

黄河三角洲柽柳光合作用及树干液流对 潜水埋深的响应

任冉冉^{1,2}, 夏江宝², 张淑勇¹, 赵自国², 赵西梅²

(1. 山东农业大学林学院, 泰安 271018; 2. 滨州学院山东省黄河三角洲生态环境重点实验室, 滨州 256603)

摘要: 为揭示黄河三角洲柽柳(*Tamarix chinensis*)叶片光合作用及耗水特征对潜水埋深的响应规律, 明确维持柽柳较高光合效率及适宜生长的潜水埋深, 以三年生柽柳苗木为试验材料, 模拟设置淡水条件下0 m、0.3 m、0.6 m、0.9 m、1.2 m、1.5 m、1.8 m共7个潜水埋深, 测定分析柽柳叶片气体交换参数的光响应过程和树干液流日动态。结果表明: 不同潜水埋深可显著改变土壤水分条件, 从而影响柽柳的光合作用和耗水性能, 柽柳叶片净光合速率、光合光响应参数、水分利用效率以及树干液流速率具有明显的水位响应性。在浅水位(≤ 0.3 m)导致渍水胁迫和深水水位(1.8 m)导致干旱胁迫时, 柽柳幼苗光合作用受到较大抑制。柽柳呈现出耐干旱不耐水湿的光合水分适应性, 深水水位(≥ 0.6 m)柽柳的光合能力显著高于浅水位(≤ 0.3 m), 在潜水埋深0.9~1.5 m之间柽柳光合能力较强, 1.2 m是柽柳生长最适宜的潜水埋深。

关键词: 光合作用; 水分利用效率; 地下水水位; 柽柳; 黄河三角洲

地下水是制约干旱半干旱区、滨海、绿洲及三角洲湿地植被建设的关键自然因素, 也是影响黄河下游沿岸柽柳生长及分布的主要因子^[1-2]。黄河下游岸堤附近内陆平原区的平均水位埋深约为23.7 m, 滨海平原的平均地下水位埋深约为5.3 m, 而山东省滨州市黄河三角洲地区水位埋深较浅约2 m, 最浅处仅0.5 m^[3]。山东省黄河下游随着距离岸堤远近的不同, 地下水也呈现一定的波动分布, 导致以黄河淡水为主的地下水水位呈现较大差异。柽柳(*Tamarix chinensis*)是黄河三角洲盐碱类湿地以及黄河下游岸堤附近的主要植被恢复树种, 具有很高的耐盐、抗旱和高蒸腾耗水的特性, 主要水分来源为地下水和深层土壤水^[4]。植物的地下水埋深对其光合生理特征有显著的影响^[5], 光响应的变化是植物生命活动最主要的过程之一, 是反映植物耐胁迫能力的指标; 分析光合的光响应曲线得到的生理参数可以判断植物光合机构运转情况、光合作用的能力和受环境变化影响的程度^[6]。树干液流是蒸腾作用在植株体内引起的上升流, 通过精确测量树干液流速率可以反映植株的蒸腾耗水状况^[7]。在土壤水分不足时, 植物能调节耗水量来适应干旱逆境^[8], 地下水通过影响植物根系生长, 进而影响植物冠层的光合作用及根冠关系, 对植物水分利用效率发生作用, 同时不同地下水埋深对植物耗水也具有一定的补给作用^[9]。因此, 柽柳光合生理过程及其耗水特征研究可反映柽柳对潜水埋深的生长适应能力。

国外对于植物与地下水关系的研究集中在地下水矿化度对盐生植物藜麦叶片生理特

收稿日期: 2019-05-27; 修订日期: 2019-09-04

基金项目: 国家自然科学基金项目(31770761); 山东省重点研发计划项目(2017GSF17104, 2017CXGC0316); 山东省农业科技资金项目(2019LY006); 泰山学者工程专项

作者简介: 任冉冉(1993-), 女, 山东泰安人, 硕士, 研究方向为生态治理与修复。E-mail: xiaoran2822@163.com

通讯作者: 夏江宝(1978-), 男, 山东潍坊人, 博士, 教授, 研究方向为植被恢复与生态重建。

E-mail: xiajb@163.com

性、气体交换和植物离子的影响^[10],地下水深对木栓树根系分布的影响^[11],作物选择对地下水埋深变化的影响^[12]。国内在干旱与半干旱区,以探讨柽柳生长适宜的地下水水位及揭示其耐旱机理为主^[5,13-15]。研究发现,内陆干旱区博斯腾湖北岸柽柳叶片的光合特征参数变化随不同地下水位差异显著,柽柳生长适宜埋深约为2.25 m^[5]。塔里木河下游不同地下水位对刚毛柽柳净光合速率、蒸腾速率和水分利用效率的日变化均有较大影响,在7~8 m地下水位时,植物通过降低蒸腾速率使得水分利用率得到有效提高,以此适应荒漠环境^[13]。塔河河岸柽柳在0.4~0.6 m地下水条件下,通过高耗水来维持高碳同化速率。在塔河下游6~8.44 m地下水埋深下,柽柳叶片PSII并未因干旱胁迫和高光照而受到不可逆的损伤,从光合作用内在性方面解释了柽柳干旱抗逆性机理^[14-15]。在黄河三角洲地区,柽柳生长的水深梯度存在明显的变化,主要聚集在低水深、无淹水的区域^[16],可通过根系调节对不同水源的利用比例来适应外界环境的变化^[17]。地下水埋深影响土壤盐分,在0.5~1.5 m的水位下土壤盐渍化较严重,柽柳主要分布在地下水埋深较浅和中度土壤含盐量的区域^[18]。盐水矿化度下,潜水埋深在1.2 m是土壤盐分变化的分界点^[19],适宜柽柳栽植的埋深在1.5~1.8 m^[20];在1.8 m的地下水水位下,随矿化度的上升,柽柳对土壤水分的降低作用下降,但抑制盐分的作用增强^[21]。咸水矿化度下柽柳有较高的光合特性,在蒸腾耗水较严重的情况下可实现高效生理用水^[22]。对黄河三角洲柽柳与地下水关系的研究主要以水盐影响柽柳分布及其水盐利用特点^[16-18]、地下水水位及其矿化度与土壤水盐关系^[18-21]等为主;黄河是黄河三角洲湿地主要的淡水补给水源,淡水湿地多分布于河流沿岸,但对黄河下游沿岸及入海口附近以淡水水源为主的柽柳光合特性及耗水性能研究较少,尚不明确维持柽柳较好光合生理过程及适宜性较好的地下水水位,在一定程度上限制了该区域岸堤护坡、两岸绿化等微生境下的植被恢复。因此,本研究在淡水生境下,模拟设置0~1.8 m共7种不同的潜水埋深,测定分析不同潜水埋深下柽柳叶片气体交换参数的光响应过程和树干液流参数,以明确适宜柽柳较好生长的潜水埋深。研究结果可为柽柳在黄河沿岸有效栽植及适宜的地下水埋深提供理论依据和技术参考。

1 研究方法与数据来源

1.1 研究区概况

本研究在山东省黄河三角洲重点实验室(37°22'56"N, 117°58'57"E)进行,温室的模拟光强约为自然光强的85%,相对湿度41%~65%,温度为22~30℃,CO₂的浓度为345~385 μmol·mol⁻¹。土壤采用黄河滩地土,土壤的质地为粉砂壤土,土壤容重为1.32 g·cm⁻³,田间持水量为36.56%,其初始pH值为7.54。

1.2 试验处理

2014年2月进行模拟试验的布设,为保持地下水温度的一致性,在温室内挖沟放置水桶,水桶高0.69 m,下内径0.46 m,上内径0.57 m;沟渠规格为深0.6 m,宽0.65 m,长度依据温室小区长度确定,桶与桶之间距离约0.3 m。水桶内放置内径为0.3 m PVC圆管,依据潜水埋深对不同长度进行加工:潜水埋深+实际水位的深度(0.55 m)+顶端空隙层(0.03 m)。本研究模拟潜水埋深(水位表面到土壤表面的垂直距离)设置7个梯度分别为0 m、0.3 m、0.6 m、0.9 m、1.2 m、1.5 m、1.8 m,每个水位设定3个重复并按照潜水埋深填装原状土。水桶内加入淡水,使桶内水深保持在55 cm。2014年3月在

