

# 不同沙丘生境主要植物比叶面积和 叶干物质含量的比较

李玉霖, 崔建垣, 苏永中  
(中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 兰州 730000)

**摘要:**研究了生长在不同沙丘生境中(流动沙丘, 半固定沙丘和固定沙丘)20 个植物种(10 个 1 年生植物种和 10 个多年生植物种)的比叶面积(SLA)和叶干物质含量(LDMC)的变化, 并且分析了各个沙丘生境的土壤养分特征。结果表明, 各个植物种的平均 SLA 和 LDMC 在植物种之间差异显著; 多数在两种或 3 种沙丘生境均有分布的植物其 SLA 在不同沙丘生境之间差异显著, 但是仅有 6 个植物种的 LDMC 在不同沙丘生境之间表现出差异( $p < 0.05$ )。与许多研究结果类似, 1 年生植物的 SLA 显著大于多年生植物的 SLA, 而且两者之间 LDMC 存在一定的差异。1 年生植物 SLA 和 LDMC 之间相关性不显著, 但多年生植物 SLA 和 LDMC 之间呈显著负相关。综合所有 20 个植物种可以发现, SLA 增大时, LDMC 有下降的趋势。

**关键词:**比叶面积; 叶干物质含量; 植物; 沙丘; 生境

## Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats

LI Yu-Lin, CUI Jian-Yuan, SU Yong-Zhong (Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(2): 304~311.

**Abstract:** Specific leaf area (SLA, leaf area per unit dry mass) and Leaf dry matter content (LDMC, the ratio of leaf dry mass to fresh mass) are important variables in plant ecology because they are associated with many critical aspects of plant growth and survival. In this paper, we examined variations in specific leaf area and leaf dry matter content of 20 dune plants (ten annuals and ten perennials) which have different distributional patterns in Kerqin sandy land, northern China. Our purposes were to detect the variations of SLA and LDMC in different dunes and different functional type.

The selected species mainly distributed in three types of sandy land habitats: mobile sand dune, semi-fixed sand dune and fixed sand dune. We selected 15 individuals for each species in each type of dune. Three leaves on each individual were selected to study their SLA and LDMC according the procedure of Garnier *et al.* Soil characteristics of each habitat were analyzed to reveal the differences in three types of dunes.

The results showed that the mean organic C, total N, total soluble salt remarkably decreased along fixed sand dune, semi-fixed sand dune and mobile sand dune. This decrease tendency was also found in values of organic C, EC and C: N. But the record value of soil PH did not vary with any of the other soil characteristics. The mean SLA and LDMC in different habitat varied significantly between species. The maximum SLA value (295 cm<sup>2</sup>/g) was in the annual grass *Setaria viridis* on mobile sand dune, and the lowest SLA (86 cm<sup>2</sup>/g) was recorded in the perennial grass *Pennisetum centrasiatum* on semi-fixed sand dune. LDMC was between 0.1 (for the annual forb *Chenopodium glaucum* on fixed sand dune) and 0.44 g/g (for the perennial grass *Phragmitis australis* on fixed sand dune). For the species distributed in three habitats or in two habitats, its SLA and LDMC were compared to detect the difference between habitats. The statistical results showed that the SLA of most species with wide distribution was significantly different between habitats ( $p$ -value  $< 0.05$ ) except for three species, *Chenopodium*

基金项目: 国家重点基础研究发展规划资助项目(G2000048704); 国家科技攻关资助项目(2002BA517A06)

收稿日期: 2003-10-16; 修订日期: 2004-04-09

作者简介: 李玉霖(1970~), 男, 甘肃省靖远县人, 博士生, 主要从事干旱半干旱区植物生态学研究。E-mail: liyulin@hotmail.it

Foundation item: the national 973 project (G2000048704) and the national scientific key task project (2002BA517A06)

Received date: 2003-10-16; Accepted date: 2004-04-09

Biography: Li Yu-Lin, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant ecology in arid and semi-arid zone. E-mail: liyulin@hotmail.it

*glaucum*, *Euphorbia humifusa* and *Salix gordejewii*. In the case of LMDC, six species showed no significant difference between habitats. Results of ANOVAS showed that there was a significant difference between perennial plants and annual plants for SLA ( $F=7.40$ ,  $p\text{-value} < 0.05$ ) and LDMC ( $F=15.4$ ,  $p\text{-value} < 0.001$ ). The mean SLA value for all measured perennial plants was  $135.1\text{ cm}^2/\text{g}$ , which was lower than that for annual plants ( $192.7\text{ cm}^2/\text{g}$ ). In the case of LDMC, the mean values for perennial plants and annual plants were  $0.32$  and  $0.20\text{ g/g}$ , respectively. Although the detected correlation was not significant between SLA and LDMC for annuals, our results showed that increasing SLA was associated with decreased dry matter content.

