DOI: 10.5846/stxb202108272405

魏海霞, 霍艳玲, 周忠科, 张治国.唐古特白刺叶功能性状沿气候梯度的变异特征.生态学报,2022,42(20):8343-8351. Wei H X, Huo Y L, Zhou Z K, Zhang Z G.Variations in leaf traits of *Nitraria tangutorum* along a climatic gradient. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(20): 8343-8351.

唐古特白刺叶功能性状沿气候梯度的变异特征

魏海霞 1,2,3 ,霍艳玲 1 ,周忠科 1 ,张治国 1,*

1 枣庄学院旅游与资源环境学院,枣庄 277160
2 中国科学院青藏高原研究所高寒生态学与生物多样性重点实验室,北京 100101
3 中国林业科学研究院荒漠化研究所,北京 100091

摘要:叶功能性状与植物的生长对策及资源利用效率密切相关,研究叶功能性状沿气候梯度的变异特征能为理解植物对气候变化的响应机制提供一种简便可行的测定指标。以我国西北荒漠地区广泛分布的唐古特白刺(Nitraria tangutorum)为研究对象, 对其比叶面积(SLA)、单位质量和单位面积叶氮含量(N_{mass}、N_{area})、单位质量和单位面积叶建成成本(CC_{mass}、CC_{area})进行测定, 分析这些叶功能性状及性状相关关系沿气候梯度的变异特征。结果表明,唐古特白刺叶功能性状(CC_{area}除外)在气候梯度下存 在显著差异,其中,温度是决定唐古特白刺 SLA 变化的主要因子,SLA 随着温度的增加而增加;降水和温度对唐古特白刺 N_{mass}、 N_{area}和 CC_{mass}均有显著影响,N_{mass}和 N_{area}随着降水和温度的增加而降低,而 CC_{mass}呈增加趋势。沿气候梯度,唐古特白刺 SLA-N_{mass}、CC_{mass}一N_{mass}和 CC_{area}-N_{area}的线性正相关关系发生平移,导致在相同 SLA、CC_{mass}和 CC_{area}下,降水和温度较低的地区具有更 高的 N_{mass}和 N_{area}。这一结果表明唐古特白刺能通过调节叶功能性状之间的关系来适应气候的变化,并形成性状间的最佳功能 组合。

关键词:唐古特白刺;比叶面积;叶氮含量;叶建成成本;气候因子

Variations in leaf traits of Nitraria tangutorum along a climatic gradient

WEI Haixia^{1,2,3}, HUO Yanling¹, ZHOU Zhongke¹, ZHANG Zhiguo^{1,*}

1 Department of Tourism and Resource Environment, Zaozhuang University, Zaozhuang 277160, China

2 Key Laboratory of Alpine Ecology and Biodiversity, Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

3 Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract: Leaf functional traits are closely related to plant growth strategy and resource utilization efficiency. The knowledge of how leaf functional traits vary along a climatic gradient is important to understand the adaptation mechanisms of plant to climate change. *Nitraria tangutorum* is a shrub widely distributed in desert areas of the northwest China and plays important roles in reducing wind and stabilizing sands in these regions. In this study, specific leaf area (SLA), mass- and area-based leaf nitrogen concentration (N_{mass} , N_{area}), leaf construction cost per unit mass and area (CC_{mass} , CC_{area}) of *N. tangutorum* were measured along the climatic gradient. Our objective was to investigate how leaf functional traits and their relationships within species of *N. tangutorum* would change along the climatic gradient, which is crucial for understanding the response of arid plants to climate change and providing the scientific basis for desertification control. The results showed that except for CC_{area} , the leaf functional traits of *N. tangutorum* differed significantly along the climatic gradient. Partial correlation analysis of multiple linear regressions between leaf functional traits and climatic and soil variables indicated that annual mean temperature was the main factor that determined the variation of SLA of *N. tangutorum*, and SLA increased with the

基金项目:国家自然科学基金(41301047);山东省自然科学基金(ZR2020MC036)

