

DOI: 10.5846/stxb201804090804

尹辉,张波,荆瑞雪,曾凡江,牟书勇.干旱区不同地理种群骆驼刺元素组成及表面结构特征的对比研究.生态学报,2019,39(18): - .

Yin H, Zhang B, Jing R X, Zeng F J, Mu S Y. Elemental compositions and surface structures of *Alhagi sparsifolia* Shap. in different geographical populations in arid zone. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(18): - .

干旱区不同地理种群骆驼刺元素组成及表面结构特征的对比研究

尹 辉^{1,2,3,4,5}, 张 波^{1,4,5}, 荆瑞雪^{1,3,4,5}, 曾凡江^{1,4,5,*}, 牟书勇^{1,5}

1 中国科学院新疆生态与地理研究所荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 乌鲁木齐 830011

2 新疆大学, 乌鲁木齐 830046

3 中国科学院大学, 北京 100049

4 新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站, 策勒 848300

5 中国科学院干旱区生物地理与生物资源重点实验室, 乌鲁木齐 830011

摘要:碳(C)、氮(N)、磷(P)元素在植物各器官中的组成,及植物表面结构差异是其对外界环境适应性的重要表征。本研究以干旱区三个地理种群骆驼刺(塔里木盆地策勒种群,吐鲁托盆地托克逊种群,准噶尔盆地阜康种群)为研究对象,通过对植株各器官 C、N、P 元素组成的测定及表面形貌观测,对其在不同环境中的适应特性进行了比较研究。结果表明:(1)同一种群的骆驼刺,C 元素在各器官中的分配没有显著规律;N 元素在叶片中含量最高,茎中最低;策勒种群和阜康种群的 P 含量,叶片中最高,茎与刺中差异不显著;但托克逊种群茎中 P 含量显著高于其他部位。(2)三个地理种群的骆驼刺叶中元素组成相比,策勒种群 C、N 含量均最高,托克逊种群 C、N 含量最低;三个种群叶片的 P 含量,C:N,C:P,N:P 值均没有显著差异。刺中元素含量相比,C 含量没有显著差异;N 含量阜康种群>策勒种群>托克逊种群。茎中元素含量相比,N 含量差异不显著,但托克逊种群茎中 P 含量为其他两个种群的 2 倍,可能与托克逊土壤中高浓度的全 N,速效 N,速效 P 有关。(3)托克逊种群表皮极厚,蜡质非常致密,各器官气孔密度均高于其他两个种群;策勒种群比阜康种群叶表皮增厚,蜡质致密,但叶片气孔密度却减小;策勒种群和阜康种群茎与刺的气孔密度差异不显著。研究表明,策勒种群骆驼刺最适应当地环境条件:其叶片具有最高的 C、N 含量,且表面结构没有明显的干旱胁迫特征。托克逊种群表现出明显的干旱适应特征:其表皮增厚,蜡质致密,气孔密度增大,叶片 C、N 含量最低。虽然托克逊种群茎中 P 含量显著高于其他地理种群,但三个地理种群骆驼刺叶片中 C:N,C:P,N:P 比值保持恒定,C:N=30.6±4.3,C:P=357.4±49.9,N:P=12.0±2.4,说明骆驼刺能够保持较高内稳性,这也可能是其在新疆各地广泛生存的重要原因。

关键词:骆驼刺;元素组成;表面结构;地理种群;适应特性

Elemental compositions and surface structures of *Alhagi sparsifolia* Shap. in different geographical populations in arid zone

YIN Hui^{1,2,3,4,5}, ZHANG Bo^{1,4,5}, JING Ruixue^{1,3,4,5}, ZENG Fanjiang^{1,4,5,*}, MU Shuyong^{1,5}

1 State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

2 Xinjiang University, Urumqi 830046, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

4 Cele National Station of Observation and Research for Desert-Grassland Ecosystems, Cele 848300, China

5 Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid Zone, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

基金项目:国家基金委-新疆联合基金重点支持项目(U1603233)

收稿日期:2018-04-09; **网络出版日期:**2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zengfj@ms.xjb.ac.cn

