

DOI: 10.5846/stxb202204070904

张旋,李蕊希,郑洲,李泽厚,贡璐,罗艳,吴雪.极端干旱区多枝桤柳叶片功能性状及其与土壤理化因子的关系.生态学报,2023,43(9):3699-3708.

Zhang X, Li R X, Zheng Z, Li Z H, Gong L, Luo Y, Wu X. Leaf functional traits of *Tamarix ramosissima* in extremely arid region and their relationship with soil physicochemical factors. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(9): 3699-3708.

极端干旱区多枝桤柳叶片功能性状及其与土壤理化因子的关系

张 旋^{1,2,3}, 李蕊希^{1,2,3}, 郑 洲^{1,2,3}, 李泽厚^{1,2,3}, 贡 璐^{1,2,3}, 罗 艳^{1,2,3}, 吴 雪^{1,2,3,4,*}

1 新疆大学生态与环境学院, 乌鲁木齐 830046

2 绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046

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

4 新疆大学生态学博士后科研流动站, 乌鲁木齐 830046

摘要:叶片是植物获取资源的重要器官,研究其功能性状与环境因子的关系,有助于更好地了解植物对环境要素变化的生态适应性。以塔里木盆地北缘不同生境下(绿洲、过渡带、荒漠)典型荒漠植物多枝桤柳(*Tamarix ramosissima*)为研究对象,分析其叶片结构和生理性状在不同生境间的差异,建立叶片性状与土壤理化因子的相关关系,解析荒漠植物的生态适应性并揭示影响荒漠植物叶片功能性状的关键环境因子。结果表明:(1)多枝桤柳叶片功能性状具有不同程度的变异,其中叶片面积变异幅度最大(40%),比叶面积、可溶性蛋白含量等变异幅度最小(均为15%)。(2)多枝桤柳叶片厚度和叶片面积等结构性状以及叶片可溶性蛋白、脯氨酸、淀粉含量等生理性状在不同生境中均具有显著差异($P<0.05$),其中可溶性蛋白、脯氨酸含量均在荒漠生境中达到最高。(3)多枝桤柳叶片部分功能性状之间存在显著的相关关系,其中叶片厚度、淀粉含量等与叶组织密度呈显著负相关关系($P<0.05$),而叶片厚度与淀粉含量之间、可溶性糖含量与非结构性碳水化合物含量之间均呈极显著正相关关系($P<0.01$)。(4)通过RDA排序分析发现,土壤速效磷含量、土壤含水量、pH、容重等土壤环境因子影响较大,对多枝桤柳叶片功能性状有较好的解释。研究表明多枝桤柳通过叶片功能性状变化以及性状之间协同-权衡的生态对策来适应极端干旱环境,土壤水分和速效磷含量是影响其叶片功能性状最关键的土壤环境因子,研究可为极端干旱区荒漠植被的科学管理、保护和恢复提供理论依据。

关键词:极端干旱区;多枝桤柳;叶片功能性状;生境;土壤理化因子

Leaf functional traits of *Tamarix ramosissima* in extremely arid region and their relationship with soil physicochemical factors

ZHANG Xuan^{1,2,3}, LI Ruixi^{1,2,3}, ZHENG Zhou^{1,2,3}, LI Zehou^{1,2,3}, GONG Lu^{1,2,3}, LUO Yan^{1,2,3}, WU Xue^{1,2,3,4,*}

1 College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

2 Key Laboratory of Oasis Ecology of Education Ministry, Urumqi 830046, China

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

4 Ecology Post-Doctoral Research Station, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

Abstract: Leaf is an important organ for plants to obtain resources. Studying the relationships between its functional traits and environmental factors helps to better understand the ecological adaptability of plants to environmental changes. In this

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:2022-04-07; 采用日期:2022-08-15

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

study, with the aim of determining the ecological adaptations of desert plants and revealing the environmental factors that influencing the functional traits of them, we investigated a typical desert plant, *Tamarix ramosissima*, in different habitats (oasis, transition zone and desert) at the northern edge of the Tarim Basin, analyzed the differences in its leaf structure and physiological traits, and established the correlation between them with soil physicochemical factors. The results showed that: (1) the functional traits of *Tamarix ramosissima* leaves exhibited different degrees of variation, with the greatest variation in leaf area (40%) and the least variation in specific leaf area and soluble protein content (both 15%). (2) The structural traits including leaf thickness and leaf area, as well as physiological traits including leaf soluble protein, proline, and starch contents of *Tamarix ramosissima* were significantly different among the three habitats ($P < 0.05$), with soluble protein and proline contents reaching the highest levels in desert habitats. (3) There were significant correlations between several functional traits of *Tamarix ramosissima* leaves. Leaf thickness and starch content were significantly negatively correlated with leaf tissue density ($P < 0.05$), while the correlations between leaf thickness and starch content, soluble sugar content and non-structural carbohydrate content were significantly positive ($P < 0.01$). (4) The RDA analysis revealed that soil environmental factors including soil available phosphorus content, soil water content, pH and bulk density had the greatest influence, and could explain the leaf functional trait variations of *Tamarix ramosissima* better. This study indicates that *Tamarix ramosissima* adapts to extreme arid environment by developing ecological responses that varying in leaf functional traits and forming synergistic trade-offs between them. Soil available phosphorus content and soil water content are the most critical soil environmental factors affecting leaf functional traits of *Tamarix ramosissima*. The findings of this study provide a theoretical basis for the scientific management, conservation, and restoration of desert vegetation in extreme arid region.

