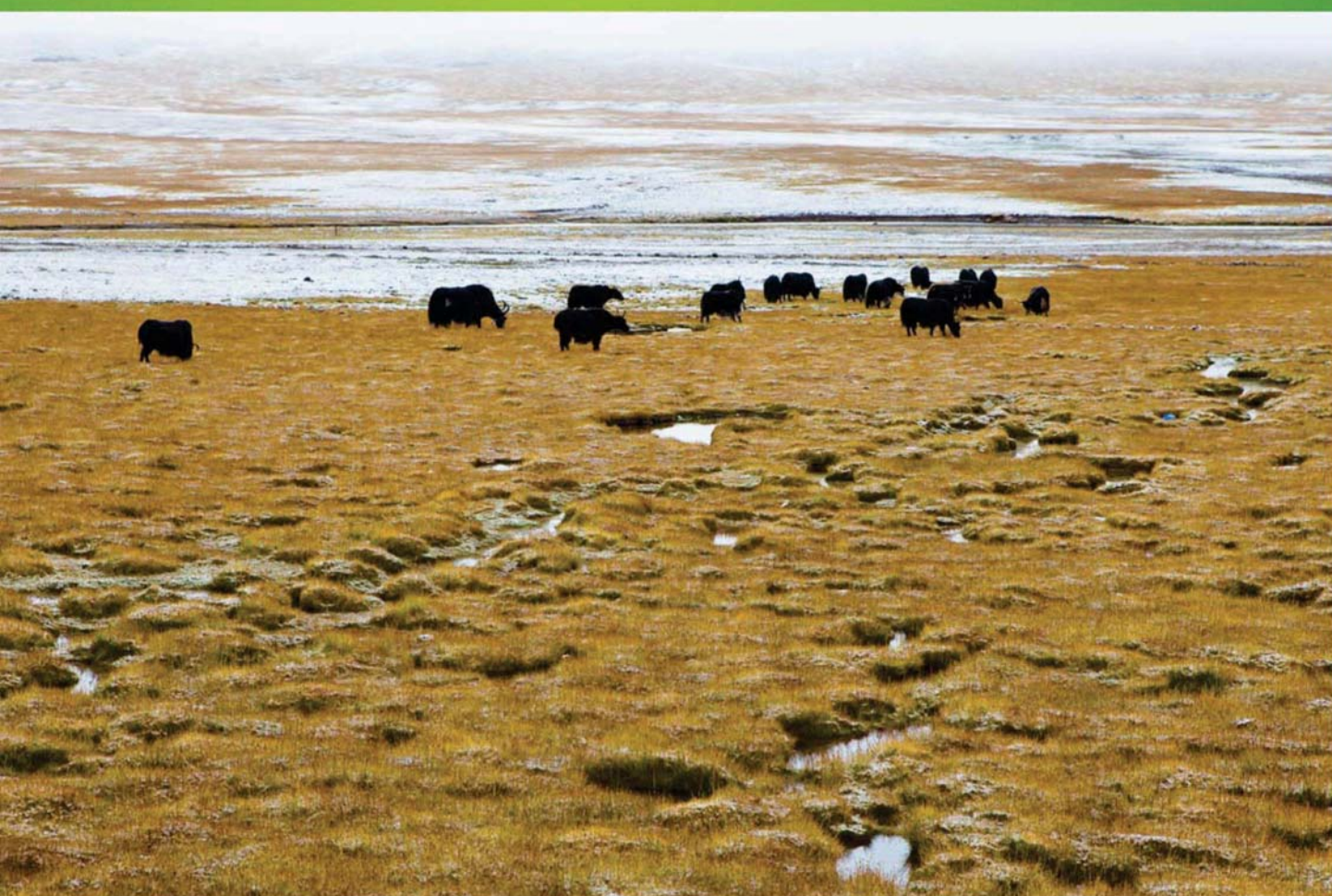


ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第33卷 第16期 Vol.33 No.16 **2013**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 33 卷 第 16 期 2013 年 8 月 (半月刊)

目 次

前沿理论与学科综述

- 物种分布模型理论研究进展..... 李国庆,刘长成,刘玉国,等 (4827)
- 稀土元素对农田生态系统的影响研究进展..... 金姝兰,黄益宗 (4836)
- 藤壶金星幼虫附着变态机制..... 饶小珍,林 岗,许友勤 (4846)
- 群居动物中的共同决策..... 王程亮,王晓卫,齐晓光,等 (4857)

个体与基础生态

- 季风进退和转换对中国褐飞虱迁飞的影响..... 包云轩,黄金颖,谢晓金,等 (4864)
- 两种海星对三种双壳贝类的捕食选择性和摄食率..... 齐占会,王 珺,毛玉泽,等 (4878)
- 新疆巴音布鲁克繁殖期大天鹅的生境选择..... 董 超,张国钢,陆 军,等 (4885)
- 我国特有植物青檀遗传结构的 ISSR 分析..... 李晓红,张 慧,王德元,等 (4892)
- 栽培菊花与菊属-近缘属属间杂种杂交后代耐盐性的遗传分析..... 许莉莉,陈发棣,陈素梅,等 (4902)
- 荒漠区植物光合器官解剖结构对水分利用效率的指示作用..... 张海娜,苏培玺,李善家,等 (4909)
- 水分对番茄不同叶龄叶片光合作用的影响..... 陈凯利,李建明,贺会强,等 (4919)
- 广西猫儿山不同海拔常绿树种和落叶树种光合速率与氮的关系..... 白坤栋,蒋得斌,万贤崇 (4930)
- 施肥对板栗林地土壤 N₂O 通量动态变化的影响..... 张蛟蛟,李永夫,姜培坤,等 (4939)
- 施肥对红壤水稻土团聚体分布及其碳氮含量的影响..... 刘希玉,王忠强,张心昱,等 (4949)

种群、群落和生态系统

- 大兴安岭天然沼泽湿地生态系统碳储量..... 牟长城,王 彪,卢慧翠,等 (4956)
- 基于多时相 Landsat TM 影像的汶川地震灾区河岸带植被覆盖动态监测——以岷江河谷映秀-汶川段
为例..... 许积层,唐 斌,卢 涛 (4966)
- 不同强度火干扰下盘古林场天然落叶松林的空间结构..... 倪宝龙,刘兆刚 (4975)
- 长江中下游湖群大型底栖动物群落结构及影响因素..... 蔡永久,姜加虎,张 路,等 (4985)
- 千岛湖岛屿社鼠的种群年龄结构和性比..... 张 旭,鲍毅新,刘 军,等 (5000)
- 性信息素诱捕下害虫 Logistic 增长及经济阈值数学模型..... 赵志国,荣二花,赵志红,等 (5008)
- 秋末苏南茶园昆虫的群落组成及其趋色性..... 郑颖姘,钮羽群,崔桂玲,等 (5017)
- 北方常见农业土地利用方式对土壤螨群落结构的影响..... 韩雪梅,李丹丹,梁子安,等 (5026)

景观、区域和全球生态

- 基于鸟类边缘种行为的景观连接度研究——空间句法的反规划应用..... 杨天翔,张韦倩,樊正球,等 (5035)
- 西南高山地区土壤异养呼吸时空动态..... 张远东,庞 瑞,顾峰雪,等 (5047)

江苏省土壤有机质变异及其主要影响因素..... 赵明松,张甘霖,李德成,等 (5058)

基于林业清查资料的桂西北植被碳空间分布及其变化特征..... 张明阳,罗为检,刘会玉,等 (5067)

资源与产业生态

基于能值分析方法的都市代谢过程——案例研究 刘耕源,杨志峰,陈彬 (5078)

基于 PSR 模型的耕地生态安全物元分析评价 张锐,郑华伟,刘友兆 (5090)

保水剂对煤矸石基质上高羊茅生长及营养吸收的影响 赵陟峰,王冬梅,赵廷宁 (5101)

城乡与社会生态

生态保护价值的距离衰减性——以三江平原湿地为例 敖长林,陈瑾婷,焦扬,等 (5109)

研究简报

广东山区土壤有机碳空间变异的尺度效应..... 姜春,吴志峰,钱乐祥,等 (5118)

室内养殖雌性松鼠秋季换毛期被毛长度和保温性能变化..... 荆璞,张伟,华彦,等 (5126)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 306 * zh * P * ¥90.00 * 1510 * 32 * 2013-08



封面图说: 高寒草甸牦牛群——三江源区位于青藏高原腹地,平均海拔 4200m,是长江、黄河、澜沧江三条大河的发源地,也是全球气候变化最敏感的地区。三江源区高寒草甸植被状况对该区的生态环境、草地资源合理利用和应对全球气候变化具有十分重要的意义。2005 年以来,国家投资 70 多亿元启动三江源生态保护工程。监测显示,近年来,三江源湖泊湿地面积逐步扩大,植被覆盖度得到提高,三江源区高寒草甸的生态恶化趋势得到遏制。图为冒着风雪在三江源高寒草甸上吃草的牦牛群。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201205160729

张海娜, 苏培玺, 李善家, 周紫鹃, 解婷婷, 赵庆芳. 荒漠区植物光合器官解剖结构对水分利用效率的指示作用. 生态学报, 2013, 33(16): 4909-4918.