收稿日期:2021-08-27; 网络出版日期:2022-06-15

^{*} 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nouszzg@ 126.com

increased temperature. Both annual precipitation and annual mean temperature had significant effects on N_{mass} , N_{area} and CC_{mass} of *N. tangutorum*, N_{mass} and N_{area} decreased with the increased precipitation and temperature, while CC_{mass} showed an increasing trend. Neither annual mean temperature nor annual precipitation had significant effect on CC_{area} of *N. tangutorum*. Along the climatic gradient, the individual SLA- N_{mass} slopes within species of *N. tangutorum* did not differ significantly among the study sites. However, there were significant differences in the SLA- N_{mass} slope elevation between the low annual mean temperature, precipitation site and the high annual mean temperature or high annual precipitation sites. In general, the low annual mean temperature and annual precipitation together significantly increased the elevation of the SLA- N_{mass} relationship. There were also similar shifts in the positive relationships of CC_{mass} - N_{mass} and CC_{area} - N_{area} within species of *N. tangutorum*, i.e. the slopes in these leaf trait relationships held stable along the climatic gradient, plants from areas with low annual mean temperature and annual precipitation had higher N_{mass} and N_{area} under given SLA, CC_{mass} and CC_{area} , which suggested *N. tangutorum* adapted to the climate changes through regulating various leaf functional traits and forming the optimum functional combinations of the traits.

Key Words: Nitraria tangutorum; specific leaf area; leaf nitrogen content; leaf construction cost; climatic factors

升温和降水分配格局发生改变是气候变化的主要特征^[1]。过去近 60 年的气象数据显示,我国西北干旱 地区温度和降水量均呈现出明显的增加趋势^[2]。荒漠生态系统是干旱区普遍存在的生态系统类型,与其它 生态系统相比,由于其自身的脆弱性,决定了其对气候变化更为敏感^[3-5]。叶功能性状是植物为适应环境而 表现出来的叶片水平功能特征,与植物对资源的获取和利用密切相关,能够较好地反映植物对气候变化的响 应与适应策略^[6]。因此,系统研究我国西北荒漠区优势种叶功能性状及性状相关关系沿气候梯度的变异特 征对理解该地区荒漠生态系统对未来气候变化的响应具有重要意义。

比叶面积(SLA)和叶氮含量是全球叶片经济型谱中最基础的叶功能性状,分别表征了植物对光能的捕获 能力和同化 CO₂的能力^[7]。叶氮含量依据表达单位的不同分为单位重量的叶氮含量(N_{mass})和单位面积的叶 氮含量(Narea),其中, Nmass高低直接决定植物叶片光合能力的大小^[8], Narea为 Nmass与 SLA 之比,反映了单位叶 面积的潜在光合能力^[9]。沿气候梯度,在低降水或低温环境下,植物叶片变小、变厚、SLA 降低、叶氮含量增 加^[10-13]。一方面,低温环境下,植物 SLA 降低(叶片密度或叶厚度增加)和叶氮含量增加有利于叶片保持较 高的温度,缓解低温对与温度相关的生理化学过程的限制^[14-15];另一方面,在低降水环境下,SLA 降低有利于 增加叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力,减少植物内部水分散失^[16],叶氮含量的增加能够增加叶片 内部光合作用酶的数量,提高叶片光合速率^[8],从而减弱 SLA 降低对植物叶片光合作用能力的影响,实现在 减少单叶蒸发面积的同时提高光合速率,增加水分利用效率^[17]。但是,较小的 SLA 和/或较高的叶氮含量通 常会导致新叶建成成本的增加(因其木质素、蛋白质等高能值组分较高)^[18-19]。单位质量和单位面积叶建成 成本(CC, ___, CC, __,) 表征了构建单位质量和面积的叶片所需要的葡萄糖当量, 能够反映植物的能量利用策略 和对环境的适应能力^[20]。具有较高叶建成成本的物种通常具有较低的能量利用效率和生长速率,不利于植 物的竞争和生存^[21-22]。有研究认为,沿气候梯度,随降水减少,植物在如何提高水分利用效率(较小的 SLA 和/或较高的叶氮含量)和降低叶建成成本之间存在权衡^[23],植物多种性状权衡(或协同)变化是植物对环境 响应与适应的重要途径。因此,越来越多的工作开始关注气候梯度变化对叶功能性状关系的影响。例如, Wright 等^[24] 与张治国等^[25] 分别研究了降水对植物叶功能性状关系的影响,发现降水会影响 SLA 与 N_{mass}、 CC_{area}与 N_{area}的相关关系,在相同 SLA 和 CC_{area}下,降水量较少地区的植物具有较高的 N_{mass}与 N_{area}。Xiang 等^[26]发现不同的生长温度对植物 SLA 与 N_{mass}的协同变化有一定影响, SLA 相同的叶片,温度较低地区植物 的 N.....更高。因此.相较于某一单一性状.植物往往通过调节叶功能性状之间的关系并形成多个性状间的最

