

DOI: 10.5846/stxb201912062657

魏圆慧, 梁文召, 韩路, 王海珍. 胡杨叶功能性状特征及其对地下水埋深的响应. 生态学报, 2021, 41(13): 5368-5376.

Wei Y H, Liang W Z, Han L, Wang H Z. Leaf functional traits of *Populus euphratica* and its response to groundwater depths in Tarim extremely arid area. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(13): 5368-5376.

胡杨叶功能性状特征及其对地下水埋深的响应

魏圆慧, 梁文召, 韩路, 王海珍*

塔里木大学植物科学学院, 阿拉尔 843300

摘要: 叶片性状反映了植物对环境的适应能力及其自我调控能力。以塔里木干旱荒漠区建群种胡杨(*Populus euphratica*)为研究对象, 通过分析自然生长状况下胡杨叶功能性状对地下水埋深(GWD)的响应及功能性状间的权衡关系, 揭示胡杨对极端干旱荒漠环境的生态适应策略。结果表明: 胡杨 7 个叶功能性状种内变异程度不同(9.20%—40.02%), 叶面积(LA)变异程度最大, 叶干物质含量(LDMC)与叶片含水量(LWC)变异程度较低, GWD 梯度上表现出较大的分化变异特征。叶性状在不同 GWD 之间差异显著($P < 0.05$), 与 GWD 呈极显著相关($P < 0.01$)。比叶面积(SLA)、LA、LWC 与叶干重(LDM)呈极显著正相关($P < 0.01$), 与叶厚度(LT)、叶组织密度(LTD)、LDMC 呈极显著的负相关($P < 0.01$); LDMC 与 LT、LTD, LWC 与 LA、SLA 呈极显著正相关($P < 0.01$), 反映胡杨通过叶性状间的相互调节与权衡来适应干旱荒漠环境。逐步回归分析表明 LA、LT 对 GWD 变化最敏感, 可间接借助这 2 个性状来预测干旱荒漠区地下水埋深变化。随 GWD 降低, 胡杨 SLA、LA、LDM、LWC 减小, 而 LT、LTD、LDMC 增大, 其由高生长速率、资源利用能力的开拓型策略转变为以增强自身养分储存、防御能力的保守型策略, 拓宽了生态幅和增强其在干旱逆境的适合度。可见, 极端干旱荒漠区胡杨形成了小的 LA、SLA、LDM, 大的 LT、LDMC、LTD 等一系列有利于减少水分散失、储存养分和增强耐旱能力的干旱性状组合, 这可能是其适应干旱贫瘠环境的生态策略。

关键词: 胡杨; 叶功能性状; 地下水埋深; 种内变异; 性状组合; 生态策略

Leaf functional traits of *Populus euphratica* and its response to groundwater depths in Tarim extremely arid area

WEI Yuanhui, LIANG Wenzhao, HAN Lu, WANG Haizhen*

College of Plant Science, Tarim University, Alare 843300, China

Abstract: Plant functional traits, defined as morpho-physio-phenological traits, reflect the response and adaptation of plants to the environment, and function as a bridge between the plant and environmental factors. In this study, we explored how leaf functional traits responded to groundwater depth (GWD) and their interactions of *P. euphratica* growing in different arid habitats, and examined the relationship between leaf functional traits and groundwater depths in Tarim extremely arid area, in order to reveal the potential ways of *P. euphratica* in adapting arid desert environment. The experiments were carried out at eight sampling points (50 m × 50 m) with different GWD in the upper reaches of Tarim river, Xinjiang Province, northwestern China in the summer 2019. Seven leaf functional traits of ten *P. euphratica* individuals in each plot with stem base diameter (BDH) > 10 cm were measured, and the GWD and soil moisture of each plot were measured. We then carried out one-way ANOVA and Duncan tests to assess differences in leaf functional traits (specific leaf area, SLA; leaf area, LA; individual lamina mass, LDM; leaf water content, LWC; leaf thickness, LT; leaf dry mass content, LDMC; and leaf tissue density, LTD) under eight GWD. Pearson correlation and the stepwise regression were conducted to determine the quantitative relationships between leaf functional traits and GWD. The results showed that seven leaf traits

基金项目: 国家自然科学基金(31860165); 兵团区域创新计划(2018BB047); 大学生创新训练计划(201910757023)

收稿日期: 2019-12-06; 修订日期: 2021-04-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: whzzky@163.com

varied in varying degrees from 9.02% to 40.02%, while the maximum and minimum coefficient of intraspecific variation were LA and LWC, LDMC, respectively. The leaf traits showed large variation along groundwater depth gradient. The leaf functional traits had significant difference in the eight groundwater depths, and were extremely significant correlation with GWD ($P<0.01$). LA, SLA, and LWC were positively correlated with LDM ($P<0.01$), but negatively correlated with LT, LTD and LDMC ($P<0.01$). LDMCs were positively correlated with LT and LTD, and LWCs were positively correlated with LA and SLA ($P<0.01$), which indicated that *P. euphratica* adapted to the harsh desert environment through mutual adjustment and trade-off with leaf functional traits. Stepwise regression analysis showed that LA and LT were the most sensitive to the change of GWD, and they could be used to indirectly diagnose the change of GWD in arid desert area. The SLA, LA, LDM, and LWC of *P. euphratica* declined, on the contrary, the LT, LTD and LDMC increased with GWD decreasing, which indicated that *P. euphratica* had changed from development strategy with high growth rate and resource utilization to conservative strategy with enhancing nutrient storage and defense ability, broadening its ecological amplitude and enhancing its fitness in desert adversity. In brief, *P. euphratica* formed trait combination with series of functional traits in extremely arid area, such as smaller LA, SLA, LDM and larger LDMC, LTD, LT, which were beneficial to reduce water loss, store nutrient and enhance drought tolerance. This may be its main ecological strategy for adapting to arid and barren environments.

