

DOI: 10.5846/stxb202105311432

霍佳璇,任梁,潘莹萍,赵瑾,向响,余程,孟德惠,王源源,鲁瑞洁,黄永梅.柴达木盆地荒漠植物功能性状及其对环境因子的响应.生态学报,2022,42(11):4494-4503.

Huo J X, Ren L, Pan Y P, Zhao J, Xiang X, Yu C, Meng D H, Wang Y Y, Lu R J, Huang Y M. Functional traits of desert plants and their responses to environmental factors in Qaidam Basin, China. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(11): 4494-4503.

## 柴达木盆地荒漠植物功能性状及其对环境因子的响应

霍佳璇,任 梁,潘莹萍,赵 瑾,向 响,余 程,孟德惠,王源源,鲁瑞洁,黄永梅\*

北京师范大学地理科学学部,地表过程与资源生态国家重点实验室,北京 100875

**摘要:**植物功能性状是植物适应环境的外在表达,反映了植物在不同环境中的生存策略,探究干旱区荒漠植物功能性状及其与环境之间的关系,有助于理解植物适应极端干旱环境的生态对策,为保护荒漠地区生态系统提供理论依据。以柴达木盆地为研究区,选取 8 个植物功能性状指标,包含 4 种植物生活型,10 种荒漠植物,探究荒漠植物功能性状的基本特征及其对环境因子的响应。研究表明:柴达木盆地植物叶片碳含量(LCC)、叶片氮含量(LNC)、叶片磷含量(LPC)、叶片 C:N、叶片 N:P、叶片稳定碳同位素(Leaf  $\delta^{13}\text{C}$ )、叶片干物质含量(LDMC)和植株高度(Height)的变化范围分别为 272.07—466.00mg/g、12.40—44.50mg/g、0.51—2.07mg/g、8.62—29.74、11.37—39.29、-27.38‰—-14.80‰、100—480mg/g、3.00—264.22cm。不同生活型间 LNC、LPC、叶片 N:P 和 LDMC 差异不显著,LCC、叶片 C:N、叶片  $\delta^{13}\text{C}$  和植株高度存在显著差异。LNC、LPC 和叶片 N:P 与全球、中国和青藏高原相比不存在显著差异,但与中国其他植被类型相比差异显著。冗余分析结果显示,气候因素中年均温对柴达木盆地荒漠植物功能性状的影响较大,植株高度、LDMC、LCC 和叶片  $\delta^{13}\text{C}$  随着年均温的升高而增加,土壤因子中砂粒含量和砾石含量对荒漠植物功能性状影响较大。研究结果揭示了气候和土壤物理性质对荒漠植物生存的重要性,表明柴达木盆地荒漠植物采取的生存适应策略为缓慢投资-收益型,不同生活型之间存在生态位分化,以适应不同干旱程度的生存环境。

**关键词:**柴达木;荒漠植物;植物功能性状;环境因子;植物生活型;生存策略

## Functional traits of desert plants and their responses to environmental factors in Qaidam Basin, China

HUO Jiakuan, REN Liang, PAN Yingping, ZHAO Jin, XIANG Xiang, YU Cheng, MENG Dehui, WANG Yuanyuan, LU Ruijie, HUANG Yongmei\*

State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Faculty of Geographical Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

**Abstract:** Plant functional traits can reflect the adaptation of plant species and their survival strategies to environment. Desert plants play an important role in maintaining the stability of desert ecosystems. Exploring the relationship between desert plant functional traits and their living environment is helpful to understand ecological strategies of plants to extreme drought, then provides a theoretical basis for the protection of desert ecosystem. However, there are many studies on vegetation and community dynamics in the Qaidam Basin, China, but there is still a lack of research on plant functional traits in this particular geographical area. Therefore, in this study, we took the Qaidam Basin as the research area, selected 8 plant functional traits indexes, contained 10 desert plant species belong to 4 life forms, to explore the basic characteristics of plant functional traits and their relationship with environmental factors of desert plants from Qaidam Basin, China. Results showed that the value of leaf carbon content (LCC), leaf nitrogen content (LNC), leaf phosphorus content (LPC), leaf C:N, leaf N:P, leaf  $\delta^{13}\text{C}$ , leaf dry matter content (LDMC), and plant height of desert plants from Qaidam

基金项目:第二次青藏高原综合科学考察研究(2019QZKK0306);中国科学院战略性先导科技专项(XDA20100101)

收稿日期:2021-05-31; 网络出版日期:2022-02-10

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ymhuang@bnu.edu.cn

Basin were 272.07—466.00 mg/g, 12.40—44.50 mg/g, 0.51—2.07 mg/g, 8.62—29.74, 11.37—39.29, -27.38‰—-14.80‰, 100—480 mg/g, 3.00—264.22 cm, respectively. There were no significant differences in the LNC, LPC, leaf N:P and LDMC among different life forms, but LCC, leaf C:N, leaf  $\delta^{13}\text{C}$  and plant height were significantly different. There were no significant differences between LNC, LPC, and leaf N:P in the Qaidam Basin compared with the global, Chinese and Tibetan regions, but existed significant differences compared with other vegetation types in China. Redundancy analysis (RDA) results showed that mean annual temperature (MAT) of climatic factors had a great influence on the functional traits of desert plants in the Qaidam Basin, China. The plant height, LDMC, LCC and leaf  $\delta^{13}\text{C}$  increased with the increase of MAT. With the increasing degree of drought in the climate, plant life forms from semi-shrubs to small trees, shrubs and other more drought-tolerant plant life forms. In the soil factors that affect plant functional traits, the content of sand grain and gravel had a great influence. The results reveal the importance of climate and soil physical properties to the survival of desert plants, and show that the adaptation strategy of desert plants in Qaidam Basin is slow investment-return type. There is niche differentiation among different desert plant life forms to adapt to different level of drought conditions.

