

庐山不同海拔植物季节水分利用策略

温林生¹, 邓文平^{1,2}, 邓力维³, 莫兴悦¹, 肖廷琦¹, 邱凌波¹, 刘苑秋^{1,2}

(1.江西农业大学林学院,鄱阳湖流域森林生态系统保护与修复实验室,南昌 330045;

2.江西庐山森林生态系统定位研究站,江西九江 332900;3.江西庐山国家级自然保护区管理局,江西九江 332900)

摘要:为探讨在气候变化下不同海拔植物对水分的响应及植物适应性变化,选择庐山不同海拔自然演替中典型树种山鸡椒(*Litsea cubeba*)、蜡瓣花(*Corylopsis sinensis*)、山茶(*Camellia japonica*)和老鼠矢(*Symplocos stellaris*)为研究对象,采用氢氧同位素技术,基于 Iso-source 模型量化水源贡献比例。结果表明:(1)土壤水、植物水的 δD 值呈现不同的季节特征,表现为旱季 δD 值比雨季更加贫化;土壤水、植物水 δD 值的海拔效应不明显,土壤水 δD 值总体呈现出表层富集而深层贫化。(2)随着海拔升高,植物主要水分来源存在差异。在雨季,山鸡椒对表层(0—10 cm)土壤水分的比例呈现逐渐增加趋势,山茶对下层(30—50 cm)土壤水的比例逐渐增大,在旱季,蜡瓣花对表层土壤水的吸收比例逐渐降低。(3)植物的主要水分来源存在季节性差异,且不同海拔的同种植物表现不一。海拔 1 287 m 区,雨季表层(0—10 cm)土壤水分对蜡瓣花的贡献率为 68.50%,旱季仅占 9.00%,而对山茶的贡献率从 3.10%变为 76.50%;海拔 1 078 m 区,随雨旱交替,山鸡椒从均匀(0—50 cm)吸收土壤水变为优先利用表层(82.20%)给土壤水,蜡瓣花从主要吸收利用上层(0—20 cm, 74.40%)土层变为均匀用水,山茶主要从深层转为上层(66.18%),老鼠矢从下层转向表层(86.40%);海拔 884 m 区,在雨季,山鸡椒、山茶、老鼠矢主要水分来源分别是 10—40 cm(88.20%), 40—50 cm(91.80%)和 0—50 cm,但旱季均优先利用表层。(4)土壤表层水对山茶具有一定贡献,但其贡献比例比山鸡椒、蜡瓣花、老鼠矢低,40—50 cm 土壤水是其主要来源,与其他树种保持协调生长;但其他 3 种树种存在一定的水分竞争,且不同海拔的竞争程度不一。综上所述,植物水分来源存在海拔差异、季节效应以适应不同环境因子的限制,山茶具有与山鸡椒、蜡瓣花、老鼠矢协同的水分利用模式,山鸡椒、蜡瓣花、老鼠矢三者间存在水分竞争,且在各个海拔的竞争程度不一。本研究对亚热带地区生态系统树种配置及保护、庐山植被生态水文耦合模型的建立提供科学的理论参考。

关键词:气候变化;季节性用水;氢氧同位素;植物用水策略;植物适应性

中图分类号:S715-3

文献标识码:A

文章编号:1009-2242(2021)04-0341-08

DOI:10.13870/j.cnki.stbcbx.2021.04.047

Seasonal Water Utilization Strategies of Plants at Different Altitudes in the Lushan Mountain

WEN Linsheng¹, DENG Wenping^{1,2}, DENG Liwei³,

MO Xingyue¹, XIAO Tingqi¹, QIU Lingbo¹, LIU Yuanqiu^{1,2}

(1.College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Laboratory for Forest Ecosystem Protection and Restoration in Poyang Lake Basin, Nanchang 330045; 2.Jiangxi Lushan Station for Forest Ecosystem Positioning Research, Jiujiang, Jiangxi 332900; 3.Jiangxi Lushan National Nature Reserve Administration, Jiujiang, Jiangxi 332900)

Abstract: To explore the response of plants at different altitudes to water and the changes of plant adaptability under climate change, we chose the typical tree species, *Litsea cubeba*, *Corylopsis sinensis*, *Camellia japonica* and *Symplocos stellaris*, in the natural succession at different altitudes in the Lushan Mountain as the research objects. We used hydrogen and oxygen isotope technology, combined with the Iso-source model, to quantify the proportion of water source contribution. The results showed that: (1) The δD value of soil water and plant water showed different seasonal characteristics, and the δD value in the dry season was more depleted than in the rainy season. The altitude effect of soil water and plant water δD value was not obvious, and the δD value of soil water generally presented the surface enrichment and deep depletion. (2) As the altitude

收稿日期:2021-01-22

资助项目:江西省林业厅科技创新专项(201808);国家自然科学基金项目(31860236)

