



黄河上游甘蒙柽柳生长对极端旱涝的响应

方欧娅^{1*} 张 永² 张 启^{1,3} 贾恒锋^{1,3}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院地理科学与资源研究所陆地表层格局与模拟院重点实验室, 北京 100101; ³中国科学院大学, 北京 100049

摘 要 青藏高原黄河上游河岸带是典型的生态脆弱区, 然而近年来气候变暖加剧了该地极端旱涝事件的频繁发生, 高原河岸带生态脆弱区植被是否能够应对极端旱涝事件的干扰成为流域生态环境管理工作所关注的重点问题。为了研究黄河上游河岸林中主要树种对极端旱涝的响应, 该研究选取青海省同德县和兴海县3处河岸林中的47株甘蒙柽柳(*Tamarix austromongolica*), 分别从树干面向邻近山体一侧及与之垂直的一侧分别获取1根树轮样本, 分析其历史生长。通过对比两个方向上的生长速率判断甘蒙柽柳是否受到地质灾害影响从而将其划分为受伤组 and 对照组, 分析两组甘蒙柽柳在过去63年中径流极值年的抵抗力状况及两个方向上的生长差异。研究发现, 甘蒙柽柳对干旱和洪涝均有着很强的抵抗力, 河岸带多样化的水分来源有助于甘蒙柽柳在极端干旱环境中较好地生长; 但洪涝伴随泥石流等地质灾害的频发使甘蒙柽柳面向山体侧面受到严重的生长抑制, 表现出显著的方向性差异, 从而影响甘蒙柽柳的形态。较长的创伤恢复期带来的遗留效应可能造成甘蒙柽柳对外界干扰的较高敏感性。研究黄河上游甘蒙柽柳生长对极端旱涝的响应, 将有助于评估生态脆弱区生态弹性过程, 同时为高原河岸带生态建设和恢复提供科学依据。

关键词 生态弹性; 抵抗力; 生态脆弱区; 干旱; 洪涝; 气候变化; 甘蒙柽柳

方欧娅, 张永, 张启, 贾恒锋 (2021). 黄河上游甘蒙柽柳生长对极端旱涝的响应. 植物生态学报, 45, 641-649. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0020

Growth responses of *Tamarix austromongolica* to extreme drought and flood in the upper Yellow River basin

FANG Ou-Ya^{1*}, ZHANG Yong², ZHANG Qi^{1,3}, and JIA Heng-Feng^{1,3}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²Key Laboratory of Land Surface Pattern and Simulation, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; and ³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims The riparian forests in the upper reaches of the Yellow River are typically fragile ecologically. However, the frequent extreme hydrological events induced by climate warming may pose increasing threats to ecological stability and security of this fragile ecosystem type. The ecological resilience and adaptation of riparian forests to extreme hydrological events are of key considerations in eco-environmental management of river basins. This paper aims to determine how *Tamarix austromongolica*, a major tree species in riparian forests of the upper Yellow River basin, responds to extreme drought and flood and explain the resistance and morphology of these riparian plants against environmental stresses.

Methods We selected 47 *Tamarix austromongolica* trees from three sampling sites along the upper reaches of the Yellow River. Two mutually perpendicular cores were taken from the trunk of the each sampling tree for estimation of the past annual growth, one from the direction facing the slope and the other along the contour of the nearby mountain. We compared the tree-ring growth between cores from the two sides and grouped them according to whether the growth was strongly affected by geohazards. We analyzed the resistance of the two groups to extreme hydrological events during the past 63 years. The statistical growth difference between two sampling directions from each group was performed by using paired test.

Important findings *Tamarix austromongolica* trees were found to be very resistant to extreme drought events. The diverse sources of water in riparian zones attributed to their stable growth, which helps enhance their tolerance

收稿日期Received: 2021-01-14 接受日期Accepted: 2021-04-26

基金项目: 国家自然科学基金(31700412)和第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0301)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31700412), and the Second Tibetan Plateau Scientific Expedition and Research (STEP) Program, China (2019QZKK0301).

* E-mail: oyfang@ibcas.ac.cn

to hydrological drought events. But the trees injured by geohazards appeared to be more severely affected by droughts. The legacy effect in trauma-associated recovery might initiate high sensitivity to interferences. Moreover, *T. austromongolica* trees are adapted to a wide range of water conditions and their growth did not appear to be substantially affected by flooding. Well-watered condition along with fully hydrated shoots could promote the growth and counteract the potentially negative effects of submergence in *T. austromongolica*. However, flood induced geohazards, such as mudslides, could have significantly different impacts on growth in different directions, such that the side facing the nearby mountain slope suffered more growth suppression. These processes could lead to modification of morphology. Studying the growth response of *T. austromongolica* to extreme drought and flood on the upper reaches of the Yellow River will help assess the ecological resilience of ecologically fragile areas and provide a scientific basis for ecological construction and restoration in riparian zones on the Qingzang Plateau.

Key words ecological resilience; resistance; ecological fragile region; drought; flood; climate change; *Tamarix austromongolica*

Fang OY, Zhang Y, Zhang Q, Jia HF (2021). Growth responses of *Tamarix austromongolica* to extreme drought and flood in the upper Yellow River basin. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 641-649. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0020

生态脆弱区植被生态系统通常对外界干扰具有高度敏感性, 其生态抵抗力弱、恢复力差使其极易受到气候变化和人为活动的影响而引发局地生态系统的衰退(Mou *et al.*, 2019)。这种局地衰退带来的生态系统转变使得周边地区更易受到外界干扰或次生灾害的影响从而引发衰退现象的大规模蔓延(Flores *et al.*, 2017; Moreno-Fernández *et al.*, 2019)。近年来, 全球范围内已报道了多起由于气候变化引发的极端气候事件造成的森林生态系统大面积衰退(Allen *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2013; Yang *et al.*, 2018)。伴随着土地覆盖变化、生产力下降、地力减退和碳损失等生态过程进一步反作用于气候系统, 这种循环影响的陆-气耦合关系可能引发难以恢复的气候环境恶性突变, 从而对自然和人类社会造成严重影响(Zhang & Fang, 2020)。由于全球气候变化和人类活动影响的加剧, 生态脆弱区植被对气候变暖引发的极端气候和干扰的响应研究十分迫切。