Zhang H N, Su P X, Li S J, Zhou Z J, Xie T T, Zhao Q F. Indicative effect of the anatomical structure of plant photosynthetic organ on WUE in desert region. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(16): 4909-4918.

荒漠区植物光合器官解剖结构对 水分利用效率的指示作用

张海娜^{1,2}, 苏培玺^{2,*}, 李善家^{1,2}, 周紫鹃^{1,2}, 解婷婷¹, 赵庆芳³

(1. 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;

2. 中国科学院寒区旱区陆面过程与气候变化重点实验室, 兰州 730000;

3. 西北师范大学 生命科学学院, 兰州 730070)

摘要:植物生理功能的发挥以结构为基础,因此,植物光合器官(叶片或同化枝)解剖结构会对水分利用效率(WUE)有一定的指示作用。通过对黑河流域优势种灌木光合器官的解剖特征和表征 WUE 的稳定碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)进行分析,试图从解剖结构的角度为荒漠植物 WUE 寻求一个有效的指示指标。结果显示:(1)除花棒外,轴状光合器官植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值均高于叶状。(2)不同荒漠植物光合器官及不同组织厚度变化范围较广,叶厚度(Tl)或轴直径(Da)、角质层厚度(Tc)、表皮厚度(Te)、栅栏组织厚度(Tp)、海绵组织厚度(Ts)、贮水组织厚度(Ta)的最大值分别约为最小值的 6.9、5.8、11、4、3.5 和 3.5 倍。荒漠区多数轴状光合器官植物的 Da 以及 Te 高于叶状。(3)所研究优势种灌木的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 Tl 或 Da 之间存在极显著的正相关关系($r=0.719$, $P<0.01$),与不同组织厚度(Tc 、 Te 、 Tp 、 Ts 和 Ta)之间相关性不显著。由此可知,从植物光合器官的解剖结构来看,荒漠区植物的 WUE 可以用 Tl 或 Da 来表征,叶片越厚,越有利于植物高效利用水分,且轴状光合器官植物的 WUE 高于叶状。

关键词:荒漠植物;解剖结构;长期水分利用效率;稳定碳同位素比率

Indicative effect of the anatomical structure of plant photosynthetic organ on WUE in desert region

ZHANG Haina^{1,2}, SU Peixi^{1,2,*}, LI Shanjia^{1,2}, ZHOU Zijuan^{1,2}, XIE Tingting¹, ZHAO Qingfang³

1 Linze Inland River Basin Research Station, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

2 Key Laboratory of Land Surface Process and Climate Change in Cold and Arid Regions, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

3 College of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

Abstract: Affected by the extreme arid environment caused by salinization, high temperature and intensive radiation, desert plants change their structural characteristics, such as fleshy leaf, assimilating shoots, lots of epidermal hairs, thick cuticle and so on, to improve their water use efficiency. Structure being basis of function, the anatomic structure of photosynthetic organ (including leaf and assimilating shoot) of desert plants can indicate their water use efficiency. It has been improved that stable carbon isotope ($\delta^{13}\text{C}$ value), an indicator of long-term water use efficiency (WUE) of desert plants and a comprehensive value reflecting the whole life history of plants, was widely applied to illustrate the response of $\delta^{13}\text{C}$ values in plants to environment factors. Therefore, there must exist an important relevance between plant anatomical structure and $\delta^{13}\text{C}$ value to some degree. However, most of studies on plant anatomical structure have been focused on its relationships

基金项目:国家自然科学基金资助项目(91025026,31070359)

收稿日期:2012-05-16; 修订日期:2012-12-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: supx@lzb.ac.cn

with drought resistance, environmental plasticity and plant taxonomy for a long time, little was known about its response to WUE indicated by $\delta^{13}\text{C}$ value. In this paper, the relationship between plant anatomical structure and $\delta^{13}\text{C}$ value was analysed in the middle reaches of Heihe River basin, in order to find an effective indicator for WUE from the point of plant anatomical structure. The results showed that: (1) all the plants with axial photosynthetic organs had higher $\delta^{13}\text{C}$ values than those with leafy organs but *Hedysarum scoparium*. (2) The variation range of thicknesses of the photosynthetic organs and different tissues among different desert plants was large. The maximum value of the leaf thickness (Tl) or axis diameter (Da) was 6.9 times higher than the minimum, and those of cuticle thickness (Tc), epidermis thickness (Te), palisade tissue thickness (Tp), spongy tissue thickness (Ts) and aqueous tissue thickness (Ta) were 5.8, 11.4, 3.5 and 3.5 times higher than the corresponding minimum, respectively. Tl or Da and Te of most desert plants with axial photosynthetic organs were higher than those with leafy organs. (3) The correlation analysis between different tissue thicknesses of desert plants and their $\delta^{13}\text{C}$ values indicated that: there was a significantly positive correlation between $\delta^{13}\text{C}$ value and Tl or Da , with the correlation coefficient 0.719 ($P < 0.01$), while the correlations of $\delta^{13}\text{C}$ value with other tissue thicknesses were not significant. In conclusion, from the point of the anatomic structure of photosynthetic organs of desert plants, WUE could be indicated by Tl or Da . The higher Tl or Da , the higher WUE desert plant possesses, and WUE of plants with axial photosynthetic organs are higher than those with leafy organs.

Key Words: desert plant; anatomical structure; long-term water use efficiency (WUE); stable carbon isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$ value)

在干旱区内陆河流域,水分亏缺是影响植物生长发育的关键因子^[1-3],为了适应干旱环境,荒漠区植物尽最大可能改变自身的形态特征,如叶片退化为同化枝,气孔下陷,角质层加厚、栅栏组织发达、海绵组织退化等,以此来抵抗干旱胁迫对植物的不利影响。目前关于叶片解剖结构与抗旱性及生态可塑性方面的研究已有很多^[2,4-6],并从叶片结构的角对旱生植物进行了分类,说明旱生植物生态适应的多样性及演化趋势^[7]。可见,叶片作为植物进化过程中对环境变化敏感且可塑性强的器官,其结构特征最能体现植物对环境的耐旱性^[8]。

同样,水分利用效率也是反映植物耐旱性的有效指标,显示了植物有效利用水分的能力,即在相同条件下,水分利用效率高的植物其抗旱能力和对干旱的适应性也强^[9]。Cowan 等^[10]认为,植物对干旱环境的适应有利于提高水分利用效率。植物的水分利用效率按时间尺度的不同,分瞬时和长期水分利用效率,其中,长期水分利用效率(WUE)反映了植物对环境的长期适应状况,其最有效的研究方法是碳同位素法,用于探讨植物与环境因子之间的关系^[11-12]。但由于 $\delta^{13}\text{C}$ 值较高的测试成本^[13-14]和技术要求^[15-16],使其应用受到限制。许多研究者为此寻求了 $\delta^{13}\text{C}$ 值的替代指标:灰分含量^[17-18],K,S 浓度^[16,19],N 浓度^[20]以及比叶重(SLM)^[21-22],用于研究植物叶片的 WUE。