Key Words: extreme arid region; *Tamarix ramosissima*; leaf functional traits; habitat; soil physicochemical factors

植物功能性状是植物在漫长进化过程中对外界环境适应的产物^[1], 叶片作为植物与环境接触面积最大且最敏感的器官^[2], 其功能性状可以更加直观地反映植物对资源的获取、利用以及为适应环境变化所进行的调整和改变^[3]。植物叶片面积、厚度等结构性状易于观测和测量, 可在不同种类之间进行比较, 因此被认为是适应异质性环境的重要表征^[4]。其中叶片面积大小反映了叶片的资源获取能力, 尤其是对光照资源的捕获^[5]; 叶片厚度能体现植物对水分利用存储能力^[6]。比叶面积也是用于反映植物对外界环境适应性的常用指标, 但其变化常常不是孤立的, 多与叶组织密度呈一定相关关系, 可以指示植物的耐旱性并反映植物叶片的承载和防御能力^[7]。面临长期干旱胁迫, 植物通常发展出较厚的叶片, 并采取减小比叶面积、叶片面积、增大叶组织密度等资源保守策略来增强抗逆性^[8]。此外, 植物生理的响应调节也是其应答环境变化的重要途径^[9]。当植物受到水分、盐分等逆境胁迫时, 植物会通过积累渗透调节物质来提高细胞液浓度以维持细胞膨压, 保证各种复杂的生理生态过程能够正常进行^[10-11]。脯氨酸、可溶性蛋白、无机离子等均是常见的渗透调节物质^[12], 其含量发生变化会对植物细胞的水势、吸水功能等产生影响, 从而维持细胞原生质与外界环境渗透平衡, 阻止植物细胞水分流失^[13]。植物通过调节和改变自身的形态结构与生理特性等功能性状来适应生存环境^[14], 并在环境的筛选作用中形成了不同的生长、繁殖、防御等生存策略^[15], 深刻地影响着生态系统的结构和功能^[1], 在生态学研究一直备受关注^[5]。

植物功能性状会受到环境变化的强烈影响^[16-17]。国内外学者围绕植物功能性状随环境变化开展了大量研究, 发现影响植物功能性状的关键环境要素包括气候(温度、水分、光照)、地形(海拔、坡向、坡位)、土壤性质(生物、化学及物理性质)等, 多集中在森林和草地生态系统^[17-20], 而涉及极端干旱区荒漠生态系统的研究相对有限^[21]。在局域尺度下, 气候条件相似、地形条件较为均一, 植物生境的土壤环境状况对其个体生长发育作用凸显, 会显著影响其叶片功能性状。例如, 丁佳等^[22]报道土壤含水量和全氮含量是影响亚热带常绿阔叶林植物功能性状变异的主要因素; 霍佳璇等^[17]指出土壤砂粒含量和砾石含量对柴达木盆地荒漠植物功能性状影响较大; 焦亮等^[23]研究表明土壤水分和土壤盐分是限制内陆河湿地芦苇叶片性状的关键环境因子。

研究植物功能性状与土壤环境变化两者之间的关系,有助于更好地了解植物对环境要素变化的敏感性和抗性,加深植物对环境变化适应与响应的认识^[24]。

极端干旱区环境恶劣严苛,分布于该区域的荒漠植物发展出独特的生态适应策略,在维持荒漠生态系统结构和功能稳定、抑制荒漠化等多方面起着重要作用^[25–26]。塔里木盆地北缘地区降水稀少、蒸发强烈、气候干燥,是典型的极端干旱区域,生态环境脆弱,多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)在此区域分布广泛。该区域具有三种特殊生境:绿洲、荒漠及其之间的过渡带,在土壤环境方面存在明显差异,优势荒漠植物多枝怪柳是如何适应不同生境值得进一步探究。因此本研究以多枝怪柳为研究对象,分析其叶片结构和生理性状在绿洲、荒漠以及过渡带等不同生境间的差异,建立多枝怪柳叶片性状与其生境土壤环境要素的相关关系,解析荒漠植物生态适应性并确定影响荒漠植物叶片功能性状的关键环境因子,以期为极端干旱区荒漠植被保护提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于塔克拉玛干沙漠北缘,地处塔里木河流域上游区域,地跨东经 79°40′—82°00′、北纬 39°30′—41°15′,属暖温带大陆性干旱荒漠气候,气候干燥,年平均降水量为 75 mm,年均蒸发量高达 2500 mm,受风沙影响较大;多年平均气温 10.8℃,无霜期 180—224 d。研究区主要的土壤类型为灌漠土、棕漠土、盐碱土和风沙土;植被种类较少,主要组成为杨柳科、菊科植物等,多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)、胡杨(*Populus euphratica* Oliv)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia* Shap)、芦苇(*Phragmites communis*)、罗布麻(*Apocynum venetum*)等是最有代表性的荒漠植物。其中,多枝怪柳是研究区分布最为广泛的多年生灌木或乔木,在长期进化过程中形成了耐干旱、耐贫瘠、抗风沙等优良特性,具有防沙治沙、防治水土流失的生态作用,是良好的荒漠化治理植物。

1.2 数据获取

2020 年 7 月,在对研究区全面踏查的基础上,以多枝怪柳为研究对象,据其分布情况,分别在绿洲、过渡带和荒漠等 3 种典型生境各设置 3 个 20 m×20 m 样方进行植被调查以及样品采集工作。经调查,不同生境多枝怪柳种群特征如表 1 所示。

表 1 不同生境多枝怪柳种群特征
Table 1 The community structure of *Tamarix ramosissima* in different habitats

生境类型 Habitat types	密度 Density/(株/hm ²)	株高 Height/cm	冠幅 Crown range/cm	盖度 Coverage/%
绿洲 Oasis	183.33±58.57	380.81±35.95a	398.47±57.47a	92.00±2.00a
过渡带 Transitional zone	383.33±92.80	132.04±4.25b	190.63±14.01b	67.00±2.00b
荒漠 Desert	191.33±30.14	161.97±2.80b	202.41±12.78b	52.00±2.00c

表中数据为平均值±标准误,不同小写字母表示具有显著性差异(P<0.05)

