

## 荒漠植物叶片水分和功能性状特征及其相互关系

李善家<sup>1,2</sup>, 苏培玺<sup>1,\*</sup>, 张海娜<sup>1</sup>, 周紫鹃<sup>1</sup>, 解婷婷<sup>1</sup>

<sup>1</sup>中国科学院寒区旱区环境与工程研究所临泽内陆河流域研究站, 兰州730000; <sup>2</sup>兰州理工大学生命科学与工程学院, 兰州730050

**摘要:** 选取黑河流域中游荒漠区14种优势植物, 测定了8个叶片水分与功能性状指标: 稳定碳同位素组成( $\delta^{13}\text{C}$ )、总含水量(*TWC*)、相对含水量(*RWC*)、干重含水量(*DWWC*)、叶干物质含量(*LDMC*)、叶片水势(*LWP*)、比叶面积(*SLA*)、比叶体积(*SLV*), 探讨荒漠植物叶片水分与功能性状的特征以及相互之间的内在联系, 探寻反映荒漠植物适应严酷环境的典型叶性状特征。结果表明:  $\text{C}_4$ 植物珍珠猪毛菜、梭梭、沙拐枣的 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化范围在 $-18\text{‰}$ ~ $-15\text{‰}$ , 其余的 $\text{C}_3$ 植物变化范围在 $-29\text{‰}$ ~ $-24\text{‰}$ , 其中花棒的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最小, 为 $-28.34\text{‰}$ , 红砂最大, 为 $-24.63\text{‰}$ ; 对 $\text{C}_3$ 荒漠植物叶性状之间相关性分析显示, *SLV*与*LDMC*之间呈极显著负相关( $P<0.01$ ), 与*TWC*、*DWWC*之间呈极显著正相关( $P<0.01$ ), *SLA*与*LDMC*之间呈显著负相关( $P=0.02$ ),  $\delta^{13}\text{C}$ 与*LWP*之间呈极显著负相关( $P<0.01$ )。 *SLV*可以作为反映荒漠植物叶性状特征的重要指标, 叶片水分及功能性状之间所呈现的特征及其对生境的响应都综合表现出荒漠植物的生态应对策略和适应途径。

**关键词:** 荒漠植物; 叶片; 含水量; 功能性状; 相互关系

## Characteristics and Relationships of Foliar Water and Leaf Functional Traits of Desert Plants

LI Shan-Jia<sup>1,2</sup>, SU Pei-Xi<sup>1,\*</sup>, ZHANG Hai-Na<sup>1</sup>, ZHOU Zi-Juan<sup>1</sup>, XIE Ting-Ting<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Linze Inland River Basin Research Station, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; <sup>2</sup>School of Life Science and Engineering, Lanzhou University of Technology, Lanzhou 730050, China

**Abstract:** Selected 14 dominant desert plant species in the middle reaches of Heihe River Basin, and 8 foliar water and leaf functional traits including stable carbon isotope composition ( $\delta^{13}\text{C}$ ), total water content (*TWC*), relative water content (*RWC*), dry weight water content (*DWWC*), leaf dry matter content (*LDMC*), leaf water potential (*LWP*), specific leaf area (*SLA*) and specific leaf volume (*SLV*) were measured, studying on the characteristics and relationships of leaf functional traits of desert plants, and finding typical and crucial leaf functional traits which reflect plant adaptations to the harsh environment. The present results showed that foliar  $\delta^{13}\text{C}$  values of  $\text{C}_4$  plants ranged from  $-18\text{‰}$ ~ $-15\text{‰}$ , including *Salsola passerina*, *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum*, and foliar  $\delta^{13}\text{C}$  values of the other  $\text{C}_3$  plants ranged from  $-29\text{‰}$ ~ $-24\text{‰}$ . Among them,  $\delta^{13}\text{C}$  values of *Hedysarum scoparium* and *Reaumuria soongorica* exhibited the minimum and maximum values of  $-28.34\text{‰}$  and  $-24.63\text{‰}$ , respectively. The relationship between the traits obtained from  $\text{C}_3$  plants revealed that *SLV* was significantly negatively correlated with *LDMC* ( $P<0.01$ ), and positively correlated with *TWC* and *DWWC* ( $P<0.01$ ). *SLA* was negatively correlated with *LDMC* ( $P=0.02$ ), and  $\delta^{13}\text{C}$  was negatively correlated with *LWP* ( $P<0.01$ ). *SLV* may serve as a key index of the characteristics of leaf traits of desert plants. Both the characteristics of leaf water content and functional traits and the responses to habitats demonstrate ecological strategies and adaptive ways of desert plants.

