

中国东北样带关键种羊草水分利用效率与气孔密度

杨利民¹ 韩 梅¹ 周广胜² 李建东³

(1. 吉林农业大学吉林省生态恢复与生态系统管理重点实验室, 长春 130118 2. 中国科学院植物研究所植被数量生态重点实验室, 北京 100093 3. 东北师范大学草地研究所, 长春 130024)

摘要 沿中国东北样带, 从长春到阿巴嘎旗, 大约每个经度设 1 个样地, 共 10 个样地, 研究了草原段关键种羊草的水分利用效率、叶片下表面气孔密度和气孔大小的变化, 以及它们与年降水量、年均温度、土壤水分和海拔的关系。结果表明: 自东向西, 随年降水量、年均温度、土壤水分的降低和海拔的升高, 羊草水分利用效率有明显增强的趋势, 而气孔密度有明显增大的趋势, 气孔大小没有明显变化规律并主要与取样时刻开张状态有关, 说明羊草气孔数量的增多有利用提高水分利用效率。逐步回归分析结果表明, 土壤水分是决定羊草气孔密度变化的第一显著因子, 其次是年降水量, 说明水分条件是羊草气孔密度变化的主要生态因子。从数据分布散点图、温度和放牧干扰作用的复杂性以及受土壤和地形条件特殊性影响样地的分析表明, 羊草水分利用效率和气孔密度对环境变化的响应是非常复杂的, 是包括植被利用方式与强度在内的环境因子综合作用的结果, 也是羊草长期适应各样地环境的结果。

关键词 中国东北样带 羊草 水分利用效率 气孔密度

文章编号: 1000-0933 (2007) 01-0016-09 中图分类号: Q944.5, Q945.1, Q948.1, S812 文献标识码: A

The changes of water-use efficiency and stoma density of *Leymus chinensis* along Northeast China Transect

Yang Limin¹, Han Mei¹, Zhou Guangsheng², Li Jiandong³

1 Key Laboratory for Ecological Restoration and Ecosystem Management of Jilin Province, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China

2 Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

3 Institute of Grassland, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (1) 0016 ~ 0024.

Abstract : Terrestrial Ecosystems Transect is one of the noticeable innovations for the core item "Global Change and Terrestrial Ecosystem (GCTE)" of the International Geosphere-Biosphere Programme (IGBP). Northeast China Transect (NECT) was put forward and established by Zhang Xinshi in 1991, and was formally named NECT by IGBP in 1993. The NECT is placed along the latitude 43°30'N between 112°E to 130°30'E, and approximately 1600 km length. It is basically a gradient driven by precipitation in middle latitude of the temperate zone. The NECT extends from the needle-broad-leaved mixed forest to steppe of temperate zone. At present, the NECT had become an important platform on all-around global change research of multitudinous subjects in China. This paper was a part of the third all-around NECT investigation. *Leymus chinensis* is an important edicator in the temperate zone steppe of China. Its distributing area is accordant with the

基金项目 国家重点基础研究发展规划资助项目 (G1999043407), 国家省部共建国家重点实验室培育基地——吉林省生态恢复与生态系统管理重点实验室开放基金资助项目 (DS2004-20)

收稿日期 2006-04-19; **修订日期** 2006-12-01

作者简介 杨利民 (1963 ~), 男, 吉林双辽人, 博士, 教授, 主要从事草地生态与生物多样性研究. E-mail: ylmh777@126.com

Foundation item :The project was financially supported by Key Basic Research and Development Plan of China (No. G1999043407) and The Opening Foundation of State Key Laboratory for Ecological Restoration and Ecosystem Management of Jilin Province (No. DS2004-20)

Received date 2006-04-19; **Accepted date** 2006-12-01

Biography :Yang Limin, Ph. D., Professor, mainly engaged in grassland ecology and biodiversity. E-mail: ylmh777@sohu.com

area of Eurasia steppe. The NECT runs through its distributing center in China. Running about 1000km (from 125 to 115), the NECT consists of meadow and typical steppes (*Leymus Chinensis* with *Stipa baicalensis*, *S. grandis* and *S. krilovii*), meso-xeric dene steppe (*L. chinensis* with *Serratula yamatsutana* and *Artemisia* plant to endure drought), saline meadow (*L. chinensis* with *Chloris virgata* and some plants to endure alkali and salt), Herbage meadow (*L. chinensis* with some mesophytes), and saline *L. chinensis* meadow. Along this geographical gradient (from east and west), annual precipitation varies from 579.2mm to 259.5mm, with falling extent about 320mm. Annual mean temperature ranges from 5.9℃ to 1.1℃, with falling extent about 4.8℃. The elevation increases from 160m to 1448m above sea level. However, *L. chinensis* maintains its dominance along such a steep environmental variables. Along the NECT, water use efficiency of *L. chinensis* was analyzed with $\delta^{13}\text{C}$, and the stoma density changes of *L. chinensis* leaves was observed and computed under microscope. The results showed that the ecological plasticity modulation of *L. chinensis* stoma density and water use efficiency were an important mechanism for its broad ecological adaptability. From east to west along NECT, the $\delta^{13}\text{C}$ of the species varied from -27.49‰ to -23.57‰ , and consisting with the reduction of annual precipitation, soil water and annual average temperature, but increased with the elevation of sampling sites. This suggested that the water use efficiency of *L. chinensis* increased from east to west along NECT. Along the same gradient, the stoma density increased from 96.9 ind./mm² to 169.5 ind./mm², indicating the water-use efficiency for the species was improved along the gradient. The linearity coefficient between the two parameters was significant ($R^2 = 0.7338$). The results of stepwise regression analysis showed that soil water was the first marked factor for determining stoma density, next was annual precipitation, this suggested that water factors were primary ecological factors influencing the stoma density of *L. chinensis*. Even though clear relationship between stoma density and $\delta^{13}\text{C}$ was observed in this study, there are many complications remain unclear. For instance, the effects of annual mean temperature on stoma density was very complicated, in $>4\text{℃}$, the stoma density increased with annual mean temperature hoist, on the contrary, in $<4\text{℃}$, the stoma density decreased with annual mean temperature hoist. In Suangliao and Balin County sampling plots, the particularity of soil (sand soil) and terrain (low land) reflected on the reallocation or fast loss of precipitation, and some sampling plots was different in human use mode and intensity. The findings in this study showed that responses of the stoma density and water-use efficiency for *L. chinensis* to environmental changes were very complex. They maybe an outcome by all environmental factors operated synthetically or by long term adaptation to different ecological environments for *L. chinensis*.