佳功能组合来适应环境的变化。但是,上述研究大多数都是基于单个环境因子对叶功能性状及性状关系的影响,沿着环境梯度,当降水、温度和土壤条件等共同发生变化时,上述植物叶功能性状及性状关系对环境因子的响应规律发生改变,从而无法应用单个环境因子解释植物的生存适应特征^[27-29],而采用多个叶功能性状和 环境因子相结合的方法更有助于揭示植物对环境变化的响应与适应。

唐古特白刺(Nitraria tangutorum)为蒺黎科白刺属灌木,多见于沙漠边缘及戈壁滩等干旱半干旱荒漠地 区,是我国西北荒漠地区的主要建群种之一,固沙防风效果显著^[30]。近年来,有关唐古特白刺的研究主要集 中在模拟增雨对其叶片形态、光合特性的影响等方面^[31-33],而系统地分析唐古特白刺叶功能性状沿着气候梯 度变异特征的研究还比较缺乏,并且影响其叶功能性状的主导因子也不明确^[17]。因此,本研究沿着唐古特白 刺的地理分布范围,选择了3个温度和降水量明显不同的区域进行调查采样,分别测定其 SLA、N_{mas}、N_{area}、 CC_{mas}和 CC_{area},系统分析了不同降水和温度条件下唐古特白刺叶功能性状及性状相关关系的变异特征,以期 为揭示唐古特白刺对未来气候变化的响应与适应机制提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况与研究点选择

在唐古特白刺群落天然分布区,沿气候梯度,本研究分别选择内蒙古磴口(高温,低降水)、青海都兰(低温,低降水)和青海沙珠玉(低温,高降水)3个地点进行相关调查采样(表1)。其中,磴口属于温带荒漠大陆 性气候,年平均气温8.5℃,年平均降水量151mm,磴口样地位于中国林业科学研究院沙漠林业实验中心二场 附近。都兰属于高原干旱大陆性气候,年平均气温3.38℃,年平均降水量207mm,都兰样地位于都兰县城附 近。沙珠玉具有显著的高原大陆性气候特征,年平均气温4.48℃,年平均降水量259 mm,沙珠玉样地位于青 海省共和县沙珠玉治沙试验站内。磴口、都兰和沙珠玉3个研究地点的气象资料分别来自当地气象站的观测 数据(表1)。三个研究点样地的地貌特征均以半固定沙地为主,土壤类型均为风沙土,唐古特白刺为样地内 优势物种,伴生种有沙鞭、沙蓬、虫实等。

Table 1 Locations and chinate characteristics of study sites						
研究点 Study site	纬度 Latitude/(°)	经度 Longitude/(°)	海拔 Altitude/m	年平均气温 Annual mean temperature/℃	年平均降水量 Annual precipitation/mm	
磴口	40.40	106.72	1046	8.50	151	
都兰	36.40	98.20	3284	3.38	207	
沙珠玉	36.27	100.27	2871	4.48	259	

表1 采样点的地理位置及气候特征

1.2 植物与土壤样品的采集和测定

2008 年 7—8 月,在 3 个研究点选择人类活动干扰较轻以及地势较为平坦的区域,分别设置 3 个 10 m× 10 m 调查样方,每个样方间隔 50 m 以上。在每个样方内选取 4 个唐古特白刺灌丛,3 个研究点共计 36 丛。 在每个唐古特白刺灌丛的冠层外部采集完全展开且保持完整的成熟叶片 50—100g 用于植物叶功能性状的分 析。同时分别在每个样方的四角和中心位置进行土壤样品的采集,土壤样品通过土钻钻取获得,钻取深度为 0—20 cm,将在同一样方中采集到的土壤均匀混合在一起作为样方水平上的土壤样品。将土壤样品自然风干 碾碎后过 2 mm 筛,然后采用凯式定氮法测定全氮含量。

对于在 3 个研究点采集到的 36 份植物叶片样品,各随机选取 50 片新鲜叶进行叶面积的测定。利用扫描 仪(HP Scanjet2400)扫描 50 片叶片的单面面积,之后采用 Image Pro Plus 6.0 软件对扫描图像进行处理以获 得扫描叶片的实际叶面积。将扫描叶片在实验室中于 70℃烘箱中烘干 48h 至恒重,之后用万分之一天平称 重。SLA 为样品叶面积总和与叶干重之比。

