

DOI: 10.5846/stxb202104020859

杨建红, 赵传燕, 李娜, 汪红, 席亚丽. 祁连山中部优势灌木物种叶功能性状参数变化特征. 生态学报, 2023, 43(2): 709-718.

Yang J H, Zhao C Y, Li N, Wang H, Xi Y L. Temporal variation of leaf functional traits of dominant shrub species in the middle section of Qilian Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(2): 709-718.

祁连山中部优势灌木物种叶功能性状参数变化特征

杨建红¹, 赵传燕¹, 李娜¹, 汪红¹, 席亚丽^{2,*}

¹ 兰州大学草地农业科技学院, 兰州大学草地生态系统国家重点实验室, 兰州 730000

² 河西学院, 甘肃省应用真菌工程实验室, 甘肃省食用菌遗传育种重点实验室, 张掖 734000

摘要: 植物叶功能性状是连接植物与外界环境的重要桥梁, 是探索植物适应环境、进行全球气候变化研究的指标, 也是生态水文模型重要的输入参数。通过高时间分辨率样品的采集结合图像处理技术, 对祁连山中部优势物种金露梅 (*Dasiphora fruticosa*) 和鬼箭锦鸡儿 (*Caragana jubata*) 叶功能性状变化特征进行研究, 结果表明: 叶面积 (*LA*) 从生长初期到生长末期发生明显变化, 且 2020 年 6—7 月初灌木叶面积变化最为明显; 比叶面积 (*SLA*) 分别在 76—157 cm²/g 之间和 120—217 cm²/g 之间, 金露梅 *SLA* 平均值 (123 cm²/g) < 鬼箭锦鸡儿 *SLA* 平均值 (176 cm²/g); 在生长初期金露梅的叶面积指数 (*LAI*) 明显大于鬼箭锦鸡儿, 金露梅和鬼箭锦鸡儿的叶面积指数随时间的变化都符合三次函数; 生物量与基径和高度的乘积呈显著性相关, 最优回归模型均为幂函数; 地上生物量与叶功能性状参数在不同阶段的模拟方程均不同, 地上总生物量与叶生物量在生长期的最优选择模型分别呈 S 型函数和幂函数, 金露梅的单株地上生物量在不同阶段与 *SLA* 的最优模型均为对数函数。

关键词: 祁连山; 灌木; 叶功能性状参数; 动态变化过程

Temporal variation of leaf functional traits of dominant shrub species in the middle section of Qilian Mountains

YANG Jianhong¹, ZHAO Chuanyan¹, LI Na¹, WANG Hong¹, XI Yali^{2,*}

¹ State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystem, College of Grassland Agricultural Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

² Gansu Engineering Laboratory of Applied Mycology, Gansu Key Laboratory of Genetics and Breeding of Edible Fungi, Zhangye 734000, China

Abstract: Leaf functional traits are important bridge between plants and their external environment. They are not only indexes to explore the adaptation of plants to the environment and to study global climate changes, but also important input variables for eco-hydrological models. We selected dominant shrub species *Dasiphora fruticosa* and *Caragana jubata* in the middle section of Qilian Mountains as our study objects. The change characteristics of leaf functional traits were studied by collecting leaf sample in high time resolution. Results showed that the leaf area (*LA*) changed significantly from early June to early July 2020. The specific leaf area (*SLA*) of *Dasiphora fruticosa* and *Caragana jubata* was between 76—157 cm²/g and 120—217 cm²/g, respectively. The mean *SLA* of *Dasiphora fruticosa* (123 cm²/g) was less than that of *Caragana jubata* (176 cm²/g). The leaf area index (*LAI*) of *Dasiphora fruticosa* was significantly higher than that of *Caragana jubata* during the growing period. The changes of leaf area index of them with time was optimally expressed by the cubic function. The optimal relationship between biomass of shrub and the product of base diameter and height was power function. Expressions of aboveground biomass per plant and leaf functional parameters in different growing phases were different, the optimal model selected between aboveground biomass per plant and leaves biomass was S function for *Dasiphora fruticosa* and power function for *Caragana jubata*. Aboveground biomass per plant of *Dasiphora fruticosa* with of the *SLA* in different stages could be simulated by logarithmic function, while other leaf functional traits could be simulated by cubic functions.

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31901130); 重点生态保护修复治理专项资金 (张山水胡办【2018】20 号); 甘肃省引导科技创新发展专项资金 (2017zx-10); 甘肃省自然科学基金 (20JR5RA277)

收稿日期: 2021-04-02; **网络出版日期:** 2022-09-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 13909369838@163.com

Key Words: Qilian Mountains; shrub; leaf functional trait; dynamic process

在祁连山区,灌木不仅在水源涵养、水土保持、调节河川径流等方面发挥着重大的作用^[1-2],而且是仅次于乔木林的重要碳汇,在区域生态环境保护方面起着重要的作用^[3]。因此,灌木在维护我国西北地区生态安全方面扮演着不可或缺的角色^[4]。近几年,对灌丛的生态水文过程开展了大量的观测研究^[2,5-7],并研发了多种生态水文模型^[8-10]。植物叶片功能性状参数是空间精细化模型和基于过程的分布式模型的重要输入项,也是其所处生态系统对全球化气候变化响应的主要标记者和能够反映植物对环境变化的核心属性^[11-12],同时植物的一些叶功能性状也都与其生物量和生产力存在着相关的关系,而植物的生产力和生物量是植物固碳能力的一个快捷的估算方法。因此获取高时间分辨率叶功能性状参数成为研究的焦点。植物功能性状主要包括形态性状(植物的表型性状)、生理性状和营养性状等^[13-14],主要指植被高度、盖度、叶片面积、叶面积指数、比叶面积、气孔导度、叶干物质含量、叶氮含量^[11,14-15]等。形态性状直观反映了植物对物理和生物环境变化的适应^[15],最重要的形态参数包括植株高度、叶片面积、比叶重、叶面积指数等^[12,16],这些参数通过控制生态系统过程影响生态系统服务,Bello等^[17]、Funk等^[18]发现植被高度和叶性状可以作为生态系统服务的功能标记,潘影等^[19]得出株高功能性状差异性对多项生态系统服务有显著影响。袁帅等^[20]的研究表明在群落层次上,植物性状与反映固碳能力的指标材积的相关系数显著性排序为:胸径>高度>比叶面积>木质素>叶片干物质。这些功能性状参数随着时间具有动态变化特征。康思凌^[21]对半干旱区沙生灌木群落叶面积指数季节变异性研究表明叶面积指数随时间均呈单峰型变化,李文娟等^[4]对黑河上游灌木的叶性状研究表明在生长季比叶面积值在一定范围内波动,叶面积、叶面积指数变化较大。在祁连山区典型灌木的叶功能性状时间动态变化如何?与固碳能力有何关联?这些问题仍没有答案。