Abstract: The compositions of carbon, nitrogen, phosphorus and different surface structures in different organs of plants are important factors in their adaptability to the external environment. In this study, plants of *Alhagi sparsifolia* Shap. of the Cele population in the Tarim Basin, the Toksun population in the Tuotuo Basin, and the Fukang population in the Junggar Basin, were studied. The C, N, and P concentrations in the organs of *A. sparsifolia* were measured and the surface morphology was observed. A comparative study of these adaptive characteristics in different environments was conducted. The results showed that: (1) There was no significant distribution of C in the same population of *A. sparsifolia*, N content was highest in leaves and lowest in stems, P content was highest in leaves in the Cele and Fukang populations, there was no significant difference between stems and thorns, and P content in stems of the Toksun population was significantly higher than other organs. (2) Compared with the elemental compositions in the leaves of the three geographical populations, the C and N contents were highest in the Cele population and lowest in Toksun population, and the P content, C:N, C:P, and N:P mass ratios in leaves were similar among the three populations. In the thorns, there was no significant difference in the C content among the three geographical populations, and the N content was greatest in the Fukang population > Cele population > Toksun population. In the stems, there was no significant difference in N content among the three geographical populations, but the content of P in the stems of the Toksun population plants was twice that of the other two populations; this was probably related to the high concentrations of total N, available N, and available P in the Toksun soils. (3) Plants in the Toksun population had a very thick epidermis with very dense waxes, and the stomatal density of each organ was higher than that of the other two populations. Plants of the Cele population had thicker epidermis and wax than those of the Fukang population, but stomatal density was reduced; stomatal density in stems and thorns of the Cele and Fukang populations were not significantly different. Studies have shown that the Cele population of *A. sparsifolia* was the most suitable for local environmental conditions—the leaves had the highest C and N contents, and the surface structure showed no obvious characteristics of drought stress. Plants of the Toksun population showed characteristics of drought adaptation—the epidermis was thickened, the wax was dense, the stomatal density increased, and the leaves had the lowest content of C and N. Although the content of P in stems of plants of the Toksun population was significantly higher than that of other geographical populations, the ratios of C:N, C:P, and N:P in the leaves of the three populations remained constant: C:N = 30.6 ± 4.3 , C:P = 357.4 ± 49.9 , N:P = 12.0 ± 2.4 , indicating that *A. sparsifolia* maintains high homeostasis. This may also be an important reason why it can survive in the entire area of Xinjiang Province.

Key Words: *Alhagi sparsifolia* Shap.; elemental composition; surface structure; geographical population; adaptive characteristics

碳(C)、氮(N)、磷(P)元素是构成一切生命的主要元素,三者的含量变化及其比值控制着植物的营养和生长状况^[1]。植物体中的C几乎全部来源于大气中的CO₂,它是连接外界无机环境与有机体的最重要环节,是一切有机体的基本骨架。N和P元素是植物体中最重要的调节物质,是组成蛋白质和核酸的基本元素,也常常是环境中的限制因素^[2-3]。叶、茎、根之间的营养分配模式反映了植物获取、运输和储存营养物质的能力。例如木本植物中,储存蛋白质占总可溶性蛋白质的25—30%,并且这些蛋白质主要存储在茎和根中^[4]。这些储存的营养物质在干旱条件下对维持植物营养吸收、二氧化碳同化、支持叶片生长方面起着重要作用^[5]。植物各器官由于养分储存及功能差异,导致同一植物不同器官间(叶、茎、根和生殖器官)的N、P含量存在显著差异,但不同器官间的N、P浓度变化密切相关^[6]。韩文轩^[7]通过测定北京及周边地区358种植物的C、N、P含量发现,叶片中C、N、P含量分别是叶柄中相应元素含量的1.1、2.4和1.8倍,认为叶片的高营养(N和P)含量与其活跃的同化功能有关。植物体表面是与环境接触最密切的部位,也是最敏感部位,表面形态变化也可作为植物对环境适应性的又一衡量指标^[8-9]。因此,研究植物体中C、N、P元素分配特征及表面形态变化对于揭示植物的生态适应性和养分利用特征有重要意义。荒漠植物骆驼刺(*Alhagi sparsifolia* Shap.)是

豆科多年生草本植物^[10],单叶,全缘。枝上具有大量针刺,刺对骆驼刺适应荒漠环境起到至关重要的作用,因而本研究中将其作为单独的器官处理。

同一种植物,在异质环境中生存,经过长期的适应和进化,会在形态结构、元素组成及生理功能上产生变化,形成特殊的地理种群^[11]。骆驼刺分布于我国内陆干旱地区的新疆、甘肃、内蒙古、宁夏。新疆全疆均有分布,尤以南疆塔克拉玛干沙漠周围,吐鄯托盆地及北疆古尔班通古特沙漠南部扇缘最多^[12]。本研究选取干旱区三个典型的骆驼刺分布区为研究对象:塔里木盆地策勒种群,吐鄯托盆地托克逊种群,及准噶尔盆地阜康种群。研究各器官 C,N,P 元素组成及表面形貌变异,从而揭示骆驼刺在不同环境中的适应能力,此研究对骆驼刺的保护和开发具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

策勒骆驼刺种群采自中国科学院策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站(表 1),策勒属典型的内陆极端干旱荒漠气候,日照资源丰富。年降水量 35.1 mm,风沙活动频繁,多年平均沙尘天数 25.9 天,最多年达 59 天。采样地地表沙质非常细腻,所有植物表面均覆盖一层细沙土。骆驼刺在该群落属于优势建群种,相对多度>70%,伴生有沙拐枣,盐生草和花花柴等植物。

托克逊骆驼刺种群采自吐鲁番地区托克逊县(表 1),属暖温带极端干旱荒漠气候,夏季气候炎热,年平均降水量仅 9.4 mm,是全国降水最少的地方。托克逊多风,平均大风天数 84 天,遇到大风天气极易将地表的尘土扬起,因而采样点地表主要是颗粒 1 mm 左右的沙砾。采样地骆驼刺为该群落的建群种,相对多度>80%,伴生有刺山柑。

阜康骆驼刺种群采自阜康市 222 团附近(表 1),属温带大陆性干旱气候,年平均降水 164 mm,冬季有约 20 cm 厚的积雪,因而比策勒和托克逊湿润。阜康风小,且土壤较湿润,因而少见扬沙天气。此处骆驼刺与梭梭,沙蓬,琵琶柴等植物混生,形成多样性较高的群落。骆驼刺相对多度<30%。

