

DOI: 10.5846/stxb202110072767

莫惟轶, 王瑞丽, 高慧蓉, 张明, 刘欣蕊, 王雪, 陈昊轩, 张硕新. 黄土高原不同植被带内草地植物叶片解剖性状的变异规律. 生态学报, 2023, 43(3): 1135-1146.

Mo W Y, Wang R L, Gao H R, Zhang M, Liu X R, Wang X, Chen H X, Zhang S X. Variation in leaf anatomical traits of grassland plants in different vegetation zones on the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(3): 1135-1146.

黄土高原不同植被带内草地植物叶片解剖性状的变异规律

莫惟轶¹, 王瑞丽¹, 高慧蓉¹, 张 明¹, 刘欣蕊¹, 王 雪¹, 陈昊轩¹, 张硕新^{1,2,*}

¹ 西北农林科技大学林学院, 杨凌 712100

² 陕西秦岭森林生态系统国家野外科学观测研究站, 杨凌 712100

摘要: 叶片作为植物与外界进行物质交换的桥梁, 其解剖性状能够相互协调以应对外界环境对植物生长造成的不利影响, 从而反映出植物对环境变化所采取的适应策略。通过对黄土高原不同植被带(森林草原带、典型草原带、荒漠草原带)草地群落中常见 115 种植物(包括单子叶植物、双子叶植物、木本植物和草本植物四种功能型植物)叶片进行取样, 并运用石蜡制片技术和光学显微技术获得叶片解剖性状(包括表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、叶肉厚度和叶片厚度), 旨在研究不同植被带内草地植物叶片解剖性状的变异规律及其与群落内物种相对优势度之间的关系, 为黄土高原植被恢复和生态环境改善提供理论依据。结果表明: (1) 沿着干旱梯度, 从森林草原带、典型草原带到荒漠草原带, 除叶肉厚度外, 植物各叶片解剖性状值均呈现增大趋势, 表明干旱地区叶片的旱生结构特征明显。(2) 不同功能型植物叶片解剖性状与环境因子的关系各异。木本植物和草本植物的栅栏组织厚度和栅海比均与降水和土壤养分呈显著负相关关系($P < 0.05$)。同时, 木本植物的叶片厚度与水分呈显著负相关关系($P < 0.05$), 而草本植物表皮厚度仅与土壤养分呈显著负相关关系($P < 0.05$)。其次, 除海绵组织厚度和叶肉厚度外, 双子叶植物各解剖性状厚度均与降水和土壤养分呈显著负相关关系($P < 0.05$), 而单子叶植物叶片解剖性状没有明显变化($P > 0.05$)。(3) 在不同植被带中, 叶片解剖性状与物种优势度间的关系存在差异。其中, 森林草原带中物种优势度与叶肉、叶片厚度呈显著负相关关系($P < 0.05$), 说明薄叶植物具有更强的竞争力; 典型草原带中物种优势度与叶片解剖性状没有显著相关性($P > 0.05$); 荒漠草原带中物种优势度与栅栏组织厚度呈显著正相关关系($P < 0.05$), 说明光合能力强的物种具有高竞争力。

关键词: 黄土高原; 叶片解剖性状; 植物功能型; 物种优势度

Variation in leaf anatomical traits of grassland plants in different vegetation zones on the Loess Plateau

MO Weiyi¹, WANG Ruili¹, GAO Huirong¹, ZHANG Ming¹, LIU Xinrui¹, WANG Xue¹, CHEN Haoxuan¹, ZHANG Shuoxin^{1,2,*}

¹ College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

² Qinling National Forest Ecosystem Research Station, Yangling 712100, China

Abstract: As a bridge connecting plants and the external environment, leaves can coordinate each anatomical traits to deal with the adverse effects of extrinsic factors on plant growth. Therefore, variation in leaf anatomical traits reflecting the adaptation strategies of plants to the environmental changes. In this study, the leaves of 115 common plants (including

基金项目: 陕西省高校科协青年人才托举计划项目(20200203); 国家重点研发计划(2017YFA0604803); 陕西省自然科学基金基础研究计划一般项目(2019JQ-028); 陕西省博士后科研资助项目(2018BSHEDZZ141)

收稿日期: 2021-10-07; **网络出版日期:** 2022-10-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sxzhang@nwsuaf.edu.cn

monocotyledonous plants, dicotyledonous plants, woody plants and herbaceous plants four functional types of plants) from different vegetation zones (including forest-steppe, steppe and desert-steppe) on the Loess Plateau were sampled, and the leaf anatomical traits (including epidermal tissue thickness, palisade tissue thickness, sponge tissue thickness, mesophyll tissue thickness and leaf thickness) were measured by using paraffin sectioning technique and optical microscopy technique. We aimed to examine the variation in leaf anatomical traits and their relationships with the each species' relative dominance within communities of different vegetation zones, in order to provide theoretical basis for vegetation restoration and ecological environment improvement on the Loess Plateau. Our results showed that, except mesophyll tissue thickness, other six parameters of anatomical traits increased from forest-steppe to steppe and desert-steppe, indicating that the xerophytic characters of leaves became more obvious in these habitats which had less precipitation. Moreover, the environmental influences on leaf anatomical traits differed among different plant growth and cotyledon types. The palisade tissue thickness and palisade-spongy tissue thickness ratio were significantly negatively correlated with precipitation and soil nutrients for both herbaceous and woody species ($P < 0.05$). However, the epidermis tissue thickness of herbs was only significantly negatively correlated with soil nutrients ($P < 0.05$), and the mesophyll tissue thickness of woody species was significantly negatively correlated with precipitation ($P < 0.05$). For dicotyledons, the thickness parameters of anatomical traits (except for sponge tissue thickness and mesophyll tissue thickness) were significantly negatively correlated with precipitation and soil nutrients ($P < 0.05$). However, environmental factors didn't exert significant influences on the leaf anatomical traits of monocotyledons ($P > 0.05$). In addition, the relationships between leaf anatomical traits and species' dominance differed among different vegetation zones. Specifically, the species dominance was significantly negatively correlated with mesophyll tissue thickness and leaf thickness in forest-steppe ($P < 0.05$), indicating that these plants with thin-leaves were more competitive than those plants with thick leaves in this zone. In desert-steppe, there was a significantly positive correlation between species dominance and palisade tissue thickness, which suggests that stronger photosynthetic capacity the species had, higher competitiveness they could own ($P < 0.05$). However, no significant correlation between species dominance and leaf anatomical traits was observed in steppe ($P > 0.05$).