**Key words:** specific leaf area; leaf dry matter content; plant; dune; habitat

文章编号:1000-0933(2005)02-0304-08 中图分类号:Q94,Q948 文献标识码:A

植物生态学研究的一个重要的目的是通过了解植物对环境的适应特征,预测植物种群、群落乃至整个生态系统对竞争、气候变化及土地利用变化的响应。但是,植物与环境的关系体现在植物的生活史、形态、物候及生理等多个方面,不同的植物种类亦有不同的表现特性,使得该项研究工作很难在大量的植物种类上同时开展<sup>[1~3]</sup>。正是这一原因,驱使很多植物生态学家寻求一些关键的植物性状(plant traits),这些植物性状可以最大限度的提供有关植物生长和适应环境的重要信息,并且这些植物性状具有易于测定的特点,可以同时大量植物种类进行比较研究<sup>[4,5]</sup>。目前,大多数植物生态学家认为,在众多的植物性状中,植物的一些叶片性状(leaf traits)与植物的生长对策及植物利用资源的能力紧密联系,能够反应植物适应环境变化所形成的生存对策<sup>[2,6]</sup>。

比叶面积(specific leaf area, SLA)是重要的植物叶片性状之一,可以表示为叶片面积和质量的比值。由于SLA往往与植物的生长和生存对策有紧密的联系,能反映植物对不同生境的适应特征,使其成为植物比较生态学研究中的首选指标<sup>[7~9]</sup>。已有的研究表明,SLA与植物幼苗的相对生长速率(relative growth rates)和叶片净光合速率(net photosynthetic rate)呈正相关,而与植物叶片的寿命(leaf life span)呈负相关;同时,SLA可以反映植物获取资源的能力,低SLA的植物能更好的适应资源贫瘠和干旱的环境,高SLA的植物保持体内营养的能力较强<sup>[10~12]</sup>。

尽管SLA是植物比较生态学研究中的首选指标,但是SLA的测定经常存在一些实际困难,如一些针叶类的植物或没有叶片的植物,并且,SLA的变化并不是孤立的,而与其它叶片性状如LDMC、叶片含氮量、净光合速率及叶片大小等共同体现植物的适应对策。例如,干旱环境中植物的SLA和叶片大小较低,而相应的LDMC、叶片含氮量和净光合速率较高,这些特征被解释为植物为了适应干旱生境的保水对策,具体表现为植物水分利用率和N利用率之间的权衡(trade-offs)。因此一些其它的叶片性状也得到了研究人员的重视<sup>[11,13~15]</sup>。LDMC是反映植物生态行为差异的又一叶片特征,它可以表示为叶片干物质重量和叶片饱和鲜重的比值。与SLA类似,LDMC也可以反映植物获取资源的能力。Willson<sup>[12]</sup>等认为LDMC是在资源利用分类轴上定位植物种类的最佳变量。并且,与SLA相比,LDMC具有易于测定的特点,对于那些叶面积难以测定的植物(如针叶),确定其LDMC显得尤为重要。

生活在沙丘上的植物种具有不同的生长特点和适应恶劣环境的能力。这方面的研究工作已经取得了一些重要进展,研究发现,为了在不稳定的沙地定居,并应对风蚀沙埋的威胁,生活在沙丘上的植物一般具有迅速扩展的发达根系和根状茎、匍匐茎,沙埋后可迅速产生不定根和不定芽;而有些植物在种子形态上表现出适应流沙的特征,如差巴嘎蒿种子小,数量多,易被风吹走,但种皮含胶质,遇水便于细沙粘合成团。部分植物还具有C4植物的光合特性,这样可以提高其抗旱能力和在高温环境中水分利用效率<sup>[16]</sup>。部分研究发现,生长在沙丘不同部位的植物的叶片、分枝结构以及生长速率等指标都出现不同程度的差异<sup>[17]</sup>。但是,关于不同沙地生境中植物的SLA和LDMC比较研究报道非常有限,已有的研究也仅集中在个别的几种植物上<sup>[17,18]</sup>。因此,本文以科尔沁沙地不同类型沙丘生境主要植物种为研究对象,研究探讨:(1)不同沙丘生境植物SLA和LDMC的变化范围;(2)1年生植物和多年生植物SLA和LDMC的差异;(3)植物SLA和LDMC之间的关系。

## 1 研究区域自然概况和研究方法

### 1.1 自然概况

研究区域位于科尔沁沙地中南部奈曼旗境内。地理位置为 $42^{\circ}58'N$ ,  $120^{\circ}44'E$ ,海拔高度约为360m。年均气温 $6.5^{\circ}C$ ,最热月(7月份)平均气温 $23.5^{\circ}C$ ,最冷月(1月份)平均气温 $-13.2^{\circ}C$ ,全年 $\geq 10^{\circ}C$ 的有效积温 $3200\sim 3400^{\circ}C$ ,无霜期151d,极端最高气温 $39^{\circ}C$ ,极端最低气温 $-29.3^{\circ}C$ ,夏季无植被覆盖的沙丘表面最高温度可达 $57.2\sim 60.0^{\circ}C$ 。年太阳辐射总量为 $5200\sim 5400\text{ MJ/m}^2$ ,多年平均降水为360mm左右,主要集中在6~8月份,年蒸发量1935mm,属温带大陆型半干旱气候类型。

该区的地貌类型以固定沙丘、半固定沙丘、流动沙丘和丘间甸子交错分布为主。分布在流动沙丘上的主要植物种有沙米(*Agriophyllum teretifolium*)、狗尾草(*Setaria viridis*)和稀疏分散的差巴嘎蒿(*Artemisia halodendron*);半固定沙丘优势种有小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)和差巴嘎蒿,伴生有1年生的狗尾草、猪毛菜(*Salsola collina*)和五星蒿(*Bassia hyssopifolia*)。

