

DOI: 10.5846/stxb202107272029

李蕊希, 吴雪, 贡璐. 塔里木河上游典型荒漠植物叶片性状及其与土壤因子的关系. 生态学报, 2022, 42(13): 5360-5370.

Li R X, Wu X, Gong L. Leaf characteristics of typical desert plants in the upper reaches of Tarim River and their relationship with soil factors. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(13): 5360-5370.

塔里木河上游典型荒漠植物叶片性状及其与土壤因子的关系

李蕊希^{1,2,3}, 吴雪^{1,2,3,*}, 贡璐^{1,2,3}

1 新疆大学生态与环境学院, 乌鲁木齐 830017

2 绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830017

3 新疆精河温带荒漠生态系统教育部野外科学观测研究站, 精河 833300

摘要: 为了了解塔里木河上游地区荒漠植物叶片的功能性状及其对不同生境的生态适应性, 以花花柴 (*Karelinia caspica*) 和骆驼刺 (*Alhagi sparsifolia*) 两种典型荒漠植物为研究对象, 分析沙地和盐碱地等不同生境下两种荒漠植物叶片的结构性状和化学性状, 并结合冗余分析探讨了其与土壤因子的关系。结果表明: (1) 研究区花花柴、骆驼刺两种荒漠植物的叶厚度 (LT)、叶面积 (LA)、比叶面积 (SLA) 及叶组织密度 (LTD) 等结构性状在不同物种之间存在显著差异 ($P < 0.05$), 而叶片有机碳 (LOC)、氮 (LN)、磷 (LP) 含量等化学性状在不同生境之间存在显著差异 ($P < 0.05$), 其平均值分别为 417.67g/kg、15.14g/kg 及 1.12g/kg, 低于全球植物叶片平均水平。(2) 在沙地和盐碱地等不同生境下两种荒漠植物叶片 LA、SLA 及 LTD 等均呈极显著负相关 ($P < 0.01$), LA 和 N/P 是两种生境下植物叶片性状中综合排名前三的共同指标因子。(3) 冗余分析结果表明, 土壤因子中的土壤含水量 (SWC)、土壤有机碳 (SOC) 和土壤氮 (SN) 对荒漠植物叶片性状变异起到了较好的解释。本研究表明不同荒漠植物在长期进化过程中形成了相对稳定的叶片结构性状特征, 而叶片化学性状对生境土壤因子的变化则较为敏感。

关键词: 塔里木河上游; 荒漠植物; 叶片结构性状; 叶片化学性状; 土壤因子

Leaf characteristics of typical desert plants in the upper reaches of Tarim River and their relationship with soil factors

LI Ruixi^{1, 2, 3}, WU Xue^{1, 2, 3, *}, GONG Lu^{1, 2, 3}

1 College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830017, China

2 Key Laboratory of Oasis Ecology of Education Ministry, Urumqi 830017, China

3 Xinjiang Jinghe Observation and Research Station of Temperate Desert Ecosystem, Ministry of Education, Jinghe 833300, China

Abstract: In the context of global climate change, plant functional traits changes are the hot research area in the ecology field concerning by a lot of researchers. As the most direct organ in contact with the external environment, plant leaf exhibits a greater plasticity and sensitivity, which can be represented by diverse responses in plant leaf functional traits to environmental changes. The upper reaches of Tarim River was a typical arid region, distributing many desert plants, which playing important roles in maintaining local ecological security, sandy land and saline alkali land are the most common habitats for these desert plants growing. In order to understand the functional traits of desert plant leaves and their ecological adaptability to different habitats in the upper reaches of Tarim River, two typical desert plants, *Karelinia caspica* and *Alhagi sparsifolia*, were chosen in this study. Their leaf structural and chemical traits in different habitats (including sandy land

基金项目: 新疆维吾尔自治区自然科学基金 (2020D01C053); 国家自然科学基金 (32001145); 新疆维吾尔自治区教育厅“天池博士计划” (TCBS202054)

收稿日期: 2021-07-27; 网络出版日期: 2022-03-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wuxue@xju.edu.cn

and saline alkali land) were analyzed and the relationship between these traits and soil factors were discussed combining with redundancy analysis. The results showed that: (1) there were significant differences in leaf structural traits between two studied species ($P < 0.05$), including leaf thickness (LT), leaf area (LA), specific leaf area (SLA), and leaf tissue density (LTD); while the differences in chemical traits were significant between two different habitats ($P < 0.05$), including the leaf organic carbon content (LOC), leaf nitrogen content (LN), and leaf phosphorus content (LP), their average values were 417.67 g/kg, 15.14 g/kg and 1.12 g/kg, respectively, which were lower than the average level of global plant leaves (464g/kg, 18.3 g/kg, 1.80 g/kg, respectively). (2) In sandy land and saline alkali land habitats, the LA of two studied plants both showed extremely significant positive correlations with SLA ($P < 0.01$), while the LA, SLA of two studied plants both showed significant negative correlations with LTD ($P < 0.01$), and LA as well as N/P were the top three common index factors of plant leaf functional traits in different habitats. (3) Redundancy analysis showed that soil factors, including soil water content (SWC), soil organic carbon (SOC), and soil nitrogen (SN) had significant effects on desert plant leaf traits. This study demonstrated that desert plants have developed relatively stable leaf structural traits in the long-term evolution, and leaf chemical traits were more sensitive to the changes in soil factors of their habitats.

Key Words: upper reaches of Tarim River; desert plant; leaf structural character; leaf chemical property; soil factors

叶片作为植物与外界环境接触最为直接的器官,对外界环境变化具有较大的可塑性和敏感性^[1]。叶片性状是植物适应环境所体现出的叶片水平上的特征参数,对环境变化能够产生积极的响应,并对其具有重要的指示意义^[2]。在干旱或高辐射的影响下,植物可通过改变叶片长度、叶片宽度以及叶面积等结构性状以减小叶片边界层阻力从而实现散热的目的。植物依靠根系从土壤中吸收生长发育所需的养分,并利用叶片进行光合作用来同化和累积有机物,通过不断调节碳、氮、磷等物质元素在体内的代谢与循环维持相对稳定的内环境,从而应对环境的复杂变化。土壤水分和土壤养分是限制和调控植物生存和分布的重要土壤因子,土壤水分的缺失对植物施加了生理约束,从而影响植物个体的生长发育状况^[3-6]和植物群落的内部环境变化;土壤碳、氮、磷含量可以影响植物群落结构和生产力,反之植物通过凋落物的输入来影响土壤养分变化^[7]。国内外学者通过大量的研究发现,植物在土壤因子影响下最常见的叶片变化包括比叶面积减小^[8],叶片厚度增加^[9],叶干物质含量增加,叶氮和叶磷含量维持较高水平^[10-12]等现象。但目前关于极端干旱地区荒漠植物叶片性状研究相比于其他区域较少,且其与不同土壤因子之间的关系还有待进一步探究。