位于青藏高原的黄河上游河岸带生态系统是我国重要的水源涵养区, 同时也是我国典型的高寒生态脆弱区。然而, 近半个世纪以来, 青藏高原经历了迅速的气候变暖过程(Yao *et al.*, 2012; Kuang & Jiao, 2016), 变暖引发的高变率冰雪融水和降水补给变化导致三江源地区水文极值发生频率增加(Ji *et al.*, 2020)。黄河上游河岸带植被频繁遭受极端干旱和洪涝灾害。这些河岸带植被是否能够应对气候变暖带来的频繁极端水文事件, 对维持黄河上游生态脆弱区生态系统功能十分重要。

怪柳(*Tamarix* spp.)作为一种适应力极强的植物, 在形态、生理等层面均形成了应对一定范围内

外界干扰的复杂生存策略(Yang *et al.*, 2017; 李彩霞和兰海燕, 2021; Xia *et al.*, 2021)。研究者们通过不同水分条件处理下的对照实验, 研究了怪柳属植物幼苗在应对极端干旱时各组织的生长状况及生理响应(吉小敏等, 2012; Wang *et al.*, 2019)。但是, 自然生境中怪柳通常受到周边环境的影响形成复杂形态, 我们对自然生长的怪柳对环境响应的研究较为困难, 对高寒环境中极端旱涝对怪柳生长的影响知之甚少。

甘蒙怪柳(*Tamarix austromongolica*)是我国特有物种, 落叶灌木或乔木, 主要分布在黄河上游及中游部分地区河岸地带, 其喜水、耐旱、耐寒、抗盐碱且耐贫瘠, 在我国青藏高原、黄土高原等地区起到了重要的防风固沙和水土保持作用。然而, 甘蒙怪柳所处的恶劣生存环境导致其极易遭受泥石流等地质灾害, 部分植株也因此发生不同径向的异速生长, 形成复杂的形态(Li *et al.*, 2021)。在我们的前期研究中, 建立了黄河上游河岸带甘蒙怪柳树轮宽度年表, 结果显示了各地甘蒙怪柳年表的一致性, 明确了甘蒙怪柳径向生长响应于7、8月份的水分条件(方欧娅等, 2017)。在此基础上, 本研究依据甘蒙怪柳是否受到地质灾害影响而将其分为受伤组 and 对照组, 通过对比自然环境中两组甘蒙怪柳在极端旱涝年不同方向的生长状况, 分析甘蒙怪柳对极端旱涝事件的响应。研究旨在回答以下两个主要问题: 1) 甘蒙怪柳的生长如何响应极端干旱、洪涝事件? 2) 地质灾害对甘蒙怪柳的影响是否具有方向上的差异而造成其形态变化? 研究甘蒙怪柳径向生长对旱涝事件的响应, 一方面, 有利于深入理解水文-植被生长的关系, 对河岸带水文生态学研究提供理论支

持; 另一方面, 有助于探讨和了解甘蒙柽柳在极端环境中的适应性, 为高原地区河岸生态系统恢复与建设提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况及树轮样本采集

研究区位于黄河上游河岸地带, 青海省海南州同德县和兴海县交界地区。3个采样点分别位于同德县然果村(样点编号: RG; 100.15° E, 35.54° N, 海拔2 623 m)同德县班多村(样点编号: BD; 100.26° E, 35.33° N, 海拔2 654 m)以及兴海县上鹿圈村(样点编号: LQ; 100.18° E, 35.41° N, 海拔2 688 m)(图1A)。根据同德气象站1955–2019年气候数据统计, 该地年平均气温约为1.46 °C, 最高温出现在7月, 月平均气温约为12.51 °C, 最低温出现在1月, 月平均气温约–11.56 °C。年总降水量约435.5 mm, 主要集中在5–9月, 该期间内降水总量约占年总降水量的86.5%。高原辐射量大, 蒸发蒸腾作用强烈, 且常有强风, 环境较为恶劣。甘蒙柽柳采样点位于河漫滩地带, 地势平缓, 基质以石砾质及沙质冲积土为主, 土壤发育程度差, 土体贫瘠, 结持力和抗蚀力差。周边山地山体裸露, 植被覆盖率低, 泥石流频发。采样点植被群落结构简单, 以耐旱耐水的甘蒙柽柳为主, 少量分布有小叶杨(*Populus simonii*)等。

甘蒙柽柳树木年轮样本采集工作开展于2018年5月, 在3个采样点共选取了47株胸径超过10 cm的甘蒙柽柳植株(RG 17株, BD 20株, LQ 10株), 采集了94根样芯(每株2根)。由于研究区频发的泥石流等地质灾害通常对植被面向山体的一侧造成伤害, 我们针对每株甘蒙柽柳分别从平行于山坡坡向方向(采样方向A)和垂直于山坡坡向方向(采样方向B)钻取两根样芯(图1B)。B采样方向为传统的树木年轮学取样方向, 能够最大地减少地形等因素对树木生长的影响。由于甘蒙柽柳形态复杂, 钻取时还需避开结节和明显伤疤处, 因此取样高度从距地面40–100 cm不等。

1.2 样本处理、测量、定年及分组

将树轮样芯固定于木槽, 并打磨至在显微镜下能够清晰分辨木质部细胞。LQ样点的一根样芯由于其断裂破碎严重而被去除, 其余93根样芯在显微镜下用铅笔标记进行初步定年, 利用Lintab 6树轮宽度测量仪(Rinntech, Heidelberg, Germany)对初步定

年后的样芯进行逐一测量, 并对比我们在2017年重建的甘蒙柽柳年表(方欧娅等, 2017)进行精确定年。需说明的是, 由于研究目的不同, 本研究与上述研究有着不同的采样策略, 树轮样本无重复。