Key words : Northeast China Transect ; *Leymus chinensis* ; water-use efficiency ; stoma density

植物的水分利用效率 (water use efficiency ,WUE)这一术语已被广泛应用 ,并且在水文学、灌溉工程学、植物生理学和农学等不同领域有不同的涵义和表述^[1] ,其中 ,农学上以测定较长期内植物收获部分或全部干物质产量与蒸腾耗水总量的比值更能真实地反映植物对水分的利用情况^[2]。由于对植物长期水分利用效率的研究存在一定难度 ,技术问题制约了植物长期水分利用效率的研究。许多研究已证明 ,植物长期水分利效率的测定值与植物有机物质中¹³C 的比值 ,即 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈显著的正相关关系 ,而且 ,不同光合途径 (C_3 、 C_4 和 CAM) 因光合羧化酶 (RUBP 羧化酶和 PEP 羧化酶)和羧化时空上的差异对¹³C 有不同的识别和排斥 ,导致不同光合途径的植物具有显著不同的 $\delta^{13}\text{C}$ 值 ,因此 ,认为 $\delta^{13}\text{C}$ 值可作为判别植物水分利用效率的有效方法^[3~5]。目前 , $\delta^{13}\text{C}$ 判别值已成为广泛应用于判定植物长期水分利用效率的技术^[6~7]。本文采用 $\delta^{13}\text{C}$ 判别值测定了沿中国东北样带生态梯度羊草 (*Leymus chinensis*) 的水分利用效率变化。羊草为中旱生植物^[8] ,生态适应性强 ,耐寒、耐旱、耐盐碱 ,可发育在土壤质和轻粘壤质的黑钙土、栗钙土、碱化草甸土和柱状碱土等生境中^[9] ,是草甸草原、典型草原、碱化草甸和中旱生性沙地草原的重要建群种。羊草在北纬 $36^{\circ} \sim 62^{\circ}$ 和东经 $107^{\circ} \sim 152^{\circ}$ 间呈连续分布 ,最西可以达到东经 87° ,其分布范围大致与欧亚草原分布区相吻合^[9,10]。同时 ,羊草也是温带草原区最重要的优良牧草资源之一 ,耐青储 ,适口性好 ,营养丰富 ,常被誉为牲畜的细粮^[9]。因此 ,羊草的研究受

到各学科的高度重视,有关羊草植物形态解剖学的研究已有一些报道^[11~14],但是,这些研究多为小尺度生境间的描述性比较研究,并未在羊草分布的大尺度上开展定量研究,并且均未研究羊草叶片气孔密度的变化。中国东北样带^[15]恰好横穿羊草在中国的分布中心^[9],代表了羊草生态分布的基本生境类型,为此,2001年对中国东北样带的第3次考察,在大约1000km的区域内,开展了以羊草为建群种或共建种草地群落植物功能群多样性^[16~18]、羊草叶片和茎的形态解剖特征、水分利用效率及其与环境变化和植被利用方式关系等研究,旨在为揭示羊草群落植物功能群变化及羊草较强的生态适应性规律及其对全球环境变化的响应提供理论依据,本文是该研究的重要组成部分。

1 材料与方法

1.1 研究区域及其自然环境概况

本研究以中国东北样带(NECT)为平台,沿NECT的43.5°N中轴线,研究区域设在125°~115°E间的温带草原段^[16]。该区域属温带半湿润、半干旱和干旱的大陆季风气候,四季分明。虽然研究样地基本处于同一纬度,但由东向西海拔高度的明显变化(从160m到1448m),使整体热量状况自东向西呈减少的趋势,最高年均温度出现在科尔沁沙地地带,通辽站的年均温度可达5.9℃,而最低年均温度是最西部的阿旗站,为1.1℃。降水是中国东北样带环境变化的主要驱动因子,本研究区域从东部的长春年降水量500~600mm,到典型草原和荒漠草原边缘地区年降水量仅有200~300mm,降水量减少了50%。土壤类型主要有黑土、黑钙土、盐碱化草甸土、风沙土、暗栗钙土和栗钙土。以羊草为建群种或共建种组成的草地植被类型主要有碱化羊草草甸、羊草+杂类草草甸、贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)+羊草草甸草原、大针茅(*S. grandis*)+羊草典型草原、克氏针茅(*S. krilovii*)+羊草典型草原、羊草+草地麻花头(*Serratula yamatsutana*)沙地草原和农田间残留的羊草+农田杂草群落片段等(表1)。