**Key words:** desert plants; leaf; water content; functional traits; relationships

植物对于环境的适应特征和对策体现在一些关键的植物性状(plant traits)中, 植物性状可以最大限度地提供和表征有关植物生长和对环境适应的重要信息, 反映了植物种所在生态系统的功能特征, 因此植物性状也被称为植物功能性状(plant

functional traits) (刘金环等2006; Cornelissen等

收稿 2012-10-25 修订 2013-01-21

资助 国家自然科学基金(91025026和41261013)。

\* 通讯作者(E-mail: supx@lzb.ac.cn; Tel: 0931-4967211)。

2003; Vendramini等2002)。植物叶片是维持陆地生态系统机能的最基本要素,一方面叶片是植物光合作用和物质生产的主要器官,是生态系统中初级生产者的能量转换器;另一方面植物叶片是植物与大气环境水气交换的主要器官,是大气-植物系统能量交换的基本单元(毛伟等2012; 苏培玺和严巧娣2008)。叶片性状(leaf traits)属于植物功能性状的二级性状(Cornelissen等2003),直接影响到植物的基本行为和功能,与植物的生长对策及植物利用资源的能力紧密联系,具有易于测定的特点,可同时大量的植物种类进行比较研究(Westoby 1998),体现了植物为获得最大化碳收获所采取的生存适应策略(Vendramini等2002)。某一典型区域的植物功能性状可以反映该区域植物生理生态过程的特殊性,具有灵敏和快速响应环境的特点,是指示生态系统结构与功能的有效指标(冯秋红等2008)。

在荒漠生态系统中,水分是影响植物分布和生长的最主要的环境限制因子,水分状况及水分生理特征影响着植物的形态建成和生理生化过程,限制植物存活、生长和分布(Noy-Meir 1973)。在黑河中游绿洲荒漠过渡带,拥有非常丰富的灌木资源,形成该地区优势种和建群种荒漠植物群落,为黑河中游最主要的景观植被,这在生态学研究上具有重要意义,尤其是对于水分生理和功能性状特征有关的优势灌木的光合器官(叶片或同化枝)性状的研究是关键生态问题之一。然而,在描述荒漠植物叶片性状时存在一些实际问题,如一些针叶小而薄,一些叶片呈圆柱形,甚至形成没有叶片的同化枝,在定量叶面积或比叶面积过程中存在困难,所以,在研究荒漠植物的适应特征时要综合考虑各种叶片性状因子之间的相互关系,同时探寻一些能够反映荒漠植物环境适应特征典型和关键的叶片性状。

目前,国内外对于荒漠植物的生长特点和适应逆境能力的研究已经取得了一些重要进展,然而对于应用荒漠植物叶片性状特征解释植物对环境变化响应的研究较少(刘金环等2006; Luo等2005; 张林和罗天祥2004),采用叶片水分生理及功能性状特征指标,开展极端干旱环境中多种植物对环境变化响应的比较研究非常有限,同时,干旱

植被群落构建过程中植物叶片性状的指示作用在机制上也尚不清楚。基于以上认识,本研究选取黑河流域中游14种主要优势种植物,测定了8个叶片水分与功能性状指标,探寻荒漠植物叶片水分与功能性状的数值特征以及相互之间的内在联系,探求反映荒漠植物适应严酷环境的典型叶性状特征,探讨荒漠植物对环境适应特征和抗旱机制,对极端干旱条件下荒漠植物的保护与利用、脆弱生态系统稳定性的维持和受损生态系统的恢复与重建具有重要意义。

## 材料与方法

### 1 研究区自然概况

研究区域位于黑河流域中游、巴丹吉林沙漠的西南缘,甘肃省张掖地区境内,地理位置为E 100°03'~100°24', N 38°42'~39°25'。因地处青藏高原与阿拉善高原的交汇地带,呈现绿洲、荒漠、戈壁、沙漠断续分布的独特自然景观,植被覆盖度仅为8.67%。黑河流域中游为中温带干旱荒漠区,属典型生态脆弱带。其南部是高峻的祁连山,为绿洲的重要水源和涵养林景观;北部是长期剥蚀的低山丘陵,主要为荒漠、戈壁和沙漠景观;中部为平原地带,发育了众多的大小绿洲,是地区经济发展的核心地带。

受大气环流和青藏高原大地形的作用,该地区属典型的温带大陆性气候,年均气温2.8~7.6℃,绝对最高气温38.7℃,绝对最低气温-28.7℃,无霜期150~160 d,为世界上同纬度最干旱的地区之一。降水少而蒸发强烈,区内多年平均降水量113.8 mm,降水量不稳定,主要集中在5~9月,占全年降水量的70%~80%,多年平均蒸发量2 388 mm,蒸发量是降水量的近20倍(宋克超等2003)。干旱、高温和多风是该区域主要气候特点。地带性土壤为灰棕荒漠土与灰漠土,地带性植被为温带灌木、小灌木、半灌木荒漠植被。

### 2 样地和植物种的选择

在研究区域内选择人类活动干扰较轻、自然植被发育良好的地段设置样地,选取黑河中游6个典型荒漠植被群落14种夏季生长的优势植物(表1),用GPS记录采样点经纬度和海拔,每个植物群落的面积800~1 600 m<sup>2</sup>。对于选定的每种植物,分别在