Key Words: Loess Plateau; leaf anatomy traits; plant functional type; species' dominance

叶片是植物体与环境进行物质与能量交换的主要器官,在感受外界温度、水分、光照等环境因子的改变的同时,通常会对其解剖性状进行调整,以寻求环境适应与资源获取相协调的模式,从而提高自身的适应能力^[1]。常用的叶片解剖性状主要包括叶片厚度、表皮厚度以及叶肉中的栅栏组织和海绵组织组织厚度。其中,叶片厚度作为叶片各组成成分的综合,往往被认为能反映叶片组织的储水和保水能力以及资源获取、养分保持和光合作用的能力^[2]。表皮厚度是水分蒸腾和气体交换的主要性状指标^[3]。而栅栏组织和海绵组织厚度则被认为与叶片的光合作用、蒸腾作用密切相关。

植物对生长环境的长期适应使得叶片在一定生长环境中形成了特定的叶片解剖性状,体现了植物对生境的适应策略^[4]。一般来说,长期生活在干旱环境条件下的植物,通常具有小且厚的叶片、表皮增厚、角质层和栅栏组织发达、海绵组织占比相对减少及栅海比增大的特征^[5-6]。长期生活在强光的环境条件下,植物通常具有发达的栅栏组织,海绵组织排列紧密,栅海比增大,表皮增厚、叶肉和叶片增厚甚至分化出两层栅栏组织形成等面叶的特征^[3, 7]。除了气候外,叶片解剖性状也会受到土壤理化性质的影响。当植物生长受土壤养分的限制时,会表现出类似旱生的特征^[8],如叶片厚度增大、栅海比升高、表皮厚度增大^[9-11]。因此,通过比较不同区域的植物叶片解剖性状的研究,可以揭示植物对环境的适应策略。

此外,不同功能型植物面对环境条件的变化所采取的适应策略各异^[12]。不同生长型植物结构的差异会影响植物对资源的分配从而导致植物体对环境的敏感性不同,引起叶片结构的变异^[13]。例如,在高光强和高水分胁迫的环境条件下,草本植物会更倾向于拥有薄的叶片和表皮厚度^[12]。在不同纲植物中,单子叶植物的

叶肉结构不如双子叶植物复杂,没有栅栏组织和海绵组织的分化,两者对环境因子的响应及适应机制也有所不同。例如双子叶植物可以通过发达的栅栏组织和相对疏松的海绵组织以及高的栅海比来应对水分胁迫^[14],而单子叶植物叶片则是通过增大导管直径和角质层厚度来应对干旱环境^[15-16]。目前,对于草地植物解剖性状的报道多是集中单个或少数几个物种,且多固定在同一种植物类型。随着纬度和海拔的降低,温度升高,森林植物叶片的表皮厚度、栅栏组织厚度及叶片厚度均呈现增加的趋势^[17-18]。然而,这些森林植物多为双子叶植物,单子叶植物叶片解剖性状沿环境梯度是如何变化的仍不得而知。

叶片解剖性状不仅可以反映植物对环境变化的响应,也可以直观反映植物体获取、利用和保护资源的能力,是植物对不同环境的适应及植物内部不同功能之间生理或进化权衡后的一种属性表现^[19-20]。Tilman^[21]认为在任何资源水平的环境当中,植物都存在一个最适的分配规则,该规则导致由具有某些性状的特定“物种”占据优势地位,成为具有高优势度的物种。在特定生长环境中,植物会形成一定的叶片结构,使得植物体能够最大程度的获取或储存生存资源,维持自身的生存和竞争优势^[22]。例如,在演替过程中,随着演替区域内郁闭度增加,水热条件得到改善,优势植物普遍由演替早期的开拓型适应策略转向演替后期保守型适应策略^[23],叶片栅栏组织厚度和栅海比呈现出下降趋势,而叶片厚度呈现相反的变化趋势^[23-24]。这表明,环境变化导致的叶片解剖性状的变化能够指示植物物种在群落内的优势度。因此,弄清叶片解剖性状与群落内物种相对优势度之间的关系,有助于从叶片解剖角度来揭示植物群落构建过程及物种组成的动态变化。

黄土高原位于中国中部偏北,是地球上分布最集中、面积最大的黄土区,也是世界上水土流失最严重和生态环境最脆弱的地区之一。该地区干旱贫瘠,植被受水热条件的影响显著,植被分布自东南向西北总体呈现出森林向荒漠过渡的地带性规律,是研究植物叶片解剖性状沿环境梯度变化的理想区域。本文沿着水分和养分梯度从东到西选择黄土高原潞城、安塞、中卫作为取样点(分别代表森林草原带、典型草原带和荒漠草原带),在取样点内进行群落结构调查并对群落内植物叶片进行取样,共获得 115 个物种的解剖性状数据(包括表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、叶肉厚度及叶片厚度)。本研究旨在阐明:(1)不同功能型植物的叶片解剖性状沿环境梯度的变异规律;(2)叶片解剖性状与群落内物种相对优势度之间的关系,进而揭示植物群落对环境变化的适应策略,以期为黄土高原植被恢复和生态环境改善提供理论依据。针对两个科学问题,本研究提出以下假设:(1)从森林草原带到荒漠草原带,不同功能型植物解剖性状呈现旱生程度增强趋势,并且(2)群落内优势物种的叶片解剖性状值将逐渐变大。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

黄土高原地处内陆从半湿润向干旱荒漠气候过渡的交错地带,具有典型的大陆性气候特征,气候干燥,雨季集中,其年均气温 3.6—14.3℃,年均降水量 410 mm,同时蒸发量大,其年平均蒸发量为 1400—2000 mm。土壤质地松弛,抗蚀能力低,主要土壤类型包括褐土、黄绵土和黑垆土^[25]。受地形和地理位置的影响,黄土高原的东南部为半湿润区,中部为半干旱区,西北部为干旱区。植被带自东南向西北从湿润的森林植被区逐渐过渡到干旱的荒漠植被区,植被类型沿降水梯度依次呈现为森林、森林草原、草原、荒漠草原、荒漠^[26]。本研究由东向西依次选取潞城(HT01)、安塞(HT02)和中卫(HT03)为研究地点(表 1)。

1.2 野外调查与取样

样品采集时间为 2018 年 7—8 月,采用采样线法进行群落调查和植物叶片的采样。在每个样地内布设 100 m 的样线,设置 8 个 1 m×1 m 的样方,每个小样方之间相隔至少 10 m^[27],记录每个小样方的经度、纬度和海拔高度,在样方内进行植物群落结构调查,记录物种、株数、盖度等,并利用收获法获得样方内物种的地上生物量。同时,在每个小样方内使用直径 6 cm 的土钻从 3 个样方内随机收集土壤样品(0—10 cm),除去根系和石块后将土样充分混合^[27]。

同时,以采样点为中心,对方圆 2 公里草地植被群落内全部的草本、灌木和乔木叶片进行取样,选取健康

无病害的个体,每个物种选取 5—10 株,共采集 20 片左右的植物叶片^[28]。选取最中间带主脉和叶片的部分,放入装有 FAA(标准固定液,38%甲醛:冰醋酸:50%酒精:甘油=1:1:18:1)的离心管内进行固定保存^[17]。共采集 115 个物种,包括草本植物共 81 种,木本植物共 32 种,单子叶植物共 13 种,双子叶植物共 102 种。

表 1 取样地点概况

Table 1 Description of sampling sites

样地 Site	地理位置 Location	经度 Longitude/°E	纬度 Latitude/°N	海拔 Altitude/m	年均温 Mean annual temperature/°C	年降水 Mean annual precipitation/mm	植被带类型 Vegetation zone	优势种 Dominant species
HT01	山西潞城市	113.36	36.29	804.00	11.85	563.88	森林草原植被带	白羊草(<i>Bothriochloa ischaemum</i> (L.) Keng)、 胡枝子(<i>Lespedeza bicolor</i> Turcz.)、苔草(<i>Carex parva</i> Nees)等
HT02	陕西延安市	109.24	36.74	1268.00	9.50	498.89	典型草原植被带	兴安胡枝子(<i>L. daurica</i> (Laxm.) Schindl.)、白 羊草、铁杆蒿(<i>Artemisia gmelinii</i> Web. ex Stechm.)等
HT03	宁夏中卫市	104.44	37.46	1714.00	7.71	215.50	荒漠草原植被带	盐爪爪(<i>Kalidium foliatum</i> (Pall.) Moq.)、红 砂(<i>Reaumuria songarica</i> (Pall.) Maxim.)等