由于部分甘蒙柽柳面向山体一侧可能受到了泥石流等地质灾害的显著影响, 我们根据甘蒙柽柳A侧与B侧生长率对比, 将其分为两个组别。我们计算了甘蒙柽柳个体在A、B方向共有年份中的生长速率差值(D):

$$D = \frac{1}{n} \sum RW_{iB} - \frac{1}{n} \sum RW_{iA} \quad (1)$$

式中, n 表示该个体在A、B两方向样芯的公共部分年份, RW_{iA} 和 RW_{iB} 分别表示第 i 年甘蒙柽柳在A、B方向生长的原始树轮宽度值。

若 $D > 0$, 则甘蒙柽柳可能在A方向遭受泥石流伤害等影响, 我们将符合该特征的甘蒙柽柳作为“受伤组”; 若 $D < 0$, 甘蒙柽柳可能受益于面向山坡一侧挟带的水分和营养物质富集而在A方向上生长更好, 我们将符合该特征的甘蒙柽柳作为“对照组”。

1.3 极端旱涝年的界定

逐月水文资料(1956–2007年)来源于唐乃亥水文站, 唐乃亥水文站年实测径流总量数据(1998–2018年)来源于水利部黄河水利委员会《黄河水资源公报》。为了得到较长时间跨度的径流序列以便更为准确地界定极端旱涝事件, 我们集成了以上数据, 构建了1956–2018年的唐乃亥水文站年径流量序列, 计算了该63年时间段上的序列平均值及标准差。并定义当某年年径流量高于序列平均值加1倍标准差时, 为洪涝年; 低于序列平均值减1倍标准差时, 为干旱年。

该地甘蒙柽柳主要生长季节为5–9月, 其中7–8月经流与甘蒙柽柳生长有着显著的相关关系(方欧娅等, 2017)。我们将1956–2007年间甘蒙柽柳主要生长季实测径流总量与年径流量进行极值对比, 从而验证所选旱涝年年实测径流总量可以表征甘蒙柽柳生长期所受到的旱涝状况。

1.4 极端旱涝年份树木响应评价

我们运用了Lloret等(2011)提出的公式计算了在极端旱涝年甘蒙柽柳两个采样方向上的抵抗力指数(R_t)。该指数强调了树木在极端年份的生长下降状况, 而在生态弹性的研究中广泛应用(Gazol *et al.*, 2017; Fang & Zhang, 2019; DeSoto *et al.*, 2020)。

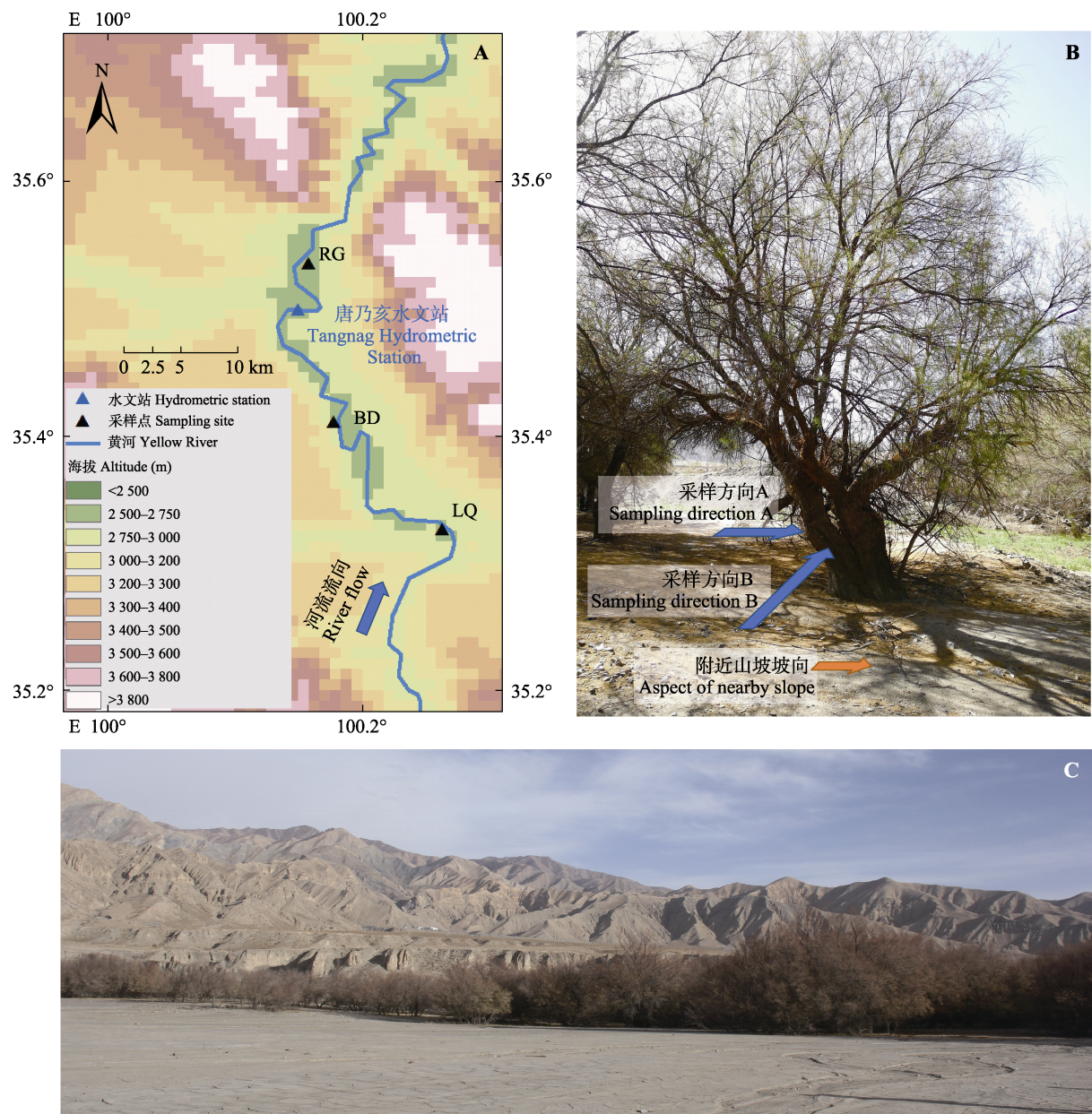


图1 甘蒙怪柳研究区地理位置(A)、采样方向说明(B)以及同德县然果村采样点实景图(C)。BD, 班多村; LQ, 上鹿圈村; RG, 然果村。

Fig. 1 Geographic location of the tamarisk (*Tamarix austromongolica*) research sites (A), explanation on sampling directions (B) and the real scenery of the sampling site at Ranguo village, Tongde County (C). BD, Banduo village; LQ, Shanglujuan village; RG, Ranguo village.