塔里木河上游地区年均降水量小于 50mm,潜在蒸发量高达 2000mm,属于典型的降水稀少、蒸发强烈,生态环境脆弱的极端干旱区。植被组成较为简单,主要以耐盐碱、耐干旱、耐风沙的荒漠植物为主,分布于该区域的荒漠植物在形态结构^[13-14]、生理代谢^[15-16]等方面进化产生一系列独特的响应特征。本研究以塔里木河上游绿洲-荒漠过渡区和荒漠区为研究区,以该区域两个优势种花花柴(*Karelinia caspica*)和骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)为研究对象,分析其叶片结构性状和化学性状的差异性,并建立其与土壤因子的相关关系,以揭示荒漠植物适应性生存策略,并确定影响荒漠植物叶片性状的关键土壤因子及其贡献度,以期为极端干旱区荒漠植被的保护和恢复提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于塔里木河上游地区的绿洲-荒漠过渡区和荒漠区,隶属新疆生产建设兵团农一师 11 团和 12 团境内,地处塔克拉玛干沙漠北缘,天山山脉南麓,海拔约为 1000m。研究区属暖温带大陆性干旱气候,干旱少雨,蒸发强烈,年均气温约为 12.4℃,年均降水量小于 50mm,但年均潜在蒸发量高达 2000mm,表现冬季干冷、夏季干热且昼夜温差大等特点。研究区主要的土壤类型为灌漠土、棕漠土、盐碱土和风沙土,植被类型主要为灌木和草本,植被分布较为稀疏。其中,灌木植物主要有怪柳(*Tamarix ramosissima*)、盐穗木(*Halostachys*

caspica)、盐节木(*Halocnemum strobilace*)和白刺(*Nitraria tangutorum* Bobr)等,草本植物主要有骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、花花柴(*Karelinia caspica*)、芦苇(*Phragmites australis*)、猪毛菜(*Salsola arbuscula*)等。其中,花花柴是多年生草本植物,叶片厚,叶面积小,叶肉质化明显,具有耐高温、耐干旱、耐盐碱等广谱抗性;骆驼刺根系发达,枝上带大量刺,种皮坚硬、致密,具有较好的耐盐碱、抗旱性,可用来抵制草原退化和防风固沙。两种植物均是喜生于高温荒漠地带的典型荒漠植物代表,也是分布于塔克拉玛干沙漠北缘的优势物种。

1.2 样地选择

2020 年 7 月,对塔里木河上游地区全面踏查的基础上(表 1),在绿洲—荒漠过渡区和荒漠区分别选择盐碱地和沙地两种不同生境分别设置 3 个研究样地,在每一个样地内设置 4 个 2m×2m 的样方,以典型荒漠植物花花柴和骆驼刺为研究对象,开展植被调查以及样品采集工作。

表 1 样方基本概况
Table1 Basic overview of quadrat

生境 Habitat	物种 Species	密度 Density/(株/m ²)	株高 Plant height/cm	冠幅 Crown size/cm	生境描述 Habitat description
沙地 Sandy land	花花柴	1.49±0.07	66.06±0.60	89.19±0.97	土壤类型为风沙土,主要分布于塔克拉玛干沙漠边缘;植被以旱生植物为主,植被覆盖度低。土壤呈碱性,0—100cm 土壤含水量约为 2%—9%
	骆驼刺	0.71±0.07	79.48±1.51	88.54±1.92	
盐碱地 Saline alkali land	花花柴	10.51±1.63	29.24±0.14	20.32±0.15	土壤类型为盐渍土,主要分布于农田与荒地的交错带、废弃的农田等;植被以盐生植物为主,植被覆盖度较低。土壤呈碱性,0—100cm 土壤含水量为 17%—23%
	骆驼刺	15.75±2.41	35.52±0.13	20.71±0.11	

1.3 样品采集

在每一样方内,对分布在其中的花花柴和骆驼刺进行植被调查,详细记录其数量及株高、冠幅等结构性状。调查完成后,选择形态结构大小相近、生长状况良好的花花柴和骆驼刺植株作为目标对象,分别从东、西、南、北四个方位采集其成熟、健康的叶片若干,及时装入具有编号的牛皮纸信封中,放入低温冰盒保存,带回实验室。

在每一样方的中心位置,去除表层凋落物后,利用土钻采集 0—20cm 的土壤样品 1 份,去除植物根系、石头等杂物后装入自封袋中。此外,采集部分土壤装入铝盒以备土壤含水量测定,并通过环刀法采集原状土样以备土壤容重测定。

1.4 指标测定与方法

1.4.1 叶片性状指标测定

本研究测定的指标有植物的叶厚度(leaf thickness, LT, cm)、叶面积(leaf area, LA, cm²)、比叶面积(specific leaf area, SLA, cm²/g)、叶组织密度(leaf tissue density, LTD, g/cm³)等结构性状和植物叶有机碳(leaf organic carbon, LOC)、氮(leaf nitrogen, LN)、磷(leaf phosphorus, LP)元素的含量(g/kg)及其元素化学计量比等化学性状。选取完全伸展、无病虫害、成熟且完整的叶片分散平铺在扫描仪(CanoScan LiDE300)上扫描并用 ImageJ 软件分析可得叶面积,使用游标卡尺对选取的叶片进行叶厚度测量。将采集到的叶片放于 105℃ 烘箱中杀青 2 小时,随后在 80℃ 条件下烘干至恒重,烘干后的样品先进行称重得到叶干质量,再用粉碎机粉碎过 0.15mm 筛,装入密封袋保存待测。SLA 和 LTD 通过以下的公式计算得出:

比叶面积(SLA) = $\frac{\text{叶面积}}{\text{叶干质量}}$ (1)

叶组织密度(LTD) = $\frac{\text{叶干质量}}{\text{叶面积} \times \text{叶片厚度}}$ (2)

LOC 含量采用重铬酸钾外加热法测定;LN 含量采用凯氏定氮法测定;LP 含量采用钼锑抗比色法测定,随

后计算得出叶片 C/N、C/P、N/P 的值。

1.4.2 土壤因子测定

本研究测定的土壤因子指标包括容重 (bulk density, BD, g/cm^3)、土壤含水量 (soil water content, SWC, %)、pH 值、电导率 (electrical conductivity, EC, $\mu\text{S}/\text{cm}$) 以及土壤有机碳 (soil organic carbon, SOC)、氮 (soil nitrogen, SN)、磷 (soil phosphorus, SP) 元素含量 (g/kg) 以及土壤有效氮含量 (available nitrogen, AN, mg/kg)、土壤有效磷含量 (available phosphorus, AP, mg/kg) 等。其中 BD 测定采用环刀法, SWC 采用烘干法测定。将采集的表层土壤样品风干、研磨、过筛后, pH 值采用电位计法测定; 电导率采用电导法测定; SOC 含量采用重铬酸钾外加热法测定; SN 含量采用凯氏定氮法测定; SP 含量采用钼锑抗比色法测定; AN 含量采用碱解扩散法测定; AP 含量采用碳酸氢钠浸提法测定。