**Key Words:** Qaidam; desert plant; plant functional traits; environmental factors; plant life forms; survival strategy

植物功能性状是表征植物生长、发育、繁殖等生命活动的一系列特征,是植物在漫长的进化过程中,由气候、干扰作用和生物条件共同筛选的结果<sup>[1]</sup>,反映了植物对资源的利用和对环境的适应<sup>[2]</sup>。植物功能性状受到植物本身和环境因子的共同影响,同种植物在不同的环境条件下功能性状值存在差异,不同植物在相同的生境条件下,植物功能性状可能会存在趋同<sup>[3]</sup>。荒漠广泛分布于南北半球的中低纬度地区,中国的荒漠类型主要为温带荒漠,约占国土面积的 1/5<sup>[4]</sup>。荒漠地区气候干旱、土壤贫瘠,环境条件决定着植物群落的类型、构建和分布,影响植物功能性状,探究荒漠植物功能性状及其与环境因子的关系能够揭示荒漠植物适应干旱环境的不同策略。近年来,关于植物功能性状与环境因子关系的研究大多集中在森林和草地<sup>[5-8]</sup>,针对荒漠植被的研究相对较少,其中大部分只对植物的氮磷元素进行研究和分析,且中国的相关研究多集中在内蒙古<sup>[9-10]</sup>和新疆部分地区<sup>[11-13]</sup>。与全球、全国以及区域尺度的研究结果相比,中国北方荒漠地区植物具有相对较高的叶片 N 和 P 含量<sup>[14]</sup>,但单独对某一区域进行研究时,植物功能性状的特征和规律又不尽相同,在新疆,植物叶片的碳氮磷含量显著低于中国和其他干旱荒漠地区<sup>[12]</sup>,同样的结果也出现在阿拉善荒漠植物中<sup>[10]</sup>,而对于柴达木盆地荒漠植物功能性状的特征尚不明确。

柴达木盆地位于青藏高原东北部,气候高寒干旱,土壤贫瘠,分布着不同类型的荒漠植被,是研究荒漠植物功能性状的理想场所。20 世纪 90 年代,孙世洲对柴达木盆地及其周边山地的植被类型进行了详细调查和描述<sup>[15]</sup>,之后潘晓玲等对柴达木盆地植物区系进行了区分和探讨<sup>[16]</sup>,牛慧慧等计算并分析了柴达木盆地东部荒漠植物的生态位特征,认为该区域生态位重叠较低,物种竞争小,群落处于一个相对稳定的状态<sup>[17]</sup>。总体上,针对柴达木盆地植被和群落动态的研究较多,但对柴达木盆地这一特殊地理区域植物功能性状的研究目前还比较缺乏。因此,本研究以柴达木盆地为研究区域,探究荒漠植物功能性状及其对环境因子的响应,拟回答以下问题:1)柴达木盆地荒漠植物功能性状的基本特征;2)影响温带荒漠植物功能性状的主要环境因子有哪些?旨在为该地区荒漠生态系统的保护提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

柴达木盆地位于青藏高原东北部(35°30'N—39°30'N、90°00'E—98°31'E),海拔约 2600—3000m。本区属于高原大陆性荒漠气候,气候干旱,风力强盛。盆地内年均温在 5℃ 以下,年均降水量由东南(300mm 左右)至西北递减(<20mm)<sup>[18]</sup>,年均蒸发量 2000—3000mm<sup>[17]</sup>。本区土壤类型主要为棕钙土、灰棕漠土和盐土,植被类型从东部的荒漠化草原、荒漠,到西部变为极端干旱裸露、基本上无植被的荒漠地带。荒漠植被常

见建群种有蒿叶猪毛菜(*Salsola abrotanoides*)、合头草(*Sympegma regelii*)、梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、驼绒藜(*Ceratoides latens*)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)、红砂(*Reaumuria songarica*)、多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)等。

### 1.2 野外调查

于 2019 年 8 月对柴达木盆地植物群落和植物功能性状进行调查,样点均选在较为平坦的冲洪积平原或冲洪积扇上,避免坡度和坡向等微地形对植物功能性状的影响。共调查 25 个样点(图 1),包括小乔木荒漠、灌木荒漠、(小)半灌木荒漠 3 种荒漠植被亚型<sup>[4]</sup>,涵盖多枝怪柳、蒿叶猪毛菜、合头草、红砂、膜果麻黄(*Ephedra przewalskii*)、沙拐枣、小果白刺(*Nitraria sibirica*)、梭梭、驼绒藜等群系。在每个样点根据实际植被覆盖度设置灌木群落样方,面积为 5m×5m 或者 10m×10m,记录样方内所有植物物种名称、每株植物的高度、冠幅,灌木层盖度根据每丛冠幅计算。依据《中国植被》<sup>[4]</sup>和《中国植物志》<sup>[19]</sup>将柴达木盆地荒漠植物生活型划分为半灌木小半灌木、灌木、多汁盐柴类灌木和小乔木。具体物种的生活型划分如表 1 所示。