第一作者:温林生(1996—),男,硕士,主要从事生态水文及同位素水文研究。E-mail:825906052@qq.com

通信作者:邓文平(1987—),男,助理研究员,主要从事生态水文及同位素水文研究。E-mail:deng_wen_ping@126.com

increased, the main water sources of plants were different. In the rainy season, the ratio of *Litsea cubeba* to the surface layer (0—10 cm) soil water gradually increased, and the ratio of *Camellia japonica* to the lower layer (30—50 cm) soil water gradually increased. During the dry season, the absorption ratio of *Corylopsis sinensis* to surface soil water gradually decreased. (3) There were seasonal differences in the main water sources of plants, and the performance of the same plants at different altitudes was also different. At the area of 1 287 m above sea level, the contribution rate of surface soil moisture (0—10 cm) to *Corylopsis sinensis* in rainy season was 68.50%, while only 9.00% in dry season. However, *Camellia japonica*'s contribution rate changed from 3.10% to 76.50%. At the area of 1 078 m above sea level, with the alternating rain and drought, *Litsea cubeba* changed from uniform (0—50 cm) absorption of soil water to preferential use of surface layer (82.20%) for soil water, *Corylopsis sinensis* changed from mainly absorbing and utilizing the upper layer (0—20 cm, 74.40%) soil layer to uniform water, *Camellia japonica* from the deep layer to the upper layer (66.18%), and *Symplocos stellaris* from the lower layer to the surface layer (86.40%). At the area of 884 m above sea level, in the rainy season, the main water sources of *Litsea cubeba*, *Camellia japonica*, and *Symplocos stellaris* were 10—40 cm (88.20%), 40—50 cm (91.80%), 0—50 cm; but the surface layer was used first in the dry season. (4) Soil surface water had a certain contribution to *Camellia japonica*, but its contribution was lower than those of *Litsea cubeba*, *Corylopsis sinensis*, and *Symplocos stellaris*. 40—50 cm soil water was the main water source of *Camellia japonica*, and it kept coordinated growth with the other three plants; however, the other three tree species had certain water competition, and the competition degree was different at different altitudes. In summary, plant water sources had the altitude differences and seasonal effects to adapt to the constraints of different environmental factors. *Camellia japonica* had a coordinated water use strategy with *Litsea cubeba*, *Corylopsis sinensis*, and *Symplocos stellaris*. *Litsea cubeba*, *Corylopsis sinensis*, and *Symplocos stellaris* had water competition and the degree of competition varied at different altitudes. This research provides a scientific theoretical reference for the allocation and protection of tree species in the subtropical ecosystem, and the establishment of a coupling model of vegetation eco-hydrology in Lushan Mountain.

Keywords: climate change; seasonal water use; hydrogen and oxygen isotopes; plant water use strategies; plant adaptability

水是植物生长的主要限制因子,在生态脆弱区,植物可利用的水分直接决定物种的组成、分布格局和生长状况等^[1]。近年来,全球气候变化与人为活动干扰,导致降雨、蒸发、径流、土壤水及地下水位等水文变量的剧烈变化,水文格局的改变增加植被演替的不确定性和复杂性,森林生态系统的适应性引起众多学者^[2-4]关注。研究植物对水分的适应性,是解决森林生态系统在水文格局变化下如何做出响应的首要内容,具有重要意义。

当前,稳定同位素技术作为研究植物水分利用的重要研究手段已在国内外广泛使用^[5]。植物以根部吸收的水分在木质部导管中稳定运输至植株各部,一般不会像叶片、韧皮部通过皮孔吸水而发生氢氧同位素的分馏^[6-7],因此,通过植物木质部氢氧同位素特征与土壤中氢氧同位素特征可指示植物水分来源,结合多元混合模型可进一步量化各水源的贡献率^[7-8]。基于前人^[9]研究发现,植物在遭受水胁迫时会通过不同的水分利用策略作出响应,McCole等^[10]在美国克萨

斯州发现,雪松(*Juniperus ashei*)存在季节性水分的利用来源差异,研究对象在夏季优先利用深水源,而冬季则主要利用浅层土壤水;Nippert等^[11]也研究得出,植物具有季节性用水策略,当表层水足够丰富时,一些深根性植物会转向吸收利用表层土壤水;许秀丽等^[3]在鄱阳湖地区研究发现,茵陈蒿(*Artemisia capillaris*)在面对雨季水分充足时,浅层土壤水是该植物的主要水分来源,旱季则相反。从当前研究来看,氢氧同位素技术已作为植物水分利用模式和机理研究的重要手段,对于科学、深入地揭示森林水文—土壤—植物的调节互作机制具有正向作用。

鄱阳湖位于江西省北部,是我国最大的淡水湖。其巨大的蓄水调洪、生物多样性丰富等特殊的生态功能,在江西省和长江中下游地区占据重要地位。庐山毗邻鄱阳湖,直接反映鄱阳湖流域水文变化的区域,其特殊的气候特征以及多变地形,浓缩了水平自然带的自然地理和生态学特征,具有多样的环境敏感性^[12],是研究森林水文过程对全球气候变化响应、鄱

阳湖流域水文效应响应的典型试验区。近年来,鄱阳湖流域温度上升,集中降雨事件连续出现,使得汛期涝害加重,旱季连续无降雨,出现长期干旱事件增多^[13-14],于此环境变化背景下,植物对水分的利用策略将会发生变化,森林生态系统的适应性会如何改变尚不清晰。因此,结合前人研究植物具有季节用水的规律,以庐山不同海拔的自然演替群落选取典型树种山鸡椒、蜡瓣花、山茶、老鼠矢作为研究对象,通过对植物木质部水、土壤水的氢氧同位素组成进行分析,探讨不同海拔的植物水分利用策略、植物对海拔梯度以及季节水分变化的适应性研究,以期增加气候变化下自然演替中植物水分利用策略的认识,为人工造林树种配置和选择提供科学的参考。

1 研究区概况

庐山(115°52′—116°08′E, 29°26′—29°41′N)位于江西省的北部,海拔1474 m,东临鄱阳湖,北靠长江,受亚热带季风气候影响,该地区年均气温11.6℃,极端高温32℃,极端低温-16.8℃,累年平均日照时间1862.8 h,年均雾日191 d,霜期达150 d^[15]。年均降水量2070 mm,雨季(4—9月)降雨量可占全

年降雨量的75%以上,雨旱季分明^[14]。特殊的气候特征加上海拔的升高,导致庐山水热资源产生垂直梯度分化,使庐山浓缩了水平自然带的自然地理和生态学特征,表现为植被沿海拔梯度呈明显的垂直分布规律,自下而上分布有常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林、针阔混交林、针叶林和山顶矮林等。

