

DOI: 10.5846/stxb201801170131

赵夏纬, 王一峰, 马文梅. 高寒草地不同坡向披针叶黄华蒸腾速率与叶性状的关系. 生态学报, 2019, 39(7): - .

Zhao X W, Wang Y F, Ma W M. The relationship of transpiration rate with leaf characters of *Thermopsis lanceolata* in different slopes of an alpine meadow. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(7): - .

# 高寒草地不同坡向披针叶黄华蒸腾速率与叶性状的关系

赵夏纬, 王一峰\*, 马文梅

西北师范大学生命科学学院, 兰州 730070

**摘要:** 植物蒸腾速率 ( $Tr$ ) 与叶性状间的协同变异关系, 对理解异质性生境下植物叶片形态构建模式及其生态适应性具有重要意义。利用 ArcGIS 建立研究区域的数字高程模型 (DEM), 并提取样地坡度数据, 研究了祁连山高寒草地不同坡向披针叶黄华叶性状与  $Tr$  的关系。结果表明: 随着坡向由北坡向东坡、西坡、南坡转变, 草地群落的密度、高度和土壤含水量逐渐减小, 披针叶黄华叶面积 ( $LA$ ) 与  $Tr$  呈减小趋势, 而叶厚度呈增大趋势; 在南坡和北坡披针叶黄华的  $Tr$  与  $LA$  之间存在极显著正相关关系 ( $P < 0.01$ ), 与叶厚度之间存在极显著负相关关系 ( $P < 0.01$ ), 在东坡和西坡披针叶黄华的  $Tr$  与  $LA$  之间存在显著正相关关系 ( $P < 0.05$ ), 与叶厚度之间存在显著负相关关系 ( $P < 0.05$ )。生长在南坡的披针叶黄华选择了小而厚的叶片和低的  $Tr$ , 生长在北坡的披针叶黄华选择了大而薄的叶片和高的  $Tr$ , 体现了异质生境中植物通过叶片生物量分配机制实现资源有效利用的生存策略。

**关键词:** 蒸腾速率; 叶厚度; 叶面积; 坡向; 披针叶黄华; 祁连山地

## The relationship of transpiration rate with leaf characters of *Thermopsis lanceolata* in different slopes of an alpine meadow

ZHAO Xiawei, WANG Yifeng\*, MA Wenmei

College of Life Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

**Abstract:** Studying the relationship of the transpiration rate ( $Tr$ ) of plants with leaf traits is important for understanding the adaptability of plant leaf function in heterogeneous habitats. The study aimed to explore the relationship of transpiration rate with leaf traits in different slopes. The study site was located in a degraded alpine grassland on the eastern Qilian Mountains, Gansu Province, China ( $101^{\circ}32'34''$ — $101^{\circ}33'50''$  E,  $38^{\circ}36'1'2''$ — $38^{\circ}17'N$ ). The study area is selected which contains four standard slopes and is a relatively independent hill. The test method is as follows, first, the mountain is divided by four slopes in the topography. Second, along the four slopes every 30 m set a sample area ( $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ ) from the bottom to the top of the mountain elevation, each direction is 8 pieces, a total of 32 samples. Third, choose 6 plants from each samples, total 48 plants of each direction. The results showed that with the slopes turned from north to south, the height, coverage, density, and soil moisture of the grassland community gradually reduced, the height, leaf area ( $LA$ ),  $Tr$ , stomatal conductance, and net photosynthetic rate of *Thermopsis lanceolata* decreased, and the leaf thickness increased. There was a highly significant positive correlation ( $p < 0.01$ ) between  $Tr$  and  $LA$ , and significant negative correlation ( $p < 0.01$ ) between  $Tr$  and leaf thickness on the northern and southern slopes, whereas significant positive correlation ( $p < 0.05$ ) between  $Tr$  and  $LA$  or between  $Tr$  and leaf thickness was found on the eastern and western slopes. *Thermopsis lanceolata* build up a small and thick leaves to realise low transpiration rate in the southern slope, in the northern slope, *Thermopsis*

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31460105, 41861009)

收稿日期: 2018-01-17; 网络出版日期: 2018-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangyifeng4681@aliyun.com

*lanceolate* select a large and thin blades to achieve low transpiration rate. It reflects the plant survival strategy through leaf biomass allocation mechanism to realize the effective utilization of resources in heterogeneous habitat.