表1 样地基本情况表
Table 1 The general situation of sampling places

样地号 No.	行政管辖(或地名) Administrational domination	经度 Longitude	海拔(m) Altitude	降水量 (mm) Pricipitation	年均温度 (℃) Temperature	土壤水分 (%) Soil water	群落类型 Community type	利用方式 Using fashion
1	长春市 Changchun City	125°18′	290	579.2	4.1	13.61	羊草+农田杂草群落 <i>Leymus chinensis</i> + farm weed	田间撷荒 Wasteland
2	长岭县 Changling County	123°56′	243	458.8	4.8	15.16	羊草草甸 <i>L. chinensis</i> meadow	割草围栏 Mowing in fence
3	双辽市 Shuangliao City	123°18′	160	485.0	5.5	4.34	羊草+草地麻花头群落 <i>L. chinensis</i> + <i>Serratula yamatsutana</i>	田间撷荒 Wasteland
4	通辽市 Tongliao City	121°59′	207	446.0	5.9	6.04	羊草+虎尾草草甸 <i>L. chinensis</i> + <i>Chloris virgata</i> meadow	重度放牧 Over grazing
5	巴林右旗 Balin Right County	119°11′	626	430.5	4.9	8.99	贝加尔针茅+羊草草原 <i>Stipa baicalensis</i> + <i>L. chinensis</i> steppe	中度放牧 Medium grazing
6	林西县 Linxi County	118°47′	673	351.1	4.7	17.82	羊草+杂类草草甸 <i>L. chinensis</i> + herbage meadow	割草围栏 Mowing in fence
7	克什克腾旗 Kesketon County	117°04′	1300	345.8	3.0	5.12	大针茅+羊草草原 <i>S. grandis</i> + <i>L. chinensis</i> steppe	重度放牧 Over grazing
8	嘎松山 Gasong mountain	116°49′	1448	345.8	2.0	8.15	贝加尔针茅+羊草草原 <i>S. baicalensis</i> + <i>L. chinensis</i> steppe	割草禁牧 Mowing land
9	锡林浩特市 Xilinhot City	115°58′	1060	329.0	2.2	1.85	大针茅+羊草草原 <i>S. grandis</i> + <i>L. chinensis</i> steppe	重度放牧 Over grazing
10	阿巴嘎旗 Abaga County	115°02′	1199	259.5	1.1	2.92	克氏针茅+羊草草原 <i>S. krilovii</i> + <i>L. chinensis</i> steppe	围栏恢复 Resuming in fence

* 各样地纬度在北纬43°18′~44°12′ All sampling places lie between 43°18′N and 44°12′N

1.2 样地设置与取样方法

2001年8月2日至8月8日,随第3次中国东北样带考察研究,根据以羊草为建群种或共建种草地群落

的分布 ,大约每个经度设 1 个样地 ,共 10 个样地。最东端样地在吉林省长春市郊区 ,最西端在内蒙古阿巴嘎旗境内 ,各样地位置、群落类型及环境指标见表 1。在各样地内 ,分别随机选取发育良好的 10 个羊草单株 ,剪下上数第 3、4 片成熟叶片和中段成熟地上茎 ,并马上放入装有 FAA 固定液的样品瓶 ,固定样品 ,带回实验室进行形态解剖特征显微观测。同时随机选取 10 株羊草剪去上部新梢装入塑料袋 ,带回实验室干燥后粉碎测定 $\delta^{13}\text{C}$ 判别值。取样时间大约在 10 00 到 14 00 完成。采用 GPS 定位系统 ,确定样地的地理坐标和海拔高度。采用土壤水分分析仪测定样地 10 ~ 15cm 深度土壤含水量 ,3 点重复计算平均值。收集样地临近气象站近 10a 的气象资料 ,计算平均年降水量和年均温度。

1.3 羊草叶片气孔密度的观测

羊草叶片上、下表面均有气孔 ,但主要分布在下表面 ,而且叶片上表面由于明显凸起的叶脉和较多运动细胞带 ,使上表皮难以剥离 ,为此 ,主要观测了叶片下表面气孔密度和气孔大小的变化。为减少观测误差 ,对 10 株随机采集的羊草上数第 3、4 枚成熟叶片 ,在剥离叶片表皮时选择叶片中断中央位置。表皮切片采用不同浓度乙醇和二甲苯脱水 ,番红和固绿着色 ,加拿大树胶封片。Olympus 显微镜下采用测微尺 ,在 10 × 40 倍镜下观测 ,计数测微尺 20 × 20 个方格内的气孔数量 ,每个叶片 3 个观测点 ,并换算成每平方毫米的平均气孔密度 ;在 10 × 40 倍镜下观测气孔大小 ,每个叶片量测 5 个气孔的宽度和长度 ,并计算平均值。最后各样地采用 10 株羊草的气孔密度和气孔大小的平均值进行结果分析。

1.4 羊草长期水分利用效率 $\delta^{13}\text{C}$ 判别值的测定

除去上部嫩茎叶的羊草样品带回实验室 ,干燥、粉碎后 ,编号封存于塑料袋内。在中国农业科学院原子能利用研究所质谱分析室 ,采用 MAT-251 质谱分析仪测定羊草样品稳定碳同位素比率 ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) ,并采用下列公式计算 $\delta^{13}\text{C}$ 判别值 :

$$\delta^{13}\text{C} = [^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{(样品)}} - ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{(标准)}}] / [^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{(标准)}}] \times 1000$$

式中 , $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{(样品)}}$ 是羊草样品的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比率 , $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{(标准)}}$ 是标准 PDB 的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比率。 $\delta^{13}\text{C}$ 值越大 ,水分利用效率越高。