2 材料与方法

2.1 样品采集

在2019年选取庐山自然演替的低级次生林群落,海拔分别为1287,1078,884 m(高、中、低海拔),设置10 m×10 m的样地,样地概况见表1。样品采集时间为2019年4月1日(雨季)和11月1日(旱季),在样地内按照对角线3点采集土样5 cm×10 cm/层,共5层,每层土壤混合均匀后分为2份,一份装入离心管中,Parafilm膜封口用于抽提出土壤水测定其同位素特征;另一份采用烘干法测定土壤含水率。在土样点周边选择具有代表性(冠幅合适,长势良好,无病虫害)的样木,进行木质部取样(木栓化枝条)^[8],枝条样品采集好后立即装入离心管中,用Parafilm膜封口。

表1 样地基本情况

样地编号	海拔/m	经度	纬度	郁闭度	坡向	土壤类型	主要树种
1	1287	115°40′13″	29°41′14″	0.5	西偏260°	棕壤	山鸡椒、蜡瓣花、山茶
2	1287	115°40′13″	29°41′14″	0.5	西偏261°	棕壤	山鸡椒、蜡瓣花、山茶
3	1287	115°40′13″	29°41′14″	0.6	西偏257°	棕壤	山鸡椒、蜡瓣花、山茶
4	1078	115°58′26″	29°33′27″	0.3	南偏163°	棕壤	山鸡椒、蜡瓣花、山茶、老鼠矢
5	1078	115°58′26″	29°33′27″	0.5	南偏160°	棕壤	山鸡椒、蜡瓣花、山茶、老鼠矢
6	1078	115°58′26″	29°33′27″	0.6	南偏165°	棕壤	山鸡椒、蜡瓣花、山茶、老鼠矢
7	884	116°00′37″	29°36′09″	0.4	南偏128°	黄棕壤	山鸡椒、蜡瓣花、山茶、老鼠矢
8	884	116°00′37″	29°36′09″	0.5	南偏125°	黄棕壤	山鸡椒、蜡瓣花、山茶、老鼠矢
9	884	116°00′37″	29°36′09″	0.6	南偏130°	黄棕壤	山鸡椒、蜡瓣花、山茶、老鼠矢

2.2 同位素样品测定

土壤、植物枝条样品采用低温真空蒸馏法抽提土壤水和植物木质部水分(抽提仪器型号LI-2000),经过抽提得到的土壤水、植物水通过0.45 μm针式过滤后注射于2 mL进样瓶中,及时盖上瓶盖等待分析。处理好的水样带到江西农业大学森林培育重点实验室室内采用赛默飞同位素质谱仪分析测定,注射进同位素质谱仪(Delta v Advantage)中进行水分同位素分析,分析误差 $\delta D < 0.4\%$, $\delta^{18}O < 0.15\%$ 。测得水样中的氢氧同位素含量为与“标准平均大洋水(SMOW)”的千分差,表示为:

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

式中: δX 为 δD 或 $\delta^{18}O$ (‰); R_{sample} 为样品中的D或 ^{18}O (‰); R_{standard} 为SMOW中的D或 ^{18}O (‰)。

当植物具有多个潜在水分来源时,植物木质化枝条的同位素特征为多个水源同位素特征值的混

合^[15]。根据同位素质量守恒原理,多元线性分析的方法,利用Iso-Source模型计算各个潜在水源对植物茎干水分的贡献率。计算公式为:

$$a_1\delta X_1 + a_2\delta X_2 + a_3\delta X_3 + \dots + a_n\delta X_n = \delta X$$

$$a_1 + a_2 + a_3 + \dots + a_n = 1$$

式中: δX 为植物木质部水 δD 或 $\delta^{18}O$ 值(‰); $X_1, X_2, X_3, \dots, X_n$ 分别为各潜在水源的 δD 或 $\delta^{18}O$ (‰); $a_1, a_2, a_3, \dots, a_n$ 分别为植物对各个水源的吸收利用比率。

3 结果与分析

3.1 不同海拔季节性土壤含水率变化

土壤含水率存在季节差异,总体表现为雨季高于旱季,且海拔之间平均含水率存在一定差异(图1)。在雨季(4月,图1a),土壤含水率大致表现为中海拔较为湿润(33.46%~36.02%),低海拔的土壤含水率相对较小(26.63%~35.72%),高海拔处于二者之间

(36.04%~40.86%);高海拔的土壤含水率随土层深度增加呈增大趋势,其余 2 个海拔的土壤含水率随土层深度的增加无明显规律。在旱季(11 月,图 1b),高

海拔土壤含水率相对较大(24.85%~30.17%),低海拔的土壤相对干燥(18.26%~21.54%),中海拔的土壤含水率为 24.05%~27.39%。

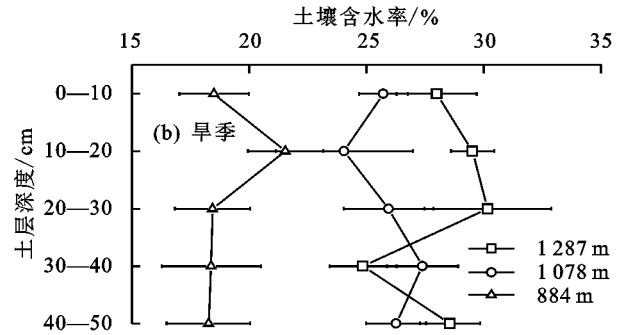
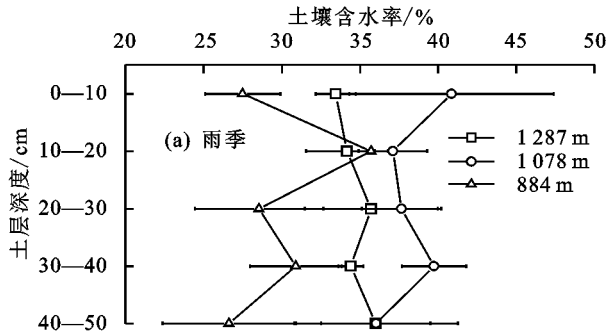


