浸入蒸馏水中数小时,使叶片吸水成饱和状态,称取叶片饱和重,再放入85℃干燥箱烘至恒重,称取干重,每块样地共有9个重复。叶片相对含水量=(叶片鲜重-叶片干重)/(叶片饱和重-叶片干重)。

1.3.3 比根长的测定 于2014年7月中旬分别在I、II和III3块监测区每个调查样方中随机选取3株多枝桤柳幼苗,对其采用挖掘法挖出整株根系,而且在挖掘的过程中按照0~10、10~20、20~40、40~60、60~90、90~120、120~150 cm的土层来进行。采用冲根器将根系冲洗干净后,用吸水纸吸干根系表面水分,并采用WINRDO根系分析系统测量不同土层的根系长度。根系经过分层测定后分别装入标记好的信封,置于80℃烘箱中烘干至恒重,用电子天平称其干重。由其根系长度与干重的比值得到不同土层根系的比根长。

1.3.4 土壤含水量的测定 土壤含水量的测定采用人工土钻分层取样法,分别在3块监测区每个调查样方中各钻取3个土壤剖面,每个剖面采集0~10、10~20、20~40、40~60、60~90、90~120、120~150 cm土层土样,每层3个重复,用烘干法(105℃)烘至恒重,称重后计算土壤含水量。

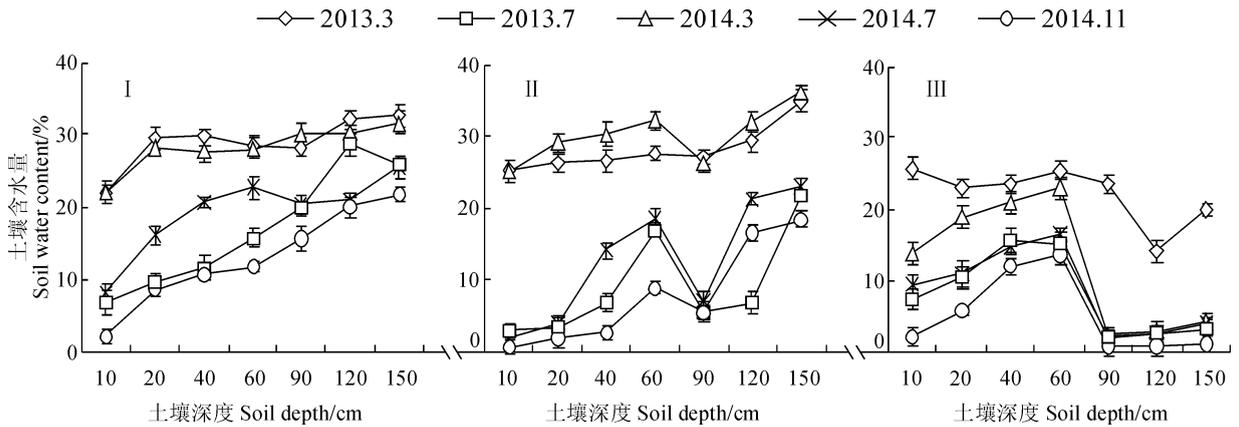
1.4 数据处理

所得数据均使用SPSS17.0软件进行统计分析,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和LSD多重比较对数据差异是否显著($P < 0.05$)进行比较分析,并应用Excel软件进行数据处理和制图。

2 结果与分析

2.1 输水漫溢下多枝桤柳立地土壤含水量的变化

实验期间第1次输水后至下次输水到来之前(2012年10月底至2013年7月底)及第2次输水后(2013年8月初至2014年11月),各监测区(I~III)0~150 cm土壤含水量均随着时间推移总体呈持续减少趋势;同时,I和II监测区土壤含水量随着土层深度的增加而呈逐渐增加的趋势,而III监测区60~150 cm层含水量则呈急剧降低的趋势(图1)。第1次和2次输水后,I和II2块监测区各土层平均土壤含水量在2013年3月份分别为29%和28.1%,在2014年3月份分别为28.3%和30.2%,且I、II区之间差异不显著($P > 0.05$),但两者均显著高于同期III监测区的22.1%、12.3%($P < 0.05$)。



I. 监测区水深 1 m, 漫溢带最大宽度 10 m; II. 监测区水深 0.15 m, 漫溢带最大宽度 3 m; III. 监测区无水淹情况, 土壤含水量为 22.8%;下同

图 1 不同监测区 0~150 cm 土壤含水量的变化(平均值±标准误)