**Key Words:** transpiration rate; leaf thickness; leaf area; slope; *Thermopsis lanceolate*; Qilian Mountains

蒸腾是植物重要的生理活动之一<sup>[1]</sup>,叶片  $T_r$  能够促进植物体内水分和营养元素的吸收、运输<sup>[2]</sup>,叶性状与  $T_r$  的关联性是植物对异质性生境适应性进化的结果<sup>[3]</sup>。叶片作为植物的基本结构和功能单位,是植物、土壤、大气能量和物质交换的重要器官,叶片功能性状对环境变化的敏感性直接或间接影响着植物的生理生态过程;在资源有限性约束下,为了应对遮阴、土壤水分等胁迫因素,植物往往通过叶片构型模式的选择,在  $LA$ 、叶厚度等叶片性状间差异性分配光合产物,进而调控  $T_r$ 、气孔导度和净光合速率等以提高自身的生境适合度。 $LA$  是表征植物生长状态的重要参数之一<sup>[4]</sup>,与植物的光资源截获能力、邻体遮阴和蒸腾耗水密切相关;叶厚度作为重要的叶形构成因子,通过调控叶肉细胞中栅栏组织和气孔的构建模式,影响着植物的碳同化产物生产和积累效率<sup>[5]</sup>。因此, $LA$  和叶厚度的协同关系对植物叶形模式选择和  $T_r$  优化具有重要意义<sup>[6]</sup>。

山地植被不仅有地带分异,还普遍存在着坡向分异,坡向作为重要的地理因子,通过影响坡面接受的太阳辐射和地面与风向的夹角,在局地尺度能够对光照强度、大气温度和土壤水分等进行二次分配<sup>[7-8]</sup>,在不同坡向间营造了差异化的群落环境,对植物种群的空间分布格局和形态产生了影响<sup>[9]</sup>;植株为了提高其光合能力并保证水分供需间的平衡,会选择合理的叶片结构和形态,通过优化  $LA$  和叶厚度的资源配置模式,形成植株水分供应条件与叶片  $T_r$  相适应的叶片形态,从而提高自身的资源竞争能力。因此,不同坡向草地群落植物种群  $LA$ 、叶厚度与叶片  $T_r$  之间关系的研究,有助于揭示微地形影响下植物的表型可塑性机制。

披针叶黄华(*Thermopsis lanceolate*)属豆科(*Leguminosae*)野决明属(*Thermopsis*),是广泛分布于我国草原地区的常见有毒植物;该植物凭借家畜不采食、根系发达、抗逆性强的适应性,分布范围和分布强度逐步扩大,引起了学界的高度重视<sup>[10-11]</sup>。目前许多学者研究了黄土塬区苹果树  $T_r$  变化特征及其影响因子<sup>[12]</sup>、刈割与施肥干扰下高寒草甸植物功能性状的构建模式<sup>[13]</sup>、祁连山高寒草地甘肃臭草叶性状与坡向间的关系<sup>[14]</sup>、坡向因子对黄土高原草地群落功能多样性的影响<sup>[15]</sup>、有关于披针叶黄华繁殖构件及资源分配<sup>[16]</sup>、种子萌发及幼苗生长<sup>[17]</sup>、适应盐胁迫的渗透调节机制<sup>[18]</sup>、茎叶性状对草地管理措施的响应<sup>[19]</sup>等也得到了重视,揭示了披针叶黄华的种群更新策略和茎叶性状的环境适应机制,但是从叶性状与  $T_r$  的视角,对不同生境下披针叶黄华对环境的适应与资源分配机制等方面的研究还较为薄弱。鉴于此,本研究以祁连山北坡中山区高寒草地的披针叶黄华为研究对象,通过分析不同坡向披针叶黄华  $T_r$  与叶性状之间的关系,试图明晰:(1)不同坡向披针叶黄华  $T_r$  与叶性状存在何种关系?(2)形成这种关系的主要原因有哪些?旨在揭示不同坡向披针叶黄华的叶片构件模式,有助于了解异质性生境下披针叶黄华叶片生物量分配及权衡机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域和样地概况

研究区位于东祁连山地的甘肃省肃南县皇城草原,海拔 2643—2889 m,具有温带大陆性气候和山地垂直气候特征,年平均气温 1.5—3.5℃,7 月平均气温 15℃,1 月平均气温 -13℃,>0℃ 积温为 1420—1700℃,年降水量 340—370 mm,降水主要集中在 6—9 月。供试草地属于典型草原,土壤以山地栗钙土为主,植被分布具有明显的垂直地带性特征,植被以多年生旱生禾本科植物为主。天然草地主要植物有西北针茅(*Stipa krylovii*)、披针叶黄华、冷蒿(*Artemisia frigida*)、狼毒(*Stellera chamaejasme*)、扁穗冰草(*Agropyron cristatum*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)、赖草(*Leymus secalinus*)、星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)、碱韭(*Allium polyrhizum*)等。供试草地于 2015 年 8 月实施了长期禁牧,不存在放牧因素干扰,实验数据具有可比性,能够反应不同坡向植物生理生态特征的环境适应性。