因此本文选择祁连山中段典型亚高山灌木金露梅(*Dasiphora fruticosa*)和鬼箭锦鸡儿(*Caragana jubata*)为研究对象,研究叶功能性状参数(叶面积、比叶面积和叶面积指数)的动态变化,同时对灌丛的生态参数进行回归模拟和建立了叶面积、比叶面积、叶面积指数、株高、基径与生物量的关系,为祁连山区灌木的固碳生态服务的研究提供基础数据。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

祁连山是我国著名的高大山系之一,地处青藏高原、黄土高原和蒙新高原的交汇处,地理坐标位于36°30'—39°30'N,93°20'—103°E之间,跨越甘青两省,长达千余公里。属高寒山地森林草原气候,区内自然条件复杂,水热条件差异大,形成了多种具有明显垂直梯度和水平差异的植被类型和土壤类型。祁连山水源涵养林是构成祁连山国家级自然保护区的主体^[22],亚高山草地是该区域的优势生态系统。

研究区位于祁连山中段寺大隆保护区天涝池流域(38°24'—38°26'N,99°53'—100°56'E),海拔2600—4200 m。该区气候属高寒山地森林草原气候,年平均气温1.24℃,1月平均气温-13.4℃,7月平均气温13.0℃,年降水量437.2 t/hm²,雨季(5—9月)占84.2%,年蒸发量1066.2 t/hm²,年平均相对湿度59%^[23]。流域主要植被类型包括乔木林、灌木林、高山草甸和干草原。植被随海拔的变化表现出高度的分异性,在海拔4000—4500 m高度带主要以高山垫状植被带为主,在3800—4000 m海拔带主要分布有高山草甸植被类型,在3200—3750 m海拔带主要生长着灌木金露梅(*Dasiphora fruticosa*)和鬼箭锦鸡儿(*Caragana jubata*)灌丛,在2600—3400 m海拔带的阴坡主要为乔木林,乔木类型有青海云杉(*Picea crassifolia*),阳坡为祁连圆柏(*Sabina przewalskii*),在2300—2600 m海拔带主要为山地干草原带。土壤类型随着植被类型的不同而不同,由上而下,主要有高山寒冷荒漠土、高山草甸土、山地灌丛草甸土、山地森林土和山地草原土。

1.2 样品采集及处理

1.2.1 样地设置

灌木生长季 6—9 月,在研究区选取人为干扰度较少且具有代表性的地段设置 20 m×20 m 的样地。对样地的位置信息用手持 GPS 和罗盘进行测定(表 1),同时对样地土壤的理化性质进行测定(表 2)。

表 1 样地基本情况

Table 1 Sumarry of sample plots' information

植被类型 Vegetation types	样方大小 Sample size/ m ²	地理位置 Geographical position	海拔 Altitude/m	坡度 Slope/(°)	坡向 Aspect
金露梅灌丛 <i>Dasiphora fruticosa</i>	400	99°56'24"E, 38°26'03"N	3085	7	西北
鬼箭锦鸡儿 <i>Caragana jubata</i>	400	99°56'26"E, 38°25'34"N	3182	28.2	西南

表 2 样地土壤理化性质

Table 2 Soil physical and chemical properties

植被类型 Vegetation types	含水量 Water content/%	容重 Bulk density/(g/cm ³)	总孔隙度 Total porosity	pH	机械组成 Soil mechanical composition			有机碳含量 SOC/(g/kg)	全氮含量 TN/(g/kg)	全磷含量 TP/(g/kg)
					砂粒 Sand/%	粉粒 Silt/%	粘粒 Clay/%			
金露梅灌丛 <i>Dasiphora fruticosa</i>	35.33±3.36	1.15±0.33	0.56±0.12	7.52±0.02	35.57±1.14	44.41±0.11	20.02±1.02	58.02±3.96	3.78±0.33	0.65±0.12
鬼箭锦鸡儿 <i>Caragana jubata</i>	66.48±5.45	0.86±0.14	0.68±0.51	7.14±0.03	40.39±0.42	40.27±0.40	19.34±0.02	70.50±1.63	5.21±0.21	0.76±0.09

1.2.2 样品采集和测定方法

(1) 叶面积和比叶面积的测定方法

在各固定样地内设置 3 m×3 m 的小样地,在 6—8 月份,每隔 5 d 按大中小枝采集金露梅和鬼箭锦鸡儿叶片,每种枝三个重复,每个枝上摘取 20 个叶片进行测定,每次共摘取 180 个叶片,共采集 14 次。将摘下的叶片平铺在扫描仪的玻璃板上,然后盖上文稿盖,用爱普生 V850Pro 扫描仪扫描叶片,得到黑白图片。通过 ArcGIS 软件空间分析功能对扫描的照片进行处理,获得灌木叶面积数据。平均单个叶面积(LA)用总面积除以叶片数(N),计算见公式(1)。将扫描完的叶片收集后装入信封袋,在 80℃ 烘干至恒重后称重。通过公式(2)计算其比叶面积(SLA)。