等;固定沙丘优势种有小叶锦鸡儿及 1 年生的黄蒿(*Artemisia scoparia*)、狗尾草、猪毛菜和灰绿藜(*Chenopodium glaucum*)等;丘间低地优势种有小叶锦鸡儿、冷蒿(*Artemisia frigida*)、杠柳(*Periploca sepium*)等灌木和半灌木以及狗尾草、猪毛菜、黄蒿、地梢瓜(*Cynanchum thesioides*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、胡枝子(*Lespedeza davurica*)和扁蓿豆(*Melissitus ruthenicus*)等一些 1 年生和多年生的杂类草。

1.2 研究方法

1.2.1 样地和植物种选择 研究样地处于中国生态系统研究网络奈曼沙漠化研究站西南 500~600m 处,主风向为西北-东南向,样地分 3 种类型:固定沙丘、半固定沙丘和流动沙丘。取样小区主要分布在 3 种类型沙丘的背风坡,样地面积 800~1500m<sup>2</sup>。在 3 种类型的样地中共选择 10 个 1 年生植物种和 10 个多年生植物种进行 SLA 和 LDMC 测定。其中,在流动沙丘样地上出现的有 6 种,在半固定沙丘样地上出现的有 12 种,在固定沙丘样地上出现的有 19 种。对于选定的每种植物,分别在各个类型样地中标记 15 株生长良好、没有遮阴的个体作为取样植株,选取样株时尽量选择大小一致的植株,但由于多年草本及灌木植物的年龄很难确定,因此取样时不考虑植物的年龄因素。

1.2.2 土壤特征与植被生产力调查 取样前,首先在每个样地中沿坡向随机取 5 个土样,取样深度为 0~15cm,带回实验室分析各个样品的土壤有机碳(重铬酸钾氧化-外加加热法)、全氮(凯氏定氮法)、pH 值(H<sub>2</sub>O)(1:1 水土比悬液 pH 计直接测定)和电导率(1:5 水土比浸提液)等指标。为了便于植被调查,在每块样地的取样小区内沿西北-东南方向设置一条 50m 的样线,在样线上每隔 5m 设一取样点,利用 1×1m<sup>2</sup> 样方调查每个样点上的群落学特征。采用目测法估计每个样方中植物的总盖度,然后将每个样方中的植物地上部分全部剪下,带回实验室烘干称重,最终取每块样地 10 个样方盖度和生物量的平均值代表该样地的盖度和地上生物量。同时,利用 TDR 时域反射仪测定每个样点的土壤含水量,测量深度为 0~15cm,最终取平均值作为样地的土壤含水量。

1.2.3 SLA 和 LDMC 的测定方法<sup>[9]</sup> 取样时间为 2002 年 8 月中旬植物达到最大生物量时进行。在每个植株上选择 3 个完全伸展、没有病虫害的叶片,用剪刀剪下,置于两片湿润的滤纸之间,放入塑料袋内后封口,然后储藏于黑暗的容器内(底部有冰袋,内部温度<5℃)。回到室内,在水下剪去叶片的叶柄,然后将叶片放入水中,在 5℃ 的黑暗环境中储藏 12h。取出后迅速用吸水纸粘去叶片表面的水分,在百万分之一的电子天平上称重(饱和鲜重)。然后测量叶片的叶面积(大叶片用 LI-3100 叶面积仪测定;小叶片用 CIAS 2.0 图象分析系统测定;对于特别窄或圆柱型叶片,根据 Chen & Black<sup>[19]</sup> 的方法,叶面积等于总截面积的二分之一),最后将叶片放入 60℃ 烘箱内烘干 48h 后取出称重(干重)。植物的 SLA 和 LDMC 分别用下式计算:

$$SLA = \frac{\text{叶片面积}(\text{cm}^2)}{\text{叶片干重}(\text{g})}, LDMC = \frac{\text{叶片干重}(\text{g})}{\text{叶片饱和鲜重}(\text{g})}$$

1.2.4 数据分析 对于在 3 种生境均分布的植物,采用最小显著差异法(LSD)比较每种植物 SLA 之间和 LDMC 之间的差异,而对于仅分布在任意两种生境的植物采用 *t*-测验进行分析。采用 Pearson 相关系数检验 SLA 和 LDMC 之间的相关性。

2 结果

2.1 不同沙丘生境土壤特征

除了土壤 pH 值以外,土壤有机碳、全氮、电导率和土壤含水量等指标在不同生境之间变化较大。表 1 显示,固定沙丘土壤的肥力状况好于半固定沙丘和流动沙丘,土壤全氮从固定沙丘、半固定沙丘到流动沙丘呈明显的下降趋势。而土壤有机碳含量和可溶性盐(由土壤电导率指示)也是固定沙丘最高,半固定沙丘次之,流动沙丘最低。但是流动沙丘的土壤含水量高于半固定沙丘和固定沙丘的土壤含水量,土壤 pH 值在 3 种生境之间没有明显差异。通过不同沙丘生境地上植被的生产力状况可以看出,固定沙丘具有较高的地上生物量和植被盖度,半固定沙丘次之,流动沙丘最小。