表 1 三个采样点的自然条件
Table 1 Environmental data of the three sampling sites

地点 Location	地理位置 GC	年平均降水量 MAP/mm	年平均蒸发量 MAE /mm	年平均气温 MAT /℃	最高气温 HT/℃	>10℃ 积温 A/℃
策勒	80°44'E,36°51'N	35.1	2595.3	11.9	41.9	4340
托克逊	88°53'E,42°51'N	9.4	2959.4	13.8	48	5334.9
阜康	87°88'E,44°37'N	164	2000	6.6	42.6	3551.5

GC: geographic coordinate; MAP: mean annual precipitation; MAE: mean annual evaporation; MAT: mean annual temperature; HT: highest temperature; A: accumulated temperature

1.2 样品采集和指标测定

试验于 2017 年 8 月实施,在策勒、托克逊和阜康三个骆驼刺自然种群中,各随机选择三株骆驼刺,将整个地上部分带回实验室,叶、茎、刺分开,装入牛皮纸袋,80℃烘干至恒重。粉碎,过 100 目筛,用于检测 C,N,P 元素含量。C 含量用总有机碳分析仪(OI 1030)测定,N 含量用 FOSS 全自动定氮仪测定,P 含量用钼锑抗比色法测定。

每个区域选取一株有代表性的植株,将成熟的叶,茎,刺,剪成 5 mm×5 mm 左右的小块,快速投入 FAA 固定液中(FAA 固定液配方:38%的甲醛 5 ml,冰醋酸 5 ml,75%酒精 90 ml,丙三醇 1 ml),带回实验室。样品经乙醇梯度脱水,叔丁醇置换,冷冻干燥处理后,用扫描电子显微镜(ZEISS SUPRA55VP)观测表面结构。

用土钻分别采集 0—20 cm,20—40 cm,40—60 cm,60—80 cm 土层的土壤样品,装入自封袋带回实验室。土样经风干后,过 100 目筛,全 N 和速效 N 含量用 FOSS 全自动定氮仪测定,全 P 和速效 P 含量用钼锑抗比色法测定。

1.3 数据分析

用 Excel 和 SPSS17.0 软件进行数据处理和统计分析,采用 One-Way ANOVA 方法进行方差分析,选择 LSD($P=0.05$)方法进行显著性检验和多重比较。扫描电镜图片用 Photoshop CS5 和 Illustrator CS5 软件剪切和拼接。

2 结果与讨论

2.1 营养元素在三个地理种群骆驼刺叶,茎,刺中的分配特征

C,N,P 元素是植物生长必需的营养元素。植物体通过光合作用固定 C 元素,并将其分配到各个器官中。叶片是骆驼刺最主要的光合作用器官;刺也具有气孔和叶绿体,是重要的同化和输导组织,很多研究者将刺描述为同化枝^[13]。C 含量在三个地理种群骆驼刺叶,茎,刺中的分配没有显著规律。三个地理种群相同器官相比,叶片中 C 含量存在显著差异,策勒种群叶片 C 含量最高(404.0 ± 8.25 mg/g),阜康种群叶片次之(377.9 ± 1.75 mg/g),托克逊种群叶片 C 含量最少(351.7 ± 0.4 mg/g)(表 2)。阜康种群茎中 C 含量显著高于策勒种群和托克逊种群,而三个种群刺中 C 含量差异不显著(图 1)。