图 1 不同海拔土壤含水率随土层深度变化

3.2 不同海拔土壤、植物的氢氧同位素特征

随着雨季到旱季的转变,土壤水的 δD 值呈现不同的季节特征,表现为旱季 δD 值比雨季更加贫化的现象(图 2),这可能与庐山降雨同位素特征^[14]有关,以及旱季温度较低,且雾水补充对同位素特征也存在影响。在雨季,除 0—10 cm 土层出现随海拔增加而富集的现象,而其他土层则表现为低海拔区相对更加富集;在土壤剖面上,中、高海拔区总体上 δD 值随土层深度增加而减小,变化范围为 $-31.48\text{‰} \sim$

-15.88‰ , $-29.11\text{‰} \sim -9.24\text{‰}$;低海拔区只有深层土壤相对贫化,其他土层 δD 值变化不大,变化范围为 $-19.20\text{‰} \sim -27.69\text{‰}$ (图 2a)。

从图 2b 可以看出,在旱季,3 个海拔的土壤水 δD 值均随土层深度增加而呈现波动式减小的规律,且低海拔的各土层土壤水 δD 值比其他 2 个海拔更为贫化;高、中、低海拔的 δD 值变化范围分别为 $-67.34\text{‰} \sim -54.47\text{‰}$, $-66.60\text{‰} \sim -52.86\text{‰}$, $-75.35\text{‰} \sim -54.36\text{‰}$ 。

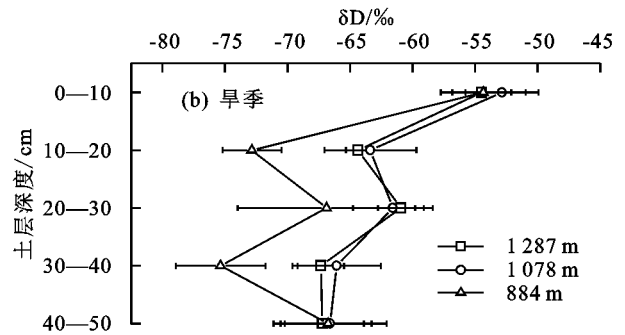
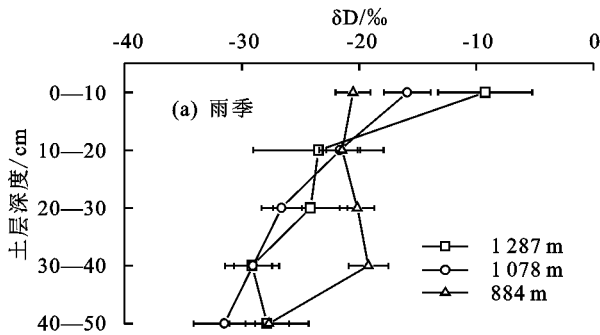


图 2 不同海拔土壤 δD 值随土层深度变化

与土壤水 δD 值的季节规律一样,植物木质部水的 δD 值也呈现出旱季的 δD 值低于雨季的现象(表 2),雨季、旱季的植物木质部水的 δD 值变动范围分别为 $-34.38\text{‰} \sim -14.44\text{‰}$, $-64.36\text{‰} \sim -43.96\text{‰}$ (对应的植物分别是:1078 m 山茶,1287 m 蜡瓣花,1287 m 山茶,884 m 老鼠矢)。在雨季,同一植物不同海拔梯度上仅有山茶中海拔的 δD 值显著贫化于高、低海拔($P < 0.05$),并在 $-26.74\text{‰} \sim -34.38\text{‰}$ 变动,山鸡椒、蜡瓣花、老鼠矢木质部水的 δD 值均无海拔效应,变化范围分别为 $-22.97\text{‰} \sim -16.04\text{‰}$, $-23.55\text{‰} \sim -14.44\text{‰}$, $-22.74\text{‰} \sim -22.48\text{‰}$ 。同一海拔不同树种的 δD 值无明显差异($P > 0.05$)。

从表 2 可以看出,在旱季,同一植物不同海拔间仅有山茶的 δD 值存在海拔梯度差异($P < 0.05$),表现为中海拔显著高于高海拔,低海拔处于二者之间($-64.36\text{‰} \sim 53.47\text{‰}$);山鸡椒的 δD 值呈现为

$-58.89\text{‰} \sim -54.82\text{‰}$,蜡瓣花的从小到大排序为 -56.70‰ , -55.70‰ , -50.80‰ ,老鼠矢中海拔(-54.36‰)小于高海拔(-43.96‰)。同一海拔不同植物间的 δD 值仅有 884 m 中存在差异($P < 0.05$),表现为老鼠矢 $>$ 蜡瓣花 $>$ 山鸡椒与山茶。

3.3 不同海拔和季节典型灌木树种的季节水分利用策略

基于同位素质量守恒、多元回归的原理,采用 Iso-source 软件计算(图 3)得出:随着海拔梯度的变化,部分植物具有明显的海拔梯度效应;随着雨季到旱季的转变,土壤对植物水分的贡献比例存在差异,其水分来源呈现季节变化。

3.3.1 植物水分利用的海拔效应 在雨季,山鸡椒随着海拔梯度的增加,由对 10—40 cm(88.40%)的水分依赖到对 0—20 cm(1078 m,74.50%)及 0—10 cm(1287 m,70.90%)的转变,且各层间的土壤水分

贡献比例在海拔梯度上存在变化;蜡瓣花低、中、高海拔均是偏向利用表层(0—10 cm)土壤的水分,土壤水贡献比例为 58.40%~68.50%;山茶随着海拔的递增,对深层(40—50 cm)土壤水分(91.80%)的依赖逐渐减轻,中海拔为 50.6%,高海拔为 33.2%,但仍对深层土壤水分还是较为偏爱,因为在 30—40 cm 的土壤水分贡献比例呈现递增现象(1.50%, 26.20%, 38.50%),说明山茶随着海拔的增加存在较明显的应对策略;老鼠矢在低、中海拔均表现为相对均匀的水分来源(图 3 雨季)。