PVC圆管内栽植生长一致的3年生柽柳苗木一株,从地上部共浇水12.00 L,分4次进行水分灌溉。模拟示意图和实景图见图1。柽柳在黄河三角洲的潜水埋深一般在0.3~2.0 m,平均埋深普遍小于1.0 m^[2-3]。本研究设置7个潜水埋深,为了描述方便,将7个潜水埋深定义为浅水位(≤0.3 m),深水位(≥0.6 m),具体针对分析指标有详细说明。



注:1. 柽柳,2. 土壤,3. 地下水,4. 淹水区0.55 m,5. 潜水埋深0~1.8 m,6. 空隙层0.03 m。

图1 栽植柽柳的土柱模拟示意图和实景图

Fig. 1 Schematic diagram and photo of soil columns with *Tamarix chinensis*

1.3 光合光响应过程的测定

2014年8月13日开始测定柽柳的光合光响应参数,测定结束时间为8月25日。利用LI-6400便携式光合仪对柽柳叶片光合光响应过程进行测定,选定时段在晴朗天气上午9:00~11:00,取不同潜水埋深下每株柽柳2~3片成熟叶片,并做好标记,设置光合有效辐射(PAR , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)为1600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、1400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、1200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、1000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、150 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、100 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、50 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 共12个梯度,控制每个光强的时间为120 s,3次重复读数。测量完成后采用面积分析软件Delta-T Scan (CB50EJ, Cambridge, UK)测定柽柳的有效叶面积。测定和计算可得到柽柳叶片的净光合速率(P_n , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔导度(G_s , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)、气孔限制值(L_s , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、水分利用效率($WUE=P_n/T_r$, $\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)、蒸腾速率(T_r , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)等主要光合参数。

1.4 树干液流的测定

使用包裹式茎流计(Flow 32, Dynamax, Houston, USA)测定柽柳树干液流参数,共测定21株柽柳树干的液流瞬时速率。通过茎流计的数据采集器(Delta-T Logger)每30 min记录进行一次数据采集。在测定柽柳光合作用和树干液流的同时,采用烘干法测定0~1.8 m土层的土壤含水量。

1.5 数据处理

采用SPSS 19.0,通过直角双曲线修正模型对柽柳叶片进行光合—光响应曲线拟合,

以下是计算公式^[23]:

$$P_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} (I - I_c) \quad (1)$$

$$I_m = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma) + (1 + \gamma I_c)/\beta} - 1}{\gamma} \quad (2)$$

式中: I_c 为光补偿点; α 、 β 、 γ 是独立于 I 的系数; α 为表观光合量子效率 (AQY , $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$); β 、 γ 为修正系数, 分别是光抑制项、光饱和项。根据该模型求 P_n 拟合值, 最大净光合速率 ($P_{n\max}$, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、光饱和点 (LSP , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 光补偿点 (LCP , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 暗呼吸速率 (R_d , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 等光合光响应特征参数。

采用 SPSS 19.0、Excel 进行数据分析和作图。

2 结果分析

2.1 栽植柽柳土壤柱体的水分变化

由图2可知, 随潜水平深加深, 栽植柽柳的土柱含水量显著减少 ($P < 0.05$)。与 0 m 相比, 土壤重量含水量在 0.3 m、0.6 m、0.9 m、1.2 m、1.6 m、1.8 m 潜水平深下分别下降 2.55%、11.26%、13.89%、19.35%、25.02%、28.46%。1.2~1.8 m 各潜水平深之间土壤含水量差异显著 ($P < 0.05$), 0 m 与 0.3 m、0.6 m 与 0.9 m 两个潜水平深之间的土壤含水量差异不显著 ($P > 0.05$)。

2.2 柽柳叶片净光合速率的光响应

直角双曲线修正模型拟合得到的光合—光响应曲线的方程相关系数 (R^2) 均大于 0.98。由图3可知, 各潜水平深下柽柳叶片 P_n 随 PAR 的变化规律基本一致, 当 PAR 在 $0 < PAR \leq 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 柽柳叶片 P_n 随 PAR 上升迅速增加; $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} < PAR \leq 1800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, P_n 随 PAR 上升缓慢增加后逐渐稳定。随潜水平深加深, 柽柳叶片 P_n 先增大后减小, 在潜水平深 1.2 m 处 P_n 达最高值。不同潜水平深下, P_n 均值表现为 $1.2 \text{ m} > 1.5 \text{ m} > 0.9 \text{ m} > 0.6 \text{ m} > 1.8 \text{ m} > 0.3 \text{ m} > 0 \text{ m}$, 呈现深水位 ($\geq 0.9 \text{ m}$, 1.8 m 除外) 下柽柳 P_n 显著高于浅水位 ($\leq 0.3 \text{ m}$), 并且柽柳叶片 P_n 光饱和点出现在 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \leq PAR \leq 1400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。其中在 PAR 为 $1400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 除 0 m 潜水平深外都达到光合作用最大值, 在此光合有效辐射下, 1.5 m、0.9 m、0.6 m、1.8 m、

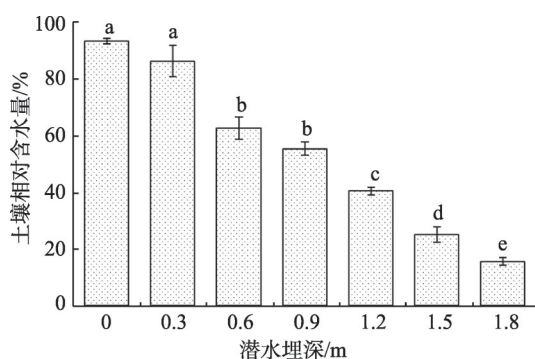


图2 不同潜水平深下土壤相对含水量变化

Fig. 2 Changes of soil relative water contents at different groundwater levels

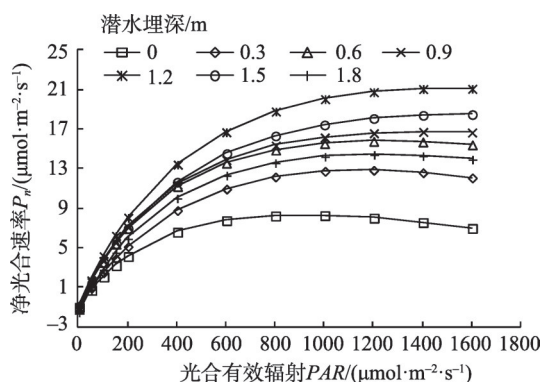


图3 不同潜水平深下柽柳净光合速率的光响应曲线

Fig. 3 Light response curves of net photosynthetic rate (P_n) of *Tamarix chinensis* at different groundwater levels

0.3 m、0 m 潜水埋深下柽柳叶片 P_n 分别比 1.2 m 水位下降 12.99%、19.30%、22.35%、28.99%、36.29%、58.62%，可见柽柳维持较高 P_n 的适宜潜水埋深为 0.9~1.5 m。在 1.2 m 的潜水埋深下，柽柳 P_n 最高值为 $21.13 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，低于或高于 1.2 m 水位时，柽柳叶片 P_n 显著下降，所以 1.2 m 是柽柳 P_n 的转折水位点。