黄土高原采样点用黄土高原拼音缩写(HT)加编号表示,HT01:森林草原带,HT02:典型草原带,HT03:荒漠草原带;年均温和年降水数据来自中国气象监测站

1.3 叶片解剖性状的测定

每个物种选取 3—4 小片叶片进行常规石蜡切片处理,用苯胺番红溶液染色、梯度乙醇溶液(50%、70%、85%、95%和 100%)脱水、二甲苯透明、石蜡包埋、轮转式切片机(Leica RM2235, Germany)切片(5.00—9.00 μm)^[17]。选取其中形态结构较完整的切片,用光学显微镜(Leica DM4 B, Germany)观察拍照,并用数码显微图像系统(Motic Images Plus 3.0, China)测定图片中的表皮厚度、叶片厚度、叶肉厚度、栅栏组织厚度及海绵组织厚度等数据,并根据叶片栅栏组织厚度与海绵组织厚度,计算出栅海比(栅栏组织厚度与海绵组织厚度的比值),作为叶片解剖性状的测量指标。

1.4 物种相对优势度的计算

将获得的样方内的每种植物进行称重,获得鲜重数据,再放至 65℃烘箱烘干至恒重,得到每个物种的干重(B_i),通过计算得到群落内每个物种的优势度(P_i)。优势度计算公式如下:

$$P_i = B_i / \sum (B_i) \tag{1}$$

1.5 环境数据

本研究中用到的环境因子主要包括气候因子和土壤因子。其中,气候因子包括年均温(Mean annual temperature, MAT)、年均降水(Mean annual precipitation, MAP)、太阳辐射,以及干旱指数 AI(Aridity Index)。其中,MAP 和 MAT 数据根据样地经纬度从中国气象站观测数据(<http://data.cma.cn/>)中提取。太阳辐射数据来源于中国紫外线辐射数据集和中国光合有效辐射重构数据集^[29]。AI 来源于全球潜在蒸散量和全球干旱指数数据集^[30]提供的 1970—2000 年期间的高分辨率全球栅格气候数据(<https://cgiarcsi.community>)。AI 值越高,代表环境条件越湿润。

土壤因子包括土壤含水率(Soil water content, SWC)、土壤全氮含量(Soil total nitrogen, STN)、土壤全磷含量(Soil total phosphorus, STP)以及土壤碳氮比(Soil C/N ratio, C:N)。土壤样品带回实验室后测定土壤指标,取一定质量的新鲜土壤,获得鲜重,在 105℃下干燥 24 小时后,获得干重,计算得到土壤含水率(SWC,%)。其他新鲜土壤样品在阴凉处风干并过 2 mm 土壤筛去掉杂质,用于测定元素含量。土壤总氮浓度使用元素分析仪(Vario MAX CN Elemental Analyzer, Germany)进行分析。土壤全磷含量用硫酸—高氯酸消煮、钼锑抗比色法。土壤全碳含量用重铬酸钾外加热法测定。

1.6 数据分析

首先,对总体数据进行描述性统计分析,计算得到最大值、最小值、平均值、标准差和变异系数(CV)。随

后,对不同植被带、不同功能型植物进行单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著性差异检验(Least significant difference, LSD),检验不同植被带(包括森林草原带、典型草原带和荒漠草原带)、不同生长型植物(包括木本和草本)和不同纲植物(包括单子叶植物和双子叶植物)的叶片解剖性状是否存在显著差异。

由于各环境因子之间存在显著的相关性(相关系数 0.34—0.99, $P < 0.05$),首先对气候和土壤因子进行主成分分析(Principal Component Analysis, PCA),获得第一主成分(First principal component, PC1)和第二主成分(Second principal component, PC2),随后计算 PC1 和 PC2 与不同生长型、不同纲植物的叶片解剖性状的 Pearson 相关系数,来探究不同功能型植物叶片解剖性状与环境因子的相关关系。

最后,利用 Pearson 相关性分析来考察在不同植被带植物叶片解剖性状与群落内物种相对优势度的关系。为了满足数据的正态分布,对数据进行以 $\log_{10}$ 为底的转换。所有计算均在 SPSS 23.0 和 Excel 中完成。

2 研究结果

2.1 叶片解剖性状概况

当考察所有物种时,物种的叶肉厚度和栅栏组织厚度具有较高的变异性(变异系数 CV 均为 0.68, 图 1)。葱属植物(*Allium*)具有最大的叶肉厚度(756.24 μm),中华隐子草(*Cleistogenes chinensis* (Maxim.) Keng.)的叶肉厚度最小(24.23 μm)。栅栏组织厚度最大值出现在盐爪爪(460.57 μm)中,最小值在桑(*Morus alba* L., 24.43 μm)中。叶片厚度、海绵组织厚度、上表皮厚度和栅海比具有中等变异性($\text{CV} = 0.41\text{—}0.56$, 图 1),下表皮厚度的变异性最小($\text{CV} = 0.39$, 图 1)。除了拥有最大的栅栏组织厚度外,盐爪爪还拥有最厚的上表皮(63.87 μm)、海绵组织(262.34 μm)和下表皮(56.53 μm)。此外,上表皮厚度最薄的是中华隐子草(8.18 μm),海绵组织厚度最薄的是铁苋菜(*Acalypha australis* L., 19.01 μm),下表皮厚度最薄的是龙葵(*Solanum nigrum* L., 7.70 μm)。栅海比最大的是独行菜(*Lepidium apetalum* Willd., 3.63),最小的是鹅绒藤(*Cynanchum chinense* R.Br.),仅有 0.35。

2.2 不同植被带植物叶片解剖性状的差异

除叶片厚度外,不同植被带间植物的叶片解剖性状均存在显著差异($P < 0.05$, 图 2)。从森林草原带(HT01)到典型草原带(HT02)和荒漠草原带(HT03),叶片解剖性状总体上呈增加趋势。具体来讲,与森林草原带中的植物相比,典型草原带中的植物具有高的上表皮厚度、海绵组织厚度、叶片厚度,荒漠草原带中的植物具有高的上下表皮厚度、栅栏组织厚度、叶片厚度和栅海比($P < 0.05$, 图 2)。与典型草原带相比,荒漠草原带的植物具有高的栅栏组织厚度和栅海比($P < 0.05$, 图 2),其他指标在 2 种草地类型中均无显著差异($P > 0.05$)。

2.3 不同功能型植物叶片解剖性状的差异

同一个植被带中,不同生长型植物的叶片解剖性状间没有显著差异($P > 0.05$, 表 2)。进一步比较不同生长型植物叶片解剖性状在不同植被带中的差异可以发现,从 HT01 到 HT03,草本植物的表皮厚度、栅栏组织厚度、栅海比呈现增大的趋势($P < 0.05$),而木本植物则是栅栏组织厚度、叶肉厚度、叶片厚度以及栅海比呈现增厚的趋势($P < 0.05$)。

单子叶植物叶片与双子叶植物叶片的上下表皮厚度、叶肉厚度和叶片厚度的在同一植被带上存在着显著区别($P < 0.05$)。进一步比较单子叶植物和双子叶植物在不同植被带中的区别可以发现,单子叶植物叶片的表皮细胞厚度以及叶肉厚度、叶片厚度在 3 种植被带中并不存在显著差异($P > 0.05$),而双子叶植物叶片的表皮细胞厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、叶片厚度和栅海比均呈现厚度增加的趋势($P < 0.05$)。