$$Rt = RW_i / RW_{(i-4, i-1)} \quad (2)$$

式中, RW_i 表示甘蒙怪柳在第*i*年原始树轮宽度值, $RW_{(i-4, i-1)}$ 表示甘蒙怪柳在第*i*-4年至*i*-1年树轮宽度平均值。分别计算受伤组 and 对照组在极端旱/涝年抵抗力指数平均值表示该怪柳在极端旱/涝年的响应。

1.5 对比统计分析

在进行对比分析之前, 我们首先利用Shapiro-Wilk检验法判断极端旱/涝年中受伤组和对照组甘蒙怪柳在A、B方向抵抗力指数的分布正态性。若样

本满足正态分布, 则对植株在旱涝年A、B方向上的抵抗力指数进行配对*t*检验并统计差异样本; 若部分样本不满足正态分布, 则对植株在旱涝年A、B方向上的抵抗力指数进行配对样本的Wilcoxon符号秩和检验, 分析各组别甘蒙怪柳在不同生长方向对旱涝的响应差异。配对样本检验时, 我们提出零假设, 认为各配对组不存在显著差异。当检验*p*值小于0.05时拒绝零假设, 认为配对的两组样本存在显著差异; 当检验*p*值小于0.1而大于等于0.05时, 认为两

组样本有可能存在差异。当两组样本可能存在差异时, 进行单侧检验, 以验证其中一组的抵抗力指数偏高或偏低。所有分析均在R 4.0.3软件中完成。

2 研究结果

2.1 极端旱涝年事件

在1956–2017年期间, 我们选取了9个干旱年和10个洪涝年。其中, 9个干旱年分别是1956、1970、1991、1995、1996、2001、2002、2006、2016年; 10个洪涝年分别是1967、1968、1975、1976、1981、1982、1983、1989、2009、2012年。年实测总径流量与甘蒙柽柳生长季5–9月径流量极值对应良好(图2)。

2.2 甘蒙柽柳径向生长及其对极端旱涝的响应

通过交叉定年, 甘蒙柽柳树轮样芯序列的平均长度为34年, 主序列长度为70年, 被定年的年轮数为3 166个, 序列相关系数0.371, 平均敏感度0.245。

在干旱事件中, 超过70%的甘蒙柽柳抵抗力指数小于1, 平均抵抗力指数为0.95, 以对照组A方向抵抗力指数平均值最高, 为0.98。两个组别A方向上抵抗力指数平均值均高于B方向上抵抗力指数平均值(图3A)。

在洪涝事件中, 约63%的甘蒙柽柳抵抗力指数大于1, 平均抵抗力指数达到1.06, 以受伤组A方向上抵抗力指数平均值最低, 为1.01。两个组别A方向上抵抗力指数平均值均低于B方向上抵抗力指数平

均值(图3B)。

经检测对照组A、B两方向上抵抗力指数在洪涝年均不符合正态分布特征, 受伤组抵抗力指数均符合正态分布特征。干旱事件中, 对照组A方向抵抗力较为显著地高于B方向(配对 t 检验中 $p = 0.069$, 配对秩和检验中 $p = 0.058$); 洪涝事件中, 受伤组A方向抵抗力显著低于B方向(配对 t 检验中 $p = 0.020$, 配对秩和检验中 $p = 0.030$)(表1)。两组甘蒙柽柳在A、B方向的抵抗力指数差值分布存在显著差异(图4)。

RG、BD和LQ这3个样点中, 受伤组甘蒙柽柳分别为8、7和5株, 对照组甘蒙柽柳分别为9、13和4株。

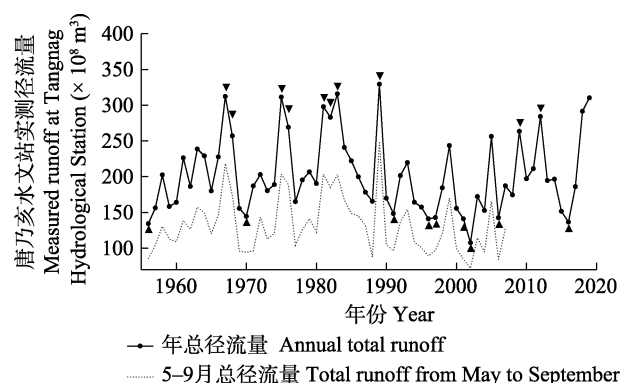


图2 1956–2018年唐乃亥水文站年实测总径流量及1956–2007年5–9月实测径流量。▲, 干旱年; ▼, 洪涝年。

Fig. 2 The measured annual total runoff from 1956 to 2018 and May-to-September runoff from 1956 to 2007 at the Tangnag Hydrological Station. ▲, drought year; ▼, flood year.

