

- 宁夏大学优秀学术著作出版基金资助
- 宁夏大学草学一流学科建设项目资助

荒漠草原优势植物 水分利用策略与干旱适应机制

胡海英◎著



黄河出版传媒集团
宁夏人民出版社

荒漠草原优势植物 水分利用策略与干旱适应机制

胡海英◎著



黄河出版传媒集团
宁夏人民出版社

荒漠草原优势植物 水分利用策略与干旱适应机制

胡海英◎著



黄河出版传媒集团
宁夏人民出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

荒漠草原优势植物水分利用策略与干旱适应机制 /
胡海英著. -- 银川: 宁夏人民出版社, 2021.5
ISBN 978-7-227-07462-5

I. ①荒… II. ①胡… III. ①荒漠-植物-水分胁迫
-响应-研究 IV. ①Q945.78

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2021) 第 084916 号

荒漠草原优势植物水分利用策略与干旱适应机制 胡海英 著

责任编辑 杨敏媛
责任校对 陈 晶
封面设计 沈家菡
责任印制 马 丽



黄河出版传媒集团
宁夏人民出版社

出版发行

出版人 薛文斌
地 址 宁夏银川市北京东路 139 号出版大厦 (750001)
网 址 <http://www.yrpubm.com>
网上书店 <http://www.hh-book.com>
电子信箱 nxrmcbs@126.com
邮购电话 0951-5052104 5052106
经 销 全国新华书店
印刷装订 宁夏银报智能印刷科技有限公司
印刷委托书号 (宁) 0020621

开本 787 mm × 1092 mm 1/16
印张 16.25
字数 220 千字
版次 2021 年 6 月第 1 版
印次 2021 年 6 月第 1 次印刷
书号 ISBN 978-7-227-07462-5
定价 48.00 元

版权所有 侵权必究

受宁夏大学草学一流学科建设项目（NXYLXK2017A01）和 2020 年度优秀学术著作出版基金资助，本研究得以出版，在此，谨向所有关心、支持、帮助、资助本项工作及本书出版的单位和专家表示诚挚的谢意。

目录

CONTENTS

1 绪 论

1.1 研究背景与意义	001
1.2 国内外研究概况	004
1.2.1 植物水分利用来源与氢氧稳定同位素技术.....	004
1.2.2 植物水分利用效率与碳稳定同位素组成.....	008
1.2.3 荒漠草原植物干旱适应的生理生态学研究进展.....	014
1.3 研究目标	020
1.4 研究内容	021
1.4.1 不同降水期群落植被组成特征与优势植物水分利用 来源的研究	021
1.4.2 不同降水期优势植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值特征与水分利用 关系的研究	021
1.4.3 干旱胁迫对优势植物器官生物量分配与营养元素 分布的影响	021
1.4.4 干旱胁迫对优势植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值与水分生理特征的影响 ...	022
1.4.5 干旱胁迫对优势植物叶片光合生理参数及超微 结构的影响	022
1.5 研究方法	022
1.5.1 稳定同位素技术.....	023

1.5.2	光合生理参数测试技术·····	023
1.5.3	电镜技术·····	023
1.6	技术路线·····	024
2	荒漠草原三种典型群落土壤与植被特征分析	
2.1	材料与方法·····	025
2.1.1	研究区概况·····	025
2.1.2	样地设置·····	026
2.1.3	气候和土壤调查·····	027
2.1.4	植被调查·····	028
2.1.5	数据统计与分析·····	028
2.2	结果与分析·····	029
2.2.1	研究区气候特征·····	029
2.2.2	试验样地的土壤结构与物理特征·····	030
2.2.3	群落物种重要值与组成特征·····	032
2.2.4	群落物种 α 多样性变化特征·····	038
2.2.5	群落物种 β 多样性变化特征·····	038
2.3	讨论·····	040
2.4	小结·····	043
3	荒漠草原土壤水分的氢氧同位素特征与优势植物水分利用来源的研究	
3.1	材料与方法·····	045
3.1.1	研究区概况·····	045

