

DOI: 10.5846/stxb201406261324

张曦, 王振南, 陆姣云, 杨梅, 杨惠敏. 紫花苜蓿叶性状对干旱的阶段性响应. 生态学报, 2016, 36(9): - .

Zhang X, Wang Z N, Lu J Y, Yang M, Yang H M. Responses of leaf traits to drought at different growth stages of alfalfa. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(9): - .

紫花苜蓿叶性状对干旱的阶段性响应

张 曦, 王振南, 陆姣云, 杨 梅, 杨惠敏*

兰州大学草地农业科技学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730020

摘要:通过盆栽控水试验,研究了不同生育时期陇东苜蓿(*Medicago sativa* L. cv. Longdong)叶性状对不同程度干旱的响应。结果表明:(1)随干旱加重,叶干物质含量(LDMC)、叶氮含量(LN)、比叶重(LMA)、叶厚(LT)上升,叶面积(LA)减小,叶磷含量(LP)无明显变化,叶绿素含量(Chl)和叶长宽比(L/W)波动较大。(2)随生育时期的延长,LT、LDMC、L/W和LA变化不明显,LN下降,LP呈倒“V”型趋势,LMA和Chl波动较大。(3)L/W与LN、LT显著负相关;LDMC与LT、LMA显著正相关;LMA与LT、LN显著正相关,与L/W、LP显著负相关;LN与LT显著正相关;LA与LP显著正相关,与LDMC、LMA、LN显著负相关;Chl与其他叶性状均不相关。尽管干旱下陇东苜蓿不同生育时期叶性状响应并未表现出一致的变化,叶性状的差异性变化还是部分反映了陇东苜蓿适应干旱而采取的综合策略。从不同生育时期的差异性反应角度出发,探讨干旱下的叶性状响应是阐明优良牧草紫花苜蓿水分适应性的新的尝试。

关键词:紫花苜蓿;叶性状;土壤水分供应;生育时期

Responses of leaf traits to drought at different growth stages of alfalfa

ZHANG Xi, WANG Zhennan, LU Jiaoyun, YANG Mei, YANG Huimin*

State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Abstract: Alfalfa (*Medicago sativa* L.) is a high quality forage that is widely planted in arid and semi-arid regions of the world. Although it has high drought resistance capability, it still requires much water for growth and development. Soil water supply as one of the main factors limiting the expansion of alfalfa cultivation could severely affect its productivity. The changes in precipitation in some regions as a result of global climate change, such as exacerbation of drought, can result in the reduction of alfalfa yield and quality. Therefore, it is important to study the drought resistance mechanisms in alfalfa. Leaf is one of the most important organs linking a plant with the surrounding environment and is one of the most sensitive parts in the plant responding to changes in environmental factors. Leaf traits evolved as a result of balance (trade-off) between growth and survival (resistance and tolerance) in adverse environment, i. e., water deficient environment. However, a systematical investigation on the responses of leaf traits to drought is still lacking, and the changes in leaf traits have rarely been investigated at different plant growth stages. In addition, most of the previous studies were primarily on trees and less on herbaceous species, such as alfalfa, which differ heavily in morphological traits from trees. Therefore, in this study, a pot experiment was performed to investigate the responses of leaf traits of *M. sativa* ‘Longdong’ to drought at different growth stages. The aim of the study was to test the hypothesis that leaf traits in alfalfa change in different growth stages in response to water deficit. The results are as follows: (1) With the increase in soil drought, leaf dry matter content (LDMC), leaf nitrogen concentration per unit mass (LN), leaf mass per unit area (LMA), and leaf thickness (LT)

基金项目:国家自然科学基金(31172248); 人力资源和社会保障部 2012 年度留学人员科技活动项目择优资助经费和甘肃省科技重大专项(1203FKDA035)

收稿日期:2014-06-26; **网络出版日期:**2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huimiyang@lzu.edu.cn

increased, leaf area and leaf mass per unit area were sensitive to soil water deficit, whereas leaf area (LA) decreased, leaf phosphorus concentration per unit mass (LP) remained unchanged, and leaf length/width ratio (L/W) and leaf chlorophyll content (Chl) varied wildly without showing clear trends. (2) As the plants progressed through growth stages, LT, LDMC, L/W, and LA did not exhibit appreciable changes, whereas LN decreased, LP increased and then decreased, and LMA and Chl showed large fluctuations. (3) Pearson correlation analysis showed that L/W was negatively correlated with LN and LT, LDMC had positive correlation with LT and LMA. LMA was positively correlated with LT and LN and negatively correlated with L/W and LP. LN had a positive correlation with LT, and LA was positively correlated with LP and negatively correlated with LDMC, LMA, and LN. There was no significant correlation between Chl and other traits. Although there was no definite trend in changes in leaf traits to drought at different growth stages, the variation of leaf traits at different stages reflects a fundamental strategy of alfalfa's response to drought. To the best of our knowledge, this is the first study to elucidate the adaptation of alfalfa to drought through investigating changes in leaf traits at different growth stages.