将采集到的每份植物叶片样品于 70℃烘箱中烘干 48h 至恒重,用粉碎机粉碎,过 80 目筛,进行 N_{mass}和

 CC_{mass} 的测定。以凯氏定氮法测定植物叶片样品的 N_{mass} , N_{area} 为 N_{mass} 与 SLA 的比值。 CC_{mass} 采用 Williams 等^[20]给出的计算公式进行计算: $CC_{mass} = [(0.06968 Hc - 0.065) \times (1 - A) + (kN_{mass}/14.0067) \times 180.15/24]/E_{c}$ 。 其中 Hc 为热值(kJ/g); A 为灰份含量(g/g); k 为含氮化合物中氮的价态(硝态氮为+5, 铵态氮为-3); E_c 为 生长效率。根据大量研究, E_c 一般为 0.89^[20]。本研究假设植物的氮来源均为硝态氮,因为在大多数生境下硝 态氮是高等植物最主要的氮源^[34],而铵态氮仅在苔原地区是植物的主要氮来源^[35]。公式中的灰分含量和热 值分别通过直接灰化法和 SDCM-III a 氧弹式热量计测定。 CC_{area} 为 CC_{mass}与 SLA 的比值。

1.3 数据分析

通过单因素方差分析(One-way ANOVA)和均值的多重比较(Tukey)检验唐古特白刺各叶功能性状在不同研究点之间是否存在显著差异。然后通过多元线性回归的偏相关分析探讨气候因子和土壤全氮含量对唐 古特白刺各叶功能性状的相对影响。采用简单线性回归方程分析 SLA、N_{mass}、N_{area}、CC_{mass}和 CC_{area}的相关关系。 上述叶功能性状关系在不同研究点之间的差异用协方差进行分析(ANCOVA)。协方差分析常用来检验几条 回归线之间斜率和截距的差异。首先检验不同研究地区唐古特白刺叶功能性状关系斜率的相似性,之后分析 截距的差异。

数据的显著水平均为 P<0.05。所有分析均在 SPSS 16.0 软件中进行。

2 结果与分析

2.1 唐古特白刺叶功能性状沿气候梯度的变异特征

唐古特白刺 SLA 在温度较高的磴口显著高于其他两个温度较低的地区都兰和沙珠玉(磴口,(83.65± 3.40) cm²/g;都兰,(69.01±3.80) cm²/g;沙珠玉,(72.75±4.68) cm²/g),而在温度差异不大、降水明显不同的 都兰和沙珠玉之间差异不显著。N_{mass}在不同研究地区之间存在显著差异,其中 N_{mass}在都兰最高(40.37±1.92) mg/g,其次为磴口(36.57±3.10) mg/g,最低的为沙珠玉(32.56±1.36) mg/g。唐古特白刺 N_{area}在低温低降水的 都兰最高(5.86±0.22) g/m²,在其他两个研究地区磴口和沙珠玉较低(4.37±0.25) g/m²和(4.48±0.16) g/m²。 唐古特白刺 CC_{mass}在不同研究地区之间差异显著,其中,CC_{mass}在 3 个研究地区从大到小依次为磴口(1.04± 0.07) g/g >沙珠玉(0.96±0.05) g/g >都兰(0.86±0.05) g/g。与 CC_{mass}不同, CC_{area}在不同研究地区之间并没有 表现出显著差异(图 1)。

关于温度、降水和土壤全氮含量对唐古特白刺叶功能性状的相对影响,偏相关分析表明,年平均温度是决定唐古特白刺 SLA 变化的主要因子,二者之间呈极显著正相关关系,随着温度的增加,SLA 增加(表 2)。年平均温度和年平均降水量是决定唐古特白刺 N_{mass}和 N_{area}变化的主要因子,N_{mass}和 N_{area}与温度和降水量均呈极显著负相关关系,即随着年平均温度或年平均降水量的减少,N_{mass}和 N_{area}增加(表 2)。唐古特白刺 CC_{mass}与年平均降水量呈显著正相关关系,与年平均气温呈极显著正相关关系,年平均气温是影响 CC_{mass}变化的主要因素,随着温度增加,唐古特白刺 CC_{mass}增加(表 2)。与其它叶功能性状不同,年平均降水量、年平均气温和土壤全氮含量对唐古特白刺 CC_{area}均没有显著影响(表 2)。