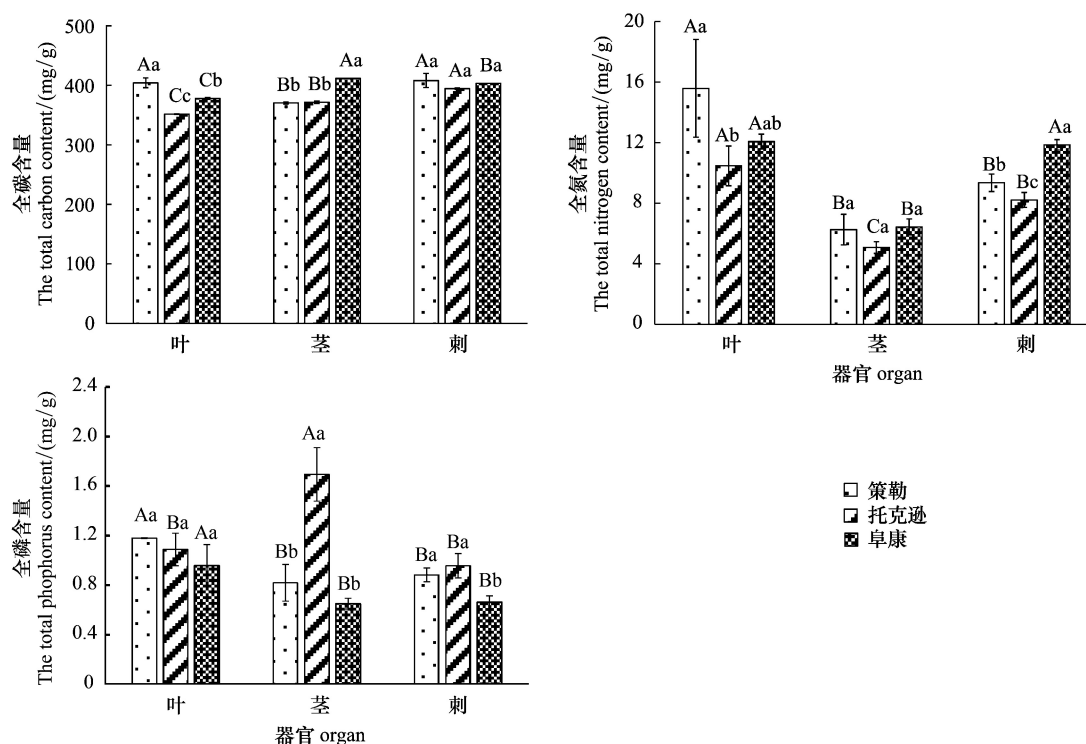


图 1 不同地理种群骆驼刺不同器官 C,N,P 含量的比较

Fig.1 Comparison of C, N, P content among different organs of *A. sparsifolia* in different geographical populations

$n=3$,不同大写字母表示同一地点不同器官之间差异显著($P<0.05$);不同小写字母代表相同器官不同地点之间差异显著($P<0.05$)

N 是核酸和蛋白质的重要组成成分,是构成生命的重要物质基础。植物中 75% 的 N 可以从叶绿体中提取出来,而其中 30—50% 在 Rubisco(核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶)中,参与光合作用^[14-15]。Olde 等的研究也表明,在一定范围内,叶片含氮量、叶绿素含量、Rubisco 含量分别与光合速率呈正相关^[16]。三个地理种群的骆驼刺的 N 含量均以叶片最高(策勒种群: 15.6 ± 3.2 mg/g,托克逊种群: 10.5 ± 1.3 mg/g,阜康种群: 12.1 ± 0.1 mg/g)(表 2),茎中最低(策勒种群: 6.2 ± 1.0 mg/g,托克逊种群: 5.1 ± 0.4 mg/g,阜康种群: 6.4 ± 0.5 mg/g)。策勒种群刺中的 N 含量(9.3 ± 0.6 mg/g)与茎中 N 含量没有显著差异,而明显小于叶(图 1)。推测此时期策勒种群刺的光合作用能力与茎中较为接近。托克逊刺中的 N 含量(8.2 ± 0.5 mg/g)介于叶与茎之间,说明此时期刺的光合作用强度介于叶和茎之间。阜康种群刺中的 N 含量与叶差不多,而显著高于茎,推测此时

期阜康种群的刺与叶的功能更接近。不同地理种群的叶 N 含量相比,策勒种群最大,托克逊种群最小,阜康种群介于二者之间。由于叶 C 含量也呈现出相同的变化规律,策勒种群最高,托克逊种群最低(图 1)。因此推测,策勒种群叶片光合作用能力最强,托克逊种群光合作用能力最差。刺中 N 含量阜康种群>策勒种群>托克逊种群,阜康种群刺 N 含量与叶 N 含量相当,因而推测阜康种群刺的光合作用能力较强。三个地区茎中 N 含量没有显著差别。

生长速率理论认为,在植株快速生长部位具有较高的 P 含量,因为快速生长部位需要大量的核糖体来合成蛋白质,而核糖体是含磷量最高的细胞器(P 约占 5%)^[17]。策勒种群和阜康种群的骆驼刺均以叶片中 P 含量最高(策勒种群:1.2±0.0 mg/g,阜康种群:0.9±0.2 mg/g),茎与刺中含量相当。但是托克逊骆驼刺的茎中 P 含量显著高于其他部位,也高于其他地理种群茎中含量。托克逊种群茎中 P 含量 1.7±0.2 mg/g,约为策勒种群和阜康种群茎中 P 含量的 2 倍(策勒种群:0.8±0.1 mg/g,阜康种群:0.7±0.0 mg/g)。三个地理种群叶片中 P 含量没有显著差异。采样期托克逊骆驼刺处于结实期,茎秆不是快速生长部位,那么如此高的 P 含量应是存储的无机 P 元素。据报道,植物体中无机 P 含量与生存环境密切相关^[18-19]。因此对三个采样区域 0—80 cm 土层土壤的全 N,速效 N,全 P,速效 P 含量进行检测,从图 2 可看出,每个区域 4 个土层间差异不显著,但三个区域之间的差异较大。速效 P,全 N,速效 N 含量均为托克逊最多(图 2),策勒和阜康差异不大。且采样过程中发现,托克逊地区 80 cm 以上的土层中,骆驼刺毛细根非常密集。因此推测托克逊种群茎中大量的 P 元素积累可能与土壤中高浓度的养分含量有直接关系。耿燕等的研究指出,当叶片磷元素含量足够且稳定时,外界磷的供应量不会影响植物的光合速率。而当外界环境磷元素供给量降到一定程度时,才会成为植物生长的限制因子^[20]。三个地理种群叶片中 P 含量差异不大,说明托克逊的骆驼刺将多余的 P 储存于茎中,叶片仍旧保持比较稳定的 N:P 比。