I. The monitoring area at a water depth of 1 m, and flood plain with maximum width 10 m; II. The monitoring area at a water depth of 0.15 m, and flood plain with maximum width 10 m; III. The monitoring area without flooding water, the soil water content is 22.8%; The same as below

Fig. 1 The change of soil water content of 0~150 cm soil depth at different monitoring areas(mean±SE)

I 和 II 2 块监测区各土层平均土壤含水量在 2013 年 7 月份分别为 16.9% 和 9.1%, 分别比 III 监测区高出了 52.7% ($P < 0.05$) 和 12% ($P > 0.05$); 它们在 2014 年 7 月份分别为 19.2% 和 12.8%, 分别比 III 监测区高出了 55.7% ($P < 0.05$) 和 33.6% ($P > 0.05$); 而两者在 2014 年 11 月份分别为 12.9% 和 7.7%, 分别比 III 监测区高出了 59.7% ($P < 0.05$) 和 48.1% ($P > 0.05$)。但同期 I 和 II 2 块监测区间土层平均土壤含水量始终差异不显著 ($P > 0.05$)。

2.2 输水漫溢下多枝桤柳生长旺季幼苗比根长的变化

在多枝桤柳生长旺季(2014 年 7 月份), I 和 II 监测区 0~40 cm 土层内多枝桤柳幼苗的比根长显著高于 III 监测区 ($P < 0.05$), 且 I 监测区幼苗的比根长又显著高于 II 监测区的 ($P < 0.05$), 而 III 监测区 60 cm 土层以下幼苗的比根长随土层深度的增加而增大(图 2)。这表明 I 和 II 监测区幼苗的根系主要分布在 0~40 cm 的土层范围内, 而 III 监测区幼苗的根系主要分布在 60 cm 土层以下。而由图 1 可知, I 和 II 监测区 0~40 cm 深度范围内平均土壤含水量分别为 15% 和 6.6%, 而 III 监测区 60 cm 土层以下的平均土壤含水量仅为 2.8%, 故对 2014 年 7 月份 I、II 和 III 监测区幼苗生长起主要作用的平均土壤含水量分别为 15%、6.6% 和 2.8%, 其间差异显著 ($P < 0.05$), 基于此本研究主要对 2014 年 7 月份多枝桤柳幼苗的光合生理指标进行了监测。

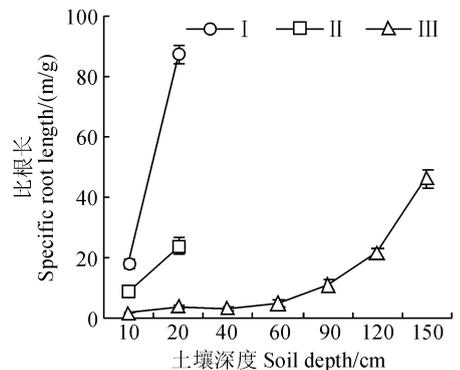
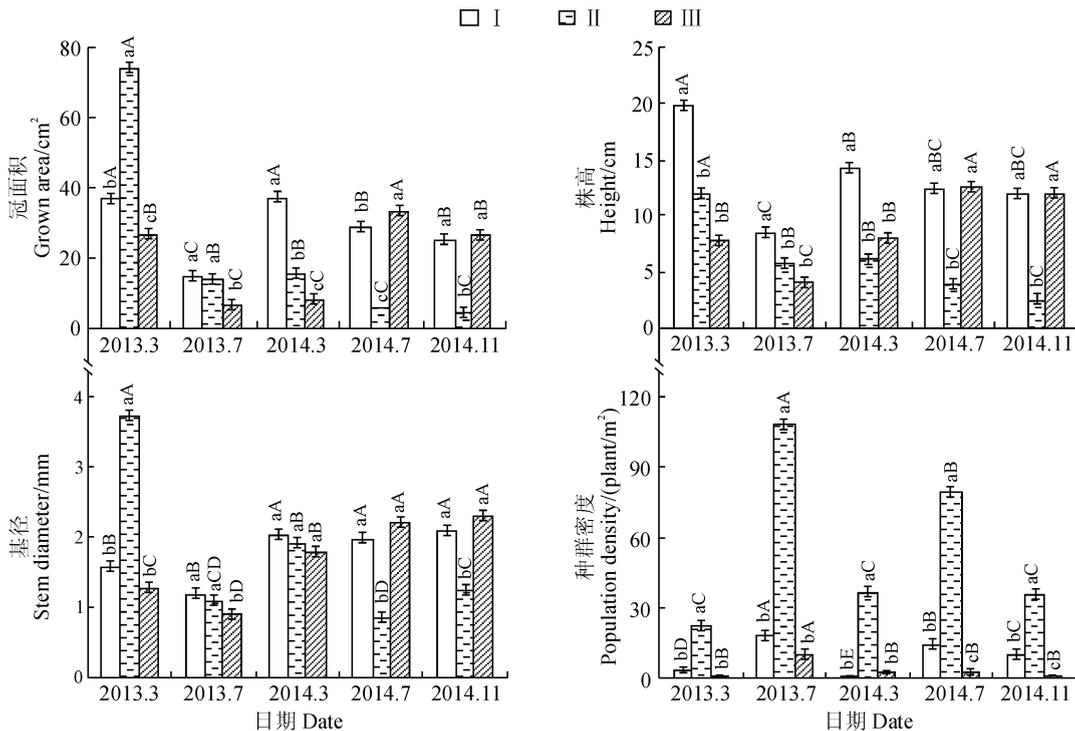