表 2 不同海拔典型灌木 δD 值特征

海拔/m	树种	自由度 n	雨季 δD	旱季 δD
1287	山鸡椒	3	-16.04±5.05Aa	-58.89±4.59Aa
1287	蜡瓣花	3	-14.44±5.69Aa	-56.70±0.06Aa
1287	山茶	3	-26.74±1.18Aa	-64.36±1.87Ac
1078	山鸡椒	3	-22.97±1.15Aa	-54.82±0.06Aa
1078	蜡瓣花	3	-18.57±6.77Aa	-55.70±1.54Aa
1078	山茶	3	-34.38±2.74Ab	-53.47±3.01Aa
1078	老鼠矢	3	-22.48±9.63Aa	-54.37±0.93Aa
884	山鸡椒	3	-16.49±4.43Aa	-58.37±1.18Ca
884	蜡瓣花	3	-23.55±4.04Aa	-50.80±2.41Ba
884	山茶	3	-27.03±0.07Aa	-59.02±0.07Cab
884	老鼠矢	3	-22.75±0.31Aa	-43.96±1.43Aa

注:表中数据为平均值±标准差;同列不同大写字母表示同一树种不同海拔间差异显著($P<0.05$);同列不同小写字母表示同海拔不同树种间差异显著($P<0.05$)。

在旱季,山鸡椒在不同海拔对表层土壤水有着较大依赖(73.90%, 82.20%, 54.20%)。蜡瓣花表现出与雨季相反的现象,有明显的海拔梯度效应,随着低、中、高海拔表层的土壤水贡献比例逐渐降低(0—10 cm, 68.70%, 30.00%, 9.00%),即 10—40 cm 的土壤水分贡献比例随海拔增加而增大。山茶与山鸡椒呈现相反现象,随着海拔增加,表层的土壤水贡献比例先减少后增加(68.80%, 53.15%, 76.50%);老鼠矢在旱季的海拔效应不明显,均表现为对 0—10 cm 水分具有较大的依赖(94.00%, 86.40%)(图 3 旱季)。

3.3.2 植物水分利用的季节效应 在 1 287 m 海拔,山鸡椒表现为不明显的季节效应,蜡瓣花和山茶具有明显的季节效应。随着雨旱交替,山鸡椒均表现出对表层土壤水的高依赖性(58.90%, 54.20%);蜡瓣花在雨季主要的水分来源是表层土壤(68.50%),到旱季对表层土壤水的贡献仅为 9.00%,10—50 cm 占据主要地位(16.40%~25.10%);山茶则呈现与蜡瓣花相反的现象,表层的土壤水分贡献比例从 3.10% 增为 76.50%;其他土层的水分贡献比例分别为 11.80%~38.50%, 4.10%~9.50%。综上,山茶与另外 2 种树种保持相对应的水分利用方式,这可能与物种自身特性及其在群落中的位置有关,具有灵活的水分利用策略。

在 1 078 m 海拔,山鸡椒、蜡瓣花、山茶、老鼠矢的水分来源均具有明显的季节差异。山鸡椒从雨季均匀利用 0—50 cm 的土壤水(11.60%~29.10%)变为旱季对表层 0—10 cm 土壤水的高度偏爱(82.20%);蜡瓣花则呈现相反的情况,随着雨季到旱季的转变,从 0—20 cm 的土壤水占 74.4% 到均匀利用土壤水(12.70%~30.00%);山茶表现在雨季对深层土壤水有较高的依赖(40—50 cm, 76.80%)到旱季主要水分来源转为浅层土壤水(0—20 cm, 66.18%);老鼠矢则在雨季随土层深度而对水分利用比例下降(10.70%~33.30%),在旱季对表层 0—10 cm 土壤水表现高度依赖(86.40%)。综上,除山茶外,其他 3 种树种存在一定的竞争与协同,如山鸡椒与蜡瓣花表现出季节用水的协调,而老鼠矢在雨、旱季与山鸡椒存在竞争。

在 884 m 海拔,4 种树种均具有季节用水差异,以山茶、山鸡椒、老鼠矢较为明显。山茶在雨季的主要水分来源是深层的土壤水(91.80%),山鸡椒在雨季偏向优先利用 10—40 cm 的土壤水(88.20%, 范围 16.1%~40.20%),老鼠矢在雨季均匀吸收利用土壤水(0—50 cm, 17.60%~27.10%),蜡瓣花的主要水分来源是表层土壤水(58.40%),4 种树种的雨季用水来源在旱季均转变对表层土壤水具有高度依赖(山茶, 68.80%; 山鸡椒, 73.90%; 老鼠矢, 94.00%; 蜡瓣花, 68.70%)。

4 讨论

4.1 不同海拔植物水分的利用策略

随着海拔梯度的变化,植物存在主要用水来源的差异,具体表现为山鸡椒、山茶在雨季以及蜡瓣花在旱季表现出明显的海拔效应(图 3)。植物的水分利用模式存在物种差异的现象,且受到水、热、养分条件等因子的影响^[3,16]。水热条件^[17]、养分状况^[18]的海拔梯度差异可能是造成不同海拔植物水分利用模式差异的关键因子。白天军等^[17]研究发现,日本柳杉生长在 850 m 对暖湿气候响应较为敏感,1 250 m 时日照时间是其生长的限制因子,即植物的生长差异受到水分、温度等因子的调控,在海拔梯度上主要限制因子存在差异,这也可能造就同一物种对水分的需求,以及获取来源的方式差异。本研究发现,旱季不同海拔 4 种典型灌木树种对表层土壤水分的依赖(图 3),这与养分限制以及雾水对表层水的补充有关。Yu 等^[18]在不同海拔的养分分布发现,表层是有机质分布最多的区域,结合有机质对土壤含水量及其有效性的控制^[19],说明植物可能会优先利用浅层土壤水。庐山年均雾日达 191 天^[14-15],对表层土壤的水分供给和植物水分利用均存在影响(尤其旱季)。Zhan 等^[20]在洞庭湖研究表明,雾水对不饱和土壤水的补充占比约为 16%,以植被根系为主的表层土壤可达 31%。