作为对环境长期适应的结果,荒漠区植物光合器官的 $\delta^{13}\text{C}$ 值综合反映了其生活史^[23],与其长期受环境影响形成的结构特征之间必然存在一定的相关性。 $\delta^{13}\text{C}$ 值受植物光合作用中碳分馏的影响^[24],而植物叶片的内部结构也制约了 CO_2 在叶肉组织中的扩散和分馏,进而影响 $\delta^{13}\text{C}$ 值^[24]。但是,关于植物叶片解剖结构与 $\delta^{13}\text{C}$ 值关系的研究鲜见报道。容丽^[25]等研究了喀斯特峡谷石漠化区 6 种常见植物叶片解剖结构与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相关性,但仅是说明植物叶片解剖结构的种间差异及影响不同植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的结构主导因子,并没有为 $\delta^{13}\text{C}$ 值寻求一个结构上的替代指标来表征 WUE。

由于荒漠区的植物长期受到严酷环境的影响,比如干旱、强光、盐碱等胁迫,不同植物的光合器官在形态和解剖结构上存在较大差异^[7],因此本文试图通过对荒漠区几种优势种灌木光合器官解剖结构特征与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的关系进行分析,来探讨植物在长期适应环境中所形成的结构特征对 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响以及相互间的关系,进而从解剖结构的角为荒漠区植物的 WUE 寻求有效的表征指标。

1 研究区概况

研究区位于内陆河黑河流域中游,属于中温带干旱荒漠区,多年平均降水量 116.8 mm,年潜在蒸发量 2110 mm,蒸发量是降雨量的近 20 倍^[3];年均温 7.6 °C,最高气温 39.1 °C,最低气温-27 °C,干旱、高温和多风是其气候特点。地带性土壤为灰棕荒漠土^[3]。主要植被有灌木,如梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)、泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*)、花棒(*Hedysarum scoparium*)、怪柳(*Tamarix gansuensis*)、柠条(*Caragana korshinskii*)、籽蒿(*Artemisia arenaria*)、红砂(*Reaumuria soongorica*)、紫菀木(*Asterothamnus alyssoides*)、荒漠锦鸡儿(*Caragana roborovskii*)、合头草(*Sympegma regelii*)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)等和一些草本植物,如雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)、草麻黄(*Ephedra sinica*)、沙米(*Agriophyllum squarrosum*)等。

2 研究方法

2.1 样品采集

2011 年 7 月下旬,在黑河流域中游地区选取当地长势良好的优势灌木(表 1),采取植物的主要光合器官,其中,梭梭和沙拐枣叶片退化,采集当年生同化枝中段;花棒有小叶和退化的叶轴,只采集叶轴;红砂采集短圆柱形肉质叶;珍珠和黄毛头采集锥形或三角形肉质叶;怪柳的叶在老枝发出的嫩枝上稍张开,形成半包茎叶,采样时将嫩枝和鳞片状小叶一起采集,其它植物采集中上部的成熟叶片。每种植物采集 3—4 株,在植株中部的向阳处采集,用锋利的小刀片切成 5 mm 左右,迅速放入装有 FAA 固定液的样品瓶,固定样品,带回实验室进行解剖特征显微观测。同时随机摘取植株相同部位各个方向的叶片或同化枝,装入信封,带回实验室,105 °C 杀青 30 min 后,在 80 °C 烘至恒重,粉碎后用于测定 $\delta^{13}\text{C}$ 。取样大约在 11:00 完成。

2.2 常规石蜡切片法

参照李正理植物制片技术^[26]。取固定好(24 h 以上)的植物叶和同化枝,用梯度酒精脱水、透明、浸蜡、包埋,切片机切片(厚度 8 μm),番红-固绿对染,即用 1% 的番红(Safranin)水溶液浸泡 12 h,再用 0.5% 固绿(Fast-green)染色,二甲苯透明,中性树胶封片^[27],Olympus 显微镜下观察,选择有代表性的石蜡切片拍照,记录叶片和同化枝的横切面特征,并用 ImageJ 软件测量叶厚度、同化枝直径、角质层厚度、表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、贮水组织厚度等指标,每个观察记录 15 个视野,计算平均值。

2.3 植物光合器官 $\delta^{13}\text{C}$ 的测定

烘干粉碎后的植物样品编号封存于塑料袋内。在中国科学院寒区旱区环境与工程研究所质谱分析室,采用 MAT-251 质谱分析仪测定植物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:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = (R_{\text{样品}}/R_{\text{标准}} - 1) \times 1000\text{‰}$$

式中, $R_{\text{样品}}$ 和 $R_{\text{标准}}$ 分别表示样品和标样的碳同位素比值,结果以 PDB 为标准表示。 $\delta^{13}\text{C}$ 值越大,水分利用效率越高^[28-29]。

2.4 数据分析

用 Excel 对数据进行处理,统计分析软件 SPSS13.0 进行方差分析、相关分析以及逐步回归分析,多重比较采用最小显著极差法。

3 结果与分析

3.1 荒漠区植物光合器官 $\delta^{13}\text{C}$ 值的比较

在黑河流域中游荒漠区,选取了 14 种优势植物,依据光合器官横截面的形状将这 14 种植物分为叶状和轴状两大类。叶状为叶片厚度远小于长或宽,呈片状;轴状为叶片厚度与长或宽相近,无法区分,包括同化枝、叶轴、圆柱形叶等。图 1 为这两种横截面光合器官各组织结构示意图。这些植物分别属于 6 科,其中藜科 4 种,豆科 4 种,菊科和怪柳科各 2 种,蒺藜科和蓼科各 1 种。这 14 种植物的生活型属于灌木或半灌木类(梭梭有的为乔木状,本研究采样为灌木状)。

就 $\delta^{13}\text{C}$ 值来说,梭梭、珍珠、沙拐枣的 $\delta^{13}\text{C}$ 值分别为-17.08‰, -17.38‰, -15.99‰,属于 C_4 植物,其余

11 种多年生的灌木或半灌木属于 C_3 植物 (C_3 植物的 $\delta^{13}C$ 值在 -23‰ — -32‰ 之间, C_4 植物在 -6‰ — -19‰ 的范围内^[3])。除花棒外,轴状光合器官植物的 $\delta^{13}C$ 值均高于叶状,说明轴状光合器官具有较高的 WUE,对荒漠环境有更强的适应性(表 1)。

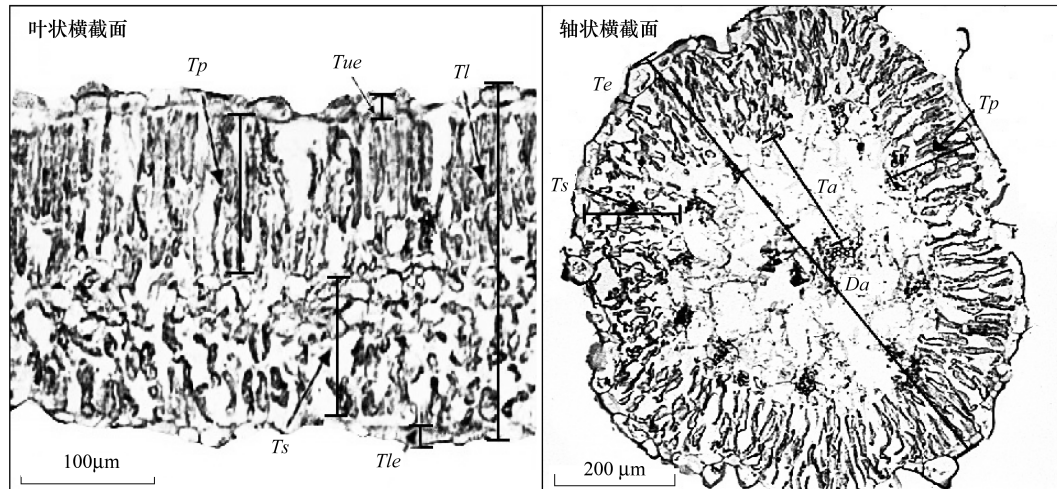


图 1 荒漠植物不同横截面各组织结构示意图(以荒漠锦鸡儿和合头草解剖图为例)