1.5 数据统计分析

用 Microsoft Excel 2013、Origin 2018、R、SPSS 23 和 CANOCO 4.5 软件对所得数据进行数据处理、统计分析、绘图。用双因素方差分析 (Two-Way ANOVA) 和单因素方差分析 (One-Way ANOVA) 检验不同生境下荒漠植物的叶片性状差异及土壤因子差异。用 Pearson 相关分析荒漠植物叶片性状各指标间的相关性。借助主成分分析法 (Principal Component Analysis, PCA) 通过降维对荒漠植物叶片性状进行排序获取主要指标。其中, 公因子方差均有较大分值表明在因子信息归类过程中信息损失较小; 随后以特征值 >1 为原则, 提取主成分得出特征值和主成分贡献率; 依据初始因子的旋转成分矩阵得到各性状指标综合得分, 其得分大小表明各个性状指标对主成分的贡献情况; 指标因子排名越靠前表明其占据更重要的比重。用冗余排序 (Redundancy Analysis, RDA) 分析荒漠植物的叶片性状与土壤因子之间的关系, 蓝色箭头代表物种, 红色箭头代表环境变量; 箭头连线长度代表变量所占比重, 箭头连线越长表示影响越大; 箭头与排序轴的夹角表示物种与环境变量的相关性的大小, 夹角越小表明相关性越大。

2 结果分析

2.1 不同生境叶片性状特征

双因素方差分析结果表明, 植物叶片 LT、LA、SLA、LTD 等结构性状在花花柴和骆驼刺两个物种之间具有显著差异 ($P < 0.05$) (表 2, 图 1); 花花柴和骆驼刺植物叶片 LOC、LN、LP、C/N、N/P、C/P 等化学性状在沙地和盐碱地等不同生境中均具有显著差异 ($P < 0.05$) (表 3)。其中, 分布在盐碱地的花花柴和骆驼刺的 LOC ($438.60\text{g}/\text{kg}$, $457.50\text{g}/\text{kg}$)、LN ($18.58\text{g}/\text{kg}$, $17.59\text{g}/\text{kg}$)、N/P (21.08 , 19.07) 和 C/P (502.06 , 499.69) 显著高于沙地 ($P < 0.05$), 而分布在沙地的花花柴和骆驼刺的 LP ($1.34\text{g}/\text{kg}$, $1.33\text{g}/\text{kg}$) 和 C/N (29.55 , 35.39) 显著高于盐碱地 ($0.89\text{g}/\text{kg}$, $0.92\text{g}/\text{kg}$ 和 23.76 , 26.50) ($P < 0.05$) (图 2)。

表 2 不同生境下植物叶片结构性状之间的差异性

Table 2 Differences of plant leaf structural traits in different habitats

处理 Treatment	LT		LA		SLA		LTD	
	F	P	F	P	F	P	F	P
生境 Habitat	1.820	0.214	0.399	0.545	1.963	0.199	0.8	0.397
物种 Species	7.281	0.027 *	9.367	0.016 *	26.077	<0.001 ***	28.8	<0.001 ***
生境×物种 Habitat×Species	3.236	0.110	0.459	0.517	0.521	0.491	0.0	1.000

$P < 0.001$ ***, $P < 0.01$ **, $P < 0.05$ *; 生境为沙地; 盐碱地, 物种为花花柴; 骆驼刺; LT: 叶厚度 leaf thickness; LA: 叶面积 leaf area; SLA: 比叶面积 specific leaf area; LTD: 叶组织密度 leaf tissue density

2.2 不同生境叶片性状相关关系

Pearson 相关分析结果表明 (图 3), 在两种生境下植物的 LA 与 SLA 呈极显著正相关性 ($P < 0.01$), 而 LA、SLA 均与 LTD 呈极显著负相关 ($P < 0.01$); LN 与 C/N、LP 与 C/P 呈极显著负相关 ($P < 0.01$)。在沙地中, LOC 与 LN 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), LA、SLA 均与 LOC、LN、N/P 呈正相关 ($P < 0.05$), LTD 与 C/N 呈极显著正相

关($P<0.01$)。在盐碱地中,LN 与 LP 呈显著正相关($P<0.05$),LT、LA、SLA 均与 LOC 呈负相关($P<0.05$),LT 与 C/N、C/P 呈极显著负相关($P<0.01$)。

表 3 不同生境下植物叶片化学性状之间的差异性

Table 3 Differences of plant leaf chemical traits in different habitats						
处理 Treatment	LOC		LN		LP	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
生境 Habitat	74.177	<0.001 ***	24.248	0.001 **	43.059	<0.001 ***
物种 Species	0.388	0.551	1.936	0.202	0.066	0.804
生境×物种 Habitat×Species	4.417	0.069	0.317	0.589	0.042	0.843

处理 Treatment	C/N		N/P		C/P	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
生境 Habitat	8.733	0.018 *	86.786	<0.001 ***	42.097	<0.001 ***
物种 Species	2.996	0.122	2.521	0.151	0.016	0.902
生境×物种 Habitat×Species	0.389	0.550	0.017	0.899	0.003	0.959

$P<0.001$ ***, $P<0.01$ **, $P<0.05$ *;生境为沙地;盐碱地,物种为花花柴;骆驼刺;LOC:叶有机碳含量 leaf organic carbon;LN:叶氮含量 leaf nitrogen;LP:叶磷含量 leaf phosphorus