2 结果与分析

2.1 羊草长期水分利用效率的变化

羊草的 $\delta^{13}\text{C}$ 判别值与降水量、土壤水分、年均温度和海拔高度关系均呈显著线性关系 (图 1) ,其拟合系数 R^2 值分别为 0.7647、0.6505、0.5517、0.7197 ,均大于 0.5 ,达到显著水平。 $\delta^{13}\text{C}$ 判别值越大 ,水分利用效率越高。从图 1 可以看出 ,随年降水量、土壤水分和年均温度的增大 ,羊草的长期水分利用效率降低 ,而随海拔高度上升其水分利用效率增大。上述 4 个环境因子主要反映了 2 个梯度过程 ,即水分梯度变化和温度梯度变化 ,即随着中国东北样带自东向西水分的减少和温度的降低 ,羊草的水分利用效率呈现有规律的增加趋势。双辽样地具有特殊性 ,其年降水量处于较高水平 ,达到 485mm ,仅次于长春样地 ,但是 ,双辽样地的土壤环境为半固定沙地 ,持水性较差 ,含水量偏低 ,由于生境的特殊性导致羊草的长期水分利用效率不高 ,其 $\delta^{13}\text{C}$ 判别值也仅次于长春样地 ,并对模拟结果有较大干扰 ,因此在图 1 分析中被剔除。从表 1 数据看出 ,林西样地降水量处于中等水平 ,但由于地势较低 ,土壤水分相对较高 ,因此发育着羊草 + 杂类草草甸类型 ,这里羊草的 $\delta^{13}\text{C}$ 判别值为 - 26.063‰ ,与降水量较高的长岭、双辽样地相当 ,而且明显低于邻近的巴林右旗样地的 - 24.999‰ ,说明这里羊草的水分利用效率由于土壤水分增加而降低。植被利用导致植被盖度及下垫面土壤结构与水分状况的变化也显著影响羊草水分利用效率的变化 ,如通辽样地和长岭样地都处于低洼的盐碱化草甸地带 ,其降水量也很接近 ,但是 ,通辽样地的羊草水分利用效率是 - 25.326‰ 高于长岭样地的 - 26.128‰。这是由于长岭样地长期围栏割草禁牧 ,发育着典型的羊草草甸群落 ,植被盖度达到 80% ~ 90% ,土壤结构和水分状况好 (土壤含水量 15.16%) ,而通辽样地处于长期重度放牧压力下 ,发育着退化的羊草 + 虎尾草草甸群落 ,植被盖度仅有 30% ~ 40% ,土壤板结、干旱而盐碱化 (土壤含水量 6.04%)。通过双辽样地和巴林右旗样地的地形及土壤类型的特殊性 ,以及通辽样地和长岭样地不同利用方式的影响为例分析 ,进一步证明 $\delta^{13}\text{C}$

判别值对生境水分变化具有较高的敏感性,是研究植物水分利用效率非常好的参数。

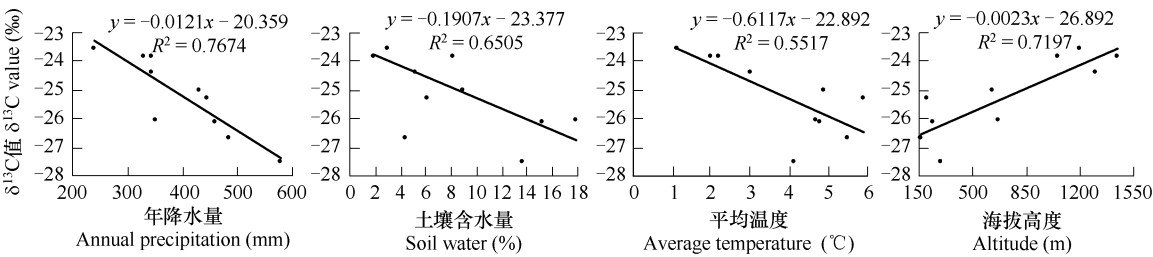


图1 羊草 δ¹³C 判别值与环境因子的关系

Fig. 1 The relations between *Leymus chinensis* δ¹³C value and environmental factors

2.2 羊草叶片气孔密度的变化

气孔是植物叶片与外界进行气体交换的唯一可调节通道,与植物的光合作用、蒸腾作用等生理生态功能密切相关。气孔主要分布于植物叶片的上、下表面,但各种植物上、下表面分布的气孔数量和状态不同。羊草叶片气孔主要分布于下表面,并且呈较规则的相嵌性带状分布。图2表明,羊草叶片下表面气孔密度随降水量、土壤水分和年均温度的增加呈明显的线性减少趋势,并随海拔高度的升高呈线性增加趋势。从拟合系数 R^2 值上看,气孔密度与土壤水分和年降水量的线性拟合系数最高,说明水分条件是影响羊草叶片气孔密度变化的主要因素。特别是土壤水分含量最高的林西羊草+杂类草草甸样地,羊草叶片的气孔数量较少,平均为101.01个/ mm^2 ,气孔带间距较大,气孔排列稀疏,表皮细胞较大,而最干旱的阿旗和锡林浩特样地气孔密度分别为169.5个/ mm^2 和161.1个/ mm^2 ,气孔带间距较小,气孔排列密集,表皮细胞较小,降水量最高的长春样地,其土壤水分含量也较高,其气孔密度最低,为96.9个/ mm^2 ,其气孔带间距较大,气孔排列稀疏,表皮细胞较大。从数据分布看,在土壤水分梯度上,羊草气孔密度大约存在3个层次,即阿旗和锡林浩特样地,平均为165.3个/ mm^2 ;通辽、双辽、林东、克旗和嘎松山样地,平均为134.1个/ mm^2 ;巴林右旗、长岭和长春样地,平均为100.5个/ mm^2 。羊草气孔密度与年降水量的负线性关系显著,但是,受下垫面土壤和地形水分再分配的影响,双辽和巴林右旗样地对模拟结果有明显干扰。双辽年降水量在10个样地中处于第2位,但地处沙地环境,土壤水分状况较差,气孔数量偏高,而巴林右旗样地年降水量处于中等水平,但由于地势较低,土壤含水量最高,气孔密度略高于最湿润的长春样地。羊草气孔密度与年均温度的关系也比较复杂,虽然10个样地整体模拟结果,随温度升高羊草气孔密度呈减少趋势,但是,在年均温度大于4℃的6个样地中,气孔数量随温度升高却有明显的增多趋势(图2)。植被利用强度也显著影响羊草气孔密度的变化,如通辽样地的年降水量较高,平均可达到446mm,远高于克旗和嘎松山样地的345.8mm(表1),但是,通辽样地放牧强度大,植被盖度低,土壤板结而干旱,并处于中度盐碱化状态,导致实际土壤水分环境干旱,甚至可能存在由于土壤盐分增加形成的生理性干旱,因此,通辽样地羊草的气孔密度与降水量更低而无放牧干扰的嘎松山样地相当,甚至还略高于更干旱而重度放牧的克旗样地。可见羊草叶片气孔密度的变化是非常复杂的,从本研究来看,水分、温

