

# 胡杨(*Populus euphratica*)水分再分配 与其伴生种多样性和生态位的关系

杨晓东<sup>1ab</sup>, 龚雪伟<sup>2</sup>, 朱丽安<sup>3</sup>, 吕光辉<sup>1ac</sup>

(1. 新疆大学 a. 绿洲生态教育部重点实验室, b. 资源与环境科学学院, c. 干旱生态环境研究所, 新疆 乌鲁木齐 830046;  
2. 中国科学院沈阳应用生态研究所 森林生态与管理重点实验室, 辽宁 沈阳 110016; 3. 宁波市滨海国际学校, 浙江 宁波 315830)

**摘要:** 杜加依林建群种胡杨(*Populus euphratica*)的水分再分配现象已被广泛认知, 但该现象对其伴生种多样性和生态位宽度的影响仍不清楚。基于 120 个样方的调查数据, 通过分析比较 2010 年 6、8、10 月胡杨林冠下(林冠群落)与非胡杨林下(对照群落)在群落数量特征、物种多样性和生态位宽度上的差别, 以探明水分再分配和物种多样性间的关系。结果表明: (1) 林冠灌木和草本群落的郁闭度、株高和多度在 6、8、10 月均分别显著高于对照灌木和草本群落( $P < 0.05$ ); (2) 在 6、8、10 月, 林冠灌木的 Margalef 丰富度指数和 Brillouin 物种多样性指数均显著高于对照群落( $P < 0.05$ ), Pielou 均匀度指数在两群落间未有显著性差别( $P > 0.05$ ); 相反, 林冠草本群落的 Margalef 丰富度指数仅在 6 月和 10 月显著高于对照群落( $P < 0.05$ ), 其他时期, 林冠草本群落的物种多样性指数均小于对照群落; (3) 林冠灌木和草本群落的物种生态位宽度多高于对照灌木和草本群落。胡杨作为杜加依林的建群种, 其拥有水分再分配现象能够改善森林的水分条件, 对胡杨林冠下伴生种群落的数量特征、生态位宽度和物种多样性产生积极影响。

**关键词:** 水分再分配; 胡杨(*Populus euphratica*); 伴生植物; 生态位宽度; 物种多样性; 杜加依林

**文章编号:** 1000-694X(2017)05-0933-09

**DOI:** 10.7522/j.issn.1000-694X.2016.00085

**中图分类号:** Q948.1

**文献标志码:** A

## 0 引言

水分再分配(Hydraulic Redistribution, HR)是指在地表极端干旱、土壤深层含丰富水源的条件下, 深根系植物在蒸腾相对较低的夜间, 通过根系将深层土壤水分向干燥浅层土壤输送的水分运动过程<sup>[1-4]</sup>。它不仅为深根系植物提供一定量白天的耗水量, 也提高了表层土壤中细根和浅根系植物的存活率<sup>[5-6]</sup>, 在植物水分利用与土壤水分动态之间形成正反馈, 对植物根际营养吸收、森林生产力、群落稳定性和生物多样性维持等过程产生有利影响<sup>[7-8]</sup>。

在干旱区荒漠森林中, 即使存在土壤深层和地下水供植物利用, 但其内生长的大多数植物根长密度随土壤深度增加而降低<sup>[9-10]</sup>, 仅有少数物种的根系可以到达土壤深层吸收水分, 整体上限制了森林对水分的利用率, 导致森林群落的多度、丰富度、生

产力和群落高度等较低<sup>[2, 11-13]</sup>。深根系植物在夜间通过根系将土壤深层水提升至表层释放, 可以增加表层土壤中的水分含量, 为深根系植物周边的浅根系灌木及草本提供更多的水资源量, 从而在一定程度上诱导植物在水分再分配植物的林冠下富集<sup>[14-16]</sup>, 进一步改变森林群落的数量特征和物种多样性。其他学者以及我们前期的研究发现, 干旱区荒漠杜加依林的建群种胡杨(*Populus euphratica*)具有水分再分配现象<sup>[3-4, 12]</sup>, 其在生长季每日夜间将占翌日蒸发量 14%~113%的地下水/深层土壤水提升至土壤表层<sup>[17-18]</sup>。这对年均降水量不足 100 mm 的新疆艾比湖荒漠来说, 可以在很大程度上改善杜加依林的水分条件, 给胡杨林冠下存活的伴生植物供给更多的水分, 有效缓解它们的水分获取压力, 诱导其聚集分布, 从而改变林冠下伴生植物群落的多样性格局。依此推断, 相对未有胡杨生长的生境(对照群落), 水分再分配正向促进了胡杨林

收稿日期: 2016-05-11; 改回日期: 2016-06-07

资助项目: 国家自然科学基金项目(31500343, 31060061)

作者简介: 杨晓东(1984—), 男, 甘肃天水人, 讲师, 主要从事植物生理生态与生物多样性方面的研究。E-mail: xjyangxd@sina.com

通信作者: 吕光辉(E-mail: ler@xju.edu.cn)

冠下生境(林冠群落)的群落数量特征和物种多样性。但遗憾的是,在现有研究中,未有对胡杨水分再分配与其伴生群落数量特征、物种多样性间关系的相关论证。

另外,相对于未发生水分再分配区域,胡杨根系将深层土壤水或地下水提升至土壤浅层,改善了胡杨林冠群落的水分条件,能使其内生长植株较易获取并吸收更多水分。一般地,当生境中限制性因子含量增加后,其内存活植株本身受严酷环境压缩的生态位趋向扩展,使其生态位宽度增加,以获得最大的资源占有量和生存空间<sup>[19-21]</sup>。因此,可以推测,胡杨根系将较少能被其他植物利用的深层水分或地下水提升至土壤浅层后,在一定程度上会释放水分限制环境中压缩的生态位,造成林冠群落的生态位宽度高于对照群落。但对于该过程,至今未有相应研究的报道。