Fig. 1 Sketch map of different cross sections about various tissues of desert plants *C. roborovskiyi* and *S. regelii*

Tl: 叶状光合器官厚度, 简称叶厚度; Da: 轴状光合器官直径, 简称轴直径; Te: 表皮厚度; Tp: 栅栏组织; Tue: 上表皮厚度; Tle: 下表皮厚度; Ts: 海绵组织厚度; Ta: 贮水组织厚度

表 1 黑河流域中游荒漠植物种类及叶片或同化枝的稳定碳同位素比率 ($\delta^{13}C$)

Table 1 The plant species in the middle reaches of Heihe River basin and stable carbon isotope ratio ($\delta^{13}C$) of leaves or assimilating shoots

横截面 Cross section	植物种类 Species	拉丁名 Latin name	科 Family	生活型 Life form	稳定碳同位素比率 $\delta^{13}C/\text{‰}$
叶状 Leaf	紫菀木	<i>Asterothamnus alyssoides</i>	菊科	半灌木	-27.7
	籽蒿	<i>Artemisia sphaerocephala</i>	菊科	半灌木	-27.23
	泡泡刺	<i>Nitraria sphaerocarpa</i>	蒺藜科	灌木	-26.19
	柠条	<i>Caragana korshinskii</i>	豆科	灌木	-26.89
	骆驼刺	<i>Alhagi sparsifolia</i>	豆科	半灌木	-27.55
	荒漠锦鸡儿	<i>Caragana roborovskiyi</i>	豆科	灌木	-26.29
	怪柳	<i>Tamarix chinensis</i>	怪柳科	灌木	-26.36
轴状 Axles	花棒	<i>Hedysarum scoparium</i>	豆科	灌木	-27.46
	红砂	<i>Reaumuria soongorica</i>	怪柳科	小灌木	-25.64
	黄毛头	<i>Kalidium cuspidatum</i>	藜科	半灌木	-25.08
	合头草	<i>Sympegma regelii</i>	藜科	小半灌木	-24.66
	梭梭	<i>Haloxylon ammodendron</i>	藜科	灌木	-17.08
	沙拐枣	<i>Calligonum mongolicum</i>	蓼科	灌木	-15.99
	珍珠	<i>Salsola passerina</i>	藜科	半灌木	-17.38

植物种类中斜体表示 C_4 植物, 其余为 C_3 植物

3.2 荒漠区植物光合器官解剖结构差异

植物的光合器官完全暴露于空气中,对环境变化最为敏感,其形态结构产生了一定的适应性,尤其荒漠区的植物,常常形成不同于非旱区植物的特殊结构和功能,且不同种群间结构特征存在差异(表 2)。结构是功能的基础,荒漠区植物光合器官各组织结构的差异引起功能的差异,进而影响植物的抗旱性和 WUE。

整体来说,不同植物光合器官(叶片或同化枝)的厚度变化范围很大,从 230.97—1587.64 μm ,不同种之间差异显著。大多数轴状光合器官植物的 Da 高于叶状植物的 Tl 。

从局部来看,荒漠区植物光合器官各组织厚度及其在整个组织中所占比例也不相同。

角质层的主要功能是减少水分散失,是植物水分蒸发的屏障。在荒漠区所研究的植物中,角质层厚度变化范围为 0.96—5.59 μm ,红砂最厚,在其叶片中所占比例最高,籽蒿次之。

表皮细胞具有保水作用,有利于增强植物的水分调节能力。所研究植物的 T_e 变化范围较广,7.19—79.07 μm ,最大值为最小值的 11 倍左右, R_e 的变化幅度为 1.7%—11.81%,说明不同种荒漠植物在适应环境的过程中,表皮细胞的保水能力各不相同,黄毛头最高,沙拐枣次之。此外,轴状光合器官植物的 T_e 范围大多在 19—80 μm 之间,而叶状光合器官的 T_e 小于 16 μm ,普遍低于轴状光合器官。

干旱区植物的叶肉组织向着提高光合效能的方向发展,其中栅栏组织、海绵组织特征最能反映植物对光照的适应^[25],贮水组织主要起渗透调节作用。在叶状光合器官中,栅栏组织为正常型或全栅型,如柠条、荒漠锦鸡儿、骆驼刺等为正常型,紫菟木为全栅型;轴状光合器官的栅栏组织多属于环栅型,是植物适应干旱环境的高级形式^[30],如梭梭、沙拐枣、珍珠等。

如表 2 所示, T_p 的变化范围是 41.25—166.50 μm , R_p 为 6.64%—55.22%,其中 C_3 和 C_4 植物 T_p 的变化范围分别为 59.35—166.50 μm 和 41.25—60.18 μm , R_p 的大致范围分别为 22.97%—55.22% 和 6.64%—12.28%,由此可见,大多数 C_3 植物中 T_p 和 R_p 高于 C_4 植物。海绵组织在某些植物中退化,尤其在多数轴状光合器官的植物中没有海绵组织的分化,如梭梭、花棒、沙拐枣、珍珠等;黄毛头与合头草的 T_s 分别为 178.24 μm 和 144.64 μm ,在所研究植物中居于前两位,但在整个叶肉组织中分布的区域远远小于栅栏组织(图 1),处于退化状态,有被栅栏组织代替的趋势。较之叶状光合器官,轴状光合器官中有贮水组织分化, R_a 高达 58.16%,远远超过栅栏组织,部分轴状光合器官植物的贮水组织中有粘液细胞和含晶细胞分布,如沙拐枣、红砂、珍珠等(图未给出)。

3.3 荒漠区植物光合器官解剖结构特征与 $\delta^{13}\text{C}$ 值

指示植物长期水分利用效率的 $\delta^{13}\text{C}$ 值主要受 CO_2 扩散和分馏的影响^[23-24],在自然界中,植物的光合作用是产生碳同位素分馏的重要过程,而这个过程受到植物内部结构的影响,也就是说,解剖结构通过对叶片内部 CO_2 导度的影响从而影响到植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值^[19]。具体来说,栅栏组织和海绵组织特征最能反映植物对光能的适应。栅栏组织发达,多层,排列紧密,大量的叶绿素促进光合作用,对叶肉中 CO_2 的竞争增强,使 CO_2 供应不足,同时,这种结构的遮荫效应以及阻碍 CO_2 扩散的效应均会减弱植物的光合作用^[31-32],相反,栅栏组织中一定距离的范围内存在大的胞间隙,会更利于 CO_2 的扩散和对光能的利用,海绵组织的分化也有利于 CO_2 扩散。

此外,在水分极度贫乏的环境中,荒漠区植物的结构在保持水分和限制水分散失方面也有重要作用。叶片、表皮越厚,越利于保存体内水分,厚角质层限制了水分蒸腾和防止过强光照对内部结构的灼伤;贮水组织为周围细胞提供湿润的小环境,通过渗透调节保证生理代谢的正常进行,同时透明状的贮水组织减弱植物内部的遮光效应,增加光能利用率,此组织在轴状光合器官中普遍存在。

3.4 荒漠区植物光合器官解剖特征与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相关性分析

荒漠区植物各组织结构对 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响程度不同,且各组织特征的变化也不同步。本研究通过 6 个最能代表光照和水分利用的解剖指标与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相关关系进行了初步分析,从解剖结构的角度为荒漠区植物的水分利用效率寻求有效的表征指标(表 3)。

荒漠区植物各组织结构之间以及与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相关分析结果表明: $\delta^{13}\text{C}$ 值与 T_I 或 D_a 有着极显著的正相关关系,回归分析,可得: $y=0.007x-29.056(r=0.719,P<0.01)$,同时,与植物的 T_c , T_e 和 T_s 正相关,与 T_p , T_a 负相关,但相关性不显著。在植物的各组织之间, T_I 或 D_a 与 T_e , T_s , T_a 正相关,与 T_c 和 T_p 负相关,说明在影响 $\delta^{13}\text{C}$ 值的因子上,具有相同功能的结构之间具有一致性。此外, T_c 与 T_a 之间存在显著的负相关关系($r=-0.819,P<0.05$),说明储水组织发达的植物,其减少水分流失的功能相对较弱。