2.4 叶片解剖性状与环境因子的关系

对气候和土壤因子进行主成分分析后发现,第一主成分(PC1)可以解释环境因子变异性的 67.84%,主要与水分和温度条件相关;第二主成分(PC2)可以解释环境因子变异性的 32.16%,主要与土壤养分和太阳辐射相关(表 3)。

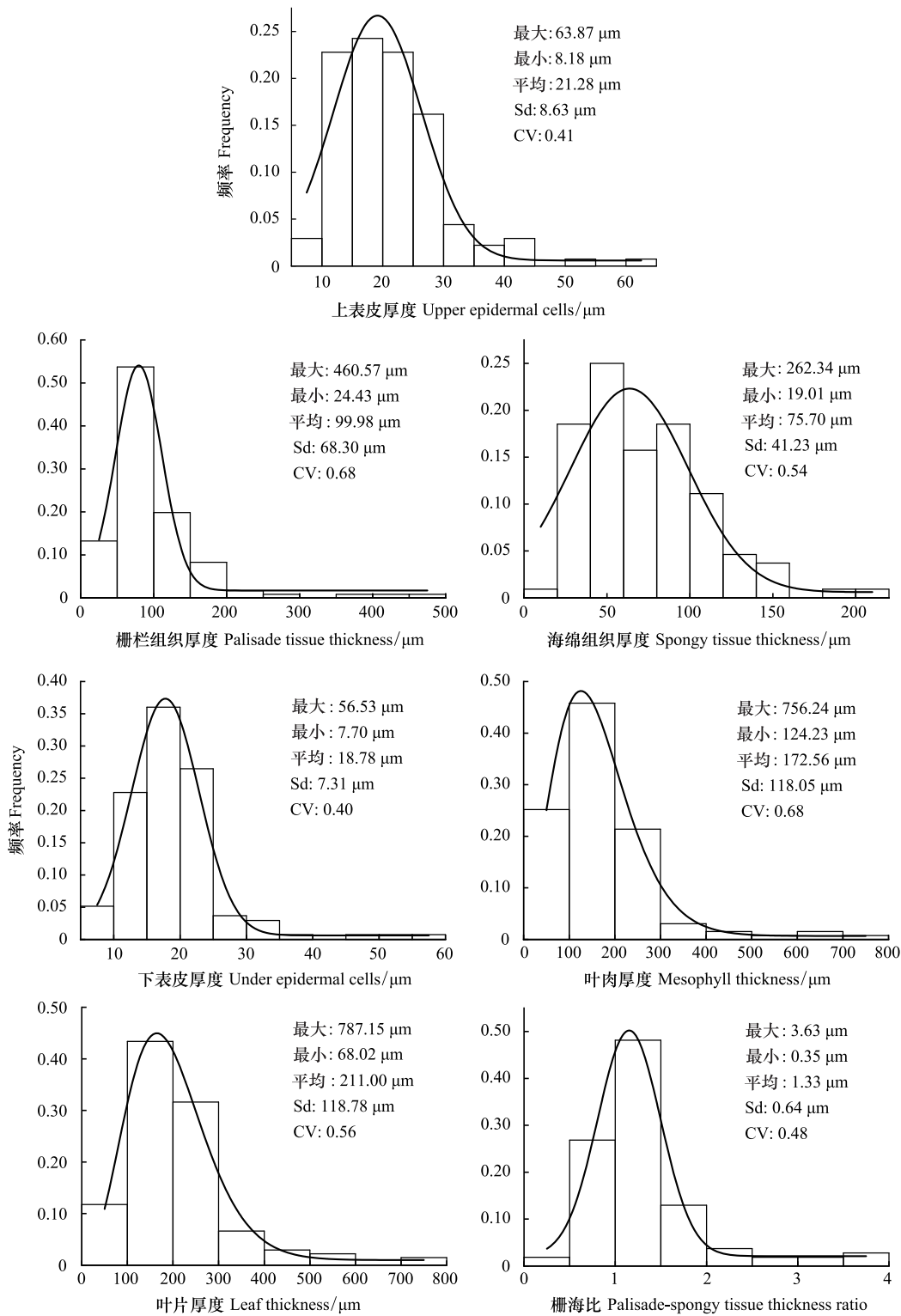


图 1 叶片解剖性状总体特征概况
Fig.1 General characteristics of leaf anatomical traits

将叶片解剖性状与 2 个主成分轴进行 Pearson 相关性分析后发现,在考虑所有物种时,表皮厚度、栅栏组织厚度与两个主成分间均为显著负相关关系 ($P<0.05$),而栅海比仅与 PC1 存在显著负相关关系 ($P<0.01$, 表 4)。双子叶植物的叶片解剖性状与环境也存在类似的关系。然而,草本和木本植物的栅栏组织厚度与