3.1.2	样品采集	045
3.1.3	样品测试	046
3.1.4	数据统计与分析	047
3.2	结果与分析	048
3.2.1	降水分布与季节变化	048
3.2.2	不同水源的氢氧稳定同位素组成特征	048
3.2.3	植物茎秆水的 $\delta^{18}\text{O}$ 和 $\delta^2\text{H}$ 值组成特征	051
3.2.4	不同群落不同土壤剖面含水量及水分氢氧同位素组成的季节变化	052
3.2.5	优势植物水分利用来源的直观分析	055
3.2.6	不同植物利用水源比例及其贡献率	058
3.3	讨论	058
3.3.1	降水、土壤水分含量的季节变化	058
3.3.2	不同水源的氢氧稳定同位素特征	059
3.3.3	植物茎秆水 $\delta^{18}\text{O}$ 和 $\delta^2\text{H}$ 值特征与水分利用来源	061
3.3.4	优势植物水分利用模式的时空差异	063
3.4	小结	065
4	荒漠草原优势植物碳稳定同位素组成与水分利用关系	
4.1	材料与方法	067
4.1.1	研究区概况	067
4.1.2	样品采集与测试项目	068
4.1.3	统计分析	070

4.2	结果与分析	071
4.2.1	研究期间降水分布与温度变化	071
4.2.2	不同降水期植物群落土壤含水量的变化	072
4.2.3	不同降水期优势植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值与水分利用效率的变化	074
4.2.4	不同降水期优势植物叶片 RWC 的变化	078
4.2.5	不同降水期优势植物脯氨酸含量的变化	080
4.2.6	不同降水期优势植物光合生理参数的变化	081
4.2.7	不同降水期优势植物 N、P、K、Na 元素含量的变化	082
4.2.8	土壤含水量、植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值、RWC、脯氨酸含量及 光合参数之间的相关性	084
4.2.9	不同降水量对优势植物生理指标影响的主成分分析	086
4.3	讨论	095
4.3.1	土壤水分含量在不同降水期的分布与变化	095
4.3.2	优势植物在不同降水期的 $\delta^{13}\text{C}$ 值组成特征与水分 利用策略	095
4.3.3	优势植物对不同降水期土壤水分变化的生理响应	097
4.3.4	优势植物对不同降水期土壤水分变化的适应策略	099
4.4	小结	101
5	干旱胁迫对优势植物的生物量分配与营养元素含量分布的影响	
5.1	材料与方法	104
5.1.1	种子采集与育苗	104
5.1.2	土壤处理与理化性质测试	104
5.1.3	试验设计	106

5.1.4	测试项目	107
5.1.5	数据统计与分析	107
5.2	结果与分析	108
5.2.1	干旱胁迫处理对不同植物生长特性的影响	108
5.2.2	干旱胁迫处理下优势植物的生物量分配特征	111
5.2.3	干旱胁迫处理下植物地上部与地下部生物量之间的 生长关系	116
5.2.4	干旱胁迫处理对优势植物各器官 N、P、K 元素含量 分布的影响	121
5.2.5	植物各器官生物量分配与营养元素含量分布的 相关性分析	130
5.3	讨论	135
5.3.1	干旱胁迫对不同植物生物量分配的影响	135
5.3.2	干旱胁迫对优势植物不同器官营养元素积累与 分布的影响	137
5.3.3	不同植物器官营养元素分布与生物量分配的相关性	139
5.4	小结	141