表1 采样点的位置与群落组成

Table 1 Location and community composition of sampling site

群落	纬度(N)	经度(E)	海拔/m	植物名
合头草-锦鸡儿荒漠灌木群落	38°42'	100°23'	1 790	合头草( <i>Sympegma regelii</i> )、黄毛头( <i>Kalidium cuspidatum</i> )、荒漠锦鸡儿( <i>Caragana roborovskiyi</i> )
珍珠猪毛菜-红砂联生群落	38°54'	100°15'	1 620	珍珠猪毛菜( <i>Salsola passerine</i> )、红砂( <i>Reaumuria soongorica</i> )
红砂-紫菀木荒漠灌木群落	38°54'	100°15'	1 590	红砂( <i>R. soongorica</i> )、中亚紫菀木( <i>Asterothamnus centrali-asiaticus</i> )
红砂-黄毛头荒漠灌木群落	39°24'	100°07'	1 400	红砂( <i>R. soongorica</i> )、黄毛头( <i>K. cuspidatum</i> )
梭梭-泡泡刺荒漠灌木群落	39°22'	100°03'	1 390	梭梭( <i>Haloxylon ammodendron</i> )、沙拐枣( <i>Calligonum mongolicum</i> )、泡泡刺( <i>Nitraria sphaerocarpa</i> )
荒漠灌木植物混生群落	39°21'	100°07'	1 367	花棒( <i>Hedysarum scoparium</i> )、柠条锦鸡儿( <i>Caragana korshinskii</i> )、籽蒿( <i>Artemisia spaerocephala</i> )、怪柳( <i>Tamarix ramosissima</i> )、骆驼刺( <i>Alhagi sparsifolia</i> )

各个群落样地中标记生长良好、没有遮阴的个体作为取样植株,采集时尽量选择大小一致的植株冠层阳面成熟叶片,以对环境变化具有记录作用的灌木植物,基本包括了黑河流域中游自然生长的优势种植物。考虑到气象因素对取样的影响,采样在8月上旬高温、强光期(植物达到最大生物量)进行,保证气温、光照对于采样的相对稳定和一致性,采样前1周内没有降雨,并且天气晴朗。

### 3 叶片水分及功能性状的测定方法

按照Limm等(2009)、Cornelissen等(2003)和Garnier等(2001)的方法测定叶片含水量。在每个植株上选择15~30个完全伸展、没有病虫害的叶片,用剪刀剪下,每个植物种在8~10个不同的个体上采集后混合。采样时,将材料表面的尘土等杂质用毛刷刷净,装入保鲜箱后立即带回实验室称量( $m_1$ , g),然后在黑暗中完全浸没于去离子水中直到饱和,取出后迅速用吸水纸吸去叶片表面的水分,在 $10^{-4}$ 感量的电子天平上称取饱和鲜重( $m_2$ , g),叶片放入称量瓶中,105 °C杀青30 min,85 °C烘干至恒重,得到干重( $m_3$ , g)。

用LI-3100叶面积仪(LI-COR, USA)测定叶片的叶面积( $S$ ,  $\text{cm}^2$ )。采用排水法测定叶体积:将测定完叶面积的材料放入盛有一定体积去离子水的10 mL量筒中,其刻度的增加为叶片排水的体积,重复3次求平均值,即为叶体积( $V$ ,  $\text{cm}^3$ )。

叶片总含水量(total water content,  $TWC$ , %)= $(m_1 - m_3)/m_1 \times 100$ ; 相对含水量(relative water content,  $RWC$ , %)= $(m_1 - m_3)/(m_2 - m_3) \times 100$ ; 干重含水量(dry weight water content,  $DWWC$ , %)= $(m_1 - m_3)/m_3 \times 100$ ; 叶干物质含量(leaf dry matter content,  $LDMC$ , %)=

$m_3/m_2 \times 100$ ; 比叶面积(specific leaf area,  $SLA$ ,  $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )= $S/m_3$ ; 比叶体积(specific leaf volume,  $SLV$ ,  $\text{cm}^3 \cdot \text{g}^{-1}$ )= $V/m_3$ 。

将烘至恒量的植物样品粉碎后,过80目筛制成供试样品。植物叶片稳定碳同位素组成(stable carbon isotope composition,  $\delta^{13}\text{C}$ )的测定在中国科学院寒区旱区环境与工程研究所冰冻圈科学国家重点实验室用Flash EA1112元素分析仪-Conflow III-Delta Plus同位素质谱联用仪(Thermo Fisher, German)进行,分析结果均相对于国际标准物质PDB (Pee Dee River Belemnites Standard),分析精度 $\pm 0.2\%$ ,植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值按以下公式计算:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = \frac{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_L - (^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_S}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_S} \times 1000$$

式中,  $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_L$ 为植物叶片 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 的比率,  $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_S$ 为国际通用标准物质PDB的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比率。

于上午9:00~11:00采用WP4-T露点水势仪(Decagon, USA)测定植物叶片水势(leaf water potential,  $LWP$ )。

### 4 数据统计分析

对所测定的数据采用Excel处理后,再利用SPSS15.0软件进行平均值、标准差的相关性分析、显著性分析和One-Way ANOVA方差分析,分析图表利用Origin8.0绘制。

## 实验结果

### 1 黑河中游荒漠植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 特征

表2显示,  $\text{C}_4$ 荒漠植物珍珠猪毛菜 $\delta^{13}\text{C}$ 为 $-17.38\%$ ,梭梭为 $-17.08\%$ ,沙拐枣为 $-15.99\%$ ,它