Key Words: alfalfa; leaf trait; soil moisture supply; growth stage

叶片是植物与外界环境进行物质与能量交换的主要器官,在陆地植物生态系统功能中起至关重要的作用^[1]。叶性状是植物的重要特性之一^[2],是叶片响应环境变化所形成的内在生理及外在形态方面的适应对策,不仅与植株生物量和植物对资源的获得、利用及利用效率密切相关,还能客观地反映植物为了获得最大的碳收获所采取的生存策略^[3-6]。近年来,应用叶性状研究植物对环境的适应机理是生理生态学领域研究中新的突破点。研究表明,干旱环境下植物叶组织密度较高,叶面积较小,表皮较厚^[7-9]。也有研究表明,随干旱加重,叶干物质含量增加,比叶面积减小,叶氮含量维持较高^[10-13]。然而,对不同程度干旱下叶性状响应的研究缺乏系统性,对不同生育时期叶性状响应的研究尚未涉及。

紫花苜蓿 (*Medicago sativa* L.) 是我国种植面积最大的牧草种之一,具有巨大的经济效益和社会效益^[14]。尽管紫花苜蓿水分适应性较强,但同时也是耗水量较大的植物,因此,紫花苜蓿的扩大种植受到了土壤水分供应的极大限制,其生产力的提升也受到了影响^[15-16]。在全球变化背景下,局部地区降水格局将发生变化,干旱可能加剧,必然会对苜蓿产量和饲草品质产生更大的影响。因此,深入开展紫花苜蓿抗旱机制的研究,具有极重要的现实意义。

目前针对紫花苜蓿抗旱性的研究主要集中在形态结构^[17]、渗透调节^[18-20]、抗氧化酶^[19,21]和激素调控^[22]等方面,从叶性状角度出发探讨其在干旱下的生长及适应性的研究尚未见报道。因此,以甘肃地区广泛种植的陇东苜蓿为研究对象,研究了不同生育时期叶性状对不同程度干旱的响应,从叶性状角度揭示其抗旱机理,为干旱、半干旱地区紫花苜蓿栽培和管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

盆栽试验在兰州大学草地农业科技学院智能温室进行。供试苜蓿品种为陇东苜蓿 (*Medicago sativa* L. cv. Longdong)。试验期间温室环境设定为白天 25℃ (7:00—21:00),晚上 19℃ (21:00—7:00),相对湿度 30%—50%,自然光照。试验选用 35 cm×30 cm (口径×桶高) 的塑料桶,每桶装粉碎混匀的大田表层土 12 kg,土壤属黄绵土,质地轻壤,全碳含量 13.4 g/kg,全氮含量 0.80 g/kg,有效磷含量 29 mg/kg,速效钾含量 0.38 g/kg。

1.2 试验设计

2013 年 4 月 10 日播种,每桶中播种饱满种子 20 粒,苗期选生长均一的保留 8 株。在试验期间手工除杂草,并统一防治病虫害。待长出第一片复叶后,开始控水。试验设置水分梯度为:土壤水分含量为田间饱和持水量 (field water capacity, FWC, 28.63%) 的 80% (对照, CK)、65% FWC、50% FWC 和 35% FWC。每天 17:00 通

过称重法控制土壤水分含量。每周将塑料桶随机调整位置,避免光照、温度等的长期不均衡。

1.3 取样及测定指标和方法

在紫花苜蓿现蕾 10%、现蕾 50%、开花 10%和开花 30%时取样,每次取样 4 次重复。

叶片干物质含量(LDMC)测定:每个处理采集叶位和叶龄基本一致,叶片完全伸展、没有病虫害的 20 个叶片,用剪刀剪下,置于 2 片湿润的滤纸之间,迅速带回实验室,然后将叶片放入水中,在 5℃ 的黑暗环境中储藏 12 h^[23]。取出后迅速用吸水纸粘去叶片表面的水分,在万分之一的电子天平上称重(饱和鲜重)。将叶片放入 60℃ 烘箱内烘干 48 h 至恒重,取出称重(干重)。LDMC = 叶片干重(g)/叶片饱和鲜重(g)

叶面积(LA)和比叶重(LMA):叶片带回实验室后,用 WinFOLIA 叶面积测定仪测定 LA(cm²)。然后将叶片放入 60℃ 烘箱内烘干 48 h 至恒重,取出称重(干重)。LMA(g/m²) = 叶片干重(g)/叶面积(m²)

叶长宽比(L/W)和叶厚(LT):用电子数显(精度为 0.02 mm)游标卡尺测定同一叶位、相同叶龄、健康的叶片的长、宽和 LT(mm)。LT 测定选择叶片中部最宽处。L/W = 叶长(mm)/叶宽(mm)。

单位质量的叶氮(LN)和磷含量(LP):采用凯氏定氮法测定 LN(mg/g),采用高氯酸、硫酸消化,钼锑抗比色法测定 LP(mg/g)。

叶绿素含量(Chl):采用丙酮乙醇提取法测定 Chl(mg/g)。

1.4 数据分析

采用 SPSS17.0 软件进行数据统计分析,用平均值和标差表示测定结果。采用单因素方差分析和 LSD 比较不同处理间的数据差异,对其相关关系采用 Pearson 相关性分析。