在位于干旱区荒漠的艾比湖湿地国家级自然保护区内,选择东大桥管护站附近的杜加依林为对象,通过在6、8、10月设定林冠内外群落(对照 VS 林冠群落),分析它们在群落特征、物种多样性和生态位宽度上的差别,拟验证如下科学假说:(1)相对于对照群落,胡杨水分再分配使林冠群落数量特征(多度、郁闭度和株高)和物种多样性指数(丰富度指数、均匀度指数和物种多样性指数)均发生改变;(2)相对于对照群落,胡杨水分再分配使林冠群落内物种的生态位宽度趋向扩展。上述两个科学问题的回答,对阐述胡杨水分再分配对其伴生植物的生态贡献,反映伴生植物对胡杨的依赖性,阐释当地杜加依林的形成、结构、功能特性和森林演替规律,并为杜加依林稳定性的维持、自然保护区植被的恢复与重建等提供科学指导。

## 1 研究区概况

艾比湖湿地国家级自然保护区(44°30′—45°09′N, 82°36′—83°50′E)位于新疆维吾尔自治区境内,是准噶尔盆地西部最低洼地和水盐汇集中心。年降水量<100 mm,蒸发量1 600 mm以上,日照时数约2 800 h,极端最高气温44℃,极端最低气温-33℃,年平均温度6~8℃。气候极端干燥,年降水稀少,属典型温带大陆性干旱气候。西北部阿拉山口是全国著名的风口,盛行西北风<sup>[22-23]</sup>。

艾比湖湿地国家级保护区内孕育有湿地、荒漠、盐湖等多个生态系统类型<sup>[24]</sup>,形成了旱生、超旱生、沙生、盐生、湿生、水生等多种植物群落。保护区的

植物区系属古北界蒙新区北疆荒漠区准噶尔荒漠小区,共有5个植被类型,8个植被亚型,17种群系,其中有裸子植物1科,被子植物52科<sup>[22]</sup>。在保护区内,主要植被群落有胡杨、梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、芦苇(*Phragmites australis*)、怪柳(*Tamarix ramosissima*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)、小獐毛(*Aeluropus pungens*)、盐穗木(*Halostachys caspica*)、盐节木(*Halocnemum strobilaceum*)、碱蓬(*Suaeda pterantha*)、琵琶柴(*Reaumuria songonica*)和盐爪爪(*Kalidium foliatum*)等<sup>[25]</sup>。

## 2 研究方法

### 2.1 样方设置及数据调查

试验于2010年植物生长季进行,试验区域位于艾比湖湿地国家级自然保护区的东大桥管护站附近。在一个面积为5 km×5 km背景较一致的以胡杨为建群种的杜加依林内,选择胡杨林下(林冠群落)和非胡杨林下(对照群落)两种生境类型。于2010年6月、8月和10月的中旬,在每个取样月内,分别随机在两生境内各设置5 m×5 m灌木和1 m×1 m草本的样方10个,3月共计调查样方120个。每样方内,分别调查植物种类、每一物种的多度、盖度和每一植株的高度,同时测定群落的郁闭度,并记录各样地的海拔、经纬度、微环境和地理特征。

### 2.2 群落数量特征和物种多样性指数

本文选取了郁闭度、群落株高和多度作为群落数量特征的指标,选取Margalef物种丰富度、Brillouin物种多样性和Pielou均匀度作为多样性的指标<sup>[26-27]</sup>。3种多样性计算公式具体如下:

$$D = (S - 1) / \ln N \quad (1)$$

$$H = \frac{1}{N} \ln \left( \frac{N!}{n_1! n_2! n_3!} \right) \quad (2)$$

$$J' = \frac{H'}{H'_{\max}} = \frac{H'}{\ln S} \quad (3)$$

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \ln(p_i) \quad (4)$$

式中: $D$ 、 $H$ 、 $J'$ 和 $H'$ 分别为Margalef物种丰富度指数、Brillouin物种多样性指数、Pielou均匀度指数和Shannon-Wiener物种多样性指数; $S$ 为某一样方中物种数目; $N$ 为某一样方中所有物种的个体数之和; $n_1$ 为某一样方中第1个物种的个体数量; $n_2$ 为样

方中第 2 个物种的个体数量;  $n_3$  为样方中第 3 个物种的个体数量;  $p_i$  为第  $i$  种物种个体数占某一样方中总个体数的比例。

### 2.3 物种生态位宽度

在植物群落中,通常以取样或取样的组合来研究物种在资源位上的生态位<sup>[27]</sup>。本文中,以每月所有样方组合研究物种生态位宽度,其值计算采用 *Levins* 指数<sup>[27]</sup>,计算的数量指标为物种在每一样方中的重要值。

$$B_i = \frac{1}{\sum_{j=1}^r (P_{ij})^2} \quad (5)$$

式中:  $B_i$  为生态位宽度值;  $P_{ij}$  为物种  $i$  对第  $j$  资源梯度的利用占它对全部资源利用的百分率,  $P_{ij} = n_{ij} / N_{i+}$ , 而  $N_{i+} = \sum n_i$ ;  $n_{ij}$  为物种  $i$  在第  $j$  样方中的重要值;  $r$  为样方数。

### 2.4 数据统计处理

采用独立样本 T-检验分别分析林冠群落和对照群落间群落数量特征和物种多样性的差异。采用单因素方差分析分析林冠群落和对照群落在 6、8、10 月间群落数量特征和物种多样性的差异。另外,