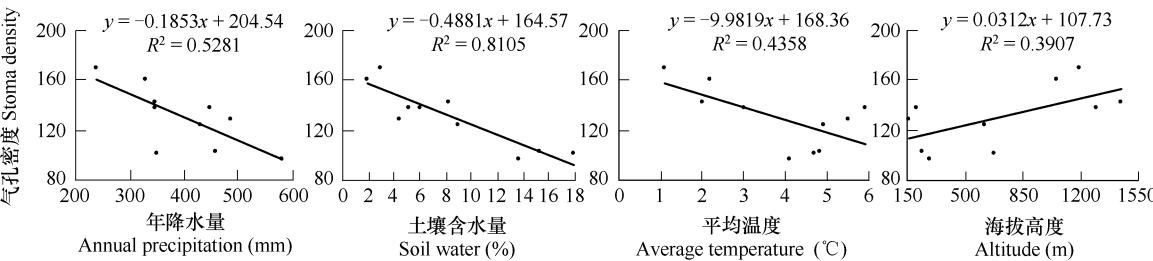


图2 羊草叶片气孔密度与环境因子的关系

Fig. 2 The relations between stoma density of *Leymus chinensis* leaves and environmental factors

度、地形条件和植被利用强度对羊草叶片气孔密度的变化综合起作用。由于水分、温度、地形和放牧生态因子的复杂作用 ,导致在海拔梯度上 ,拟合系数 R^2 值最低。影响因子逐个选入法多元逐步回归分析结果表明 ,土壤水分是决定羊草气孔密度变化的第一显著因子 ,其次是降水量 ,可见水分状况是羊草叶片气孔密度变化的主要生态因素 ,而温度、地形和植被利用方式与强度将通过影响水分的变化而起作用。

2.3 羊草叶片气孔大小的变化

羊草的气孔器由 2 个哑铃形保卫细胞和 2 个半月形副卫细胞组成 ,整体呈长椭圆形至椭圆形。一般气孔的大小采用长度、宽度来测定。观测结果表明 ,羊草叶片下表面气孔的长度介于 37 ~ 42 μm 之间 ,宽度介于 19 ~ 23 μm 之间。从图 3 可以看出 ,在土壤水分梯度上 ,羊草叶片气孔宽度和长度存在较明显的变化趋势 ,即随土壤水分的增加 ,气孔长度减小而宽度增大。在降水梯度、温度梯度和海拔梯度上 ,虽然也呈现出一定的趋势 ,但是 ,拟合系数 R^2 值均很低 ,除与温度拟合系数略高外 ,与年降水量和海拔高度的拟合系数都在 0.1 以下 ,没有实际意义。可见在羊草对环境变化的生态可塑性调节上 ,气孔大小的调节不是主要途径 ,而在土壤水分梯度上 ,气孔大小的变化 ,可能主要由气孔开张程度引起。气孔的开合运动是一个非常复杂的生理生态过程 ,受到水分、温度、光照以及化学物质的调节 ,在一天内发生复杂的变化 ,受采样时间内环境状况的影响较大。

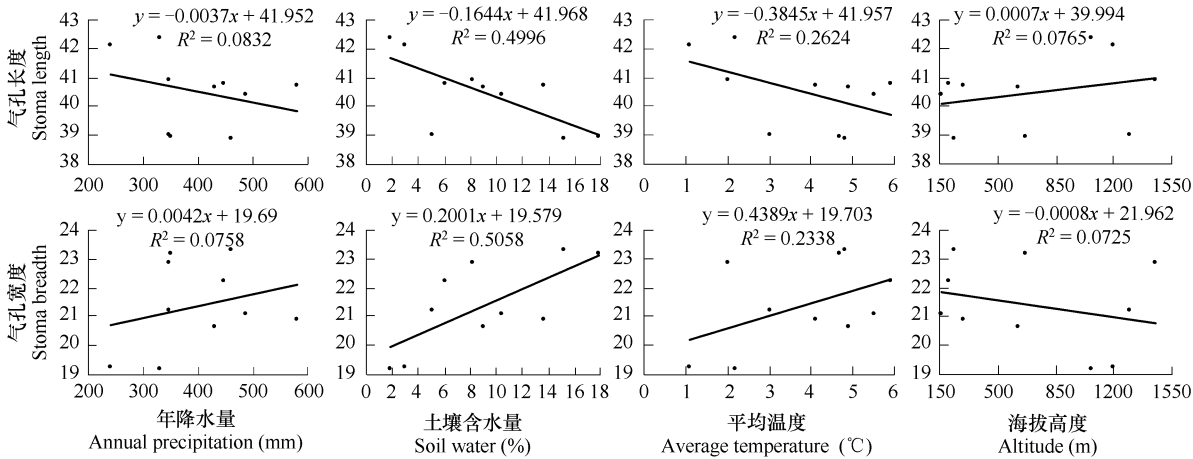


图 3 羊草叶片气孔宽度和长度与环境因子的关系

Fig. 3 The relations between stoma breadth and length of *Leymus chinensis* leaves and environmental factors