2.2 唐古特白刺叶功能性状关系沿气候梯度的变异特征

在 3 个研究地区, 唐古特白刺 SLA 与 N_{mass}均呈极显著正相关关系。协方差分析结果表明, SLA 与 N_{mass}关系的斜率在 3 个研究地区之间差异不显著(*P*>0.05), 但是, 其截距在都兰和其他两个研究地区磴口和沙珠玉间有显著差异(*P*<0.05), 而磴口和沙珠玉间截距差异不显著(*P*>0.05)。对于唐古特白刺来说, 在给定的 SLA 下, 低温低降水的都兰地区具有更高的 N_{mass}, 或在给定的 N_{mass}下, 都兰具有更小的 SLA。SLA 与 N_{area}和 CC_{area} 在沙珠玉呈极显著负相关关系, 但在其他两个研究地区相关性不显著。SLA 与 CC_{mass}在 3 个研究地区均没有表现出显著相关关系(图 2)。



图 1 不同研究地区唐古特白刺叶功能性状的比较

Fig.1 Comparison of leaf functional traits of N. tangutorum among study sites

不同字母表示叶功能性状在不同研究地区之间存在显著差异(P<0.05)



Table 2 Partial correlation coefficients for relationships of leaf functional traits to climatic characteristics within species of N. tangutorum across

the three study sites							
环境因子	年平均降水量	年平均气温	土壤全氮含量				
Environmental factors	Annual precipitation/mm	Annual mean temperature/ ${}^{\circ}\!$	Total N in soil/(mg/g)				
比叶面积 SLA	0.07	0.76 ***	-0.02				
Specific leaf area/ (cm^2/g)	0.07						
单位质量叶氮含量 N _{mass}	0 79 ***	-0.69 ***	0.05				
Leaf nitrogen per unit mass/(mg/g)	-0.78						
单位面积叶氮含量 N _{area}	0.80 ***	0.04 ***	0.00				
Leaf nitrogen per unit area/ (g/m^2)	-0.89	-0.94	0.09				
单位质量叶建成成本 CC _{mass}	0.36*	0 73 ***	0.12				
Leaf construction cost per unit mass/(g/g)	0.30	0.75	0.12				
单位面积叶建成成本 CC _{area}	0.20	0.04	0.10				
Leaf construction cost per unit area/(g/m^2)	0.29						

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



图 2 不同研究地区唐古特白刺叶功能性状的相关关系



http://www.ecologica.cn

在都兰地区, N_{mass}与 N_{area}、N_{area}与 CC_{mass}均呈极显著正相关关系, 但两组叶性状关系在其他两个研究地区 磴口和沙珠玉均不显著。CC_{mass}与 N_{mass}在都兰和磴口呈显著正相关关系, CC_{area}与 N_{area}在都兰和沙珠玉呈极显 著正相关关系。与 SLA-N_{mass}关系在不同研究地区之间的变化相似, CC_{mass}-N_{mass}和 CC_{area}-N_{area}关系的斜率在不 同研究地区之间差异不显著(P>0.05), 但是, 其截距在都兰和其他两个研究地区磴口和沙珠玉间有显著差异 (P<0.05)。对于唐古特白刺来说, 在给定的 CC_{mass}和 CC_{area}下, 低温低降水的都兰地区具有更高的 N_{mass}和 N_{area}。在 3 个研究地区, 唐古特白刺 CC_{mass}与 CC_{area}均呈显著正相关关系(图 2)。

3 讨论与结论

3.1 降水和温度对唐古特白刺叶功能性状的相对影响

叶功能性状与植物的生长对策及资源利用效率紧密关联,研究叶性状沿环境梯度的变化特征能为理解植 物对环境变化的响应与适应机制提供一种简便可行的测定指标[6-7]。在本研究中,沿气候梯度,唐古特白刺 SLA 在低温低降水的都兰研究点和低温高降水的沙珠玉研究点之间差异不显著,但都显著低于高温低降水的 磴口研究点(图1)。偏相关分析进一步表明,唐古特白刺 SLA 主要受温度影响,降水没有成为其限制因子 (表2)。因此, 在降雨不成为 SLA 变化的决定性因子时, 唐古特白刺 SLA 的变化主要是对温度变化的一种 适应策略。较小的 SLA 意味着叶片会形成厚度较大而面积较小的叶片,一方面,低温环境下,小叶片的呼吸 和蒸腾成本更低,可以降低植物的维持消耗[36];其次,有研究发现大叶片与环境的温差比小叶片更大,从而 使得大叶片在寒冷地区更容易遭受霜冻的破坏[37];此外,较厚的叶片具有保温和耐辐射的作用,能更好的适 应寒冷气候和近日照的环境条件^[14]。在本研究中,唐古特白刺 N_{mass}和 N_{area}在低温低降水的都兰研究点最高 (图1)。偏相关分析表明,沿气候梯度,温度和降水对唐古特白刺 N_{mass}和 N_{area}均有显著影响,随着温度或降水 量的减少,唐古特白刺 N_{mas}和 N_{ara}增加(表 2),这与以往诸多研究结果相同^[10-13],是植物对低温和低降水环 境的一种适应策略。叶片中的氮素主要分布于叶绿体当中,在低降水环境下,叶氮含量的增加直接提高叶片 光合系统中酶的含量和活性,植物通过加强对光合酶的投资以促进光合速率(导致胞内二氧化碳浓度降低), 提高植物的水分利用效率,有利于植物对水分胁迫的适应^[8,24]。此外,叶氮含量的增加也能够增加叶片内部 非光合器官或组织氮的投入,如细胞壁中的氮含量,提高细胞内部的渗透压,因此较高的叶氮含量对干旱区植 物光合作用中水分的保护具有重要意义[8]。在低温环境下,与温度相关的植物生理化学过程受温度的影响 较大,如:高氮酶的生物化学效应会在低温时效率降低,而植物则可通过提高全氮含量来弥补效率的下降,缓 解低温带来的负面影响[15]。