## 1.2 群落调查和植物取样

2017年8月在研究区选择一座相对独立的小山(101°32'34"—101°33'50"E, 38°1'36"—38°2'17"N), 山脚海拔2643 m, 山高约240 m, 山坡包含所有标准4个坡向。在地形图上将这座小山按照4个坡向划分, 从山脚向山顶沿4个方向海拔每上升30 m设置一块样地, 每个方向8块样地, 总共为32块样地, 每个样地选取6株, 每个坡向总共48株。取样时用手持GPS仪记录每块样地的经纬度与海拔。取样过程如下:

(1) 草地群落学调查: 每块样地Z字型设置6个1 m×1 m的样方, 测定分析样方内所有植物的高度、盖度以及地上生物量, 重复6次。每个样地齐地面随机剪取6株披针叶黄华, 装入信封带回室内分析。

(2) 土壤含水量测定: 在湿地群落学调查样方内随机挖掘1 m×1 m×0.5 m土壤剖面, 用环刀(200 cm<sup>3</sup>)分5层间隔10 cm采取土样, 重复3次, 现场编号、各土层均匀混合称鲜量, 然后带回实验室在105℃的烘箱内烘12 h, 取出称重, 计算出各样地0—50 cm土层土壤质量含水量。

(3) 叶面积测定: 将采集的每株披针叶黄华从茎基部向上随机选取10片健康的叶片, 用干纱布擦干净, 用便携式激光叶面积仪(CI-202, Walz, Camas, USA)对叶片进行扫描获得叶面积并记录, 取平均值为该植株的单叶叶面积。

(4) 叶厚度测定: 使用100分度游标卡尺避开叶脉, 在10片供试叶片不同部位测量5次, 取平均值为该植株叶厚度。

(5) 光合特征值测定: 使用GFS-3000便携式光合测量系统(Heinz Walz GmbH, Bavaria, Germany), 在天气晴朗的9:00—11:00进行披针叶黄华光合特征的测定, 测量过程中使用人工红蓝光源, 设定光合有效辐射(PAR)为1200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, CO<sub>2</sub>浓度约为340 μmol/mol, 流速设定为750 μmol/s。在草地群落学调查的样地, 随机选取6株披针叶黄华, 在每个植株上选取4片健康成熟的叶片分别测定Tr、净光合速率等参数, 待数据稳定后读取数据。

## 1.3 空间数据采集

利用ArcGIS对研究区1:5万地形图进行数字化, 得到研究区域10 m分辨率的数字高程模型(digital elevation model, DEM)。在DEM基础上利用Spatial Analyst模块中的Surface Analysis命令提取坡向, 它表示地表面上一点的切平面的法线矢量n在水平面的投影nxoy与过该点的正北方向的夹角, 其中坡向组别以国际划分法确定, 具体方法参见汤国安等(2010)<sup>[20]</sup>的文献。

## 1.4 数据处理

将坡向划分为北坡(315°—360°和0°—45°)、东坡(45°—135°)、南坡(135°—225°)和西坡(225°—315°)4个坡向组, 按照坡向分别统计分析供试披针叶黄华的叶性状, 将每个植株的LA、叶厚度和Tr的平均值进行以10为底的对数转换, 使之符合正态分布。不同属性之间的关系用方程 $y = bx^a$ 来描述, 线性转换成 $\log(y) = \log(b) + a\log(x)$ , 式中, x和y分别为所考察的不同属性, b为属性关系的截距, a为两者关系的斜率, 也就是相对生长的指数(a等于1时为等速生长; a大于或小于1时为异速生长)。数据分析主要采用标准化主轴估计(SMA)的方法, 由软件(S)MATR Version 2.0计算完成。每一个回归斜率的置信区间根据Pitman(1939)<sup>[20]</sup>方法计算, 通过Warton和Weber<sup>[21]</sup>的方法判断回归斜率的异质性(heterogeneity), 并且在斜率同质(homogeneity)时计算共同斜率, 截距和斜率的差异利用方差分析检验。

## 2 结果分析

### 2.1 不同坡向草地群落及土壤水分特征

受微地形的影响, 4个坡向草地群落的高度、盖度、密度和土壤水分均存在显著差异( $P < 0.05$ , 表1)。南坡土壤含水量最低, 受干旱胁迫影响草地群落的高度、盖度、密度和土壤含水量均处于最低水平, 披针叶黄华为草地群落的优势种; 北坡相对充沛的土壤水分条件为植物生长提供了适宜的生境, 草地群落的高度、盖度、密度和土壤含水量均达到了最大值, 分别比南坡增加了79.03%、56.09%、537.57%、86.15%, 西北针茅为草地

群落的优势种,披针叶黄华为伴生种;东坡和西坡处于生境过度带,土壤含水量居中,草地群落的高度、盖度、密度和土壤含水量在东西坡之间差异不显著( $P>0.05$ ),披针叶黄华与西北针茅为草地群落的共同优势种。

表 1 不同样地的群落生物学特征和土壤特性(数值为平均值±标准误差)