表 2 荒漠植物光合器官不同组织的数量特征
Table 2 Quantity characteristics of various tissues of leaf and assimilating shoot in desert plants

横截面 Cross section	植物种类 Species	叶或同化枝 Leaf or Assimilating shoot		角质层 Cuticular C.		表皮 Epidermis E.		栅栏组织 Palisade tissue Pt.		海绵组织 Spongy tissue St.		贮水组织 Aqueous tissue At.	
		L or As	Tl or Da/ μm	$Tc/\mu\text{m}$	$Re/\%$	$Te/\mu\text{m}$	$Re/\%$	$Tp/\mu\text{m}$	$Rp/\%$	$Ts/\mu\text{m}$	$Rs/\%$	$Ta/\mu\text{m}$	$Ra/\%$
叶状 Leaf	紫菀木		305.46±19.09e	3.16±0.14f	1.03c	15.07±1.01d	9.87b	84.34±5.11c	55.22a	-	-	-	-
	籽蒿		298.26±25.2e	5.28±0.12b	1.77a	15.76±0.25d	10.57ab	102.49±8.29b	34.36b	89.84±6.4d	30.12b	-	-
	泡泡刺		642.37±54.83d	3.49±0.05e	0.54d	12.96±1.05d	4.03e	166.50±12.17a	51.84a	-	-	-	-
	柠条		230.97±19.32e	2.08±0.07i	0.90c	9.80±0.3e	8.49c	70.40±5.16d	30.48c	66.72±5.6e	28.89bc	-	-
	骆驼刺		334.48±28.3e	0.96±0.05k	0.29d	7.19±0.9e	4.30e	59.35±3.1e	17.74e	85.23±7.11d	25.48c	-	-
	荒漠锦鸡儿		257.27±21.69e	2.54±0.20h	0.99c	9.68±0.13e	7.53cd	96.41±7.04c	37.47b	122.29±11.94c	47.54a	-	-
	红柳		254.09±21.23e	2.92±0.12g	1.15b	13.68±0.3d	10.77ab	74.03±5.75d	29.14c	51.32±5.46e	20.20d	-	-
	花棒		910.99±44.46c	1.62±0.13j	0.36d	7.73±0.28e	1.70f	114.38±10.8b	25.11d	-	-	264.93±22.39b	58.16a
	红砂		579.35±71.86d	5.59±0.13a	1.93a	19.55±0.5c	6.75d	84.92±6.54c	29.32c	-	-	111.15±8.86d	38.37b
	黄毛头		1339.06±117.92b	1.91±0.15i	0.28d	79.07±2.25a	11.81a	109.47±9.96b	8.18f	178.24±12.18a	13.31e	388.00±25.4a	57.95a
轴状 Axes	合头草		699.17±51.05d	4.95±0.08c	1.42b	23.24±1.27c	6.65d	160.59±13.22a	22.97d	144.64±12.2b	20.69d	185.25±14.2c	52.99a
	梭梭		985.47±58.09c	2.39±0.15h	0.49d	10.09±1.71e	2.05f	41.25±4.53f	8.37f	-	-	216.57±18.41c	43.95b
	沙拐枣		1587.64±97.24a	3.83±0.15d	0.48d	32.79±0.66b	4.13e	52.68±4.31ef	6.64f	-	-	193.85±10.91c	24.42c
	珍珠		979.94±43.3c	2.58±0.12h	0.53d	20.55±1.21c	4.19e	60.18±6.95d	12.28e	-	-	279.54±23.22b	57.05a
	植物种类中斜体表示 C ₄ 植物,其余为 C ₃ 植物;表中数据是平均值±标准差;不同组织厚度用 T 表示,叶厚度和轴直径分别用 Tl 和 Da 表示,各比值用 R 表示;L: Leaf; As: Assimilating shoot; C: Cuticular; E: Epidermis; Pt: Palisade tissue; St: Spongy tissue; At: Aqueous tissue; 同列不同字母表示差异显著, P<0.05												

荒漠区植物不同组织厚度在整个光合器官中所占的比例与 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的相关性分析可知: $\delta^{13}\text{C}$ 值与各组织比例之间存在不同程度的负相关关系,但与 R_p 呈极显著负相关($r = -0.638, P < 0.01$),与其它各组织比值之间关系不显著。

表 3 荒漠区植物光合器官 $\delta^{13}\text{C}$ 值与各组织结构的相关关系
Table 3 Correlation coefficients of photosynthetic organ traits with $\delta^{13}\text{C}$ value

	叶或同化枝 L or As	角质层 C	表皮 E	栅栏组织 Pt	海绵组织 St	贮水组织 At	稳定碳同位素比率 $\delta^{13}\text{C}$
角质层 C	-0.052		0.458	0.487	0.256	-0.230	-0.318
表皮 E	0.619 *	0.004		0.268	-0.323	0.195	-0.464
栅栏组织 Pt	-0.091	0.328	0.127		0.472	0.235	-0.638 **
海绵组织 St	0.859 *	0.081	0.772 *	0.692		1.000	-0.406
贮水组织 At	0.497	-0.819 *	0.651	0.087	1.000		-0.496
稳定碳同位素比率 $\delta^{13}\text{C}$	0.719 **	0.035	0.173	-0.472	0.752	-0.072	

左下角表示荒漠植物各组织厚度与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相关系数,右上角黑体表示各组织比例与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相关系数; * 表示差异显著, $P < 0.05$; ** 表示差异极显著, $P < 0.01$

4 结论与讨论

水是干旱区植物生长的限制性因素,光合器官作为植物对环境变化较为敏感的部位,对可利用的水资源具有生理调节作用^[33],并沿着有利于提高水分利用效率的方向发展,而植物这种功能的发挥以光合器官的结构为基础。干旱条件下,叶片解剖结构的改变能够通过气孔下腔定位羧基组成转变 CO_2 导度^[34],从而引起植物碳同位素分馏差异。可见,植物光合器官结构通过对光合速率的影响直接影响到 $\delta^{13}\text{C}$ 值以及长期水分利用效率。

叶片厚度 整个叶片厚度或同化枝直径增加直接影响了水分散失速率,而且单位叶面积内叶肉组织的表面积增大,营养物质和光合系统也越丰富^[35-37],使水分得到高效利用。有研究表明,单位叶面积的干物质质量(SLM)作为叶片光合能力和 $\delta^{13}\text{C}$ 值的有效指示器^[38],与叶片厚度和 WUE 存在正相关关系^[21-22]。容丽^[25]等关于喀斯特峡谷石漠化区 6 种常见植物的解剖结构与 $\delta^{13}\text{C}$ 值关系的研究表明: $\delta^{13}\text{C}$ 值与叶片厚度有着最为统一的正相关关系。本文所研究植物的叶片厚度变化范围很大,从 230.97—1587.64 μm ,不同种植物的差异显著,与 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈显著正相关,因此,可以将 TI 或 Da 作为植物水分利用效率的指示值,叶片越厚,WUE 越高。

表皮特征 植物表皮与外界环境有着直接联系,表现植物对光照和空气环境的适应,角质层特征表现植物的水分蒸腾,相关性分析表明, T_c 和 T_e 与 $\delta^{13}\text{C}$ 值正相关(表 3),且 T_e 的相关性较高。对所研究的 C_3 植物来说,黄毛头和合头草的表皮厚度大于红砂,而角质层厚度低于红砂,但是 $\delta^{13}\text{C}$ 值的大小与表皮厚度一致,这也说明了 T_e 对 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响高于角质层。这可能是由于叶片的表皮厚度与植物的吸水组织根系有关的缘故,根系较浅,水分吸收能力弱,需要通过加厚叶片表皮来减少水分蒸腾,使叶肉细胞保持更多水分来维持高的渗透势,反之,根系发达,水分吸收和传输能力较强,防止水分蒸腾不是关键,因此不只是通过增加表皮厚度来保持水分^[39]。本研究中,根系较深的灌木,如柠条^[40]、荒漠锦鸡儿、骆驼刺、花棒等的表皮细胞相对较薄,而根系相对较浅的合头草、黄毛头^[41],表皮细胞较大,需要更强的保水能力,在水分缺乏的荒漠区,更需要提高水分利用效率,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值较深根系的上述 4 种 C_3 植物高。