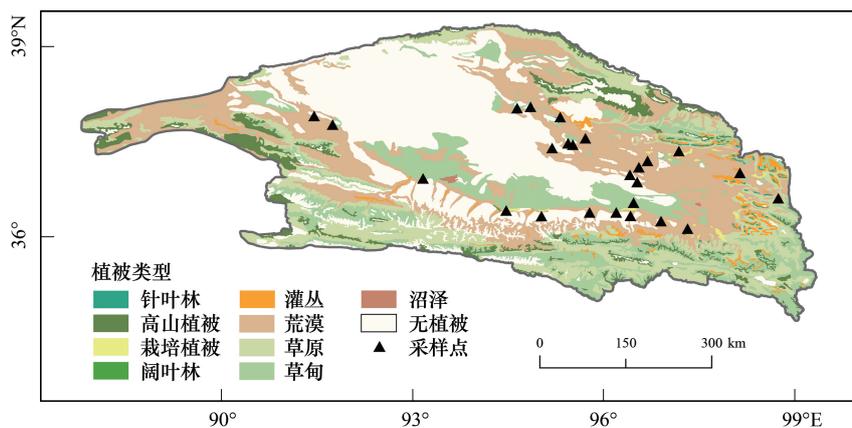


图 1 柴达木盆地植被类型及采样点分布图

Fig.1 Vegetation and the sampling sites in Qaidam Basin

表 1 柴达木盆地荒漠植物生活型划分

Table 1 Division of desert plant life forms in Qaidam Basin

生活型 Life form	物种 Species	科 Family
小乔木 Small trees	梭梭 <i>Haloxylon ammodendron</i>	藜科
灌木 Shrubs	膜果麻黄 <i>Ephedra przewalskii</i>	麻黄科
	沙拐枣 <i>Calligonum mongolicum</i>	藜科
多汁盐柴类灌木	多枝怪柳 <i>Tamarix ramosissima</i>	怪柳科
Succulent halophytic shrubs	小果白刺 <i>Nitraria sibirica</i>	蒺藜科
半灌木小半灌木	蒿叶猪毛菜 <i>Salsola abrotanoides</i>	藜科
	珍珠猪毛菜 <i>Salsola passerina</i>	藜科
	合头草 <i>Sympegma regelii</i>	藜科
	红砂 <i>Reaumuria songarica</i>	怪柳科
	驼绒藜 <i>Ceratoides latens</i>	藜科

### 1.3 样品采集与测定

选取样方中相对分盖度累积达 80%的物种,每个物种随机选取 9 个植株,测量植株高度,选取 10—15 株以上植物个体采集完全伸展、没有病虫害的一定数量的叶片(梭梭和沙拐枣为绿色同化枝),带回实验室进行分析测定<sup>[20]</sup>。新鲜叶片遮光浸泡约 12h,取出后迅速吸去表面水分,称重得到叶片饱和鲜重(精度为 0.01g),

之后在 105 °C 下杀青 30min,在 65°C 继续烘干至恒重(约 48h),称量得到叶片干重(精度为 0.01g),用于叶片干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)的计算。另取植物新鲜叶片直接烘干后研磨至过 100 目筛,叶片碳含量(Leaf carbon content, LCC)和叶片氮含量(Leaf nitrogen content, LNC)通过全自动元素分析仪(vario EL cube, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany)测定;叶片磷含量(Leaf phosphorus content, LPC)用电感耦合等离子体原子发射光谱仪(Spector Arcos Eop, SPECTRO Analytical Instruments GmbH, Clive, Germany)测定,叶片稳定碳同位素( $\delta^{13}\text{C}$ )用稳定同位素质谱仪(IRMS, Delta V Advantage; Thermo Fisher Scientific, Inc. USA)测定。

在每个样点采集土壤样品,土壤取样深度为 0—20cm。土壤样品自然风干后过筛,砾石和土壤分别称重,计算砾石含量。土壤质地通过 Mastersize 3000 激光粒度仪测定。土壤容重通过环刀法测定。土壤全碳、全氮含量通过全自动元素分析仪测定;土壤全磷用电感耦合等离子体原子发射光谱仪测定;土壤 pH 用 pH 计(pHS-3C<sup>+</sup>酸度计)测定;土壤有机碳(TOC, Total organic carbon)含量去除无机碳后通过碳氮元素分析仪(CN 802 Carbon Nitrogen Analyzer, VELP, Italy)测定,土壤无机碳通过测定碳酸钙获得。

本研究采用了全球<sup>[21]</sup> 1280 个物种和中国<sup>[22]</sup> 753 个物种的叶片氮、磷含量,以及青藏高原<sup>[23]</sup> 74 个物种的叶片氮含量数据与柴达木盆地植物功能性状进行比较分析。本研究中采用的气象数据来自中国区域高时空分辨率地面气象要素驱动数据集<sup>[24]</sup>。

#### 1.4 数据分析

对所有植物功能性状数据进行 log10 转换使数据符合正态分布。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)对不同区域和不同生活型植物性状的差异性进行分析,通过最小显著差异法(LSD)方法进行多重比较。采用冗余分析(RDA, Redundancy analysis)对植物功能性状与环境因子的关系进行分析,与其他植被类型研究结果的比较采用独立样本 t 检验。数据分析和作图在 R 4.0.3 中完成。

## 2 结果

### 2.1 柴达木盆地植物功能性状基本特征

柴达木盆地荒漠植物功能性状的变化特征如图 2 所示。柴达木盆地植物 LCC、LNC、LPC、叶片 C:N、叶片 N:P、叶片  $\delta^{13}\text{C}$ 、LDMC 和 Height 的变化范围分别为 272.07—466.00mg/g、12.40—44.50mg/g、0.51—2.07mg/g、8.62—29.74、11.37—39.29、-27.38‰—-14.80‰、100—480mg/g、3.00—264.22cm。柴达木盆地植物 LNC 高于中国和全球植物的 LNC,低于青藏高原植物的 LNC;LPC 低于全球和中国的 LPC;植物叶片 N:P 高于全球和中国的叶片 N:P,但均不存在显著差异。