图 2 不同监测区 0~150 cm 多枝桤柳幼苗比根长的变化(平均值±标准误)

Fig. 2 The change of specific root length of *Tamarix ramosissima* seedlings of 0~150 cm soil depth at different monitoring areas(mean±SE)

2.3 输水漫溢对多枝桤柳幼苗生长及种群密度的影响

实验期输水漫溢后, I、II 和 III 监测区多枝桤柳幼苗种群密度在 2013 年 7 月要分别比 2013 年 3 份和 2014 年 3 月份显著高出 80.1%、78.9%、76.2% 和 96.9%、66.7%、72.7% ($P < 0.05$); I 和 II 监测区 2014 年 7 月份的种群密度又显著比 2014 年 3 月份高出了 96.1 和 54.4% ($P < 0.05$), 而 III 监测区 2014 年 7 月份的种群密度却比 2014 年 3 月份降低了 3.9%(图 3)。这表明 I 和 II 两监测区幼苗发生量基本呈现出春低夏高的波动态势, 而 III 监测区的幼苗种群密度在第 2 次输水漫溢后呈降低的趋势。



不同大写字母表示同一监测区不同日期间在 0.05 水平上的显著性差异,不同小写字母表示同期监测区间在 0.05 水平存在显著性差异

图 3 不同监测区多枝桤柳幼苗种群冠面积、株高、基径和种群密度动态变化(平均值±标准误)

Different capital letters represent significant difference between different dates of the same monitoring area at 0.05 level, while different normal letters indicate significant difference among different monitoring area within the same date at 0.05 level

Fig. 3 The dynamic change of crown area, height, stem diameter, population density of *T. ramosissima* seedlings at different monitoring areas(mean±SE)

I、II 和 III 监测区 2014 年 7 月到 2014 年 11 月幼苗种群密度下降的幅度明显低于从 2013 年 7 月到 2014 年 3 月份的下降幅度,这表明水淹是导致幼苗种群密度降低的主要因素。

同时,2 次输水漫溢后,2013 年和 2014 年 7 月份的 I 和 II 两监测区多枝桤柳幼苗的冠面积、株高和基径均比当年 3 月份低,且 2013 年 7 月幼苗的 3 个生长指标均低于次年 3 月的均值;而在第 2 次输水漫溢后,2014 年 7 月 I 监测区生长指标冠面积、株高和基径分别比 II 监测区显著高出 80.2%、67.3%和 57.4%($P < 0.05$)。III 监测区有所不同,2013 年 7 月份该区幼苗种群冠面积、株高和基径均分别低于 2013 年 3 月份和 2014 年 3 月份;但 2014 年 7 月份相应值均显著高于 2014 年 3 月份的值($P < 0.05$),同时也高于 I 和 II 监测区 2014 年 7 月份的值(图 3)。3 个生长指标比较,I、II 和 III 3 个监测区由 2014 年 7 月到 2014 年 11 月份多枝桤柳幼苗冠面积和株高呈下降趋势,而其基径则呈上升趋势。上述分析表明,I 和 II 监测区的水过程较强,使多枝桤柳幼苗种群得到较大更新,但随后死亡较多;III 监测区条件虽不利于幼苗种群的更新,却使仅存