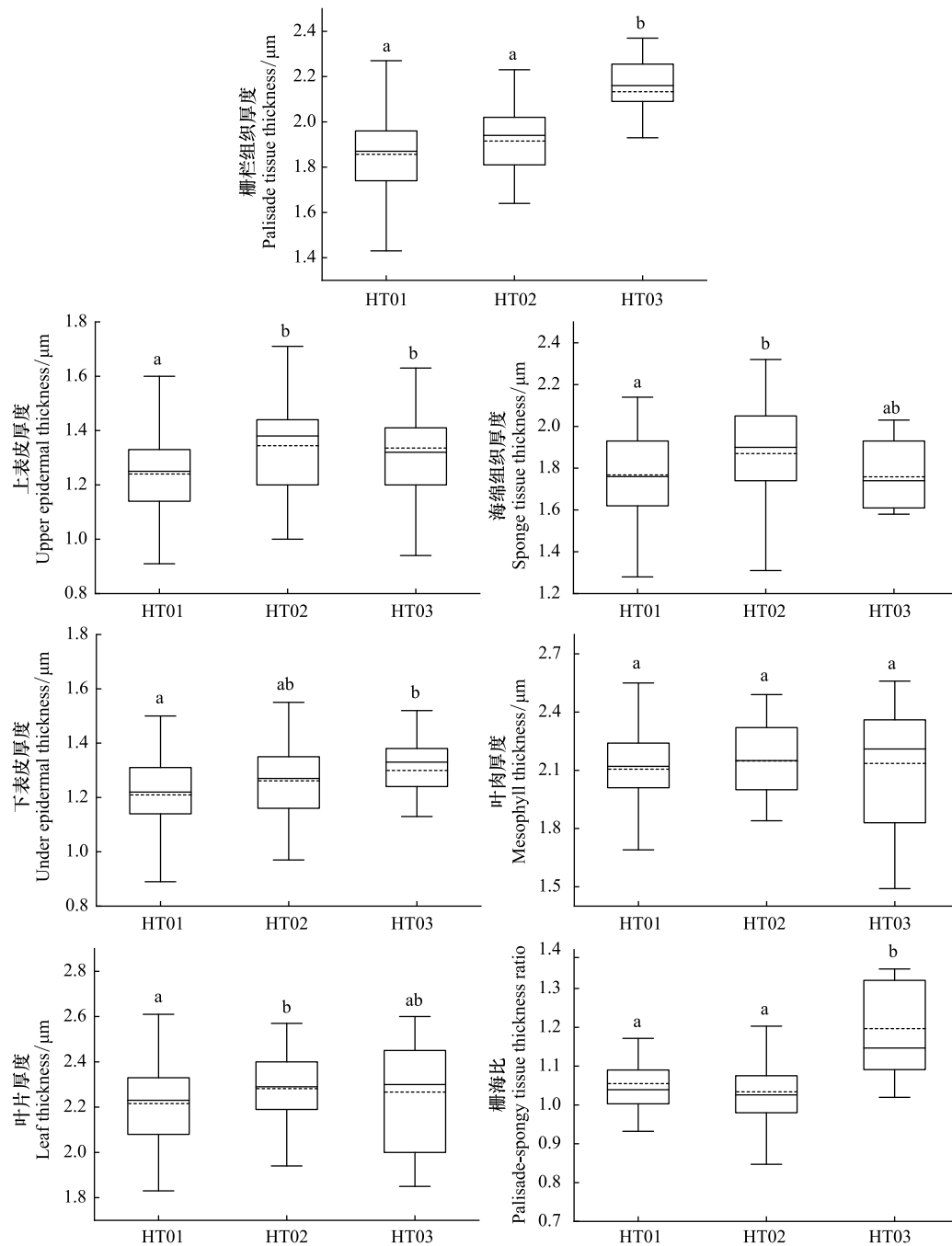


图2 不同植被带叶片解剖性状比较

Fig.2 Comparison of leaf anatomical traits among different vegetation zone

不同字母间表示存在显著差异 ($P < 0.05$), 箱图中实线代表中位数, 虚线代表平均值; 黄土高原采样点用黄土高原拼音缩写 (HT) 加编号表示, HT01: 森林草原带, HT02: 典型草原带, HT03: 荒漠草原带

PC1 和 PC2、以及栅海比与 PC1 均存在显著负相关关系 ($P < 0.01$)。此外, 草本植物的表皮厚度与 PC2 存在显著负相关关系 ($P < 0.05$), 而这一关系在木本植物中却未被发现。木本植物的叶片厚度与两个主成分间均为显著负相关关系 ($P < 0.05$), 而这样的关系也存在于双子叶植物中。但单子叶植物的叶片解剖性状与两个主成分间差异均不显著 ($P > 0.05$)。

表 2 不同功能型植物叶片解剖性状比较

Table 2 Comparison of leaf anatomical traits among different functional types

样地 Site	类别 Type	上表皮厚度 Upper epidermal thickness/ μm	栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness/ μm	海绵组织厚度 Spongy tissue thickness/ μm	下表皮厚度 Under epidermal thickness/ μm	叶肉厚度 Mesophyll thickness/ μm	叶片厚度 Leaf thickness/ μm	栅海比 Palisade-spongy tissue thickness ratio
HT01	草本	17.40a $\pm$ 5.26	77.71a $\pm$ 29.70	67.35 $\pm$ 32.40	16.2a $\pm$ 4.30	148.25 $\pm$ 93.58	181.39 $\pm$ 58.12	1.30a $\pm$ 0.56
	木本	20.85 $\pm$ 7.88	75.72a $\pm$ 36.02	62.85 $\pm$ 25.29	18.46 $\pm$ 5.72	142.55a $\pm$ 58.12	174.92a $\pm$ 63.47	1.20a $\pm$ 0.25
	单子叶	13.81A $\pm$ 4.22	—	—	12.83A $\pm$ 3.24	143.24A $\pm$ 210.92	177.78 $\pm$ 191.44	—
	双子叶	18.74Ba $\pm$ 6.07	78.72a $\pm$ 34.87	65.30a $\pm$ 29.93	17.27Ba $\pm$ 4.63	147.54B $\pm$ 64.76	180.31a $\pm$ 68.09	1.32a $\pm$ 0.59
HT02	草本	24.08b $\pm$ 9.69	84.14a $\pm$ 23.62	82.53 $\pm$ 45.17	19.11b $\pm$ 5.93	157.38 $\pm$ 64.69	202.22 $\pm$ 71.67	1.21a $\pm$ 0.46
	木本	22.51 $\pm$ 6.82	91.67a $\pm$ 37.39	86.43 $\pm$ 33.61	18.28 $\pm$ 6.18	165.66ab $\pm$ 72.08	215.00ab $\pm$ 72.90	1.15a $\pm$ 0.49
	单子叶	12.84A $\pm$ 4.25	—	—	13.82 $\pm$ 4.12	125.15A $\pm$ 58.26	143.77A $\pm$ 59.83	—
	双子叶	24.23Bb $\pm$ 8.51	86.98a $\pm$ 29.40	84.01b $\pm$ 40.82	19.15a $\pm$ 5.96	162.66B $\pm$ 67.20	210.94Bb $\pm$ 70.88	1.19a $\pm$ 0.46
HT03	草本	22.20ab $\pm$ 9.46	153.96b $\pm$ 65.53	56.30 $\pm$ 19.95	19.77ab $\pm$ 6.97	142.19 $\pm$ 97.30	183.5 $\pm$ 102.02	2.48b $\pm$ 1.20
	木本	27.37 $\pm$ 15.19	140.18b $\pm$ 38.79	68.02 $\pm$ 34.95	24.61 $\pm$ 11.30	226.05b $\pm$ 82.56	274.12b $\pm$ 87.98	2.30b $\pm$ 1.14
	单子叶	22.05 $\pm$ 13.04	—	—	15.39A $\pm$ 5.22	92.77A $\pm$ 61.19	130.82A $\pm$ 60.31	—
	双子叶	24.47b $\pm$ 11.22	147.07b $\pm$ 51.84	61.32ab $\pm$ 25.41	23.41Bb $\pm$ 8.41	195.78B $\pm$ 97.07	241.15Bb $\pm$ 103.00	2.40b $\pm$ 1.077

不同大写字母代表不同功能型植物同一植被带中的差异显著 ($P<0.05$), 不同小写字母代表同种功能型植物在不同植被带上的差异显著 ($P<0.05$), —表示无数据

表 3 环境因子主成分载荷矩阵

Table 3 Principal component load matrix of environmental factors

环境因子 Environment factor	第一主成分 First principal component	第二主成分 Second principal component	环境因子 Environment factor	第一主成分 First principal component	第二主成分 Second principal component
MAT	0.91	0.42	SWC	0.83	0.56
MAP	1	-0.10	STN	0.85	0.52
AI	1	-0.06	STP	-0.25	0.97
太阳辐射	-0.45	0.90	C:N	0.73	-0.68

MAT: 年均温 Mean annual temperature; MAP: 年均降水 Mean annual precipitation; AI: 干旱指数 Aridity index; SWC: 土壤含水率 Soil water content; STN: 土壤全氮含量 Soil total nitrogen; STP: 土壤全磷含量 Soil total phosphorus; C:N: 土壤碳氮比 Soil C/N ratio

表 4 叶片解剖性状与环境因子主成分间相关关系

Table 4 Correlation among leaf anatomical traits and principal components of environmental factors