2 结果与分析

2.1 不同程度干旱下叶厚、叶长宽比和叶面积动态

同一生育时期内,叶厚度(LT)随干旱的加重而增加(表 1)。特别是土壤水分含量由 50%FWC 下降到 35%FWC 时,LT 增幅最大。在 35%FWC 下,LT 均高于其他水分处理,且差异显著($P<0.05$);LT 在 50%FWC 和 65%FWC 下与对照无显著差异。同一水分处理下,LT 随生育时期的延长无显著变化。

表 1 不同程度干旱下紫花苜蓿叶厚、叶长宽比和叶面积

Table 1 Leaf thickness (LT), length/width (L/W) and area (LA) of alfalfa under drought

指标 Index	水分处理 Water treatment	生育时期 Growth stages			
		现蕾 10% Squaring period 10%	现蕾 50% Squaring period 50%	开花 10% Flowering stage 10%	开花 30% Flowering stage 30%
LT (mm)	35%FWC	0.30±0.06Aa	0.30±0.07Aa	0.29±0.05Aa	0.29±0.04Aa
	50%FWC	0.27±0.09Ab	0.25±0.05Ab	0.27±0.05Ab	0.26±0.04Ab
	65%FWC	0.26±0.07Ab	0.26±0.04Ab	0.26±0.04Ab	0.25±0.03Ab
	80%FWC	0.25±0.07Ab	0.25±0.03Ab	0.25±0.03Ab	0.24±0.03Ab
L/W	35%FWC	1.83±0.26Bb	1.88±0.35ABb	1.99±0.29Ab	2.00±0.27Ab
	50%FWC	2.08±0.41Aa	2.08±0.33Aa	2.05±0.32Aab	1.93±0.22Ab
	65%FWC	1.88±0.35Ab	1.88±0.23Ab	1.96±0.19Ab	1.91±0.31Ab
	80%FWC	2.03±0.35Aa	2.10±0.33Aa	2.17±0.33Aa	2.13±0.30Aa
LA (cm ²)	35%FWC	1.02±0.14Ad	1.12±0.10Ac	1.06±1.12Ac	0.97±0.12Ac
	50%FWC	1.51±0.13Ac	1.60±0.35Ab	1.52±0.14Ab	1.48±0.12Ab
	65%FWC	1.73±0.18Ab	1.78±0.19Ab	1.78±0.32Aa	1.69±0.24Aa
	80%FWC	2.18±0.22Aa	2.17±0.28Aa	1.96±0.29ABa	1.76±0.11Ba

同行中不同大写字母表示同一水分处理下不同生育时期的差异显著($P<0.05$),同列中不同小写字母表示同一生育时期不同水分处理间的差异显著($P<0.05$)。下同。LT 代表叶厚,L/W 代表叶长宽比,LA 代表叶面积。

随干旱的加重,叶长宽比(L/W)不同生育时期的变化趋势不同。在现蕾和开花 10%时,L/W 呈现出先减

小后增加再减小的趋势。 L/W 在 65%FWC 和 35%FWC 均显著低于对照 ($P<0.05$), 在 50%FWC 下与对照差异不显著。在开花 30% 时, L/W 随干旱的加重呈“V”型变化趋势, 在对照下显著高于其他水分处理 ($P<0.05$)。同一水分处理下, L/W 随生育时期的延长变化并不明显。

随干旱的加重, 同一生育时期内叶面积 (LA) 呈现出减小的趋势, 在 35%FWC 下显著低于其他水分处理 ($P<0.05$)。四个生育时期下, LA 在 35%FWC 下分别比对照降低了 53.2%、48.4%、45.9% 和 44.9%。现蕾 10% 时, 不同水分处理下的 LA 彼此差异显著 ($P<0.05$)。在现蕾 50% 时, LA 在 50%FWC 和 65%FWC 下差异不显著, 但均显著低于对照。在开花 10% 和开花 30% 时, LA 在 35%FWC 和 50%FWC 下, 显著低于对照, 在 65%FWC 下与对照差异不显著。同一水分处理下, 随生育时期的延长, LA 总体上变化不明显, 呈倒“V”趋势, 在开花 30% 时最低。

2.2 不同程度干旱下叶干物质含量和比叶重

现蕾 10% 和现蕾 50% 时, 随干旱的加重, 叶干物质含量 (LDMC) 逐步升高 (图 1)。在开花 10% 和开花 30% 时, LDMC 随干旱的加重变化幅度不大, 在水分亏缺最严重时却异常升高。同一生育时期内, 35%FWC 下的 LDMC 均显著高于其他水分处理 ($P<0.05$)。随着生育时期的延长, LDMC 均表现为逐步升高的趋势, 变化幅度不大, 均在开花 30% 时达到最大。