2.4 羊草水分利用效率与气孔密度的关系

图 4 表明 ,羊草的 $\delta^{13}\text{C}$ 判别值与叶片气孔密度呈显著的线性正相关关系 ,即随着羊草叶片气孔密度的增大 $\delta^{13}\text{C}$ 判别值增大 ,表明其长期水分利用效率增强 ,拟合系数 R^2 值为 0.7338 ,达到显著水平 ,说明羊草气孔数量的增多有利于提高水分利用效率。羊草气孔密度的敏感性调节可能是其成为许多草地生态系统类型主要优势种的重要生态策略之一 ,也可能是羊草生态适应性、分布范围广泛的重要因素之一。沿中国东北样带自东向西 ,在地跨 10 个经度 ,大约 1000km 的样带上 ,存在着降水减少、温度下降、海拔升高、 O_2 和 CO_2 浓度降低的环境梯度 ,在这一环境梯度上 ,羊草在各地长期环境背景下 ,其叶片气孔密度增多 ,水分利用效率增强 ,并受到不同植被利用方式与强度的深刻影响。

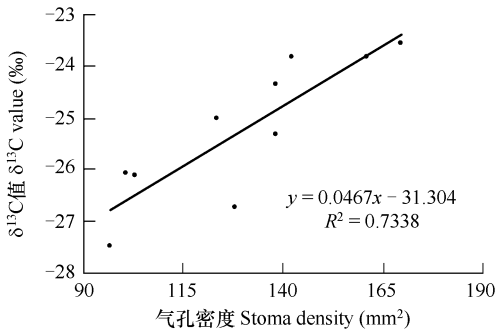


图 4 羊草 $\delta^{13}\text{C}$ 判别值与叶片气孔密度的关系

Fig. 4 The relations between $\delta^{13}\text{C}$ value and stoma density of *Leymus chinensis* leaves

3 结论与讨论

在我国温带草原上,最重要的建群种为针茅和羊草。针茅出现了明显的形态分化,被分成 30 余个种^[9],许多种类作为草原建群种,在水分梯度和温度梯度上形成有规律的替代分布格局。而羊草所在的赖草属植物多为草原或草甸伴生植物,只有羊草在广大的区域内形成优势,并常与许多种针茅共建不同类型的草原群落。羊草除了尚不明晰的在叶色上存在黄绿和灰绿 2 个可能并非环境影响的类型以外,在外部形态上并没有多大变化。中国东北样带贯穿羊草在我国的分布中心,沿样带在大约 1000km 的范围内,羊草作为建群种与贝加尔针茅、大针茅、克氏针茅共建组成草甸草原和典型草原,与耐旱的草地麻花头和蒿类植物组成中旱生性沙地草原,与虎尾草等耐盐碱植物组成碱化草甸,与一些中生杂类草组成羊草+杂类草草甸,并在松嫩平原中轻度盐碱地上形成大面积的单一优势种羊草草甸。在如些大的地理跨度内,从东到西,年降水量由 579.2mm 下降到 259.5mm,降幅达 320mm;年均温度从 5.9℃ 下降到 1.1℃,降幅达 4.8℃;而海拔高度从 160m 上升到 1448m。土壤类型包括栗钙土、暗栗钙土、黑钙土、黑土、碱化草甸土、草甸土和风沙土,采样时刻土壤水分状况亦存在明显变化,在 10~15cm 深度土壤含水量从 17.82% 下降到 1.85%。同时,植被的不同利用方式和强度也在改变着羊草的生境,如长期围栏禁牧使植被得以恢复,土壤结构和水分状况等理化性质得到改善,而放牧利用导致植被覆盖度降低,土壤板结、沙化或盐碱化,土壤含水量下降,环境更趋干旱化。然而,在如此巨大的自然环境变化和人类活动干扰中,均未能改变羊草的优势种地位,尽管在过度放牧干扰下,羊草的优势会被其它更耐牧种类潜代,但是,一旦停止放牧羊草种群会很快得到恢复。

本研究表明,羊草广泛的生态适应性与其气孔数量和水分利用效率的生态可塑性调节是分不开的。羊草的水分利用效率随环境的干旱化呈现显著的增强趋势,并对土壤的水分状况反应敏感。尽管本研究中所测定的土壤含水量只能反映样带考查取样时刻的土壤水分状况,但是,土壤含水量是降水、地形、土壤质地与结构和植被利用方式与强度的综合反映,是降水再分配的结果,如林西样地采样时刻土壤含水量最高,其羊草+杂类草草甸的发育也反映了该样地长期水分条件的优越。羊草叶片下表面气孔器的研究结果表明,羊草水分利用效率的增强与气孔密度调节呈明显的线性正相关关系,而与气孔大小的变化无关。从气孔大小与土壤水分关系研究结果分析,羊草气孔大小的差异可能主要是采样时刻气孔开张状况的影响。气孔开合运动或振荡及其开张程度是植物气体交换调节的重要生理过程,对光合作用、蒸腾作用、呼吸作用以及水分利用效率产生深刻影响^[19]。