$$LA_{\text{单片叶面积}} = S_{\text{总叶面积}} / N \quad (1)$$

$$SLA = S_{\text{单片总叶面积}} / W_{\text{单片叶干重}} \quad (2)$$

(2) 叶面积指数的测量方法

每 15 d 在金露梅和鬼箭锦鸡儿样地中布设 1 m×1 m 的样方 3 个,将样方内的枝条全部齐地面剪下,带回实验室迅速称鲜重,然后分别取大中小的枝条各 10 枝。不同枝内部的差异程度表现为:鬼箭锦鸡儿的大枝的基径在 20 mm 左右,中枝基径在 15 mm 左右,小枝基径≤10 mm,金露梅的大枝的基径>8 mm,中枝基径在 5—8 mm 之间,小枝基径<5 mm。测定不同枝的高度、基径和重量,然后将叶片全部摘下。采集完叶的枝条分别装档案袋放入烘箱中烘干后称重。将采摘下的叶片测量叶面积后分别装入信封袋,在 80℃ 烘干至恒重后称重(W_叶),将枝条干重与叶干重相加,获得枝条总干重(W_总),并根据鲜重与干重的关系求灌木的含水率。根据测量数据建立叶重和枝条总重的关系式(3):

$$W_{\text{叶}} = a + bW_{\text{总}} \quad (3)$$

利用含水率,求出小样方中的生物量,根据公式(3),求出小样方中的叶生物量,通过公式(2)求出小样方的叶片面积(S_{总叶面积}),叶面积指数用公式(4)计算,然后三个样方进行平均,获得采样时段的叶面积指数(LAI)。

$$LAI = S_{\text{总叶面积}} / S_{\text{地表面积}} \quad (4)$$

(3) 灌丛净生产力的计算方法

生产力表征了森林固定二氧化碳的潜在能力,对于区域以上尺度,利用树种生物量推算净生产力成为一个快捷的估算固碳能力的方法。灌木林的生产力(y)与生物量(W)之间的关系如下^[24]。

$$1/y = 1.27/W^{1.196} + 0.056, r = 0.97 (P < 0.01) \quad (5)$$

1.3 数据处理

运用 SPSS23 做鬼箭锦鸡儿和金露梅的生物量和生产力与各叶功能性状参数之间的相关性,以及灌木地上生物量与基径、高度和基径高度组合的相关性分析,并做回归分析,根据模拟方程的决定系数、sig 与 RMSE 指标选出鬼箭锦鸡儿和金露梅的生物量与各叶功能性状参数之间的最优回归模型。用 SigmaPlot 12.5 软件对鬼箭锦鸡儿和金露梅的叶面积、比叶面积和叶面积指数随时间变化的趋势作图。

2 研究结果

2.1 典型灌木叶功能性状变化规律

2.1.1 叶面积的变化规律

金露梅和鬼箭锦鸡儿在 6—8 月叶面积的变化见图 1。灌木叶面积从生长初期到生长末期发生明显变化,且 6 月初至 7 月初,灌木叶面积变化最为明显。金露梅叶面积观测初期为 0.15 cm^2 ,生长末期达 0.56 cm^2 ,鬼箭锦鸡儿叶面积观测初期 1.7 cm^2 ,生长末期叶面积为 6.45 cm^2 ,二者叶面积均增加了 3.7 倍。

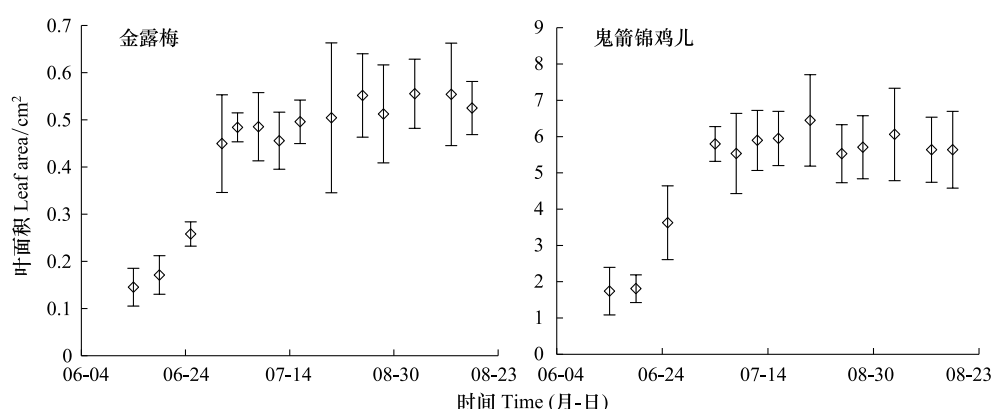


图 1 生长季金露梅和鬼箭锦鸡儿叶面积变化

Fig.1 Leaf area changes of *Dasiphora fruticosa* and *Caragana jubata* in the growing season

2.1.2 SLA 的变化规律

研究区灌木生长季期间 SLA 变化(见图 2)。由图 2 可知,金露梅和鬼箭锦鸡儿 SLA 分别在 $76—157 \text{ cm}^2/\text{g}$ 之间和 $120—217 \text{ cm}^2/\text{g}$ 之间,金露梅 SLA 平均值为 $123 \text{ cm}^2/\text{g}$,鬼箭锦鸡儿 SLA 平均值为 $176 \text{ cm}^2/\text{g}$ 。

2.1.3 灌丛冠层 LAI 的变化规律

由图 3 可知金露梅和鬼箭锦鸡儿的 LAI 变化范围分别为 $0.78—2.12$ 和 $0.14—2.84$,在生长初期金露梅的 LAI 明显大于鬼箭锦鸡儿,金露梅的 LAI 在 8 月初达到最大值(2.12),而鬼箭锦鸡儿的 LAI 在 7 月末达到最大值(2.84)。

2.2 金露梅和鬼箭锦鸡儿的生物量与基径和高度的回归分析

采用灌木地上生物量与植株高度(Height, H)和基径(Basal diameter, BD)进行相关性分析(见表 3),发现在生长期和稳定期单株灌木生物量与 $H \times BD$ 的相关性呈极显著性相关($P < 0.01$),最优回归分析模型均为幂函数,在不同时期的幂函数的系数之间的差异不大,其中在生长期金露梅生物量与 $H \times BD$ 的回归模型的 R^2 最大为 0.9307 ,而鬼箭锦鸡儿生物量与 $H \times BD$ 的回归模型的 R^2 最小为 0.8084 。回归模型见图 4 和图 5。