目前关于温度和降水对植物叶建成成本影响的研究较少,且没有一致的结论。有研究认为植物在受到干 旱或低温胁迫时,植物叶建成成本增加^[18-19];但也有研究认为,植物在受到环境因子胁迫时,植物叶建成成本 会降低以提高自身对环境的适应性^[38]。Villar & Merino^[34]测定了 14 个不同生境下(从荒漠到雨林)162 个物 种的建成成本,发现冻原和荒漠植物分别具有最高和中间水平的建成成本。张治国等^[25]分析了毛乌素沙地 油蒿叶建成成本沿降水梯度的变化规律,结果却发现降水对植物叶建成成本并没有显著影响。在本研究中, 唐古特白刺 CC_{mass}在不同研究地区之间差异显著,偏相关分析表明降水和年平均气温对 CC_{mass}均有显著影响, 随着降水的减少和温度的降低,CC_{mass}降低。CC_{mass}主要由叶片化学特性决定,因此,不同降水和温度条件下植 物 CC_{mass}的变化可能与叶片生化组分有关。理论上讲,干旱和低温可能会导致一些高能化合物的累积,这些 化合物可使植物组织不易变形(木质素)或防止水分的散失(脂质)^[19]。但也有研究发现,植物叶片中高能量 投资组分与低能量投资组分呈正相关关系,如蛋白质和矿质元素,高能量投资组分之间呈负相关关系,如蛋白 质和油脂等^[21,39]。在本研究中,降水和温度较低的都兰地区具有最低的热值与最高的灰份含量是导致该地 区 CC_{mass}显著低于其他两个研究地区的主要原因。

3.2 唐古特白刺叶功能性状关系沿气候梯度的变异及其生理生态学意义

沿着降水梯度, Wright 等^[24]和李永华等^[40]发现 SLA-N_{mass}关系的斜率没有发生变化, 而截距在低降水量

地区发生上移,SLA-N_{mass}关系的截距表征植物的 N_{area},即低降水量地区植物具有更高的 N_{area},这是植物应对 有限水分资源的一种保护策略。沿着降水梯度,N_{area}与叶 δ^{13} C 值(通常与水分利用效率呈正相关)普遍存在 正相关关系^[41-42]。由于上述研究是跨越物种进行的,所以目前仍不清楚 SLA-N_{mass}关系沿降水梯度的变化是 由降水引起的还是由物种更替造成的。目前关于植物种内叶性状关系沿环境梯度变化的研究很少,而对这些 关系的认识对于从生理生态角度方面深入理解植物对环境的适应性具有重要意义。在本研究中,沿气候梯 度,唐古特白刺 SLA-N_{mass}关系在低温低降水的都兰地区和其它两个低温高降水的沙珠玉地区以及高温低降 水的磴口地区之间同样发生了平移,导致在相同 SLA 下,都兰地区具有更高的 N_{mass},这与以往研究结果一致。 但是,胡梦瑶等^[28]分析了青藏高原干旱、半干旱草地优势种紫花针茅叶功能性状沿着降水梯度的变化规律, 发现紫花针茅 SLA-N_{mass}关系在低降水量区和高降水量区之间并没有出现明显的平移,这可能与研究区域的 综合环境因子有关,揭示了环境因子对植物叶功能性状的影响机制较为复杂。由于决定比叶面积大小的叶片 厚度和叶片密度对 N_{mass}的影响可能存在差异,SLA 与 N_{mass}的相关关系可能在很大程度上取决于叶厚度和叶 密度的变化及其对 SLA 的贡献程度^[17,28]。因此,进一步加强对植物解剖特征的研究可能有助于更好地理解 SLA-N_{mass}关系沿着环境梯度变化的生理生态学意义。