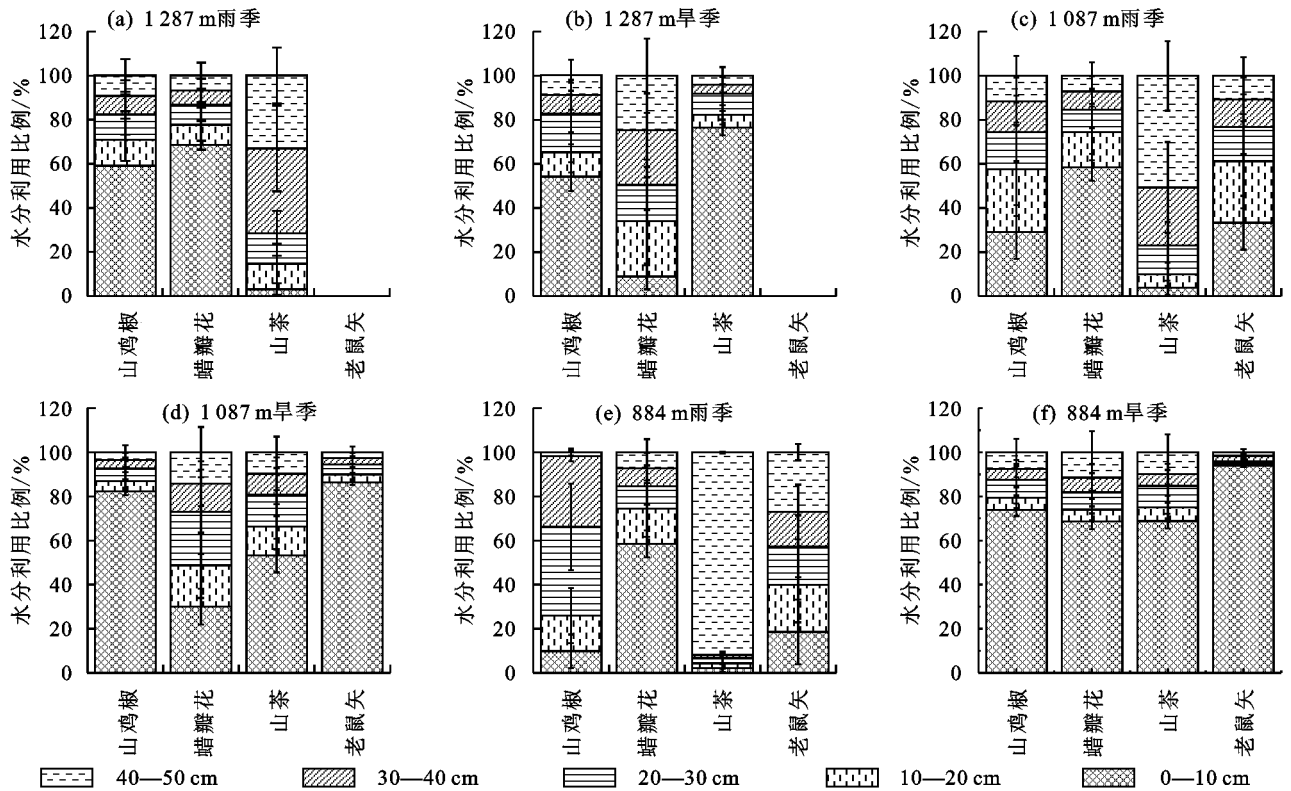


图 3 不同海拔植物水分季节用水来源

植物水分利用来源存在季节效应,水分利用的策略是植物应对不同季节的水热资源变化的响应^[21],与刘自强等^[8]得出结果一致。不同海拔的植物水分利用的季节效应程度不一,如山鸡椒的用水季节差异在不同海拔梯度上响应程度存在差异,蜡瓣花在低海拔的季节水分利用响应与中、高海拔的季节效应响应存在区别(图 3),这与植物水分利用对土壤含水量的响应^[3,21-22],以及不同海拔的热量差异^[23]对其有一定影响,因为在高海拔,温度影响植物生理代谢的进行^[24],进而影响水分的吸收。

4.2 植物水分利用的适应与竞争

在群落的发展与演替过程中,水热资源是决定物种分布的重要因子^[25-26]。本研究结果表明,山茶对土壤表层(0—10 cm)具有一定比例的吸收利用,但利用程度较山鸡椒、蜡瓣花、老鼠矢明显轻微,40—50 cm 土壤水才是其主要水分来源,并与其他树种保持协调生长(图 3 雨季),这与朱金方^[26]得出杠柳上层水作为主要水分来源、而高地酸枣多利用 60—100 cm 土壤水的结论类似。但在水分稀缺的时候可能例外(图 3,884 m 旱季),这是由于在水分相对稀缺的情况下,随水分的获取出于求生的本能^[27],对水分的竞争在资源稀缺时格外激烈^[26,28],这与前人^[29]发现的荒漠灌木植物在土壤水分充足时优先利用浅层土壤水、在表层土壤水分下降时向深层土壤水转变的规律相似。山鸡椒、蜡瓣花、老鼠矢的水分利用模式比较相近,存在一定的水分竞争。此外,不一样的环

境下竞争对象、竞争程度不尽相同,推测这是植物对水分条件的变化作出的适应性变化。Xu 等^[30]研究发现,冷箭竹的吸水深度与土壤剖面毛细根分布相一致;许秀丽等^[3]研究茵陈蒿吸水分布与根毛分布一致,但存在吸水补偿。造成竞争对象、竞争程度不尽相同现象的原因可能与各种植物在不同海拔的根系分布有关,由于土层理化性质的差异^[25]以及环境引起的分化现象^[31]等都是其潜在原因,有待更进一步的研究探讨。