逐步回归分析结果表明,土壤水分状况是影响羊草气孔密度变化第一显著因子,其次是降水量。在温度梯度上存在一定的复杂性,在年均温度较高环境下,羊草气孔数量有明显增多的趋势,并且温度将通过影响水分的变化而起作用。在海拔高度梯度上,羊草气孔密度随海拔高度的升高呈明显的增大趋势。海拔高度的变化是一个间接生态因子,也是多个因子变化的综合反映,如海拔高度升高导致温度下降、降水增加和 O_2 及 CO_2 浓度降低等。本研究区域自东向西虽然海拔高度从 160mm 升高到 1448mm,高差可达 1288mm,但是,自东向西逐渐从沿海深入内陆,降水量逐渐减少,成为本研究区域的主要生态趋动因子^[15],因此,其环境变化随海拔高度升高温度下降、降水减少和 O_2 及 CO_2 浓度下降。虽然本研究并未实测 CO_2 浓度变化,并分析 CO_2 浓度与羊草气孔密度变化的关系,但是,许多 CO_2 浓度与植物气孔密度模拟试验及世纪 CO_2 浓度变化与植物标本气孔密度关系研究结果表明,植物气孔密度有随 CO_2 浓度升高而减少的趋势^[20-21],这与本研究的间接结论具有一致性。植被利用强度也同样深刻地影响羊草气孔密度的变化,如通辽样地年降水量与长岭样地相当,但是,由于放牧强度大,植被盖度显著降低,土壤环境更加干旱和盐碱化,并且这里在 10 个样地中年均温度最高,从而导致其水分环境条件较差,羊草的气孔密度 (138.12 个/ mm^2) 明显高于长岭样地的 103.07 个/ mm^2 ,并且其水分利用效率随气孔密度增加而提高。

叶片是植物进化过程中对环境变化较敏感且可塑性较大的器官,在不同选择压力下产生各种适应调节或形成各种适应类型,其结构特征最能体现环境因子的影响或植物对环境的适应^[23]。结构是功能的基础,植物结构的变化必然影响到生理生态功能的改变。因而了解植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应是

探索植物对环境变化的适应机制和制定相应对策的基础^[24]。气孔是植物适应大气环境,从水生到陆生进化产生的最重要的器官。本研究表明,羊草叶片气孔数量随环境的干旱化加强而呈明显的增多趋势,并且有利于提高羊草的长期水分利用效率,从而更能适应干旱环境,成为温带草原上的广泛优势种。

从羊草气孔密度、 $\delta^{13}\text{C}$ 判别值与环境因子相关性分析散点图的数据分布可以看出,尽管表现出非常明显的变化趋势,但也同时隐含着许多复杂的因素,如温度变化对羊草气孔密度影响的复杂性,双辽样地和巴林右旗样地下垫面土壤和地形的特殊性导致降水的再分配及降水的快速丧失,以及人类对多样地羊草群落利用方式和强度的不同,如年降水量、地形和土壤条件相似的通辽和长岭样地由于放牧强度不同导致土壤水分状况的明显差异等,都对其与环境关系拟合分析结果构成干扰,甚至可能导致在不同的研究尺度上会得出不同的结论。这些说明羊草气孔密度和水分利用效率对环境变化的响应是非常复杂的,是各种环境因素包括植被利用方式与强度综合作用的结果,也是羊草在各种生态环境背景下长期适应的结果。

综上所述,在中国东北样带尺度上,降水作为主导趋动因子,在地形、气温和不同植被利用方式与强度的综合作用下,进一步通过土壤结构和质地等理化性质变化,特别是土壤水分环境的变化作用于植物,而羊草通过气孔密度调节改变其水分利用效率,从而适应较大变幅的水分环境,成为欧亚大陆东段温带草地生态系统的关键种。羊草的这一生态可塑性机制是否在遗传多样性上有所表现,对于进一步阐明其广泛的生态适应性及其协同进化规律,以及深入开发这一重要牧草资源具有更深层次的研究意义。

References :

[1] Eamus D. The interaction of rising CO_2 and temperatures with water use efficiency. *Plant , Cell and Environment* , 1991 , 14 : 843 – 852.

[2] Wen D Z. Recent studies on plant water use efficiency under elevated atmospheric concentrations of carbon dioxide. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* , 1997 , 5 (3) : 83 – 90.

[3] Hubick K T , Farquhar G D. Carbon isotope discrimination selecting for water-use efficiency. *Australian Cotton Grower* , 1987 , 8 (1) : 66 – 68.

[4] Johnson D A , Asay K H , Tieszen L L , *et al.* Carbon isotope discrimination : potential in screening cool season grasses for water limited environments. *Crop Science* , 1990 , 30 : 338 – 343.

[5] Arslan A , Zapata F , Kumarasinghe S. Carbon isotope discrimination as indicator of water use efficiency of spring wheat as affected by salinity and gyp sum addition. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* , 1999 , 30 : 2681 – 2693.

[6] Knight J D , Livingston N J , VanKessel C. Carbon isotope discrimination and water-use efficiency of six crops grown under wet and dry land conditions. *Plant , Cell and Environment* , 1994 , 17 : 173 – 179.

[7] Jiang G M. Application of stable carbon isotope technique in plant physiological ecology research. *Chinese Journal of Ecology* , 1996 , 15 (2) : 49 – 54.

[8] Zheng H Y , Li J D. Grassland vegetation and theirs use and protection in Songnen Plain. Beijing : Science Press , 1993. 40 – 43.

[9] Chen M J , Jia S X. Chinese feeding plant. Beijing : Chinese Agricultural Press , 2002. 194 – 199.

[10] Li J D , Wu B H , Sheng L X. Jilin vegetation. Changchun : Jilin Scientific & Technological Press , 2001. 199 – 219.

[11] Wang C J. Study on the inside structure and cytology of *Leymus chinensis*. *Chinese Grassland* , 1983 , 5 (2) : 41 – 45.

[12] Lu J M , Li J D. Comparative study on anatomical structure of the same species in different ecological environments. *Journal of Northeast Normal University* , 1994 , 26 (3) : 100 – 103.

[13] Lu J M , Li J D , He A L. Ecological and evolutionary morphological characteristics of *Leymus chinensis* population. *Chinese Journal of Applied Ecology* , 1996 , 7 (1) : 44 – 48.