方差分析结果表明,LNC、LPC、叶片 N:P 和 LDMC 在不同生活型间差异不显著,LCC、叶片 C:N、叶片  $\delta^{13}\text{C}$  和植株高度在不同生活型间存在显著差异(图 2)。灌木 LCC(426.77mg/g)显著高于小乔木(356.62mg/g)和半灌木小半灌木(343.86mg/g),叶片 C:N 也呈现出同样的结果。小乔木和灌木生活型植物的叶片  $\delta^{13}\text{C}$  显著高于半灌木小半灌木(-25.25‰)与多汁盐柴类灌木(-25.90‰)。四种植物生活型中,半灌木小半灌木生活型的植株高度最低(23.20cm),其他三类差别不大。

### 2.2 环境因子对植物功能性状的影响

RDA 分析结果如图 3 所示,第 I 轴和第 II 轴的解釋率分别为 44.72% 和 35.54%,两轴的解釋率相加达到 80.26%。第 I 轴主要体现了年均温、年均降水量、砂粒含量和土壤 pH 值对植物功能性状的影响,第 II 轴主要体现了土壤砾石含量、土壤容重、土壤有机碳、土壤无机碳和土壤全氮含量对植物功能性状的影响。沿第 I 轴年均温与 LCC、LDMC、叶片  $\delta^{13}\text{C}$  和植株高度的夹角小于 90°,而年均降水量与这些性状的夹角大于 90°,表明柴达木盆地植株高度、LDMC、LCC 和叶片  $\delta^{13}\text{C}$  随着年均温的增加而增加,随年均降雨量的增加则减小。沿第 II 轴影响较大的土壤砾石含量和无机碳含量与叶片 N:P 正相关,与 LNC 和 LPC 呈负相关关系。沿第 I 轴可以区分出半灌木小半灌木、小乔木和灌木 3 种生活型,排序图表明半灌木小半灌木生长于降水量相对较高的