在每个样方内,对分布在其中的多枝怪柳进行详细调查,记录其数量;并利用卷尺、塔尺等工具测量其株高、冠幅等形态学参数。调查完成后,在每一样方内选择形态结构相近、长势良好的多枝怪柳 3 株,从各方向采集其成熟、健康的叶片若干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。此外,在每个样方内中心位置,去除表层凋落物后,利用环刀法采集原状土用于测定土壤容重;并利用土钻采集 0—20 cm 表层土的土壤样品,挑除植物根系、石头等杂物混合均匀后分为 2 份,一份装入铝盒用以测定土壤含水量,另一份装入自封袋用以测定土壤理化性质。

1.3 指标测定

1.3.1 叶片功能性状测定

叶片结构性状测定:测定指标有叶片厚度(leaf thickness, LT, cm)、叶片面积(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)。测定方法为将带回实验室的叶片使用电子天平(精确度 0.001 g)称量得出叶片鲜重,然后从所采集的植物叶片中选取大小形状相似、无病虫害、成熟且完整的叶片,使用电子游标卡尺(精确度 0.01 mm)测量其叶片厚度,后将叶片分散平铺展开,使用扫描仪(CanoScan LiDE300)扫描并用 ImageJ 软件分析计算叶片面积。将扫描后的叶片在烘箱中 105℃ 下杀青 2h,并在 75℃ 下烘干 48h 至恒重,后使用电子天平测量叶片干重。比叶面积和叶组织密度可通过以下公式计算得出:

比叶面积(SLA)= 叶片面积/叶干质量 (1)

叶组织密度(LTD)= 叶干质量/(叶片面积×叶片厚度) (2)

叶片生理性状测定:测定指标有叶片可溶性蛋白含量(soluble protein content, SP, mg/kg)、可溶性糖含量(soluble sugar content, SS, g/kg)、淀粉含量(starch content, ST, g/kg)、脯氨酸含量(proline content, Pro, g/kg)、非结构性碳水化合物含量(nonstructural carbohydrates, NSCs, g/kg)。其中可溶性糖和淀粉含量的总和为非结构性碳水化合物含量(NSCs)。测定方法为:采用考马斯亮蓝法 G-250 法测定叶片可溶性蛋白含量(SP);采用蒽酮比色法测定叶片可溶性糖(SS)和淀粉(ST)含量;采用磺基水杨酸法测定叶片脯氨酸含量(Pro)^[27]。

1.3.2 土壤理化因子的测定

本研究测定的土壤理化因子指标包括土壤含水量(soil water content, SWC, %)、容重(bulk density, BD, g/cm³)、pH 值、电导率(electrical conductivity, EC, μS/cm)以及土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)、全氮(total nitrogen, TN)、全磷(total phosphorus, TP)元素含量(g/kg)以及土壤碱解氮含量(alkali hydrolyzable nitrogen, AN, mg/kg)、土壤速效磷含量(available phosphorus, AP, mg/kg)等。其中采用烘干法测定土壤含水量;采用环刀法测定土壤容重;采用电位计法测定土壤 pH 值;采用电导法测定土壤电导率;分别采用重铬酸钾容量法、凯氏定氮法与钼锑抗比色法测定土壤全碳、全氮与全磷含量;采用碱解扩散法测定土壤碱解氮含量;采用碳酸氢钠法测定土壤速效磷含量^[28]。经测试,不同生境土壤理化因子特征如表 2 所示。

表 2 不同生境土壤基本概况

Table 2 Basic overview of soils in different habitats

生境类型 Habitat types	土壤类型 Soil types	含水量 SWC/%	容重 BD/ (g/cm ³)	pH	电导率 EC/ (μS/cm)	有机碳 SOC/ (g/kg)	全氮 TN/ (g/kg)	全磷 TP/ (g/kg)	碱解氮 AN/ (mg/kg)	速效磷 AP/ (mg/kg)
绿洲 Oasis	灌漠土	0.32±0.01a	1.10±0.18	8.74±0.08a	420.33±26.36a	3.49±0.09a	0.27±0.02a	0.61±0.01a	8.49±0.89a	1.34±0.01a
过渡带 Transitional zone	盐碱土	0.22±0.03ab	1.14±0.08	8.29±0.28ab	2296.67±129.14b	2.03±0.04b	0.08±0.01b	0.54±0.01b	4.12±0.24b	0.87±0.07b
荒漠 Desert	风沙土	0.01±0.00c	1.30±0.01	8.24±0.07b	1640.67±132.16c	2.18±0.11b	0.07±0.01bc	0.57±0.02ab	5.07±0.31bc	1.91±0.11c

表中数据为平均值±标准误,不同小写字母表示具有显著性差异(P<0.05)

1.4 数据处理与统计分析

用 Excel 2019、SPSS 26、OriginPro 2018 对所得数据进行处理、分析和绘图。对多枝怪柳叶片性状进行描述性统计分析,得到叶片功能性状的变异特征,其中变异系数(Coefficient of Variation, CV)=(各功能性状标准差/各功能性状算术平均值)×100%;利用单因素方差分析(One-Way ANOVA)检验不同生境下多枝怪柳叶片功能性状的差异性;采用 Pearson 相关性检验对多枝怪柳叶片功能性状之间的相关性进行分析;利用冗余分析(Redundancy Analysis, RDA)探究多枝怪柳叶片功能性状与土壤理化因子间的关系。

2 结果与分析

2.1 多枝怪柳叶片功能性状变异特征

多枝怪柳叶片功能性状的描述性统计结果如表 3 所示,可以看出多枝怪柳叶片功能性状的变异系数均不高于 40%,因此相对较为稳定。其中比叶面积、可溶性蛋白、非结构性碳水化合物等性状变化最小,变异系数