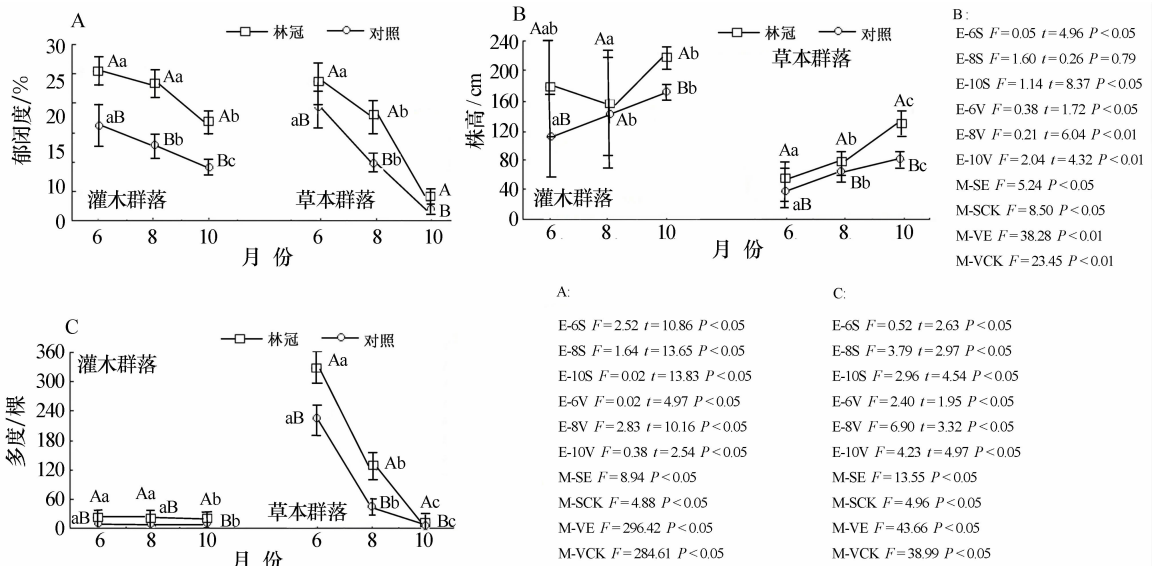
筛选出各采样时期在林冠与对照群落中都存在的物种,对比分析它们生态位宽度的差异。独立样本 T-检验和单因素方差分析中显著性水平统一设置为  $\alpha=0.05$ 。所有数据统计过程均在 SPSS17.0 中完成,图均在 Origin8.0 中制作,图表中数据为平均值±标准差。

## 3 结果与分析

### 3.1 林冠和对照群落数量特征的变化

植物生长季的 6、8、10 月,林冠灌木和草本群落的郁闭度和多度均分别显著高于对照灌木和草本群落 ( $P < 0.05$ , 图 1A、C)。植物生长季的 6、8、10 月,林冠草本群落的株高均显著高于对照草本群落 ( $P < 0.05$ , 图 1B)。在 6、10 月,林冠灌木群落的株高显著高于对照灌木群落 ( $P < 0.05$ ),而在 8 月,林冠灌木群落的株高虽略高于对照灌木群落,但两者间未有显著性差异 ( $P = 0.79$ , 图 1B)。

随植物的生长季延长,林冠灌木群落、对照灌木群落、林冠草本群落和对照草本群落的郁闭度和多度均显著性降低 ( $P < 0.05$ , 图 1A、C)。群落株高方面,对照灌木群落、林冠草本群落和对照草本群落随生长季延长,株高显著增加 ( $P < 0.05$ ),而林冠灌木



同一图中,纵向不同大写字母为同一季节林冠和对照群落间存在显著差异 ( $P < 0.05$ ),横向不同小写字母为同一群落不同季节间存在显著差异 ( $P < 0.05$ )。E-6S、E-8S 和 E-10S 分别为灌木群落在 6、8 和 10 月组间的独立样本 T-检验结果, E-6V、E-8V 和 E-10V 分别为草本群落在 6、8 和 10 月组间的独立样本 T-检验结果。M-SE、M-SCK、M-VE 和 M-VCK 分别为林冠灌木、对照灌木、林冠草本、对照草本群落在 6、8 和 10 月的单因素方差结果。

图 1 林冠和对照群落间郁闭度、株高和多度的差别以及其随生长季的变化

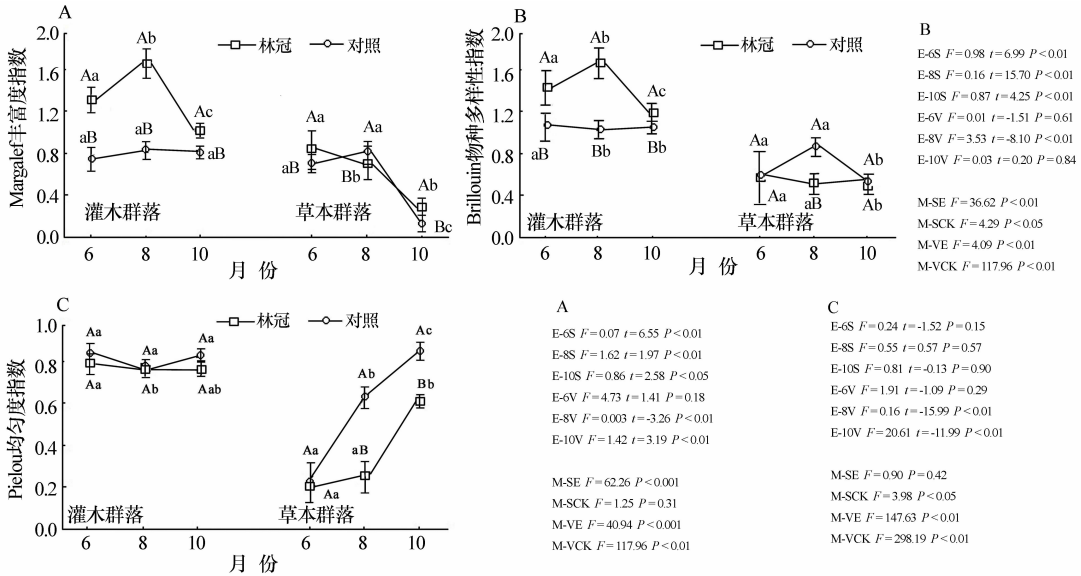
Fig. 1 Variation and differences in canopy density, community depth, abundance between UC and CC across growth season. UC (under community; UC) is the community under the *P. euphratica* canopy, CC (Control community; CC) is the community outside the *P. euphratica* canopy