6 干旱胁迫对优势植物碳稳定同位素组成与叶片水分生理特征的影响

6.1	材料与方法	143
6.1.1	试验设计	143
6.1.2	测试项目	143
6.1.3	数据统计与分析	144

6.2	结果与分析	145
6.2.1	干旱胁迫对不同植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值与同位素分辨率 ($\Delta^{13}\text{C}$) 的影响	145
6.2.2	干旱胁迫对不同植物 WUE 的影响	150
6.2.3	干旱胁迫对不同植物叶片水势的影响	152
6.2.4	干旱胁迫对不同植物 RWC 和 LWC 的影响	152
6.2.5	干旱胁迫对不同植物脯氨酸含量的影响	153
6.2.6	植物不同器官 $\delta^{13}\text{C}$ 值与相关生理指标的相关性分析	156
6.2.7	干旱胁迫对植物不同器官生物量、 $\delta^{13}\text{C}$ 值及营养 元素含量影响的主成分分析	158
6.3	讨论	161
6.3.1	植物不同器官的 $\delta^{13}\text{C}$ 值组成与 WUE 对干旱胁迫的 响应	161
6.3.2	不同植物水分生理特征对干旱胁迫的响应	165
6.3.3	不同植物对干旱胁迫响应的水分利用机制	166
6.4	小结	168
7	干旱胁迫对优势植物光合性能相关指标的影响	
7.1	材料与方法	171
7.1.1	试验设计	171
7.1.2	测试项目	171
7.1.3	数据统计与分析	173
7.2	结果与分析	173
7.2.1	干旱胁迫对不同植物叶绿素荧光参数的影响	173

7.2.2 干旱胁迫对不同植物叶绿素各组分及类胡萝卜素含量的影响	179
7.2.3 干旱胁迫对不同植物气体交换参数的影响.....	182
7.2.4 干旱胁迫对不同植物叶片超微结构的影响.....	187
7.2.5 植物光合与叶绿素荧光参数之间的相关性分析.....	203
7.2.6 干旱胁迫对植物光合等叶片功能性状影响的主成分分析	209
7.3 讨 论.....	212
7.3.1 不同优势植物的叶绿素荧光动力学参数对干旱胁迫的敏感性	212
7.3.2 不同优势植物的光合生理特性对干旱胁迫的响应 ...	214
7.3.3 不同优势植物叶肉细胞重要细胞器超微结构对干旱胁迫的响应	216
7.3.4 不同优势植物在干旱胁迫下的气孔调节机制.....	219
7.3.5 不同优势植物的干旱适应机制.....	221
7.4 小 结.....	224
参考文献	225

1 绪 论

1.1 研究背景与意义

世界上最干旱的草原类型就是荒漠草原，它处于草原与荒漠的过渡带上，在我国主要位于西北干旱区，占全国草地面积的 77.6%（李瑞等，2006）。荒漠草原生态系统不仅是西北干旱区重要的自然资源和生态屏障，也是影响农牧民生产、生活和社会经济发展的重要因素，是一种典型的生态敏感类型（刘国彬等，2016）。由于长期处于干旱、半干旱地区，不利的环境条件如强光、极端温度、盐渍化、水分亏缺和气候干燥等常常对荒漠草原植物的正常生命活动产生威胁和伤害，其中水分亏缺是影响荒漠草原植物生长发育的关键因素（赵平，2003）。IPCC 报告与气候模型预测，中国 21 世纪与降水有关的事件更趋于极端化，干旱可能加重，灌丛和荒漠草原将是受影响最为严重的生态系统类型（刘永强，2016）。那么，在此环境中长期生存的植物如何调整和改变自身生理生态特征来适应日益严重的胁迫，仍然是生态学及农业育种科学界广泛关注的热点问题。