分别为 15%、15%和 16%,平均值分别为 50.41 cm²/g、9.86 mg/kg、96.03 g/kg。变异系数最大的功能性状为叶片面积和脯氨酸,变异系数分别为 40%、37%,平均值分别为 3.81 cm²、0.83 g/kg,分别在 2.00—6.67 cm²和 0.49—1.48 g/kg 范围内变动。叶片厚度、叶组织密度、可溶性糖、淀粉含量等性状的变异幅度相对较小,变异系数均在 20%—22% 范围内。

表 3 多枝桉柳叶片功能性状描述性统计分析
Table 3 Descriptive statistical analysis of leaf functional traits of *Tamarix ramosissima*

	叶片功能性状 Leaf functional traits	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 Average	标准误 Standard error	变异系数 Coefficient of variation/%
结构性状 Structural trait	叶片厚度/cm	0.35	0.66	0.45	0.03	20.00
	叶片面积/cm ²	2.00	6.67	3.81	0.51	40.00
	比叶面积/(cm ² /g)	37.32	65.02	50.42	2.58	15.00
生理性状 Physiological trait	叶组织密度/(g/cm ³)	0.03	0.06	0.04	0.00	22.00
	脯氨酸含量/(g/kg)	0.49	1.48	0.83	0.10	37.00
	可溶性蛋白/(mg/kg)	7.69	11.48	9.86	0.49	15.00
	可溶性糖/(g/kg)	57.43	97.74	79.39	5.30	20.00
	淀粉/(g/kg)	11.08	22.86	16.64	1.20	22.00
	非结构性碳水化合物/(g/kg)	74.72	116.28	96.03	5.21	16.00

2.2 不同生境下多枝桉柳叶片功能性状差异

单因素方差分析结果表明,多枝桉柳叶片厚度和叶片面积等结构性状以及可溶性蛋白、脯氨酸、淀粉含量等生理性状在不同生境中具有显著差异($P<0.05$)。3 种生境中,多枝桉柳叶片面积大小的排列顺序为过渡带> 绿洲> 荒漠,且过渡带生境桉柳叶片面积显著高于荒漠($F=9.734,P=0.013$),平均值为 (5.51 ± 0.58) cm²

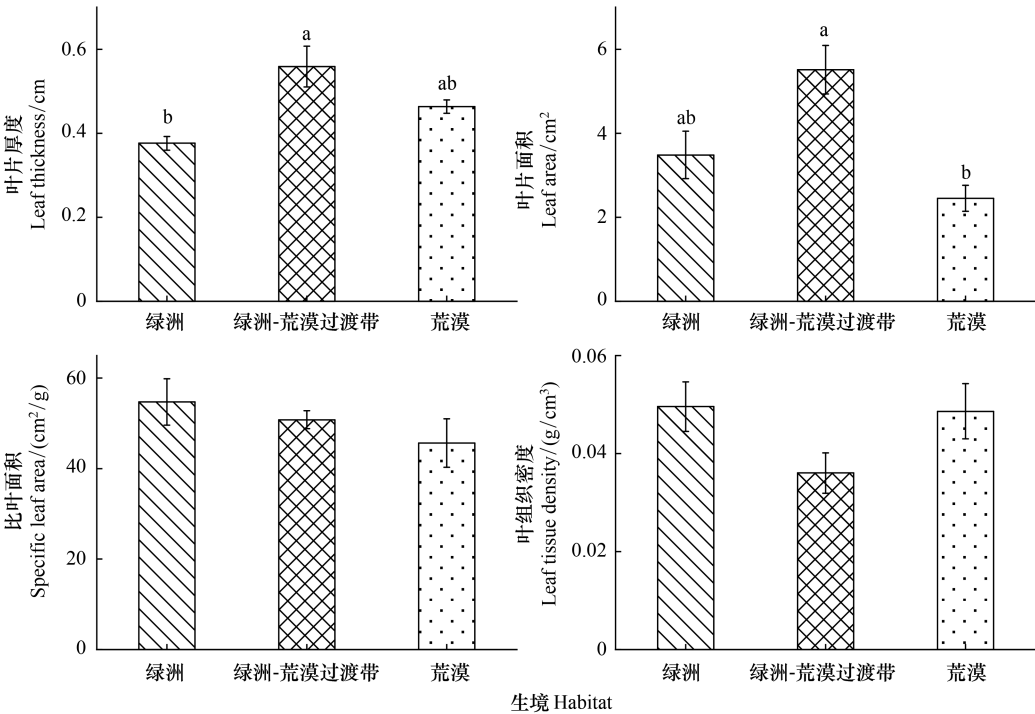


图 1 不同生境下多枝桉柳叶片结构性状(平均值±标准误差)
Fig.1 Leaf structural traits of *Tamarix ramosissima* in different habitats(Mean±SE)
不同小写字母表示不同生境下多枝桉柳叶片功能性状差异显著($P<0.05$)

(图 1)。多枝桉柳叶片厚度大小的排序顺序为过渡带 > 荒漠 > 绿洲,且过渡带生境多枝桉柳叶片厚度显著高于绿洲($F=8.708, P=0.017$),平均值为(0.56 ± 0.05 cm)(图 1)。生理性状中,多枝桉柳淀粉含量也呈现出与叶片厚度相同的规律(图 2),而可溶性蛋白、脯氨酸则不同,其含量均在荒漠生境中达到最高,平均值分别为(11.25 ± 0.17 mg/kg、 1.17 ± 0.18 g/kg)。荒漠生境中多枝桉柳脯氨酸含量显著高于绿洲和过渡带生境($F=5.617, P=0.042$)(图 2),而荒漠生境多枝桉柳可溶性蛋白含量显著高于绿洲($F=14.265, P=0.005$),但与过渡带无显著差异(图 2)。