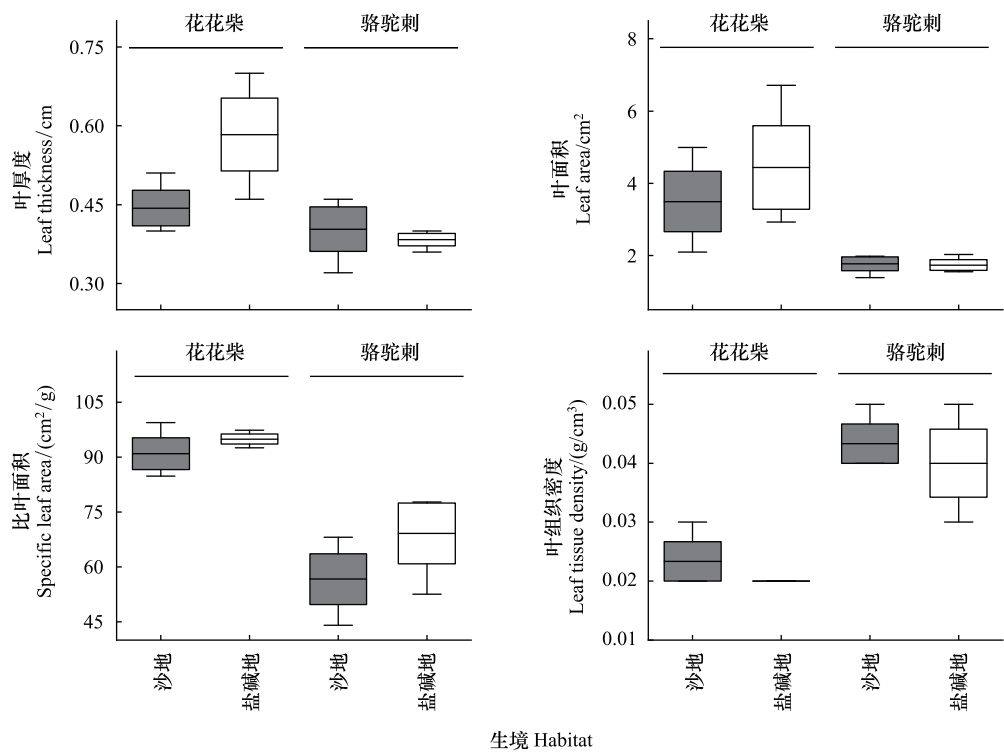


图 1 塔里木河上游不同生境中典型荒漠植物叶片结构性状

Fig.1 Leaf structure traits of typical desert plants in different habitats in the upper reaches of Tarim River

通过主成分分析可以得出(表 4),沙地和盐碱地的具有最小公因子方差的叶片性状指标分别为 LOC 和 LA。沙地的特征值分别为 5.019、2.435 和 1.729,3 个主成分贡献率分别为 50.190%、24.352%和 17.291%,累积贡献率为 74.542%和 91.833%;盐碱地的特征值分别为 4.500,2.982 和 1.783,3 个主成分贡献率分别为 44.999%,29.820%和 17.835%,累积贡献率为 74.819%和 92.654%,说明沙地和盐碱地各自的 3 个主成分因素可以代表荒漠植物叶片性状变化的主要因素。通过对两种生境的综合得分位次进行排名可知,沙地的前三个指标因子为 LA、N/P 和 LN,而盐碱地的前三个指标因子为 N/P、SLA、LA。

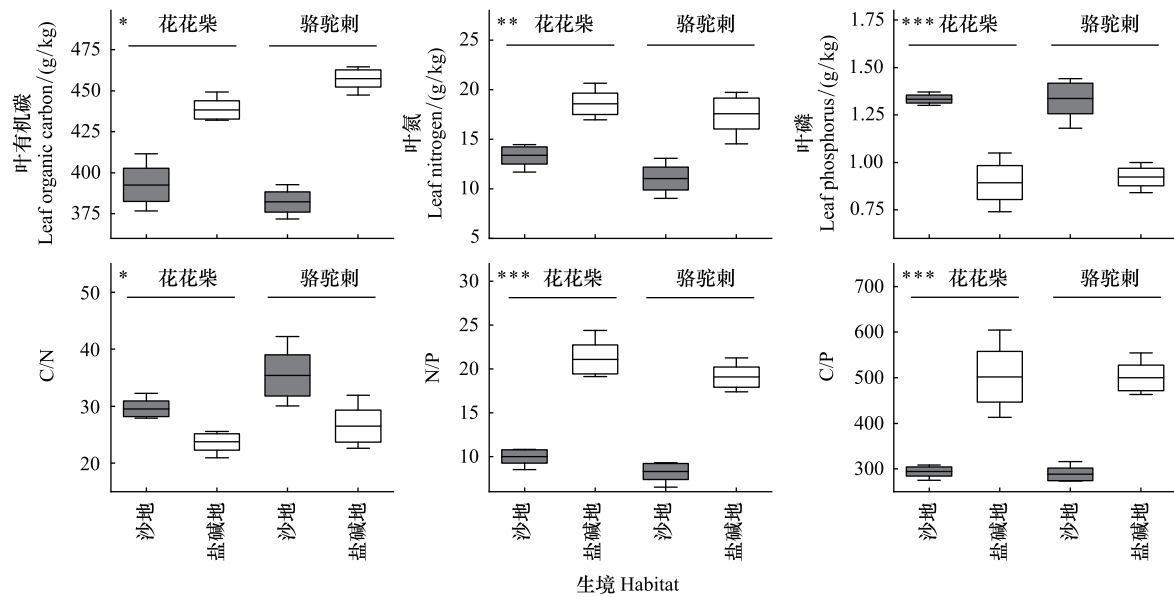


图2 塔里木河上游不同生境中典型荒漠植物叶片化学性状

Fig.2 Leaf chemical traits of typical desert plants in different habitats in the upper reaches of Tarim River

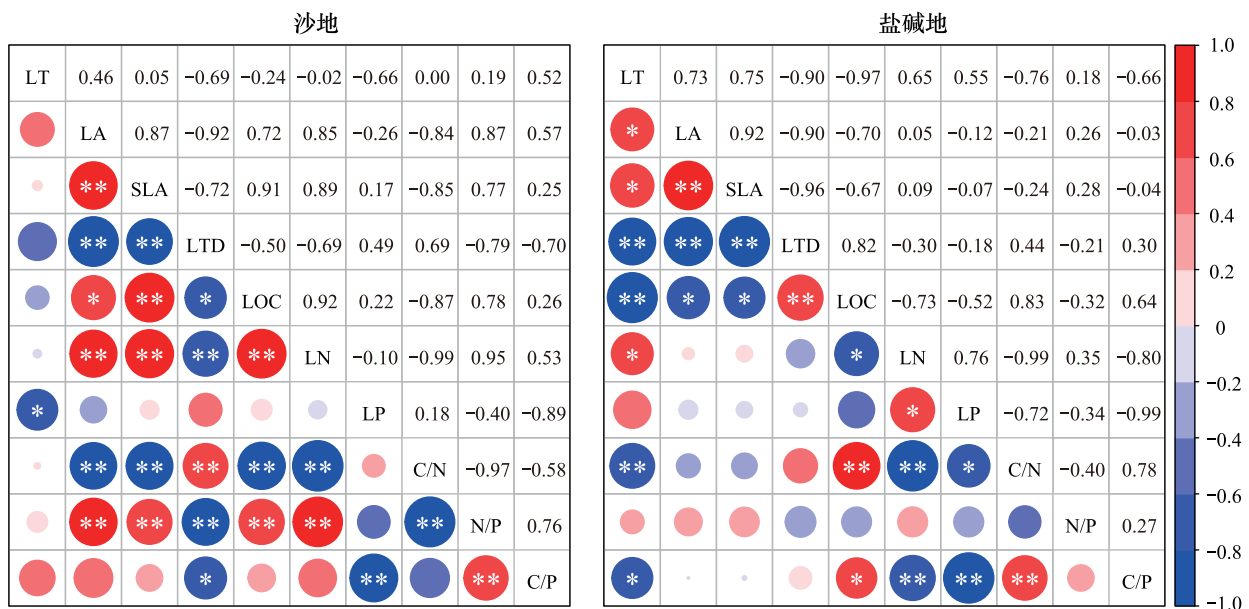
*** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$ 