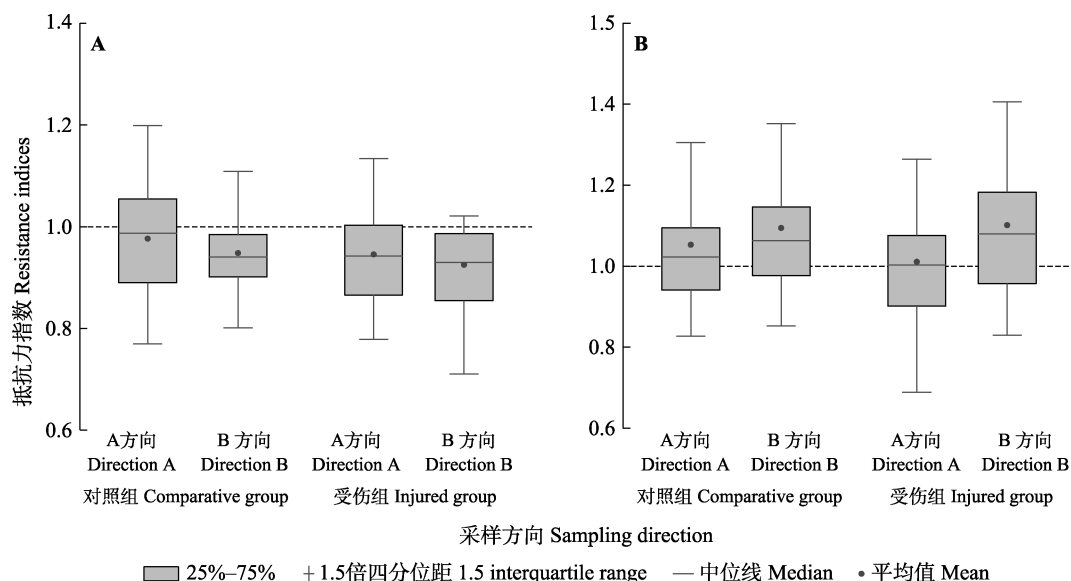


图3 黄河上游两组甘蒙柽柳在不同方向上对极端干旱(A)及洪涝(B)事件的抵抗力指数统计。

Fig. 3 Statistics of the resistance indices for two groups of *Tamarix austromongolica* in the upper Yellow River basin in different directions to extreme drought (A) and flood (B) events.

表1 黄河上游甘蒙柽柳在极端旱涝事件中A、B方向抵抗力指数差异检验
Table 1 Tests of differences in the resistance indices of *Tamarix austromongolica* in A and B directions to drought and flood events

事件 Event	组别 Group	配对t检验 Paired t-test			配对秩和检验 Wilcoxon signed rank test	
		t	df	p	V	p
干旱 Drought	受伤组 Injured group	0.824	19	0.420	132	0.330
	对照组 Comparative group	1.526	25	0.139 (双侧) (two-sides) 0.069* (单侧) (single-side)	238	0.116 (双侧) (two-sides) 0.058* (单侧) (single-side)
洪涝 Flood	受伤组 Injured group	-2.204	18	0.041** (双侧) (two-sides) 0.020** (单侧) (single-side)	48	0.060* (双侧) (two-sides) 0.030** (单侧) (single-side)
	对照组 Comparative group	—	—	—	157	0.895

*, 两方向差异较为显著($p < 0.1$); **, 差异显著($p < 0.05$).
*, difference between the two directions is marginally significant ($p < 0.1$); **, difference is significant ($p < 0.05$).

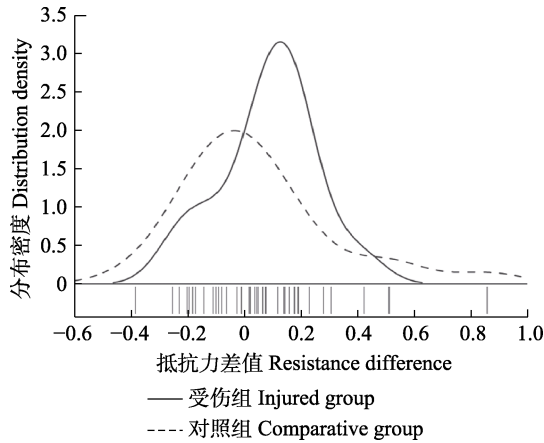


图4 极端洪涝年两组甘蒙柽柳A、B方向抵抗力差值分布统计。
Fig. 4 Statistics distributions on of resistance differences between A and B directions in two groups of *Tamarix austromongolica* in extreme flood events.

甘蒙柽柳抵抗力在3个样点不同组别的平均值均显示出受伤组对干旱的抵抗力较低, 受伤组A方向对洪涝的抵抗力值较B方向低。在样点之间, RG样点的甘蒙柽柳对干旱的抵抗力较高, LQ样点的甘蒙柽柳对洪涝的抵抗力较高(表2)。

表2 RG、BD和LQ样点甘蒙柽柳抵抗力平均值比较
Table 2 Comparison of the mean resistance indices of *Tamarix austromongolica* at the RG, BD and LQ sites

采样点 Sampling site	组别(株数) Group (Number of plants)	干旱 Drought		洪涝 Flood	
		A方向 Direction A	B方向 Direction B	A方向 Direction A	B方向 Direction B
RG	受伤组 Injured group (8)	0.99	0.97	0.99	1.08
	对照组 Comparative group (9)	1.05	1.03	1.03	1.02
BD	受伤组 Injured group (7)	0.94	0.91	1.04	1.09
	对照组 Comparative group (13)	0.96	0.92	1.02	1.02
LQ	受伤组 Injured group (5)	0.87	0.85	1.00	1.15
	对照组 Comparative group (4)	0.89	0.88	1.23	1.48

BD, 班多村; LQ, 上鹿圈村; RG, 然果村。
BD, Banduo village; LQ, Shanglujuan village; RG, Ranguo village.