随干旱的加重, 比叶重 (LMA) 在不同生育时期的变化趋势不尽一致, 在现蕾 10% 和开花 30% 时, LMA 呈先增大后减小再增大的趋势。在现蕾 50% 和开花 10% 时, LMA 随干旱的加重逐渐增加, 在土壤水分含量由 50%FWC 下降到 35%FWC 时, LMA 的增幅最大, 并且均显著高于其他水分处理 ($P<0.05$)。不同水分处理下, 随生育时期的延长, LMA 的变化趋势没有表现出一定的规律性。

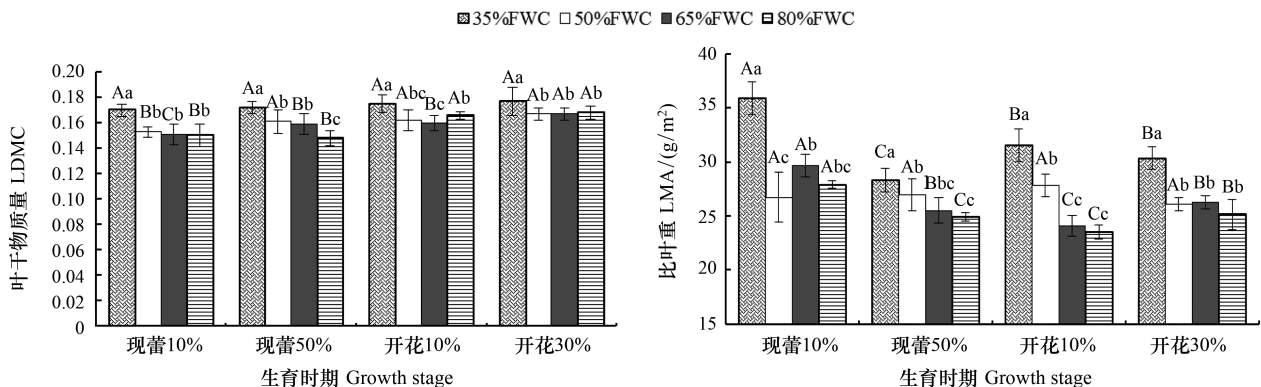


图 1 不同程度干旱下紫花苜蓿叶干物质含量和比叶重

Fig. 1 Leaf dry matter content (LDMC) and leaf mass per unit area (LMA) of alfalfa under drought

X 轴: 生育时期; Y 轴: 叶性状值; 大写字母表示同一水分处理下不同生育时期的差异显著 ($P<0.05$), 同列中不同小写字母表示同一生育时期不同水分处理间的差异显著; 误差棒为标准差。

2.3 不同程度干旱下紫花苜蓿单位质量叶氮、叶磷和叶绿素含量动态

在现蕾 10% 和现蕾 50% 时, 随干旱的加重, 单位质量的叶氮含量 (LN) 逐渐升高 (表 2)。在开花 10% 和开花 30% 时, 随着土壤含水量的减少, LN 先升高后降低再升高。在开花 10% 时, LN 在四个水分处理下差异不显著; 在开花 30% 时, LN 在 35%FWC、50%FWC 和 65%FWC 下均无显著差异, 而 35%FWC 和 65%FWC 下的 LN 显著高于对照 ($P<0.05$)。同一水分处理下, LN 随生育时期的延长逐渐降低。

在现蕾 10% 和开花 30% 时, 单位质量的叶磷含量 (LP) 随土壤水分含量的变化差异不显著。在现蕾 50% 时, 随干旱的加重, LP 先升高后降低再升高, 在 65%FWC 下高于其他水分处理, 且与对照和 50%FWC 差异显著 ($P<0.05$)。在开花 10% 时, 随干旱的加重, LP 先升后降, 在 65%FWC 下显著高于 35%FWC 和 50%FWC ($P<0.05$), 与对照差异不显著。随生育时期的延长, 不同水分处理下的 LP 的变化趋势不一致。在 35%FWC 和 50%FWC 下, LP 先升高后降低再升高, 在 65%FWC 和 80%FWC, LP 呈倒“V”型变化趋势。

叶绿素含量(Chl)在现蕾期和开花期 10%时,四个水分处理下最大值均出现在 35%FWC 下,分别为 3.43、4.08 和 3.70 mg/g,并表现为先降低再升高的趋势。在开花期 30%时,Chl 随水分含量的增大先降低然后逐渐升高,对照时达到最大,含量为 3.95 mg/g,且显著高于 35%FWC 和 50%FWC 下($P<0.05$),和 65%FWC 差异不显著。同一水分处理下,Chl 随生育时期的延长变化趋势不同。在 35%FWC 下,先升高再降低,最大值出现在现蕾 50%时。在 50%FWC 下,先降低后升高再降低。在水分 65%FWC 和 80%FWC 下,Chl 含量先升高后降低再升高,最大值出现在开花 30%时。