叶肉特征 荒漠植物的叶肉组织向着提高光合效能的方向发展,高度发达的栅栏组织既可避免强光对叶肉细胞的灼伤,又可以有效利用衍射光进行光合作用^[42-43]。也就是说,栅栏组织越厚,细胞越小,排列越紧密,则植物利用光能的效率越高^[44],但是光合作用加强的同时会加剧对叶肉细胞中 CO_2 的竞争,使 CO_2 供应不足,而且高度发达的栅栏组织会产生荫蔽效应并阻碍叶肉中 CO_2 的横向扩散,光合作用受到限制^[31]。不仅如此,Thoday^[45]认为水分通过栅栏组织向表皮运输要比通过海绵组织多。由此推论,植物中栅栏组织越厚,

在叶片中所占比例越大,反而会增加水分散失。本文中 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 T_p 或 R_p 呈负相关关系,说明荒漠植物的栅栏组织对 CO_2 的扩散和分馏、荫蔽效应、水分散失方面的影响高于对光能的高效利用,可能是由于荒漠区光照强烈,植物通过荫蔽效应和散失水分来减弱光照对植物组织的灼伤,是荒漠区植物的一种防护对策。较之这种防护对策,提高水分利用效率的需求相对较弱。具有较高水分利用效率的 C_4 植物,如珍珠、梭梭、沙拐枣等,它们的栅栏组织厚度较小,维管束鞘细胞形成的花环结构将 CO_2 聚集在占有较小比例的栅栏组织中,有利于光合作用中 CO_2 的分馏, $\delta^{13}\text{C}$ 值较高。

相对栅栏组织,海绵组织对植物光合作用和水分利用效率的提高有着积极的作用。疏松多孔的海绵组织有利于 CO_2 的扩散和运输以及分馏^[31],有利于提高 WUE。本研究的相关性分析表明, $\delta^{13}\text{C}$ 值与 T_s 正相关(表 3),与 Mediavilla^[31]关于叶片内部结构与光合资源利用率关系的研究结果一致,增加叶片内部组织间隙有利于提高 WUE。

具有贮水组织的荒漠植物具有较高的抗旱能力,主要是由于贮水组织的水势较栅栏组织以及表皮细胞高,当植物受到干旱胁迫时,贮水组织向栅栏组织等提供水分,使叶肉细胞维持一定的渗透压,维持正常代谢^[46],由此可见,贮水组织对植物叶片的渗透调节有着重要作用。此外,贮水组织除了阻碍 CO_2 扩散外,还会溶解部分的 CO_2 ,减小叶片细胞间隙 CO_2 浓度, $\delta^{13}\text{C}$ 值增加,这与 $\delta^{13}\text{C}$ 值同 C_i/C_a 比值呈线性相关(C_i 是叶片细胞间隙的 CO_2 浓度, C_a 是空气浓度)^[23-24]的结果一致。本研究中,轴状光合器官的植物有贮水组织的分化,其在整个光合器官中所占比例高达 58.16%,在这 7 种植物中,除花棒外,其它 6 种轴状光合器官植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值均高于叶状植物(表 1),说明贮水组织有利于提高植物的 WUE。

关于荒漠植物的抗旱性,黄振英^[30]等指出,旱生叶片的结构向着栅栏组织发达,发展贮水组织以及叶片退化等方向发展。本研究结果与此不一致, T_p 与 $\delta^{13}\text{C}$ 值负相关,不利于水分利用效率的提高,说明荒漠植物对水分的高效利用和抗旱性在结构上的响应存在分歧,高的水分利用效率只是植物适应干旱的机制之一^[47]。海绵组织退化,贮水组织在植物光合器官中的比例增大,充分体现了植物渗透调节的重要性。

综上所述,荒漠区植物内部多样的结构都说明了其环境适应性以及对 WUE 的影响,其中, $\delta^{13}\text{C}$ 值与叶片厚度或同化枝直径有着极显著的相关关系,可以作为 WUE 的形态表征指标。

References:

- [1] Klich M G. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environmental and Experimental Botany*, 2000, 44 (3): 171-183.
- [2] Li L Z, Shao L H, Yu Y W, Chen J G, Zhang D G. Study on leaf dissection structure and drought resistance of four shrubs growing in desert steppe in Tsaidam. *Grassland and Turf*, 2009, (3): 20-23.
- [3] Su P X, Yan Q D. Stable carbon isotope variation in plants and their indicating significances along the inland Heihe River basin of northwestern China. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(4): 1616-1624.
- [4] Li A P, Wang X J, Yang X Y, Zhang L. Evaluation of drought resistance capacity of desert shrubs in Hobq desert based on characteristics of leaf anatomical structure. *Journal of Desert Research*, 2010, 30(6): 1405-1410.
- [5] Gong W C, Zhuang L, Zhao W Q, Zhan D X, Zhang L. Ecological adaptation of morphological and anatomical structure of photosynthetic organs of *Tamarix ramosissima* and *Haloxylon ammodendron*. *Journal of Desert Research*, 2011, 31(1): 129-136.
- [6] Cai Z Q, Qi X, Cao K F. Response of stomatal characteristics and its plasticity to different light intensities in leaves of seven tropical woody seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(2): 201-204.
- [7] Wang X L, Ma J. A study on leaf-structure and the diversity of xerophytes ecology adaptation. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(6): 787-792.
- [8] Wang Y L, Wang J. *Plant Morphological Structure and Environment*. Lanzhou: Lanzhou University Press, 1989: 57-87.
- [9] Richards R A, Rebetzke G J, Condon A G, van Herwaarden A F. Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield in temperate cereals. *Crop Science*, 2002, 42(1): 111-121.
- [10] Cowan I R. Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants // Lange O L, Nobel P S, Osmond C B, Ziegler H, eds. *Physiological Plant Ecology II. Encyclopaedia of Plant Physiology, New Series*, vol 12B. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 1982: 589-613.
- [11] Ziegler H. Stable isotopes in plant physiology and ecology // Behnke H D, Lüttge U, Esser K, eds. *Progress in Botany*, Vol 56. Berlin: Springer-