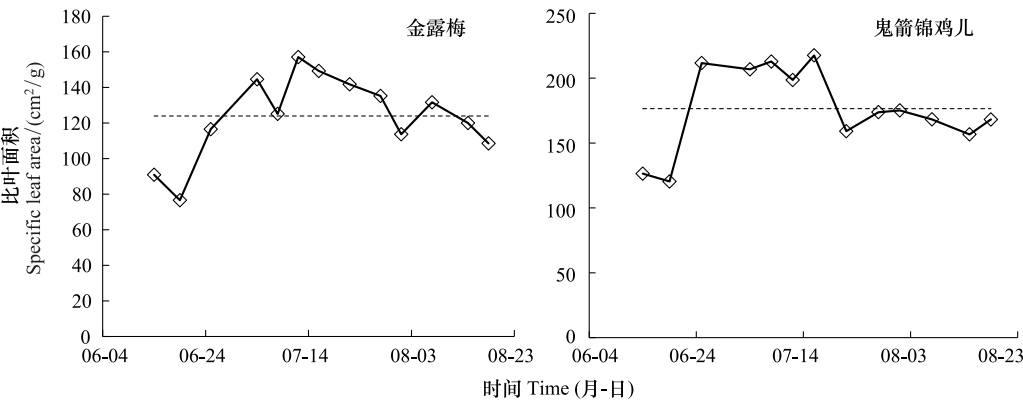


图 2 生长季金露梅和鬼箭锦鸡儿比叶面积变化

Fig.2 Specific leaf area changes of *Dasiphora fruticosa* and *Caragana jubata* in the growing season

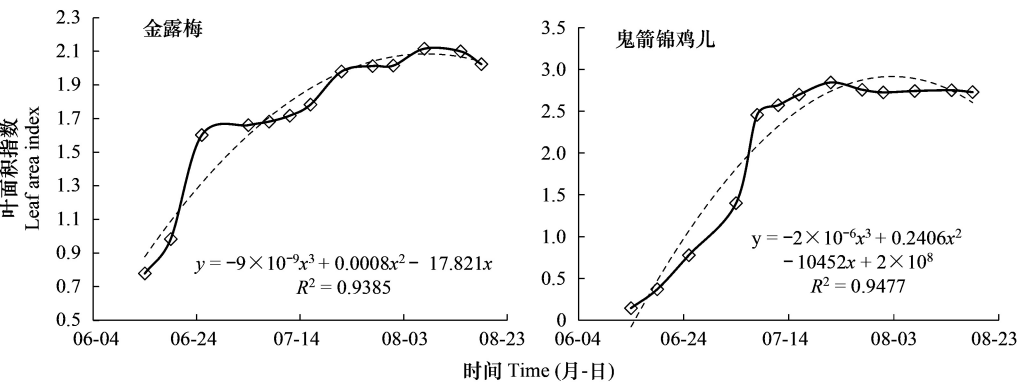


图 3 生长季金露梅和鬼箭锦鸡儿叶面积指数的变化

Fig.3 Leaf area index changes of *Dasiphora fruticosa* and *Caragana jubata* in the growing season

表 3 灌木地上生物量与基径、高度和基径高度组合的相关性分析

Table 3 Correlation analysis of shrub biomass with base diameter (BD), height (H) and the combination of H and BD in the different growing period

物种 Species	时间 Time	H	BD	H×BD	H ² ×BD	H×BD ²
金露梅	快速生长期	0.713 **	0.911 **	0.941 **	0.926 **	0.900 **
<i>Dasiphora fruticosa</i>	稳定生长期	0.767 **	0.898 **	0.957 **	0.956 **	0.954 **
鬼箭锦鸡儿	快速生长期	0.723 **	0.850 **	0.853 **	0.775 **	0.835 **
<i>Caragana jubata</i>	稳定生长期	0.829 **	0.904 **	0.955 **	0.929 **	0.952 **

* * 在 0.01 水平 (双侧) 上显著相关; H: 高度 Height; BD: 基径 Base diameter

2.3 典型灌木生物量与叶功能性状参数的回归分析

金露梅和鬼箭锦鸡儿单株地上生物量和叶功能性状参数的回归分析见表 4。由表 4 可知:鬼箭锦鸡儿的单株地上生物量与其承载的叶片总面积、SLA、LAI 的最优模型在生长期和稳定期间均为三次函数,与单株的叶片生物量在生长期呈 S 型函数,在稳定期间为三次函数。金露梅的单株地上生物量与其承载的叶片总面积和 LAI 的最优模型在生长期和稳定期均为三次函数,而与 SLA 的最优选择模型为对数函数,而与单株的叶片生物量在生长期为幂函数,在稳定期间为三次函数。拟合方程的决定系数 (R^2) 均在 0.4098 以上,其中鬼箭锦鸡儿地上生物量与 LAI 的决定系数 R^2 都较小。

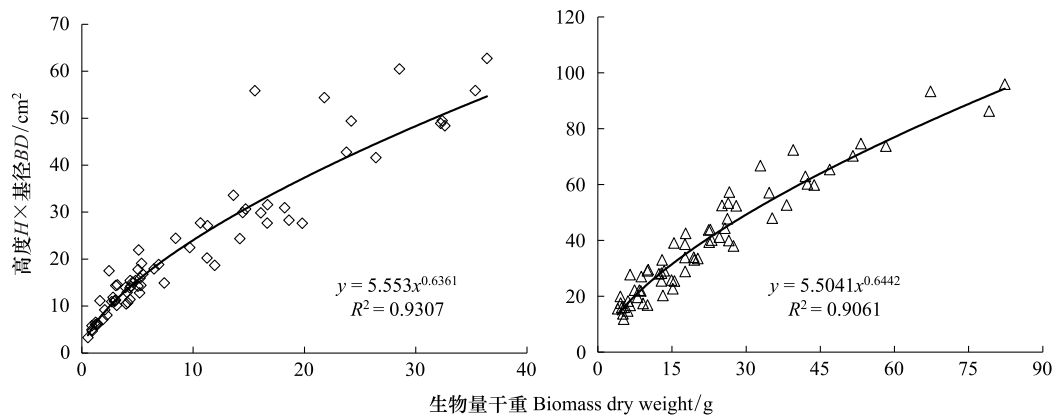


图4 金露梅不同生长阶段生物量与丛高及基径乘积散点图

Fig.4 Scatter plots between biomass of *Dasiphora fruticosa* and the combination of *H* and *BD*