2.2 不同沙丘生境植物的 SLA 和 LDMC

表 2 和表 3 分别给出了 3 种沙丘生境中每种植物的 SLA 和 LDMC,可以看出,不同植物种的 SLA 和 LDMC 差异很大。流动沙丘上 1 年生植物狗尾草的 SLA 值最大(29.5m<sup>2</sup>/kg),而半固定沙丘上多年生植物白草(*Pennisetum centrasiatum*)的 SLA 值最小(8.6m<sup>2</sup>/kg)。各种植物 LDMC 的变化范围在 0.1g/g(固定沙丘上的 1 年生植物尖头叶藜 *Chenopodium acuminatum*)和 0.44g/g(固定沙丘上的多年生植物芦苇)之间。为了揭示不同生境中同种植物 SLA 和 LDMC 的差异,对在 3 种生境或任意两种生境均有分布的植物进行了多重比较(LSD)或 *t* 测验。结果显示(表 2),大部分植物的 SLA 在不同生境间差异显著,但也有几种植物的 SLA(尖头叶藜、地锦和黄柳)没有明显差异。同时,有 6 种植物(长穗虫实,地梢瓜,乳浆大戟,白草,猪毛菜 *Salsola collona* 和狭叶苦蕒菜 *Ixis chinensis*)的 LDMC 在生境间有显著差异,其它植物的 LDMC 均没有显著差异(表 3)。

对于 3 种沙丘生境均有分布的植物(差巴嘎蒿、地梢瓜、狭叶苦蕒菜、狗尾草和黄柳),固定沙丘样地 5 种植物的 SLA 平均值最大,为 15.4±6.2m<sup>2</sup>/kg;流动沙丘样地的平均值最小,为 14.7±5.8m<sup>2</sup>/kg;半固定沙丘居中,为 15.4±6.2m<sup>2</sup>/kg。5 种共有植物的平均 LDMC 沿流动沙丘、半固定沙丘和固定沙丘呈微弱的下降趋势,分别为 0.27±0.05g/g(流动沙丘),0.26±0.06g/g

(半固定沙丘)和  $0.25 \pm 0.08 \text{ g/g}$  (固定沙丘)。对于仅在 2 种沙丘样地均有分布的植物(7 种),固定沙丘样地 7 种植物的平均值为  $17.2 \pm 7.4 \text{ m}^2/\text{kg}$ ,显著大于半固定沙丘样地的平均值,但是两块样地 7 种共有植物的 LDMC 差异很小(图 1)。

表 1 不同沙丘生境土壤特征(0~15 cm)和植被生产力状况\*

Table 1 The soil characteristics (0~15cm) and vegetation productivity of three dune habitats (Means±SD) *					
	生境 Habitat			F	p
	流动沙丘 Mobile sand dune	半固定沙丘 Semi-fixed sand dune	固定沙丘 Fixed sand dune		
土壤特征					
Soil characteristics (n=3)					
有机碳 Organic C (g/kg)	0.32±0.05a	0.92±0.09b	2.80±0.06c	57.26	<0.001
全氮 Total N (g/kg)	0.046±0.005a	0.106±0.01b	0.281±0.008c	55.94	<0.001
碳氮比 C/N ratio	7.03±0.39a	8.68±0.23b	9.96±0.47c	56.98	<0.001
pH (H <sub>2</sub> O)	7.70±0.06	7.55±0.13	7.58±0.12	0.57	n. s
电导率 EC (μs/cm)	17±1.53a	34±2.16b	50±2.08c	58.06	<0.001
土壤含水量 Soil moisture (%)	2.6±0.01a	2.1±0.015b	1.9±0.02b	6.23	0.017
植被生产力					
Vegetation productivity (n=15)					
生物量 Biomass (kg/m <sup>2</sup> )	0.11±0.08a	0.22±0.06b	0.37±0.09c	21.91	<0.001
盖度 Coverage (%)	10±2.04a	52±4.28b	72±5.26c	26.63	<0.001

\* 数值后字母不同表示在 0.05 水平上差异显著 Values followed by a different letter in rows mean significantly different at 0.05 levels

表 2 不同沙丘生境植物比叶面积(m<sup>2</sup>/kg)的比较(平均值±SD)

Table 2 Specific leaf area (m <sup>2</sup> /kg) of harvested species in three dune habitats (Means ±SD)					
植物种 Species	生境 Habitat			F	p
	MSD	SSD	FSD		
1 年生植物 Annual species					
沙蓬 <i>Agriophyllum squarrosum</i>	18.5±1.0	—	—	—	—
尖头叶藜 <i>Chenopodium acuminatum</i>	—	25.1±1.0a	24.8±1.0b	6.79	0.043
长穗虫实 <i>Corispermum elongatum</i>	—	13.6 ±0.8a	15.7±1.0b	25.5	<0.001
地稍瓜 <i>Cynanchum thesioides</i>	18.6±0.8a	18.7±1.1a	21.0±1.1b	38.5	<0.001
乳浆大戟 <i>Euphorbia esula</i>	—	13.8±0.9a	15.1±0.7b	28.7	<0.001
地锦 <i>Euphorbia humifusa</i>	—	19.7±0.9	21.8±0.9	3.42	0.062
狭叶苦蕒菜 <i>Ixeris chinensis</i>	10.9±1.0a	11.6±0.8b	13.2±0.8c	43.3	<0.001
猪毛菜 <i>Salsola collona</i>	—	18.1±0.9	10.9±1.1	0.32	0.579
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	29.5±1.3a	26.7±1.3b	24.9±1.2c	25.42	<0.001
蒺藜 <i>Tribulus terrestris</i>	—	—	20.5±1.2	—	—
多年生植物 Perennial species					
假苇拂子茅 <i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	—	—	11.5±0.8	—	—
直立黄耆 <i>Astragalus adsurgens</i>	—	20.6±1.3	21.2±1.1	0.32	0.579
差巴嘎蒿 <i>Artemisia halodendron</i>	9.7±0.9a	9.9±0.7a	11.6±1.2b	30.7	<0.001
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	—	—	12.0±1.1	—	—
扁蓿豆 <i>Melissetus ruthencus</i>	—	—	13.1±0.6	—	—
砂引草 <i>Messerschmidia rosmarinifolia</i>	—	—	19.3±1.2	—	—
白草 <i>Pennisetum centrasiatum</i>	—	8.6±0.9a	10.6±0.8b	25.16	<0.001
芦苇 <i>Phragmitis australis</i>	—	—	10.4±0.9	—	—
矮二裂萎萎菜 <i>Potentilla bifurca</i>	—	—	10.4±1.0	—	—
黄柳 <i>Salix gordejewii</i>	11.1±0.8	10.5±1.0	10.9±1.1	2.06	0.14