2.3 柽柳叶片光合—光响应曲线参数

如图 4 所示，随潜水埋深的加深，柽柳叶片 LSP 先增加后降低且差异显著 ($P < 0.05$)，在 1.2 m 水位下 LSP 达最高值 $1513.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，此水位下柽柳利用强光能力最强；随潜水埋深加深，柽柳叶片 LCP 先下降后上升，在 1.2 m 潜水埋深下达到最低值 $17.25 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。柽柳叶片在 0~0.6 m、0.9~1.5 m 和 1.8 m 的光照生态幅分别介于 $889.07 \sim 1221.13 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $1412.60 \sim 1557.33 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $1368.55 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，可见柽柳叶片在 0.9~1.5 m 潜水埋深下光照生态幅较宽，适当加深潜水埋深可显著提高柽柳叶片对强光、弱光的利用效率，并且高水位下柽柳 LSP 显著高于低水位，而 LCP 显著低于低水位，表现出高水位下柽柳光能利用率显著高于低水位，具有一定的耐干旱不耐水

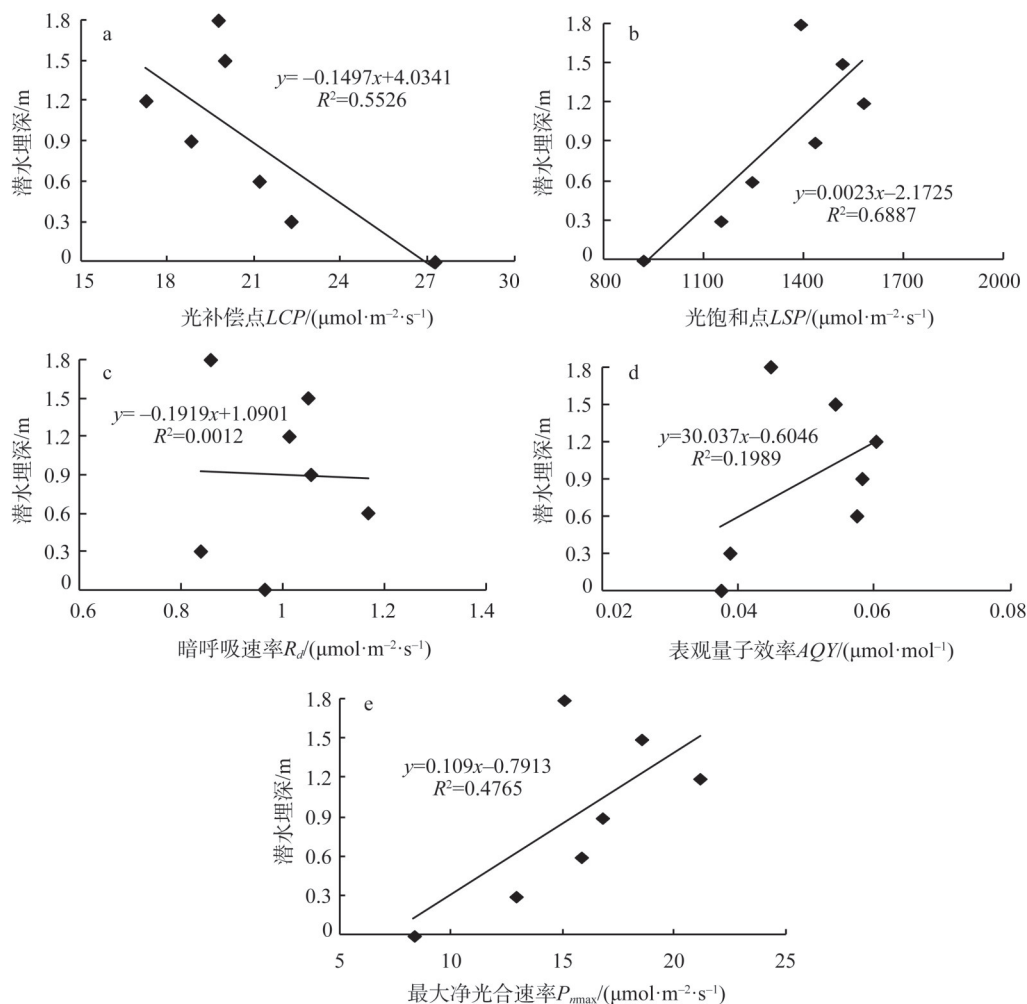


图4 柽柳光合光响应参数对潜水埋深的响应

Fig. 4 The response of photosynthetic light response parameters of *Tamarix chinensis* to groundwater level

湿的光适应性, 呈现适宜水位对光强具有补偿效应。在1.2 m潜水埋深时, 怪柳的光照生态幅最宽为 $1557.33 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 此时利用强光和弱光的能力最好, 光适应能力最强。

怪柳叶片 AQY 、 R_d 和 P_{max} 对潜水埋深具有明显的响应性 ($P < 0.05$)。怪柳叶片 R_d 随潜水埋深加深, 整体呈现先升高后降低的变化趋势。不同潜水埋深下 R_d 表现为 $0.6 \text{ m} > 0.9 \text{ m} > 1.5 \text{ m} > 1.2 \text{ m} > 0 \text{ m} > 1.8 \text{ m} > 0.3 \text{ m}$, 在0.6 m潜水埋深 R_d 达到最大值 $1.17 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 在0.3 m水位下达到最小值 $0.84 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。随潜水埋深加深, 怪柳叶片 AQY 和 P_{max} 均表现为先增加后减小, 均在1.2 m水位下达最高值。在0.6~1.5 m水位之间 AQY 维持在较高水平, 弱光利用能力较高; P_{max} 在不同潜水埋深下差异显著 ($P < 0.05$), 1.5 m、0.9 m、0.6 m、1.8 m、0.3 m、0 m潜水埋深下怪柳叶片 P_{max} 比1.2 m水位 P_{max} 最大值($21.15 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 分别下降12.37%、20.67%、25.13%、28.81%、38.97%、60.56%, 呈现深水位 ($\geq 0.6 \text{ m}$) 怪柳的光合能力显著高于浅水位 ($\leq 0.3 \text{ m}$), 并且怪柳在潜水埋深0.9~1.5 m之间光合能力较强。

2.4 怪柳叶片气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的光响应

由图5可知, 不同潜水埋深下怪柳叶片 G_s 在低光强 ($\leq 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 下随 PAR 上升迅速增加, 在 $PAR > 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时怪柳 G_s 呈现不同的变化趋势, 表现为随 PAR 的上升, 0.6 m、0.9 m、1.5 m潜水埋深下 G_s 先缓慢增加后减小; 0 m、0.3 m、1.8 m潜水埋深下 G_s 呈缓慢增长直至稳定的趋势; 而1.2 m潜水埋深下 G_s 先增加后减小, PAR 为 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时达到最大值 $0.67 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。不同潜水埋深下, 怪柳 G_s 变化差异显著 ($P < 0.05$), G_s 均值表现为 $1.2 \text{ m} > 1.5 \text{ m} > 0.9 \text{ m} > 0.6 \text{ m} > 1.8 \text{ m} > 0.3 \text{ m} > 0 \text{ m}$; 随潜水埋深加深, 怪柳 G_s 先升高后降低, 在1.2 m水位下 G_s 最大。