的幼苗稳定生长。

2.4 输水漫溢对多枝桤柳生长旺季幼苗叶绿素含量及叶片相对含水量的影响

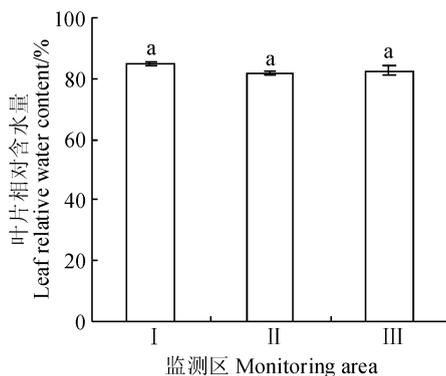
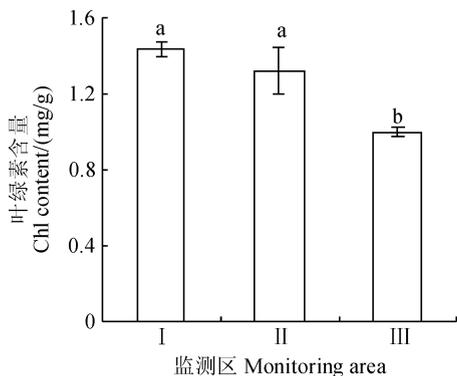
叶绿素是截获光能的主要色素,其衰减是植物在逆境条件下的一种反应,而植物组织相对含水量是反映植物水分状况的重要参数。由图 4 可知,III 监测区多枝桤柳幼苗叶绿素含量最低(0.74 mg/g),分别比 I 和 II 监测区显著降低 48.3%和 43.9%($P < 0.05$),而 I 监测区多枝桤柳幼苗叶绿素含量虽比 II 监测区的高,但差异不显著($P > 0.05$);同时,从 I 区、II 区到 III 区,随着输水漫溢量的变弱,多枝桤柳幼苗叶片相对含水量呈先降低后增加的趋势,其值分别是 85.2%、81.7%和 82.6%,而其间差异不显著($P > 0.05$)。以上分析表明输水漫溢量最弱的 III 监测区多枝桤柳幼苗水分状况仍处于良好的状态,但该区水分条件已不利于多枝桤柳幼苗叶绿素含量的积累,从而可能影响到光合作用的效率。

2.5 输水漫溢对多枝桤柳生长旺季幼苗叶绿素荧光参数的影响

自 8:00 开始,随着光合有效辐射(PAR)和气温(T)的上升,各监测区多枝桤柳幼苗叶绿体内 PS

Ⅱ反应中心开放程度均快速降低,实际光化学量子产量(Φ_{PSII})呈显著下降的趋势,下降的幅度表现为Ⅲ>Ⅱ>Ⅰ,并在12:00~16:00时降至最低,之后随着PAR和T的下降而呈显著上升的趋势(图5)。另外,整个光合作用过程中,在12:00~16:00的高光强时段,各监测区间幼苗 Φ_{PSII} 整体差异显著($P <$

0.05),其中Ⅲ监测区幼苗 Φ_{PSII} 均值显著较低;而在8:00和20:00的中低光强下,各监测区幼苗 Φ_{PSII} 差异不显著($P > 0.05$)。这表明Ⅲ监测区多枝桉柳幼苗的PSⅡ光化学效率虽较低,但随着PAR和T下降而得到了完全的恢复,其光合机构的光合活性在强光和高温下只是受到了暂时的抑制。



不同小写字母表示不同监测区间0.05水平上的差异显著;下同

图4 不同监测区多枝桉柳幼苗的叶绿素和叶片相对含水量(平均值±标准误)

Different normal letters represent significant difference between different monitoring areas at 0.05 level; The same as below

Fig. 4 The chlorophyll content and leaf relative water content of *T. ramosissima* seedlings at different monitoring areas(mean±SE)