\* 数值后不同字母表示在 0.05 水平上差异显著;MSD,SSD 和 FSD 分别代表流动沙丘,半固定沙丘和固定沙丘 Values followed by a different letter in rows denote significant difference at 0.05 levels; MSD, SSD and FSD stand for mobile sand dune, semi-fixed sand dune and fixed sand dune, respectively

2.3 1 年生和多年生植物 SLA 和 LDMC 的比较

由于植物的 SLA 和 LDMC 对环境变化非常敏感<sup>[12]</sup>,因此在进行 1 年生和多年生植物比较时,主要选择分布在固定沙丘上的植物(因为固定沙丘上植物种比较丰富)。分析中选择了 19 个分布在固定沙丘上的植物(9 种 1 年生植物和 10 种多年生植物)和 1 个分布在流动沙丘上的植物(1 年生植物沙蓬)进行比较。方差分析和 *t* 测验的结果显示(图 2),1 年生植物和多年生植物的

SLA 和 LDMC 差异极显著 ( $F_{\text{SLA}}=33.1$ ,  $p_{\text{SLA}}<0.001$ ;  $F_{\text{LDMC}}=21.2$ ,  $p_{\text{LDMC}}<0.001$ )。多年生植物的 SLA 平均值( $13.5\text{m}^2/\text{kg}$ )明显小于 1 年生植物的 SLA 平均值( $19.2\text{m}^2/\text{kg}$ )。相反,多年生植物的 LDMC 平均值( $0.32\text{g}/\text{g}$ )大于 1 年生植物的 LDMC 平均值( $0.20\text{g}/\text{g}$ )。

表 3 不同沙丘生境植物叶片干物质含量(g/g)的比较(平均值±SD)

Table 3 Leaf dry matter content (g/g) of harvested species in three dune habitats (Means ±SD)					
植物种 Species	生境 Habitat			F	p
	MSD	SSD	FSD		
1 年生植物 Annual species					
沙蓬 <i>Agriophyllum squarrosum</i>	0.19±0.02	—	—	—	—
尖头叶藜 <i>Chenopodium acuminatum</i>	—	0.11±0.005	0.10±0.001	0.15	0.697
长穗虫实 <i>Corispermum elongatum</i>	—	0.14±0.001a	0.11±0.0007b	29.1	<0.001
地稍瓜 <i>Cynanchum thesioides</i>	0.15±0.018a	0.17±0.015a	0.23±0.013b	35.5	<0.001
乳浆大戟 <i>Euphorbia esula</i>	—	0.35±0.017a	0.32±0.016b	15.6	<0.001
地锦 <i>Euphorbia humifusa</i>	—	0.28±0.018	0.25±0.018	0.116	0.735
狭叶苦苣菜 <i>Ixeris chinensis</i>	0.27±0.019a	0.25±0.015b	0.19±0.01c	31.1	<0.001
猪毛菜 <i>Salsola collona</i>	—	0.17±0.011a	0.38±0.021b	17.8	<0.001
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	0.23±0.013	0.25±0.016	0.23±0.016	0.15	0.862
蒺藜 <i>Tribulus terrestris</i>	—	—	0.19±0.012	—	—
多年生植物 Perennial species					
假苇拂子茅	—	—	0.34±0.021	—	—
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	—	—	—	—	—
直立黄耆 <i>Astragalus adsurgens</i>	—	0.27±0.006	0.24±0.01	0.47	0.499
差巴嘎蒿 <i>Artemisia halodendron</i>	0.33±0.011a	0.32±0.009b	0.31±0.013c	0.18	1.216
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	—	—	0.38±0.015	—	—
扁蓿豆 <i>Melissetus ruthencus</i>	—	—	0.34±0.011	—	—
砂引草 <i>Messerschmidia rosmarinifolia</i>	—	—	0.21±0.014	—	—
白草 <i>Pennisetum centrasiatum</i>	—	0.39±0.019a	0.31±0.017b	6.97	0.013
芦苇 <i>Phragmitis australis</i>	—	—	0.44±0.009	—	—
矮二裂萎菱菜 <i>Potentilla bifurca</i>	—	—	0.36±0.017	—	—
黄柳 <i>Salix gordejewii</i>	0.37±0.012	0.38±0.018	0.38±0.014	0.61	0.548

\* 数值后不同字母表示在 0.05 水平上差异显著,MSD,SSD 和 FSD 分别代表流动沙丘,半固定沙丘和固定沙丘 Values followed by a different letter in rows mean significantly different at 0.05 levels; MSD, SSD and FSD are mobile sand dune, semi-fixed sand dune and fixed sand dune, respectively