Key Words: *Populus euphratica*; leaf functional trait; groundwater depth; intraspecific variation; trait combination; ecological strategy

植物功能性状是植物响应环境变化并对生态系统功能有一定影响的形态结构和生理特性^[1],对植物资源配置、补偿和平衡有着重要的调节作用,影响着植物生长、繁衍和进化,可以指示生态系统对环境的响应,成为探索植物与环境之间关系的重要纽带^[2]。在众多植物功能性状中,叶片作为植物进行光合作用获得碳的最重要功能结构,与植物对资源的获取、利用及其分配策略关系密切。叶性状(如叶面积、叶厚等)具有较强的生态可塑性,对生境变化十分敏感,能有效反映植物在不同环境条件下的适应性及其生态权衡^[3]。然而,以往研究叶性状对环境梯度的响应格局方面,多数采用群落水平功能性状加权平均值来研究叶性状与环境因子之间的关系,往往易忽视不同物种间的差异;而选择单一物种(种内水平)研究环境梯度上叶性状间的关系可以弱化系统发育的影响,凸显环境对功能性状变化的影响^[4],更准确地揭示叶性状与环境因子之间的关系格局。因此,研究干旱荒漠区建群种叶性状间的相互关系及其随环境梯度的变化规律有助于深刻理解荒漠植物为获得最大化碳收获而采取的生存适应策略^[5-6]。更重要的是,通过分析和理解荒漠植物功能策略,能够制定更好的生态保护和植被恢复策略。

胡杨(*Populus euphratica*)是杨柳科(Salicaceae)杨属(*Populus*)中最古老、珍贵的种质资源,广泛分布于塔里木极端干旱荒漠区,成为维持荒漠生态系统稳定的生态关键种。近年来,塔里木河流域大规模水土资源开发利用,地下水位持续降低,致使胡杨生长衰败、大面积死亡,出现闻名的“魔鬼林”。地下水位下降已成为影响胡杨繁殖、生存等策略的关键限制因素^[7-8]。目前,国内外学者对胡杨种群动态、光合与水分生理对地下水位的响应、叶片形态解剖、水力性状、叶呼吸作用等^[7-14]方面展开了广泛研究,但对极端干旱荒漠区胡杨叶片功能性状对地下水位埋深的响应、权衡关系及生存策略的研究鲜见报道。因此,本文以塔里木河上游不同地下水位埋深的胡杨为研究对象,测定成株树冠中上部的叶片性状,研究其叶片功能性状特征及其相互关系,探讨以下两个科学问题:极端干旱区胡杨叶片功能性状是否具有明显的地下水位梯度变化规律?胡杨采取何种干旱性状组合与生态策略来适应极端干旱荒漠环境?这些问题的阐释可为塔里木极端干旱荒漠区胡杨种群保护复壮、荒漠植被恢复及改善日趋恶化的生态环境提供理论依据。

1 研究区概况

研究区域位于塔里木河干流上游,该区属典型暖温带大陆性干旱气候,区内光热资源丰富,年均日照时数

2729.0 h, 年均气温 10.4 ℃, $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 年积温 4340 ℃; 极端最高温度 40.6℃, 极端最低温度 -23.4℃。年均降水量 48.5 mm, 年均蒸发量 1998.4 mm。该区春、夏季多大风天气, 风沙灾害频繁, 是该区常见自然灾害。区域植物群落结构简单、乔灌木三层结构明显, 物种多样性低, 植被稀疏。优势种为胡杨 (*Populus euphratica*)、灰胡杨 (*Populus pruinosa*), 林下主要分布有多枝怪柳 (*Tamarix ramosissima*)、黑果枸杞 (*Lycium ruthenicum*)、铃铛刺 (*Halimodendron halodendron*)、骆驼刺 (*Alhagi sparsifolia*)、芦苇 (*Phragmites australis*)、甘草 (*Glycyrrhiza uralensis*) 等植物。土壤类型为胡杨林土(吐喀依土)。

2 材料与方法

2.1 野外群落调查

经野外实地踏查后, 选择塔里木河干流上游荒漠河岸林分布集中、人为干扰较小的阿瓦提县、塔河源、南口镇、沙雅县设置研究断面, 依据群落结构组成、长势与地下水埋深在塔河源 (U_1 、 U_2)、南口镇 (U_3)、沙黑里克镇 (U_4) 和阿瓦提县丰收三场 (U_5 、 U_6 、 U_7 、 U_8) 设置 50 m $\times$ 50 m 样地 8 块(表 1), 采用相邻格子法以 5 m $\times$ 5 m 为基本单元进行每木检尺, 记录胸径 (DBH) > 2.5 cm 的全部乔木树种种名、胸径、树高、冠幅等指标。同时, 记录每个样地的海拔、经纬度、林分郁闭度等生态因子。

表 1 不同生境胡杨种群数量特征

Table 1 The quantitative characteristics of *P. euphratica* populations in different habitats