表2 黑河中游不同群落优势种荒漠植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ Table 2 Leaf  $\delta^{13}\text{C}$  of main desert plants in different communities of the middle reaches of Heihe River Basin

群落	植物名	科名	生活型	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$
合头草-锦鸡儿群落	合头草	藜科	半灌木	-24.66
	黄毛头	藜科	半灌木	-26.51
	荒漠锦鸡儿	豆科	灌木	-26.29
珍珠猪毛菜-红砂共生群落	珍珠猪毛菜	藜科	半灌木	-17.38
	红砂	怪柳科	小灌木	-24.63
红砂-紫菀木群落	红砂	怪柳科	小灌木	-27.42
	中亚紫菀木	菊科	半灌木	-27.70
荒漠灌木混生群落	花棒	豆科	灌木	-28.34
	柠条锦鸡儿	豆科	灌木	-26.89
	籽蒿	菊科	半灌木	-27.23
	怪柳	怪柳科	灌木	-26.36
	骆驼刺	豆科	半灌木	-27.55
红砂-黄毛头群落	红砂	怪柳科	小灌木	-25.64
	黄毛头	藜科	半灌木	-25.08
梭梭-泡泡刺群落	梭梭	藜科	灌木	-17.08
	沙拐枣	蓼科	灌木	-15.99
	泡泡刺	蒺藜科	小灌木	-26.19

们的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围在 $-18\text{‰}$ ~ $-15\text{‰}$ 之间;其余11种属 $\text{C}_3$ 荒漠植物, $\delta^{13}\text{C}$ 值在 $-29\text{‰}$ ~ $-24\text{‰}$ 之间,其中花棒的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最小,为 $-28.34\text{‰}$ ,红砂的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最大,为 $-24.63\text{‰}$ 。 $\delta^{13}\text{C}$ 是一种直接区别和反映荒漠植物光合作用类型及水分利用效率的有效途径。

## 2 黑河中游荒漠植物的叶片性状特征

黑河中游14种优势种荒漠植物的7种叶片性状如图1所示,各性状之间存在一定的差异。在干旱环境中生长的植物,体内含水量相对较低,种间差异较大,黄毛头叶片 $TWC$ 最高(89.08%),荒漠锦鸡儿最低,为56.37% (图1-A)。 $RWC$ 可以反映植物的水分亏缺,在干旱环境中植物普遍存在着水分亏缺,不同植物在同样干旱条件下水分亏缺程度相差很大。本研究中14种植物均表现出不同程度的水分亏缺,荒漠锦鸡儿 $RWC$ 最小(22.29%),其水分亏缺最大,泡泡刺 $RWC$ 最大(88.74%),其水分亏缺最小(图1-B)。 $DWWC$ 与 $TWC$ 表现出相同的变化趋势(图1-C)。 $LDMC$ 反映植物的养分保有能力,红砂的 $LDMC$ 最高(30.79%),黄毛头最低,为8.23% (图1-D)。不同植物间的 $LWP$ 差异显著,其中沙拐枣最大,为 $-1.45\text{ MPa}$ ,最小的是红砂,为 $-10.68\text{ MPa}$  (图1-E)。 $SLA$ 和 $SLV$ 反映植物对有机物质的获取和环境适应特征, $SLA$ 最大的是荒漠锦鸡儿( $101.60\text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ ),红砂最小,为 $13.70\text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$  (图1-F);

合头草 $SLV$ 最大,为 $11.43\text{ cm}^3\cdot\text{g}^{-1}$ ,红砂最小,为 $1.26\text{ cm}^3\cdot\text{g}^{-1}$  (图1-G)。

## 3 黑河中游 $\text{C}_3$ 荒漠植物叶片性状之间的相关性

为了筛选用于反映荒漠植物功能性状调查的典型、关键性状,测定黑河中游荒漠植物的8种叶片性状( $TWC$ 、 $RWC$ 、 $DWWC$ 、 $LDMC$ 、 $LWP$ 、 $SLA$ 、 $SLV$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ ),对叶性状之间的相关性和显著性进行Pearson分析。结果显示,叶片 $SLV$ 与 $TWC$ 、 $DWWC$ 之间呈极显著正相关( $r_{TWC}=0.875$ ,  $P<0.001$ ;  $r_{DWWC}=0.887$ ,  $P<0.001$ ), $SLV$ 与 $LDMC$ 之间呈极显著负相关( $r_{LDMC}=-0.810$ ,  $P<0.001$ ); $SLA$ 与 $LDMC$ 之间呈显著负相关( $r_{LDMC}=-0.591$ ,  $P=0.02$ ),这与国外许多研究结果一致(Westoby 1998; Wilson等1999; Shipley和Vu 2002);叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 $LWP$ 之间呈极显著负相关( $r_{LWP}=-0.665$ ,  $P=0.007$ ) (表3)。