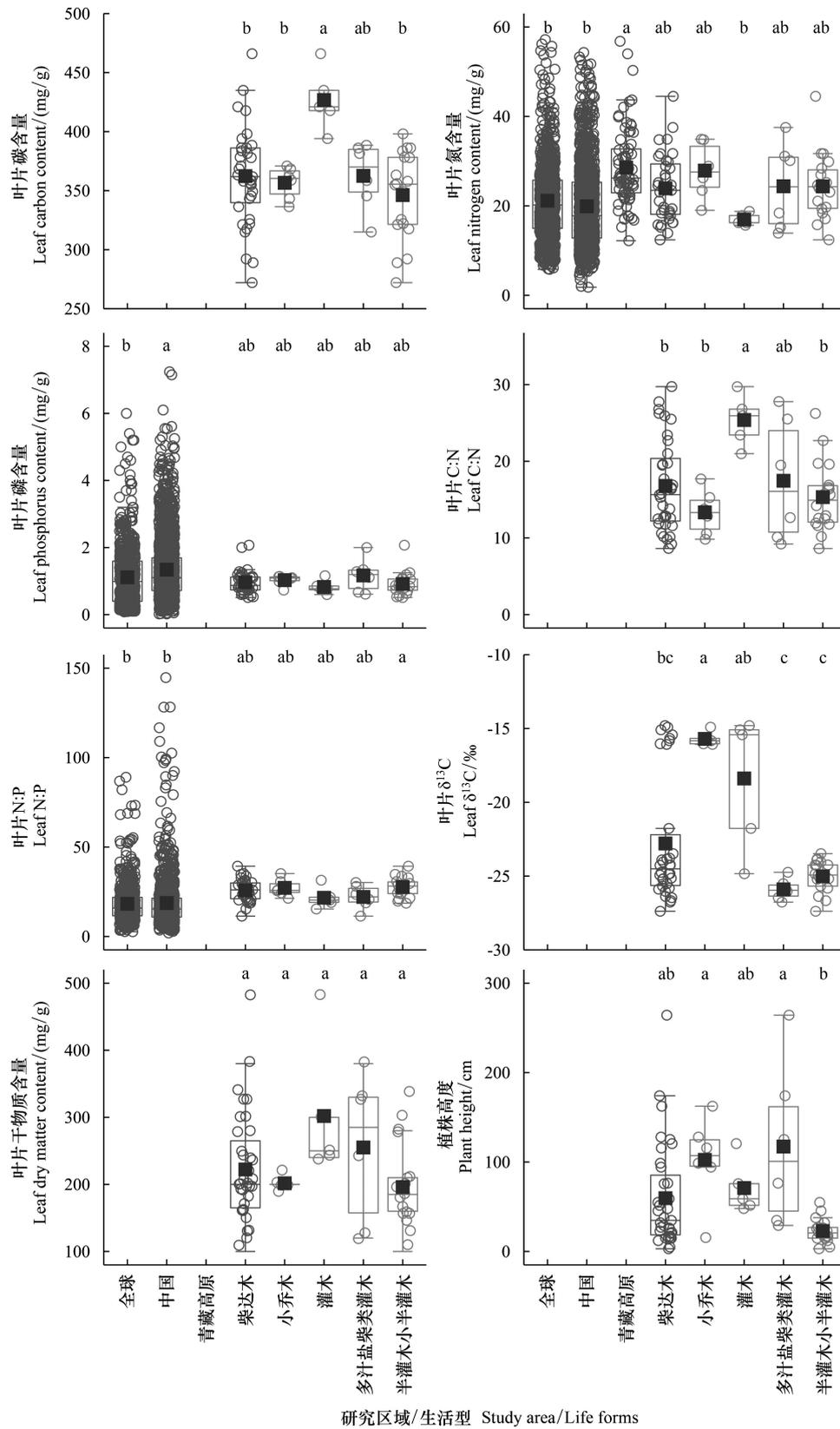


图2 柴达木盆地荒漠植物功能性状基本特征

Fig.2 Characteristics of functional traits of desert plants in Qaidam Basin

不同小写字母表示同一植物功能性状在不同研究区域生活型之间存在显著差异 ( $P < 0.05$ ), ns 表示无差异

地方,随着温度的增加和降水量的减少,植物生活型逐渐向小乔木、灌木等更加耐干旱的植物生活型转变。

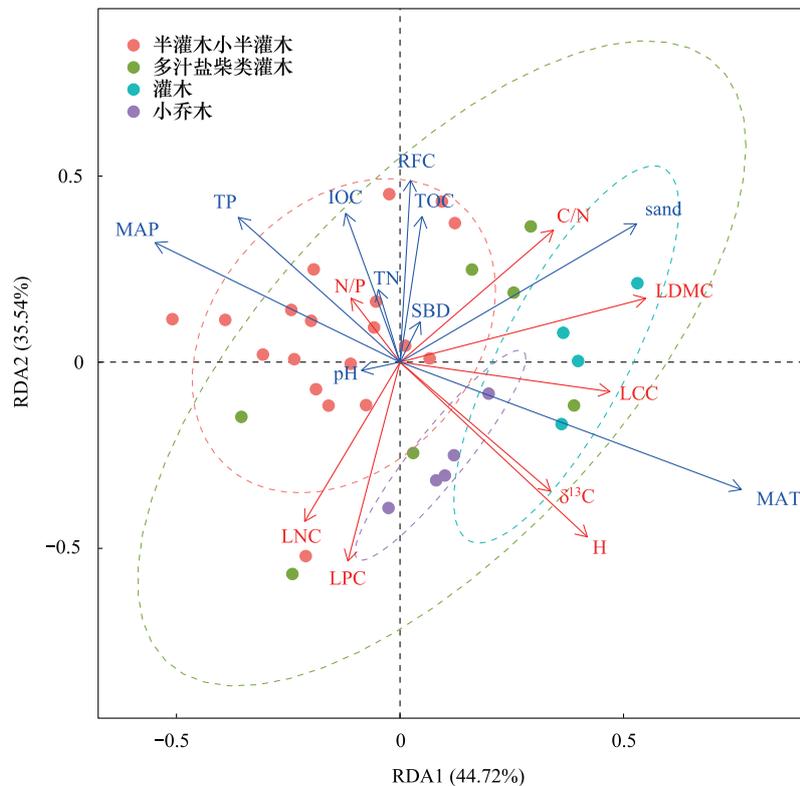


图3 柴达木荒漠植物功能性状与环境因子的 RDA 分析

Fig.3 RDA of plant functional traits and environmental factors in Qaidam Basin

MAT: 年均温; MAP: 年均降水量; RFC: 砾石含量; SBD: 土壤容重; sand: 砂粒含量; TOC: 有机碳; IOC: 无机碳; TN: 土壤总氮; TP: 土壤总磷; pH: 土壤 pH 值; LDMC: 叶片干物质含量; H: 植株高度; LCC: 叶片碳含量; LNC: 叶片氮含量; LPC: 叶片磷含量;  $\delta^{13}\text{C}$ : 叶片稳定碳同位素; C/N: 叶片碳/氮; N/P: 叶片氮/磷

### 3 讨论

#### 3.1 柴达木盆地荒漠植物功能性状的基本特征

柴达木盆地灌木的 LNC 和 LPC 小于小乔木, 而 LCC 大于小乔木, 这与浙江天童的研究结果一致<sup>[25]</sup>, 但 LNC 和 LPC 的差异不显著, 仅 LCC 差异显著, 此外, LNC 和 LPC 在所有生活型间的差异也不显著, 特别是磷的含量和变化范围都较小。一方面, 柴达木盆地气候土壤条件较一致, 土壤中氮磷元素含量的范围变化并不大, 尽管降水量最小值与最大值相差较多, 但总体上仍属于干旱区, 植物也以适应干旱生境的旱生、超旱生植物为主<sup>[26-27]</sup>; 另一方面氮元素和磷元素在植物叶片中的含量较稳定<sup>[28]</sup>, 因此不同的植物生活型之间 LNC 和 LPC 没有明显的差异。叶片  $\delta^{13}\text{C}$  通常用来表征植物的水分利用效率<sup>[29]</sup>, 本研究中小乔木和灌木的叶片  $\delta^{13}\text{C}$  显著大于多汁盐柴类灌木和半灌木小半灌木, 原因是小乔木中的梭梭和灌木中的沙拐枣为  $\text{C}_4$  植物, 通常  $\text{C}_4$  植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  高于  $\text{C}_3$  植物并且具有较高的水分利用效率<sup>[29-30]</sup>, 更加适应干旱的生境<sup>[31]</sup>。四种生活型中, 半灌木小半灌木的植株高度最低, 其他三类没有显著差别, 这主要是由植物自身的遗传特性决定。总体来看, 尽管个别性状在不同生活型之间存在差异, 但植物性状的差异并不大, 这可能也是环境对植物进行长期自然选择的结果, 植物在这一过程中逐渐形成了稳定可遗传的适应干旱生境的功能性状<sup>[11, 32]</sup>。

柴达木盆地荒漠植物 LNC、LPC 和叶片 N:P 与全球和中国相比不存在显著差异, 研究表明叶片中的氮、磷元素变异较小, 对于非生物环境的变化不敏感, 叶片氮磷浓度相对稳定, 即叶片养分浓度稳定假说<sup>[28, 33]</sup>。