主成分轴 Principal component	类别 Type	上表皮厚度 Upper epidermal thickness/ μm	栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness/ μm	海绵组织厚度 Spongy tissue thickness/ μm	下表皮厚度 Under epidermal thickness/ μm	叶肉厚度 Mesophyll thickness/ μm	叶片厚度 Leaf thickness/ μm	栅海比 Palisade-spongy tissue thickness ratio
第一主成分轴	总体	-0.20 *	-0.45 **	-0.06	-0.22 *	-0.05	-0.10	-0.27 **
PC1	草本	-0.19	-0.45 **	-0.02	-0.19	0.06	0.02	-0.26 *
	木本	-0.22	-0.49 **	-0.09	-0.29	-0.34 *	-0.39 *	-0.39 *
	双子叶	-0.23 *	-0.43 **	-0.05	-0.29 **	-0.16	-0.21 *	-0.26 **
	单子叶	-0.41	—	—	-0.25	0.04	0.08	—
第二主成分轴	总体	-0.30 **	-0.35 **	-0.18	-0.22 *	-0.10	-0.17	-0.06
PC2	草本	-0.32 **	-0.33 **	-0.13	-0.25 *	-0.03	-0.08	-0.07
	木本	-0.20	-0.42 **	-0.25	-0.15	-0.28	-0.38 *	-0.12
	双子叶	-0.34 **	-0.33 **	-0.18	-0.26 **	-0.16	-0.25 **	-0.06
	单子叶	-0.31	—	—	-0.23	-0.58	0.05	—

PC1: 第一主成分 First principal component; PC2: 第二主成分 Second principal component; * $P<0.05$; ** $P<0.01$

2.5 叶片解剖性状与物种相对优势度之间的关系

不同植被带中, 物种相对优势度与叶片解剖性状间的相关性存在差异 (表 5)。在考虑所有物种的情况

下,物种相对优势度主要与栅栏组织厚度和海绵组织厚度呈现显著负相关关系($P<0.05$)。然而,在 HT01 中,物种相对优势度与叶肉厚度、叶片厚度存在显著负相关关系($P<0.05$);在 HT02 中,物种相对优势度与叶片解剖性状间的关系均未达到显著水平($P>0.05$);在 HT03 中,物种相对优势度仅与栅栏组织厚度呈现显著的正相关关系($P<0.05$)。

表 5 不同植被带叶片解剖性状与物种相对优势度的相关性

Table 5 Correlations among leaf anatomical traits and the dominance of each species within communities

样地 Site	上表皮厚度 Upper epidermal thickness/ μm	栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness/ μm	海绵组织厚度 Spongy tissue thickness/ μm	下表皮厚度 Under epidermal thickness/ μm	叶肉厚度 Mesophyll thickness/ μm	叶片厚度 Leaf thickness/ μm	栅海比 Palisade-spongy tissue thickness ratio
总体 Total	0.09	0.38 *	0.40 *	0.20	0.12	0.18	-0.20
HT01	-0.30	<0.01	0.33	-0.29	-0.50 *	-0.44 *	-0.31
HT02	-0.31	-0.28	-0.11	-0.10	-0.36	-0.33	-0.12
HT03	0.54	0.85 *	-0.96	0.64	0.54	0.70	0.80

* $P<0.05$

3 讨论

3.1 沿干旱梯度植物叶片解剖性状旱生结构明显

植物在对黄土高原环境的长期适应中形成了与环境相协调的一系列形态和解剖特征,以期最大程度地减小环境对植物的不利影响。在本研究中,由森林草原带,典型草原带再到荒漠草原带,年均温逐渐降低,水分胁迫程度逐渐增加(表 1),物种叶片的表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、叶片厚度及栅海比都表现出增大趋势($P<0.05$,图 2,表 4)。这些结果表明黄土高原植物的叶片解剖性状沿着干旱梯度总体呈现旱生结构增加的趋势。与本研究结果类似,朱广龙等^[31]的研究表明,随着生境干旱程度的加剧,酸枣的叶片、表皮细胞及角质层厚度增加,栅栏组织更为厚而紧密,海绵组织逐渐退化。厚的表皮细胞及附属物可以在抵御强光和高辐射的同时调节叶片的水分平衡^[12]。栅栏组织厚度增加,不仅可以保证进行光合作用的能力,提高了光能利用效率,也能起到调节蒸腾的作用^[32],提升了叶片的资源获取能力^[33]。而栅栏组织和海绵组织应对外界环境变化的敏感程度不同,导致两者的比值发生改变。较大的栅海比能够提高叶片的水分利用效率,表明了植物体对水分胁迫的环境具有较强的适应性^[34]。除了温度和水分因素外,土壤养分条件也是影响叶片解剖性状变异的驱动因子。通常在资源贫乏的环境中生长的植物会拥有更大的叶片厚度和表皮细胞厚度^[11, 35]。类似地本研究也发现随着土壤养分降低,植物叶片的表皮和栅栏组织厚度呈增厚的趋势(表 4)。

3.2 不同功能型植物叶片解剖性状沿干旱梯度的变化存在差异

外界环境的长期影响促使植物体形成了不同的功能型^[36],而不同的功能型植物对不同环境因子的敏感程度也有差异^[37],这也就导致了不同功能型植物叶片对环境因子的响应方式和适应策略有所不同。本研究中,随着水分减少,草本植物的表皮厚度呈现显著增厚的趋势,而木本植物则是叶肉厚度和叶片厚度显著增厚(表 4)。这可能是由于草本植物生命周期短,需要在有限的时间内通过提高资源获取能力^[38],同时尽可能地减少水分损失,提高水分利用效率,以增强自身的生存和适应能力,快速完成生活史^[39],而增厚表皮可以使资源获取和结构建成投入之间得到平衡^[40]。相比于草本植物,木本植物拥有更发达的输导组织和根系,用以获取资源,抵御不良环境条件对植物体造成的影响。另外,木本植物通常具有较草本植物更大的叶片厚度^[22]。增大叶片和叶肉厚度可以减少强光对叶片的伤害,增加叶片保水性,同时提高植物的光能利用效率^[4, 14, 39, 41]。

除了水分条件外,草本植物和木本植物的栅栏组织厚度均随土壤养分降低而增厚(表 4),这可能是因为发达的栅栏组织与高光合速率有关,生长在养分贫瘠的环境中的植物会优先将养分分配给光合组织,以保障光合作用的顺利进行。此外,土壤养分条件分别与草本植物的表皮厚度以及木本植物的叶片厚度呈显著的负

相关关系($P < 0.05$, 表 4)。前人的研究结果也表明,在土壤养分贫瘠的环境中,植物通常具有较厚的表皮细胞和叶片^[9, 11]。表皮细胞与光射入叶片的过程有关^[42],与光合作用相辅相成,而厚的叶片能够更好的储藏水分,增强叶片韧性^[39]。这表明不同生长型植物在满足自身生长需求的同时,草本植物更倾向于将养分分配到光合组织和器官中,以促进快速生长,而木本植物往往分配较多的养分用于结构构建和贮藏器官,从而提高植物适应能力^[43-44]。

在不同纲植物中,双子叶植物包括了所有的木本植物和大部分的草本植物。与所有物种的变化趋势类似,随着降水的减少和土壤养分含量的减少,双子叶植物各解剖性状也均呈现出增大的趋势(表 2 和表 4)。Nardini 等^[45]在研究中也发现表皮厚度、海绵组织厚度及栅海比会影响叶片中水分运输阻力。同时, Sack 等^[34]认为栅海比与叶片水分运输阻力呈负相关关系。因此,本研究中,在干旱地区双子叶植物具有较高的解剖性状厚度说明双子叶植物通过采取提高水分运输效率的策略来应对水分胁迫的环境。与双子叶植物不同,单子叶植物的叶片解剖性状与土壤水分和养分因子未表现出显著的关系(表 4),这可能是由于单子叶植物叶片具有特殊的结构,其叶片对极端环境的适应主要是通过泡状细胞的形态和位置、导管直径以及气孔和气孔器来进行调节的,以此来减少单子叶植物的水分散失,增强强光反射和机械支撑作用^[16, 46]。