荒漠草原群落植被影响着水分在土层中的分布及地表的蒸散状况，

使土壤有效水向浅层分配。而不同来源水分在土壤不同深度的分配及入渗深度，又反过来决定着地表植被的生活型，从而影响地表植被的建群种、优势种及草原的演替方向（胡小文等，2004；赵平，2003）。由于不同生活型或处于不同生长期的植物具有不同类型根系及分布深度不同，致使其吸收利用水源在土壤中的分布也不尽相同。因此，这种植物对水源利用的分化现象必然会影响特定地区植物种的自然分布格局，继而影响生态系统的水量平衡。植物水分利用效率（WUE）是研究土壤—植物—大气循环体中水分关系的重要指标，可以反映植物有效利用水分能力和植物对环境变化的适应策略（张正斌，2000）。尤其在干旱荒漠草原区，适应能力强的物种势必会以高的水分利用效率来增强其对有限水资源利用的竞争力和生存能力，从而改变植被分布格局以及群落结构（曹生奎等，2009；Bacelar *et al.*, 2012）。而且，近几年，随着世界范围内水资源危机的加剧，WUE已成为干旱、半干旱地区退化植被恢复与重建、生态系统水资源管理的关键问题之一（胡小文等，2004）。通过植物水分利用关系研究，既能为植被恢复的物种选择、建植管理等提供实践应用支持，也可为生态重建系统的水量平衡提供思路。比较而言，从干旱区植被恢复角度对植物WUE的研究还是滞后于农作物（胡化广等，2013）。

宁夏东部干旱带是我国“两屏三带”生态安全体系建设的关键区域，其生态系统极端脆弱，天然草地占全区国土总面积的47.2%，而其中荒漠草原为主体类型，占全区草地总面积的59.06%，是宁夏重要的生态屏障和牧业基地。荒漠草原区的植被对防治荒漠化、维护生态稳定具有决定性作用。在宁夏荒漠草原自然恢复草地中，基本由旱生禾草组成并混生大量小半灌木，目前主要有蒙古冰草（*Agropyron mongolicum*

Keng)、甘草 (*Glycyrrhiza uralensis*)、短花针茅 (*Stipa breviflora*)、牛枝子 (*Lespedeza potaninii*)、百草 (*Pennisetum centrasiaticum*) 等天然植物群落 (陶利波等, 2018), 其建群种和优势种主要是一些多年生草本植物, 其中短花针茅、蒙古冰草、甘草、牛枝子等不仅是该地区典型地带性植物, 而且属于优良牧草, 在荒漠草原退化与生态恢复的研究与实践中发挥着非常重要的生态和经济作用 (李学斌等, 2015; 吕世杰等, 2014)。这些优势植物种在这种干旱贫瘠的生态环境下形成了对抗干旱、低温等不良环境因素的强大适应能力, 其生产力与水分有效利用紧密相关。由于群落优势植物是主要的水分利用者和消耗者, 对土壤水分的利用方式不同, 会直接影响土壤理化性质, 进而对群落植被生长演替和生态系统稳定产生影响。一般情况下, 通过自然恢复的天然草地能够自我调节和维持土壤的水分平衡, 由于消耗水分相对较少, 其土壤含水量高于灌木林草地 (宋乃平等, 2014)。而且在天然草地中 80% 以上为旱生多年生草本植物, 会大量消耗土壤中上层水分, 在降水缺乏的季节, 这些植物的根系分布深度具有加深趋势, 使表层土壤水分含量高于深层, 所以, 天然草地对土壤表层水分的蓄积能力高于人工灌木地 (程积民等, 2011; 卞莹莹等, 2015)。但是, 针对这些多年生优势草本植物如何利用水分、利用哪些水分去获得生存, 不同优势植物是否具有其特有的水分利用策略, 如何以此来适应干旱环境变化等科学问题还未见相关系统研究。

近些年在荒漠草原植被、群落、个体等不同层次都开展了大量研究, 特别在植物繁殖对策及植被的放牧演替、植被生产力等方面的研究有较快进展 (许冬梅等, 2010, 2011; 秦建蓉等, 2015; 李潮等, 2014; 吕世杰等, 2014)。利用稳定同位素技术开展荒漠草原植物水分