图3 塔里木河上游不同生境下典型荒漠植物叶片性状相关性系数

Fig.3 Correlation coefficient of leaf traits of typical desert plants in different habitats in the upper reaches of Tarim River

$P < 0.01$ ** , $P < 0.05$ * ; LT: 叶厚度 leaf thickness; LA: 叶面积 leaf area; SLA: 比叶面积 specific leaf area; LTD: 叶组织密度 leaf tissue density; LOC: 叶有机碳含量 leaf organic carbon; LN: 叶氮含量 leaf nitrogen; LP: 叶磷含量 leaf phosphorus

2.3 不同生境土壤因子特征

通过单因素方差分析结果表明(图4),除BD、SN、AN、SP在盐碱地与沙地间无显著差异外,SWC、pH、EC、SOC和AP等土壤因子在不同生境间均存在显著差异($P < 0.05$ 或 $P < 0.01$),其中盐碱地的SWC(22.30%)、pH(8.62)、EC(2396.67 $\mu\text{s}/\text{cm}$)和SOC(4.03g/kg)是高于沙地(0.55%、8.24、1640.67 $\mu\text{s}/\text{cm}$ 和2.18g/kg),沙地的AP(1.91mg/kg)高于盐碱地的AP(0.87mg/kg)。

表 4 初始因子旋转成份矩阵与主成分贡献率

Table 4 Initial factor rotation component matrix and principal component contribution rate

生境 Habitat	指标因子 Index	主成分 1 Principal Component 1	主成分 2 Principal Component 2	主成分 3 Principal Component 3	综合得分 Comprehensive score	综合位次 Comprehensive ranking	公因子方差 Communality
沙地 Sandy land	LT	0.089	0.456	0.880	0.308	6	0.990
	LA	0.831	0.061	0.444	0.509	1	0.892
	SLA	0.832	-0.411	0.185	0.349	5	0.896
	LTD	-0.707	0.278	-0.612	-0.393	9	0.951
	LOC	0.743	-0.334	-0.214	0.255	7	0.710
	LN	0.947	-0.018	-0.294	0.420	3	0.983
	LP	0.012	-0.988	0.000	-0.235	8	0.977
	C/N	-0.868	-0.093	0.353	-0.397	10	0.886
	N/P	0.889	0.363	-0.265	0.489	2	0.991
	C/P	0.370	0.866	-0.150	0.371	4	0.909
	特征值	5.019	2.435	1.729			
	贡献率	50.190%	24.352%	17.291%			
	累计贡献率	50.190%	74.542%	91.833%			
盐碱地 Saline alkali land	LT	0.211	0.065	-0.094	0.098	4	0.967
	LA	0.102	0.241	-0.085	0.103	3	0.749
	SLA	0.112	0.252	-0.079	0.111	2	0.839
	LTD	-0.155	-0.206	0.128	-0.108	9	0.913
	LOC	-0.202	-0.046	-0.048	-0.113	10	0.849
	LN	0.154	-0.177	0.264	0.064	5	0.985
	LP	0.119	-0.245	-0.226	-0.060	7	0.982
	C/N	-0.175	0.131	-0.260	-0.086	8	0.989
	N/P	0.036	0.090	0.532	0.138	1	0.997
	C/P	-0.142	0.221	0.222	-0.042	6	0.995
	特征值	4.500	2.982	1.783			
	贡献率	44.999%	29.820%	17.835%			
	累计贡献率	44.999%	74.819%	92.654%			

2.4 叶片性状与土壤因子的关系

通过对 2 种荒漠植物的叶片性状与不同土壤因子进行 RDA 排序分析后(图 5),结果表明荒漠植物叶片性状特征在第 I 轴、第 II 轴的解释量分别为 56.5%和 6.4%,第 III 轴、第 IV 轴的解释量之和仅为 3.2%,且前两轴累计解释植物叶片性状特征量为 62.9%,对植物叶片性状和土壤因子关系的累计解释量为 95.1%。由此可知,前两轴能够很好地反映植物叶片性状和土壤因子关系,并且主要由第 I 轴决定。结果表明,土壤因子中的 SWC、SOC 和 SN 箭头连线最长,说明 SWC、SOC 和 SN 对荒漠植物叶片性状变异起到了较好的解释。SWC 和 SOC 与 LTD、LP 和 C/N 成负相关关系,与 LA、SLA、LOC、LN、N/P 和 C/P 成正相关关系,其中 SOC 与 N/P 的正相关性最大,SWC 与 LN 的正相关性最大。

3 讨论

3.1 不同生境植物叶片性状的变化规律

在全球气候变化背景下,植物通过改变其性状做出响应,尤其以植物叶片对环境变化的响应最为敏感^[17]。植物 LT 和 LTD 可表征植物自我保护机制和养分分配与保持能力^[18-21],SLA 则与植物对贫瘠和干旱环境的适应性有关^[22]。本研究发现,花花柴和骆驼刺叶片 LT、LA、SLA 和 LTD 在盐碱地和沙地两种不同生境中差异不显著,但在不同物种间具有显著差异。花花柴的 LT、LA 和 SLA 高于骆驼刺,但 LTD 明显低于骆驼