3 讨论

3.1 干旱对甘蒙柽柳径向生长的影响

本研究显示, 多数甘蒙柽柳会遭受极端干旱事件带来的负面影响, 当年径向生长量降低。其中, 受伤组的抵抗力较对照组显著偏低。另外, 对照组甘蒙柽柳在不同方向生长量下降存在较为显著的差异, 面向山坡侧面生长量偏高。

尽管极端干旱造成了黄河上游河岸带甘蒙柽柳径向生长量的下降, 甘蒙柽柳对干旱的抵抗力相较青藏高原其他树种仍然较强(Fang & Zhang, 2019)。这一方面是由于河岸带多样化的水分补给; 另一方面是由于柽柳属植物形成了多种抗旱机制, 在形态结构、生理、分子生物学等层面都有着其独特的适应策略(Sher & Quigley, 2013; Yang *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2019; Zhang *et al.*, 2019)。其中一个重要的方面就是其根系能够对不同来源水分进行合理利用。作为一种潜水植物, 柽柳的根系范围和根/冠比能够有效响应水分供给(魏疆等, 2007; 王同顺等, 2013), 对不同土壤层水分的调控能力使其对干旱具有很强

的耐受性(Zhu *et al.*, 2018; 李彩霞和兰海燕, 2021)。Nippert等(2010)评估了美国堪萨斯州西南部柽柳属植物在2006年极端干旱事件中的水分利用情况, 结果表明, 尽管干旱导致了地下水位的显著下降, 但柽柳属植物的生理性状并没有受到显著影响。许皓等(2010)通过研究古尔班通古特沙漠南缘地下水位变化影响下多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)的碳平衡, 也证实了降水造成的潜土层水位变化不会对柽柳生长造成显著影响。Dong等(2020)通过研究塔克拉玛干沙生柽柳(*Tamarix taklamakanensis*)氢氧稳定同位素, 分析了其在干旱状态下的水分利用策略, 揭示了柽柳生长主要依赖于较为稳定的深层地下水。柽柳发达的根系使其能够迅速利用深层水源以缓解干旱胁迫条件下叶片水势的下降, 从而能够较好地应对干旱事件。但是, Snyder和Scott (2020)的研究指出, 在年降水量下降到100 mm以下时, 柽柳的净初级生产力显著下降, 我们也同样发现了极端干旱事件中甘蒙柽柳径向生长量的下降。我们认为, 黄河上游河岸带甘蒙柽柳较为完善的抗旱机制能够使其较好地应对极端干旱事件的发生, 但极端干旱事件程度的加剧, 仍可能对甘蒙柽柳种群造成威胁。

受伤组甘蒙柽柳对干旱的抵抗力平均值较对照组偏低(图3), 这可能是由于甘蒙柽柳在遭受机械损伤后存在较长时期的生理恢复过程, 在此期间遭受极端干旱胁迫则更易造成个体的生长衰退。这种滞后的恢复过程我们认为是一种遗留效应(legacy effect)(Anderegg *et al.*, 2015), 频繁干扰造成的遗留效应使得植被对环境扰动的敏感度提升(Schurman *et al.*, 2018), 并可能由于形成层损伤、水力功能障碍等引发干旱胁迫下的生长衰退和死亡(Bär *et al.*, 2019)。

3.2 洪涝对甘蒙柽柳径向生长及形态的影响

甘蒙柽柳对洪涝有着极强的抵抗力, 洪涝期充足的水分供给对甘蒙柽柳生长带来的有利影响能够补偿洪涝带来的负面影响, 从而使得在洪涝年甘蒙柽柳生长量普遍增加。但受伤组和对照组在经历洪涝灾害时具有显著差异, 表现在两个取样方向上的生长变化量差值的不同, 这主要是由于受伤组面对山坡方向生长量较其另一垂直方向的径向生长显著偏低。

洪涝带来的充足水分在一定程度上有助于甘蒙柽柳的生长。方欧娅等(2017)证明了黄河上游河岸

带乔木状甘蒙柽柳径向生长与径流之间的显著相关性, 认为生长季径流的增加能够显著促进甘蒙柽柳的生长。Xiao等(2014)通过研究高分辨率的多枝柽柳年内生长也证实了地下水深度与柽柳径向生长量的显著相关。尽管柽柳耐旱, 但其在水分补给充足时能够迅速发生响应从而快速生长(Devitt *et al.*, 1997), Li等(2005)通过控制实验也同样证明了充足的土壤水分对多枝柽柳生长的积极作用。

另一方面, 黄河上游河岸带周边山体土质松散, 植被覆盖率极低(图1C), 洪水发生时伴随的巨大产流汇流可能引发周边山体更加频繁、严重的泥石流灾害, 从而使得部分甘蒙柽柳面向山体侧面的径向生长受到抑制。在外界应力作用下, 一些树木受到外力机械作用形成切向创伤树脂道(Stoffel, 2008; 张建奇等, 2020); 而为了应对外界侵蚀应力, 一些树木可能减小早材管胞面积并增厚细胞壁(Arbellay *et al.*, 2012)。树木受外界应力影响或因应对外力作用发生生理结构变化均可能使得树木形态发生异常变化(李彩娟等, 2019)。在本研究中, 受伤组甘蒙柽柳经历洪涝事件时, 面向山坡一侧的生长量显著偏低。我们认为, 甘蒙柽柳在不同方向上的生长显著差异其极有可能是洪涝伴随的泥石流强度和频率上升所导致。但是, 甘蒙柽柳应对洪涝的生理生态过程, 仍需要进一步的研究。

尽管存在一定方向上的生长抑制, 洪涝期甘蒙柽柳的生长仍然较好, 不存在普遍的生长量下降。我们认为甘蒙柽柳对洪涝事件有着极强的抵抗力。另外, 也有报告指出柽柳受到洪水影响后的恢复能力也很强, 这体现在洪水发生后柽柳种群的迅速更新能力(Nippert *et al.*, 2010; Stromberg *et al.*, 2010)。因此, 甘蒙柽柳可以作为先锋种应用于洪涝灾害频发的河岸地带。在青藏高原高寒的三江源地区, 河岸带或洪泛区柽柳的广泛分布能够一定程度上防治水土流失(王文卿等, 2003), 对高原河流源区生态建设具有积极的作用。

4 结论

黄河上游河岸带甘蒙柽柳对极端干旱和洪涝事件均有着较强的抵抗力: 一方面, 甘蒙柽柳完善的抗旱机制使得极端干旱事件对其生长影响较小; 另一方面, 洪涝带来的充足水源补给能够补偿甘蒙柽柳受到的负面影响, 从而使得甘蒙柽柳在洪涝发生