## 讨 论

不同光合途径的植物具有显著不同的 $\delta^{13}\text{C}$ 比值(Farquhar等1989; Medina和Minchin 1980),Bender (1968)、Smith和Epstein (1971)等最早提出用稳定碳同位素技术区分植物的光合作用类型, $\text{C}_3$ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 比值在 $-32\text{‰}$ ~ $-23\text{‰}$ 之间, $\text{C}_4$ 植物在 $-19\text{‰}$ ~ $-6\text{‰}$ 之间,CAM植物在 $-22\text{‰}$ ~ $-10\text{‰}$ 之间。由表2看出,14种黑河中游荒漠植物中以 $\text{C}_3$ 植物为主,合

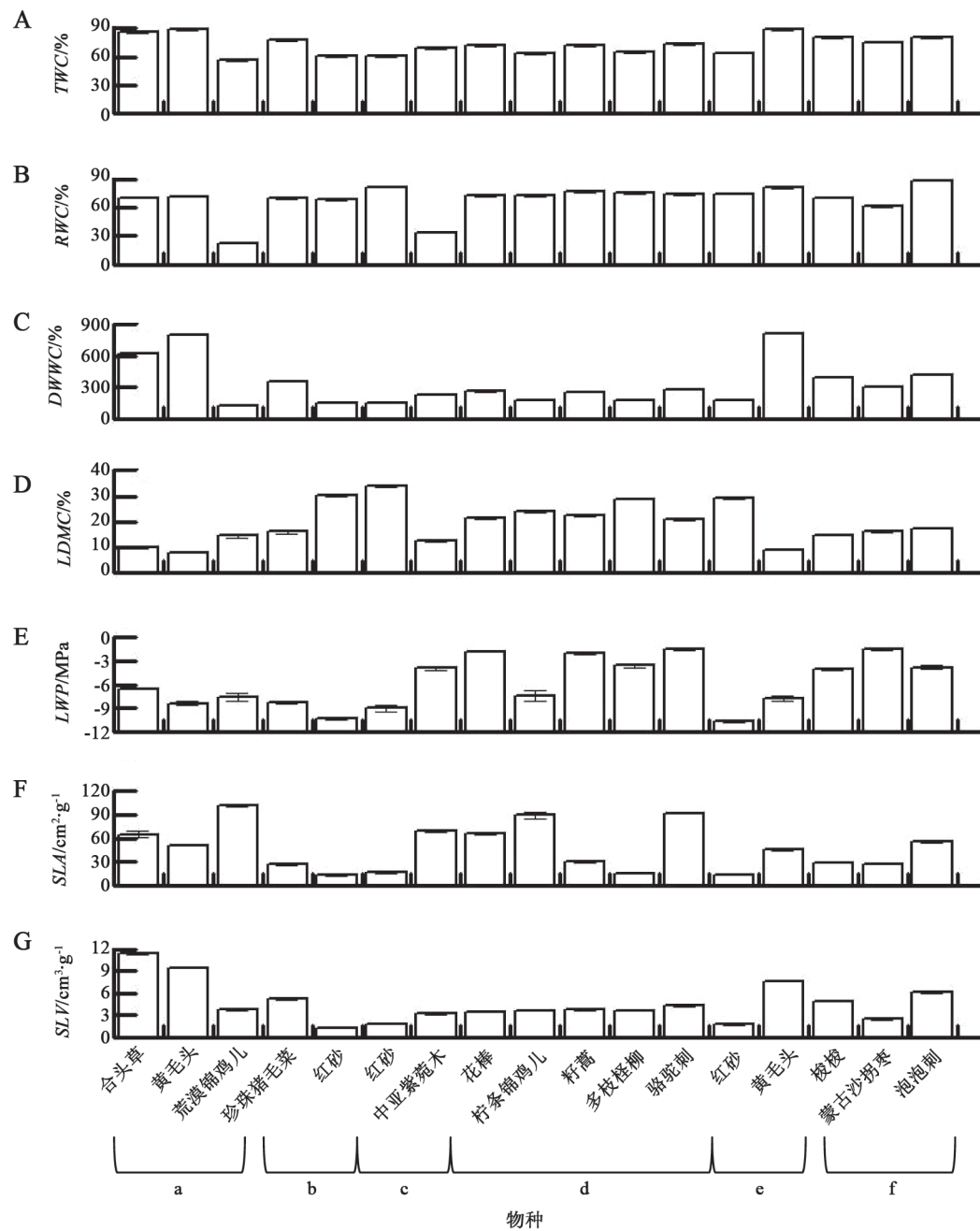


图1 黑河中游14种优势种荒漠植物的7种叶片功能性状

Fig.1 Seven leaf functional traits of 14 desert plants in the middle reaches of Heihe River Basin

平均值±标准误差,  $n=5$ 。a: 合头草-锦鸡儿群落; b: 珍珠猪毛菜-红砂共生群落; c: 红砂-紫菀木群落; d: 荒漠灌木混生群落; e: 红砂-黄毛头群落; f: 梭梭-泡泡刺群落。

头草、黄毛头、荒漠锦鸡儿、红砂、中亚紫菀木、泡泡刺、花棒、柠条、籽蒿、怪柳、骆驼刺均为 $C_3$ 植物, 珍珠猪毛菜、沙拐枣、梭梭为 $C_4$ 植物。 $C_4$ 植物主要分布在热带稀树大草原、温带草原和半荒漠灌木丛林地(Cerling等1993)。从全球