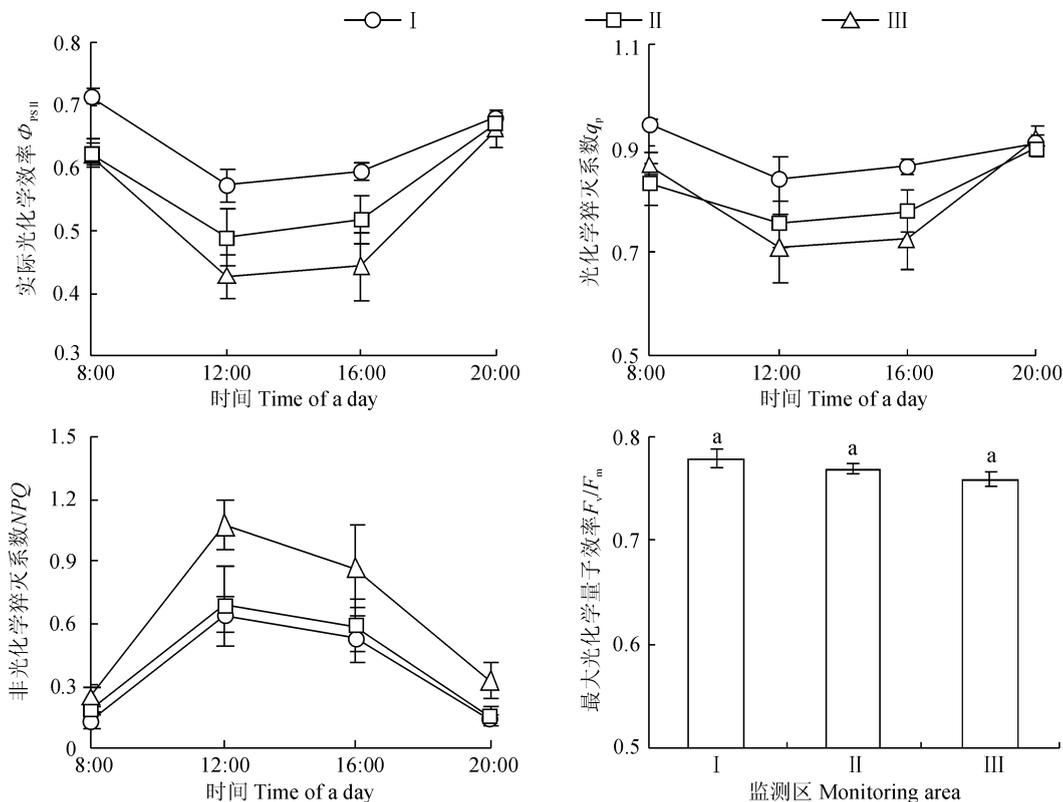


图5 不同监测区多枝桉柳幼苗叶绿素荧光参数日变化和PSⅡ潜在最大光化学量子效率(平均值±标准误)

Fig. 5 Diurnal variation of chlorophyll fluorescence parameters and maximum photochemical efficiencies of *T. ramosissima* seedlings at different monitoring areas(mean±SE)

同时,各监测区多枝桤柳幼苗的光化学猝灭(q_p)日变化趋势与 Φ_{PSII} 较为一致(图5),在12:00~16:00高光强时段,各监测区间幼苗的 q_p 值差异显著($P<0.05$),并表现为 $I>II>III$,而在8:00和20:00中低光强时段,各监测区间幼苗的 q_p 值较接近。而各监测区幼苗非光化学猝灭(NPQ)的变化趋势与 q_p 的相反(图5)。随着 PAR 和 T 的变化,各监测区幼苗 NPQ 呈先上升后稳定再下降的趋势,并以III监测区变化幅度最大。一天内,III监测区多枝桤柳幼苗的 NPQ 值整体上显著高于I和II监测区($P<0.05$),平均增幅分别为43.6%和36.6%,且仅在12:00~16:00高光强时段,III监测区多枝桤柳幼苗的 NPQ 值就分别比I和II监测区高出40.5%和34.8%。可见,与I和II监测区相比,III监测区水分状态虽不利于多枝桤柳幼苗PSII反应中心开放部分比例的提高,但在高光照下能将叶片吸收的光能较多地分配到热耗散,从而进行有效的光保护,体现了幼苗对高温的适应能力。

另外,当植物处于非逆境条件时,其PSII最大光化学量子效率(F_v/F_m)值一般为0.75~0.85,不受物种和生长条件的影响,而在胁迫生长条件下该值会显著降低^[13-15]。图5显示,各监测区多枝桤柳幼苗 F_v/F_m 差异均不显著,I和II监测区多枝桤柳幼苗 F_v/F_m 值分别比III监测区(0.759)仅高出2.6%和1.3%($P>0.05$)。这表明III监测区多枝桤柳幼苗PSII光合活性虽受到一定程度的抑制,但总体仍处于较为适宜的状态。

3 讨论

干旱区河水漫溢是河流生态系统的—个重要的环境干扰因子,河水漫溢后形成的河漫滩是河岸林实生苗补充的最佳场所,而漫溢的时间和强度以及漫溢后各种复杂土壤含水量所产生的滞后效应对河岸林实生苗更新和光合生长产生一定的影响^[16,12,4,17]。

种群密度是种群结构的基本要素,是种群数量特征的一个—个重要指标,通过测定密度可获知种群的动态^[18]。植物的冠面积、株高和基径等形态特征是指示植物生长状态对生境响应的重要指标^[9,19]。本研究中,输水漫溢后I和II2个监测点的多枝桤柳幼苗种群密度从3月份到当年的7月份均明显增加,而多枝桤柳幼苗种群冠面积、株高和基径等生长指标则均呈降低的趋势。种群密度增加主要是因为2次输水漫溢均给多枝桤柳种子的萌发提供了良好