群落的株高在 8 月值最低, 10 月最高, 并未呈现随生长季延长显著增加的趋势(图 1B)。

### 3.2 林冠和对照群落多样性指数的变化

在 6、8、10 月, 林冠灌木群落的 Margalef 丰富度指数值均显著高于对照群落( $P < 0.05$ ); 6、10 月, 林冠草本群落的 Margalef 丰富度指数均显著高于

对照群落( $P < 0.05$ ), 而在 8 月, 对照群落的 Margalef 丰富度指数显著高于林冠群落( $P < 0.05$ , 图 2A)。随生长季延长, 林冠和对照灌木群落的 Margalef 丰富度指数在 8 月达到最大值, 随后降低, 在 10 月值最小。随生长季延长, 林冠和对照草本群落的 Margalef 丰富度指数均显著降低( $P < 0.05$ , 图 2A)。



同一图中, 纵向不同大写字母为同一季节林冠和对照群落间存在显著差异( $P < 0.05$ ), 横向不同小写字母为同一群落不同季节间存在显著差异( $P < 0.05$ )。不同字母表示组间有显著性差别, 相同字母表示组间未有显著性差别。E-6S、E-8S、E-10S 分别为灌木群落在 6、8 和 10 月组间的独立样本 T-检验结果, E-6V、E-8V、E-10V 分别为草本群落在 6、8 和 10 月组间的独立样本 T-检验结果。M-SE、M-SCK、M-VE 和 M-VCK 分别为林冠灌木、对照灌木、林冠草本、对照草本群落在 6、8 和 10 月的单因素方差分析结果。

图 2 林冠和对照群落间 Margalef 丰富度指数、Brillouin 物种多样性指数和 Pielou 均匀度指数的差别以及其随生长季的变化

Fig. 2 Variation and differences in Margalef richness index, Brillouin diversity index and Pielou evenness index between UC and CC across growth season. UC (under community; UC) is the community under the *P. euphratica* canopy, CC (Control community; CC) is the community outside the *P. euphratica* canopy

在 6、8、10 月, Brillouin 物种多样性指数在林冠群落均显著高于对照群落( $P < 0.05$ ), 与之相反, 草本群落在 6、8、10 月, 林冠群落的 Brillouin 物种多样性指数均低于对照群落, 并在 8 月达到显著差异( $P < 0.05$ , 图 2B)。另外, 随生长季延长, 林冠灌木和对照草本群落的 Brillouin 物种多样性指数先显著增加( $P < 0.05$ ), 在 8 月达到最大值, 随后又显著减小( $P < 0.05$ ), 至 10 月值最小, 而对照灌木和林冠草本群落的 Brillouin 物种多样性指数随生长季延长持续显著减小( $P < 0.05$ , 图 2B)。

在 6、8、10 月, Pielou 均匀度指数在林冠灌木和对照灌木群落间未有显著性差别, 而林冠草本群落的均匀度显著小于对照草本群落( $P < 0.05$ , 图

2C)。在植物生长季中, 对照灌木群落的 Pielou 均匀度指数不随季节改变, 而林冠灌木群落的均匀度指数从 6 月发展至 8 月, 其值显著降低( $P < 0.05$ ), 后到 10 月, 其值又不显著升高( $P > 0.05$ ); 随生长季延长, 林冠草本和对照草本群落的 Pielou 均匀度指数均显著增加( $P < 0.05$ , 图 2C)。