- Verlag, 1995: 1-24.
- [12] Su B, Han X G, Li L H, Huang J H, Bai Y F, Qu C M. Responses of $\delta^{13}\text{C}$ value and water use efficiency of plant species to environmental gradients along the grassland zone of northeast China transect. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(6): 648-655.
- [13] Xie X Q. The research on the crop necessary water, consuming water and water use efficiency of agricultural ecosystem in main kind area in China // Farmland Ecologically Trial Study. Beijing: Weather Press, 1996: 64-81.
- [14] Hall A E, Richards R A, Condon A G, Wright G C, Farquhar G D. Carbon isotope discrimination and plantbreeding. *Plant Breeding Reviews*, 1994, 12: 81-113.
- [15] Araus J L, Amaro T, Casadesús J, Asbati A, Nachit M M. Relationships between ash content, carbon isotope discrimination and yield in durumwheat. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1998, 25(7): 835-842.
- [16] Tsialtas J T, Kassioumi M, Veresoglou D S. Evaluating leaf ash content and potassium concentration as surrogates of carbon isotope discrimination in grassland species. *Journal Agronomy and Crop Science*, 2002, 188(3): 168-175.
- [17] Frank A B, Ray I M, Berdahl J D, Karn J F. Carbon isotope discrimination, ash and canopy temperature in three wheatgrass species. *Crop Science*, 1997, 37(5): 1573-1576.
- [18] Jones L H P, Handreck K A. Studies of silica in the oat plant. III. Uptake of silica from soil by the plant. *Plant and Soil*, 1965, 23(1): 79-96.
- [19] Masle J, Farquhar G D, Wong S C. Transpiration ratio and plant mineral content are related among genotypes of a range of species. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1992, 19(6): 709-721.
- [20] Sparks J P, Ehleringer J R. Leaf carbon isotope discrimination and nitrogen content for riparian trees along elevational transects. *Oecologia*, 1997, 109(3): 362-367.
- [21] Wright G C, Nageswara Rao R C, Farquhar G D. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in peanut under water deficit conditions. *Crop Science*, 1994, 34(1): 92-97.
- [22] Brown R H, Byrd G T. Relationships between specific leaf weight and mineral concentration among genotypes. *Field Crops Research*, 1996, 54(1): 19-28.
- [23] Williams D G, Ehleringer J R. Carbon isotope discrimination and water relations of oak hybrid populations in Southwestern Utah. *Western North American Naturalist*, 2000, 60(2): 121-129.
- [24] Farquhar G D, Richards R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1984, 11(6): 539-552.
- [25] Rong L, Wang S J, Du X L, Yu G S. Relationship among leaf anatomical characters and foliar $\delta^{13}\text{C}$ values of six woody species for Karst Rocky Desertification areas. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, 44(10): 29-34.
- [26] Li Z L. *Plant Slice Technology*. 2nd ed. Beijing: Science Press, 1987.
- [27] Li Z L, Li R A. Observation on assimilating shoots of nine xerophytes species in Gansu. *Chinese Bulletin of Botany*, 1981, 23(3): 181-183.
- [28] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubik K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1989, 40(1): 503-537.
- [29] Marshall J D, Zhang J W. Carbon isotope discrimination and water-use efficiency in native plants of the North-Central Rockies. *Ecology*, 1994, 75(7): 1887-1895.
- [30] Huang Z Y, Wu H, Hu Z H. The structures of 30 species of psammophytes and their adaptation to the sandy desert environment in Xinjiang. *Acta Phytocologica Sinica*, 1997, 21(6): 521-530.
- [31] Mediavilla S, Esudero A, Heilmeyer H. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiology*, 2001, 21(4): 251-259.
- [32] Poorter H, Remkes C, Lambers H. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiology*, 1990, 94(2): 621-627.
- [33] Sobrado M A, Ehleringer J R. Leaf carbon isotope ratios from a tropical dry forest in Venezuela. *Flora*, 1997, 192: 121-124.
- [34] Evans J R, Caemmerer S V, Setchell B A, Hudson G S. The relationship between CO_2 transfer conductance and leaf anatomy in transgenic tobacco with a reduced content of Rubisco. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1994, 21(4): 475-495.
- [35] Niinemets U. Components of leaf dry mass per area thickness and density-alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, 1999, 144(1): 35-47.
- [36] Shipley B, Lechowicz M J. The functional coordination of leaf morphology and gase exchange in 40 wetland plant species. *Ecoscience*, 2000, 7(2): 183-194.
- [37] Slaton M R, Raymond H E, Smith W K. Estimating nearinfrared leaf reflectance from leaf structural characteristics. *American Journal of Botany*, 2001, 88(2): 278-284.
- [38] Martin B, Thorntenson Y R. Stable carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$), water use efficiency, and biomass productivity of *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon pennellii*, and the F1 hybrid. *Plant Physiol*, 1988, 88(1): 213-217.
- [39] Ma J J, Ji C J, Han M, Zhang T F, Yan X D, Hu D, Zeng H, He J S. Comparative analyses of leaf anatomy of dicotyledonous species in Tibetan

and Inner Mongolian grasslands. *Life Science*, 2012, 55(1): 68-79.

- [40] Fang X W, Wang W P, He X Q, Wang G. A study on vegetative compensatory growth of shrub, *Caragana korshinskii*, under different clipping treatments in disturbance environment. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(5): 810-816.
- [41] Shi Y J, Wang C L. *Kalidium foliatum* (Pall.) Moq. *Journal of Traditional Chinese Veterinary Medicine*, 2003, (S1): 142-144.
- [42] Yang S D, Chen G C, Zhang C L, Chen J, Wang X C. Some difference of capacity of osmotic regulation between lanceolate and broad-ovate leaves in *Populus euphratica*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2004, (9): 1583-1586.
- [43] Yang G, Wang C G. Preliminary study on leaf and stem structure of the xerophyte in Lop Nor. *Arid Zone Research*, 1984, 57(1): 57-63.
- [44] Li F L, Bao W K. Responses of the morphological and anatomical structure of the plant leaf to environment change. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, 22(S1): 118-127.
- [45] Thoday D. The significance of reduction in the size of leaves. *Journal of Ecology*, 1931, 19(2): 297-303.
- [46] Liu L, Ren Y. Water metabolism of several psammophyte. *Journal of Inner Mongolia Forestry Science and Technology*, 2011, 37(3): 8-12.
- [47] Hall A E. Physiological ecology of crops in relation to light, water, and temperature // Carroll C R, Vandermeer J H, Rosset P, eds. *Agroecology*. New York: Mc Graw Hill Publishing Company, 1990: 191-233.

参考文献:

- [2] 李林芝, 邵麟惠, 于应文, 陈建纲, 张德罡. 柴达木荒漠草原 4 种灌木叶片解剖结构与其抗旱性的研究. *草原与草坪*, 2009, (3): 20-23.
- [3] 苏培玺, 严巧娣. 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*, 2008, 28(4): 1616-1624.
- [4] 李爱平, 王晓江, 杨小玉, 张雷. 库布齐沙漠几种沙生灌木叶解剖结构耐旱特征研究. *中国沙漠*, 2010, 30(6): 1405-1410.
- [5] 公维昌, 庄丽, 赵文勤, 占东霞, 张莉. 多枝怪柳与梭梭光合器官形态解剖结构的生态适应性. *中国沙漠*, 2011, 31(1): 129-136.
- [6] 蔡志全, 齐欣, 曹坤芳. 七种热带雨林树苗叶片气孔特征及其可塑性对不同光照强度的响应. *应用生态学报*, 2004, 15(2): 201-204.
- [7] 王勋陵, 马骥. 从旱生植物叶结构探讨其生态适应的多样性. *生态学报*, 1999, 19(6): 787-792.
- [8] 王勋陵, 王静. 植物形态结构与环境. 兰州: 兰州大学出版社, 1989: 57-87.
- [12] 苏波, 韩兴国, 李凌浩, 黄建辉, 白永飞, 渠春梅. 中国东北样带草原区植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值及水分利用效率对环境梯度的响应. *植物生态学报*, 2000, 24(6): 648-655.
- [13] 谢贤群. 我国主要类型地区农业生态系统作物需水、耗水、水分利用效率研究 // 农田生态试验研究. 北京: 气象出版社, 1996: 64-81.
- [25] 容丽, 王世杰, 杜雪莲, 俞国松. 喀斯特峡谷石漠化区 6 种常见植物叶片解剖结构与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相关性. *林业科学*, 2008, 44(10): 29-34.
- [26] 李正理. 植物制片技术 (第二版). 北京: 科学出版社, 1987.
- [27] 李正理, 李荣放. 我国甘肃九种旱生植物同化枝的解剖观察. *植物学报*, 1981, 23(3): 181-183.
- [30] 黄振英, 吴鸿, 胡正海. 30 种新疆沙生植物的结构及其对沙漠环境的适应. *植物生态学报*, 1997, 21(6): 521-530.
- [40] 方向文, 王万鹏, 何小琴, 王刚. 扰动环境中不同刈割方式对柠条营养生长补偿的影响. *植物生态学报*, 2006, 30(5): 810-816.
- [41] 时永杰, 王朝凌. 盐爪爪. *中兽医医药杂志*, 2003, (S1): 142-144.
- [42] 杨树德, 陈国仓, 张承烈, 陈珈, 王学臣. 胡杨披针形叶与宽卵形叶的渗透调节能力的差异. *西北植物学报*, 2004, (9): 1583-1586.
- [43] 杨戈, 王常贵. 罗布泊地区几种旱生植物茎、叶结构的初步研究. *干旱区研究*, 1984, 57(1): 57-63.
- [44] 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(S1): 118-127.
- [46] 刘莉, 任昱. 几种沙生植物水分代谢问题探讨. *内蒙古林业科技*, 2011, 37(3): 8-12.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 33 ,No. 16 Aug. ,2013(Semimonthly)
CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- Advances in theoretical issues of species distribution models LI Guoqing, LIU Changcheng, LIU Yuguo, et al (4827)
A review on rare earth elements in farmland ecosystem JIN Shulan, HUANG Yizong (4836)
A review on the mechanism of attachment and metamorphosis in barnacle cyprids ... RAO Xiaozhen, LIN Gang, XU Youqin (4846)
Decision making in group living animals WANG Chengliang, WANG Xiaowei, QI Xiaoguang, et al (4857)