表 2 不同程度干旱下紫花苜蓿单位质量叶氮、叶磷和叶绿素含量

Table 2 Leaf nitrogen (LN) and phosphorus concentrations (LP) and chlorophyll content (Chl) of alfalfa under drought					
指标 Index	水分处理 Water treatment	生育时期 Growth stages			
		现蕾 10% Squaring period 10%	现蕾 50% Squaring period 50%	开花 10% Flowering stage 10%	开花 30% Flowering stage 30%
LN (mg/g)	35%FWC	36.94±0.40Aa	36.42±0.30Aa	34.09±0.11Ba	33.73±0.20Ba
	50%FWC	36.37±0.76Aab	35.26±0.54Bab	33.68±1.29Ca	32.30±1.28Cab
	65%FWC	35.83±2.14Aab	34.32±1.24Abc	33.78±0.41Aa	33.87±0.70Aa
	80%FWC	34.88±0.61Ab	33.71±0.79Bc	33.24±0.26Ba	31.28±1.01Cb
LP (mg/g)	35%FWC	3.75±0.02Aa	3.93±0.07Aab	3.08±0.05Cc	3.55±0.24Ba
	50%FWC	3.63±0.24Aa	3.65±0.14Ab	3.37±0.32Ab	3.59±0.27Aa
	65%FWC	3.60±0.21Ba	4.01±0.27Aa	3.80±0.14ABa	3.79±0.23ABa
	80%FWC	3.59±0.16Aa	3.71±0.23Ab	3.75±0.09Aa	3.59±0.17Aa
Chl (mg/g)	35%FWC	3.43±0.59Ba	4.08±0.14Aa	3.70±0.09Ba	2.80±0.25Cb
	50%FWC	3.35±0.12ABab	2.83±0.40BCc	3.33±0.48Aab	2.58±0.23Cb
	65%FWC	2.80±0.29Bb	3.46±0.18Ab	2.80±0.17Bb	3.64±0.37Aa
	80%FWC	3.10±0.23Bab	3.48±0.49ABb	2.91±0.62Bb	3.95±0.59Aa

LN 代表单位质量叶氮含量,LP 代表单位质量叶磷含量,Chl 代表叶绿素含量。

2.4 不同叶性状间的相关性分析

在 4 个不同土壤水分供应水平下,4 个生育时期陇东苜蓿的 L/W 与 LT 显著负相关。LDMC 与 LT、LMA 显著正相关,与 LA 显著负相关。LMA 与 LT、LN 显著正相关,与 LA、L/W 显著负相关。LN 与 L/W、LA 显著负相关,与 LT 显著正相关。LP 与 LA 显著正相关,与 LMA 显著负相关。Chl 与其他叶性状均无相关性(表 3)。

表 3 水分梯度和不同生育时期下陇东苜蓿叶性状的相关性(n=80)

Table 3 Correlations among leaf traits under different soil water availabilities and growth stages								
指标 Index	LT	L/W	LA	LDMC	LMA	LN	LP	Chl
LT	1							
L/W	-0.237 *	1						
LA	-0.558 **	0.172	1					
LDMC	0.426 **	-0.027	-0.623 **	1				
LMA	0.424 *	-0.328 **	-0.686 **	0.330 **	1			
LN	0.296 **	-0.283 *	-0.234 *	-0.190	0.407 **	1		
LP	-0.030	-0.051	0.326 **	-0.196	-0.290 *	0.146	1	
Chl	0.007	0.107	-0.041	0.140	-0.004	-0.012	0.151	1

* $P<0.05$, ** $P<0.01$ 。LT:叶厚 leaf thickness;L/W:叶长宽比 leaf length/width;LA:叶面积 leaf area;LDMC:叶干物质含量 leaf dry matter content;LMA:比叶重 leaf mass per unit area;LN:单位质量叶氮含量 leaf nitrogen concentration per unit mass;LP:单位质量叶磷含量 leaf phosphorus concentration per unit mass;Chl:叶绿素含量 chlorophyll content。

3 讨论

3.1 陇东苜蓿叶性状随土壤水分供应的变化特征

叶片是植物对干旱反应最为敏感的器官之一,功能叶可作为植株感受干旱胁迫的检测部位。因此,叶性

状在一定程度上能很好地反映植株感受干旱胁迫所形成的生存策略。研究表明,叶片越厚,储水能力越强,抗旱能力越好^[7-9,24]。本研究中,陇东苜蓿叶厚随干旱程度的加重表现出增大的趋势,在土壤水分亏缺最严重时增幅最大,可见干旱越严重,对叶厚的影响才越显著。随干旱加重,叶面积减小并且各处理间差异显著,说明只要有水分亏缺的发生,就会对叶面积产生影响,由此可见叶面积对干旱胁迫的响应较叶厚敏感。

叶干物质含量和比叶重(比叶面积)是植物比较生态学研究中的首选指标,前者可以很好的指示植物对养分元素的保有能力,后者则反应了资源的综合利用情况。本研究中,比叶重和叶干物质含量随干旱程度的加重均上升,在土壤水分含量为 35%FWC 达到最大。研究表明,叶干物质含量高比叶重大(比叶面积小)的植物表现出很强的资源获取和逆境适应能力^[25-26],这一结论在试验中得到进一步验证,表明陇东苜蓿通过叶干物质含量及比叶重的变化以提高对干旱生境的适应能力,且二者对干旱胁迫正响应。此外,叶干物质含量的变化趋势较比叶重平缓,说明叶干物质含量在响应土壤水分变化时较比叶重“保守”。