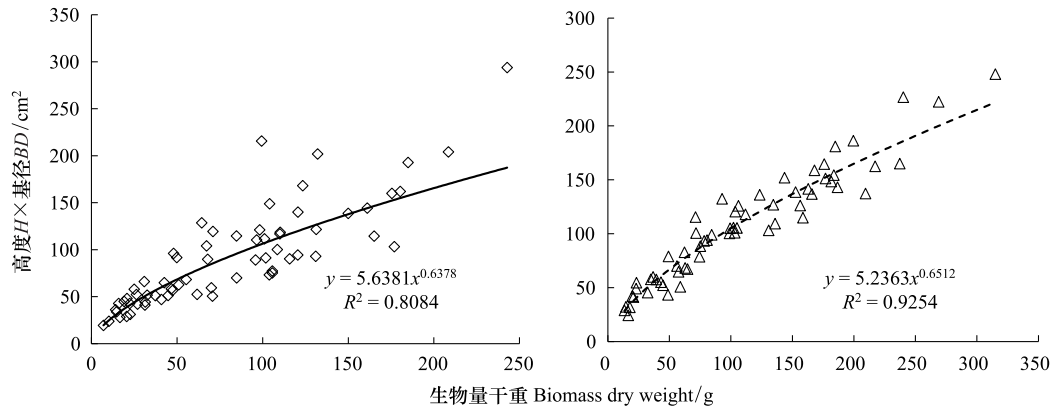


图5 鬼箭锦鸡儿不同生长阶段生物量与丛高及基径乘积散点图

Fig.5 Scatter plots between biomass of *Caragana jubata* and the combination of *H* and *BD*

表4 生物量($W_{总}$)和叶功能性状参数的回归分析

Table 4 Relationship between biomass and leaf functional traits

阶段 Time	鬼箭锦鸡儿 <i>Caragana jubata</i>	决定系数 R^2	标准误差 RMSE	金露梅 <i>Dasiphora fruticosa</i>	决定系数 R^2	标准误差 RMSE
快速生长期 Rapid developed period	$W_{叶} = e^{(0.7445 - 24.627/W_{总})}$	0.653 **	0.555	$W_{叶} = 0.3851 W_{总}^{0.657}$	0.774 **	0.295
	$LA = -7 \times 10^{-5} W_{总}^3 + 0.0429 W_{总}^2 - 2.7873 W_{总} + 104.52$	0.9598 **	0.152	$LA = 0.0476 W_{总}^3 - 2.5075 W_{总}^2 + 48.442 W_{总} - 88.546$	0.9499 **	0.113
	$SLA = 3 \times 10^{-5} W_{总}^3 - 0.0054 W_{总}^2 + 0.6976 W_{总} + 87.514$	0.9447 **	0.171	$SLA = 29.408 \ln(W_{总}) + 31.725$	0.9551 **	0.147
	$LAI = -0.0001 W_{总}^3 + 0.0292 W_{总}^2 - 2.317 W_{总} + 60.883$	0.4430 *	1.892	$LAI = -0.0002 W_{总}^3 - 0.0344 W_{总}^2 + 0.9373 W_{总} - 5.2726$	0.9804 **	0.111
稳定生长期 Stable developed period	$W_{叶} = -3 \times 10^{-7} W_{总}^3 + 4.217 \times 10^{-5} W_{总}^2 + 0.0554 W_{总} + 1.0105$	0.9928 **	1.118	$W_{叶} = -7 \times 10^{-6} W_{总}^3 + 0.0007 W_{总}^2 + 0.1262 W_{总} + 0.4266$	0.9909 **	0.110
	$LA = -5 \times 10^{-5} W_{总}^3 + 0.0068 W_{总}^2 + 10.161 W_{总} + 100.3$	0.9894 **	0.125	$LA = 0.008635 W_{总}^3 - 0.9881 W_{总}^2 + 43.433 W_{总} - 52.294$	0.9875 **	0.125
	$SLA = 7 \times 10^{-6} W_{总}^3 - 0.003 W_{总}^2 + 0.7891 W_{总} + 125.78$	0.8668 **	0.384	$SLA = 29.448 \ln(W_{总}) + 47.073$	0.9602 **	0.348
	$LAI = -2 \times 10^{-6} W_{总}^3 + 0.0007 W_{总}^2 - 0.0852 W_{总} + 5.9601$	0.4098 *	2.033	$LAI = -0.0003 W_{总}^3 - 0.0246 W_{总}^2 + 0.7243 W_{总} + 4.9362$	0.7227 **	0.472

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

2.4 叶功能性状与固碳能力

生产力表征了森林固定二氧化碳的潜在能力,对于区域以上尺度,利用树种生物量推算净生产力成为一个快捷的估算固碳能力的方法^[24]。在本研究中金露梅的生产力在 6.95—7.55 t hm⁻²a⁻¹之间,鬼箭锦鸡儿的生产力在 8.29—13.34 t hm⁻²a⁻¹之间。金露梅的固碳能力与叶面积和比叶面积呈极显著关系,而鬼箭锦鸡儿的固碳能力与叶面积指数、叶干重和叶面积呈极显著关系。综合表现为金露梅和鬼箭锦鸡儿的固碳能力与叶面积之间呈极显著关系。

表 5 金露梅和鬼箭锦鸡儿的生产力与叶功能性状参数之间的回归分析

Table 5 Regression analysis between productivity and leaf functional trait parameters of *Dasiphora fruticosa* and *Caragana jubata*