土壤特性和水分状况被认为是影响植被分布的重要生态因素^[32]。本研究中,植物对水分的利用可以分为 2 种类型:浅层用水型和深层用水型。这是植物适应物种竞争中对土壤水分的表现,是植物对含水量的响应^[3]。庐山独特的云雾环境决定浅层土壤水的充裕(尤其在旱季),以及深层土壤水的低蒸发^[21],保留相对充足的水分含量,因而植物在不同的季节存在水分来源的差异。土壤的质地类型,通过直接或间接影响土壤水分渗透、土壤持水力和土壤水分分布,进而影响植物水分的来源^[33]。由土壤含水量的分布(图 1、表 2),结合 Yu 等^[18]对庐山土壤理化性质的调查发现,庐山土质存在一定的空间局部异质性,说明植物对水分来源的差异性、适应性与土壤的物理性质存在一定的相关。热量资源(温度)对海拔梯度的响应对植物生长和适应具有一定的限制^[15,24,27],植物体内的化学信号、水力信号作为调节主要驱动力可对外界环境产生响应^[17],面对不一样的生境采取不一样

的水分调节以适应环境的变化。但究竟是何种物质或是环境信号及怎样导致植物的水力调节产生竞争和适应,有待进一步的研究探讨。

5 结论

(1)土壤水、植物水的 δD 值呈现出不同的季节特征,表现为旱季 δD 值比雨季更加贫化,这可能与庐山降雨同位素特征和旱季温度较低、且受到雾水补充有关;土壤水、植物水 δD 值的海拔效应不明显,但土壤水的 δD 值总体呈现出表层富集而深层贫化。

(2)随着海拔的升高,植物主要水分来源存在差异。在雨季,山鸡椒对表层土壤水分的吸收比例呈现逐渐增加趋势,山茶对下层(30—50 cm)土壤水的比例逐渐增大;在旱季,蜡瓣花对表层土壤水的吸收比例逐渐降低。

(3)植物的主要用水来源存在季节性差异,且不同海拔的同种植物表现不一致。高海拔,蜡瓣花雨季对表层土壤水的吸收比例为 68.50%,旱季仅占 9.00%,而山茶0—10 cm 的土壤水分贡献比例可从 3.10%增为 76.50%;中海拔区,随雨旱交替,山鸡椒从均匀(0—50 cm)吸收土壤水变为优先利用表层(82.20%)给土壤水,蜡瓣花从主要吸收利用上层(0—20 cm,74.40%)土层变为均匀用水,山茶主要从深层转为上层(66.18%),老鼠矢从下层转向表层(86.40%);低海拔区,在雨季,山鸡椒、山茶、老鼠矢主要水分来源分别是 10—40 cm(88.20%),40—50 cm(91.80%),0—50 cm,但旱季均为优先利用表层。

(4)土壤表层水对山茶具有一定贡献,但其贡献比例比山鸡椒、蜡瓣花和老鼠矢低,40—50 cm 土壤水是其主要来源,并与其他树种保持协调生长;但其他 3 种树种存在一定的水分竞争,且不同海拔的竞争程度不一。

综上所述,植物水分来源存在海拔差异和季节效应以适应不同环境因子的限制,山茶具具有与山鸡椒、蜡瓣花、老鼠矢协同的水分利用模式,山鸡椒、蜡瓣花、老鼠矢三者间存在水分竞争,且在各个海拔高度竞争程度不一。本研究可对亚热带地区生态系统树种配置及保护、庐山植被生态水文耦合模型的建立提供科学的理论参考。

参考文献:

[1] 章光新,尹雄锐,冯夏清.湿地水文研究的若干热点问题[J].湿地科学,2008,6(2):105-115.
[2] Mortsch L D. Assessing the impact of climate change on the Great Lakes shoreline wetlands[J].Climatic Change, 1998,40(2):391-417.

[3] 许秀丽,李云良,谭志强,等.鄱阳湖湿地典型中生植物水分利用来源的同位素示踪[J].湖泊科学,2020,32(6):1749-1760.
[4] 王敏.降水量变化对大针茅群落水分利用的影响[D].呼和浩特:内蒙古大学,2020.
[5] Prechsl U E, Burri S, Gilgen A K. No shift to a deeper water uptake depth in response to summer drought of two lowland and sub-alpine C_3 -grasslands in Switzerland [J].Oecologia,2015,177(1):97-111.
[6] 段德玉,欧阳华.稳定氢氧同位素在定量区分植物水分利用来源中的应用[J].生态环境,2007,16(2):655-660.
[7] 徐庆,王婷,高德强.碳氢氧稳定同位素在草地生态系统水循环研究中的应用[J].林业科学研究,2019,32(6):130-136.
[8] 刘自强,余新晓,娄源海,等.北京山区栓皮栎林水分来源及生长季动态规律[J].北京林业大学学报,2016,38(7):40-47.
[9] Zhou H, Zhao W Z, Zhang G F. Varying water utilization of *Haloxylon ammodendron* plantations in a desert-oasis ecotone [J]. Hydrological Processes, 2016, 31(4):825-835.
[10] McCole A A, Stern L A. Seasonal water use patterns of *Juniperus ashei* on the Edwards Plateau, Texas, based on stable isotopes in water[J].Journal of Hydrology,2007,342(3/4):238-248.
[11] Nippert J B, Knapp A K. Soil water partitioning contributes to species existences in tallgrass prairie[J].Oikos,2007,116(6):1017-1029.
[12] 王根绪,邓伟,杨燕,等.山地生态学的研究进展、重点领域与趋势[J].山地学报,2011,29(2):129-140.
[13] 肖丽英.基于 SPI 的鄱阳湖流域多尺度旱涝变化规律的研究[J].南昌工程学院学报,2017,36(3):24-27.
[14] 陈琦,郭锦荣,李超,等.庐山地区大气降水中稳定同位素变化特征[J].自然资源学报,2019,34(6):1306-1316.
[15] Jackson P C, Meinzer F C, Mercedes B, et al. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerradoecosystem[J].Tree Physiology,1999,19(11):717-724.
[16] Ehleringer J R, Dawson T E. Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition[J].Plant, Cell and Environment,1992,15(9):1073-1082.
[17] 白天军,邓文平,旷远文,等.庐山不同海拔日本柳杉年轮宽度对气候因子的响应[J].生态学杂志,2020,39(1):57-66.
[18] Yu F Z, Zhang Z Q, Chen L Q, et al. Spatial distribution characteristics of soil organic carbon in subtropical forests of mountain Lushan, China[J].Environmental Monitoring and Assessment, 2018, 190(9):545. <https://doi.org/10.1007/s10661-018-6906-x>.
[19] 刘效东,乔玉娜,周国逸.土壤有机质对土壤水分保持