Table 1 Biological characteristics and soil characteristics of community in different plots (mean ± SE)

| 样地<br>Plot | 土壤含水量<br>Soil moisture content/% | 盖度<br>Coverage/% | 高度<br>Height/cm | 密度<br>Density |
|------------|----------------------------------|------------------|-----------------|---------------|
| 北 North    | 12.1±0.71a                       | 87.1±5.05a       | 15.29±0.79a     | 958±45.31a    |
| 西 West     | 8.6±0.39b                        | 63.2±3.48b       | 12.09±0.51b     | 264±15.12b    |
| 东 East     | 8.4±0.44b                        | 62.5±2.59b       | 11.81±0.59b     | 247±13.15b    |
| 南 South    | 6.5±0.27c                        | 55.8±2.96c       | 8.54±0.39c      | 173±8.48c     |

同列不同小写字母表示样地间差异显著( $P<0.05$ )

## 2.2 不同坡向披针叶黄华叶性状与光合特性分析

如表 2 所示,随着坡向的变化,披针叶黄华的植株高度和叶片的  $LA$ 、 $T_r$ 、气孔导度、 $P_n$  均呈减少趋势,从北坡到南坡,分别减少了 14.72%、48.25%、148.06%、142.19% 和 78.71%;披针叶黄华的叶厚度,从北坡到南坡呈增大趋势,北坡比南坡增加了 15.38%。随着坡向的转变,披针叶黄华叶性状与光合特性变化显著,叶性状具有较高的表型可塑性,可以较好的适应异质性生境。

表 2 不同样地披针叶黄华叶性状与光合生理参数特征(数值为平均值±标准误差)

Table 2 Leaf traits characteristics and photosynthetic physiological parameters of *Thermopsis lanceolata* in different plots (mean ± SE)

| 坡向 Aspect   | 北坡 North slope | 西坡 West slope | 东坡 East slope | 南坡 South slope |
|---|----------------|---------------|---------------|----------------|
| 高度 Height/cm  | 15.74±0.85a    | 15.03±0.62b   | 14.92±0.71b   | 13.72±0.63c    |
| 叶面积 Leaf area/cm <sup>2</sup>   | 4.67±0.34a     | 4.21±0.21b    | 4.23±0.26b    | 3.15±0.23c     |
| 叶厚度 Leaf thickness/mm   | 0.26±0.02a     | 0.28±0.02b    | 0.27±0.02b    | 0.30±0.02c     |
| 蒸腾速率 $T_r$ transpiration rate/(mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )  | 2.77±0.31a     | 1.93±0.20b    | 1.84±0.19b    | 1.55±0.19c     |
| 气孔导度 $G_s$ stomatal conductance/(mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )                  | 171.08±8.89a   | 109.79±5.28b  | 107.10±5.45b  | 70.64±3.81c    |
| 净光合速率 $P_n$ photosynthetic rate/(μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ) | 7.69±0.32a     | 4.05±0.19b    | 3.96±0.21b    | 3.10±0.14c     |

同行不同小写字母表示样地间差异显著( $P<0.05$ )

## 2.3 不同坡向披针叶黄华 $T_r$ 与 $LA$ 的关系

不同坡向草地群落披针叶黄华种群  $LA$  和  $T_r$  的关系存在显著差异( $P<0.05$ , 图 1)。Pearson 相关性分析表明,披针叶黄华叶片  $LA$  与  $T_r$  在北坡和南坡均呈现极显著正相关关系( $P<0.01$ , 图 1),在东坡和西坡,两者呈显著正相关关系。随着坡向的改变,从南坡到北坡  $LA$  与  $T_r$  均逐渐增大,南坡和北坡生境中植株的  $LA$  与  $T_r$  呈显著的协同关系,东坡和西坡样地是  $LA$  和  $T_r$  逐渐增加的过渡区域。

## 2.4 不同坡向披针叶黄华 $T_r$ 与叶厚度的关系

不同坡向环境下披针叶黄华种群叶厚度和  $T_r$  的关系存在显著差异( $P<0.05$ , 图 2)。Pearson 相关性分析表明,披针叶黄华叶片叶厚度与  $T_r$  在南坡和北坡均呈现极显著负相关关系( $P<0.01$ , 图 2),在东坡和西坡,二者呈现显著负相关关系。随着坡向的改变,从南坡到北坡  $T_r$  逐渐增大,叶厚度逐渐减小,呈显著的负相关关系。

## 3 讨论

植物  $T_r$  不仅受根、茎、叶组织结构和生物学特征的影响<sup>[22]</sup>,也与光照强度、大气温度和土壤水分等环境因子密切相关<sup>[3]</sup>,叶片作为植物与环境接触面积最大的器官对环境变化极为敏感, $LA$  和叶厚度间的资源配置模式及其与  $T_r$  等光合特性的关系,反映了植物适应环境变化的种群生存对策<sup>[23-24]</sup>。本研究发现,随着坡向从北坡、西坡、东坡到南坡的转变,高寒草地群落披针叶黄华的叶大小逐渐减小,叶厚度逐渐增加,叶性状与  $T_r$