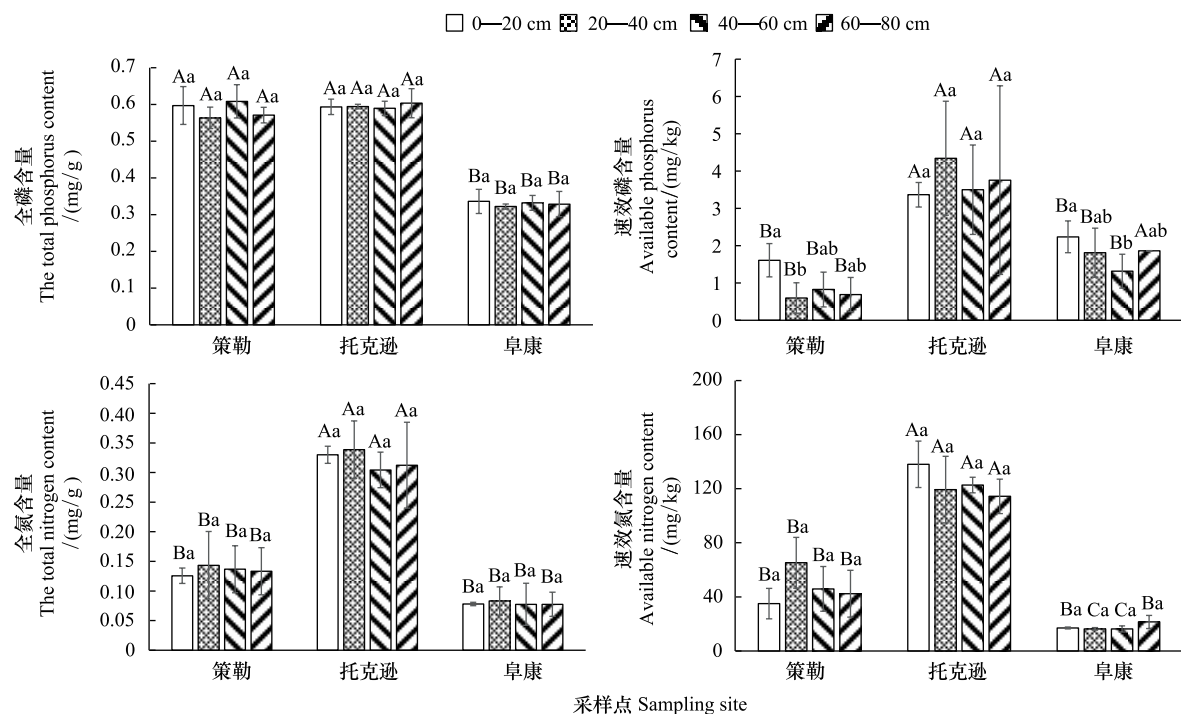


图 2 不同地理种群不同深度的土壤样品全 N,速效 N,全 P,速效 P 含量

Fig.2 The total nitrogen, available nitrogen, the total phosphorus and available phosphorus contents of soil at different depths in different geographical populations

$n=3$,不同大写字母表示相同土层不同地点之间差异显著($P<0.05$);不同小写字母代表不同土层同一地点之间差异显著($P<0.05$)

叶片作为最重要的光合器官,其 C:N,C:P 比值往往代表植物养分利用效率,而 N:P 值与土壤养分状况

直接相关。贺金生等对中国草原在三个不同地区(内蒙古、青藏高原和新疆)C:N 化学计量比的研究中发现草原植被有着极为稳定的 C:N 值,并认为 C:N 化学计量比与物种组成以及气候变化无关^[21]。本研究三个地理种群的骆驼刺叶片 C:N, C:P, N:P 值均无显著差异(表 2),三个地理种群骆驼刺叶片中 C:N, C:P, N:P 均值为 30.6 ± 4.3 , 357.4 ± 49.9 , 12.0 ± 2.4 。说明虽然营养元素含量、干旱程度和温度等环境因子存在显著差异,但骆驼刺具有较高的内稳性,这也可能是它能在全疆范围普遍生存的重要原因。

表 2 不同地理种群骆驼刺叶片 C, N, P, C:N, C:P, N:P 含量差异

Table 2 C, N, P content and C:N, C:P, N:P mass ratio in leaves of *A. sparsifolia* in different geographical populations

种群类型 Population type	C 含量 Carbon content/(mg/g)	N 含量 Nitrogen content/ (mg/g)	P 含量 Phosphorus content/(mg/g)	C:N	C:P	N:P
策勒	$404.0 \pm 8.25a$	$15.6 \pm 3.2a$	$1.2 \pm 0.0a$	$26.3 \pm 4.9a$	$342.7 \pm 7.6a$	$13.2 \pm 2.8a$
托克逊	$351.7 \pm 0.4c$	$10.5 \pm 1.3b$	$1.1 \pm 0.1a$	$33.8 \pm 4.2a$	$324.9 \pm 38.3a$	$9.6 \pm 0.0a$
阜康	$377.9 \pm 1.75b$	$12.1 \pm 0.1ab$	$1.0 \pm 0.2a$	$31.3 \pm 0.1a$	$399 \pm 69a$	$12.7 \pm 2.2a$

$n=3$, 同列不同字母表示差异极显著 ($P<0.05$)