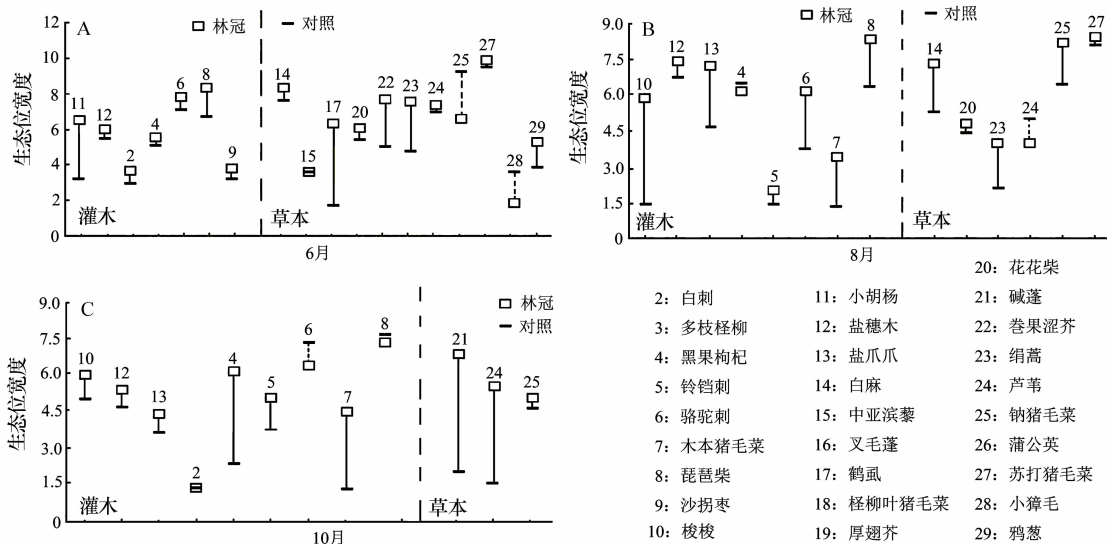
### 3.3 林冠和对照群落内物种生态位宽度的变化

对于灌木群落, 在 6、8 月, 林冠群落内各物种的生态位宽度均高于对照群落(图 3A、B), 至 10 月, 除骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)外, 林冠群落内各物种的生态位宽度也均高于对照群落(图 3C)。对于草本群落, 在 6 月份, 除猪毛菜(*Salsola nitraria*)

和小獐毛外,其余林冠群落内生长草本的生态位宽度也均高于对照群落(图 3A),在 8 月,除芦苇外,其余林冠群落内生长草本的生态位宽度也均高于对照群落(图 3B),在 10 月,林冠群落内所有草本的生态位宽度均高于对照群落(图 3C)。

另外,随生长季延长,灌木骆驼刺和草本芦苇在

林冠和对照群落间的生态位宽度关系存在变化。在 6、8 月,林冠群落内骆驼刺的生态位均高于对照群落(图 2A、B),相反,至 10 月份,骆驼刺的生态位宽度在对照群落高于林冠群落(图 2C)。同样地,8 月,芦苇的生态位宽度在对照群落高于林冠群落(图 2B),相反在 6、10 月,芦苇在林冠群落的生态位宽



实线连结表示林冠群落该编号物种的生态位宽度高于对照群落,虚线连结表示对照群落该编号物种的生态位宽度高于林冠群落。

图 3 林冠和对照群落间物种生态位宽度的差别及其随季节的变化

Fig. 3 Variation and differences in niche breadth between UC and CC across growing season. UC (under community; UC) is the community under the *P. euphratica* canopy, CC (Control community; CC) is the community outside the *P. euphratica* canopy

度高于对照群落(图 2A、C)。

## 4 讨论与结论

### 4.1 胡杨水分再分配对其伴生种群数量特征、物种多样性和生态位宽度的积极影响

在生长季的 6、8、10 月,两种类型群落的数量特征均存在差异。原因可能是,相比对照群落,林冠群落内水分再分配使群落内供其他植物可利用水分更多,诱导更多植物在林冠下聚集生长,加之良好水分条件能保证植物长势更好,具有更大的树冠面积、株高和生物量,从而提高了群落的多度、郁闭度和株高(图 1)。这说明,水分再分配作为胡杨根—土界面的一个重要水分平衡过程,能够对其伴生种产生积极影响。

在生长季的 6、8、10 月,林冠灌木群落物种丰富度和多样性高于对照群落,均匀度则低于对照群落;对照草本群落多样性和均匀度高于林冠群落,且在生长旺季,对照草本群落物种丰富度也高于林冠群

落(图 2)。这可能是因为,对于灌木,胡杨水分再分配有效增加土壤含水量后,有利于林冠下灌木生长与繁殖,提高物种丰富度与多样性,加之,在胡杨林冠下,胡杨根系不均匀分布可能使水分再分配的释放量呈斑块状,不利于灌木群落中物种均匀分布,降低了群落的均匀度。相反,在艾比湖地区生长的草本植物多为一年生和短命植物<sup>[25,28-30]</sup>,其在群落内定居多为随机迁移的中性过程,这使得胡杨林冠下和非林冠下区域的草本种子库密度差别不大,加上草本植物对水分的要求又未有灌木高,其在胡杨林冠内外均可萌发,但是,在胡杨林冠下,胡杨林冠遮荫作用以及灌木数量较多可能使得林冠下阳性或水分获取能力弱的草本植物并不能正常萌发,因而降低了林冠草本群落的丰富度和多样性。这一过程可用本文结果佐证:在水分竞争最为激烈的植物生长旺季 8 月,林冠草本群落的丰富度小于对照群落。另外,胡杨林冠下正常萌发的植物,再分配水量的斑块状分布可能诱导其在这些斑块内聚集,也不利于物种均匀分布,从而也可能降低了群落的均匀度。



6、8、10月大部分林冠群落内灌木和草本的生态位宽度均高于对照群落(图3)。这是因为,胡杨水分再分配缓解了水资源短缺的状况,扩展了林冠下物种的生态位宽度,这与前人在限制性资源优越环境中物种生态位宽度能够扩展的结论一致<sup>[19-21,27-30]</sup>。另外,本文中也有少数物种出现与上述相反的结果,对照群落中钠猪毛菜和小獐毛、芦苇、骆驼刺的生态位分别在6、8、10月高于林冠群落(图3)。原因在于,钠猪毛菜、小獐毛、芦苇和骆驼刺均为生态位宽度异样季节群落的优势种<sup>[31]</sup>,这些物种本身属于艾比湖地区的广布种,生态位宽度较大,在其作为优势种的季节,由于林冠下由水分再分配引起物种呈斑块状分布,以及林冠下物种间较强的水分竞争作用,可能使这几个物种并不能在所有林冠群落的调查样地内存在。相反,广布种的属性使其能在对照样地内大量存在,致使林冠下它们的生态位宽度计算结果低于对照群落。这一过程亦可通过这几个物种在其作为优势种季节的样地数量进行验证。本次研究中,在钠猪毛菜、小獐毛、芦苇和骆驼刺作为优势种的季节,其存在林冠和对照样方的数量比例分别为0.64和0.69、0.08和0.14、0.35和0.53、0.50和0.65,林冠样方数量小于对照。