与中国其他植被类型相比柴达木盆地荒漠植物功能性状存在显著差异, LDMC 显著低于中国东部森林<sup>[34]</sup>; LCC 显著低于中国东部森林<sup>[35]</sup>、中国灌木<sup>[36]</sup>和中国草地<sup>[37]</sup>。与中国草地植物 LNC 相比<sup>[37]</sup>, 柴达木盆地荒漠植物的 LNC 显著较低, 但显著高于中国东部森林<sup>[35]</sup>; LPC 显著低于中国东部森林<sup>[35]</sup>和中国草地<sup>[38]</sup>, 叶片 N:P 显著高于中国东部森林<sup>[35]</sup>(表 2)。

表 2 柴达木盆地荒漠植物功能性状与其他植被类型的比较

Table 2 Comparison of functional traits between desert plants and other vegetation types

	叶片干物质含量 Leaf dry matter content/ (mg/g)	叶片碳含量 Leaf carbon content/ (mg/g)	叶片氮含量 Leaf nitrogen content/ (mg/g)	叶片磷含量 Leaf phosphorus content/ (mg/g)	叶片 N:P Leaf N:P	参考文献 References
柴达木 Qaidam	222.29±82.36 (n=35)	362.29±41.17 (n=35)	23.91±7.59 (n=35)	0.97±0.35 (n=35)	25.75±6.09 (n=35)	
中国东部森林 Forests of eastern China	316.73±3.81 ** (n=847)	480.1±53.2 ** (n=102)	18.3±5.0 ** (n=102)	2.0±1.2 ** (n=102)	11.5±5.1 ** (n=102)	[34—35]
中国灌木 Shrubs in China		449.1±38.7 ** (n=2564)				[36]
中国草地 Grassland in China		438±30.2 ** (n=213)	27.6±8.6 ** (n=213)	1.9±0.84 ** (n=525)		[37—38]

\*\* P<0.01

LDMC 能够反映植物的资源获取能力和叶片的组织构建, 高 LDMC 的叶片通常相对坚硬, 更能抵御物理伤害, 而肉质植物的 LDMC 含量一般较低<sup>[20, 39]</sup>, 这可能也是本研究中植物 LDMC 显著低于中国东部森林的原因。尽管普遍认为 LCC 在不同生活型中为乔木>灌木>草本, 但柴达木盆地荒漠植物的 LCC 显著小于其他植被类型, 在阿拉善荒漠植物的研究中 LCC 也相对较低<sup>[10]</sup>。干旱条件下, 植物会通过减少地上生物量的分配、叶片退化等形式减少水分的蒸发, 并把更多光合作用的产物投资到地下部分和用于抵御外界恶劣环境的器官或组织上。另外荒漠植物 LCC 含量较低, 也可能是因为植物灰分所占比例较大<sup>[40-41]</sup>。柴达木盆地土壤含盐量较高导致植物体内积累较多的矿物质, 从而导致灰分含量较高, LCC 较低。N:P 用来指示植物受氮限制还是磷限制<sup>[42]</sup>, 本研究中 4 种生活型植物叶片的 N:P 均大于 16, 表明柴达木盆地的荒漠植物主要受 P 的限制, 这与新疆 67 种荒漠植物的研究结果一致<sup>[12]</sup>。李玉霖等的研究也表明干旱区荒漠生态系统的植物具有较低的叶片 P 含量和较高的叶片 N/P<sup>[14]</sup>。LNC 显著高于中国东部森林, 但显著低于中国草地, 豆科植物在草地植物中所占比例较大, 豆科植物的根系与土壤中的根瘤菌共同作用可以将大气中的 N<sub>2</sub> 转化为自身可利用的氮元素, 这可能是草地植物总体 LNC 较高的原因。然而, 柴达木盆地土壤中氮含量较低, LNC 却仅次于草地植物, 温度-植物生理假说认为植物较高的叶氮含量可以维持低温下正常的生理过程<sup>[21]</sup>, 柴达木盆地属于高寒荒漠类型, 年均温仅 3.7℃ 左右, 这可能是植物为了适应高寒干旱的气候条件所采取的生存策略。LPC 主要来源于土壤, 而土壤磷主要来源于岩石风化<sup>[43]</sup>, 荒漠地区降水稀少、气候干旱不利于岩石的风化, 由此造成的土壤磷含量较低, 从来源上减少了植物可获取的磷元素。此外有研究发现石灰性土壤中的碳酸钙存在固磷作用, 而柴达木盆地土壤碳酸钙含量较高, 这阻碍了植物对磷的吸收<sup>[44-45]</sup>。有研究表明当土壤 pH 值在 6.5—7.5 之间时土壤中磷的有效性最高<sup>[46]</sup>, 而柴达木盆地土壤 pH 均大于 7.5, 这也可能降低了土壤中磷的可利用性。以上因素可能共同导致了柴达木盆地植物叶片较低的磷含量, 并且可能存在磷限制。

### 3.2 环境因子对植物功能性状的影响及其生存策略

本研究结果表明影响柴达木盆地荒漠植物功能性状的环境因子主要是 MAT、土壤砂粒含量和土壤砾石含量, 代表了气候的干旱程度、土壤的保水能力和养分状况(图 3)。温度和降水是决定区域气候类型的重要条件, 而土壤砾石含量和土壤质地决定了土壤的水分和养分条件。随着温度的升高, LDMC、LCC 和植株高度增加, 同时更加适应干旱条件的 C<sub>4</sub> 植物增多<sup>[47]</sup>, 引起了叶片 δ<sup>13</sup>C 值的升高。Niinemets Ü 发现比叶重随降水的减少和太阳辐射的增加而增加<sup>[48]</sup>, 这意味着 LDMC 与气候的干旱程度可能也存在一定的正相关关系。在干