- 及其有效性的控制作用[J].植物生态学报,2011,35(12):1209-1218.
- [20] Zhan L C, Chen J S, Li L. Isotopic assessment of fog drip water contribution to vegetation during dry season in Junshan wetland, northern Dongting Lake[J].Wetlands Ecology and Management,2017,25(3):345-357.
- [21] Zhang Y, Zhang M J, Qu D Y, et al. Water use strategies of dominant species (*Caragana korshinskii* and *Reaumuria soongorica*) in natural shrubs based on stable isotopes in the Loess Hill, China[J/OL].Water,2020,12(7):1923. <https://doi.org/10.3390/w12071923>.
- [22] 孙双峰.三峡库区岸边植物水分利用研究[D].云南西双版纳:中国科学院研究生院(植物研究所),2006.
- [23] 王飞翔.不同海拔下大气中波红外透过率的理论研究和实际测量[D].昆明:云南师范大学,2020.
- [24] Allen C D, Macalady A K, Chenchouni H, et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests[J].Forest Ecology and Management,2010,259(4):660-684.
- [25] Shi F X, Song C C, Zhang X H, et al. Plant zonation patterns reflected by the differences in plant growth, biomass partitioning and root traits along a water level gradient among four common vascular plants in freshwater marshes of the Sanjiang Plain, Northeast China [J].Ecological Engineering,2015,81(1):158-164.
- [26] 朱金方.渤海海岸贝壳堤湿地灌木水分生态位时空分异研究[D].北京:中国矿业大学,2016.
- [27] 罗丹丹,王传宽,金鹰.植物水分调节对策:等水与非等水行为[J].植物生态学报,2017,41(9):1020-1032.
- [28] 付昕宇.岱海湖滨带湿地植物水分来源及利用策略研究[D].呼和浩特:内蒙古大学,2020.
- [29] Wang J, Fu B J, Lu N, et al. Seasonal variation in water uptake patterns of three plant species based on stable isotopes in the semi-arid Loess Plateau[J].Science of the Total Environment,2017,609:27-37.
- [30] Xu Q, Li H, Chen J Q, et al. Water use patterns of three species in subalpine forest, Southwest China: The deuterium isotope approach [J]. Ecohydrology, 2011,4(2):236-244.
- [31] 邓建明,姚步青,周华坤,等.水氮添加条件下高寒草甸主要植物种氮素吸收分配的同位素示踪研究[J].植物生态学报,2014,38(2):116-124.
- [32] 王雪芹,蒋进,雷加强,等.短命植物分布与沙垄表层土壤水分的关系:以古尔班通古特沙漠为例[J].应用生态学报,2004,15(4):556-560.
- [33] 朱瑞清,张志山,刘立超,等.干旱沙漠边缘地带 7 种沙生植物适应性机理[J].生态学杂志,2015,34(10):2749-2756.
- [34] 39(5):18-25.
- [23] 张继峯,王振华,张金珠,等.滴灌下氮盐交互对加工番茄荧光特性及产量品质的影响[J].中国农业科学,2020,53(5):990-1003.
- [24] 冯棣,朱玉宁,周婷,等.咸水灌溉对基质栽培甜豌豆生长及营养品质的影响[J].灌溉排水学报,2020,39(2):27-31.
- [25] 雷琼,李辉.城市二级污水灌溉对 3 种草坪草生理特性及土壤性状的影响[J].西南农业学报,2020,33(11):2545-2551.
- [26] 闫利军,米福贵,郭郁频,等.草地早熟禾幼苗对矿井再生水灌溉的生理响应[J].草地学报,2014,22(5):1031-1037.
- [27] 李丹,万书勤,康跃虎,等.滨海盐碱地微咸水滴灌盐调控对番茄生长及品质的影响[J].灌溉排水学报,2020,39(7):39-50.
- [28] 李强,王秀萍,刘雅辉,等.微咸水灌溉对油葵生长和生理生化特性的影响[J].河北农业科学,2016,20(1):30-33.

(上接第 333 页)

- [18] 杨培岭,王瑜,任树梅,等.咸淡水交替灌溉下土壤水盐分布与玉米吸水规律研究[J].农业机械学报,2020,51(6):273-281.
- [19] Yang G, Liu S H, Yan K, et al. Effect of drip Irrigation with brackish water on the soil chemical properties for a typical desert plant (*Haloxylon Ammodendron*) in the Manas River Basin[J].Irrigation and Drainage, 2020,69(3):460-471.
- [20] Zhang A Q, Zheng C L, Li K J, et al. Responses of soil water-salt variation and cotton growth to drip irrigation with saline water in the low plain near the Bohai Sea[J].Irrigation and Drainage,2020,69(3):448-459.
- [21] 吴文勇,许翠平,刘洪禄,等.再生水滴灌对果菜类蔬菜产量及品质的影响[J].农业工程学报,2010,26(1):36-40.
- [22] 王璐璐,田军仓,徐桂红,等.再生水滴灌对黄瓜叶绿素、光合、产量及品质的影响[J].灌溉排水学报,2020,