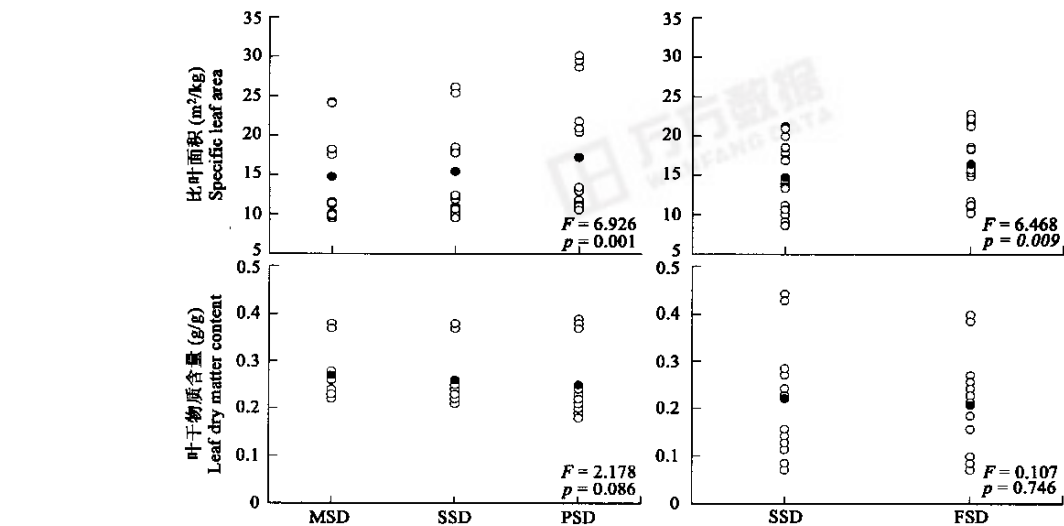


图 1 3 种或 2 种生境之间比叶面积和叶干物质含量的比较

Fig. 1 Comparisons of specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC) for species common in more than 2 sites

○ 每种植物叶片性状的平均值 Represent mean leaf trait values of each species at every site; ● 每种生境所有共有植物的平均值 Represent the average values across species in a given site; F 值和 p 值为方差分析结果 F-value and p-value are given for one-way ANOVAs; MSD, SSD 和 FSD 分别代表流动沙丘,半固定沙丘和固定沙丘 MSD, SSD and FSD are mobile sand dune, semi-fixed sand dune and fixed sand dune, respectively



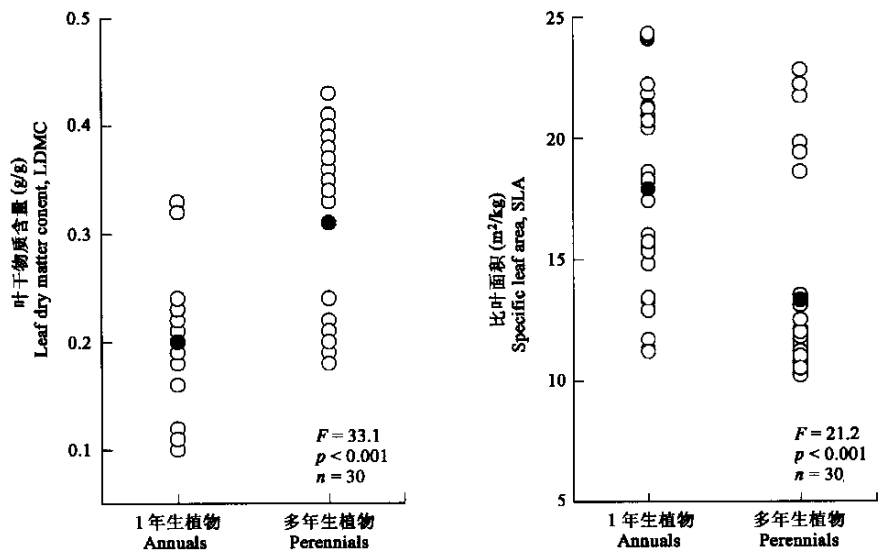


图 2 1 年生植物和多年生植物比叶面积和叶干物质含量的比较

Fig. 2 Comparisons of specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC) between annual and perennial species

○ 每种植物叶片性状的平均值 Represent mean leaf trait values of each species at every plot; ● 每种生活型所有植物的平均值 Represent the average values across species for a given functional type;  $F$  值和  $p$  值为方差分析结果  $F$ -value,  $p$ -value and sample number ( $n$ ) are given for one-way ANOVAs

2.4 植物 SLA 和 LMDC 之间的关系

图 3 给出了 3 个生境中 1 年生、多年生及全部植物 SLA 和 LDMC 的散点分布。从图上可以看出,SLA 和 LDMC 呈负相关,SLA 较大的植物,其 LDMC 较小。为了更进一步说明 SLA 和 LDMC 之间的相关关系,表 4 给出了 1 年生、多年生以及全部植物 SLA 和 LDMC 的 Pearson 相关系数。结果说明 1 年生植物的 SLA 和 LDMC 之间没有显著相关性( $p>0.05$ ),而多年生植物的 SLA 和 LDMC 显著相关( $p<0.01$ )。