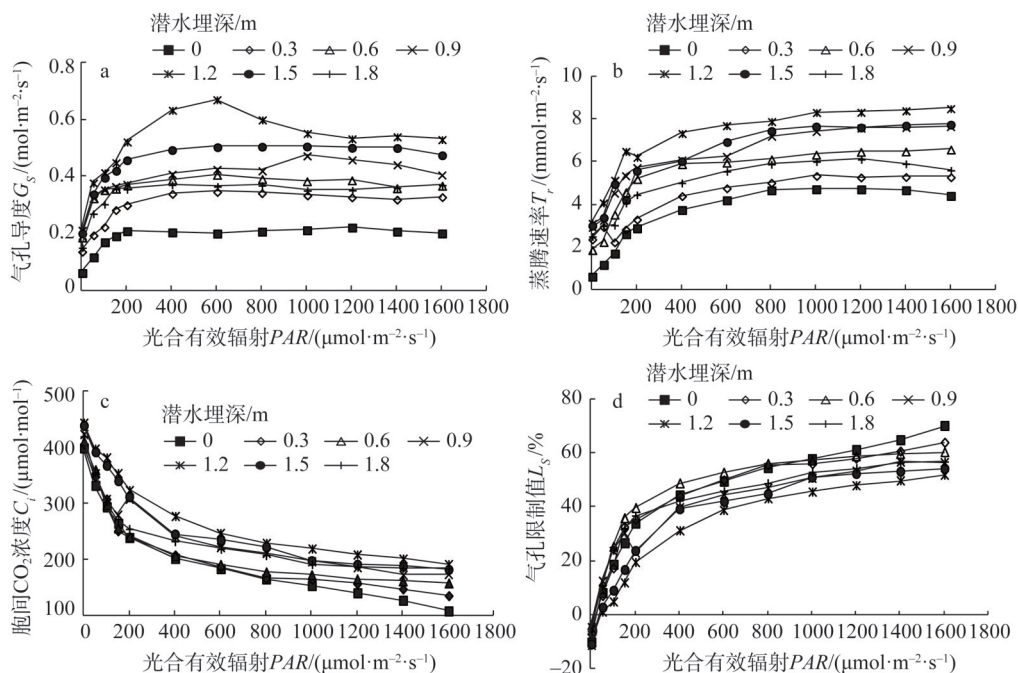


图5 不同潜水埋深下怪柳气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的光响应

Fig. 5 Light response of stomatal conductance, transpiration rate, intercellular CO_2 concentration, and stomatal limit values of *Tamarix chinensis* at different groundwater levels

不同潜水埋深下柽柳叶片 T_r 在低光强 ($\leq 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 下随 PAR 升高显著增加, 但 PAR 超过 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 后, PAR 升高并未导致 T_r 显著增加。柽柳 T_r 随潜水埋深加深先增加后减小, 在 1.2 m 潜水埋深时, 柽柳蒸腾作用达到最高水平, T_r 最高值达 $8.51 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。不同潜水埋深下 T_r 均值表现为 $1.2 \text{ m} > 1.5 \text{ m} > 0.9 \text{ m} > 0.6 \text{ m} > 1.8 \text{ m} > 0.3 \text{ m} > 0 \text{ m}$ 。在 1.5 m、0.9 m、0.6 m、1.8 m、0.3 m 和 0 m 潜水埋深下 T_r 最高值分别比 1.2 m 水位下降 8.78%、9.90%、22.56%、27.96%、37.14%、44.49%。过低或过高的潜水埋深都会导致柽柳 T_r 降低, 潜水埋深在 0.9 m 和 1.5 m 时柽柳的蒸腾作用仅次于 1.2 m 潜水埋深, 而深水位 1.8 m 和地表淹水时柽柳蒸腾耗水能力显著减弱。

不同潜水埋深下, 柽柳叶片 C_i 随 PAR 升高在低光强 ($\leq 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 下迅速减小, 在 $PAR > 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, C_i 随 PAR 上升缓慢增加。不同潜水埋深下柽柳 C_i 表现为 $1.2 \text{ m} > 1.5 \text{ m} > 1.8 \text{ m} > 0.9 \text{ m} > 0.6 \text{ m} > 0.3 \text{ m} > 0 \text{ m}$ 。柽柳叶片 L_s 随 PAR ($\leq 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 升高迅速增加, 之后随 PAR 升高缓慢上升。根据 Farquhar 等^[24]关于气孔与非气孔限制判断的原则得出从 1.2 m 水位到 1.8 m 或从 1.2 m 水位到 0 m, 柽柳叶片 G_s 、 P_n 和 C_i 减小, L_s 增加, 表明柽柳在此水位变化范围内, 光合作用下降主要以气孔限制为主。

2.5 柽柳叶片水分利用效率的光响应

由图 6 可知, 不同潜水埋深下在低光强 ($\leq 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 时, 随着 PAR 的增强, 柽柳叶片 WUE 呈直线上升; 之后 WUE 随 PAR 的增强缓慢增加至光饱和点。随潜水埋深加深, 柽柳叶片 WUE 先增加后减小, 在 1.2 m 潜水埋深下, 柽柳 WUE 均维持最高水平, 最高值为 $3.90 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ 。在 1.5 m、0.9 m、0.6 m、1.8 m、0.3 m、和 0 m 潜水埋深下 WUE 最高值分别比 1.2 m 水位下降 6.45%、14.02%、17.27%、31.32%、37.42%、52.44%。在浅水位 ($\leq 0.3 \text{ m}$) 和深水位 (1.8 m) 下柽柳水分利用效率均显著减小, 0.6~1.5 m 潜水埋深下柽柳具有较高的水分利用效率。

2.6 柽柳树干液流速率的日动态

如图 7 所示, 不同潜水埋深下柽柳树干液流速率日动态差异显著, 液流速率出现“昼高夜低”的变化规律。白天液流速率变化明显, 夜间液流速率趋近于 0, 区别于油松^[25]具有明显的夜间流量, 峰宽大致相同。不同潜水埋深下, 柽柳树干液流速率呈单峰型且变化平缓, 在 6:30 启动之后迅速升高, 之后随太阳辐射的增加变化显著, 在 12:00~12:30 液流速率达到最大值之后迅速下降。随潜水埋深加深, 柽柳树干液流速率先升高后降低, 在 1.2 m 潜水埋深下达到最大值 $81.63 \text{ g} \cdot \text{h}^{-1}$, 具体表现为 $1.2 \text{ m} > 1.5 \text{ m} > 0.9 \text{ m} > 0.6 \text{ m} > 1.8 \text{ m} > 0.3 \text{ m} > 0 \text{ m}$, 在 1.5 m、0.9 m、0.6 m、1.8 m、0.3 m 和 0 m 潜水埋深下, 柽柳液流速率的最高值分别比 1.2 m 水位下降 21.46%、44.55%、60.36%、65.85%、72.30%、90.36%, 呈现深水位下 ($\geq 0.9 \text{ m}$, 1.8 m 除外) 的耗水量明显高于浅水位 ($\leq 0.3 \text{ m}$), 柽柳树干液流

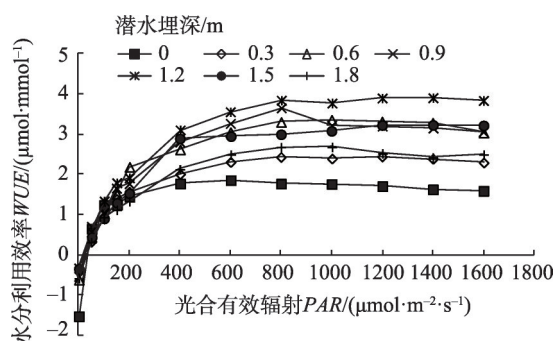


图 6 不同潜水埋深下柽柳水分利用效率的光响应

Fig. 6 Light response of water use efficiency (WUE) of *Tamarix chinensis* at different groundwater levels

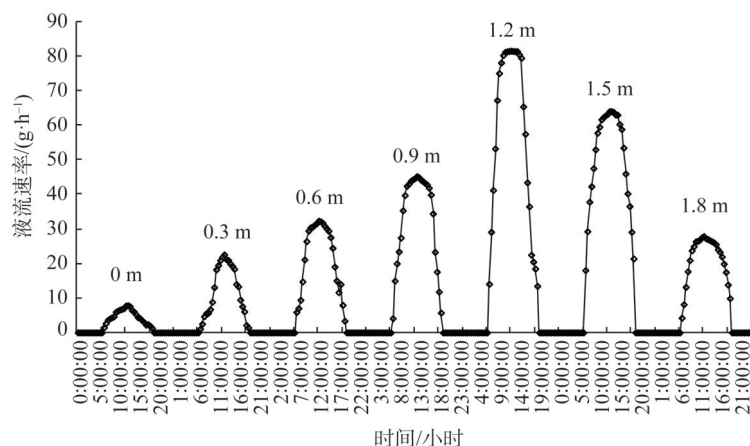


图7 不同潜水平埋深下柽柳树干液流速率的日动态变化

Fig. 7 Daily dynamics of sap flow velocity in *Tamarix chinensis* at different groundwater levels