物种 Species	生产力 Productivity/ (t hm ⁻² a ⁻¹)	叶面积 LA/cm ²	叶干重 Leaf dry weight/g	比叶面积 SLA/ (cm ² /g)	叶面积指数 LAI
金露梅 <i>Dasiphora fruticosa</i>	6.95—7.55	0.932 **	0.534	0.721 **	0.314
鬼箭锦鸡儿 <i>Caragana jubata</i>	8.29—13.34	0.934 **	0.854 **	0.426	0.921 **

* * 在 0.01 级别(双尾),相关性显著

3 分析与讨论

3.1 典型灌木叶功能性状的变化规律分析

经过研究发现祁连山中部优势灌木金露梅和鬼箭锦鸡儿叶面积在生长季节发生明显变化,在 6—7 月初灌木叶面积变化最为明显,快速生长期与稳定生长期的拐点在 7 月初。到生长末期叶面积均增加了 3.7 倍,而李文娟等^[4]的研究表明金露梅和鬼箭锦鸡儿叶面积在生长末期分别增加了 5 倍和 2 倍。在 7—8 月金露梅和鬼箭锦鸡儿叶面积变化缓慢,金露梅叶面积在 8 月达到最大值(0.56 cm²),这与尹婧等^[25]对灌木柠条、沙棘和紫穗槐叶面积的峰值时间的研究结果一致,而在本研究中鬼箭锦鸡儿叶面积在 7 月 22 日达到最大值(6.44 cm²)。金露梅和鬼箭锦鸡儿叶面积峰值时间不同的主要原因是二者的物候期不同。在本研究期间还观察到金露梅的花期为 6 月 17 日—7 月 28 日,生长期持续时间为 110—130d,鬼箭锦鸡儿的花期在 6 月 15 日—7 月 16 日,生长持续时间为 100—120d^[26]。

在 6 月—8 月各个阶段金露梅的 SLA 均小于鬼箭锦鸡儿的 SLA,SLA 大小与生境有密切关系,反映了不同生境条件下植物对环境的适应能力,也是评价群落结构是否合理及其生产力水平高低的重要指针,有报道 SLA 与叶片的寿命显著负相关^[14]。金露梅分布在半阳坡,鬼箭锦鸡儿分布在阳坡,在本研究中阳坡的水分和养分含量明显要高于半阳坡(表 2),在资源胁迫(如水分和养分匮乏)环境条件下,植物往往具有较小的 SLA 和较厚较致密的叶片,这种叶片拥有较高的叶片构建投入,因此具有较长的寿命,以便有效地增加资源投入的归还周期,使其在死亡之前达到资源利用的最大化。在本研究中鬼箭锦鸡儿的 SLA 大于金露梅的 SLA,并且金露梅叶片的寿命要长于鬼箭锦鸡儿,可能与它们的生物属性及生境有关。金露梅和鬼箭锦鸡儿的比叶面积动态变化均呈现出波动的现象,这与康思凌^[20]对灌木 SLA 的动态变化研究结果一致,可能由于植物在生长发育各阶段,光合作用的产物积累与运转有所不同。在生长初期,植物开始展叶,植物主要进行营养生长,叶片面积的生长速度较慢,光合作用的产物积累于植物叶片,有助于植物抵御相对较低的空气温度。因此,在这一阶段,植物的叶片面积较小,而叶片质量增长快,所以表现为植物的 SLA 较小。灌木在进入花期时,后期灌木进行生殖生长,光合作用的产物运转入植物生殖器官内,植物叶片组织光合作用产物减少,叶片面积增大,而叶片质量增加缓慢,因此表现为 SLA 变大。同时叶片含水率会影响着叶肉组织的密度,从而对比叶面积有一定的影响,生长初期的温度较开花期的低,叶片蒸腾速率低,因此叶片含水量较高,叶肉组织的密度较低,比叶面积较高^[20]。

研究区金露梅和鬼箭锦鸡儿的 LAI 变化范围分别为 0.78—2.12 和 0.14—2.84,尹婧等^[24]在半干旱黄土

丘陵区研究得出灌丛的 LAI 的范围为 0.646—1.882, 李文娟^[4]等报道 2015 年金露梅 LAI 的范围值在 1.23—4.3, 鬼箭锦鸡儿在 0.56—2.86, 乔雨^[27]得出金露梅 LAI 从 6 月初的 1.23 到 8 月初达到最大值为 3.32。这些差异主要是由生境不同所造成的, 李文娟的报道表明研究区的年均气温 1.34℃, 年降水量 482.37 mm^[4]。尹婧等^[25]报道表明半干旱黄土丘陵区研究区年平均气温为 7.3℃, 多年平均降水量为 416 mm。而在本研究中 2020 年平均气温为 1.24℃, 年降水量为 437.2 mm。环境因子的变化会导致植物的生长状态存在一定的差异, 进行叶面积指数有所不同。在本研究中金露梅的 LAI 在 8 月初达到最大值(2.12), 而鬼箭锦鸡儿的 LAI 在 7 月末达到最大值(2.84), 这与叶面积的变化规律一致。在 8 月末鬼箭锦鸡儿和金露梅的 LAI 都有下降的趋势, 这是由于灌木在生长期后, 下部叶片接收的光越来越少, 加之气温降低和植株的衰老, 下部叶片不断黄化和脱落, LAI 随之降低^[27—28]。金露梅和鬼箭锦鸡儿的叶面积指数随时间的变化都符合三次函数, 这与李文娟^[25]对金露梅和鬼箭锦鸡儿、尹靖等^[25]对灌木柠条、沙棘和紫穗槐回归模型的研究结果一致, 而于静^[29]对灌木群落 LAI 的最优回归模型为指数函数。