的水分条件,从而在河漫滩处萌生了大量的实生幼苗,这与赵振勇等研究—致^[12];种群冠面积、株高和基径等生长指标降低可能是因为3月份的调查中,部分较大幼苗地上部分虽存在,但根系却因长期水淹缺氧已经死亡,但仍统计在内,故使3月份的生长指标值偏高^[12,20]。从2013年7月到2014年3月,I、II和III3块监测区多枝桤柳幼苗种群密度出现大幅降低趋势,而幼苗种群冠面积、株高和基径均表现出不同程度增加,这可能是因为输水漫溢水淹时间从2013年8月持续到当年11月,甚至更长,导致大量较小幼苗因漫溢水淹缺少光照而大量死亡^[21,22],而部分个体较大的幼苗存活下来,使幼苗种群地上形态指标偏大。此外,III监测区多枝桤柳幼苗种群密度在2014年3月至7月则呈不显著的降低趋势,而种群生长指标则呈显著增加的趋势,这主要是因为第2次漫溢后2014年3月份该区0~10cm表层土壤含水量仅为13.8%,从而不适合多枝桤柳种子的萌发和幼苗的定居^[23],导致7月份新生幼苗占比较少,大部分幼苗稳定生长,生长指标值随之增加。

叶绿素是植物在光合作用过程中进行光能吸收和传递的重要功能物质,其衰减是植物在逆境条件下的一种反应。已有研究表明叶绿素含量随着水分胁迫的加重而减少^[24],本研究结果与之—致。本研究中,III监测区多枝桤柳幼苗叶绿素含量均明显比I和II监测区低,这主要是因为I和II监测区多枝桤柳幼苗是新萌生的,其根系多分布在深度约40cm的土层范围内,且0~40cm土壤平均含水量较高,但III监测区多枝桤柳幼苗根系多分布在60cm土层以下,且III监测区60cm以下土壤平均含水量仅为2.8%,故在水分缺乏条件下,叶绿素合成受阻而分解加快,导致叶绿素含量下降。植物叶片相对含水量在一定程度上能够反映组织的抗脱水能力,较高的相对水分含量是植物对干旱的适应性选择^[25,26]。本研究中,随着输水漫溢量逐渐变弱,多枝桤柳幼苗的相对含水量呈先降低后增加的趋势,这与杨鑫光等的研究—致^[27]。这表明漫溢水分补给量最弱的III监测区,多枝桤柳幼苗可通过调节自身叶片的水分状况来适应干旱胁迫,表现出较强的抗脱水能力。

干旱胁迫常常会使植物的PSII光能捕获效率和电子传递速率发生显著降低,而强光合有效辐射常常会与环境胁迫相互叠加而加重彼此胁迫程度^[28]。本研究中,随着 PAR 的持续增加,以及输水

漫溢量的逐渐减弱,各监测区多枝桤柳幼苗 Φ_{PSII} 、 q_p 、 F_v/F_m 呈降低的趋势,而 NPQ 则呈增加的趋势,但 F_v/F_m 值均处于一个相对适宜的水平(0.75~0.85),这与朱成刚等的研究结果一致^[29]。这说明漫溢量较弱处多枝桤柳幼苗光能捕获效率与光化学反应能量虽较低,但其热耗散能力强,进而可以缓解光能过剩带来的损伤,实现光保护,从而使其 PS II 反应中心避免发生不可逆的损伤。

综上所述,连续较大强度的输水漫溢虽能够使

漫溢区多枝桤柳幼苗种群在很大程度上得到更新,但同时也导致了大量幼苗的受淹死亡,故在这种连续的输水状态下,多枝桤柳种群总是处于幼苗期,而不能稳定生长。因此,在实践中建议塔里木河下游生态输水采取强弱交替的方式进行,即在 1 次强输水漫溢促进种群更新的基础上,随后进行 1 次较弱的输水漫溢,以补充之前更新的幼苗生长所需的水分使其稳定生长,从而使幼苗种群规模持续扩大。

参考文献:

- [1] CHEN Y N, PANG Z, CHEN Y P, *et al.* Response of riparian vegetation to water-table changes in the lower reaches of Tarim River, Xinjiang Uygur, China [J]. *Hydrogeology Journal*, 2008, **16**(7): 1 371-1 379.
- [2] VALETT H M, BAKER M, MORRICE J A, *et al.* Biogeochemical and metabolic responses to the flood pulse in a semi-arid floodplain[J]. *Ecology*, 2005, **86**(1): 220-234.
- [3] 白元,徐海量,赵新风,等.河水漫溢对胡杨(*Populus euphratica*)分布格局的影响[J].中国沙漠,2013, **33**(5): 1 356-1 362.
- BAI Y, XU H L, ZHAO X F, *et al.* Influence of river flooding on the distribution pattern of *Populus euphratica* in the lower reaches of the Tarim River[J]. *Journal of Desert Research*, 2013, **33**(5): 1 356-1 362.
- [4] 徐海量,叶茂,李吉玫,等.河水漫溢对荒漠河岸林植物群落生态特征的影响[J].生态学报,2007, **27**(12): 4 990-4 998.
- XU H L, YE M, LI J M, *et al.* The influence of the river flooding disturbance on the native vegetation restoration in the lower reaches of Tarim River[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(12): 4 990-4 998.
- [5] BUSCH D E, SMITH S D. Effects of fire on water and salinity relations of riparian woody taxa[J]. *Oecologia*, 1993, **94**: 186-194.
- [6] HAO X M, LI W H, HUANG X, *et al.* Assessment of the groundwater threshold of desert riparian forest vegetation along the middle and lower reaches of the Tarim River, China [J]. *Hydrological Processes*, 2010, **24**: 178-186.
- [7] 蒋高明.植物生理生态学[M].北京:高等教育出版社,2004: 137.
- [8] 曾凡江,郭海峰,刘波,等.多枝桤柳和疏叶骆驼刺幼苗生物量分配及根系分布特征[J].干旱区地理,2010, **33**(1): 59-64.
- ZENG F J, GUO H F, LIU P, *et al.* Characteristics of biomass allocation and root distribution of *Tamarix ramosissima* Ledeb. and *Alhagi sparsifolia* Shap. seedlings [J]. *Arid Land Geography*, 2010, **33**(1): 59-64.
- [9] 马晓东,王明慧,李卫红,等.极端干旱区多枝桤柳幼苗对人工水分干扰的形态及生理响应[J].生态学报,2013, **33**(19): 6 081-6 087.
- MA X D, WANG M H, LI W H, *et al.* The morphological and physiological responses of *Tamarix ramosissima* seedling to different irrigation methods in the extremely arid area[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(19): 6 081-6 087.
- [10] 单立山,张希明,柴仲平,等.多枝桤柳幼苗根系分布对灌溉量的响应[J].干旱区研究,2007, **24**(2): 213-218.
- SHAN L S, ZHANG X M, CHAI Z P, *et al.* Response of the distribution of roots of *Tamarix ramosissima* seedlings to irrigation with different volumes[J]. *Arid Zone Research*, 2007, **24**(2): 213-218.
- [11] 赵峰侠,尹林克.荒漠内陆河岸胡杨和多枝桤柳幼苗种群空间分布格局及种间关联性[J].生态学杂志,2007, **26**(7): 972-977.
- ZHAO F X, YIN L K. Spatial distribution pattern and interspecific association of *Populus euphratica* and *Tamarix ramosissima* seedlings populations along desert inland river [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, **26**(7): 972-977.
- [12] 赵振勇,张科,卢磊,等.塔里木河中游洪水漫溢区荒漠河岸林实生苗更新[J].生态学报,2011, **31**(12): 3 322-3 329.
- ZHAO Z Y, ZHANG K, LU L, *et al.* Seedling recruitment in desert riparian forest following river flooding in the middle reaches of the Tarim River[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(12): 3 322-3 329.
- [13] 张守仁.叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J].植物学通报,1999, **16**(4): 444-448.
- ZHANG S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, **16**(4): 444-448.
- [14] 何炎红,郭连生,田有亮.白刺叶不同水分状况下光合速率及其叶绿素荧光特性的研究[J].西北植物学报,2005, **25**(11): 88-95.
- HE Y H, GUO L S, TIAN Y L. Photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence of *Nitraria tangutorum* at different leaf water potentials[J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia*