样地 Plot	经纬度 Longitude and latitude	地下水埋深 Groundwater depth/m	密度 Density/hm ²	平均胸径 Average DBH/cm	平均树高 Average height/m	平均冠幅 Average crown/m	枝下高 Height under branch/m
U_1	80°57'49", 40°28'36"	1.5	416.3	15.86	7.33	3.31 $\times$ 3.18	2.15
U_2	80°58'27", 40°30'04"	2.4	290.5	17.89	7.21	3.90 $\times$ 3.78	2.43
U_3	81°09'10", 40°26'29"	3.3	171.3	18.04	5.76	3.47 $\times$ 3.25	2.78
U_4	81°59'43", 40°41'19"	4.6	120.2	25.92	6.91	3.20 $\times$ 3.11	3.17
U_5	80°23'35", 40°19'44"	5.3	268.1	18.11	7.45	3.42 $\times$ 3.52	3.48
U_6	80°24'14", 40°20'12"	6.5	252.0	17.59	7.80	2.94 $\times$ 2.86	4.06
U_7	80°24'05", 40°19'54"	7.4	180.2	18.05	4.44	2.91 $\times$ 3.06	2.49
U_8	80°24'31", 40°20'16"	8.7	81.4	28.93	8.12	3.31 $\times$ 3.43	3.67

U_1 : 塔河源 1.5 m 地下水埋深样地 The survey plot with 1.5 m groundwater depth in the source of Tarim river; U_2 : 塔河源 2.4 m 地下水埋深样地 The survey plot with 2.4 m groundwater depth in the source of Tarim river; U_3 : 南口镇 3.3 m 地下水埋深样地 The survey plot with 3.3 m groundwater depth in Nankou town; U_4 : 沙黑里克镇 4.6 m 地下水埋深样地 The survey plot with 4.6 m groundwater depth in Shaheirik town; U_5 : 阿瓦提县 5.3 m 地下水埋深样地 The survey plot with 5.3 m groundwater depth in Awti county; U_6 : 阿瓦提县 6.5 m 地下水埋深样地 The survey plot with 6.5 m groundwater depth in Awti county; U_7 : 阿瓦提县 7.4 m 地下水埋深样地 The survey plot with 7.4 m groundwater depth in Awti county; U_8 : 阿瓦提县 8.7 m 地下水埋深样地 The survey plot with 8.7 m groundwater depth in Awti county; DBH: Diameter breast height

2.2 植物样品采集与功能性状测定

本研究中, 以胡杨当年生小枝(末端无分枝, 无花果)上中部着生的叶片为研究材料, 以客观反映胡杨对地下水埋深梯度的响应。由于木本植物乃构件生物, 当年生小枝(顶端小枝)可以看作是植物生长的独立构件单元, 次级组织较少, 内部营养物质和碳水化合物的流动和转移较高, 是植物最具活力的枝条^[15]; 而叶片是植物与外界环境接触最敏感的部分, 当年生小枝中部叶片着生位置、营养等条件相似, 叶片成熟、变异低, 更能真实表征植物叶生物学特征及客观反映植物对环境变化的响应。

取样时间为 2019 年 8 月, 此时植物生长旺盛、叶片成熟且生物量最大。每块样地中随机选择生长健康、无病虫害的 10 个成株 (DBH > 10.0 cm) 作为采样株。从每个采样株树冠中上部四周方向选取无遮荫、生长良好的 3—5 个当年生小枝(末端无分枝), 用高枝剪剪下, 然后剪下每个小枝中部成熟健康、无病虫害的 3 片叶用湿润的纱布包好装入自封袋中, 置于冷藏箱中迅速带回实验室放入冰箱保鲜层中储存。

待测样品于 12 h 内,取每袋中 3 片成熟健康叶片,避开叶片主脉,用游标卡尺测量叶主脉两侧叶片中心部位的厚度(2 个点),平均值即叶厚度(LT)。用扫描仪(Image 软件)测量叶面积(LA),随后使用电子天平(万分之一)称量叶片鲜重(LFM),再放置于烘箱 105℃ 杀青 30min、80℃ 烘干 48 h(至恒重),称取单叶干重(LDM),计算比叶面积($SLA=LA/LDM$)、叶含水量($LWC=(LFM-LDM)/LFM$)、叶干物质含量($LDMC=LDM/LFM$)和叶组织密度 $LTD=LDM/(LA \times LT)$ [1,4,10]。

2.3 地下水埋深与土壤含水量的测定

2019 年 4—5 月每块样地附近打一口地下水位观测井(PVC 管,10 m),用于长期监测样地地下水埋深变化。地下水埋深(GWD)采用电导法测定[7]。8 月用自制带有 2 根电线的圆柱形取水装置(底部密封),电线上端接万用表,下端分别固定在取水装置两侧。测定时缓慢放入观测井(PVC 管)中,直到接触到地下水、电路接通产生电流,此时万用表指针偏转,立即停止下放。用皮尺测定观测井口至取水装置电线的距离,即为地下水埋深。植物样品采集完后,每块样地采用对角线法(5 个点)采集土样,深度 1.0 m,分 5 层用土钻每隔 20 cm 取土样,用铝盒封装带回实验室,采用烘干法(80℃)测定土壤含水量(SWC)。

2.4 数据分析

首先对不同地下水埋深的胡杨叶功能性状求算术平均值,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和 Duncan 法进行多重比较,Pearson 相关分析胡杨叶功能性状之间的相互关系及其对地下水埋深的响应关系,并采用逐步回归分析方法建立地下水埋深(Y_{GWD})与叶功能性状(X)的关系模型,筛选出对地下水埋深响应敏感的叶性状。统计过程采用 SPSS 19.0 完成,用 Origin 2018 作图。

3 结果与分析

3.1 地下水埋深梯度下胡杨叶性状特征

表 2 可见,塔里木极端干旱荒漠区 8 个地下水埋深下胡杨叶片干物质含量(LDMC)、叶面积(LA)、比叶面积(SLA)、叶厚度(LT)、叶干重(LDM)、叶组织密度(LTD)以及叶片含水量(LWC)平均值分别为 0.399 g/g、15.004 cm²、78.775 cm²/g、0.371 mm、0.184 g、0.358 g/cm³和 60.22%。胡杨叶片性状的变异系数由高到低依次为 LA>LDM>SLA>LTD>LT>LDMC>LWC,其中 LA 和 LDM 变异程度较高(>30%),SLA、LTD 和 LT 变异程度居中(15%<X<25%),LDMC、LWC 变异程度较低(<15%),表明 LA 对地下水埋深变化最敏感。