时径向生长量普遍增加。研究区频繁发生的地质灾害给部分甘蒙怪柳带来了具有方向性的伤害, 受伤组甘蒙怪柳对干旱的抵抗力平均值较低。这种伤害也造成了甘蒙怪柳在泥石流频繁发生期不同方向上生长率显著不同, 从而直接影响了甘蒙怪柳形态的改变。

致谢 感谢中国科学院植物研究所张齐兵研究员在工作中给予的帮助。

参考文献

- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, *et al.* (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 660-684.
- Anderegg WRL, Schwalm C, Biondi F, Camarero JJ, Koch G, Litvak M, Ogle K, Shaw JD, Shevliakova E, Williams AP, Wolf A, Ziano E, Pacala S (2015). Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. *Science*, 349, 528-532.
- Arbellay E, Fonti P, Stöfel M (2012). Duration and extension of anatomical changes in wood structure after cambial injury. *Journal of Experimental Botany*, 63, 3271-3277.
- Bär A, Michaletz ST, Mayr S (2019). Fire effects on tree physiology. *New Phytologist*, 223, 1728-1741.
- DeSoto L, Cailleret M, Sterck F, Jansen S, Kramer K, Robert EMR, Aakala T, Amoroso MM, Bigler C, Camarero JJ, Čufar K, Gea-Izquierdo G, Gillner S, Haavik LJ, Hereš AM, *et al.* (2020). Low growth resilience to drought is related to future mortality risk in trees. *Nature Communications*, 11, 545. DOI: 10.1038/s41467-020-14300-5.
- Devitt DA, Salal A, Mace KA, Smith SD (1997). The effect of applied water on the water use of saltcedar in a desert riparian environment. *Journal of Hydrology*, 192, 233-246.
- Dong ZW, Li SY, Zhao Y, Lei JQ, Wang YD, Li CJ (2020). Stable oxygen-hydrogen isotopes reveal water use strategies of *Tamarix taklamakanensis* in the Taklimakan Desert, China. *Journal of Arid Land*, 12, 115-129.
- Fang OY, Jia HF, Qiu HY, Ren HB (2017). Age of arboreal *Tamarix austromongolica* and its growth response to environment in Tongde County of Qinghai, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 738-748. [方欧娅, 贾恒锋, 邱红岩, 任海保 (2017). 青海省同德县乔木状甘蒙怪柳的年龄及其生长对环境的响应. 植物生态学报, 41, 738-748.]
- Fang OY, Zhang QB (2019). Tree resilience to drought increases in the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 25, 245-253.
- Flores BM, Holmgren M, Xu C, van Nes EH, Jakovac CC, Mesquita RCG, Scheffer M (2017). Floodplains as an Achilles' heel of Amazonian forest resilience. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114, 4442-4446.
- Gazol A, Camarero JJ, Anderegg WRL, Vicente-Serrano SM (2017). Impacts of droughts on the growth resilience of Northern Hemisphere forests. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 166-176.
- Ji P, Yuan X, Ma F, Pan M (2020). Accelerated hydrological cycle over the Sanjiangyuan region induces more stream-flow extremes at different global warming levels. *Hydrology and Earth System Sciences*, 24, 5439-5451.
- Ji XM, Ning HS, Liang JY, Gao MY, Li L (2012). Comparison of drought resistance and photosynthetic characteristics of *Haloxylon ammodendron* and *Tamarix hohenackeri* at seedling stage under different moisture conditions. *Journal of Desert Research*, 32, 399-406. [吉小敏, 宁虎森, 梁继业, 高明月, 李磊 (2012). 不同水分条件下梭梭和多花怪柳苗期光合特性及抗旱性比较. 中国沙漠, 32, 399-406.]
- Kuang XX, Jiao JJ (2016). Review on climate change on the Tibetan Plateau during the last half century. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 121, 3979-4007.
- Li CF, Yang F, Zheng XQ, Han ZY, Pan HL, Zhou CL, Ji CR (2021). Changes in distribution and morphology of *Tamarix ramosissima* nebkhas in an oasis-desert ecotone. *Geosciences Journal*. DOI: 10.1007/s12303-020-0054-3.
- Li CJ, Chen T, Wang B, Xu GB, Zhang XW, Wu GJ (2019). Advances in research on the abnormal structure of tree-rings. *Chinese Journal of Ecology*, 38, 1538-1550. [李彩娟, 陈拓, 王波, 徐国保, 张轩文, 吴国菊 (2019). 树轮异常结构的研究进展. 生态学杂志, 38, 1538-1550.]
- Li CX, Lan HY (2021). Research progress in the stress tolerance mechanisms of desert plant *Tamarix* spp. *Biotechnology Bulletin*, 37, 17-29. [李彩霞, 兰海燕 (2021). 荒漠植物怪柳抗逆机制的研究进展. 生物技术通报, 37, 17-29.]
- Li D, Si JH, Zhang XY, Gao YY, Luo H, Qin J, Gao GL (2019). Comparison of branch water relations in two riparian species: *Populus euphratica* and *Tamarix ramosissima*. *Sustainability*, 11, 5461.
- Li XY, Liu LY, Gao SY, Shi PJ, Zou XY, Zhang CL (2005). Microcatchment water harvesting for growing *Tamarix ramosissima* in the semiarid loess region of China. *Forest Ecology and Management*, 214, 111-117.
- Liu HY, Williams AP, Allen CD, Guo DL, Wu XC, Anenkhonov OA, Liang EY, Sandanov DV, Yin Y, Qi ZH, Badmaeva NK (2013). Rapid warming accelerates tree growth decline in semi-arid forests of Inner Asia. *Global Change Biology*, 19, 2500-2510.
- Lloret F, Keeling EG, Sala A (2011). Components of tree

- resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 120, 1909-1920.
- Moreno-Fernández D, Ledo A, Martín-Benito D, Cañellas I, Gea-Izquierdo G (2019). Negative synergistic effects of land-use legacies and climate drive widespread oak decline in evergreen Mediterranean open woodlands. *Forest Ecology and Management*, 432, 884-894.
- Mou YM, Fang OY, Cheng XH, Qiu HY (2019). Recent tree growth decline unprecedented over the last four centuries in a Tibetan juniper forest. *Journal of Forestry Research*, 30, 1429-1436.
- Nippert JB, Butler JJ, Kluitenberg GJ, Whittemore DO, Arnold D, Spal SE, Ward JK (2010). Patterns of *Tamarix* water use during a record drought. *Oecologia*, 162, 283-292.
- Schurman JS, Trotsiuk V, Bače R, Cada V, Fraver S, Janda P, Kulakowski D, Labusova J, Mikoláš M, Nagel TA, Seidl R, Synek M, Svobodová K, Chaskovskyy O, Teodosiu M, et al. (2018). Large-scale disturbance legacies and the climate sensitivity of primary *Picea abies* forests. *Global Change Biology*, 24, 2169-2181.
- Sher A, Quigley MF (2013). *Tamarix: a Case Study of Ecological Change in the American West*. Oxford University Press, Oxford.
- Snyder KA, Scott RL (2020). Longer term effects of biological control on tamarisk evapotranspiration and carbon dioxide exchange. *Hydrological Processes*, 34, 223-236.
- Stoffel M (2008). Dating past geomorphic processes with tangential rows of traumatic resin ducts. *Dendrochronologia*, 26, 53-60.
- Stromberg JC, Tluczek MGF, Hazelton AF, Ajami H (2010). A century of riparian forest expansion following extreme disturbance: spatio-temporal change in *Populus/Salix/amarix* forests along the Upper San Pedro River, Arizona, USA. *Forest Ecology and Management*, 259, 1181-1189.
- Wang PL, Wang LQ, Liu ZY, Zhang TQ, Wang YY, Li YB, Gao CQ (2019). Molecular characterization and expression profiles of GRAS genes in response to abiotic stress and hormone treatment in *Tamarix hispida*. *Trees*, 33, 213-225.
- Wang TS, Sun BP, Feng L, Hu SJ, Yu MH (2013). Effects of different soil moisture contents on root growth characteristics of *Tamarix austromongolica* seedlings. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 591-596. [王同顺, 孙保平, 冯磊, 胡生君, 于明含 (2013). 不同水分处理对甘蒙柽柳幼苗根系生长特性的影响. 生态学杂志, 32, 591-596.]
- Wang WQ, Ma ZJ, Feng LZ (2003). Plant for protecting ridge of terrace fields in hilly area of Qinghai: *Tamarix austromongolica* Nakai. *Research of Soil and Water Conservation*, 10, 112-115. [王文卿, 马占杰, 冯玲正 (2003). 青海浅山区梯田护埂植物——甘蒙柽柳. 水土保持研究, 10, 112-115.]
- Wei J, Zhang XM, Ma WD, Shan LS, Yan HL (2007). Seedling growth dynamics of *Tamarix austromongolica* and its acclimation strategy in hinterland of desert. *Arid Land Geography*, 30, 666-673. [魏疆, 张希明, 马文东, 单立山, 闫海龙 (2007). 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. 干旱区地理, 30, 666-673.]
- Xia JB, Lang Y, Zhao QK, Liu P, Su L (2021). Photosynthetic characteristics of *Tamarix chinensis* under different groundwater depths in freshwater habitats. *Science of the Total Environment*, 761, 143221. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.143221.
- Xiao SC, Xiao HL, Peng XM, Tian QY (2014). Intra-annual stem diameter growth of *Tamarix ramosissima* and association with hydroclimatic factors in the lower reaches of China's Heihe River. *Journal of Arid Land*, 6, 498-510.
- Xu H, Li Y, Xie JX, Cheng L, Zhao Y, Liu R (2010). Influence of solar radiation and groundwater table on carbon balance of phreatophytic desert shrub *Tamarix*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 375-386. [许皓, 李彦, 谢静霞, 程磊, 赵彦, 刘冉 (2010). 光合有效辐射与地下水位变化对柽柳属荒漠灌木群落碳平衡的影响. 植物生态学报, 34, 375-386.]
- Yang GY, Yu LL, Zhang KM, Zhao YL, Guo YC, Gao CQ (2017). A ThDREB gene from *Tamarix hispida* improved the salt and drought tolerance of transgenic tobacco and *T. hispida*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 113, 187-197.
- Yang Y, Saatchi SS, Xu L, Yu YF, Choi S, Phillips N, Kennedy R, Keller M, Knyazikhin Y, Myneni RB (2018). Post-drought decline of the Amazon carbon sink. *Nature Communications*, 9, 3172. DOI: 10.1038/s41467-018-05668-6.
- Yao TD, Thompson LG, Mosbrugger V, Zhang F, Ma YM, Luo TX, Xu BQ, Yang XX, Joswiak DR, Wang WC, Joswiak ME, Devkota LP, Tayal S, Jilani R, Fayziev R (2012). Third pole environment (TPE). *Environmental Development*, 3, 52-64.
- Zhang JQ, Qie JZ, Zhang Y (2020). Investigation of the distribution of traumatic resin ducts in *Picea crassifolia*. *Mountain Research*, 38, 710-716. [张建奇, 鄯佳志, 张永 (2020). 青海云杉创伤树脂道分布调查. 山地学报, 38, 710-716.]
- Zhang L, Li GJ, Dong GQ, Wang M, Di DW, Kronzucker HJ, Shi WM (2019). Characterization and comparison of nitrate fluxes in *Tamarix ramosissima* and cotton roots under simulated drought conditions. *Tree Physiology*, 39, 628-640.
- Zhang QB, Fang OY (2020). Tree rings circle an abrupt shift in climate. *Science*, 370, 1037-1038.
- Zhu JF, Liu JT, Lu ZH, Li JS, Sun JK (2018). Water-use strategies of coexisting shrub species in the Yellow River Delta, China. *Canadian Journal of Forest Research*, 48, 1099-1107.

特邀编委: 陈鹭真 责任编辑: 李 敏

DOI: 10.17521/cjpe.2021.0020