速率在0.9~1.5 m潜水平埋深下较高。

3 结论与讨论

3.1 结论

不同潜水平埋深显著影响土壤水分变化,从而影响柽柳的光合性能、水分利用效率及耗水特性。淡水生境下,维持柽柳较高净光合速率的适宜潜水平埋深为0.9~1.5 m,1.2 m是柽柳光合作用的转折水位点。在浅水位(≤ 0.3 m)导致渍水胁迫和深水位(1.8 m)导致干旱胁迫时,柽柳幼苗光合作用受到较大抑制。适宜水位条件下高光强会提高柽柳的光合能力,水位对柽柳光能利用的补偿效应显著。随潜水平埋深加深,柽柳叶片光饱和点、表观光合量子效率和最大净光合速率先升高后降低,在1.2 m水位下均达最高值;光补偿点先下降后上升。深水位(≥ 0.6 m)柽柳的光合能力显著高于浅水位(≤ 0.3 m),在潜水平埋深0.9~1.5 m之间柽柳光合能力较强。

随着潜水平埋深加深,土壤含水量降低,柽柳净光合效率、水分利用效率、蒸腾速率呈现出先上升后下降的趋势,在潜水平埋深1.2 m,土壤相对水量为40.51%时,柽柳净光合速率($21.13 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、水分利用效率($3.90 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)、蒸腾速率($8.51 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)均表现为最大值。在0~1.8 m水位变化范围内,柽柳光合作用下降主要以气孔限制为主,土壤干旱条件还没引起柽柳叶肉光合能力的下降,柽柳耗水量主要在0.9~1.5 m,气孔调节使柽柳在干旱胁迫下仍能维持较高的生理特性。从柽柳光合生理参数的水位效应来看,柽柳光合效率表现出对干旱胁迫的适应性大于渍水胁迫,呈现出耐干旱不耐水湿的水分适应性。

3.2 讨论

植物光合作用的光响应参数能较好地反映逆境条件下植物的光合潜能、光能利用率及光抑制水平高低等特性,而这些光合参数的变化与潜水平埋深密切相关。柽柳属深根系植物,依赖地下水补给维持正常生理活动^[26],随着水分减少,深根植物从深层次的土壤中吸取水分供自身生长, T_r 、 P_n 显著增加^[27]。维持柽柳较高光合生产能力的潜水平埋深为

0.9~1.5 m; 浅水位 (≤ 0.3 m) 和过深水位 (1.8 m) 下柽柳叶片 P_n 明显小于其他潜水埋深。在地下水埋深 4.91 m 和 6.93 m 处, 胡杨因为高饱和水汽压差使光合速率在 PAR 不超过 $1600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 都明显下降^[28], 而柽柳在高地下水埋深与无地下水情形下的 P_n 与水汽压亏缺关系均不显著^[29], 表明水位过低, 土壤水分含量过高, 柽柳受到渍水胁迫, 减少了根系的氧气供给, 从而限制了柽柳的生长和养分吸收。柽柳的光合作用较弱, 净光合速率较低^[30]。随潜水埋深加深, 土壤含水量减少, 柽柳根系的分支显著减少, 柽柳通过较高级根的连接长度将吸水根系延伸到土壤含水量相对稳定的土层^[31], 光合作用增强。但过深水位下 (1.8 m), 柽柳幼苗 P_n 显著降低, 这与水位过高, 土壤含水量显著降低 (土壤相对含水量为 15.61%), 出现干旱胁迫有关。因此, 淡水生境下, 在浅水位 (≤ 0.3 m) 渍水胁迫和深水位 (1.8 m) 干旱胁迫时, 柽柳幼苗光合作用受到较大抑制。而本研究发现柽柳在 1.8 m 水位下, 受干旱胁迫影响光合作用显著下降, 这可能与本研究中柽柳为三年生幼苗、生长时间较短, 并且为模拟实验且无降水条件有关。

P_{max} 、 R_d 、 AQY 、 LSP 及 LCP 可表征植物的光合作用。在 0.9~1.5 m 潜水埋深下, 柽柳光合能力较强, 光合生理活性和对环境变化的适应能力较强。在 0~1.2 m 的潜水埋深范围内, 柽柳 P_{max} 随潜水埋深加深、土壤含水量降低而显著增大, 在 1.2~1.8 m 水位则相反。也有研究发现多枝柽柳 P_{max} 在潜水埋深 0.2~1.0 m 范围内逐渐增大, 在 1.0~4.0 m 水位范围内不断降低^[32-33], 与本研究变化趋势类似, 即随潜水埋深加深, P_{max} 先升高后降低。柽柳 R_d 在 0.9~1.2 m 水位时显著下降, 光合产物高消耗较低, 有助于柽柳干物质的积累。旱柳随土壤含水量的减小, AQY 、 LSP 先升高后降低, LCP 先减小后增加^[34], 与本研究随潜水埋深加深, 柽柳 LSP 、 AQY 先升高后降低, LCP 先减小后增加一致, 而随地下水位的上升, 芦苇在 1.6~2.7 m 地下水位范围内的 P_{max} 、 LSP 、 LCP 、 R_d 降低^[35], 骆驼刺幼苗在 1.0~2.5 m 地下水位范围内, LCP 降低, LSP 和 AQY 升高^[36], 因为干旱半干旱地区, 芦苇在大于 2 m 地下水位时受到干旱胁迫, 在小于 2 m 地下水位时受到盐胁迫, 所以降低 P_{max} 、 LSP 、 LCP 、 R_d 来抵御胁迫环境。而深根植物骆驼刺在地下水埋深较低时其根系有向深层土壤的生长发育的趋势, 并未达到骆驼刺幼苗生长的临界水位。地下水埋深较浅时, 表层土壤含水量高, 根系分布趋于表层, 此时骆驼刺幼苗根系的生长受到限制。柽柳在深水位 (≥ 0.9 m, 1.8 m 除外) 时光适应性较强, 因此, 要维持柽柳叶片在强光下的高光合生产能力, 需要适宜的潜水埋深, 1.2 m 水位下最佳。在浅水位 (≤ 0.3 m) 或 1.8 m 水位下, 柽柳叶片的光能转化能力降低, 在弱光利用方面受到较大抑制。可见, 在潜水埋深过深或过浅条件下柽柳受到水分胁迫时, 具有降低对光的利用以此补偿逆境水分条件的应对策略^[34], 并且适宜潜水埋深导致的土壤水分减少会促进柽柳的光合特性。

在 1.2~1.8 m 的潜水埋深下, 土壤水分显著下降, 但柽柳光合作用的下降并没有发生非气孔限制, 表明柽柳的耐旱能力较强, 但在 1.2 m 潜水埋深下, 随土壤含盐量降低或升高, 柽柳叶片 P_n 下降分别呈现以非气孔限制或气孔限制为主^[22], 表明目前的土壤干旱条件还没引起柽柳叶肉光合能力的下降。湿地松幼苗在轻度干旱胁迫下发生气孔限制, 重度干旱胁迫下发生非气孔限制, 降低蒸腾速率和胞间 CO_2 浓度来降低水分散失同时加强 CO_2 同化来抵御干旱胁迫的影响^[37]。但本研究在 1.8 m 潜水埋深下发生干旱胁迫时, 柽柳叶片仍保持相对稳定的气孔导度及稳定的胞间 CO_2 浓度, 表明柽柳通过维持叶片 C_i 在一个稳定的水平上, 以此弥补气孔开度减小而造成的 CO_2 进气损失, 减轻了同化速率的降低, 这可能是柽柳叶片通过气体交换适应地下水埋深的一个重要机制^[30], 表明柽柳幼