3.2 金露梅和鬼箭锦鸡儿的生物量与基径和高度的回归分析

大量的研究报道灌丛地上生物量与基径和高度表现出显著的相关关系, 因此可通过易测因子(基径和高度)对灌丛地上生物量进行估算^[22]。目前对植物地上生物量与基径和高度的回归模型研究较多, 以胸径或基径及高度为自变量的生物量估算模型多为幂函数^[29—34], 这与在本研究中分析发现金露梅和鬼箭锦鸡儿的单株生物量与基径×高度的回归模型均一致。但是, 姚金汝等^[35]对佳木斯绿色量和 6 种灌木冠高的相关性分析发现二者呈极显著正相关, 回归方程为线性, 梁倍^[22]研究发现以冠幅周长(P)的平方与丛高(H)的乘积(P^2H)为变量的灌丛地上生物量估测模型的回归模型为线性。无论是哪种模型, 都表明灌木的生物量与冠层高度和基径之间具有显著的相关性关系, 易测因子(基径、高度)为灌木的生物量估算提供了方便。

3.3 生物量与叶功能性状参数的回归分析

叶功能性状参数的模拟是生态水文模型精细化模拟的基础。本文提出的分段模拟可较好地模拟金露梅和鬼箭锦鸡儿的叶功能性状变化规律, 为进一步模拟灌木的固碳能力提供了条件。研究表明灌木的单株地上生物量与叶功能性状参数在不同阶段的模拟方程均不同, 鬼箭锦鸡儿和金露梅单株地上生物量与单株的叶片总重在生长期的最优选择模型分别为呈 S 型函数和幂函数, 金露梅的单株地上生物量在不同阶段与 SLA 的最优选择模型均为对数函数, 与其余的功能性状模拟方程均为三次函数。而前人对叶功能性状参数研究主要集中在参数之间的互相联系研究, 比如焦亮等^[12]研究表明芦苇各叶功能性状间呈协同变化的特征, 叶长、叶宽、叶面积、叶干重之间呈极显著正相关($P < 0.01$), 比叶面积与叶长、叶干重呈显著负相关($P < 0.05$); 尹婧等^[25]研究表明灌木叶面积与叶鲜重有极显著的幂函数和线性函数关系; 曾立雄^[36]对乔木层叶面积与其生物量的研究表明二者之间存在明显的线性关系。本研究在功能性状之间的关系没有进行分析, 但是分析了功能性状与生物量之间的关系, 这为获得祁连山灌木固碳能力的研究奠定了基础。

3.4 叶功能性状与固碳能力

植物在漫长的进化和发展过程中, 不断与环境相互作用, 逐渐形成了内在生理和外在形态方面的适应对策, 这种响应和适应能将环境、植物个体和生态系统结构、过程和功能联系起来^[37]。植物的生产力和生物量是植物固碳能力的一个快捷的估算方法, 同时植物的一些营养性状也都与其生物量和生产力存在着相关的关系。穆海峰等^[38]在牧草营养性状与生物量关系的研究中也得出了牧草的株高、叶面积和生长率与生物量有显著的正相关关系的结论。而袁帅等^[20]的研究表明植物性状与反映固碳能力的指标材积的相关系数显著性最大的为胸径, 其次为高度和比叶面积。因此, 能引起性状改变的因素会影响到生产力和生物量进而影响植物的固碳能力。在本研究中金露梅的生产力在 6.95—7.55 t hm⁻² a⁻¹ 之间, 鬼箭锦鸡儿的生产力在 8.29—13.34 t hm⁻² a⁻¹ 之间。金露梅和鬼箭锦鸡儿的固碳能力与叶功能性状之间有极显著关系。将性状指标与反映固碳能力的指标进行相关性分析, 用林木生物量作为固碳能力的衡量指标, 在大量研究中已经得到了很好的验证^[39—41], 因此, 将性状指标与生物量和生产力做相关性分析, 来讨论植物性状与固碳能力的关系, 理论上存

在可行性,可以进行相关规律和大体趋势的探讨。

4 结论

(1)灌丛叶功能性状在生长季有显著的变化,相应地生物量也有明显的变化规律。因此,高时间分辨率的叶功能性状获取是理解生态过程的前提条件。

(2)金露梅和鬼箭锦鸡儿比叶面积(SLA)分别在 $76\text{--}157\text{ cm}^2/\text{g}$ 之间和 $120\text{--}217\text{ cm}^2/\text{g}$ 之间;在生长初期金露梅的叶面积指数(LAI)明显大于鬼箭锦鸡儿;生物量与基径和高度的乘积呈显著性相关,最优回归模型均为幂函数。

(3)祁连山灌木的生长规律有明显的阶段性,可分为快速生长期和稳定生长期,拐点在7月初。叶功能性状参数(LA、SLA、LAI)在不同阶段的模拟方程有异。

(4)从表征灌木生长发育阶段的叶功能性状异质性看,运行涉及到这些叶功能性状参数的生态水文模型时,叶功能性状参数输入不能作为常量对待。同时灌木的叶面积能作为固碳能力的衡量指标。

参考文献(References):