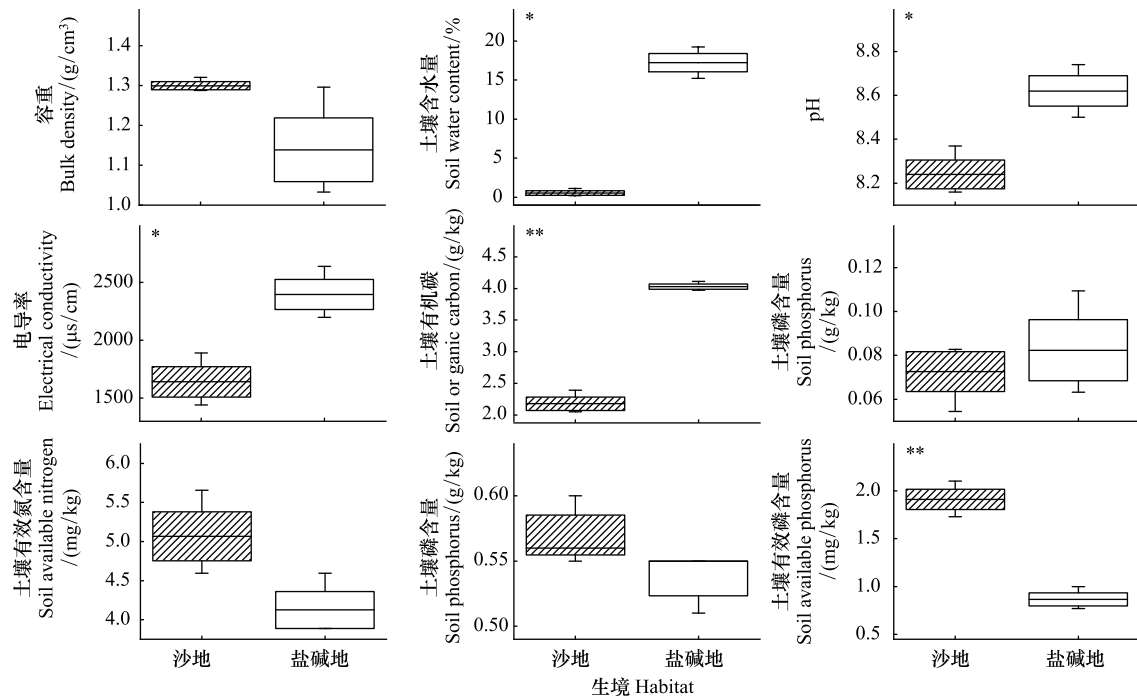


图4 塔里木河上游不同生境土壤因子的差异

Fig.4 Difference of soil factors in different habitats in the upper reaches of Tarim River

刺。这说明骆驼刺为降低自身叶片失水、抵御高温伤害,可能采取通过减少自身 LA、提高 LTD 来减缓植物体生长速率的策略,而花柴则通过增加 LT、LA 和 SLA 来提高自身的生长速率,获取生存空间。

叶片 C、N、P 含量及其比值在一定程度上能反映植物的营养状况、植物对营养物质的吸收能力以及植物所处生境 C 积累动态和 N、P 养分限制格局^[17,23]。在长期自然选择过程中,生长在不同生境中的植物可通过优化自身资源配置以应对环境压力,植物叶片所含化学元素存在差异是表现之一^[24]。研究区两种荒漠植物叶片 C、N、P 含量平均值为 417.67g/kg、15.14g/kg、1.12g/kg,这与孙力等^[25]对塔里木盆地北缘荒漠典型植物、Yang 等^[26]对温带沙漠典型植被、温晨等^[27]对半干旱黄土典型植被的研究结果较为相近,但低于全球平均水平(464g/kg、18.3g/kg、1.80g/kg)^[28]。这可能是由于研究区生态环境较恶劣,植物对养分的吸收和利用速率减慢,因此叶片所能积累的有效养分含量降低,造成植物叶片 C、N、P 含量较低^[29]。此外,本研究中盐碱地植物叶片 C、N 含量高于沙地,但叶片 P 含量低于沙地。这可能是由于盐碱地土壤 SOC 含量较高,因此分布在盐碱地生境的植物吸收积累的 C 较多;但盐碱地和沙地土壤 N 含量差异不大,分布在盐碱地生境植物叶片 N 含量却显著高于沙地,说明生长在盐碱地生境的荒漠植物从土壤中获得 N 的能力相对要优于生长在沙地生境中植物。已有研究表明,当叶片 N/P 大于 16,植物生长

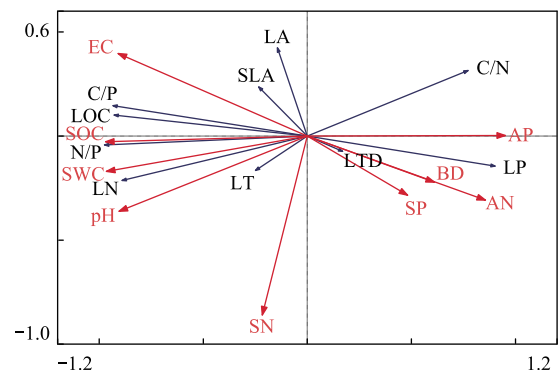


图5 塔里木河上游典型荒漠植物叶片性状与土壤因子的 RDA 排序

Fig.5 RDA sorting of leaf traits and soil factors of typical desert plants in the upper reaches of Tarim River

BD:容重 bulk density;SWC:土壤含水量 soil water content;EC:电导率 electrical conductivity;SOC:土壤有机碳含量 soil organic carbon;SN:土壤氮含量 soil nitrogen;AN:土壤有效氮含量 available nitrogen;SP:土壤磷含量 soil phosphorus;AP:土壤有效磷含量 available phosphorus

对 P 元素添加的响应强烈;当叶片 N/P 小于 14,植物生长对 N 元素添加的响应强烈;叶片 N/P 在 14 和 16 之间被认为则同时受 N、P 两种元素影响^[30]。本研究中,沙地植物叶片 N/P 远小于 14,说明植物生长对 N 元素的响应更为强烈;而盐碱地植物叶片 N/P 大于 16,表明植物生长更容易受到 P 元素限制。研究区叶片 C/N 和 C/P 平均值均高于全球陆地系统植物平均水平(25.4,257.8)^[28]。C/N 和 C/P 可以反映植物的生长速度,一般具有较高的 C/N 和 C/P 的植物具有相对较低的生长速率^[31]。研究区属于极端干旱区,气温高、蒸发强烈,植物为抵御恶劣环境,降低植物生长速率,从而导致叶片 C/N 和 C/P 高于全球陆地系统植物。

3.2 不同生境植物叶片性状相关性及其主成分分析

在自然环境中能长期生存并繁衍的植物,既需要具有适应环境变化的能力,还需要具备获取与生长和繁殖有关资源的能力,如光、水和养分等,这必须通过植物多种性状间的协同与权衡实现^[32]。因此,植物叶片性状间关系密切,并且这种关系可能会随着生境及物种变化发生特异性改变^[33]。当 LA 减少时,SLA 也随之减小,导致 LTD 增大,体现荒漠植物通过 SLA 和 LTD 共同作用以维持体内水分的平衡^[33]。因此,在本研究中不同生境下植物的 LA 与 SLA 呈极显著正相关性($P<0.01$),而 LA、SLA 均与 LTD 呈极显著负相关($P<0.01$)。C 被称为植物有机体内的“骨架”^[34],是构成生物大分子结构的基本元素,且为 N、P 的协同元素,它们之间一般呈正相关关系^[20],这在本研究中也得到了证实,如沙地植物的 LOC 与 LN 呈极显著正相关($P<0.01$),盐碱地植物的 LN 与 LP 呈显著正相关($P<0.05$)。此外,沙地植物的 LA、SLA 与 LOC、LN、N/P 呈正相关($P<0.05$),LTD 与 C/N 呈极显著正相关($P<0.01$);且盐碱地植物的 LT、LA、SLA 与 LOC 呈负相关($P<0.05$),LT 与 C/N、C/P 呈极显著负相关($P<0.01$),这与王敬哲等^[30]对南方红壤侵蚀区不同植被、张剑等^[35]对敦煌阳关湿地芦苇、聂明鹤等^[29]对宁夏荒漠草原不同优势植物的研究结果较为一致,说明植物养分对于植物形态结构构建具有一定的作用。