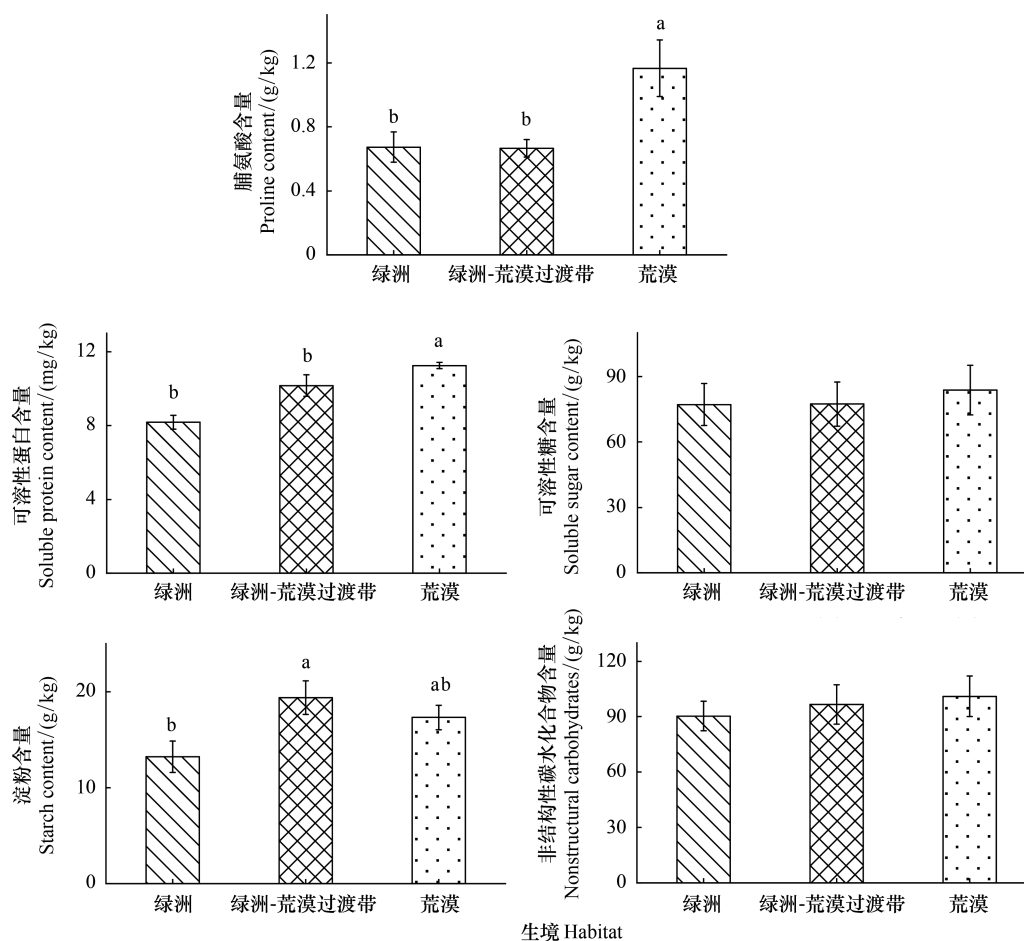


图 2 不同生境下多枝桉柳叶片生理性状 (平均值±标准误差)

Fig.2 Physiological traits of Leaves of *Tamarix ramosissima* in different habitats (Mean±SE)

2.3 多枝桉柳叶片功能性状的相关性

对多枝桉柳叶片功能性状进行 Pearson 相关性检验,结果表明多枝桉柳叶片厚度与叶组织密度呈显著负相关关系($P<0.05$),与淀粉呈极显著正相关关系($P<0.01$);叶组织密度与淀粉呈极显著负相关关系($P<0.01$);可溶性糖与非结构性碳水化合物呈极显著正相关关系($P<0.01$),而其他功能性状之间则不存在显著相关关系。

2.4 多枝桉柳叶片功能性状与土壤理化因子的关系

利用 RDA 排序进一步分析多枝桉柳叶片功能性状与生境土壤理化因子的关系,结果表明多枝桉柳叶片功能性状在第 I 轴、第 II 轴的解释量分别为 41.2%和 29.6%,第 III 轴、第 IV 轴的解释量之和为 27%,前两轴累计解释多枝桉柳叶片功能性状特征量为 70.8%,对多枝桉柳叶片功能性状和土壤理化因子的累计解释量为 97.8%。由此可知,前两轴能够很好地反映多枝桉柳叶片功能性状和土壤理化因子关系,并且主要由第 I 轴决定。

表 4 多枝桤柳叶片功能性状的相关性

Table 4 Correlation of leaf functional traits of *Tamarix ramosissima*

	叶片厚度 LT	叶片面积 LA	比叶面积 SLA	叶组织密度 LTD	脯氨酸含量 Pro	可溶性蛋白 SP	可溶性糖 SS	淀粉 ST	非结构性碳水化合物 NSCs
叶片厚度 LT	1								
叶片面积 LA	0.629	1							
比叶面积 SLA	-0.062	0.208	1						
叶组织密度 LTD	-0.739 *	-0.593	-0.597	1					
脯氨酸含量 Pro	0.103	-0.487	-0.613	0.336	1				
可溶性蛋白 SP	0.372	-0.287	-0.439	-0.089	0.514	1			
可溶性糖 SS	0.162	0.098	-0.247	0.064	0.492	-0.164	1		
淀粉 ST	0.817 **	0.396	0.235	-0.808 **	-0.074	0.5	-0.189	1	
非结构性碳水化合物 NSCs	0.352	0.19	-0.197	-0.12	0.484	-0.052	0.974 **	0.036	1

** 表示极显著相关($P<0.01$); * 表示显著相关($P<0.05$);LT:叶片厚度 Leaf thickness;LA:叶片面积 Leaf area;SLA:比叶面积 Specific leaf area;LTD:叶组织密度 Leaf tissue density;Pro:脯氨酸含量 Proline content;SP:可溶性蛋白 Soluble protein content;SS:可溶性糖 Soluble sugar content;ST:淀粉 Starch content;NSCs:非结构性碳水化合物 Nonstructural carbohydrates