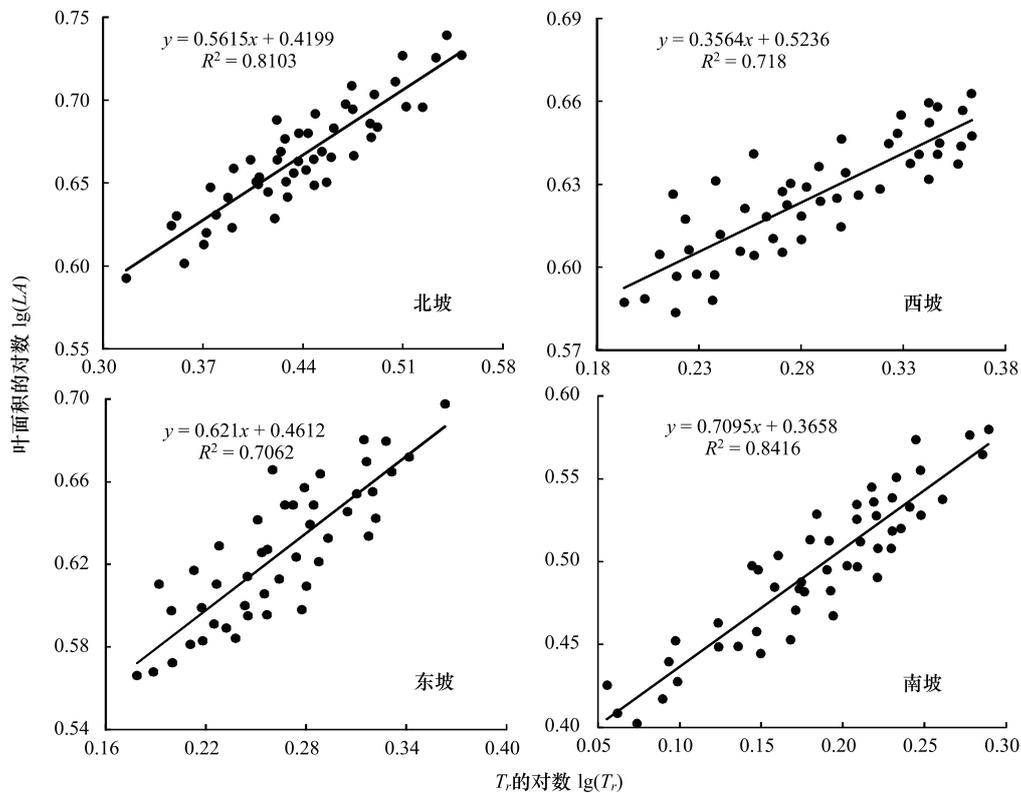


图 1 披针叶黄华  $T_r$  与  $LA$  的关系。

Fig.1 Relationships between transpiration rate and leaf area of *Thermopsis lanceolata* on different aspects

A, 北坡; B, 西坡; C, 东坡; D 南坡。LA: 叶面积, leaf area;  $T_r$ : 蒸腾速率, transpiration rate

之间产生了不同的关联性,南坡和北坡披针叶黄华  $LA$  与  $T_r$  间呈极显著正相关关系 ( $P < 0.01$ ),叶厚度与  $T_r$  间呈极显著负相关关系 ( $P < 0.01$ ),东坡和西坡是过度区域,叶大小与  $T_r$  仅呈显著正相关关系 ( $P < 0.05$ ),叶厚度与  $T_r$  呈显著负相关关系 ( $P < 0.05$ )。不同坡向光照和土壤含水量等资源条件的组合,营造了差异性的草地群落环境,使披针叶黄华叶性状与  $T_r$  间表现出了不同的相关关系,体现了异质生境中植物叶片构建策略的生态适应结果。