3 讨论与结论

表 1 中土壤电导率、土壤有机碳、土壤全氮、碳氮比、土壤含水量以及植被生产力的变化反映出不同生境沙丘土壤环境的明显差异。这种差异直接影响植物的生长和分布<sup>[20]</sup>。固定沙丘相对比较高的土壤有机和氮含量为植物种的入侵提供了一定的保障,同时也是引起植物种密度增大的主要原因<sup>[16]</sup>。相反,物种密度的增大导致了植物对资源的强烈竞争。而半固定沙丘和流动沙丘由于植物种类较少,物种密度较小,植物种间及种内的竞争相对较弱。而且,植物在不同生境沙丘上生长和分布的变化进一步扩大了生境之间的差异。

实验中所选植物的 SLA 变化范围在 8.6 至 29.5m<sup>2</sup>/kg 之间(表 2)。与以前的研究结果相比,本研究所选植物 SLA 值的大小都处于中下的位置<sup>[21~24]</sup>,这一结果与预想的结果基本一致。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<sup>[1,8,12,22]</sup>。所以,高 SLA 植物能很好的适应资源丰富的环境,相反 SLA 低的植物能很好的适应贫瘠的环境。而沙丘生境土壤贫瘠,可供植物利用的资源相对较少,这样沙丘生境中植物 SLA 值相对较低是植物适应贫瘠环境的结果。对于植物的 LDMC 而言,目前还没有掌握评价其变化范围的资料。但是,研究表明 SLA 大的植物通常 LDMC 小,而 SLA 小的植物其 LDMC 大<sup>[12]</sup>,这一现象在试验结果中得到进一步印证。

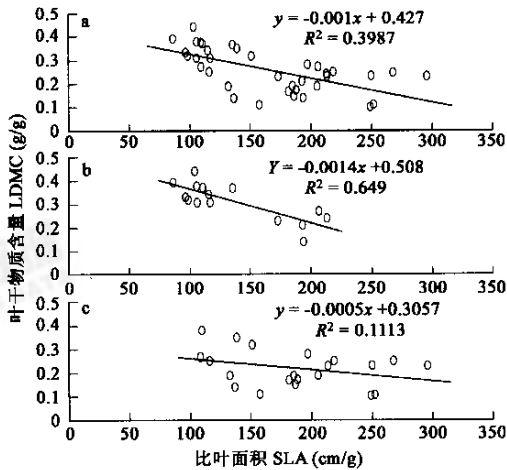


图 3 比叶面积和叶干物质含量的关系

Fig. 3 The relationship between specific leaf area and leaf dry matter content

A 1 年生植物 Annual species; B 多年生植物 Perennial species; C 全部植物 All species

植物在自然界的分布与植物适应环境的能力密切相关,适应能力较强的植物可以良好的生长于几种不同的生境中,但是在不同生境中其表现不同,尤其是植物的叶片,其对环境反应更为敏感<sup>[7]</sup>。本研究,同时分布于 2 种或 3 种沙丘生境的大多数植物其 SLA 和 LDMC 在生境之间存在一定的差异,仅有少数几个植物种如尖头叶藜、乳浆大戟和黄柳的 SLA 和 LDMC 在生境之间没有差异,说明这几个植物种其 SLA 和 LDMC 对环境的微小变化不敏感。试验结果显示,固定沙丘上多数植物的 SLA 高于流动沙丘和半固定沙丘上同种植物的 SLA(表 2)。引起这种变化的原因可能与养分差异有关,研究表明,虽然 SLA 和养分的关系不完全明确,但养分限制可以引起 SLA 下降<sup>[25, 26]</sup>。试验中仅有 6 个植物种的 LDMC 在生境之间表现出差异(表 3),远少于 SLA 的情况,根据这一结果可以推断,植物的 SLA 对环境的反应比 LDMC 更敏感。Ryser<sup>[27]</sup>的研究也发现,部分植物的 LDMC 对氮的供给和竞争没有反应。但 Wilson<sup>[12]</sup>等在比较了英格兰地区 769 种植物的 SLA 和 LDMC 后认为 LDMC 比 SLA 更好的指示植物对资源的利用。

植物在不同的环境中可能有不同的表现型,造成这一现象的原因主要是植物基因型的变异或植物的表型可塑性。赵文智等<sup>[28]</sup>指出,科尔沁沙地不同类型沙丘上的植物种主要来源于沙丘之间的丘间低地或草地,而且本研究中的样地分布在几个彼此相连的沙丘上,因此,可以推定研究中所涉及的不同生境中的同种植物应属于相同的基因型。所以不同生境之间叶片性状的变异主要是归功于植物的表型可塑性。

试验中,1 年生植物的 SLA 显著大于多年生植物的 SLA,这一结果与许多室内<sup>[29, 30]</sup>和野外<sup>[23]</sup>的研究结果相同。同样, LDMC 在 1 年生和多年生植物之间也表现一定的差异。究竟是什么原因引起 1 年生和多年生植物 SAL 和 LDMC 的差异?研究表明,植物的 SLA 和 LDMC 的大小主要取决于叶片组织密度和叶片厚度<sup>[6, 12]</sup>。虽然有报道说植物叶片厚度对 SLA 的影响大于对 LDMC 的影响<sup>[6]</sup>,但是,具体是叶片厚度还是叶片组织密度导致 1 年生和多年生植物 SLA 和 LDMC 的差异,尚需要做进一步的研究。

关于植物 SLA 和 LDMC 之间关系的研究已有许多报道<sup>[6, 9, 21]</sup>。主要结论是植物的 SLA 和 LDMC 之间呈负相关,即植物的 SLA 增大时,LDMC 会减小。本文结果基本支持这一结论,虽然 1 年生植物的 SLA 和 LDMC 之间的相关性不显著(表 3)。Garnier 等<sup>[21]</sup>指出,对于 SLA 值比较小的植物(小于 90~100cm<sup>2</sup>/g),LDMC 的变化可能保持一定的相对独立性。

References:

[1] Garnier E, Laurent G, Bellmann A, *et al.* Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 2001, **152**: 69~83.