图 3 中,虚线箭头代表多枝桤柳叶片功能性状,实线箭头代表其生境土壤理化因子;箭头连线的长短表示多枝桤柳叶片功能性状与土壤理化因子关系的大小,箭头连线越长表示相关性越大,反之越小;箭头与排序轴的夹角表示相关性的大小,夹角越小,相关性越大。结果表明,土壤理化因子中土壤含水量、土壤 pH、土壤容重和土壤速效磷含量箭头连线最长,说明土壤含水量、土壤 pH、土壤容重和土壤速效磷含量对极端干旱区多枝桤柳叶片功能性状变异起到了较好的解释。土壤 pH、土壤含水量与淀粉含量、比叶面积成正比,与叶组织密度、脯氨酸含量成反比;土壤有机碳、全磷、全氮含量与可溶性蛋白含量成正比,与叶片面积、叶片厚度、可溶性糖、非结构性碳水化合物含量成反比。同时,土壤速效磷、土壤碱解氮含量、土壤容重和电导率的结果与土壤 pH、土壤含水量、土壤有机碳、全磷、全氮含量这五个土壤理化因子的结果相反,其中电导率与叶片面积相关性最大,土壤碱解氮含量与叶组织密度相关性最大。

3 讨论

3.1 不同生境下多枝桤柳叶片功能性状的变化规律

研究区地处塔里木河流域上游,绿洲、荒漠以及二者之间的过渡带是该区域特色鲜明的生境类型。本研究中经调查发现,过渡带生境中多枝桤柳种群密度最大(表 1)。这可能是由于绿洲生境作为当地从事农业生产经济活动的重要场所,受人为干扰强烈,荒漠生境则受到水分亏缺、风沙活动频繁等自然条件限制。而处于二者之间的过渡带是绿洲与荒漠的物理分割线,该生境则是人为干扰和自然干扰的结合区,干扰程度和频率居中,因此该生境中多枝桤柳呈现出最大的种群密度,但相应地该生境多枝桤柳的株高和冠幅等个体形态特

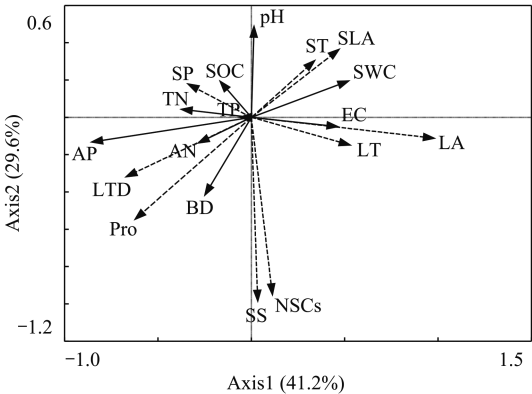


图 3 多枝桤柳叶片功能性状与土壤理化因子的 RDA 二维排序图

Fig.3 Two-dimensional RDA sequence map of leaf functional traits and soil physicochemical factors of *Tamarix ramosissima* in extreme arid region

LT:叶片厚度 Leaf thickness;LA:叶片面积 Leaf area;SLA:比叶面积 Specific leaf area;LTD:叶组织密度 Leaf tissue density;Pro:脯氨酸含量 Proline content;SP:可溶性蛋白 Soluble protein content;SS:可溶性糖 Soluble sugar content;ST:淀粉 Starch content;NSCs:非结构性碳水化合物 Nonstructural carbohydrates;SWC:土壤含水量 Soil water content;BD:容重 Bulk density;EC:电导率 Electrical conductivity;SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon;TN:全氮 Total nitrogen;TP:全磷 Total phosphorus;AN:土壤碱解氮 Alkali hydrolyzable nitrogen;AP:土壤速效磷 Available phosphorus

征相较于绿洲和荒漠生境均较小。这预示着该生境由于柽柳个体数量众多可能存在着更激烈的水分争夺,进一步限制了植株生长。此外,本研究结果表明,多枝柽柳的叶片厚度和叶片面积在3种生境中具有显著差异($P<0.05$),其中叶片厚度和叶片面积分别在绿洲和荒漠生境最小,而均在过渡带生境中最大(图1)。叶片结构性状是衡量植物抗旱性的重要形态指标,可表征植物对环境资源利用和保存能力^[4],在不利环境下,植物采取将更多的资源投入到叶片构建以抵抗逆境胁迫的生态策略^[8]。已有研究表明:当土壤水分缺乏时,植物倾向于投资较厚的叶片,通过增大其水汽运输距离而增加水分蒸发的阻力,保证叶片的储水能力^[8-9];同时,干旱缺水会影响植物叶片的水分代谢,对其叶片细胞的分裂和延伸有限制作用^[11],这可能是过渡带生境多枝柽柳叶片厚度和面积最大的原因。

多种渗透调节物质在植物体内的合成与积累,对增强其抗寒、抗旱、抗盐碱及抗涝等抗逆能力发挥着重要作用^[9,12,29-32]。本研究中,荒漠生境平均土壤含水量仅为0.55%,远低于其他2种生境,极低的含水量会造成植物体内自由水和束缚水减少^[33]。研究发现3种生境下多枝柽柳叶片可溶性蛋白、脯氨酸以及非结构性碳水化合物含量等生理性状表现出一致规律,即荒漠>过渡带>绿洲(图2)。这表明荒漠生境的多枝柽柳积累了大量渗透调节物质以应对长期干旱缺水的环境,保证细胞内部各种生理生化过程的正常进行。叶片淀粉含量在3种生境呈现规律有所不同,表现为过渡带>荒漠>绿洲(图2)。这可能是因为在干旱胁迫下,土壤含水量下降对植物生长的影响早于对光合作用的影响,导致光合产物盈余^[34-35]。叶片作为碳源和碳汇的主要器官,非结构性碳水化合物主要以可溶性糖形式积累,并且水分胁迫使植物叶片中的淀粉向可溶性糖转化以维持植物水势,则用以储存的淀粉含量减少^[36-37]。这与杜尧等^[38]的研究结果一致,东北地区兴安落叶松树通过将淀粉转化成可溶性糖的方式维持其正常的生理活动。