### 3.1 南坡披针叶黄华 $T_r$ 与叶厚度、 $LA$ 的关系

水分是影响植物生长发育、生理代谢及地理分布的重要生态因子<sup>[25]</sup>。已有多项研究证明,不同坡向受太阳辐射差异性影响下的土壤含水量是限制群落构成的最主要因素<sup>[26]</sup>,研究区位于中纬度地区,南坡太阳直射角度大、光照时间长<sup>[14]</sup>,在强烈的蒸腾作用影响下土壤含水量较低(表 1),草地群落的高度和密度处于较低水平,水分供给和叶片失水成为植物面临胁迫的主要胁迫因素,因此披针叶黄华选择了小叶模式形成了较低的  $T_r$ ,可能的原因有:(1)降低  $LA$  既有利于增加叶片的保水性,又能够减缓叶温升高速率,有助于延长叶片的碳积累时间<sup>[27]</sup>,在光照充足和土壤含水量较少的条件下,较小的  $LA$  就可以满足植物同化生产对光资源的需求,披针叶黄华选择了较小的  $LA$ (表 1),有助于减小叶片的  $T_r$ ,提高植物对有限水分的利用效率;(2)在生物量一定的条件下,生长在干旱环境中的植物往往将叶中很大一部分物质用于构建保卫构造或者增加叶肉细胞密度<sup>[6]</sup>,以便应对干旱胁迫。披针叶黄华选择了小叶模式(表 2),增大了叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力<sup>[28]</sup>,且厚的叶片使得气孔凹陷,降低了气孔导度(表 2),有效降低了  $T_r$ ,实现了小叶易进行热量和物质交换的目的<sup>[29]</sup>。因此,生长在南坡的披针叶黄华  $LA$  与  $T_r$  呈极显著正相关关系、叶厚度与  $T_r$  呈极显著负相关关系,这与党晶晶等<sup>[14]</sup>的研究结果相一致。

### 3.2 北坡披针叶黄华 $T_r$ 与叶厚度、 $LA$ 的关系

光照条件直接或间接影响植物叶片形态和光合效率<sup>[26,30]</sup>。北坡太阳直射角度较小,辐射总量和温度显

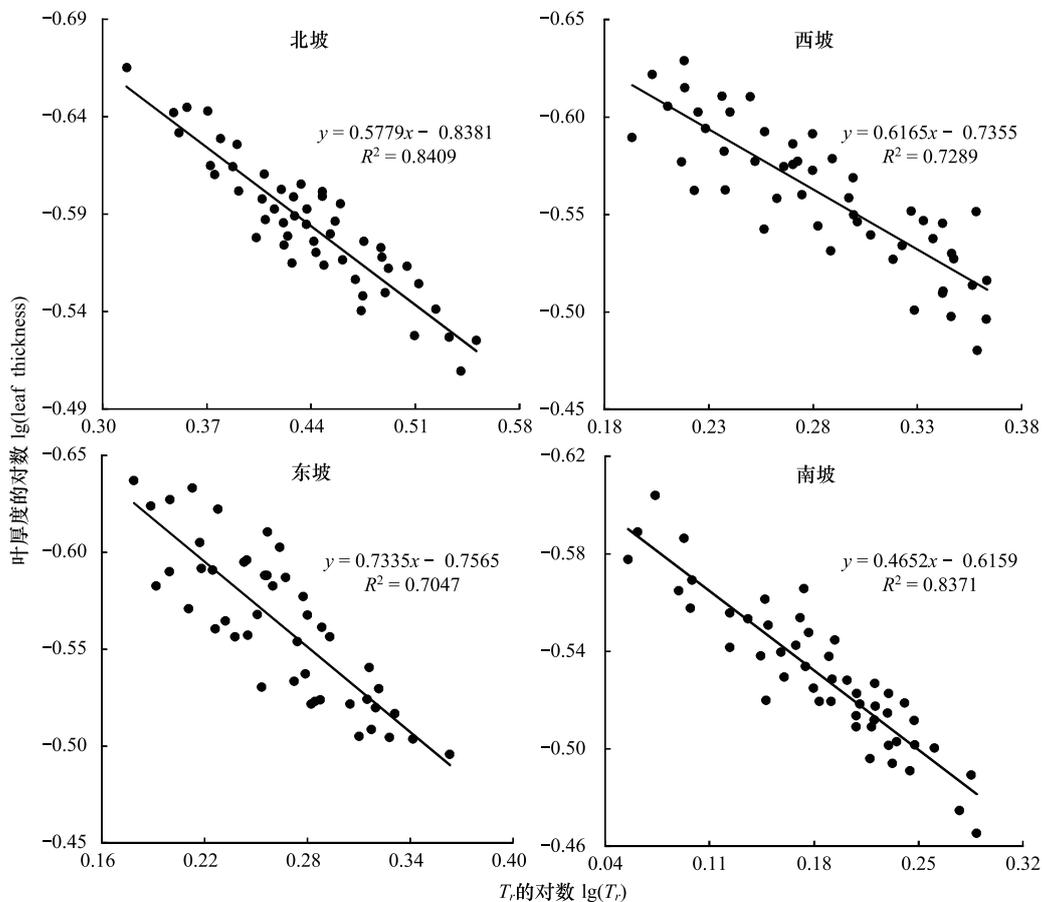


图2 披针叶黄华  $T_r$  与叶厚度的关系

Fig.2 Relationships between transpiration rate and leaf thickness of *Thermopsis lanceolata* on different aspects