[14] Ren M W , Qian J , Wu T , Zheng S Z. Comparative study on morphological anatomic structure of *Leymus chinensis* in different geographic populations. *Journal of Fudan University* , 1999 , 38 (5) : 561 – 564.

[15] Zhang X S , Gao Q , Yang D A , *et al.* A gradient analysis and prediction on the Northeast China Transect (NECT) for global change study. *Acta Botanica Sinica* , 1997 , 39 (9) : 785 – 799.

[16] Han M , Yang L M , Zhang Y G , Zhou G S. The biomass of C3 and C4 plant function groups in *Leymus chinensis* communities and theirs response to environmental change along northeast china transect. *Acta Ecologica Sinica* , 2006 , 26 (6) : 1825 – 1832.

[17] Han M , Yang L M , Wang S J. Study on relation between diversity change s of plant life form functional groups and environment factors in *Leymus chinensis* communities. *Journal of Jilin Agricultural University* , 2005 , 27 (1) : 59 – 63.

[18] Yang L M , Han M , Lin H M. Study on the change of plant ecological type groups biomass in the *Leymus chinensis* communities along Northeast

China Transect. Journal of Jilin Agricultural University ,2005 ,27 (5) :514 – 518.

[19] Liao J X , Wang G S. Stomatal Oscillations of Plant and Its Application Prospect. Plant Physiology Communications ,2000 ,36 (3) :272 – 276.

[20] Yang H M , Wang G X. Leaf stomatal densities and distribution in *Triticum aestivum* under drought and CO₂ enrichment. Acta Phytoecologica Sinica ,2001 ,25 (3) :312 – 316.

[21] He X Q , Lin Y H , Lin J X , Hu Y X. Study on the relativity of stomatal density and CO₂ enrichment over the last century. Science Bulletin ,1998 ,43 (8) :860 – 862.

[22] Zheng F Y , Peng S L , Zhao P. Changes in stomatal density and intrinsic water use efficiency of two *Trema* species over the last century. Acta Phytoecologica Sinica ,2001 ,25 (4) :405 – 409.

[23] Wang X L , Wang J. Plant morphology structure and environment. Lanzhou : Lanzhou University Press ,1989. 105 – 138.

[24] Li F L , Bao W K. Responses of the morphological and anatomical structure of the plant leaf to environmental change. Chinese Bulletin of Botany ,2005 ,22 (5) :118 – 127.

参考文献：

[2] 温达远. 大气二氧化碳浓度增高与植物水分利用效率. 热带亚热带植物学报 ,1997 ,5 (3) 83 ~ 90

[7] 蒋高明. 稳定性碳同位素技术在植物生理生态学研究中的应用. 生态学杂志 ,1996 ,15 (2) :49 ~ 54.

[8] 郑慧莹 ,李建东. 松嫩平原的草地植被及其利用保护. 北京 :科学出版社 ,1993. 40 ~ 43.

[9] 陈默菊 ,贾慎修. 中国饲用植物. 北京 :中国农业出版社 ,2002. 194 ~ 199.

[10] 李建东 ,吴榜华 ,盛连喜. 吉林植被. 长春 :吉林科学技术出版社 ,2001. 199 ~ 219.

[11] 王策箴. 羊草内部构造及其细胞学研究. 中国草原 ,1983 ,5 (2) :41 ~ 45.

[12] 陆静梅 ,李建东. 同种不同生态环境植物解剖结构比较研究. 东北师范大学学报 ,1994 ,26 (3) :100 ~ 103.

[13] 陆静梅 ,李建东 ,胡阿林. 羊草种群生态和演化形态学特性的比较研究. 应用生态学报 ,1996 ,7 (1) :44 ~ 48.

[14] 任文伟 ,钱吉 ,吴霆 ,郑师章. 不同地理种群羊草的形态解剖结构的比较研究. 复旦学报 ,1999 ,38 (5) 561 ~ 564.

[15] 张新时 ,高琼 ,杨冀安 ,周广胜. 中国东北样带的梯度分析及其预测. 植物学报 ,1997 ,39 (9) :785 ~ 799.

[16] 韩梅 ,杨利民 ,张永刚 ,周广胜. 中国东北样带羊草群落 C₃和 C₄植物功能群生物量及其对环境变化的响应. 生态学报 ,2006 ,26 (6) :1825 ~ 1832.

[17] 韩梅 ,杨利民 ,王少江. 中国东北样带羊草群落植物生活型功能群多样性变化与环境因子关系的研究. 吉林农业大学学报 ,2005 ,27 (1) :59 ~ 63.

[18] 杨利民 ,韩梅 ,林红梅. 中国东北样带羊草群落植物水分生态类型功能群生物量变化研究. 吉林农业大学学报 ,2005 ,27 (5) :514 ~ 518.

[19] 廖建雄 ,王根生. 植物的气孔振荡及其应用前景. 植物生理学通讯 ,2000 ,36 (3) :272 ~ 276.

[20] 杨惠敏 ,王根轩. 干旱和 CO₂ 浓度升高对干旱区春小麦气孔密度及分布的影响. 植物生态学报 ,2001 ,25 (3) 312 ~ 316.

[21] 贺新强 ,林月惠 ,林金星 ,胡玉熏. 气孔密度与近一个世纪大气 CO₂ 浓度变化的相关性研究. 科学通报 ,1998 ,43 (8) :860 ~ 862.

[22] 郑凤英 ,彭少麟 ,赵平. 两种山黄麻属植物在近一世纪里气孔密度和潜在水分利用率的变化. 植物生态学报 ,2001 ,25 (4) :405 ~ 409.

[23] 王勋陵 ,王静. 植物的形态结构与环境. 兰州 :兰州大学出版社 ,1989. 105 ~ 138.

[24] 李芳兰 ,包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应. 植物学通报 ,2005 ,22 (5) :118 ~ 127.