旱的环境中,植物 LDMC 较高而 LNC 低,这可以维持植物在严酷环境下的光合作用,减少水分损失<sup>[49]</sup>。一般认为缓慢投资-收益型物种叶片寿命长、比叶重大,光合能力弱、叶片氮磷含量低;相反的,快速投资-收益的物种叶片氮含量高、光合速率和呼吸速率大,但叶寿命短、比叶重小<sup>[50-51]</sup>。高 LDMC、LCC 和植株高度可能是荒漠植物在资源获取时采取的慢速投资-收益策略,通过 RDA 分析我们可以得出灌木和小乔木采取的策略为缓慢投资-收益型,其大部分光合产物用于构建自身组织结构,具有较高的 LDMC 和 LCC。这类植物生长缓慢,但它们的性状组合有利于储存养分,以适应资源限制和不利环境,采取的生态策略通常为保守型<sup>[52]</sup>。尽管在图 3 中半灌木小半灌木生活型与灌木和小乔木在第一轴上处于相反的位置,但我们并不能认为半灌木小半灌木生活型就是快速投资-收益型植物,因为相对于灌木和小乔木来说,半灌木小半灌木可能会更快速的利用和获取资源,但其仍然属于荒漠植物类型,与其他植被类型如草地、森林相比可能依旧是慢速投资-收益型植物。此外,半灌木小半灌木生活型在图 3 中的分布也较为分散,之后可能还需增加样本量进行进一步的研究和分析。

生态位能够反映植物在生态系统中的时间、空间位置,同时代表了物种的功能地位,环境的影响使不同的物种占据不同的功能位置,生态位出现重叠和分化<sup>[53]</sup>。Ordoñez 等<sup>[54]</sup>认为气候对植物生长形态的影响要大于对叶片性状的影响,即气候条件更多地决定了植物的生活型,这也是为什么沿着 RDA 的第一轴出现生态位分化(图 3)。沿第一轴水热条件梯度可以很好的区分半灌木小半灌木、灌木和小乔木三种生活型,而本次调查中多汁盐柴类灌木仅有多枝柽柳和小果白刺两种,因其主要分布于绿洲和水盐条件较好的盐碱地或沙地,属于隐域型植被,因此没有很明显的与其他生活型区分开。此外,柴达木盆地不同地貌部位也会导致土壤水分条件存在差异,在冲洪积扇的中上部,地下水埋深较深,主要群落类型以旱生灌木、半灌木荒漠为主,而在冲洪积扇的前缘,由于地下水埋深较浅,土壤含盐量增加,多分布多汁盐柴类灌木,如多枝柽柳和小果白刺<sup>[4]</sup>。通过环境筛选,荒漠区不同地貌部位会分布不同植物群系,从而造成植物功能性状的差异。

#### 4 结论

通过分析柴达木盆地荒漠植物功能性状的特征及其对环境因子的响应,表明影响柴达木盆地荒漠植物功能性状的主要环境因子为温度,其次是土壤砂粒含量和砾石含量,土壤碳、氮、磷含量与植物叶片碳、氮、磷含量关系不明显。柴达木盆地荒漠植物通过采取慢速投资-收益的资源获取策略,以适应资源限制和抵御恶劣的生存环境。不同生活型的荒漠植物存在较明显的生态位分化,以此来适应不同程度的干旱环境,这是环境选择和植物进化共同作用的结果。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Diaz S, Cabido M, Casanoves F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 1998, 9(1): 113-122.
- [ 2 ] Violle C, Navas M L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [ 3 ] 孙儒泳,李博,诸葛阳,尚玉昌.普通生态学.北京:高等教育出版社,1993.
- [ 4 ] 吴征镒.中国植被.北京:科学出版社,1980:583-1011.
- [ 5 ] 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.
- [ 6 ] 王晶苑,王绍强,李纫兰,闫俊华,沙丽清,韩士杰.中国四种森林类型主要优势植物的 C:N:P 化学计量学特征. *植物生态学报*, 2011, 35(6): 587-595.
- [ 7 ] 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.
- [ 8 ] 赵广帅,刘珉,石培礼,宗宁,张鑫,张宪洲.羌塘高原降水梯度植物叶片、根系性状变异和生态适应对策. *生态学报*, 2020, 40(1): 295-309.
- [ 9 ] 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.