2.2 三个地理种群骆驼刺叶, 茎, 刺表面结构特征

蜡质是覆盖在植物表面的一层防水保护层,与表皮层一起,有效防止植物体内水分的非气孔性散失,同时可以降低紫外线伤害^[22]。蜡质一般分成外蜡质层和内蜡质层(蜡质晶体下面的薄层)^[23]。图 3C 和 3F 显示阜康种群叶片蜡质层,内外蜡质层清晰可见。外蜡质层呈片状直立于内蜡质层上,排列规则;内蜡质层较薄,但是致密,与表皮结合的不是非常紧密。策勒种群骆驼刺叶表皮明显增厚($1.42 \pm 0.07 \mu\text{m}$)(图 3D),约为阜康种群表皮的 2 倍($0.75 \pm 0.02 \mu\text{m}$)(图 3F)。策勒种群骆驼刺表皮蜡质较致密,没有明显的内外蜡质层之分,从图 3A 可看出,策勒种群表皮蜡质也有垂直于表面的片层结构,但由于策勒夏季干旱高温,且多风沙,片层的蜡质可能融化而粘附大量沙粒,扫描电镜制样过程中梯度酒精 10 次的冲洗仍不能洗脱。托克逊种群骆驼刺叶的上表皮异常增厚,与蜡质结合得相当紧密(图 3E),且表面蜡质非常致密(图 3B)。以上结果表明,随着外界干旱程度的加剧及年积温的增加,阜康,策勒,托克逊种群叶的上表皮逐渐增厚,蜡质越来越致密,主要用于防止水分蒸发及减少热损伤。

气孔是植物水分代谢和光合作用中气体交换的重要通道。气孔密度受到多种因素调控,杨利民等对我国东北样带羊草的水分利用效率及气孔密度的研究指出,东北样带自东向西,随年降水量、年均温、土壤水分的降低和海拔的升高,羊草水分利用效率和气孔密度有明显增大的趋势,说明水分条件是气孔密度变化最重要的生态因子^[24]。但温度、 CO_2 浓度等条件亦是气孔密度变化的重要因素。杨惠敏等的研究指出,在其他条件一致的情况下,温度升高会使小麦气孔密度降低^[25]。本研究中,不同地理种群的骆驼刺各器官的气孔密度存在极大差异。骆驼刺叶片两面均有气孔,下表皮气孔数量比上表皮略多。不同地理种群的相同器官相比,托克逊种群叶正面、叶背面、茎、刺中的气孔密度均最大(分别为 298.5 ± 9.6 个/ mm^2 , 328.7 ± 6.3 个/ mm^2 , 161.4 ± 6.8 个/ mm^2 , 226.6 ± 8.9 个/ mm^2)(图 4)。且托克逊种群表皮蜡质非常厚,正面气孔多被蜡质覆盖,表现出明显的干旱适应特征。策勒种群叶片正面和背面气孔密度分别为 117.0 ± 12.8 个/ mm^2 , 298.5 ± 9.6 个/ mm^2 ,明显小于阜康种群(叶正面和叶背面分别为 184.8 ± 11.1 个/ mm^2 和 266.5 ± 15.1 个/ mm^2)(图 4),策勒种群刺与茎的气孔密度与阜康种群差异均不显著。说明,虽然策勒比阜康干旱程度高得多,但策勒种群骆驼刺没有表现出明显的干旱胁迫特征,且策勒种群在该群落中属于优势种,说明策勒种群更加适应当地环境。策勒种群骆驼刺根系发达,能够利用地下水维持生存与生长^[26-27]。罗维成的研究也指出策勒绿洲的骆驼刺,整个生长季没有表现出水分胁迫的现象^[28]。