A, 北坡; B, 西坡; C, 东坡; D 南坡

著低于南坡,在蒸发较弱的条件下土壤含水量、湿度明显高于南坡<sup>[31]</sup>,草地群落的高度、盖度、密度和生物量最高(表1),植物间的临体干扰增强,披针叶黄华选择了大叶模式形成了较高的  $T_r$ ,可能的原因有:(1)本研究的供试草地是以西北针茅为优势种群的典型草原,披针叶黄华在草地群落中不具备高度优势(表1),在严重遮蔽的条件下,叶片将投资更多的生物量用于叶表面积的建设,使叶片更多地暴露于阳光下接收较多的光资源,以提高光捕捉面积和水分输送效率,保证蒸腾作用和光合作用的正常进行<sup>[14]</sup>,同时相对充沛的土壤含水量为叶片细胞数目增加  $LA$  扩展提供了必要条件<sup>[32]</sup>,因而北坡披针叶黄华的  $LA$  相比于南坡显著增大(表2)。(2)在生物量有限的情况下,植物兼顾  $LA$  的策略可能造成分配到叶肉上的资源不足,形成较小的叶厚度,由于没有足够的叶肉组织形成保护组织,气孔周围保护组织薄弱,拉近了气孔到达叶片表皮的距离,气孔导度增加(表2),增加了叶片失水的风险<sup>[33]</sup>,从而获得了高的  $T_r$  和净光合速率。因此,分布在北坡的披针叶黄华叶大小与  $T_r$  呈显著正相关关系、叶厚度与  $T_r$  呈显著负相关关系。

### 3.3 东西坡披针叶黄华 $T_r$ 与叶厚度、 $LA$ 的关系

东坡和西坡处于阴坡和阳坡之间的过渡区,光照、地表温度、土壤含水量差异不显著,介于南坡和北坡之间,是植被类型交错带,草地群落高度、密度、地上生物量、群落郁闭度适中,植物无需构建过大的  $LA$  即可截获足够的光资源,满足植物生存所需要的碳资源获取<sup>[33]</sup>。生长在该坡向的披针叶黄华与西北针茅共同成为草地群落的优势种群,与北坡相比披针叶黄华面临的遮阴减弱,土壤含水量显著高于南坡,为了获得资源竞争优势,披针叶黄华不仅需要增加  $LA$  使其获得足够的光照,也需要增加叶厚度构建足够的保护组织降低叶片失水风险,在权衡资源投入和光合效益的前提下,选择了适中的叶片形态构建模式,有效的控制了叶片的  $T_r$ ,使  $LA$