Wright 等^[27]研究发现生长在干旱生境的植物通常具有较高的叶氮含量。本研究中,陇东苜蓿的叶氮含量随土壤水分含量的增大而减小,在土壤水分亏缺最严重时叶氮含量最大。此外,陇东苜蓿叶氮含量大于 30 mg/g,远高于全国陆生植物的叶氮含量^[28]。豆科牧草根瘤菌具有很强的生物固氮能力,而且草本植物与木本植物和灌木相比,单位质量的叶氮浓度往往更高^[29]。

刘建福等^[30]研究认为,土壤水分胁迫对植物叶片矿质元素含量的影响因元素种类和生育时期而变化,但 P 含量的变化不一致。本研究中,随干旱的加重,陇东苜蓿叶磷含量波动强烈,没有一致的趋势,但终维持在较高水平。可见在土壤水分胁迫下,陇东苜蓿可通过调节自身的营养元素,来提高抗旱性,维持正常的生长和代谢。

植物叶片叶绿素含量直接关系着光合同化过程^[31],是衡量作物耐旱性的重要生理指标之一。韩瑞宏等^[32]研究认为,紫花苜蓿在轻度干旱胁迫下叶绿素含量降低的幅度较小,中度和重度干旱胁迫下叶绿素含量下降的幅度增大。但也有研究得出不同结论,如陈坤荣^[33]指出,加勒比松(*Pinus caribaea*)在 PEG 诱导水分胁迫下叶绿素含量提高了 10%—25%,耐旱荒漠植物柠条(*Caragana microphylla*)和紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)在适度干旱条件下叶绿素含量可提高 20%—60%。而在本研究中,在土壤水分含量由 80%FWC 下降到 50%FWC 时,叶绿素含量总体呈下降趋势,而在 35%FWC 时叶绿素含量异常升高。这可能是陇东苜蓿对干旱胁迫的一种适应方式,在土壤水分含量为 35%FWC 时,陇东苜蓿的叶面积最小,光合能力受限。因此,陇东苜蓿可通过提高叶绿素含量而在有限的叶面积下最大限度地进行光合作用。

3.2 叶性状的阶段性变化特征

本研究中,陇东苜蓿叶长宽比、叶厚和叶面积在 4 个生育时期变化不明显。由于取样时陇东苜蓿处于生殖生长时期,光合作用的产物逐渐转入生殖器官中,以保证花蕾的生长发育和正常开花结实^[34],叶片的生长趋于停滞,因此,上述叶性状的变化不显著。

植物叶片的营养元素水平不仅是长期进化的结果,同时也与自身的生长节律有关。本研究中,叶氮含量随生育时期的延长呈现下降的趋势,与前人研究结果一致^[35-36]。紫花苜蓿进入生殖生长后,随生育时期的延长,叶片功能逐渐衰弱,叶片中的氮因外移致使含量逐渐降低。叶磷含量随生育时期的延长表现出先增加再降低然后增加的趋势,与前人所得结论不一致^[35-37],这可能与不同生育时期陇东苜蓿对土壤水分处理的响应差异有关。叶绿素含量的变化可以指示植物对水分胁迫的敏感性,沈艳等^[38]研究认为,紫花苜蓿叶绿素含量在现蕾期到盛花期对水分亏缺极为敏感。然而,在本研究中,陇东苜蓿叶绿素含量随着个体成熟并没有表现出一致的变化趋势,可见叶绿素含量作为叶性状指标,并不能很好地反映陇东苜蓿对生境变化的适应策略。但是,从不同生育时期的差异性反应角度出发,探讨干旱下的叶性状响应是阐明优良牧草紫花苜蓿水分适应性的新的尝试。

3.3 叶性状间的相关性

几乎在所有的植物种群和群落中,叶性状都表现出一定的相关性。在本研究中,即便处在不同水分供应

条件和生育时期,陇东苜蓿叶干物质含量与比叶重显著正相关,与前人的研究结论一致^[8-9,12,25,39],可见叶干物质含量和比叶重间的相关关系普遍存在于陆地植物生态系统中,共同体现了植物快速生长与体内养分维持间的平衡。在土壤水分含量为 80%FWC 时,处于现蕾 50%到开花 10%,叶干物质含量和比叶重值综合最低,叶面积均值最大,可见此时陇东苜蓿处于最佳生长状态,具有较高的生产力。叶厚可能与资源获取、水分保存和同化作用相关^[8]。本研究中叶厚与比叶重显著正相关,与叶面积显著负相关,说明干旱环境下陇东苜蓿叶中的合成产物主要用于增加叶肉细胞密度或构建保卫建筑,增大叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力,形成了厚而小的叶片,从而影响了比叶重的大小^[25,40]。此外,叶厚与叶干物质含量显著正相关,与董莉莉^[39]在中国南北样带栲属(*Castanopsis*)植物的研究结果一致,但与宋彦涛等^[41]在松嫩草地、刘金环等^[8]在科尔沁沙地东南部地区研究结果相反,说明叶性状的相关性在不同的研究尺度下、不同的物种间以及不同生境中可能存在一定差异。