范围来看,  $C_4$ 植物绝大部分属单子叶植物纲, 为禾草和莎草,  $C_4$ 单子叶植物分布与温度紧密相关,  $C_4$ 双子叶植物分布与干旱等环境因素有关(苏培玺和严巧娣2008)。我国中温带荒漠里分布着一定比例的 $C_4$ 植物, 以蓼科(Polygonaceae)和藜科(Chenopo-

表3 黑河中游优势种荒漠植物叶片性状之间的相关系数( $r$ )与显著性分析( $P$ 值)  
Table 3 Correlation coefficient ( $r$ ) and  $P$  value between leaf traits of main desert plants  
in the middle reaches of Heihe River Basin

性状	TWC		RWC		DWWC		LDMC		LWP		SLA		SLV	
	$r$	$P$	$r$	$P$	$r$	$P$	$r$	$P$	$r$	$P$	$r$	$P$	$r$	$P$
RWC	0.387	0.154												
DWWC	0.941**	<0.001	0.300	0.277										
LDMC	-0.771**	0.001	0.259	0.351	-0.773**	0.001								
LWP	0.312	0.258	0.068	0.809	0.039	0.891	-0.292	0.290						
SLA	0.178	0.526	-0.457	0.087	0.133	0.689	-0.591*	0.020	0.421	0.118				
SLV	0.875**	<0.001	0.166	0.555	0.887**	<0.001	-0.810**	<0.001	0.165	0.557	0.319	0.247		
$\delta^{13}\text{C}$	0.081	0.774	0.084	0.766	0.265	0.340	-0.018	0.949	-0.665**	0.007	-0.363	0.183	0.248	0.372

$n=15$ ; \*\*极显著相关( $P<0.01$ ); \*显著相关( $P<0.05$ )。

diaceae)为主, 它们的多度与环境的关系, 还需要进一步研究。

植物为适应不同的生境而形成资源利用方面不同的生态对策, 即使它们分布在临近和相似的生活环境中, 也会存在不同的环境生理学特征(Hammerlynck 2001; Jiang和Dong 2000)。植物功能性状能够响应生存环境的变化并(或)对生态系统功能有一定影响(Lavorel和Garnier 2002), 它反映了植物在表征生态系统功能方面的生态指示作用, 强调其与生态系统过程和功能的关系(孟婷婷等2007), 也反映了植物在特定环境中生长、繁殖或生存的能力。其中, 叶功能性状与植株生物量和植物对资源的获得、利用及利用效率的关系最为密切, 能够反映植物适应环境变化而形成的生存对策(刘金环等2006; Vendramini等2002)。因此, 叶功能性状的研究可以作为植物功能性状研究领域的先行者。在一定程度上, 叶功能性状比其他功能性状更能说明问题, 并且简单易行。随着植物功能性状研究的发展, 叶功能性状研究也将成为生态学研究前沿的一个重要部分(孟婷婷等2007)。在植物生长过程中, 受到物理、生理等的综合作用, 其不同的性状之间会表现出一定的相关性(Wright等2007)。本文检验了荒漠植物群落中叶性状数值特征以及叶性状之间呈现的相互关系, 探索荒漠植物的生长适应策略, 同时寻求最能表现群落间差异的典型、关键叶性状, 从而最大限度地提供有关植物和环境适应的重要信息。对黑河中游荒漠区14个物种的研究结果表明, 叶性状之间高度相关, 植物通过调节水分和营养性状改

变对资源的利用效率, 在确定植物适应对策时, 可以省时、省力地从实验条件角度有针对性地选择研究内容。

在干旱、半干旱生态系统中, 水分是植物最主要的限制因子(Haase等1999; Raich等1991), 是干旱的黑河流域荒漠区植物赖以生存的主导因子。植物体内水分状况在一定程度上反映了植物与环境之间的水分关系, 尤其是在自然环境中, 可以反映出植物对外界干旱胁迫的抵御及适应能力(刘家琼等1987)。荒漠植物的TWC、RWC、DWWC、LDMC、LWP等均与其抗旱应对策略有关。植物TWC是反映植物组织水分状况的重要指标, 是植物正常生理活动的重要因素(邹琦2000), 随着自然环境中干旱程度的增加, 土壤水分缺失严重时导致植物的TWC也随之减少。植物RWC是植物耐旱性的重要生理指标之一, 可以直观地反映植物的抗脱水性, RWC越高, 抗脱水性就越强, RWC较高的叶片有较高的渗透调节功能和较强的抗旱性(周海燕2002)。同时, 植物的RWC可以反映植物的水分亏缺, 只要RWC小于100%, 都可以认为存在着水分亏缺。在干旱环境中植物普遍存在着水分亏缺, 不同植物在同样干旱条件下水分亏缺程度相差很大。本研究中14种植物均表现出不同程度的水分亏缺, 荒漠锦鸡儿水分亏缺最大, 泡泡刺水分亏缺最小。荒漠植物处在干旱环境下, 由于土壤干旱和大气干燥导致的持久水分亏缺会影响植物体内水分的分布状态, 不同植物种所受的影响程度不同, 对水分亏缺的耐受程度也不同。LWP是衡量植物水分状况的重要指标之一, 它的高