#### 4.2 群落数量特征、物种多样性和生态位宽度随季节的变化

干旱荒漠内,随生长季延长,物种更替(季节变化)和胡杨的水分再分配都可能影响群落的数量特征、物种多样性和生态位宽度。季节上,从6月至10月,短生、一年生植物、荒漠半灌木和灌木相继逐渐完成生活史,大量死亡,物种数量降低<sup>[25,29-30]</sup>,总体上造成林冠和对照群落的多度、郁闭度、丰富度、物种多样性均显著减小( $P < 0.05$ ,图1A、C,图2A、B)。另外,在荒漠群落中,大部分植物均为生活史周期较短物种,这使得群落多度和丰富度随季节不断减小,最终随生长季延长,荒漠群落内仅能存活生活史周期较长的少数几个物种,使群落物种组成单一化。这种情况下,物种分布趋向均匀,群落的Pielou均匀度指数增加(图2C)。与之变化趋势类同,群落的株高也随生长季延长,植株持续长大,株高不断增加,呈现出随季节显著增加的结果(图1B,  $P < 0.05$ )。

较之上述群落的数量特征和物种多样性的总体变化趋势,本文中,群落株高在8月较之6月显著降

低( $P < 0.05$ ,图1B),丰富度和多样性在8月较之6月显著增加( $P < 0.05$ ,图2A、B),这与群落数量特征和物种多样性的总体变化趋势相悖。这是8月恰为物种新萌发期所致,即:胡杨水分再分配改善了林冠下的群落条件,林冠灌木和草本长势良好,生物量较高,能分配更多营养给繁殖,造成林冠下新萌生较多数量的灌木和草本幼苗,从而提高了群落内植株的数量,使丰富度和多样性短期内升高,又加上新萌生幼苗拉低了平均植株的株高,使群落的平均株高减小。但当植物生长至10月,生活史周期中物种更替与死亡又使群落的丰富度和多样性显著减小(图2A、B,  $P < 0.05$ ),株高显著增加(图1B,  $P < 0.05$ )。

骆驼刺和芦苇的生态位宽度随季节在林冠和对照群落间发生了变化,这可能是由于骆驼刺和芦苇的广布种属性,以及物种在季节上的更替所致。在6、8月,骆驼刺均不是林冠和对照群落的优势种,其在群落内重要值较低<sup>[31]</sup>,其值在对照和林冠群落间差别不大。因而,在生态位宽度的计算中,较小差别的重要值抵消了骆驼刺广布种属性所引起的在计算生态位宽度时对照样地个数多于林冠的优势,但在6、8月,林冠下生境良好的水分条件又诱导了骆驼刺生态位宽度扩展,使其在林冠群落生态位宽度高于对照群落。发展到10月,对照样地中水分较少使得其他物种提前死亡,骆驼刺变为群落的优势种<sup>[31]</sup>,又处于生活史末期,对环境中水分要求降低,因而广布种属性使其在对照样地的重要值高于林冠,加之生长有骆驼刺的样方个数较之林冠更多。在这种情况下,对照和林冠群落间骆驼刺的生态位宽度反转,使其在对照群落中的生态位宽度高于林冠群落。同样,芦苇在8月也为草本群落的优势种,而在6、10月均为非优势种,其广布种属性和水分再分配的影响使其生态位宽度变化类似骆驼刺,8月对照群落的生态位宽度高于林冠,6、10月正好相反。

#### 4.3 胡杨水分再分配与其伴生种多样性和生态位关系初探

干旱荒漠中,水分是生态系统的限制因子,植物可利用水分的多寡将显著影响植物群落的多样性及物种生态位特征<sup>[13,32]</sup>。本文中,林冠灌木和草本群落的数量特征、物种多样性和生态位宽度均和非林冠群落存在差别,且该差别随植物生长季变化。研究区总面积仅为5 km×5 km,数值较小,且环境背景一致,区域的地下水位1.8~2.0 m,在Yang等<sup>[3]</sup>

的研究中已证实,林冠群落和对照群落间地下水位无显著差异。因此,林冠群落与对照群落间物种多样性、群落数量特征和生态位的差别可能是由土壤水分差异所致。调查林冠和对照样方的同时,在 2010 年 6—10 月,实验团队在林冠群落和对照群落中,各随机选择 3 个样方,在 0~10、10~40、40~70、70~100、100~150 cm 土层分别埋设土壤温度湿度盐分仪(SMET10, 汇尔, 中国),观测土壤含水量在两种群落间的差别。结果表明,150 cm 土壤以上土壤含水量总体表现为林冠群落>对照群落(表 1),这正好与上述的推测相符合,即:土壤含水量的差别影响林冠和对照群落间群落数量特征、多样性和生态位的变化。胡杨林冠内外土壤水分的差别除水分再分配影响以外,胡杨作为杜加依林唯一高大乔木的遮荫作用也可能会导致两种类型生境中土壤含水量差异。因为,胡杨的遮荫作用造成林冠下土壤的辐射强度减小,整体造成林冠群落的土壤含水量高于对照群落。另外,除土壤水分影响外,植物本身的生态适应也可能是造成林冠群落与对照群落群落特征、物种多样性与生态位产生差异的原因。因为:(1)胡杨遮荫作用导致林冠下伴生草本和灌木遭受较少的太阳直射,温度降低,水分蒸散量较少,长势良好;(2)很多灌木和草本具有耐阴特性,更适应在林冠下的环境,使林冠下物种多度与长势相较于对照群落较优;(3)胡杨在其冠下能够形成“肥岛效应”<sup>[33]</sup>,冠幅内具有较高的 N、P 和 K 含量,使林冠下伴生种限制性营养元素的可利用量增加,最终提高了物种多样性与生态位宽度;(4)白刺等很多荒漠