苗对深水位引起的干旱胁迫适应能力较强。

瞬时水分利用效率反映植物在逆境下适应水分能力的强弱^[38]。本研究中随潜水埋深加深,土壤含水量降低,怪柳 P_n 、 WUE 、 T_r 呈先上升后下降的趋势,与骆驼刺幼苗随地下水埋深升高, P_n 和 T_r 均增大,光合能力随之增强一致^[36]。怪柳在浅水位下(≤ 0.3 m),通过低 P_n 低 T_r 来维持高水分利用效率,高潜水埋深下(≥ 0.6 m)通过高 P_n 高 T_r 来维持高水分利用效率。表明怪柳与梭梭类似,具有一定的高光合、高蒸腾和高水分利用效率特征^[39]。怪柳深水位(≥ 0.6 m)下的水分利用效率显著大于浅水位(≤ 0.3 m),这与Horton等^[40]研究怪柳的水分利用效率随地下水位的下降而增高的结论一致。王思宇等^[41]认为浅水位阶段,植物吸收上升或滞留在根系吸水层内的地下水,在水分充足下故水分利用效率较低;在深水位阶段,因重力释水及植物蒸腾,根系吸水层的干旱加重,怪柳叶片通过降低水势来吸收足够水分,导致叶片气孔闭合,水分利用效率增加。吴桂林等^[42]认为在水分充足条件下,怪柳均通过降低水分利用效率以增加水分消耗成本,维持高效碳同化水平,在无地下水利用时均通过增加水分利用效率以维持碳同化能力。怪柳在干旱胁迫过程中,水分利用效率变化稳定,大部分时段还出现升高的趋势,但是渍水胁迫下影响了怪柳正常生理代谢和生长发育,形成较低的水分利用效率^[42]。综合分析可知,淡水生境下怪柳对较深水位引起干旱胁迫的适应性强于较浅水位导致的渍水胁迫,适度干旱生境下仍表现出较强的高效生理用水特性,在水分利用方面表现出一定的水位可塑性。

在科研温室内影响怪柳树干液流速率的太阳辐射、水汽压亏缺、相对湿度和大气温度等气象因子基本一致,潜水埋深的波动会引起土壤水分的降低或升高,而土壤含水量的变化会直接引起怪柳树干液流速率的变化,是影响液流峰值的重要原因^[43]。在潜水埋深0.9~1.5 m范围内,土壤水分随潜水埋深的加深逐渐减低,但怪柳树干液流速率、 T_r 、水分利用效率仍维持较高值,表明在较深水位土壤干旱胁迫时,怪柳可启动气孔调节功能,导致树干液流速率随土壤水分的减小变化不太剧烈^[44]。深水位(≥ 0.9 m, 1.8 m除外)下怪柳树干液流速率、日耗水量明显高于浅水位(≤ 0.3 m)。可见在一定的潜水埋深范围内,适度潜水埋深导致的干旱胁迫会使怪柳蒸腾作用加强、耗水量增加,但土壤含水量过高或过低都会抑制怪柳的蒸腾作用和怪柳树干的液流速率。干旱胁迫引起怪柳的耗水量比渍水胁迫更大^[45];宁夏平原北部3年生多枝怪柳对0.8~1.4 m土壤水利用率较高^[46];在黑河下游怪柳对表层0.2 m土壤水的利用比例平均为5.5%,对0.2~0.8 m土壤水的利用也仅为11.0%,主要利用0.8 m以下土壤水和地下水^[47];本研究发现怪柳耗水量主要在0.9~1.5 m的潜水埋深内,说明怪柳在不同水分条件下已形成相应的用水策略,可在渍水胁迫和干旱胁迫时利用不同深度的水分,当根系在干旱胁迫下利用深层的地下水,并且以高水分消耗将碳获取达到最大化^[48-49]。

参考文献(References):

- [1] 栗云召,于君宝,韩广轩,等. 黄河三角洲自然湿地动态演变及其驱动因子. 生态学杂志, 2011, 30(7): 1535-1541. [LI Y Z, YU J B, HAN G X, et al. Dynamic evolution of natural wetlands in Yellow River Delta and related driving factors. Chinese Journal of Ecology, 2011, 30(7): 1535-1541.]
- [2] 马玉蕾,王德,刘俊民,等. 地下水与植被关系的研究进展. 水资源与水工程学报, 2013, 24(5): 36-40. [MA Y L, WANG D, LIU J M, et al. Research progress on relation between groundwater and vegetation. Journal of Water Resources and Water Engineering, 2013, 24(5): 36-40.]
- [3] 周在明. 环渤海低平原土壤盐分空间变异性及影响机制研究. 北京: 中国地质科学院, 2012. [ZHOU Z M. Spatial

- variability and its effect mechanism of soil salinity in the low plain of Bohai Sea. Beijing: Chinese Academy of Geological Sciences, 2012.]
- [4] EGAN T, LOVICH J, GOUVENAIN R D. *Tamarisk* control on public lands in the desert of Southern California: Two case studies. Proceedings of the 46th Annual California Weed Conference, California Weed Science Society. San Jose, Calif, 1994: 166-177.
- [5] 党亚玲, 韩伟, 马霄华, 等. 博斯腾湖北岸不同地下水埋深对塔干柽柳光合特性的影响. 生态科学, 2017, 36(6): 188-194. [DANG Y L, HAN W, MA X H, et al. Effects on photosynthetic characteristics of *Tamarix chinensis* to different groundwater depth on the north shore of Boston Lake. Ecological Science, 2017, 36(6): 188-194.]
- [6] 贺燕燕, 王朝英, 袁中勋, 等. 三峡库区消落带不同水淹强度下池杉与落羽杉的光合生理特性. 生态学报, 2017, 38(8): 2722-2731. [HE Y Y, WANG C Y, YUAN Z X, et al. Photosynthetic characteristics of *Taxodium ascendens* and *Taxodium distichum* under different submergence in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir. Acta Ecologica Sinica, 2017, 38(8): 2722-2731.]
- [7] 凡超, 邱燕萍, 李志强, 等. 荔枝树干液流速率与气象因子的关系. 生态学报, 2014, 34(9): 2401-2410. [FAN C, QIU Y P, LI Z Q, et al. Relationships between stem sap flow rate of litchi trees and meteorological parameters. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(9): 2401-2410.]
- [8] 邱权, 潘昕, 李吉跃, 等. 速生树种尾巨桉和竹柳幼苗耗水特性和水分利用效率. 生态学报, 2014, 34(6): 1401-1410. [QIU Q, PAN X, LI J Y, et al. Water consumption characteristics and water use efficiency of *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus grandis* and bamboo-willow seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(6): 1401-1410.]
- [9] 杨鹏年, 吴彬, 王水献, 等. 干旱区不同地下水埋深膜下滴灌灌溉制度模拟研究. 干旱地区农业研究, 2014, 32(3): 76-82. [YANG P N, WU B, WANG S X, et al. Research on irrigation schedule of cotton drip irrigation under plastic film based on the different table in arid areas. Agricultural Research in the Arid Areas, 2014, 32(3): 76-82.]
- [10] TALEBNEJAD R, SEPASKHAH A R. Physiological characteristics, gas exchange, and plant ion relations of quinoa to different saline groundwater depths and water salinity. Archives of Agronomy & Soil Science, 2016, 62(10): 1347-1367.
- [11] DAVID T S, PINTO C A, NADEZHDINA N, et al. Root functioning, tree water use and hydraulic redistribution in *Quercus suber*; trees: A modeling approach based on root sap flow. Forest Ecology & Management, 2013, 307(1): 136-146.
- [12] MERCAU J L, NOSETTO M D, BERT F, et al. Shallow groundwater dynamics in the pampas: Climate, landscape and crop choice effects. Agricultural Water Management, 2016, 163: 159-168.
- [13] 王燕凌, 刘君, 李文兵, 等. 塔里木河下游刚毛柽柳光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特性研究. 新疆农业科学, 2015, 52(2): 292-299. [WANG Y L, LIU J, LI W B, et al. Study on characteristics in photosynthesis, transpiration and water use efficiency of *Tamarix hispida* willd in the lower reaches of the Tarim River. Xinjiang Agricultural Sciences, 2015, 52(2): 292-299.]
- [14] 吴桂林, 蒋少伟, 周天河, 等. 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. [WU G L, JIANG S W, ZHOU T H, et al. Water use strategies of seedlings of *Populus euphratica* and *Tamarix ramosissima* under different groundwater depths. Arid Zone Research, 2016, 33(6): 1209-1216.]
- [15] 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. 应用生态学报, 2010, 21(7): 1689-1696. [ZHU C 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. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(7): 1689-1696.]
- [16] 李百红, 赵庚星, 董超, 等. 基于遥感和GIS的黄河三角洲盐化土地动态及其驱动力分析. 自然资源学报, 2011, 26(2): 310-318. [LI B H, ZHAO G X, DONG C, et al. Dynamics and driving force analysis of salinized land in the Yellow River Delta based on remote sensing and GIS. Journal of Natural Resources, 2011, 26(2): 310-318.]
- [17] 王平, 刘京涛, 朱金方, 等. 黄河三角洲海岸带湿地柽柳在干旱年份的水分利用策略. 应用生态学报, 2017, 28(6): 1801-1807. [WANG P, LIU J T, ZHU J F, et al. Water use strategy of *Tamarix chinensis* during a drought year in the coastal wetlands of the Yellow River Delta, China. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(6): 1801-1807.]
- [18] 厉彦玲, 赵庚星. 黄河三角洲典型地区耕地土壤养分空间预测. 自然资源学报, 2018, 33(3): 489-503. [LI Y L, ZHAO G X. Spatial prediction of cultivated land soil nutrients in typical region of Yellow River Delta. Journal of Natural Resources, 2018, 33(3): 489-503.]