通常叶氮含量和叶绿素含量正相关^[41-43],然而本研究显示,陇东苜蓿叶氮含量与叶绿素含量无显著相关性,而与比叶重显著正相关。比叶重升高,单位叶质量的光捕获面积和光合有效氮下降,光合能力受限^[44]。而植物叶片中的氮大部分存在于叶绿体中,叶氮的多寡直接影响到光合酶(如 Rubisco)的含量和活性,进而影响到叶片光合能力的高低^[45],并且叶氮含量的增加降低了水分利用效率,二者的正相关性说明陇东苜蓿在响应水分胁迫时氮利用效率和水分利用效率达到了最佳的平衡^[46]。

植物氮和磷含量间一般呈现正相关关系^[6,29,41,43],然而,在本研究中,陇东苜蓿叶氮含量和叶磷含量间却没有相关性。营养元素进入叶片的量可能受到土壤水分的调控^[47],土壤水分通过影响土壤溶液中离子浓度、通过影响蒸腾流进而调节根系吸收能力及离子在体内的转运而影响了元素在植物体内的分布,使氮、磷代谢解偶联。

4 结论

(1)随干旱的加重,陇东苜蓿叶干物质含量、叶氮含量、比叶重、叶厚都上升,而叶面积减小,说明陇东苜蓿叶性状会做出相应的调整以助其适应外界环境变化。叶长宽比、叶磷含量和叶绿素含量变化不明显,说明这三者并不是解释陇东苜蓿叶片响应外界水分变化的最优性状。

(2)随着陇东苜蓿的成熟,叶厚、叶长宽比和叶面积变化不明显。叶氮含量逐渐降低,叶磷含量先增加后降低,叶绿素含量总体上先升高后降低然后再升高,叶干物质含量先升高后趋于恒定,比叶重无一定的变化趋势。不同生育时期叶性状的差异性变化可能代表某一特定时间段内陇东苜蓿的叶片行为,易受测定时间的影响。因此,今后还需精确的测定整个生育期内叶性状的动态变化,进而准确的解释陇东苜蓿叶性状在不同生育时期的变化特征。

(3)在水分梯度和不同生育时期下,陇东苜蓿叶性状存在明显相关性。

参考文献(References):

- [1] Wright I J, Reich P B, Cornelissen H C, Falster D S, Groom P K, Hikosaka K, Lee W, Lusk C H, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton D I, Westoby M. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(5): 411-421.
- [2] Cornelissen J H C, Lavorel S, Gamier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, ter Steege H, Morgan H D, van der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380.
- [3] Vendramini F, Díaz S, Gurvich D E, Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 147-157.
- [4] Reich P B, Wight I J, Canvender-Bares J, Craine J M, Oleksyn J, Westoby M, Walter M B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164(Suppl. 3): S143-S164.
- [5] 孟婷婷,倪健,王国宏.植物功能性状与环境和生态系统功能.植物生态学报,2007,31(1):150-165
- [6] 毛伟,李玉霖,张铜会,赵学勇,黄迎新,宋琳琳.不同尺度生态学中植物叶性状研究概述.中国沙漠,2012,32(1):33-41.
- [7] Witkowski E T F, Lamont B B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 1991, 88(4): 486-493.