表 2 胡杨叶片性状的变异特征
Table 2 The variation of leaf traits of *P. euphratica*

功能性状 Functional traits	最大值 Maximum	最小值 Minimum	中位数 Median	平均值±标准偏差 Mean±SE	变异系数/% Variation coefficient
叶面积 Leaf area /cm ²	25.380	3.715	15.360	15.004±6.605	44.022
叶片干重 Individual lamina mass/g	0.324	0.062	0.193	0.184±0.059	32.065
叶片厚度 Leaf thickness/mm	0.552	0.289	0.356	0.371±0.052	16.020
比叶面积 Specific leaf area/(cm ² /g)	103.093	37.646	82.617	78.775±16.184	20.545
叶干物质含量 Leaf dry mass content/(g/g)	0.556	0.308	0.408	0.399±0.055	13.853
叶组织密度 Leaf tissue density/(g/cm ³)	0.636	0.274	0.338	0.358±0.065	18.118
叶片含水量 Leaf water content/%	69.22	44.45	59.21	60.22±5.73	9.199

N=240

3.2 胡杨叶功能性状沿地下水埋深的变化

随地下水埋深(GWD)的增加,塔里木干旱荒漠区建群种胡杨 6 个叶功能性状发生显著变化($P<0.05$,图 1),其中 LA、SLA、LDM 随 GWD 增加呈显著降低趋势($P<0.05$),LT、LDMC、LTD 则呈显著增大趋势($P<0.05$)。方差分析结果表明,不同 GWD 下 LDMC、LA、SLA、LT、LDM 和 LTD 的差异达极显著水平($P<0.01$)。LA 随 GWD 增加差异显著性增大,8 个 GWD(除 GWD 1.5 m 与 2.4 m 间)之间差异均显著($P<0.05$);SLA 在

GWD $\leq$ 3.3 m、4.6 m $\leq$ GWD $\leq$ 6.5 m、GWD7.4 m、GWD8.7 m 两两间差异均显著 ($P<0.05$), LDM 在 GWD $\leq$ 2.4 m、GWD 4.6 m、5.3 m $\leq$ GWD $\leq$ 6.5 m、7.4 m $\leq$ GWD $\leq$ 8.7 m 两两间差异均显著 ($P<0.05$), 但 GWD 5.3 m 与 6.5 m、GWD7.4 m 与 8.7 m 间差异不显著 ($P>0.05$)。LT 在 GWD8.7 m、GWD7.4 m、4.6 m $\leq$ GWD $\leq$ 6.5 m、GWD $\leq$ 3.3 m 两两间差异均显著 ($P<0.05$); LTD 在 GWD $\geq$ 7.4 m 与 GWD $\leq$ 2.4 m 间差异均显著 ($P<0.05$), 而在 GWD $\leq$ 6.5 m 的生境间差异不显著 ($P>0.05$); LDMC 在 GWD 8.7 m、7.4 m、4.6 m $\leq$ GWD $\leq$ 6.5 m、3.3 m、GWD $\leq$ 2.4 m 两两间差异均显著 ($P<0.05$)。随 GWD 增加, 浅地下水生境 (GWD $\leq$ 2.4 m) 与深地下水生境 (GWD $\geq$ 7.4 m) 的 LA、LT、SLA、LDMC 差异显著性增强, 达到极显著水平 ($P<0.01$)。LWC 随 GWD 下降而减少, 在 8 个 GWD 生境间差异均不显著 ($P>0.05$)。

3.3 胡杨叶功能性状间的相互关系

干旱荒漠区建群种胡杨 7 个叶性状间的相关性绝大多数达极显著水平 ($P<0.01$, 表 3)。LA 与 SLA, LDM 与 LA、SLA, LDMC 与 LT、LTD 均呈极显著正相关 ($P<0.01$); LA、SLA 与 LT、LDMC、LTD 两两间均呈极显著负相关 ($P<0.01$), LDM 与 LDMC、LT 呈极显著负相关 ($P<0.01$)。此外, LWC 与 LDM、LA、SLA 呈极显著正相关 ($P<0.01$), 而与 LDMC、LT、LTD 呈极显著负相关 ($P<0.01$), 表明地下水埋深越浅, 胡杨叶水分含量越高, 生长旺盛, 叶细胞扩展快, 光合作用制造的有机物越多, 形成单叶干重高、大而薄的叶片。相反, 则限制胡杨根系水分吸收, 抑制细胞分裂与生长, 形成了厚而小、叶组织密度与叶干物质含量高的叶片, 其有利于保存水分、养分及增强对逆境的防御能力。