- [19] 赵西梅, 夏江宝, 陈为峰, 等. 蒸发条件下潜水埋深对土壤-柽柳水盐分布的影响. 生态学报, 2017, 37(18): 6074-6080. [ZHAO X M, XIA J B, CHEN W F, et al. Effect of groundwater depth on the distribution of water and salinity in the soil-*Tamarix chinensis* system under evaporation conditions. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(18): 6074-6080.]
- [20] 夏江宝, 赵西梅, 赵自国, 等. 不同潜水埋深下土壤水盐运移特征及其交互效应. 农业工程学报, 2015, 31(15): 93-100. [XIA J B, ZHAO X M, ZHAO Z G, et al. Migration characteristics of soil water and salt and their interaction under different groundwater levels. Transactions of the CSAE, 2015, 31(15): 93-100.]
- [21] 宋战超, 夏江宝, 赵西梅, 等. 不同地下水矿化度条件下柽柳土柱的水盐分布特征. 中国水土保持科学, 2016, 14(2): 41-48. [SONG Z C, XIA J B, ZHAO X M, et al. Distribution characteristics of soil moisture and salinity in the soil columns with planting *Tamarix chinensis* under different groundwater mineralization. Science of Soil and Water Conservation, 2016, 14(2): 41-48.]
- [22] 孔庆仙, 夏江宝, 赵自国, 等. 不同地下水矿化度对柽柳光合特征及树干液流的影响. 植物生态学报, 2016, 40(12): 1298-1309. [KONG Q X, XIA J B, ZHAO Z G, et al. Effects of groundwater salinity on the characteristics of leaf photosynthesis and stem sap flow in *Tamarix chinensis*. Chinese Journal of Plant Ecology, 2016, 40(12): 1298-1309.]
- [23] 叶子飘. 光合作用对光响应新模型及其应用. 生物数学学报, 2008, 23(4): 710-716. [YE Z P. A new model of light-response of photosynthesis and its application. Journal of Biomathematics, 2008, 23(4): 710-716.]
- [24] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33(1): 317-345.
- [25] 张涵丹, 王伟, 陈利顶, 等. 典型黄土区油松树树干液流变化特征分析. 环境科学, 2015, 36(1): 349-356. [ZHANG H D, WEI W, CHEN L D, et al. Analysis of sap flow characteristics of the Chinese Pine in typical loess plateau region of China. Environmental Science, 2015, 36(1): 349-356.]
- [26] HORTON J L, CLARK J L. Water table decline alters growth and survival of *Salix gooddingii* and *Tamarix chinensis* seedlings. Forest Ecology & Management, 2001, 140(2-3): 239-247.
- [27] 李周, 赵雅洁, 宋海燕, 等. 不同水分处理下喀斯特土层厚度异质性对两种草本叶片解剖结构和光合特性的影响. 生态学报, 2018, 38(2): 721-732. [LI Z, ZHAO Y J, SONG H Y, et al. Effects of karst soil thickness heterogeneity on the leaf anatomical structure and photosynthetic traits of two grasses under different water treatments. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(2): 721-732.]
- [28] 陈亚鹏, 陈亚宁, 徐长春, 等. 塔里木河下游地下水埋深对胡杨气体交换和叶绿素荧光的影响. 生态学报, 2011, 31(2): 344-353. [CHEN Y P, CHEN Y N, XU C C, et al. Effects of groundwater depth on the gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Populus euphratica* in the lower reaches of Tarim River. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(2): 344-353.]
- [29] 吴桂林, 蒋少伟, 王丹丹, 等. 地下水埋深对胡杨(*Populus euphratica*)、柽柳(*Tamarix ramosissima*)气孔响应水汽压亏缺敏感度的影响. 中国沙漠, 2016, 36(5): 1296-1301. [WU G L, JIANG S W, WANG D D, et al. Stomatal sensitivity to leaf-to-air vapor pressure deficit of *Populus euphratica* and *Tamarix ramosissima* under contrasting groundwater conditions. Journal of Desert Research, 2016, 36(5): 1296-1301.]
- [30] 张佩, 袁国富, 庄伟, 等. 黑河中游荒漠绿洲过渡带多枝柽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. [ZHANG P, YUAN G F, ZHUANG W, et al. Ecophysiological responses and adaptation of *Tamarix ramosissima* to changes in groundwater depth in the Heihe River Basin. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(22): 6677-6687.]
- [31] 何广志, 陈亚宁, 陈亚鹏, 等. 柽柳根系构型对干旱的适应策略. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2016, 52(3): 277-282. [HE G Z, CHEN Y N, CHEN Y P, et al. Adaptive strategy of *Tamarix spp* root architecture in arid environment. Journal of Beijing Normal University: Natural Science, 2016, 52(3): 277-282.]
- [32] 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. 水土保持通报, 2012, 32(2): 84-89. [WANG P, ZHAO C Y, LI J, et al. Effects of groundwater depth and mineralization degree on photosynthesis and growth of *Tamarix ramosissim* seedlings. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2012, 32(2): 84-89.]
- [33] 邹杰, 李春, 刘卫国, 等. 不同地下水位多枝柽柳幼苗光合作用及抗逆性变化. 广东农业科学, 2015, 42(9): 32-39. [ZOU J, LI C, LI W G, et al. Photosynthetic and stress tolerance change of *Tamarix ramosissim* a seedling under different water tables. Guangdong Agricultural Sciences, 2015, 42(9): 32-39.]
- [34] 夏江宝, 张淑勇, 赵自国, 等. 贝壳堤岛旱柳光合效率的土壤水分临界效应及其阈值分级. 植物生态学报, 2013, 37