3.3 不同植被带中植物叶片解剖性状与物种优势度关系存在差异

不同生境下,植物可获取资源的差异会导致其有不同的功能性状,代表了植物竞争能力的差异^[20, 47]。总体来看,黄土高原地区物种相对优势度与栅栏组织和海绵组织的厚度呈现显著的正相关关系($P < 0.05$, 表 5)。由于栅栏组织和海绵组织与光能获取、水分利用相关^[48]。本研究结果表明,物种相对优势度的高低与植物获取资源的能力紧密相关。然而,不同植被带中,物种相对优势度与叶片解剖性状之间的关系存在差异。其中,森林草原带植物的相对优势度随着叶肉厚度和叶片厚度的减少而增加,典型草原带植物的相对优势度与叶片解剖性状间不存在显著相关关系,荒漠草原带植物的相对优势度随着栅栏组织厚度的增加而增加。这一结果反映了优势植物采取不同的适应策略来应对不同的生境条件。

在较适宜的森林草原带草地群落中,具有低叶肉厚度和叶片厚度的薄叶植物占据优势地位,如白羊草、胡枝子、苔草。薄的叶片往往具有较低的含水量、较高的叶绿素含量以及较低的比叶重^[49-50]。这说明薄叶植物在对养分和水分进行分配的时候,相对减少了对叶片建成的投资,进而增加了植物资源获取和生长代谢的投资^[22]。这样的资源分配方式有利于提高植物在适宜的环境中对水分和养分的竞争能力,进而提高物种在群落中的竞争能力,从而形成优势种,是一种竞争型的适应策略。

典型草原带中,群落内物种相对优势度与叶片解剖性状间没有显著的相关性($P > 0.05$, 表 5)。这可能是由于该地区植物具有较为多样的环境适应策略。在 HT02 中,物种相对优势度大于 10%的物种包括兴安胡枝子,白羊草,铁杆蒿。其中,兴安胡枝子是具有根瘤的豆科植物,根瘤有利于提高叶片中的氮含量,从而能够提高叶片光合速率^[51]。白羊草是卷叶植物,具有发达的维管束鞘和厚壁组织来应对干旱胁迫。而铁杆蒿的叶片属于环栅型,叶片表皮具有发达的栅栏组织,防御强光、辐射和高温对叶片的灼伤,降低水分散失率^[52]。

相比森林草原带和典型草原带,荒漠草原带的植物能够形成叶片肉质化程度较高的旱生形态^[53],表现为物种相对优势度与栅栏组织厚度呈显著正相关关系($P < 0.05$, 表 5)。在本研究中,荒漠草原带的优势物种主要是盐爪爪和红砂。二者均具有高度发达的栅栏组织(栅栏组织厚度分别为 460.57 μm 和 404.22 μm)。荒漠植物叶片中发达的栅栏组织有助于提高植物的光合作用,避免荒漠地区强烈光照对叶肉细胞的灼伤^[54]。肉质化的叶片中具有发达的储水组织可以协调栅栏组织进行光合作用,在不降低蒸腾强度的条件下,提高光合效率,获得更多的生存资源,提高自身的竞争力。

4 结论

本文通过比较黄土高原森林草原植被带、典型草原植被带和荒漠草原植被带上的植物叶片解剖性状,发现从森林草原带到典型草原带再到荒漠草原带,植物叶片的栅栏组织变厚,栅海比增加,旱生特征不断加强。

不同功能型的植物在适应环境中所采取的适应策略存在差异。其中,随着干旱胁迫增加,草本植物表皮厚度增大,而木本植物则是通过增大叶肉厚度和叶片厚度对于旱环境进行适应;双子叶植物各叶片解剖性状均呈现增厚的趋势,而单子叶植物叶片解剖性状的变化均不显著。不同植被带中,优势植物采取不同的适应策略来应对生境条件。森林草原带中,优势植物主要是采取竞争型适应策略的薄叶植物;典型草原带中,植物的相对优势度与叶片解剖性状间不存在显著相关关系;荒漠草原带植物的相对优势度随着栅栏组织厚度的增加而增加。

参考文献(References):

- [1] Li L, Ma Z Q, Niinemets Ü, Guo D L. Three key sub-leaf modules and the diversity of leaf designs. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1542.
- [2] 刘金环, 曾德慧, Don Koo Lee. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系. *生态学杂志*, 2006, 25(8): 921-925.
- [3] 蔡永立, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学 I. 叶片解剖特征的比较. *植物生态学报*, 2001, 25(1): 90-98, 130.
- [4] 陈艳艳, 黄轩, 黄晓霞, 程小毛. 贡嘎山不同海拔峨眉冷杉叶片生态解剖结构特性研究. *西南林业大学学报: 自然科学*, 2020, 40(6): 160-165.
- [5] Ennajeh M, Vadel A M, Cochard H, Khemira H. Comparative impacts of water stress on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-sensitive olive cultivar. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 2010, 85(4): 289-294.
- [6] 王勇, 梁宗锁, 龚春梅, 韩蕊莲, 于靖. 干旱胁迫对黄土高原 4 种蒿属植物叶形态解剖学特征的影响. *生态学报*, 2014, 34(16): 4535-4548.
- [7] 吴丽君, 李志辉, 杨模华, 王佩兰. 赤皮青冈幼苗叶片解剖结构对于旱胁迫的响应. *应用生态学报*, 2015, 26(12): 3619-3626.
- [8] Givnish T. On the adaptive significance of leaf form. *Topics in Plant Population Biology*. London: Macmillan Education UK, 1979: 375-407.
- [9] Witkowski E T F, Lamont B B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 1991, 88(4): 486-493.
- [10] 陈旭, 刘洪凯, 赵春周, 王强, 王延平. 山东滨海盐碱地 11 个造林树种叶解剖特征对土壤条件的响应. *植物生态学报*, 2019, 43(8): 697-708.
- [11] 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.
- [12] Rossatto D R, Kolb R M, Franco A C. Leaf anatomy is associated with the type of growth form in Neotropical savanna plants. *Botany*, 2015, 93(8): 507-518.
- [13] 郅亚栋, 蒋腊梅, 吕光辉, 杨晓东, 王恒方, 滕德雄. 温带荒漠植物叶片功能性状对土壤水盐的响应. *生态环境学报*, 2018, 27(11): 2000-2010.
- [14] 任尚福, 吕光辉. 不同生境西伯利亚白刺叶片解剖结构研究. *中国野生植物资源*, 2020, 39(9): 1-5.
- [15] 吴建波, 王小丹. 高寒草原优势种紫花针茅叶片解剖结构对青藏高原高寒干旱环境适应性分析. *植物生态学报*, 2021, 45(3): 265-273.
- [16] 寇萌, 尹秋龙, 焦菊英. 黄土丘陵沟壑区 10 种单子叶植物叶片解剖结构及环境适应性. *西北植物学报*, 2019, 39(1): 102-109.
- [17] Tian M, Yu G, He N, Hou J. Leaf morphological and anatomical traits from tropical to temperate coniferous forests: mechanisms and influencing factors. *Scientific Reports*, 2016, 6: 19703.
- [18] Liu X R, Chen H X, Sun T Y, Li D Y, Wang X, Mo W Y, Wang R L, Zhang S X. Variation in woody leaf anatomical traits along the altitudinal gradient in Taibai Mountain, China. *Global Ecology and Conservation*, 2021, 26: e01523.
- [19] Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, Craine J M, Oleksyn J, Westoby M, Walters M B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164(S3): S143-S164.
- [20] Grime J P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 1977, 111(982): 1169-1194.
- [21] Tilman D. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. (MPB-26), volume 26. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1988, 4(1): 28-29.
- [22] Zhang S H, Zhang Y, Xiong K N, Yu Y H, Min X Y. Changes of leaf functional traits in Karst rocky desertification ecological environment and the driving factors. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 24: e01381.
- [23] 张仕豪, 熊康宁, 张俞, 季传泽, 马学威, 赖佳丽, 闵小莹. 典型石漠化生态系统演替过程优势植物种叶片功能性状特征及影响因素. *生态环境学报*, 2019, 28(11): 2165-2175.
- [24] 彭少麟, 李跃林, 余华, 任海. 鼎湖山森林群落不同演替阶段优势种叶生态解剖特征研究. *热带亚热带植物学报*, 2002, 10(1): 1-8.
- [25] Fu B J, Wang S, Liu Y, Liu J B, Liang W, Miao C Y. Hydrogeomorphic ecosystem responses to natural and anthropogenic changes in the loess plateau of China. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2017, 45: 223-243.
- [26] Lü H Y, Liu D S, Guo Z T. Natural vegetation of geological and historical periods in Loess Plateau. *Chinese Science Bulletin*, 2003, 48(5): 411-416.