利用关系的研究主要集中在乔木和灌木方面 (Fu *et al.*, 2014; Huang *et al.*, 2015; 王艳莉等, 2017), 然而, 针对荒漠草原多年生草本植物的水分来源、水分利用效率与抗旱性结合研究的案例较少。因此, 有必要系统探讨这些多年生优势草本植物的水分利用对策及其干旱适应机制, 为荒漠草原地区植被恢复中高效用水型和抗旱节水型种质资源的筛选、牧草育种及栽培管理等提供科学依据。

1.2 国内外研究概况

1.2.1 植物水分利用来源与氢氧稳定同位素技术

降水和地下水是荒漠草原地区植物吸收利用的主要水源, 但降水量分布很不平衡, 由于降水的补给使土壤水分形成短期富集效应, 在一定程度上影响并决定着植物的生长和繁衍, 而植物吸收和利用水分的模式反过来又决定了生态系统对环境水分变化的响应方式。因此, 植物水分来源与水分利用模式研究一直是生态学研究的热点问题。但是利用传统方法研究植物利用水分来源需要挖掘植物根系, 对植被会造成一定的破坏, 试验操作比较困难。目前, 氢氧稳定同位素技术逐渐成为生态学研究中理解植物适应环境变化的强有力工具 (Herczeg *et al.*, 2011), 该技术在植物水分来源、水分平衡和利用等方面发挥着重要作用。

1.2.1.1 氢氧稳定同位素跟踪水分利用来源的技术原理

Ehleringer 和 Dawson (1992) 开辟了利用稳定性同位素 ^2H 、 ^{18}O 进行植物水分利用来源研究的先河。由于同位素分馏过程的存在, 不同环境水分具有不同的同位素组成, 因此, 首先要清楚了解环境中不同来源水分的稳定氢氧同位素分布特点和影响因素, 才能示踪到植物利用水分的

来源。除了一些泌盐植物外，植物体内的水分在被植物根系吸收后，通过液流方式沿木质部向上运输过程中不存在汽化现象，一般不会发生稳定氢氧同位素的分馏现象（段德玉等，2007）。因此，植物茎木质部水分的同位素组成能反映出植物利用的不同水源稳定氢氧同位素信息，而且还会反映出植物吸收的水分来源因植物种类、水环境及生长季的不同而发生的变化（邓文平等，2017；Gu *et al.*，2015）。White 等（1985）利用分隔线性混合模型，通过对比植物木质部水分与各种水源的同位素组成，估算出了不同水分来源对植物的相对贡献。Phillips 和 Gregg（2003）对混合模型进行了改进，构建了 IsoSource 模型软件，可以计算植物对多种水源的相对利用，已经被广泛应用于研究不同生态系统不同生活型植物的水分利用来源中（Querejeta *et al.*，2007）。如果植物周围水分环境氢氧同位素组成之间没有差异特征，分布相对均衡，则难以进行植物水分利用来源的跟踪和分析。

1.2.1.2 不同生活型植物利用水分来源的差异

研究认为，高大成熟的树木主要使用深层土壤水，常绿植物主要使用降水，落叶深根植物主要以稳定的深层土壤水或地下水为主（Burgess *et al.*，2000）。干旱地区的耐旱灌木在雨水较充足的季节主要利用表层土壤水，而在干旱季节，多使用深层土壤水或地下水（段德玉等，2007）。Ehleringer 等人（1992）研究了温带稀树草原上灌木和草本利用土壤水分的差异与变化，认为木本多年生植物可同时利用夏季降雨和冬春季降雨，草本植物依赖夏季降雨的程度较大，而多年生沙漠肉质植物完全依赖于夏季降雨。刘保清等（2017）在科尔沁沙地南缘主要固沙植物旱季水分来源研究中，发现乔木和灌木主要利用 50 ~ 150 cm 或 30 ~ 50 cm 土壤水，半灌木主要利用 10 ~ 30 cm 土壤水，草本主要利用 0 ~ 10 cm