- (9): 851-860. [XIA J B, ZHANG S Y, ZHAO Z G, et al. Critical effect of photosynthetic efficiency in *Salix matsudana* to soil moisture and its threshold grade in shell ridge island. Chinese Journal of Plant Ecology, 2013, 37(9): 851-860.]
- [35] 刘卫国, 邹杰. 水盐梯度下克里雅河流域芦苇光合响应特征. 西北植物学报, 2014, 34(3): 572-580. [LIU W G, ZOU J. Reed photosynthetic response under water-salt stress in Keriya River watershed. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2014, 34(3): 572-580.]
- [36] 张晓蕾, 曾凡江, 刘波, 等. 不同地下水埋深下骆驼刺幼苗叶片生理参数光响应特性. 干旱区地理, 2011, 34(2): 229-235. [ZHANG X L, ZENG F J, LIU B, et al. Light response of leaf physiological parameters of *Alhagi sparsifolia* Shap. under different ground water depths. Arid Land Geography, 2011, 34(2): 229-235.]
- [37] 王振夏, 魏虹, 李昌晓, 等. 土壤水分交替变化对湿地松幼苗光合特性的影响. 西北植物学报, 2012, 32(5): 980-987. [WANG Z X, WEI H, LI C X, et al. Effect of soil moisture variations on photosynthetic characteristics of slash pine seedlings. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2012, 32(5): 980-987.]
- [38] 王会提, 曾凡江, 张波, 等. 不同种植方式下桤柳光合生理参数光响应特性研究. 干旱区地理, 2015, 38(4): 753-762. [WANG H T, ZENG F J, ZHANG B, et al. Light response of *Tamarix ramosissima* ledeb. Physiological parameters under different cropping patterns. Arid Land Geography, 2015, 38(4): 753-762.]
- [39] 田媛, 塔西甫拉提·特依拜, 徐贵青. 梭梭与白梭梭气体交换特征对比分析. 干旱区研究, 2014, 31(3): 542-549. [TIAN Y, TAXIPLAT T, XU G Q. Gas exchange of *Haloxylon ammodendron* and *H. persicum*. Arid Zone Research, 2014, 31(3): 542-549.]
- [40] HORTON J L, KOLB T E, HART S C. Responses of riparian trees to interannual variation in ground water depth in a semi-arid river basin. Plant Cell & Environment, 2001, 24(3): 293-304.
- [41] 王思宇, 龙翔, 孙自永, 等. 干旱区河岸桤柳水分利用效率(WUE)对地下水位年内波动的响应. 地质科技情报, 2017, 36(4): 215-221. [WANG S Y, LONG X, SUN Z Y, et al. Responses of *Tamarix* in water use efficiency to intra-annual water table fluctuation in an arid riparian zone. Geological Science & Technology Information, 2017, 36(4): 215-221.]
- [42] 闫海龙, 张希明, 许浩, 等. 塔里木沙漠公路防护林3种植物光合特性对干旱胁迫的响应. 生态学报, 2010, 30(10): 2519-2528. [YAN H L, ZHANG X M, XU H, et al. Photosynthetic characteristics responses of three plants to drought stress in Tarim Desert Highway shelterbelt. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(10): 2519-2528.]
- [43] 杨明杰, 杨广, 何新林, 等. 干旱区梭梭茎干液流特性及对土壤水分的响应. 人民长江, 2018, 49(6): 33-38. [YANG M J, YANG G, HE X L, et al. Stem sap flowing characteristics of *Haloxylon ammodendron* and its response to soil moisture in arid area. Yangtze River, 2018, 49(6): 33-38.]
- [44] 刘潇潇, 何秋月, 闫美杰, 等. 黄土丘陵区辽东栎群落优势种和主要伴生种树干液流动态特征. 生态学报, 2017, 38(13): 4744-4751. [LIU X X, HE Q Y, YAN M J, et al. Characteristics of sap flow dynamics in dominant and companion trees in a natural secondary oak forest in the loess hilly region. Acta Ecologica Sinica, 2017, 38(13): 4744-4751.]
- [45] XIA J B, ZHAO Z G, SUN J K, et al. Response of stem sap flow and leaf photosynthesis in *Tamarix chinensis*, to soil moisture in the Yellow River Delta, China. Photosynthetica, 2017, 55(2): 368-377.
- [46] 朱林, 许兴, 毛桂莲. 宁夏平原北部地下水埋深浅地区不同灌木的水分来源. 植物生态学报, 2012, 36(7): 618-628. [ZHU L, XU J, MAO G L. Water sources of shrubs grown in the northern Ningxia Plain of China characterized by depth of groundwater table. Chinese Journal of Plant Ecology, 2012, 36(7): 618-628.]
- [47] 陈亚宁, 李卫红, 陈亚鹏, 等. 荒漠河岸林建群植物的水分利用过程分析. 干旱区研究, 2018, 35(1): 130-136. [CHEN Y N, LI W H, CHEN Y P, et al. Water use process of constructive plants in desert riparian forest. Arid Zone Research, 2018, 35(1): 130-136.]
- [48] 许皓, 李彦, 谢静霞, 等. 光合有效辐射与地下水位变化对桤柳属荒漠灌木群落碳平衡的影响. 植物生态学报, 2010, 34(4): 375-386. [XU H, LI Y, XIE J X, et al. Influence of solar radiation and groundwater table on carbon balance of phreatophytic desert shrub *Tamarix*. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(4): 375-386.]
- [49] 杨国敏, 王力. 黑岱沟露天矿区排土场2种典型植物的水分来源及利用策略. 自然资源学报, 2016, 31(3): 477-487. [YANG G M, WANG L. Water use patterns of two typical plants based on hydrogen and oxygen stable isotopes at dumping site in the opencast coal mining area of Heidaigou. Journal of Natural Resources, 2016, 31(3): 477-487.]

Response characteristics of photosynthesis and sap flow parameters in *Tamarix chinensis* leaves to depth of groundwater table in the Yellow River Delta

REN Ran-ran^{1,2}, XIA Jiang-bao², ZHANG Shu-yong¹, ZHAO Zi-guo², ZHAO Xi-mei²

(1. College of Forestry, Shandong Agricultural University, Taian 271018, Shandong, China; 2. Shandong Key

Laboratory of Eco-environmental Science for Yellow River Delta, Binzhou University, Binzhou 256603,

Shandong, China)

Abstract: In order to reveal the response of photosynthesis and water consumption characteristics in *Tamarix chinensis* leaves to the depth of groundwater table, and define the depth of groundwater table to maintain *T. chinensis* higher photosynthetic efficiency and suitable growth. By taking three-year-old *T. chinensis* seedlings as experimental materials, a total of 7 submersible depths of groundwater table (0 m, 0.3 m, 0.6 m, 0.9 m, 1.2 m, 1.5 m and 1.8 m) was designed, and the light response processes of gas exchange parameters and the daily dynamics of sap flow in *T. chinensis* leaves to different depths of groundwater table were analyzed. The results showed that different depths of groundwater table could significantly change the soil moisture condition, and affect the photosynthetic process and water consumption in *T. chinensis* leaves. The net photosynthetic rate (P_n), photosynthetic response parameters, water use efficiency (WUE) and sap flow rate in *T. chinensis* leaves had obvious response to the depth of groundwater table. (1) With the depth of groundwater table rising, the P_n , WUE , transpiration rate, and sap flow rate increased first and then decreased, which showed the maximum value at the depth of groundwater table of 1.2 m with relative soil water content of 40.51%. The stomatal conductance, stomatal limit value increased first and then decreased, while the intercellular CO_2 concentration was the opposite; From 1.2 m to 1.8 m depth of groundwater table or from 1.2 m to 0 m depth of groundwater table, the photosynthetic decrease was mainly due to the stomatal limitation. (2) With the depth of groundwater table rising, the maximum net photosynthetic rate, light saturation point, and apparent quantum efficiency in *T. chinensis* leaves increased first and then decreased, reaching the maximum value ($21.15 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, $1513.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, and $0.06 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, respectively) at the 1.2 m depth of groundwater table, while the light compensation point was the opposite. (3) The 1.2 m depth of groundwater table was the turning point of photosynthesis from stomatal limitation to non-stomatal restriction. The stomatal regulation made *T. chinensis* maintain high photosynthetic characteristics under drought stress. The conclusion was that the *T. chinensis* showed photosynthetic water adaptability to drought-tolerant water and moisture, and the 1.2 m depth of groundwater table under freshwater conditions was suitable for the growth of *T. chinensis*.

Keywords: photosynthesis; water use efficiency; groundwater level; *Tamarix chinensis*; Yellow River Delta