[2] Vendramini F, Diaz S, Gurvich D, *et al.* Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 2002, **154**: 147~157.

[3] Meinzer F. Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia*, 2003, **134**:1~11.

[4] Ackerly D, Dudley S, Sultan S, *et al.* The Evolution of Plant Ecophysiological Traits; Recent Advances and Future Directions. *BioScience*, 2000, **50**(11): 979~995.

[5] Reich P, Wright J, Cavender-Bares J, *et al.* The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Science*, 2003, **164**(3 Suppl. ):143~164.

[6] Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 1998, **199**: 213~227.

[7] Meziane D, Shipley B. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. *Plant, Cell, Environments*, 1999, **22**: 447~459.

[8] Poorter H and de Jong R. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist*, 1999, **143**: 163~176.

[9] Garnier E, Shipley B, Roumet C, *et al.* standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 2001, **15**: 688~695.

[10] Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants; a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 1992, **23**: 188~242.

[11] Grime J P, Hodgson K, Hunt R, *et al.* Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos*, 1997, **79**: 259~281.

表 4 比叶面积和叶干物质含量之间的 Pearson 相关性分析

	<i>N</i>	<i>δ</i>
1 年生植物 Annual species	21	-0.209
多年生植物 Perennial species	16	-0.793 * *
全部植物 All species	37	-0.631 * *

*N* 样本数 Sample number; \* \* 在 0.01 水平上显著相关  
Significant correlation at 0.01 level

[12] Wilson P, Thompson K, Hodgson J. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 1999, **143**:155~162.

[13] Cunningham S A, Summerhayes B, Westoby M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs*, 1999, **69**: 569~588.

[14] Wright J, Reich P B, Westoby M. Strategy-shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high and low rainfall, and high and low nutrient habitats. *Functional Ecology*, 2001, **15**: 423~434.

[15] Wright J, Westoby M, Reich PB. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, 2002, **90**:534~543.

[16] Liu X M, Zhao H L, Zhao A F. *Wind-Sandy Environment and Vegetation in the Korqin Sandy Land, China*. Beijing:Science Press, 1996.

[17] Liang Y, Gao Y B, Ren A Z, *et al.* quantitative characteristics of *Salix gordejveii* population in different sandy land habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20**: 80~87.

[18] Xiao C W, Zhou G S. Study on the water balance in three dominatnt plants with simulated precipitation change in Maowusu sand land. *Acta Batanica Sinica*, 2001,**43**(1): 82~88.

[19] Chen J M, Black T A. Defining leaf area index for non-flat leaves. *Plant, Cell, Environment*, 1992, **15**: 421~429.

[20] Migahid M A, Elhaak M A. Ecophysiological studies on some desert plant species native to the Mediterranean area in Egypt. *Journal of Arid Environment*, 2001, **48**: 191~203.

[21] Shipley B, Thi-Tam Vu. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist*, 2002, **153**: 359~364.

[22] Shipley B. Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: relationship with daily irradiance. *Functional Ecology*, 2002,**16**: 682~689.

[23] Garnier E, Cordonnier P, Guillerme J L, *et al.* Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia*, 1997, **111**: 490~498.

[24] Ackerly D, Knight C, Weiss S, *et al.* Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants; contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 2002, **130**: 449~457.

[25] Fichtner K, Schulze E D. The effect of nitrogen nutrition on growth and biomass partitioning of annual plants originating from habitats of different nitrogen availability. *Oecologia*,1992, **92**: 236~241.

[26] McDonald A J S, Lohammar T, Ingestad T. Net assimilation rate and shoot area development in birch (*Betula pendula* Roth.) at different steady-state values of nutrition and photon flux density. *Trees*, 1992, **6**: 1~6.

[27] Ryser P. The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots; a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology*, 1996, **10**: 717~723.

[28] Zhao W Z, Bai S M. Characteristics of seed bank at fenced grassland in Horqin sandy land. *Chinese Journal of Desert Reseach*, 2000, **21**: 204~208.

[29] Muller B, Garnier E. Components of relative growth rate and sensitivity to nitrogen availability in annual and perennial species of *Bromus*. *Oecologia*, 1990, **8**: 513~518.

[30] Garnier E. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology*, 1992, **80**: 665~675.

参考文献:

[16] 刘新民,赵哈林,赵爱芬. 科尔沁风沙环境与植被. 北京:科学出版社,1996.

[17] 梁宇, 高玉葆, 任安芝,等. 不同沙地生境下黄柳种群若干数量特征的比较研究. 生态学报, 2000, **20**(1): 80~87.

[18] 肖春旺, 周广胜. 毛乌素沙地 3 种优势植物对模拟降水量变化的水分平衡研究. 植物学报, 2001,**43**(1): 82~88.

[28] 赵文智,白四明. 科尔沁沙地围封草地土壤种子库特征研究. 中国沙漠, 2000, **21**: 204~208.