通过对荒漠植物叶片性状进行主成分分析发现,本研究中,LA 和 N/P 是不同生境下植物性状中综合排名前三的共同指标因子,表明 LA 和 N/P 是塔里木河下游荒漠植物相对最为重要的叶片性状。LA 不仅影响植物接收光资源的程度,还对叶片温度和蒸腾速率起作用进而改变叶片热量和水分平衡^[36];而 N/P 是判断植物营养状况的关键指标,关系到植物个体以及整个植物群落的生产力^[30],因此 LA 和 N/P 是影响荒漠植物群落结构与性质的重要性状。

3.3 叶片性状与土壤因子的关系

土壤是植物水分和化学元素的重要来源,其水分、养分的分布和变化会直接影响植物的生长发育^[37]。根据 RDA 分析,SWC、SOC 和 SN 土壤因子对荒漠植物叶片性状的影响较大。已有大量研究表明在干旱地区,土壤 SWC 是影响荒漠植物正常生长发育的主要限制因素,本研究进一步揭示土壤 SWC 与荒漠植物叶片化学性状关系密切,如土壤 SWC 与叶片 N/P、LOC 和 C/P 等化学性状均呈正相关关系,说明 SWC 的增加能够促进荒漠植物对 N、P 的吸收以及对 C 的同化。这与李玉霖^[38]、孙力^[25]、张晓龙^[4]、马剑英^[39]等人在荒漠生态系统研究中所取得结果相似,其研究结果表明在水分受限的地区,植物可能通过调控对养分的利用对策以适应水分的制约。除土壤水分外,土壤养分状况及变化也在一定程度上制约着植物体内各种生理生化反应。本研究显示荒漠植物的化学性状比结构性状更易受到土壤养分的影响,相关分析揭示研究区植物 LOC、LP 分别与土壤 SOC、AP 呈正相关关系,这与已有研究所得结果基本一致,即植物 C、N、P 含量与土壤 C、N、P 含量之间存在线性相关关系^[29]。此外,植物 N/P 与土壤 SOC 之间也存在显著正相关,说明植物化学元素含量对土壤的响应可以通过生态化学计量比来调节。但是本研究中植物 LN 与土壤 SN 之间无显著相关性,这与俞月凤^[40]、陶冶^[41]等人研究中所取得结果相似。这可能是因为研究区群落特征、土壤特性等对植物化学元素含量产生一定影响^[42],如研究区气候干燥、风蚀严重,大大减弱了土壤对 N 的固存,导致土壤养分较为贫瘠,其土壤 SN 平均含量仅为 0.078g/kg,远小于全国平均值(1.88g/kg)^[43]。

参考文献(References):

- [1] 何念鹏,张佳慧,刘聪聪,徐丽,陈智,刘远,王瑞丽,赵宁,徐志伟,田静,王情,朱剑兴,李颖,侯继华,于贵瑞. 森林生态系统性状

- 的空间格局与影响因素研究进展——基于中国东部样带的整合分析. 生态学报, 2018, 38(18): 6359-6382.
- [2] 李小琴, 张凤良, 杨湑, 者国雄, 毛常丽, 吴裕. 遮阴对濒危植物风吹楠幼苗叶形态和光合参数的影响. 植物生理学报, 2019, 55(1): 80-90.
- [3] 张晓龙, 周继华, 来利明, 姜联合, 郑元润, 史利江. 黑河下游绿洲—过渡带—戈壁荒漠群落优势种叶片性状和生态化学计量特征. 应用与环境生物学报, 2019, 25(6): 1270-1276.
- [4] Wang L L, Zhao G X, Li M, Zhang M T, Zhang L F, Zhang X F, An L Z, Xu S J. C: N: P stoichiometry and leaf traits of halophytes in an arid saline environment, northwest China. PLoS One, 2015, 10(3): e0119935.
- [5] 张晓龙, 周继华, 蔡文涛, 管天玉, 高楠楠, 杜会, 姜联合, 来利明, 杨大文, 丛振涛, 郑元润. 水分梯度下黑河流域荒漠植物群落多样性特征. 生态学报, 2017, 37(14): 4627-4635.
- [6] Zhang X L, Guan T Y, Zhou J H, Cai W T, Gao N N, Du H, Jiang L H, Lai L M, Zheng Y R. Groundwater depth and soil properties are associated with variation in vegetation of a desert riparian ecosystem in an arid area of China. Forests, 2018, 9(1): 34.
- [7] Zechmeister-Boltenstern S, Keiblinger K M, Mooshammer M, Peñuelas J, Richter A, Sardans J, Wanek W. The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations. Ecological Monographs, 2015, 85(2): 133-155.
- [8] Fonseca C R, Overton J M, Collins B, Westoby M. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. Journal of Ecology, 2000, 88(6): 964-977.
- [9] 李群, 赵成章, 姚文秀, 王建良, 张伟涛. 张掖湿地芦苇蒸腾速率与叶性状关系对土壤水分的响应. 生态学杂志, 2018, 37(4): 1095-1101.
- [10] 黄菊莹, 袁志友, 李凌浩. 羊草绿叶氮、磷浓度和比叶面积沿氮、磷和水分梯度的变化. 植物生态学报, 2009, 33(3): 442-448.
- [11] 赵红洋, 李玉霖, 王新源, 毛伟, 赵学勇, 张铜会. 科尔沁沙地 52 种植物叶片性状变异特征研究. 中国沙漠, 2010, 30(6): 1292-1298.
- [12] 胡梦瑶, 张林, 罗天祥, 沈维. 西藏紫花针茅叶功能性状沿降水梯度的变化. 植物生态学报, 2012, 36(2): 136-143.
- [13] 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.
- [14] 李志军, 焦培培, 周正立, 李倩, 李健强. 灰叶胡杨根蘖繁殖的形态解剖学特征. 植物学报, 2012, 47(2): 133-140.
- [15] 刘深思, 徐贵青, 李彦, 吴雪, 刘杰, 米晓军. 5 种沙地灌木对地下水埋深变化的响应. 生态学报, 2021, 41(2): 615-625.
- [16] 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.
- [17] Wardle D A, Walker L R, Bardgett R D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. Science, 2004, 305(5683): 509-513.
- [18] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山不同演替阶段森林植物功能性状及其与地形因子间的关系. 生态学报, 2014, 34(20): 5915-5924.
- [19] 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.
- [20] 戚德辉, 温仲明, 杨士梭, 王红霞, 郭茹. 基于功能性状的铁杆蒿对环境变化的响应与适应. 应用生态学报, 2015, 26(7): 1921-1927.
- [21] 王敬哲, 陈志强, 陈志彪, 潘宗涛. 南方红壤侵蚀区不同植被恢复年限下芒萁叶功能性状对土壤因子的响应. 生态学报, 2020, 40(3): 900-909.
- [22] 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.
- [23] Zhang W, Liu W C, Xu M P, Deng J, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Response of forest growth to C: N: P stoichiometry in plants and soils during Robinia pseudoacacia afforestation on the Loess Plateau, China. Geoderma, 2019, 337: 280-289.
- [24] 张剑, 齐璇璇, 刘冬, 赵海燕, 谢欢杰, 曹建军. 干旱区湿地芦苇各器官生态化学计量对土壤因子的响应. 生态学杂志, 2021, 40(3): 701-711.
- [25] 孙力, 贡璐, 朱美玲, 解丽娜, 李红林, 罗艳. 塔里木盆地北缘荒漠典型植物叶片化学计量特征及其与土壤环境因子的关系. 生态学杂志, 2017, 36(5): 1208-1214.
- [26] Yang H T, Wang Z R, Li X J, Gao Y H. Vegetation restoration drives the dynamics and distribution of nitrogen and phosphorous pools in a temperate desert soil-plant system. Journal of Environmental Management, 2019, 245: 200-209.
- [27] 温晨, 杨智姣, 杨磊, 李宗善, 卫伟, 张钦弟. 半干旱黄土小流域不同植被类型植物与土壤生态化学计量特征. 生态学报, 2021, 41(5): 1824-1834.
- [28] Kattge J, Díaz S, Lavorel S, Prentice I C, Leadley P, Börsch G, Garnier E, Westoby M, Reich P B, Wright I J, Cornelissen J H C, Violle C, Harrison S P, van BODEGOM P M, Reichstein M, Enquist B J, Soudzilovskaia N A, Ackerly D D, Anand M, Atkin O, Bahn M, Baker T R, Baldocchi D, Bekker R, Blanco C C, Blonder B, Bond W J, Bradstock R, Bunker D E, Casanoves F, Cavender-Bares J, Chambers J Q, Chapin F S, Chave J, Coomes D, Cornwell W K, Craine J M, Dobrin B H, Duarte L, Durka W, Elser J, Esser G, Estiarte M, Fagan W F, Fang J, Fernández-Méndez F, Fidelis A, Finegan B, Flores O, Ford H, Frank D, Freschet G T, Fyllas N M, Gallagher R V, Green W A, Gutierrez A G, Hickler T, Higgins S I, Hodgson J G, Jalili A, Jansen S, Joly C A, Kerkhoff A J, Kirkup D, Kitajima K, Kleyer M, Klotz S, Knops J M H,