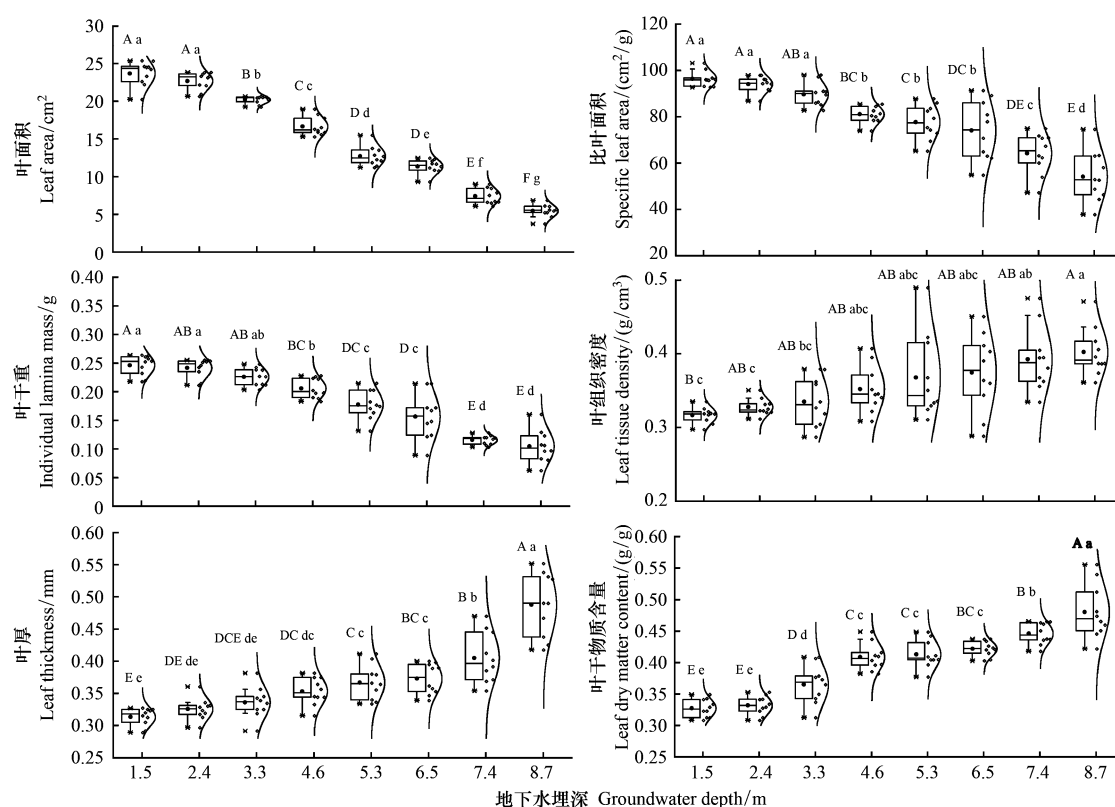


图1 胡杨叶片功能性状对地下水埋深的响应

Fig.1 The response of leaf functional traits of *P. euphratica* to groundwater depths

不同大写字母表示差异极显著 ($P<0.01$), 不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)

3.4 胡杨叶功能性状与地下水埋深的关系

干旱荒漠区胡杨 7 个叶功能性状与地下水埋深均呈极显著相关 ($P<0.01$, 表 4), 其中 LWC、LA、SLA、LDM

与 GWD 呈极显著负相关($P<0.01$),LT、LTD、LDMC 与 GWD 呈极显著正相关($P<0.01$)。逐步回归分析显示,地下水埋深与胡杨叶面积、叶厚度呈极显著的回归关系($Y_{\text{GWD}}=1.894-0.127X_{\text{LA}}+13.438X_{\text{LT}},R^2=0.656,P<0.01$),表明地下水埋深直接调控着胡杨叶功能性状格局及权衡关系,LA、LT 对地下水埋深变化最敏感,可间接借助 LA、LT 来预测干旱荒漠区地下水埋深变化。

表 3 胡杨叶功能性状间的相关系数
Table 3 Correlation coefficients of leaf functional traits of *P. euphratica*

功能性状 Functional traits	叶干重 Individual lamina mass	叶干物质含量 Leaf dry mass content	叶厚 Leaf thickness	叶面积 Leaf area	比叶面积 Specific leaf area	叶组织密度 Leaf tissue density
叶干物质含量 Leaf dry mass content	-0.7415 **					
叶厚 Leaf thickness	-0.7124 **	0.7698 **				
叶面积 Leaf area	0.9193 **	-0.8761 **	-0.7861 **			
比叶面积 Specific leaf area	0.5747 **	-0.7985 **	-0.7437 **	0.8303 **		
叶组织密度 Leaf tissue density	-0.1299	0.4258 **	0.1710	-0.4400 **	-0.7587 **	
叶含水量 Leaf water content	0.7415 **	-0.9998 **	-0.7698 **	0.8761 **	0.7985 **	-0.4258 **

** $P<0.01$

表 4 胡杨叶功能性状与地下水埋深的相关性
Table 4 The relationship between groundwater depth and leaf functional traits of *P. euphratica*

功能性状 Functional traits	叶干重 Individual lamina mass	叶面积 Leaf area	叶干物质含量 Leaf dry mass content	比叶面积 Specific leaf area	叶厚度 Leaf thickness	叶组织密度 Leaf tissue density	叶片含水量 Leaf water content
地下水埋深 Groundwater depth	-0.5397 **	-0.6214 **	0.6291 **	-0.5832 **	0.6176 **	0.2965 **	-0.6291 **

3.5 胡杨适应干旱荒漠环境的功能性状组合

功能性状组合表征不同类型的植物根据其功能需求,在自身性状之间进行的资源权衡配置。干旱荒漠区建群种胡杨在持续降低的地下水水位影响下,展现出适应日益旱化生境的权衡策略(图 2)。近年来塔里木河持续减少的径流量引起两岸荒漠河岸林地下水埋深逐渐增大,以地下水生存的胡杨根系吸收土壤水分、养分及向上运输受限,因而将获取的有限资源更多地用于防御结构(LT、LDMC、LTD)的构建以缓解逆境的伤害,因此采取降低 LA、SLA、LWC、LDM,增大 LT、LDMC、LTD 的性状组合,协同减少水分散失、保存养分和增强其抗旱能力,从而能在日益干旱贫瘠的环境中生存。可见,随 GWD 降低和生境持续恶化,胡杨通过叶片性状间的相互调节与权衡,采取了“缓慢投资-收益”的保守策略来适应干旱荒漠环境。