低表明植物从土壤或相邻细胞中吸收水分以确保其进行生理活动的的能力, 低LWP是植物对于干旱胁迫的一种适应, 有利于植物从土壤吸收水分, 增强植物抗旱性(刘美珍等2004; 刘家琼等1987)。不同植物之间LWP差异并无规律性, 这种荒漠植物的LWP特点主要体现了植物在水分生理上对极端气候和环境的适应。

SLA是植物叶片重要的性状之一, 可以表示为叶片面积和叶干重的比值。SLA往往与植物的生长和生存对策有紧密联系, 能反映植物对不同生境的适应特征, 因此成为植物比较生态学研究中的首选指标(Garnier等2001; Meziane和Shipley 1999; Poorter和De Jong 1999)。黑河中游14种植物的SLA变化范围在13.7~101.6 cm<sup>2</sup>·g<sup>-1</sup>之间, 与其他区域的研究结果相比, 相对偏小(Simioni等2004; Ackerly等2002)。由于SLA可以反映植物获取资源的能力, SLA大的植物具有较高的生产力。所以, 高SLA植物能很好地适应资源丰富的环境; 相反, SLA低的植物更能适应贫瘠的环境(赵红洋等2010)。黑河中游荒漠区由于强烈的风蚀作用及荒漠化、盐渍化, 土壤相对贫瘠, 可供植物利用的资源相对较少, 这种生境中植物SLA相对较低是植物适应贫瘠环境的结果。

SLA和LDMC是在植物资源利用分类轴上划分植物种类的最佳变量(刘金环等2006), 它们与植物的相对生长速率和资源利用有密切的关系, 前者能够反映植物对碳的获取与利用的平衡关系(Wilson等1999), 后者主要反映的是植物对养分元素的保有能力(祁建等2008)。LDMC增加, 即SLA减小, 使叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力增大, 降低植物内部水分散失。预测植物适应策略的最好办法就是将LDMC与SLA相结合(Wilson等1999)。许多研究表明, LDMC与SLA之间呈显著的负相关关系(Wilson等1999; Wsetoby 1998; Wright和Cannon 2001); 本研究显示荒漠植物LDMC与SLA之间显著负相关。

SLV是根据荒漠植物的叶片特性而引入的重要叶片性状, 可以表示为叶片体积与叶干重的比值。荒漠植物叶片形态多样, 有的呈小而薄的针叶状, 有的呈窄或圆柱形叶, 有的甚至形成无叶片的同化枝, 在扫描叶面积时存在困难, 没有统一的

测定方法。我们的结果显示, SLV与TWC、DWWC呈极显著正相关, 与LDMC表现出极显著负相关, 表明SLV也是反映植物重要适应特性的叶片性状。SLV和SLA与植物耐旱力有关。干旱区的物种通常具有较厚的表皮以适应水分胁迫, SLA较小(Cunningham等1999)。叶片体积减小, 水分不足时植物干重也会减小(Ohashi等2006)。SLA、SLV和LDMC都与植物的水分及营养状况相关, 可以反映荒漠植物对环境的综合适应特征, 在西北荒漠区植物的保护与恢复中有着广阔的应用前景, 可以作为荒漠植物筛选的主要性状特征。

植物的水分和营养平衡是一种动态的平衡, 它随着植物生长发育和环境变化而变化(Vendramini等2002)。荒漠植物在很大程度上依赖自身结构调节水分和营养平衡以适应干旱环境, 繁衍后代。植物的抗旱性是由遗传因子和环境因子综合共同控制的(尧婷婷等2010), 同时, 不同的植物适应环境的能力有所不同, 很难用一个统一的指标来鉴别植物的抗旱能力。综上所述, 黑河中游荒漠区植物通过不同性状之间的调节与进化, 经过多种途径来适应干旱、半干旱的环境。在荒漠植物保护和恢复中, 对叶片水分和功能多种性状的分析 and 比较是十分重要的, 可以将 $\delta^{13}\text{C}$ 、SLA、LDMC、SLV等结合起来作为荒漠植物筛选的主要性状指标, 还可以通过功能性状预测环境变化对荒漠生态系统结构和功能的影响, 有效地对荒漠生态系统进行保护。

### 参考文献

- 冯秋红, 史作民, 董莉莉(2008). 植物功能性状对环境的响应及其应用. 林业科学, 44: 125~131
- 刘家琼, 蒲锦春, 刘新民(1987). 我国沙漠中部地区主要不同生态类型植物的水分关系和旱生结构比较研究. 植物学报, 29: 662~673
- 刘金环, 曾德慧, Lee DK (2006). 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系. 生态学杂志, 25: 921~925
- 刘美珍, 蒋高明, 李永庚, 牛书丽, 高雷鸣(2004). 浑善达克沙地三种生境中不同植物的水分生理生态特征. 生态学报, 24: 1465~1471
- 毛伟, 李玉霖, 张铜会, 赵学勇, 黄迎新, 宋琳琳(2012). 不同尺度生态学中植物叶性状研究概述. 中国沙漠, 32: 33~41
- 孟婷婷, 倪健, 王国宏(2007). 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. 植物生态学报, 31: 150~165
- 祁建, 马克明, 张育新(2008). 北京东灵山不同坡位辽东栎叶属性的比较. 生态学报, 28: 122~128