- Kramer K, Kühn I, Kurokawa H, Laughlin D, Lee T D, Leishman M, Lens F, Lenz T, Lewis S L, Lloyd J, Llusià J, Louault F, Ma S, Mahecha M D, Manning P, Massad T, Medlyn B E, Messier J, Moles A T, Müller S C, Nadrowski K, Naeem S, Niinemets, Nöller S, Nüske A, Ogaya R, Oleksyn J, Onipchenko V G, Onoda Y, Ordoñez J, Overbeck G, Ozinga W A, Patiño S, Paula S, Pausas J G, Peñuelas J, Phillips O L, Pillar V, Poorter H, Poorter L, Poschlod P, Prinzing A, Proulx R, Rammig A, Reinsch S, Reu B, Sack L, Salgado-Negret B, Sardans J, Shiodera S, Shipley B, Siefert A, Sosinski E, Soussana J F, Swaine E, Swenson N, Thompson K, Thornton P, Waldram M, Weiher E, White M, White S, Wright S J, Yguel B, Zaehle S, Zanne A E, Wirth C. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 2011, 17(9): 2905-2935.
- [29] 聂明鹤, 沈艳, 陆颖, 王科鑫, 张小菊. 宁夏盐池县荒漠草原区不同群落优势植物叶片-土壤生态化学计量特征. *草地学报*, 2021, 29(1): 131-140.
- [30] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *The Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441.
- [31] 戚德辉, 温仲明, 王红霞, 郭茹, 杨士梭. 黄土丘陵区不同功能群植物碳氮磷生态化学计量特征及其对微地形的响应. *生态学报*, 2016, 36(20): 6420-6430.
- [32] 何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 徐丽, 于贵瑞. 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落. *生态学报*, 2018, 38(19): 6787-6796.
- [33] 余华, 钟全林, 黄云波, 程栋梁, 裴盼, 张中瑞, 徐朝斌, 郑文婷. 不同种源刨花楠林下幼苗叶功能性状与地理环境的关系. *应用生态学报*, 2018, 29(2): 449-458.
- [34] 郑帷婕, 包维楷, 辜彬, 何晓, 冷俐. 陆生高等植物碳含量及其特点. *生态学杂志*, 2007, 26(3): 307-313.
- [35] 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.
- [36] Wright I J, Dong N, Maire V, Prentice I C, Westoby M, Díaz S, Gallagher R V, Jacobs B F, Kooyman R, Law E A, Leishman M R, Niinemets Ü, Reich P B, Sack L, Villar R, Wang H, Wilf P. Global climatic drivers of leaf size. *Science*, 2017, 357(6354): 917-921.
- [37] 刘旻霞, 车应弟, 李俐蓉, 焦娇, 肖卫. 甘南高寒草甸微地形上植物叶片特征与环境因子的冗余分析. *生态学杂志*, 2017, 36(9): 2473-2480.
- [38] 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.
- [39] 马剑英, 陈发虎, 夏敦胜, 孙惠玲, 王刚. 荒漠植物红砂 (*Reaumuria soongorica*) 叶片元素和水分含量与土壤因子的关系. *生态学报*, 2008, 28(3): 983-992.
- [40] 俞月凤, 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 王克林, 文丽, 范夫静. 喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤 C、N、P 化学计量特征. *应用生态学报*, 2014, 25(4): 947-954.
- [41] 陶冶, 张元明. 古尔班通古特沙漠 4 种草本植物叶片与土壤的化学计量特征. *应用生态学报*, 2015, 26(3): 659-665.
- [42] 贾荣, 兰登明, 郭威星, 王玉婕, 温静. 宁夏东北部典型荒漠草原植物群落与土壤养分特征. *生态环境学报*, 2020, 29(3): 483-488.
- [43] 赵维俊, 刘贤德, 金铭, 张学龙, 车宗玺, 敬文茂, 王顺利, 牛赞, 齐鹏, 李雯靖. 祁连山青海云杉林叶片—枯落物—土壤的碳氮磷生态化学计量特征. *土壤学报*, 2016, 53(2): 477-489.