4 讨论

植物功能性状作为研究植物与环境关系的最佳桥梁,是物种长期进化过程中对环境适应的结果^[16]。植物叶片是维持陆地生态系统机能的最基本要素,其功能性状与植株生物量和植物对资源的获取、利用及利用

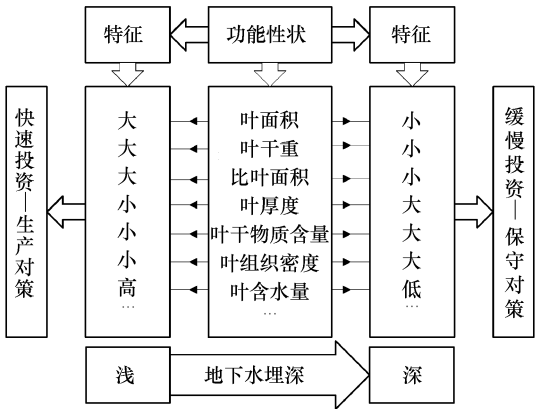


图 2 胡杨适应干旱荒漠生境的生态策略
Fig.2 The ecological strategy of *P. euphratica* adapted to desert arid habitat

效率的关系最为密切,能够直接反映植物适应环境变化所形成的生存策略^[5,17]。众多研究表明,在地表水日益减少甚至断流的干旱区内陆河流域,地下水是维系荒漠植被生长发育与生存的唯一水源^[7-8],对植物功能性状的塑造起着关键作用^[18]。本文调查了塔里木河上游 8 个不同地下水埋深的胡杨种群,发现胡杨为适应不同的生境叶性状表现出显著的种内变化,变异系数在 9.20%—44.02%之间,均明显低于世界范围叶片性状的种间变异^[19-20]。尽管功能性状的种内变异小于种间变异,但却是物种对不同环境适应性变化的最直接体现,因此种内变异不能忽视^[19,21]。胡杨叶性状的平均种内变异达 21.98%,明显高于滇石栎、沙冬青、黑果枸杞^[21-23],反映出塔里木极端严酷生境下,其具有较强的形态可塑性和较宽的生态幅。在胡杨 7 个叶性状中,LA 的种内变异程度最大(44.02%),LDMC、LWC 的变异系数最低,表明 LA 对地下水埋深变化较敏感,而 LDMC 是资源获取轴上较稳定的变量^[24],保守性较高。因为在干旱环境中生长的植物受水分限制,体内含水量和有机物质含量相对较低,因此荒漠植物叶功能性状的种内差异较小,但以往研究均显示叶功能性状的种内变异系数<30%^[19-22],而胡杨 LA、LDMC 变异系数均超过 30%;同时胡杨 7 个叶功能性状与 GWD 均呈极显著相关($P<0.01$,表 4),且在 8 个 GWD 下的种群间(除 LWC)存在显著差异(图 1),尤其是 LA、LT、LDMC 在 GWD7.4 m 与 8.7 m 均达极显著差异($P<0.01$),反映出极端干旱区恶劣生境(持续降低的 GWD)极显著地影响着荒漠植物功能性状及变异格局。逐步回归分析显示,胡杨叶功能性状与 GWD 呈极显著的回归关系($Y_{\text{GWD}} = 1.894 - 0.127X_{\text{LA}} + 13.438X_{\text{LT}}, R^2 = 0.656, P<0.01$),表明 LA、LT 对地下水埋深变化最敏感,可间接借助于 LA、LT 来预测干旱荒漠区地下水埋深变化。

在极端干旱荒漠区,水分是限制植物生长和分布最主要的环境因子。荒漠植物在长期进化过程中,为应对不断变化的生存环境,通过各性状间的相互调节与权衡,最终形成一系列适应特定环境的最佳功能性状组合^[25]。叶功能性状能直接反映出植物对环境的高度适应能力,及其在复杂生境下自我调控能力的重要信息^[25-26]。LA 反映植物对光能的截取以及对碳的获取能力^[27];SLA 和 LDMC 反映了植物性状中生物量的快速生产(高 SLA,低 LDMC)和养分的有效保存(低 SLA,高 LDMC)间的一个基本权衡^[28]。LT 与资源获取、水分保存、同化和防御有关,LTD 反映了植物叶片承载力和防御力,与叶片养分储存相关^[20];LWC 是反映植物组织水分和生理活动状况的重要指标。在极端干旱荒漠区植物通常可获取与利用的资源总量相对有限,当其对于某一功能性状的投入资源较多时,必然会对其它性状的资源投入相应减少^[29];同时,植物会根据生存环境,尤其在逆境胁迫下,通过牺牲其它性状的投资和功能维持为代价,从而保证自身的生存与繁衍^[30]。研究发现胡杨 LA、SLA、LWC 与 LDMC 呈极显著正相关($P<0.01$),与 LT、LTD、LDMC 呈极显著的负相关($P<0.01$);LDMC 与 LT、LTD、LWC 与 LA、SLA 呈极显著正相关($P<0.01$),这种叶性状间权衡与胡杨长期生存在极端干旱环境下的自我保护、适应密切相关。干旱荒漠区 GWD 下降伴随着土壤干旱程度和水力限制的增大,从而导致树木水分减少(LWC),抑制了细胞分裂、生长和叶面积扩展,使叶片细胞壁、角质层和栅栏组织增厚^[11-12];同时,为阻止水分过度丧失,荒漠植物降低气孔面积,增大气孔密度^[11-12],并将更多的光合产物用于构建防御组织和积累干物质,以增强体内水分贮存、维持水分平衡和改善叶片耐脱水性,结果致使 SLA、LA、叶片体积减小和 LT、LTD、LDMC 增大^[31,32]。胡杨通过减小 LA 来降低蒸腾面积和蒸腾成本,避免细胞水势和膨压的严重降低^[33];同时减小 SLA 来增大叶片内部水分向叶片表面扩散的距离和阻力,以降低体内水分散失,增强抵御干旱的能力和水分传输、利用效率^[10,12],有利于其在干旱贫瘠的环境中生存。通常叶片较薄的植物属于“开拓性”策略,光合产物主要用于投资生长速率和资源获取能力;叶片较厚的植物属于“保守性”策略,主要用于投资养分储存效率,以获得竞争优势^[34-35]。组织密度反映植物器官中生物量的累积状况^[16]。LDMC 和 LTD 大的叶片相对坚韧,对物理胁迫的抵抗力更强^[1]。恶劣生境下胡杨通过增大 LT、LDMC、LTD,增加水蒸气进出表皮的阻力,最大限度地减少水分散失;并储存营养物质,提高有限资源的利用效率和增强对环境胁迫的防御能力^[36],从而增强其对于干旱生境的适合度^[37]。本研究结果与低 SLA、LA 和高 LT、LTD、LDMC 的植物能更好地适应资源贫瘠和干旱环境的研究结论相一致^[5,10,22-23,31-32]。可见,塔里木荒漠生态关键种胡杨通过叶功能性状间相互调节与权衡,发展出了一套干旱性状组合,以更好地适应日趋恶化的荒漠环境,这是其生长