- [27] 孙天雨, 王雪, 李丹洋, 刘欣蕊, 王瑞丽, 张硕新. 黄土高原草地根系生物量沿环境梯度变化规律. 生态学报, 2021, 41(15): 6234-6244.
- [28] 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, 王倩, 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.
- [29] Liu H, Hu B, Wang Y S, Liu G R, Tang L Q, Ji D S, Bai Y F, Bao W K, Chen X, Chen Y M, Ding W X, Han X Z, He F, Huang H, Huang Z Y, Li X R, Li Y, Liu W Z, Lin L X, Zhu O Y, Qin B Q, Shen W J, Shen Y J, Su H X, Song C C, Sun B, Sun S, Wang A Z, Wang G X, Wang H M, Wang S L, Wang Y S, Wei W X, Xie P, Xie Z Q, Yan X Y, Zeng F J, Zhang F W, Zhang Y J, Zhang Y P, Zhao C Y, Zhao W Z, Zhao X Y, Zhou G Y, Zhu B. Two ultraviolet radiation datasets that cover China. *Advances in Atmospheric Sciences*, 2017, 34(7): 805-815.
- [30] Trabucco A and Zomer R J. 2018. Global Aridity Index and Potential Evapo-Transpiration (ET0) Climate Database v2. CGIAR Consortium for Spatial Information (CGIAR-CSI). Published online, available from the CGIAR-CSI GeoPortal at <https://cgiarcsi.community>
- [31] 朱广龙, 魏学智. 酸枣叶片结构可塑性对自然梯度干旱生境的适应特征. 生态学报, 2016, 36(19): 6178-6187.
- [32] 王飞, 郭树江, 樊宝丽, 张卫星, 王方琳, 韩福贵, 张裕年, 孙涛. 不同年代梭梭叶功能性状差异及其与土壤因子的关系. 草业科学, 2020, 37(12): 2486-2496.
- [33] 陈旭, 刘洪凯, 王强, 邹红阳, 朱启良, 王延平. 鲁东丘陵同质生境中 11 个树种叶解剖学特性比较. 应用与环境生物学报, 2019, 25(3): 655-664.
- [34] Sack L, Frole K. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees. *Ecology*, 2006, 87(2): 483-491.
- [35] de Paula L F A, Kolb R M, Porembski S, Silveira F A O, Rossatto D R. Rocks and leaves: can anatomical leaf traits reflect environmental heterogeneity in inselberg vegetation? *Flora*, 2019, 250: 91-98.
- [36] Cody M L. Growth-form diversity and community structure in desert plants. *Journal of Arid Environments*, 1989, 17(2): 199-209.
- [37] 吴佳佳, 李素英, 周舆, 杨理, 王鑫厅, 杨秀影, 常英. 典型草原地区环境温度对植物温度的影响研究. 干旱区资源与环境, 2020, 34(1): 156-162.
- [38] 席璐璐, 侯倩倩, 王国华, 宋冰. 荒漠绿洲过渡带一年生草本植物对干旱胁迫的响应. 生态学报, 2021, 41(13): 5425-5434.
- [39] 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.
- [40] 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.
- [41] Song G Y, Hou J H, Li Y, Zhang J H, He N P. Leaf caloric value from tropical to cold-temperate forests: latitudinal patterns and linkage to productivity. *PLoS One*, 2016, 11(6): e0157935.
- [42] Poulson M E, Vogelmann T C. Epidermal focussing and effects upon photosynthetic light-harvesting in leaves of *Oxalis*. *Plant, Cell & Environment*, 1990, 13(8): 803-811.
- [43] 郑淑霞, 上官周平. 不同功能型植物光合特性及其与叶氮含量、比叶重的关系. 生态学报, 2007, 27(1): 171-181.
- [44] Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Functional Ecology*, 2004, 18(3): 419-425.
- [45] Nardini A, Raimondo F, Lo gullo M A, Salleo S. Leafminers help us understand leaf hydraulic design. *Plant, Cell & Environment*, 2010, 33(7): 1091-1100.
- [46] 胡选萍. 黄帚橐吾叶片气孔特征及对高寒环境的响应. 草地学报, 2016, 24(6): 1283-1289.
- [47] Teurlinx S, Velthuis M, Seroka D, Govaert L, van Donk E, van de Waal D B, Declerck S A J. Species sorting and stoichiometric plasticity control community C: P ratio of first-order aquatic consumers. *Ecology Letters*, 2017, 20(6): 751-760.
- [48] Terashima I, Inoue Y. Palisade tissue chloroplasts and spongy tissue chloroplasts in spinach: biochemical and ultrastructural differences. *Plant and Cell Physiology*, 1985, 26(1): 63-75.
- [49] 黄振英, 吴鸿, 胡正海. 30 种新疆沙生植物的结构及其对沙漠环境的适应. 植物生态学报, 1997, 21(6): 521-530.
- [50] 李亚, 魏怀东, 陈芳, 周兰萍, 胡小柯, 丁峰, 张勃. 甘肃河西地区典型沙生植物叶绿素和脯氨酸累积研究. 西北林学院学报, 2018, 33(3): 27-32, 73.
- [51] 王银柳, 耿倩倩, 黄建辉, 王常慧, 李磊, 哈斯木其尔, 牛国祥. 氮肥和种植密度对达乌里胡枝子的生长与生物固氮的影响. 植物生态学报, 2021, 45(1): 13-22.
- [52] 高松, 苏培玺, 严巧娣, 丁松爽, 张岭梅. C₄荒漠植物猪毛菜与木本猪毛菜的叶片解剖结构及光合生理特征. 植物生态学报, 2009, 33(2): 347-354.
- [53] Grace O M. Succulent plant diversity as natural capital. *Plants, People, Planet*, 2019, 1(4): 336-345.
- [54] 李全发, 王宝娟, 安丽华, 吉成均. 青藏高原草地植物叶解剖特征. 生态学报, 2013, 33(7): 2062-2070.