- [1] 袁杰. 祁连山黑河源区土壤储碳蓄水能力及潜力研究[D]. 西宁:青海师范大学,2019.
- [2] 刘贤德,张学龙,赵维俊,车宗玺,杨道虎,苗毓鑫,张克海. 祁连山西水林区亚高山灌丛水文功能的综合评价. 干旱区地理,2016,39(1):86-94.
- [3] 梁倍,邸利,赵传燕,彭守璋,彭焕华,王超. 祁连山天老池流域灌丛地上生物量空间分布. 应用生态学报,2014,25(2):367-373.
- [4] 李文娟,黄力平,赵传燕,胡东宇,王清涛. 黑河上游天涝池流域典型灌木生态参数研究. 干旱区地理,2018,41(5):1073-1079.
- [5] 李柳,李小雁,马育军,赵国琴,吴华武. 油蒿灌木的生态水文过程研究综述. 干旱气象,2013,31(4):814-819.
- [6] 荐圣淇. 黄土高原典型灌木树干茎流特征及其生态水文效应[D]. 兰州:兰州大学,2013.
- [7] 时忠杰. 六盘山香水河小流域森林植被的坡面生态水文影响[D]. 北京:中国林业科学研究院,2006.
- [8] 王思如,雷慧闯,段利民,刘廷玺,杨大文. 气候变化对科尔沁沙地蒸散发和植被的影响. 水利学报,2017,48(5):535-544,550-550.
- [9] 徐延达. 基于 SWAT 模型的长川流域生态水文过程模拟研究[D]. 呼和浩特:内蒙古大学,2008.
- [10] 武思宏. 晋西黄土区嵌套流域生态水文过程模拟研究[D]. 北京:北京林业大学,2007.
- [11] 钟悦鸣,王文娟,王健铭,王雨辰,李景文,袁冬,蕃芸芸,魏新成. 极端干旱区绿洲植物叶功能性状及其对土壤水盐因子的响应. 北京林业大学学报,2019,41(10):20-29.
- [12] 焦亮,关雪,刘雪蕊,董小刚,李方. 内陆河湿地芦苇叶功能性状特征及其对土壤环境因子的响应. 干旱区研究,2020,37(1):202-211.
- [13] 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.
- [14] 孙梅,田昆,张贇,王行,管东旭,岳海涛. 植物叶片功能性状及其环境适应研究. 植物科学学报,2017,35(6):940-949.
- [15] 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.
- [16] 刘旻霞,李俐蓉,车应弟,焦骄. 高寒草甸不同演替阶段植物叶片功能性状研究. 植物研究,2019,39(5):760-769.
- [17] De Bello F, Lavorel S, Diaz S, Harrington R, Cornelissen J H C, Bardgett R D, Berg M P, Cipriotti P, Feld C K, Hering D, Da Silva P M, Potts S G, Sandin L, Sousa J P, Storkey J, Wardle D A, Harrison P A. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. Biodiversity and Conservation, 2010, 19(10):2873-2893.
- [18] Funk J L, Larson J E, Ames G M, Butterfield B J, Cavender-Bares J, Firn J, Laughlin D C, Sutton-Grier A E, Williams L, Wright J. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. Biological Reviews, 2017, 92(2):1156-1173.
- [19] 潘影,余成群,土艳丽,孙维,罗黎鸣,苗彦军,武俊喜. 西藏草地植物功能性状与多项生态系统服务关系. 生态学报,2015,35(20):6821-6828.
- [20] 袁帅. 长白山区不同森林群落中主要树种植物功能性状与固碳能力初探[D]. 长春:东北师范大学,2011.
- [21] 唐思凌. 半干旱区沙生灌木群落叶面积指数季节变异性研究[D]. 北京:北京林业大学,2014.
- [22] 梁倍,邸利,赵传燕,彭守璋,彭焕华,王超,王阳,柳逸月. 祁连山天涝池流域典型灌丛地上生物量沿海拔梯度变化规律的研究. 草地学报,2013,21(4):664-669.
- [23] 郭朝霞,马文瑛,赵传燕,李进军,汪有奎,席亚丽,魏生龙. 积雪对祁连山亚高山草甸土壤呼吸速率的影响. 生态学报,2019,39(9):3297-3308.
- [24] 方精云,刘国华,徐嵩龄. 我国森林植被的生物量和净生产量. 生态学报,1996,16(5):497-508.

- [25] 尹婧, 邱国玉, 何凡, 贺康宁, 田晶会, 张卫强, 熊育久, 赵少华, 刘建新. 半干旱黄土丘陵区人工林叶面积特征. 植物生态学报, 2008, 32(2): 440-447.
- [26] 李文娟. 黑河上游天涝池流域灌丛降雨截留特征[D]. 兰州: 兰州大学, 2015.
- [27] 乔雨. 祁连山中段典型植被的光谱特征研究与应用[D]. 兰州: 兰州大学, 2017.
- [28] 张振贤, 于贤昌, 李兴起, 艾希珍, 陈利平, 梁书华. 大白菜叶面积指数发展动态及其与产量的关系. 中国蔬菜, 1994, (3): 11-12, 23-23.
- [29] 高凯, 秦俊, 胡永红. 常绿阔叶树叶面积指数与其形态特征的相关性分析——以上海地区主要常绿阔叶树种为例. 中南林业科技大学学报, 2010, 30(10): 34-40, 55-55.
- [30] 于静. 基于群落参数的灌草层叶面积指数回归模型研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2011.
- [31] Somogyi Z, Cienciala E, Mäkipää R, Muukkonen P, Lehtonen A, Weiss P. Indirect methods of large-scale forest biomass estimation. European Journal of Forest Research, 2007, 126(2): 197-207.
- [32] Fang H L, Zhang Y H, Wei S S, Li W J, Ye Y C, Sun T, Liu W W. Validation of global moderate resolution Leaf Area Index (LAI) products over croplands in northeastern China. Remote Sensing of Environment, 2019, 233: 111377.
- [33] Li S S, Gao Y H, Lyu S, Liu Y P, Pan Y J. Response of surface air temperature to the change of leaf area index in the source region of the Yellow River by the WRF Model. Theoretical and Applied Climatology, 2019, 138(3/4): 1755-1765.
- [34] 傅煜. 区域尺度森林地上生物量的不确定性度量研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2015.
- [35] 姚金汝, 穆丹, 梁英辉, 王雪芹, 徐佳慧, 宋亚东, 巩显姝. 佳木斯绿地常见灌木绿色量及叶面积指数的研究. 安徽农学通报, 2018, 24(9): 104-107.
- [36] 曾立雄. 三峡库区不同植被类型生物量与生产力研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2007.
- [37] Wang X K, Feng Z W, Ouyang Z Y. The impact of human disturbance on vegetative carbon storage in forest ecosystems in China. Forest Ecology and Management, 2001, 148(1/3): 117-123.
- [38] 穆锋海, 王梅, 陈远其, 朱月明. 牧草营养性状与生物量关系的研究. 草业科学, 2009, 26(10): 122-126.
- [39] 孙世群, 王书航, 陈月庆, 邹婷. 安徽省乔木林固碳能力研究. 环境科学与管理, 2008, 33(7): 144-147.
- [40] 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.
- [41] 史红文, 秦泉, 廖建雄, 陈桂桥, 丁昭全. 武汉市 10 种优势园林植物固碳释氧能力研究. 中南林业科技大学学报, 2011, 31(9): 87-90.