3 结论

三个地理种群骆驼刺在长期适应环境过程中,各器官元素组成和表面结构发生显著变化。

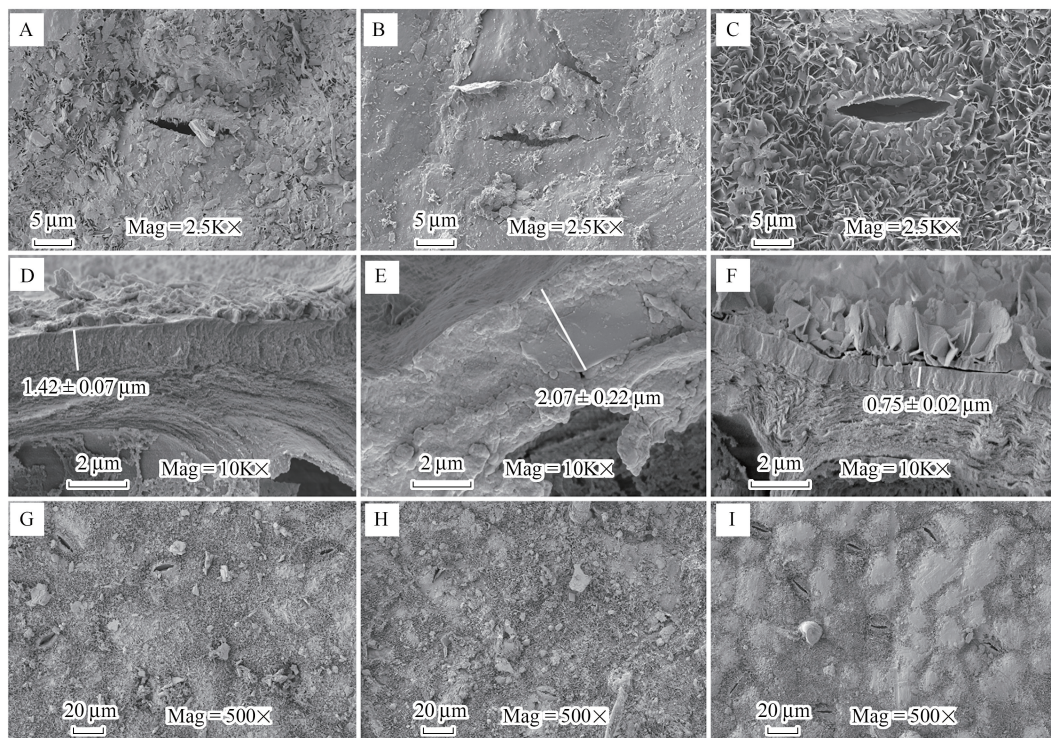


图3 不同地理种群骆驼刺叶表面扫描电镜图片

Fig.3 Surface structure in leaves of *A. sparsifolia* in different geographical populations

A,B,C 分别为策勒,托克逊,阜康骆驼刺叶上表面 2500 倍照片;D,E,F 分别为策勒,托克逊,阜康叶上表皮纵切面 10000 倍照片,图中标示表皮厚度;G,H,I 分别为策勒,托克逊,阜康叶下表面 500 倍照片

(1)策勒种群叶片 C、N 含量均最高,托克逊种群最低,阜康种群介于二者之间,推测策勒种群叶片光合作用能力最强,而托克逊种群最弱。

(2)三个地理种群相比,刺 N 含量阜康种群>策勒种群>托克逊种群。策勒种群刺 N 含量与茎中相似,远低于叶片,而阜康种群刺 N 含量与叶差异不大,显著高于茎,托克逊种群刺 N 含量介于叶与茎之间。N 含量与植物光合作用能力呈显著正相关关系,因此推测策勒种群刺同化作用能力与茎差不多,而阜康种群刺同化作用能力更接近于叶片,三个地理种群相比,阜康种群刺的同化作用最强。

(3)策勒种群和阜康种群各器官 P 含量差异不大,但托克逊种群茎中 P 含量异常高,不仅高于其他种群茎的含量,同时也高于自身叶和刺。因此对三个区域 0—80 cm 深度土壤的全 N,速效 N,全 P,速效 P 含量进行检测,结果表明托克逊全 N,速效 N,速效 P 含量均比策勒和阜康高得多。从而推测外界环境中高的养分含量使得骆驼刺吸收较高的 P,并积累于茎中。三个地理种群叶片 C:N, C:P, N:P 均未受到外界环境的影响,平均值为 C:N = 30.6 ± 4.3, C:P = 357.4 ± 49.9, N:P = 12.0 ± 2.4,说明骆驼刺能够保持较高的内稳态,这也可能是它能在新疆广泛分布的重要原因。

(4)本研究中,只有极端干旱的托克逊种群表现出明显的干旱适应特征:表皮和蜡质极厚,蜡质非常致密;各个器官气孔密度显著大于其他两个地区。相对于干旱的策勒种群比相对湿润的阜康种群叶表皮增厚,蜡

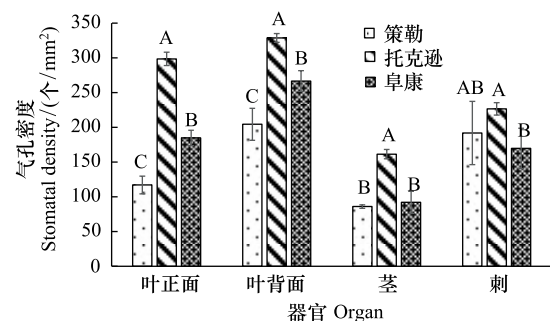


图4 三个地理种群骆驼刺叶,茎,刺气孔密度差异

Fig.4 The different stomatal density of leaves, stems, and thorns in different geographical populations

$n=5$,不同大写字母代表相同器官不同地点之间差异显著 ($P<0.05$)

质致密,但气孔密度却小得多,说明策勒种群未受到明显的干旱胁迫,因为其根系能够以地下水为主要水源。且策勒种群在该群落中是优势种,说明骆驼刺更加适应策勒的环境条件。

通过对骆驼刺叶、茎、刺元素组成和表面结构分析,能够确定骆驼刺与当地环境的适应程度,因而为骆驼刺的保护与开发提供重要的理论支持。

致谢:感谢哈萨克斯坦留学生 Alzhan Kurmangozhinov 博士在野外采样过程中给予的帮助;感谢新疆资源环境科学大型仪器区域中心,新疆生态与地理研究所中心实验室对实验给予帮助。

参考文献 (References):