SLA-N_{mass}关系沿气候梯度的位移导致降水和温度较低的地区具有较高的 N_{area}。但是,较低的 SLA 和/或 较高 N_{mass}通常会导致新叶建成成本的增加(因其木质素、蛋白质等高能值组分较高),具有较高叶建成成本的 物种通常具有较低的能量利用效率和生长速率,不利于植物的竞争和生存^[21-22]。在本研究中,沿着气候梯 度,SLA 的降低以及 N_{mass}和 N_{area}的增加并没有导致唐古特白刺 CC_{mass}和 CC_{area}的增加。CC_{mass}-N_{mass}和 CC_{area}-N_{area}关系在降水和温度较低的都兰地区和其它两个降水或温度较高的地区之间发生了位移,在相同的 CC_{mass} 和 CC_{area}下,都兰地区具有更高的 N_{mass}和 N_{area}。这一结果表明唐古特白刺能通过调节叶功能性状之间的关系 来适应环境的变化,并形成性状间的最佳功能组合。

参考文献(References):

- Climate change 2013. The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- [2] 赵东升,高璇,吴绍洪,郑度. 基于自然分区的 1960—2018 年中国气候变化特征. 地球科学进展, 2020, 35(7): 750-760.
- [3] Thomey M L, Collins S L, Vargas R, Johnson J E, Brown R F, Natvig D O, Friggens M T. Effect of precipitation variability on net primary production and soil respiration in a Chihuahuan desert grassland. Global Change Biology, 2011, 17(4): 1505-1515.
- [4] Báez S, Collins S L, Pockman W T, Johnson J E, Small E E. Effects of experimental rainfall manipulations on Chihuahuan Desert grassland and shrubland plant communities. Oecologia, 2013, 172(4): 1117-1127.
- [5] 孙岩,何明珠,王立. 降水控制对荒漠植物群落物种多样性和生物量的影响. 生态学报, 2018, 38(7): 2425-2433.
- [6] 王常顺,汪诗平.植物叶片性状对气候变化的响应研究进展.植物生态学报,2015,39(2):206-216.
- [7] 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 U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot H, 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.
- [8] Field C, Mooney H A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants//Givnish T, ed. On the Economy of Plant Form and Function. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 25-55.
- [9] Luo T X, Li M C, Luo J. Seasonal variations in leaf δ¹³C and nitrogen associated with foliage turnover and carbon gain for a wet subalpine fir forest in the Gongga Mountains, eastern Tibetan Plateau. Ecological Research, 2011, 26(2): 253-263.
- [10] Cornwell W K, Bhaskar R, Sack L, Cordell S, Lunch C K. Adjustment of structure and function of Hawaiian Metrosideros polymorpha at high vs. low precipitation. Functional Ecology, 2007, 21(6): 1063-1071.
- [11] 李永华,卢琦,吴波,朱雅娟,刘殿君,张金鑫,靳占虎.干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系.植物生态学报,2012,36(1): 88-98.
- Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Groom P K, Hikosaka K, Lee W, Lusk C H, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton D I, Westoby M. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. Global Ecology and Biogeography, 2005, 14(5): 411-421.
- [13] Yang Y, Wang G X, Klanderud K, Yang L D. Responses in leaf functional traits and resource allocation of a dominant alpine sedge (Kobresia

pygmaea) to climate warming in the Qinghai-Tibetan Plateau permafrost region. Plant and Soil, 2011, 349(1/2): 377-387.