表 1 不同土层深度的土壤体积含水量在林冠和对照群落间的差别

Table 1 Variation in soil volumetric water content across soil depth in UC and OC. UC (under community; UC) is the community under the *P. euphratica* canopy, CC (Control community; CC) is the community outside the *P. euphratica* canopy

土层深度 /cm	土壤体积含水量/(cm <sup>3</sup> ·cm <sup>-3</sup> )	
	林冠群落	对照群落
0~10	8.41±0.38 <sup>a</sup>	3.86±1.67 <sup>b</sup>
10~40	29.72±0.41 <sup>a</sup>	18.86±0.26 <sup>b</sup>
40~70	12.63±0.45 <sup>a</sup>	20.26±0.35 <sup>b</sup>
70~100	23.07±0.40 <sup>a</sup>	21.40±0.07 <sup>b</sup>
100~150	27.98±0.02 <sup>a</sup>	27.55±0.02 <sup>b</sup>

同一行不同大写字母代表土壤体积含水量在两种群落类型间存在显著差异( $P < 0.05$ )。

灌木自身也会存在水分再分配现象<sup>[34]</sup>,灌木的水分再分配现象可能也是改变土壤水分条件,造成群落数量特征、生物多样性和生态位在两种生境之间出现差异的原因之一。

尽管存在众多可能影响两种生境中灌木和草本群落数量特征、多样性及生态位特征变化的因素,但胡杨水分再分配在这些因素中,无疑扮演了最为重要的作用,其对群落多样性维持已在众多研究中所提及<sup>[3,7-8]</sup>。另外,水分再分配量占翌日胡杨蒸发量的 14%~113%,这对于增加林冠群落浅层土壤可利用水量,进一步改善林冠下灌木和草本的矿质元素利用能力,促进它们生长发育和繁殖,都具有十分重要的积极影响。胡杨不仅仅作为杜加依林的建群种,更是该森林中其余物种存活和繁殖的保证。保护荒漠中的杜加依林,必须阻止对胡杨的砍伐和人为干扰。当然,在考虑荒漠胡杨林冠内外灌木和草本植物的群落特征和物种多样性维持机理中,在将水分再分配作为主要因素的同时,也应通过试验定量揭示胡杨遮荫作用、肥岛效应和灌木自身水力再分配对林下植物生长的协同影响。

**致谢:**感谢绿洲生态教育部重点实验室杨军、孙景鑫、张雪妮、秦璐、何学敏和田幼华在野外数据收集和室内数据整理中给予的帮助。感谢资源与环境科学学院常顺利和杨建军副教授在论文写作中给予的建议。

**参考文献:**

[1] Adams R I, Goldberry S, Whitham T G, et al. Hybridization among dominant tree species correlates positively with understory plant diversity[J]. American Journal of Botany, 2011, 98 (10): 1623-1632.

[2] Meinzer F C, Andrade J L, Goldstein G, et al. Partitioning of soil water among canopy trees in a seasonally dry tropical forest[J]. Oecologia, 1999, 121(3): 293-301.

[3] Yang X D, Zhang X N, Lv G H, et al. Linking *Populus euphratica* hydraulic redistribution to diversity assembly in the arid desert zone of Xinjiang, China[J]. PloS One, 2014, 9: e109071.

[4] Yu T F, Feng Q, Si J H, et al. Hydraulic redistribution of soil water by roots of two desert riparian phreatophytes in north-west China's extremely arid region[J]. Plant and Soil, 2013, 372(1): 297-308.

[5] Caldwell M M, Dawson T E, Richards J H. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants[J]. Oecologia, 1998, 113(2): 151-161.

[6] Vetterlein D, Marschner H. Use of a microtensiometer technique to study hydraulic lift in a sandy soil planted with pearl millet (*Pennisetum americanum* [L.] Leeke)[J]. Plant and