- Sinica, 2005, **25**(11): 88-95.
- [15] KRAMER D M, JOHNSON G, KIIRATS O, *et al.* New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes[J]. *Photosynthesis Research*, 2004, **79**(2): 209-218.
- [16] VALETT H M, BAKER M, MORRICE J A, *et al.* Biogeochemical and metabolic responses to the flood pulse in a semi-arid floodplain[J]. *Ecology*, 2005, **86**(1): 220-234.
- [17] 王 鹏, 赵成义, 李 君. 地下水埋深及矿化度对多枝柽柳幼苗光合特征及生长的影响[J]. 水土保持通报, 2012, **32**(2): 84-89.
- WANG P, ZHAO C Y, LI J. Effects of groundwater depth and mineralization degree on photosynthesis and growth of *Tamarix ramosissima* seedlings[J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2012, **32**(2): 84-89.
- [18] 倪红伟, 高玉慧, 高亦珂, 等. 三江平原不同群落类型小叶章种群密度季节动态比较[J]. 东北林业大学学报, 1999, **20**(1): 40-42.
- NI H W, GAO Y H, GAO Y K, *et al.* Dynamic comparison of population density between different *Deyeuxia angustifolia* communities in Sanjiang Plain[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 1999, **20**(1): 40-42.
- [19] 魏 疆, 张希明, 马文东, 等. 甘蒙柽柳幼苗生长动态及其对沙漠腹地生境条件的适应策略[J]. 干旱区地理, 2007, **30**(5): 666-673.
- WEI J, ZHANG X M, MA W D, *et al.* Seedling growth dynamics of *Tamarix austromongolica* and its acclimation strategy in hinterland of desert[J]. *Arid Land Geography*, 2007, **30**(5): 666-673.
- [20] 赵可夫. 植物对水涝胁迫的适应[J]. 生物学通报, 2003, **38**(12): 11-14.
- ZHAO K F. Plants adaptation to waterlogging stress[J]. *Bulletin of Biology*, 2003, **38**(12): 11-14.
- [21] 陈家宽, 陈中义. 不同生境内濒危植物长喙毛茛泽泻种群数量动态比较[J]. 植物生态学报, 1999, **23**(1): 9-14.
- CHEN J K, CHEN ZH Y. Population dynamics of *Ranalisma rostratum*, an endangered species growing in different habitats[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 1999, **23**(1): 9-14.
- [22] 曹秋玉. 北固山湿地芦苇和藨草种群的生长规律及其生态功能的研究[D]. 江苏镇江: 江苏大学, 2006.
- [23] 徐海量, 叶 茂, 李吉枚, 等. 不同水分供应对塔里木河下游土壤种子库种子萌发的影响[J]. 干旱区地理, 2008, **31**(5): 650-658.
- XU H L, YE M, LI J M, *et al.* Effect of different water treatments on the germination of soil seed bank at lower reaches of Tarim River[J]. *Arid Land Geography*, 2008, **31**(5): 650-658.
- [24] 孙 龙, 彭祚登, 王 冲, 等. 干旱胁迫对两种沙地灌木能源树种光合特性的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2014, **38**(2): 99-104.
- SUN L, PENG Z D, WANG C, *et al.* Effect of drought stress on photosynthetic characteristics of two energy resource sandy shrubs[J]. *Journal of Nanjing Forestry University*, 2014, **38**(2): 99-104.
- [25] 李雪华, 蒋德明, 阿拉木萨, 等. 科尔沁沙地4种植物抗旱性的比较研究[J]. 应用生态学报, 2002, **13**(11): 1 385-1 388.
- LI X H, JIANG D M, ALAMUSA, *et al.* A comparative study on drought-resistance of four plant species in Kerqin sandy land[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, **13**(11): 1 385-1 388.
- [26] 李向义, THOMAS F M, FOETZKI A, 等. 自然状况下头状沙拐枣对水分条件变化的响应[J]. 植物生态学报, 2003, **27**(4): 516-521.
- LI X Y, THOMAS F M, FOETZKI A, *et al.* The responses of *Calligonum caput-medusae* to changes of water conditions under natural environment[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2003, **27**(4): 516-521.
- [27] 杨鑫光, 傅 华, 李晓东. 干旱胁迫对霸王水分生理特征及细胞膜透性的影响[J]. 西北植物学报, 2009, **29**(10): 2 076-2 083.
- YANG X G, FU H, LI X D. Water physiological characteristics and membrane permeability in the leaves of *Zygophyllum xanthoxylum* under drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2009, **29**(10): 2 076-2 083.
- [28] REMORINI D, MELGAR J C, GUIDI L, *et al.* Interaction effects of root-zone salinity and solar irradiance on the physiology and biochemistry of *Olea europaea*[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, **65**(2/3): 210-219.
- [29] 朱成刚, 李卫红, 马建新, 等. 塔里木河下游地下水位对柽柳叶绿素荧光特性的影响[J]. 应用生态学报, 2010, **21**(7): 1 689-1 696.
- ZHU CH G, LI W H, MA J X, *et al.* Effects of groundwater level on chlorophyll fluorescence characteristics of *Tamarix hispida* in lower reaches of Tarim River[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, **21**(7): 1 689-1 696.

(编辑: 裴阿卫)