3.2 多枝柽柳叶片功能性状之间及其与土壤理化因子关系

植物功能性状之间不是孤立地响应环境变化,而是在长期适应环境的过程中,通过调节资源分配实现彼此之间的协调与权衡,提高对环境变化的适应性^[36,39],这在本研究中也得到了证实。相关性分析结果显示多枝柽柳叶片厚度、叶组织密度、淀粉含量、可溶性糖含量以及非结构性碳水化合物含量之间具有显著相关关系,说明多枝柽柳通过增加叶片厚度、降低叶组织密度并积累大量渗透调节物质的方式来适应所处环境,体现出干旱生境的叶性策略。

植物生长发育与所处生境密切相关,其对资源利用的策略深受生境质量影响^[40-41]。土壤环境作为植物群落生长的重要物质来源和能量来源,为植物提供了所需的养分、水分及能量,是影响植物生长策略的主导因素^[42]。本研究通过RDA排序分析发现土壤含水量、pH、容重和速效磷对多枝柽柳叶片功能性状的影响最大。其中,土壤含水量与多枝柽柳多个叶片性状关系密切^[43]。这是因为在干旱气候背景下研究区土壤水分稀缺并伴有较高程度的土壤盐渍化,多枝柽柳群落在水分胁迫下,为保持碳水平衡,其通过调节叶片储存养分能力和改变叶片渗透调节物质以及牺牲对叶片面积等性状的投资与其生态功能维持来抵御环境胁迫。这与郅亚栋^[2]等人对不同土壤水盐梯度下各生长型植物叶片性状的研究结果一致。由于研究区土壤受强烈蒸发所形成极端干旱条件,加剧了盐分在土壤表层的聚集,使土壤呈碱性,同时也降低了土壤养分的有效性^[44]。本研究中土壤电导率与多枝柽柳比叶面积呈正相关,说明多枝柽柳采取增大比叶面积的方式来适应外部的高盐环境,也从侧面反映出盐胁迫使土壤水势降低,诱导植物发生水分胁迫,引发植物对环境变化响应的形态可塑性^[45]。此外,土壤速效磷含量与多枝柽柳叶片性状密切相关。这是因为磷作为生态系统常见的限制因子,当土壤中速效磷含量越高,则植物参与光合作用、呼吸作用、能量储存和传递等生理代谢能力越强,可以促进植物根系的生长发育,扎入深层土壤获取水分,提高植物适应干旱环境的能力^[46]。

4 结论

本研究在塔里木盆地北缘绿洲、过渡带、荒漠等不同生境下,对典型荒漠植物多枝柽柳种群特征、叶片结构和生理性状进行了分析,建立了其叶片性状与生境土壤理化因子的关系。研究表明分布在该区域的多枝柽

柳其叶片性状具有一定程度的变异,其中以叶片面积变异程度最大,比叶面积、可溶性蛋白变异程度最小。多枝桧柳叶片厚度和叶片面积等结构性状以及可溶性蛋白、脯氨酸、淀粉等生理性状在绿洲、过渡带、荒漠等 3 种生境中具有显著差异,其通过不同叶片性状之间的协同-权衡来更好地适应生境变化。多枝桧柳叶片性状与其生境土壤理化因子之间具有密切联系,其中土壤水分和速效磷的影响最为关键。综上所述,多枝桧柳叶片功能性状对生境差异具有明显的响应特征,体现其对极端干旱环境的生态适应性,研究可为荒漠植被的科学管理、保护和恢复提供理论依据。

参考文献 (References):