和生存策略优化的结果。

在植物功能生态学中,性状组合谱两端分别代表着两种不同的资源利用策略:快速的获取资源和有效的保存资源^[38],反映了植物在“生产-维持”之间的权衡。在快速一端为生产对策,通常生产力与水分运输效率较高,获得并利用养分和固定碳的能力较大,但该组织容忍干旱胁迫的能力较差,造成对低资源环境的适应性较差;相反,在慢速一端为保守对策,植物常能更好地保护自己,以防止碳损失(如低呼吸速率和叶片周转速率),且对干旱胁迫的适应性较高^[30]。胡杨形成了小 SLA、LA、LDM,大 LT、LTD、LDMC 的干旱性状组合,通过调节叶面积、生长速率和增强防御组织、储存养分、减少水分散失及提升耐旱、防御能力来协同抵御干旱胁迫,适应极端干旱荒漠区日益干旱和贫瘠的生存环境。因此,随全球变暖与区域水资源短缺,胡杨生存适应过程中可能由高生长速率和资源利用能力的开拓型策略,转变为以增强自身养分储存和防御能力的保守型策略。在极端干旱荒漠区开展生态修复工作中,可依据荒漠植物对环境梯度的响应规律及其通过权衡功能性状间关系而采取不同的生态适应策略,因地制宜地指导干旱区荒漠植物群落构建和植被恢复。通过叶片功能性状与 GWD 的回归方程,以地下水埋深梯度下,胡杨各功能性状组中值^[39-40]计算所对应的 GWD 为其生长胁迫点,平均 GWD 为 5.02 m,因此,塔里木干旱荒漠区胡杨正常生长的合理地下水埋深应<5.0 m,此为区域荒漠植被恢复提供理论依据。

5 结论

(1)塔里木极端干旱荒漠区生态关键种胡杨叶性状的种内变异较大,其中叶面积(LA)变异程度最高,叶干物质含量(LDMC)与叶含水量(LWC)变异程度较低,LDMC 在资源获取轴上稳定性、保守性高。

(2)胡杨叶片功能性状与 GWD 呈极显著相关($P<0.01$)且存在明显的权衡关系,形成了适应荒漠干旱环境的性状组合。随 GWD 降低,胡杨生态策略发生转变,由高生长速率和资源利用能力的开拓型策略转变为以增强自身养分储存和防御能力的保守型策略,拓宽了生态幅,增强了其对干旱逆境的适合度。

(3)随着全球变暖与区域水资源日渐短缺,胡杨形成了小 LA、SLA、LDM 和大 LT、LDMC、LTD 等一系列有利于减少水分散失、储存养分和增强耐旱能力的生态权衡策略,从而提高其在极端干旱贫瘠环境中的生存力。

塔里木极端干旱荒漠区地下水位的持续降低,已显著影响到荒漠植物的生长发育与功能策略。为充分发挥荒漠植物的生态服务功能,建议加强塔里木荒漠植被保护和天然植被恢复,提高天然胡杨林的防风固沙、涵养水源和绿洲天然屏障功能。同时,植被保护与恢复时,维持胡杨正常生长的合理生态水位应<5.0 m,此为区域荒漠植被恢复和生态输水工程提供了科学理论依据。

参考文献(References):

- [1] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier 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.
- [2] Blonder B, Kapas R E, Dalton R M, Graae B J, Heiling J M, Opedal Ø H. Microenvironment and functional-trait context dependence predict alpine plant community dynamics. *Journal of Ecology*, 2018, 106(4): 1323-1337.
- [3] Funk J L, Cornwell W K. Leaf traits within communities: context may affect the mapping of traits to function. *Ecology*, 2013, 94(9): 1893-1897.
- [4] 王晶媛,张慧,虞木奎,方炎明,吴统贵. 区域尺度上麻栎叶片性状对环境因子的响应规律. *生态环境学报*, 2017, 26(5): 754-762.
- [5] Wright I J, Westoby M. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*, 2002, 155(3): 403-416.
- [6] 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.
- [7] 韩路,王海珍,牛建龙,王家强,柳维扬. 荒漠河岸林胡杨群落特征对地下水位梯度的响应. *生态学报*, 2017, 37(20): 6836-6846.
- [8] 陈亚鹏,陈亚宁,徐长春,李卫红,付爱红. 塔里木河下游地下水埋深对胡杨气体交换和叶绿素荧光的影响. *生态学报*, 2011, 31(2): 344-353.
- [9] 王文娟,吕慧,钟悦鸣,陈利俊,李景文,马青. 胡杨异形叶性状与其个体发育的关系. *北京林业大学学报*, 2019, 41(2): 62-69.
- [10] Thomas F M, Yu R D, Schäfer P, Zhang X M, Lang P. How diverse are *Populus "diversifolia"* leaves? Linking leaf morphology to ecophysiological