Autecology & Fundamentals

- Influence of monsoon's advancing, retreating and conversion on migrations of *Nilaparvata lugens* (Stål) in China
..... BAO Yunxuan, HUANG Jinying, XIE Xiaojin, et al (4864)
Prey selection and feeding rate of sea stars *Asterias amurensis* and *Asterina pectinifera* on three bivalves
..... QI Zhanhui, WANG Jun, MAO Yuze, et al (4878)
Habitat selection of Whooper Swan at Bayanbulak in Xinjiang of China DONG Chao, ZHANG Guogang, LU Jun, et al (4885)
The genetic structure of endemic plant *Pteroceltis tatarinowii* by ISSR markers
..... LI Xiaohong, ZHANG Hui, WANG Deyuan, et al (4892)
Genetic analysis of salt tolerance of F₁ progenies between chrysanthemum and the intergeneric hybrid of chrysanthemum and
crossostephium XU Lili, CHEN Fadi, CHEN Sumei, et al (4902)
Indicative effect of the anatomical structure of plant photosynthetic organ on WUE in desert region
..... ZHANG Haina, SU Peixi, LI Shanxia, et al (4909)
Effects of water on photosynthesis in different age of tomato leaves CHEN Kaili, LI Jianming, HE Huiqiang, et al (4919)
Photosynthesis-nitrogen relationship in evergreen and deciduous tree species at different altitudes on Mao'er Mountain, Guangxi
..... BAI Kundong, JIANG Debing, WAN Xianchong (4930)
Effect of fertilization on the dynamic of soil N₂O fluxes in Chinese chestnut stands
..... ZHANG Jiaojiao, LI Yongfu, JIANG Peikun, et al (4939)
Effects of long-term fertilization on aggregate dynamics and organic carbon and total nitrogen contents in a reddish paddy soil
..... LIU Xiyu, WANG Zhongqiang, ZHANG Xinyu, et al (4949)

Population, Community and Ecosystem

- Carbon storage of natural wetland ecosystem in Daxing'anling of China MU Changcheng, WANG Biao, LU Huicui, et al (4956)
Monitoring the riparian vegetation cover after the Wenchuan earthquake along the Minjiang River valley based on multi-temporal
Landsat TM images; a case study of the Yingxiu-Wenchuan section XU Jiceng, TANG Bin, LU Tao (4966)
A dynamic analysis of spatial distribution pattern of *Larix gmelinii* natural forest in Pangu farm under varying intensity of fire
disturbance NI Baolong, LIU Zhaogang (4975)
Structure of macrozoobenthos in lakes along the Yangtze River and relationships with environmental characteristics
..... CAI Yongjiu, JIANG Jiahu, ZHANG Lu, et al (4985)
The research on the age structure and sex ratio of *Niviventer confucianus* in Thousand Island Lake
..... ZHANG Xu, BAO Yixin, LIU Jun, et al (5000)
Mathematical model of insect Logistic increasing and economic threshold based on sex pheromone trap
..... ZHAO Zhiguo, RONG Erhua, ZHAO Zhihong, et al (5008)
Community composition and phototaxis of insects in tea plantations in Southern Jiangshu Province during late fall
..... ZHENG Yingcha, NIU Yuqun, CUI Guiling, et al (5017)
Effect of agricultural land use types on soil mite communities in north China
..... HAN Xuemei, LI Dandan, LIANG Zian, et al (5026)

Landscape, Regional and Global Ecology

- Exploring the space syntax under negative planning: a case study of landscape connectivity based on the behaviors of avian edge
species YANG Tianxiang, ZHANG Weiqian, FAN Zhengqiu, et al (5035)
Temporal-spatial variation of heterotrophic respiration in alpine area of southwestern China
..... ZHANG Yuandong, PANG Rui, GU Fengxue, et al (5047)

- Variability of soil organic matter and its main factors in Jiangsu Province ZHAO Mingsong, ZHANG Ganlin, LI Decheng, et al (5058)
- Spatial distribution and change of vegetation carbon in Northwest Guangxi, China on the basis of vegetation inventory data ZHANG Mingyang, LUO Weijian, LIU Huiyu, et al (5067)
- Resource and Industrial Ecology**
- Urban metabolism process based on emergy synthesis; a case study of Beijing LIU Gengyuan, YANG Zhifeng, CHEN Bin (5078)
- Evaluation on cultivated land ecological security based on the PSR model and matter element analysis ZHANG Rui, ZHENG Huawei, LIU Youzhao (5090)
- The effect of super absorbent polymer on the growth and nutrition absorption of *Festuca arundinacea* L. on an improved gangue matrix ZHAO Zhifeng, WANG Dongmei, ZHAO Tingning (5101)
- Urban, Rural and Social Ecology**
- The effect of distance on the ecological conservation value; a case study of Sanjiang Plain Wetland AO Changlin, CHEN Jinting, JIAO Yang, et al (5109)
- Research Notes**
- Scaling effect on spatial variation of soil organic carbon in mountainous areas of Guangdong Province JIANG Chun, WU Zhifeng, QIAN Lexiang, et al (5118)
- The changes of hair length and pelage thermal insulation in captive female squirrel, *Sciurus vulgarize manchuricus*, during autumn molting period JING Pu, ZHANG Wei, HUA Yan, et al (5126)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于1981年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索生态学奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大16开本,300页,国内定价90元/册,全年定价2160元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路18号 电话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网址: www.ecologica.cn

本期责任副主编 王克林 编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段靖

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981年3月创刊)

第33卷 第16期 (2013年8月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 33 No. 16 (August, 2013)

编辑 《生态学报》编辑部
地址:北京海淀区双清路18号
邮政编码:100085
电话:(010)62941099
www.ecologica.cn
shengtaixuebao@rcees.ac.cn

主编 王如松
主管 中国科学技术协会
主办 中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
地址:北京海淀区双清路18号
邮政编码:100085

出版 科学出版社
地址:北京东黄城根北街16号
邮政编码:100717

印刷 北京北林印刷厂
发行 科学出版社
地址:东黄城根北街16号
邮政编码:100717
电话:(010)64034563
E-mail: journal@espg.net

订购 全国各地邮局
国外发行 中国国际图书贸易总公司
地址:北京399信箱
邮政编码:100044

广告经营 京海工商广字第8013号
许可证

Edited by Editorial board of
ACTA ECOLOGICA SINICA
Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
Tel: (010)62941099
www.ecologica.cn
shengtaixuebao@rcees.ac.cn

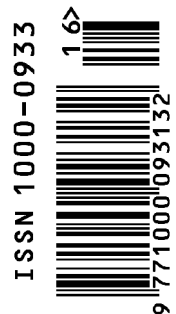
Editor-in-chief WANG Rusong
Supervised by China Association for Science and Technology
Sponsored by Ecological Society of China
Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS
Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China

Published by Science Press
Add: 16 Donghuangchenggen North Street,
Beijing 100717, China

Printed by Beijing Bei Lin Printing House,
Beijing 100083, China

Distributed by Science Press
Add: 16 Donghuangchenggen North
Street, Beijing 100717, China
Tel: (010)64034563
E-mail: journal@espg.net

Domestic All Local Post Offices in China
Foreign China International Book Trading
Corporation
Add: P. O. Box 399 Beijing 100044, China



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元