与  $Tr$  呈极显著正相关关系、叶厚度与  $Tr$  呈极显著负相关关系。

#### 4 结论

在水分充足的条件下,植物面临的失水压力小,因而拥有大而薄的叶片, $Tr$  增加;在较为干旱条件下,叶片面临过度蒸腾失水的风险,因而拥有小而厚的叶片,水分蒸腾减少。生长在北坡的披针叶黄华通过增加  $LA$ 、减少叶厚度,趋向于构建大叶模式,达到了较高的  $Tr$ ,影响了净光合速率;南坡披针叶黄华选择了增加叶厚度、减少  $LA$ ,趋向于构建小叶模式,通过叶片保护组织的建设,有效的降低  $Tr$ ,增加了净光合速率,为种群资源生态位的拓展提供了必要的条件。地形影响下植物功能性状之间的关联性,与叶绿素荧光、光谱组成密切相关,今后需要从这些方面进一步加强研究。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Wang H, Sunchez-Molina J A, Li M, Berenguel M, Yang X T, Bienvenido J F. Leaf area index estimation for a greenhouse transpiration model using external climate conditions based on genetics algorithms, back-propagation neural networks and nonlinear autoregressive exogenous models. *Agricultural Water Management*, 2016, 183: 107-115.
- [ 2 ] Buschmann C, Lambers H, Chapin III F S, T L. *Plant physiological ecology*, H. Lambers, F.S. Chapin III, T.L. Pons (Eds.), Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York (1998). *Journal of Plant Physiology*, 2000, 156(1): 141-142.
- [ 3 ] Farrish K W. Spatial and temporal fine-root distribution in three Louisiana forest soils. *Soil Science Society of America Journal*, 1991, 55(6): 1752-1757.
- [ 4 ] 聂鹏程, 杨燕, 刘飞, 郑金土, 何勇. 植物叶面积无损测量方法及仪器开发. *农业工程学报*, 2010, 26(9): 198-202.
- [ 5 ] 陈达刚, 周新桥, 李丽君, 刘传光, 陈友订. 水稻叶厚性状的研究进展. *农学学报*, 2015, 5(11): 22-25.
- [ 6 ] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 844-852.
- [ 7 ] Canton Y, Del Barrio G, Sole-Benet A, Lazaro R. Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the Tabernas badlands of SE Spain. *Catena*, 2004, 55(3): 341-365.
- [ 8 ] Bazzaz FA, Grace J. *Plant Resource Allocation*. San Diego: Academic Press, 1997: 1-37.
- [ 9 ] 温晓金, 杨海娟, 刘焱序. 基于地形因子的千米尺度景观生态廊道布局研究. *地理科学进展*, 2013, 32(2): 298-307.
- [ 10 ] 刘尚武. *青海植物志(第二卷)*. 西宁: 青海人民出版社, 1999: 158-159.
- [ 11 ] 吴征镒. *西藏植物志(第二卷)*. 北京: 科学出版社, 1985: 721-726.
- [ 12 ] 于金凤, 刘文兆, 甘卓亭, 张盼. 黄土塬区苹果树蒸腾速率变化特征及其影响因子. *干旱地区农业研究*, 2010, 28(4): 59-63.
- [ 13 ] 吕美强, 朱志红, 李英年, 姚天华, 潘石玉, 孔彬彬. 刈割与施肥干扰下高寒草甸植物功能性状的构建模式. *植物生态学报*, 2014, 38(9): 916-928.
- [ 14 ] 党晶晶, 赵成章, 李钰, 侯兆疆, 董小刚. 祁连山高寒草地甘肃臭草叶性状与坡向间的关系. *植物生态学报*, 2015, 39(1): 23-31.
- [ 15 ] 朱云云, 王孝安, 王贤, 邓美皎. 坡向因子对黄土高原草地群落功能多样性的影响. *生态学报*, 2016, 36(21): 6823-6833.
- [ 16 ] 武瑞鑫, 钟梦莹, 潘多, 邵新庆, 李超群, 刘月华, 位晓婷, 张德罡. 青藏高原东缘不同恢复措施对披针叶黄华繁殖构件及资源分配的影响. *草地学报*, 2015, 23(1): 34-40.
- [ 17 ] 王进, 张勇, 颜霞, 鄂利锋, 王桔红. 光照、温度、土壤水分和播种深度对披针叶黄华种子萌发及幼苗生长的影响. *草业科学*, 2011, 28(9): 1640-1644.
- [ 18 ] 张超强, 郑秀芳. 披针叶黄华试管苗适应盐胁迫的渗透调节机制. *西北植物学报*, 2014, 34(5): 963-969.
- [ 19 ] 武瑞鑫, 邵新庆, 胡新振, 钟梦莹, 位晓婷, 潘多, 张德罡. 披针叶黄华茎叶性状对不同草地管理措施的反应及其生长关系研究. *草地学报*, 2015, 23(3): 476-482.
- [ 20 ] Pitman E J G. A note on normal correlation. *Biometrika*, 1939, 31(1/2): 9-12.
- [ 21 ] Warton D I, Weber N C. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. *Biometrical Journal*, 2002, 44(2): 161-174.
- [ 22 ] 侯兆疆, 赵成章, 李钰, 张茜, 马小丽. 不同坡向高寒退化草地狼毒株高和枝条数的权衡关系. *植物生态学报*, 2014, 38(3): 281-288.
- [ 23 ] Vendramini F, Diaz 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.
- [ 24 ] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [ 25 ] Li S W, Pezeshki S R, Goodwin S. Effects of soil moisture regimes on photosynthesis and growth in cattail (*Typha latifolia*). *Acta Oecologica*,

- 2004, 25(1/2): 17-22.
- [26] Sternberg M, Shoshany M. Influence of slope aspect on Mediterranean woody formations: comparison of a semiarid and an arid site in Israel. *Ecological Research*, 2001, 16(2): 335-345.
- [27] 李永华, 卢琦, 吴波, 朱雅娟, 刘殿君, 张金鑫, 靳占虎. 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系. *植物生态学报*, 2012, 36(1): 88-98.
- [28] Meziane D, Shipley B. Interacting components of interspecific relative growth rate: constancy and change under differing conditions of light and nutrient supply. *Functional Ecology*, 1999, 13(5): 611-622.
- [29] 祁建, 马克明, 张育新. 北京东灵山不同坡位辽东栎(*Quercus liaotungensis*)叶属性的比较. *生态学报*, 2008, 28(1): 122-128.
- [30] Auslander M, Nevo E, Inbar M. The effects of slope orientation on plant growth, developmental instability and susceptibility to herbivores. *Journal of Arid Environments*, 2003, 55(3): 405-416.
- [31] 殷秀琴. *生物地理学*. 北京: 高等教育出版社, 2004: 26-28.
- [32] 李钰, 赵成章, 董小刚, 侯兆疆, 马小丽, 张茜. 高寒草地狼毒枝-叶性状对坡向的响应. *生态学杂志*, 2013, 32(12): 3145-3151.
- [33] Ellsworth D S, Reich P B. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia*, 1993, 96(2): 169-178.