- [8] 刘金环, 曾德慧, Lee D K. 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, 2006, 25(8): 921-925.
- [9] 李善家, 苏培玺, 张海娜, 周紫鹃, 解婷婷. 荒漠植物叶片水分和功能性状特征及其相互关系. 植物生理学报, 2013, 49(2): 153-160.
- [10] Craine J M, Lee W G. Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. Oecologia, 2003, 134(4): 471-478.
- [11] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Canvender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.
- [12] 赵红洋, 李玉霖, 王新源, 毛伟, 赵学勇, 张铜会. 科尔沁沙地 52 种植物叶片性状变异特征研究. 中国沙漠, 2010, 30(6): 1292-1298.
- [13] 胡梦瑶, 张林, 罗天祥, 沈维. 西藏紫花针茅叶功能性状沿降水梯度的变化. 植物生态学报, 2012, 36(2): 136-143.
- [14] 杨青川. 苜蓿种植区划及品种指南. 北京: 中国农业大学出版社, 2012: 4-7.
- [15] 张谋草, 赵满来, 王宁珍, 杨民, 黄斌, 郭海英, 王位泰. 陇东紫花苜蓿地上生物量及水分利用率分析. 草业科学, 2006, 23(1): 55-58.
- [16] 单长卷, 韩蕊莲, 梁宗锁. 干旱胁迫下黄土高原 4 种乡土禾草抗氧化特性. 生态学报, 2012, 32(4): 1174-1184.
- [17] 寇建村, 杨文权, 贾志宽, 狄升蒙, 韩清芳. 不同紫花苜蓿品种叶片旱生结构的比较. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2008, 36(8): 67-72.
- [18] 赵金梅, 周禾, 王秀艳. 水分胁迫下苜蓿品种抗旱生理生化指标变化及其相互关系. 草地学报, 2005, 13(3): 184-189.
- [19] He S B, Liu G L, Yang H M. Water use efficiency by alfalfa: mechanisms involving anti-oxidation and osmotic adjustment under drought. Russian Journal of Plant Physiology, 2012, 59(3): 348-355.
- [20] An Y, Zhou P, Liang J F. Effects of exogenous application of abscisic acid on membrane stability, osmotic adjustment, photosynthesis and hormonal status of two lucerne (*Medicago sativa* L.) genotypes under high temperature stress and drought stress. Crop and Pasture Science, 2014, 65(3): 274-286.
- [21] 刘建新, 王鑫, 王凤琴. 水分胁迫对苜蓿幼苗渗透调节物质积累和保护酶活性的影响. 草业科学, 2005, 22(3): 18-21.
- [22] 韩瑞宏, 张亚光, 田华, 卢欣石. 干旱胁迫下紫花苜蓿叶片几种内源激素的变化. 华北农学报, 2008, 23(3): 81-84.
- [23] Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. Functional Ecology, 2001, 15(5): 688-695.
- [24] 孟庆杰, 王光全, 董绍锋, 张丽, 龚正道. 桃叶片组织解剖结构特征与其抗旱性关系的研究. 干旱地区农业研究, 2004, 22(3): 123-126.
- [25] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New Phytologist, 1999, 143(1): 155-162.
- [26] Phillips J G, Riha S J. Canopy development and solar conversion efficiency in *Acacia auriculiformis* under drought stress. Tree Physiology, 1993, 12(2): 137-149.
- [27] Wright I 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(4): 423-434.
- [28] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. New Phytologist, 2005, 168(2): 377-385.
- [29] Wright I J, Reich P B, Johannes H C, Cornelissen C, Falster D S, Garnier E, Hikosaka K, Lamont B B, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton D I, Westoby M. Assessing the generality of global leaf trait relationships. New Phytologist, 2005, 166(2): 485-496.
- [30] 刘建福, 倪书邦, 贺熙勇, 汤青林. 水分胁迫对澳洲坚果叶片矿质元素含量的影响. 热带农业科技, 2004, 27(1): 1-3.
- [31] 赵天宏, 沈秀瑛, 杨德光, 马秀芳. 水分胁迫及复水对玉米叶片叶绿素含量和光合作用的影响. 杂粮作物, 2003, 23(1): 33-35.
- [32] 韩瑞宏, 卢欣石, 高桂娟, 杨秀娟. 紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 对干旱胁迫的光合生理响应. 生态学报, 2007, 27(12): 5229-5237.
- [33] 陈坤荣, 王永义. 加勒比松耐旱性生理特征研究. 西南林学院学报, 1997, 17(4): 9-15.
- [34] Lin Y M, Sternberg L, da Silveira L. Nitrogen and phosphorus dynamics and nutrient resorption of *Rhizophora mangle* leaves in south Florida, USA. Bulletin of Marine Science, 2007, 80(1): 159-169.
- [35] 牛得草, 董晓玉, 傅华. 长芒草不同季节碳氮磷生态化学计量特征. 草业科学, 2011, 28(6): 915-920.
- [36] 郭志强, 闫德民. 采矿迹地优势菊科植物叶片及细根氮、磷含量的季节变化. 河南农业大学学报, 2013, 47(4): 409-413.
- [37] 孙书存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率. 植物生态学报, 2001, 25(1): 76-82.
- [38] 沈艳, 谢应忠. 干旱对紫花苜蓿叶绿素含量与水分饱和和亏缺的影响. 宁夏农学院学报, 2004, 25(2): 25-28.
- [39] 董莉莉. 中国南北样带栲属植物叶功能性状及其与环境因子的关系[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2008: 3-20.
- [40] Wright I J, Westoby M. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. New Phytologist, 2002, 155(3): 403-416.
- [41] 宋彦涛, 周道玮, 王平, 李强. 松嫩草地 66 种草本植物叶片性状特征. 生态学报, 2013, 33(1): 79-88.
- [42] Gáborčík N. Relationship between contents of chlorophyll ($a+b$) (SPAD values) and nitrogen of some temperate grasses. Photosynthetica, 2003, 41(2): 285-287.
- [43] 张慧文, 马剑英, 孙伟, 陈发虎. 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系. 生态学报, 2010, 30(21): 5747-5758.
- [44] Wright I J, Westoby M. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. New Phytologist, 2002, 155(3): 403-416.
- [45] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. Oecologia, 1989, 78(1): 9-19.
- [46] 李永华, 罗天祥, 卢琦, 田晓娅, 吴波, 杨恒华. 青海省沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子的比较. 生态学报, 2005, 25(5): 994-999.
- [47] 李合生. 现代植物生理学(第二版). 北京: 高等教育出版社, 2006: 88-95.