- [1] 孟婷婷,倪健,王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [2] 郑亚栋,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.
- [3] Damián X, Ochoa-López S, Gaxiola A, Fornoni J, Domínguez C A, Boege K. Natural selection acting on integrated phenotypes: covariance among functional leaf traits increases plant fitness. The New Phytologist, 2020, 225(1): 546-557.
- [4] 庞世龙,欧芷阳,凌福诚,何峰,陆国导,彭玉华. 桂西南岩溶区 18 种适生植物叶性状变异及经济谱. 生态学杂志, 2021, 40(10): 3041-3049.
- [5] 李耀琪,王志恒. 植物叶片形态的生态功能、地理分布与成因. 植物生态学报, 2021, 45(10): 1154-1172.
- [6] McLean E H, Prober S M, Stock W D, Steane D A, Potts B M, Vaillancourt R E, Byrne M. Plasticity of functional traits varies clinally along a rainfall gradient in *Eucalyptus tricarpa*. Plant, Cell and Environment, 2014, 37(6): 1440-1451.
- [7] 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.
- [8] 马万飞,何奕成,王寅,李景文. 极端干旱区绿洲胡杨叶片性状及其对水分条件的响应. 林业调查规划, 2020, 45(3): 152-157.
- [9] 杨育苗,蒋志荣,安力. 干旱胁迫下旱地籽瓜生理响应及其抗旱性评. 干旱区研究, 2018, 35(3): 735-742.
- [10] 陈亚鹏,陈亚宁,李卫红,张宏锋. 塔里木河下游干旱胁迫下的胡杨生理特点分析. 西北植物学报, 2004, 24(10): 1943-1948.
- [11] 安海龙,谢乾瑾,刘超,夏新莉,尹伟伦. 水分胁迫和种源对黄柳叶功能性状的影响. 林业科学, 2015, 51(10): 75-84.
- [12] 张璐,刘炳响,牟洪香,马长明,连亚妮,王晓. 干旱胁迫下文冠果耐盐生理生化特性研究. 西南林业大学学报:自然科学, 2021, 41(4): 63-71.
- [13] 吴敏,张文辉,周建云,马闯,韩文娟. 干旱胁迫对栓皮栎幼苗细根的生长与生理生化指标的影响. 生态学报, 2014, 34(15): 4223-4233.
- [14] 王鑫,杨磊,赵倩,张钦弟. 黄土高原典型小流域草地群落功能性状对土壤水分的响应. 生态学报, 2020, 40(8): 2691-2697.
- [15] 郑颖,温仲明,宋光,丁曼. 延河流域森林草原区不同植物功能型适应策略及功能型物种数量随退耕年限的变化. 生态学报, 2015, 35(17): 5834-5845.
- [16] 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.
- [17] 霍佳璇,任梁,潘莹莹,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.
- [18] 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.
- [19] 王晶苑,王绍强,李勿兰,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.
- [20] 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.
- [21] Akram M A, Zhang Y H, Wang X T, Shrestha N, Malik K, Khan I, Ma W J, Sun Y, Li F, Ran J Z, Deng J M. Phylogenetic independence in the variations in leaf functional traits among different plant life forms in an arid environment. Journal of Plant Physiology, 2022, 272: 153671.
- [22] 丁佳,吴茜,闫慧,张守仁. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响. 生物多样性, 2011, 19(2): 158-167.
- [23] 焦亮,关雪,刘雪蕊,董小刚,李方. 内陆河湿地芦苇叶功能性状特征及其对土壤环境因子的响应. 干旱区研究, 2020, 37(1): 202-211.
- [24] Ripley B, Frole K, Gilbert M. Differences in drought sensitivities and photosynthetic limitations between co-occurring C3 and C4 (NADP-ME) Panicoid grasses. Annals of Botany, 2010, 105(3): 493-503.
- [25] Noy-Meir I. Desert ecosystems: environment and producers. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973, 4: 25-51.
- [26] 杨本漫,王若水,肖辉杰,曹琪琪,刘涛. 黄河上游半干旱盐渍区桧柳群落土壤水盐空间变化. 应用与环境生物学报, 2018, 24(2):

230-238.

- [27] 路文静, 李奕松. 植物生理学实验教程. 北京: 中国林业出版社, 2012: 54-61.
- [28] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 23-89.
- [29] 张维军, 袁汉民, 陈东升, 王小亮, 亢玲, 何进尚. 小麦抗旱性生理生化机制及 QTL 研究进展. 干旱地区农业研究, 2015, 33(6): 139-148.
- [30] 潘澜, 薛立. 植物淹水胁迫的生理学机制研究进展. 生态学杂志, 2012, 31(10): 2662-2672.
- [31] 赵福庚, 刘友良. 胁迫条件下高等植物体内脯氨酸代谢及调节的研究进展. 植物学通报, 1999, 34(5): 540-546.
- [32] 宋士伟, 焦德志, 陈旭, 赵泽龙, 杨允菲. 野大麦对干旱胁迫的生理响应与转录组分析. 干旱区研究, 2019, 36(4): 909-915.
- [33] 杜景周. 荒漠植物的水分生理特征与耐旱特性. 甘肃科技, 2006, 22(1): 169-170, 173.
- [34] McDowell N G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. Plant Physiology, 2011, 155(3): 1051-1059.
- [35] Pinheiro C, Chaves M M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? Journal of Experimental Botany, 2010, 62(3): 869-882.
- [36] 冯淑华, 陈雅君, 周阳. 干旱胁迫下三叶草渗透调节物质动态及与叶片水分的相关性. 中国草地学报, 2011, 33(6): 70-74.
- [37] 赵军营, 李绍华, 代占武, 范培格. 半根和全根干旱对嘎拉苹果组培苗渗透调节物质积累的影响. 西北植物学报, 2005, 25(12): 2484-2489.
- [38] 杜尧, 韩轶, 王传宽. 干旱对兴安落叶松枝叶非结构性碳水化合物化合物的影响. 生态学报, 2014, 34(21): 6090-6100.
- [39] 王凯, 逢迎迎, 吕林有, 张大鹏, 焦向丽. 杨树幼苗自然干旱过程中非结构性碳水化合物变化. 生态学杂志, 2021, 40(7): 1969-1978.
- [40] 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.
- [41] 刘旻霞, 马建祖. 甘南高寒草甸植物功能性状和土壤因子对坡向的响应. 应用生态学报, 2012, 23(12): 3295-3300.
- [42] 刘旻霞, 李俐蓉, 车应弟, 焦骄. 高寒草甸不同演替阶段植物叶片功能性状研究. 植物研究, 2019, 39(5): 760-769.
- [43] 刘玉平, 刘贵峰, 达福白乙拉, 程伟燕, 陈志婧, 姜丽丽. 地形因子对大青沟自然保护区不同森林群落叶性状的影响. 林业科学, 2017, 53(3): 154-162.
- [44] James J J, Tiller R L, Richards J H. Multiple resources limit plant growth and function in a saline-alkaline desert community. Journal of Ecology, 2005, 93(1): 113-126.
- [45] 张秀芳, 穆振北, 林美娇, 江森华, 巩嘉欣, 游巍斌. 琅岐岛 4 种优势植物叶功能性状及其影响因子. 应用与环境生物学报, 2020, 26(3): 667-673.
- [46] 盘远方, 李娇凤, 姚玉萍, 姜勇, 利恒春, 王晓凤, 卢国琼, 杨晨, 黄诗雯, 蒋文平. 桂林岩溶石山青冈群落植物功能多样性和环境因子与坡向的关联研究. 生态学报, 2021, 41(11): 4484-4492.