- [1] Andersen T, Elser J J, Hessen D O. Stoichiometry and population dynamics. *Ecology Letters*, 2004, 7(9): 884-900.
- [2] Vitousek P M, Howarth R W. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry*, 1991, 13(2): 87-115.
- [3] 于海玲, 樊江文, 钟华平, 李愈哲. 青藏高原区域不同功能群植物氮磷生态化学计量学特征. *生态学报*, 2017, 37(11): 3755-3764.
- [4] Schreeg L A, Santiago L S, Wright S J, Turner B L. Stem, root, and older leaf N:P ratios are more responsive indicators of soil nutrient availability than new foliage. *Ecology*, 2014, 95(8): 2062-2068.
- [5] Fortunel C, Fine P V A, Baraloto C. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. *Functional Ecology*, 2012, 26(5): 1153-1161.
- [6] 陈婵, 王光军, 赵月, 周国新, 李栋, 高吉权. 会同杉木器官间 C、N、P 化学计量比的季节动态与异速生长关系. *生态学报*, 2016, 36(23): 7614-7623.
- [7] 韩文轩, 吴漪, 汤璐瑛, 陈雅涵, 李利平, 贺金生, 方精云. 北京及周边地区植物叶的碳氮磷元素计量特征. *北京大学学报: 自然科学版*, 2009, 45(5): 855-860.
- [8] 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.
- [9] 胡选萍, 吉成均, 安丽华. 青藏高原草地主要单子叶植物的叶表面特征. *生态学报*, 2016, 36(20): 6465-6474.
- [10] 曾凡江, 刘波, 贺俊霞, 张晓蕾, 刘镇, 安桂香, 曾杰. 骆驼刺幼苗氮素特征对不同灌溉量的响应. *生态学报*, 2010, 30(8): 2118-2127.
- [11] 郭自春, 曾凡江, 刘波, 李崇君, 张波. 不同地理种群疏叶骆驼刺光合和水分代谢特性的差异. *干旱区研究*, 2016, 33(2): 371-378.
- [12] 夏阳, 张立运, 安尼瓦尔, 买买提. 疏叶骆驼刺的某些生态生物学特性. *干旱区研究*, 1995, 12(4): 53-60.
- [13] Li L, Li X Y, Xu X W, Lin L S, Chen F L. Photosystem II activity in the leaves and assimilative branches of *Alhagi sparsifolia* Shap. under brief elevated temperature. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36(7): 1919-1926.
- [14] 沈芳芳, 樊后保, 吴建平, 刘文飞, 雷学明, 雷学臣. 植物叶片水平 $\delta^{13}\text{C}$ 与水分利用效率的研究进展. *北京林业大学学报*, 2017, 39(11): 114-124.
- [15] Smith W K, Nobel P S. Influences of seasonal changes in leaf morphology on water use efficiency for three desert broadleaf shrubs. *Ecology*, 1977, 58(5): 1033-1043.
- [16] Venterink H O, Wassen M J, Verkroost A W M, De Ruiter P C. Species richness-productivity patterns differ between N-, P- and K-Limited wetlands. *Ecology*, 2003, 84(8): 2191-2199.
- [17] Elser J J, Dobberfuhl D R, Mackay N A, Schampel J H. Organism size, life history, and N:P stoichiometry. *BioScience*, 1996, 46(9): 674-684.
- [18] Zhang B, Gao X P, Li L, Lu Y, Shareef M, Huang C B, Liu G J, Gui D W, Zeng F J. Groundwater depth affects phosphorus but not carbon and nitrogen concentrations of a desert phreatophyte in Northwest China. *Frontiers in plant Science*, 2018, 9: 338.doi:10.3389/fpls.2018.00338
- [19] Chen Y H, Han W X, Tang L Y, Tang Z Y, Fang J Y. Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form. *Ecography*, 2013, 36(2): 178-184.
- [20] 耿燕, 吴漪, 贺金生. 内蒙古草地叶片磷含量与土壤有效磷的关系. *植物生态学报*, 2011, 35(1): 1-8.
- [21] He J S, Fang J Y, Wang Z H, Guo D L, Flynn D F B, Geng Z. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, 2006, 149(1): 115-122.
- [22] 戴双, 郭军, 徐文, 赵世杰, 宋健民. 蜡质组成形态及其合成调控对小麦抗旱性的影响. *植物生理学报*, 2016, 52(7): 979-988.
- [23] Barthlott W, Neinhuis C, Cutler D, Ditsch F, Meusel I, Theisen I, Wilhelm H. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1998, 126(3): 237-260.
- [24] 杨利民, 韩梅, 周广胜, 李建东. 中国东北样带关键种羊草水分利用效率与气孔密度. *生态学报*, 2007, 27(1): 16-24.
- [25] 杨惠敏, 王根轩. 干旱和 CO_2 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.
- [26] 曾凡江, 李向义, 张希明, Foetzi A, Arndt S K. 新疆策勒绿洲外围四种多年生植物的水分生理特征. *应用生态学报*, 2009, 20(11): 2632-2638.
- [27] 李向义, 张希明, 何兴元, 曾凡江, Foetzi A, Thomas F M. 沙漠-绿洲过渡带四种多年生植物水分关系特征. *生态学报*, 2004, 24(6): 1164-1171.
- [28] 罗维成, 曾凡江, 刘波, 宋聪, 彭守兰, Arndt S K. 疏叶骆驼刺母株与子株间的水分整合. *植物生态学报*, 2013, 37(2): 164-172.