- [14] 杨继鸿,李亚楠,卜海燕,张世挺,齐威.青藏高原东缘常见阔叶木本植物叶片性状对环境因子的响应.植物生态学报,2019,43(10): 863-876.
- [15] 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.
- [16] Cunningham S A, Summerhayes B, Westoby M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. Ecological Monographs, 1999, 69(4): 569-588.
- [17] 董雪, 李永华, 辛智鸣, 刘明虎, 郝玉光, 刘丹一, 陈新均, 张正国. 唐古特白刺叶性状及叶片 δ¹³C、δ¹⁵N 沿降水梯度的变化特征. 生态 学报, 2019, 39(10); 3700-3709.
- [18] 陈飞宇, 罗天祥, 张林, 邓坤枚, 田晓娅. 江西九连山常绿阔叶林主要树种叶建成消耗的比较. 生态学报, 2006, 26(8): 2485-2493.
- [19] Zhang L, Luo T X, Liu X S, Wang Y. Altitudinal variation in leaf construction cost and energy content of *Bergenia purpurascens*. Acta Oecologica, 2012, 43: 72-79.
- [20] Williams K, Percival F, Merino J, Mooney H A. Estimation of Tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content. Plant, Cell & Environment, 1987, 10(9): 725-734.
- [21] Poorter H, Villar R. The fate of acquired carbon in plants: chemical composition and construction costs//Bazzaz F A, Grace J, eds. Plant Resource Allocation. Amsterdam: Elsevier, 1997: 39-72.
- [22] Nagel J M, Griffin K L, Schuster W S F, Tissue D T, Turnbull M H, Brown K J, Whitehead D. Energy investment in leaves of red maple and cooccurring oaks within a forested watershed. Tree Physiology, 2002, 22(12): 859-867.
- [23] Wei H X, Luo T X, Wu B. Optimal balance of water use efficiency and leaf construction cost with a link to the drought threshold of the desert steppe ecotone in northern China. Annals of Botany, 2016, 118(3): 541-553.
- [24] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. Functional Ecology, 2001, 15(4): 423-434.
- [25] 张治国,魏海霞. 毛乌素沙地油蒿叶建成成本及相关叶性状沿降水梯度的变化. 植物生态学报, 2019, 43(11): 979-987.
- [26] Xiang S, Reich P B, Sun S C, Atkin O K. Contrasting leaf trait scaling relationships in tropical and temperate wet forest species. Functional Ecology, 2013, 27(2): 522-534.
- [27] 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.
- [28] 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.
- [29] 王常顺. 青藏高原高寒草地主要植物叶片性状对气候变化的响应[D]. 北京: 中国科学院大学, 2015.
- [30] 李清河,张景波,李慧卿,江泽平,王志刚.不同种源白刺幼苗生理生长对水分梯度的响应差异.林业科学,2008,44(1):52-56.
- [31] 何季, 吴波, 贾子毅, 曹燕丽, 姚斌. 白刺光合生理特性对人工模拟增雨的响应. 林业科学研究, 2013, 26(1): 58-64.
- [32] 任昱,卢琦,吴波,刘明虎.不同模拟增雨下白刺比叶面积和叶干物质含量的比较.生态学报,2015,35(14):4707-4715.
- [33] 张金鑫,张景波,卢琦,吴波,朱雅娟,李永华.人工模拟降雨变化对白刺(Nitraria tangutorum)生理生态特征的影响.中国沙漠, 2018, 38(4):747-755.
- [34] Villar R, Merino J. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. New Phytologist, 2001, 151(1): 213-226.
- [35] Atkin O K, Villar R, Cummins W R. The ability of several high arctic plant species to utilize nitrate nitrogen under field conditions. Oecologia, 1993, 96(2): 239-245.
- [36] Givnish T J, Burkhardt E L, Happel R E, Weintraub J D. Carnivory in the bromeliad *Brocchinia reducta*, with a cost/benefit model for the general restriction of carnivorous plants to sunny, moist, nutrient-poor habitats. The American Naturalist, 1984, 124(4): 479-497.
- [37] 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.
- [38] Falcão H M, Medeiros C D, Almeida-Cortez J, Santos M G. Leaf construction cost is related to water availability in three species of different growth forms in a Brazilian tropical dry forest. Theoretical and Experimental Plant Physiology, 2017, 29(2): 95-108.
- [39] Martínez F, Lazo Y O, Fernández-Galiano R M, Merino J A. Chemical composition and construction cost for roots of Mediterranean trees, shrub species and grassland communities. Plant, Cell & Environment, 2002, 25(5): 601-608.
- [40] 李永华, 罗天祥, 卢琦, 田晓娅, 吴波, 杨恒华. 青海省沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子的比较. 生态学报, 2005, 25(5): 994-999.
- [41] Schulze E D, Turner N C, Nicolle D, Schumacher J. Species differences in carbon isotope ratios, specific leaf area and nitrogen concentrations in leaves of Eucalyptus growing in a common garden compared with along an aridity gradient. Physiologia Plantarum, 2006, 127(3): 434-444.
- [42] Turner N C, Schulze E D, Nicolle D, Schumacher J, Kuhlmann I. Annual rainfall does not directly determine the carbon isotope ratio of leaves of Eucalyptus species. Physiologia Plantarum, 2008, 132(4): 440-445.

20 期