- 宋克超, 康尔泗, 蓝永超, 张小由, 张智慧, 金博文, 张济世(2003). 黑河流域典型景观植被带陆面过程同步观测研究. 冰川冻土, 25: 552~557
- 苏培玺, 严巧娣(2008). 内陆黑河流域植物稳定碳同位素变化及其指示意义. 生态学报, 28: 1616~1624
- 尧婷婷, 孟婷婷, 倪健, 阎顺, 冯晓华, 王国宏(2010). 新疆准噶尔荒漠植物叶片功能形状的进化和环境驱动机制初探. 生物多样性, 18: 201~211
- 张林, 罗天祥(2004). 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. 植物生态学报, 28: 844~852
- 赵红洋, 李玉霖, 王新源, 毛伟, 赵学勇, 张铜会(2010). 科尔沁沙地52种植物叶片性状变异特征研究. 中国沙漠, 30: 1292~1298
- 周海燕(2002). 中国东北科尔沁沙地两种建群植物的抗旱机理. 植物研究, 22: 51~55
- 邹琦(2000). 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业出版社, 11~13
- Ackerly DD, Knight CA, Weiss SB, Barton K, Starmer KP (2002). Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130: 449~475
- Bender MM (1968). Mass spectrometric studies of carbon 13 variation in corn and other grasses. *Radiocarbon*, 10: 468~472
- Cerling TE, Wang Y, Quade J (1993). Expansion of C<sub>4</sub> ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene. *Nature*, 361: 344~345
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA et al (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot*, 51: 335~380
- Cunningham SA, Summerhayes B, Westoby M (1999). Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecol Monogr*, 69: 569~588
- Farquhar GD, Hubick KT, Condon AG (1989). Carbon isotope fractionation and plant water-use efficiency. In: Rundel PW, Ehleringer JR, Nagy KA (eds). *Stable Isotope in Ecological Research*. New York: Springer-Verlag, 21~40
- Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G (2001). Standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Funct Ecol*, 15: 688~695
- Haase P, Pugnaire FI, Clark SC, Incoll LD (1999). Environmental control of canopy dynamics and photosynthetic rate in the evergreen tussock grass *Stipa tenacissima*. *Plant Ecol*, 145: 327~339
- Hamerlynck EP (2001). Chlorophyll fluorescence and photosynthetic gas exchange responses to irradiance of tree of heaven (*Ailanthus altissima*) in contrasting urban environments. *Photosynthetica*, 39: 79~86
- Jiang GM, Dong M (2000). A comparative study on photosynthesis and water use efficiency between clonal and non-clonal plant species along Northeast China Transect. *Acta Bot Sin*, 42: 855~863
- Lavorel S, Garnier E (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct Ecol*, 16: 545~556
- Limm EB, Simonin KA, Bothman AG, Dawson TE (2009). Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of redwood forest. *Oecologia*, 161: 449~459
- Luo TX, Luo J, Pan YD (2005). Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, eastern Tibetan Plateau. *Oecologia*, 142: 261~273
- Medina E, Minchin P (1980). Stratification of  $\delta^{13}\text{C}$  values of leaves in Amazonian rain forests. *Oecologia*, 45: 377~378
- Meziane D, Shipley B (1999). Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. *Plant Cell Environ*, 22: 447~459
- Noy-Meir I (1973). Desert ecosystems: environment and producers. *Annu Rev Ecol Syst*, 4: 25~51
- Ohashi Y, Nakayama N, Saneoka H, Fujita K (2006). Effects of drought stress on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and stem diameter of soybean plants. *Biol Plantarum*, 50: 138~141
- Poorter H, De Jong R (1999). A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytol*, 143: 163~176
- Raich JW, Rastetter EB, Melillo JM, Kicklighter DW, Stuedler PA, Peterson BJ, Grace AL, Moore B, Vorosmarty CJ (1991). Potential net primary productivity in south America: application of a global model. *Ecol Appl*, 1: 399~429
- Shipley B, Vu TT (2002). Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytol*, 53: 359~364
- Simioni G, Gignoux J, Le Roux X, Appe R, Benest D (2004). Spatial and temporal variations in leaf area index, specific leaf area and leaf nitrogen of two co-occurring savanna tree species. *Tree Physiol*, 24: 205~216
- Smith BN, Epstein S (1971). Two categories of  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios for higher plants. *Plant Physiol*, 47: 380~384
- Vendramini F, Diaz S, Gurvich DE, Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (2002). Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytol*, 154: 147~157
- Westoby M (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil*, 199: 213~227
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol*, 143: 155~162
- Wright IJ, Ackerly DD, Bongers F, Harms KE, Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M, Mazer SJ, Muller-Landau HC, Paz H, Pitman NCA et al (2007). Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Ann Bot*, 99: 1003~1015
- Wright IJ, Cannon K (2001). Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low nutrient, sclerophyll flora. *Funct Ecol*, 15: 351~359