- [10] 张珂, 何明珠, 李新荣, 谭会娟, 高艳红, 李刚, 韩国君, 吴杨杨. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征. 生态学报, 2014, 34(22): 6538-6547.
- [11] 尧婷婷, 孟婷婷, 倪健, 阎顺, 冯晓华, 王国宏. 新疆准噶尔荒漠植物叶片功能性状的进化和环境驱动机制初探. 生物多样性, 2010, 18(2): 188-197.
- [12] 何茂松, 罗艳, 彭庆文, 杨思琪, 李凯辉, 韩文轩. 新疆 67 种荒漠植物叶碳氮磷计量特征及其与气候的关系. 应用生态学报, 2019, 30(7): 2171-2180.
- [13] 张雪妮, 李岩, 何学敏, 杨晓东, 吕光辉. 荒漠植物功能性状及其多样性对土壤水盐变化的响应. 生态学报, 2019, 39(5): 1541-1550.
- [14] 李玉霖, 毛伟, 赵学勇, 张铜会. 北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究. 环境科学, 2010, 31(8): 1716-1725.
- [15] 孙世洲. 青海省柴达木盆地及其周围山地植被. 植物生态学与地植物学学报, 1989, 13(3): 236-249.
- [16] 潘晓玲, 张宏达. 柴达木盆地植物区系分析及其形成的探讨. 新疆大学学报: 自然科学版, 1995, 12(1): 81-86.
- [17] 牛慧慧, 陈辉, 付阳, 杨祎, 张斯琦, 张博雄. 柴达木盆地东部荒漠植物生态位特征. 生态学报, 2019, 39(8): 2862-2871.
- [18] 徐浩杰, 杨太保. 柴达木盆地植被生长时空变化特征及其对气候要素的响应. 自然资源学报, 2014, 29(3): 398-409.
- [19] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 2004.
- [20] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, De Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, Ter Steege H, Van Der Heijden M G A, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61(3): 167-234.
- [21] 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 Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [22] 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.
- [23] He J S, Wang Z H, Wang X P, Schmid B, Zuo W Y, Zhou M, Zheng C Y, Wang M F, Fang J Y. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, 2006, 170(4): 835-848.
- [24] 阳坤, 何杰. 中国区域高时空分辨率地面气象要素驱动数据集(1979—2015). 国家青藏高原科学数据中心, 2016.
- [25] 黄建军, 王希华. 浙江天童 32 种常绿阔叶树叶片的营养及结构特征. 华东师范大学学报: 自然科学版, 2003(1): 92-97.
- [26] 吴玉虎, 史惠兰. 柴达木盆地及其毗邻山地植物区系研究. 西北植物学报, 2018, 38(8): 1542-1552.
- [27] 尤勇刚, 杨庆华, 王攀, 杨占武, 毕志伟, 杨振京, 邓磊. 柴达木盆地植被调查与研究. 干旱区资源与环境, 2019, 33(2): 183-188.
- [28] Han W X, Fang J Y, Reich P B, Ian Woodward F, Wang Z H. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. *Ecology Letters*, 2011, 14(8): 788-796.
- [29] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1989, 40: 503-537.
- [30] Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1982, 9(2): 121-137.
- [31] 龚春梅, 宁蓬勃, 王根轩, 梁宗锁. C<sub>3</sub>和 C<sub>4</sub>植物光合途径的适应性变化和进化. 植物生态学报, 2009, 33(1): 206-221.
- [32] 罗艳, 贡璐, 朱美玲, 安申群. 塔里木河上游荒漠区 4 种灌木植物叶片与土壤生态化学计量特征. 生态学报, 2017, 37(24): 8326-8335.
- [33] Tang Z Y, Xu W T, Zhou G Y, Bai Y F, Li J X, Tang X L, Chen D M, Liu Q, Ma W H, Xiong G M, He H L, He N P, Guo Y P, Guo Q, Zhu J L, Han W X, Hu H F, Fang J Y, Xie Z Q. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4033-4038.
- [34] 王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 王秋风, 赵宁, 徐志伟. 中国森林叶片功能属性的纬度格局及其影响因素. 地理学报, 2015, 70(11): 1735-1746.
- [35] 任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 方华军, 孙晓敏. 中国东部南北样带森林生态系统 102 个优势种叶片碳氮磷化学计量学统计特征. 应用生态学报, 2012, 23(3): 581-586.
- [36] Zhao H, Xu L, Wang Q F, Tian J, Tang X L, Tang Z Y, Xie Z Q, He N P, Yu G R. Spatial patterns and environmental factors influencing leaf carbon content in the forests and shrublands of China. *Journal of Geographical Sciences*, 2018, 28(6): 791-801.
- [37] 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.
- [38] He J S, Wang L, Flynn D F B, Wang X P, Ma W H, Fang J Y. Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 2008, 155(2): 301-310.

- [39] 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.
- [40] 高凯, 谢中兵, 徐苏铁, 韩国栋. 内蒙古锡林河流域羊草草原 15 种植物热值特征. *生态学报*, 2012, 32(2): 588-594.
- [41] 高凯, 韩国栋, 于永奇, 张丽娟. 浑善达克沙地 14 种植物热值特征. *生态学杂志*, 2015, 34(2): 341-346.
- [42] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [43] Aerts R, Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a Re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 1999, 30: 1-67.
- [44] 李祖荫, 吕家珑. 碳酸钙与物理粘粒固磷特性的研究. *土壤*, 1995, 27(6): 304-310.
- [45] 李天安, 王玉, 刘芳, 樊小林, 高睿. 不同剖面层次土壤磷素运移研究. *土壤与环境*, 2002, 11(3): 290-293.
- [46] 刘建玲, 张风华. 土壤磷素化学行为及影响因素研究进展. *河北农业大学学报*, 2000, 23(3): 36-45.
- [47] Pyankov V I, Gunin P D, Tsoog S, Black C C. C<sub>4</sub> plants in the vegetation of Mongolia: their natural occurrence and geographical distribution in relation to climate. *Oecologia*, 2000, 123(1): 15-31.
- [48] 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.
- [49] Simpson A H, Richardson S J, Laughlin D C. Soil-climate interactions explain variation in foliar, stem, root and reproductive traits across temperate forests. *Global Ecology and Biogeography*, 2016, 25(8): 964-978.
- [50] 陈莹婷, 许振柱. 植物叶经济谱的研究进展. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 1135-1153.
- [51] Díaz S, Hodgson J G, Thompson K, Cabido M, Cornelissen J H C, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime J P, Zarrinkamar F, Asri Y, Band S R, Basconcelo S, Castro-Díez P, Funes G, Hamzehee B, Khoshnevi M, Pérez-Harguindeguy N, Pérez-Rontomé M C, Shirvany F A, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, De Torres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martínez M, Romo-Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak M R. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 2004, 15(3): 295-304.
- [52] 曹嘉瑜, 刘建峰, 袁泉, 徐德宇, 樊海东, 陈海燕, 谭斌, 刘立斌, 叶铨, 倪健. 森林与灌丛的灌木性状揭示不同的生活策略. *植物生态学报*, 2020, 44(7): 715-729.
- [53] 李博. *生态学*. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [54] Ordoñez J C, Van Bodegom P M, Witte J P M, Wright I J, Reich P B, Aerts R. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(2): 137-149.