- and stand variables along water supply and salinity gradients. *Flora*, 2017, 233: 68-78.
- [11] 王日照, 陈亚鹏, 陈亚宁, 潘莹萍, 何广志. 地下水埋深对胡杨(*Populus euphratica*)叶片形态结构和水力导度的影响. *中国沙漠*, 2016, 36(5): 1302-1309.
- [12] 潘莹萍, 陈亚鹏, 王怀军, 任志国. 胡杨(*Populus euphratica*)叶片结构与功能关系. *中国沙漠*, 2018, 38(4): 765-771.
- [13] 林海军, 李霞, 牛婷, 赵钊. 不同地下水埋深条件下胡杨叶片光谱特征分析. *干旱区资源与环境*, 2013, 27(11): 80-85.
- [14] 李熙萌, 杨琼, 李征珍, 刘海鸥, 冯金朝. 胡杨(*Populus euphratica*)叶片呼吸作用对地下水埋深的响应. *生态科学*, 2016, 35(3): 29-36.
- [15] 李曼, 郑媛, 郭英荣, 程林, 卢宏典, 郭炳桥, 钟全林, 程栋梁. 武夷山不同海拔黄山松枝叶大小关系. *应用生态学报*, 2017, 28(2): 537-544.
- [16] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325-339.
- [17] Wright I J, Groom P K, Lamont B B, Poot P, Prior L D, Reich P B, Schulze E D, Veneklaas E J, Westoby M. Short communication: leaf trait relationships in Australian plant species. *Functional Plant Biology*, 2004, 31(5): 551-558.
- [18] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, Vose J M, Volin J C, Gresham C, Bowman W D. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: A test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 1998, 114(4): 471-482.
- [19] Hallik L, Niinemets Ü, Wright I J. Are species shade and drought tolerance reflected in leaf-level structural and functional differentiation in Northern Hemisphere temperate woody flora? *New Phytologist*, 2009, 184(1): 257-274.
- [20] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-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.
- [21] 苏文华, 施展, 杨波, 杨建军, 赵冠华, 周睿. 滇石栎沿纬度梯度叶片功能性状的种内变化. *植物分类与资源学报*, 2015, 37(3): 309-317.
- [22] 董雪, 辛智鸣, 李永华, 郝玉光, 纪署光, 段瑞兵, 张冉浩, 黄雅茹. 沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)叶性状对环境因子的响应. *中国沙漠*, 2019, 39(6): 126-134.
- [23] 武燕, 尹建军, 李善家. 黑河下游荒漠植物黑果枸杞叶片性状特征及其盐分响应. *生态学杂志*, 2017, 36(5): 1277-1284.
- [24] 周欣, 左小安, 赵学勇, 刘川, 吕朋. 科尔沁沙地植物功能性状的尺度变异及关联. *中国沙漠*, 2016, 36(1): 20-26.
- [25] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [26] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 2003, 424(6951): 901-908.
- [27] Milla R, Reich P B. The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 274(1622): 2109-2115.
- [28] Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelot P, Ducout B, Roumet C, Navas M L. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 2001, 152(1): 69-83.
- [29] Geng Y, Wang Z H, Liang C Z, Fang J Y, Baumann F, Kühn P, Scholten T, He J S. Effect of geographical range size on plant functional traits and the relationships between plant, soil and climate in Chinese grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21(4): 416-427.
- [30] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [31] 王鑫, 杨磊, 赵倩, 张钦弟. 黄土高原典型小流域草地群落功能性状对土壤水分的响应. *生态学报*, 2020, 40(8): 2691-2697.
- [32] 张剑, 包雅兰, 宿力, 王利平, 陆静雯, 曹建军. 敦煌阳关湿地芦苇叶性状对土壤水分的响应. *生态学报*, 2019, 39(20): 7670-7678.
- [33] Wilson K B, Baldocchi D D, Hanson P J. Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. *Tree Physiology*, 2000, 20(9): 565-578.
- [34] Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas M L, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint J P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 2004, 85(9): 2630-2637.
- [35] 许沼山, 黄海侠, 史青茹, 杨晓东, 周刘丽, 赵延涛, 张晴晴, 阎恩荣. 浙东常绿阔叶林植物功能性状对土壤含水量变化的响应. *植物生态学报*, 2015, 39(9): 857-866.
- [36] 于鸿莹, 陈莹婷, 许振柱, 周广胜. 内蒙古荒漠草原植物叶片功能性状关系及其经济谱分析. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 1029-1040.
- [37] Niinemets Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 2001, 82(2): 453-469.
- [38] 李新娥. 亚高寒草甸阳坡—阴坡梯度上植物功能性状及群落构建机制研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2011.
- [39] 陈国雄, 李定淑, 张志谦, 杜虎林. 盐胁迫对西葫芦和黄瓜种子萌发影响的对比研究. *中国沙漠*, 1996, 16(3): 306-309.
- [40] 李周园, 周骏辉, 梁英梅. 氯盐融雪剂与大叶黄杨致死的剂量——效应关系. *北京林业大学学报*, 2012, 34(1): 64-69.