- Soil, 1993, 149(2): 275—282.
- [7] Armas C, Padilla F, Pugnaire F I, et al. Hydraulic lift and tolerance to salinity of semiarid species; consequences for species interactions[J]. *Oecologia*, 2010, 162(1): 11—21.
- [8] Neumann R B, Cardon Z G. The magnitude of hydraulic redistribution by plant roots; a review and synthesis of empirical and modeling studies[J]. *New Phytologist*, 2012, 194(2): 337—352.
- [9] Gwenzi W, Veneklaas E J, Holmes K W, et al. Spatial analysis of fine root distribution on a recently constructed ecosystem in a water-limited environment[J]. *Plant and Soil*, 2011, 344(1): 255—272.
- [10] Jackson L E, Strauss R B, Firestone M K, et al. Influence of tree canopies on grassland productivity and nitrogen dynamics in deciduous oak savanna[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 1990, 32(1/2): 89—105.
- [11] 苏里坦, 李玉生, 艾尔肯·艾比布拉, 等. 塔里木河下游河岸胡杨(*Populus euphratica*)林耗水过程模拟[J]. *中国沙漠*, 2015, 35(2): 380—384.
- [12] 杨晓东, 吕光辉. 新疆艾比湖湿地自然保护区胡杨根系水分再分配的估算[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(8): 816—824.
- [13] 白玉锋, 徐海量, 张沛, 等. 塔里木河下游荒漠植物多样性、地上生物量与地下水埋深的关系[J]. *中国沙漠*, 2017, 37(4): 724—732.
- [14] Barchuk A H, Valiente-banuet A, Díaz M P. Effect of shrubs and seasonal variability of rainfall on the establishment of *Aspidosperma quebracho-blanco* in two edaphically contrasting environments[J]. *Austral Ecology*, 2005, 30(6): 695—705.
- [15] Maestre F T, Bautista S, Cortina J. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands[J]. *Ecology*, 2003, 84(12): 3186—3197.
- [16] Sardans J, Peñuelas J. Hydraulic redistribution by plants and nutrient stoichiometry; shifts under global change[J]. *Ecohydrology*, 2014, 7(1): 1—20.
- [17] 鱼腾飞, 冯起, 司建华, 等. 胡杨根系水力再分配的模式, 大小及其影响因子[J]. *北京林业大学学报*, 2014, 36(2): 22—29.
- [18] Zhu Y H, Ren L L, Skaggs T H, et al. Simulation of *Populus euphratica* root uptake of groundwater in an arid woodland of the Ejina Basin, China[J]. *Hydrological Processes*, 2009, 23(17): 2460—2469.
- [19] 王正文, 祝延成. 松嫩草原主要草本植物的生态位关系及其对水淹干扰的响应[J]. *草业学报*, 2004, 13(3): 27—33.
- [20] 杨自辉, 方峨天, 刘虎俊, 等. 民勤绿洲边缘地下水位变化对植物种群生态位的影响[J]. *生态学报*, 2007, 27(11): 4900—4906.
- [21] 张继义, 赵哈林, 张铜会, 等. 科尔沁沙地植物群落恢复演替系列种群生态位动态特征[J]. *生态学报*, 2003, 23(12): 2741—2746.
- [22] 杨晓东, 吕光辉, 田幼华, 等. 新疆艾比湖湿地自然保护区植物的生态分组[J]. *生态学杂志*, 2009, 28(12): 89—94.
- [23] 钟彦龙, 王银山, 徐敏, 等. 艾比湖湿地植物种间关系研究[J]. *干旱区资源与环境*, 2010, 24(2): 153—157.
- [24] 张雪妮, 吕光辉, 贡璐, 等. 新疆艾比湖湿地自然保护区不同土壤类型无机碳分布特征[J]. *中国沙漠*, 2013, 33(4): 1084—1090.
- [25] 杨军, 傅德平, 杨晓东, 等. 艾比湖湿地自然保护区典型群落物种多样性分析[J]. *干旱区资源与环境*, 2010, 24(2): 145—149.
- [26] Magurran A E. *Ecological Diversity and Its Measurement* [M]. Princeton, USA: Princeton University Press, 1988.
- [27] 张金屯. *数量生态学* [M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- [28] 李学禹, 崔大方. 新疆植物物种多样性的特点分析[J]. *石河子大学学报: 自然科学版*, 1998, 2(4): 289—303.
- [29] 袁素芬, 唐海萍. 短命植物生理生态特性对生境的适应性研究进展[J]. *草业学报*, 2010, 19(1): 240—247.
- [30] 袁素芬, 唐海萍. 新疆准噶尔荒漠短命植物群落特征及其水热适应性[J]. *生物多样性*, 2010, 18(4): 346—354.
- [31] 杨晓东, 胡杨, 梭梭的植物根系——土壤水分再分配及调控机理[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2010.
- [32] 王日照, 陈亚鹏, 陈亚宁, 等. 地下水埋深对胡杨(*Populus euphratica*)叶片形态结构和水力导度的影响[J]. *中国沙漠*, 2016, 36(5): 1302—1309.
- [33] 高军, 武红旗, 朱建雯, 等. 塔里木河中游胡杨(*Populus euphratica*)“肥岛”的养分特征研究[J]. *新疆农业大学学报*, 2008, 31(5): 51—56.
- [34] 鱼腾飞, 冯起, 司建华, 等. 植物根系水利再分配测定与模拟方法研究进展与展望[J]. *生态学杂志*, 2015, 34(10): 2930—2936.



## Relationships among *Populous euphratica* Hydraulic Redistribution, Niche Breadth and Biodiversity of Its Companion Species in Tugai Forests

Yang Xiaodong<sup>1ab</sup>, Gong Xuewei<sup>2</sup>, Zhu Li'an<sup>3</sup>, Lv Guanghui<sup>1ac</sup>

(1. a. Key Laboratory of Oasis Ecology/b. Institute of Resources and Environment Science/c. Institute of Arid Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830046, China; 2. CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China; 3. Ningbo Binhai International Cooperative School, Ningbo 315830, Zhejiang, China)

**Abstract:** Relationship between plant and water in arid environment is a hotspot in physiology and ecology research, but the connections between hydraulic redistribution (HR) and species diversity is still undiscovered. In this study, Based on the survey data of 120 quadrats in June, August and October 2010, the community under the *P. euphratica* canopy (Under community:UC) and the community outside the *P. euphratica* canopy (Control community:CC) were used to test the differences of community numerical characteristics, niche breadth and community diversity between UC and CC. The results showed that, (1) canopy density, abundance and community depth in herb and shrub UC (HUC and SUC) were significantly higher than these in herb and shrub CC (HCC and SCC) from June to October ( $P < 0.05$ ); (2) Margalef richness and Brillouin diversity index in SUC were significantly higher than these in SCC ( $P < 0.05$ ) across growing season, but there was no significant difference between SCC and SUC for Pielou evenness index ( $P > 0.05$ ). On the contrary, Margalef richness index in HUC only was significantly higher than these in HCC in June and October ( $P < 0.05$ ), but at other all times, Margalef richness, Brillouin diversity and Pielou evenness index were higher in HCC; (3) niche breadth in SUC and HUC were larger than these in SCC and HCC across growing season. In conclusion, *P. euphratica* HR significantly ameliorates the water conditions of shallow soil, which then influences the community numerical characteristics, niche breadth and community diversity.

**Key words:** hydraulic redistribution; *Populous euphratica*; companion species; niche breadth; diversity; Tugai forests