

胡杨枝叶功能性状对地下水位梯度的响应与适应

魏圆慧, 王志鑫, 梁文召, 马富龙, 韩路*

(塔里木大学 植物科学学院, 新疆阿拉尔 843300)

摘要:以塔里木荒漠河岸林建群种胡杨为研究对象,测定胡杨叶厚度(LTS)、叶面积(LA)、比叶面积(SLA)、叶干物质含量(LDMC)、叶组织密度(LTD)与当年生小枝长(TSL)、小枝茎直径(TSD)、叶面积比率(LAR)、叶茎质量比(LSMR)、小枝茎密度(TSWD)、胡伯尔值(HV)等枝叶功能性状,研究地下水位梯度(GWD)上胡杨枝叶性状的变异特征,采用单因素方差分析、Pearson 相关与主成分分析,研究胡杨枝叶功能性状间的协调与权衡关系及性状组合,以期从功能性状的角度揭示胡杨适应干旱荒漠环境的生态策略。结果表明:(1)胡杨枝叶性状种内变异较大,变异系数 8.61%~59.31%,其中 HV 变异系数最大(59.31%),LDMC、LAR 变异系数较低(8.61%、9.75%),且二者对 GWD 变化不敏感,保守性较高。(2)方差分析显示,胡杨枝叶功能性状在 GWD 1.5 m 与 4.8 m 间差异显著($P<0.05$),而 LTS、LTD、TSL、HV 在 $GWD\leq 2.4$ m 和 $GWD\geq 3.5$ m 之间均差异显著($P<0.05$)。(3)相关与主成分分析表明,LA、SLA、LDMC、LTS、LTD、LAR、TSWD、HV 可作为反映胡杨枝叶性状特征的重要指标;28 对枝叶性状显著相关($P<0.05$),其中 HV 与 TSL、TSD 分别呈显著负相关、正相关关系($P<0.05$),与展叶效率(LAR、LSMR)、LA、LM 均呈显著负相关关系($P<0.05$);展叶效率(LAR、LSMR)与 LDMC 呈极显著负相关关系($P<0.01$),LA、SLA 与 TSWD 均呈负相关关系,表明干旱区荒漠植物在维持水力-机械安全和碳收益之间存在潜在的权衡机制。研究发现,胡杨采取降低 LA、SLA、展叶效率(LAR、LSMR),增大 LTS、LDMC、TSWD、HV 等一系列有利于减少水分散失、储存资源(养分、水分)和增强抗性的生态策略来适应干旱贫瘠的荒漠环境;植物经济谱同样存在于荒漠生态系统中,随全球变暖与区域水资源短缺,总体上向慢速投资收益的保守型一端转移。

关键词:胡杨;功能性状;权衡;植物经济谱;生态对策

中图分类号:Q948.112⁺.3;S792.119

文献标志码:A

Response and Adaptation of Twig-leaf Functional Traits of *Populus euphratica* to Groundwater Gradients

WEI Yuanhui, WANG Zhixin, LIANG Wenzhao, MA Fulong, HAN Lu*

(College of Plant Science, Tarim University, Alar, Xinjiang 843300, China)

Abstract: We studied leaf and twig functional traits, namely, leaf thickness(LTS), leaf area(LA), specific leaf area(SLA), leaf dry weight of every leaf (LM), leaf dry matter content(LDMC), leaf tissue density (LTD) and twig length (TSL), twig diameter (TSD), leaf area ratio (LAR), leaf/stem mass ratio (LSMR), Twig stem wood density (TSWD) and Huber value(HV) of *Populus euphratica* Oliv. in Tarim extremely arid area. We analyzed the variation characteristics of these functional traits along the groundwater depth gradient (GWD), and the trade-off between leaf-twig traits and functional traits combination by One-way ANOVA, Pearson correlation and principal component analysis(PCA), in order to reveal the eco-

收稿日期:2020-01-07;修改稿收到日期:2020-05-25

基金项目:国家自然科学基金(31860165, 31560182);兵团区域创新计划(2018BB047);大学生创新训练计划(201910757023, 2019018)

作者简介:魏圆慧(1999—),女,在读大学本科,从事功能生态学研究。E-mail: 13239931900@163.com

*通信作者:韩路,博士,教授,主要从事干旱区生态学研究。E-mail: hlzky@163.com

logical strategy of *P. euphratica* to adapt the extremely arid desert environment. The results showed that: (1) the variation coefficient was from 8.61% to 59.31%, the HV was the largest (59.31%), LDMC and LAR were the smallest (8.61%, 9.75%) and the most conservative traits. (2) Variance analysis showed that thirteen traits of *P. euphratica* had significant difference between GWD 1.5 m and 4.8 m, and there were significant difference of LTS, LTD, TSL and HV between $GWD \leq 2.4$ m and $GWD \geq 3.5$ m. (3) Correlation and principal component analysis (PCA) showed that LA, SLA, LDMC, LTS, LTD, LAR, TSWD and HV could be used as important indicators to reflect the characteristics of *P. euphratica* twig-leaf traits. There were significant correlation between 28 pairs of leaf-twig traits ($P < 0.05$), especially HV was significantly negative correlation with TSL and positive correlation with TSD ($P < 0.05$), and TSL was negative correlation with TSD, as well. HV was significantly negative correlation with LAR, LSMR, LA, LM ($P < 0.05$). Also, leaf display efficiency (LAR and LSMR) were significantly negative correlation with LDMC ($P < 0.05$), and TSWD was negative correlation with LA and SLA. It indicated that there was a potential trade-off mechanism between machine-water safety and carbon availability of *P. euphratica* in arid areas. *P. euphratica* adopted the ecological strategy, such as reducing LA, SLA and leaf display efficiency (LAR and LSMR), increasing LTS, LDMC, TSWD and HV, which were beneficial to reduce water loss, storing resources (nutrients and water) and enhancing resilience, to adapt the arid-barren desert environment. Plant economic spectrum also existed in desert ecosystems. With global warming and regional water shortage, it generally shifted towards the conservative strategy of slow investment-return.

Key words: *Populus euphratica* Oliv.; functional traits; trade-off; plant economic spectrum; ecological strategy

植物功能性状是其在环境中经过长期的自然选择及适应进化逐渐形成并对生态系统功能有一定影响的核心植物属性,其能够影响植物对环境的耐受度和对生境的需求,进而可决定物种在何处生存、繁殖与分布^[1]。植物可通过调节和改变自身的功能性状来应对多变的环境,因而形成了不同的生长、繁殖、防御等生存策略。近年来,国内外学者探讨了植物高度、叶片、枝、根和种子性状沿环境梯度的变化趋势与相互关系,指出植物器官之间存在着联系、资源之间存在着耦合^[2-7],形成了一个完整的植物经济谱,反映植物“生产-维持”之间的权衡^[6]。叶片作为植物与外界环境接触面积最大的功能构造及对环境变化最为敏感的植物器官,能反映植物适应环境变化的生态权衡策略^[8];枝作为植物运输水分、营养物质的重要通道和支撑树冠的主要结构,其性状直接影响植株的机械稳定性、空间拓展、防御、固碳和竞争能力^[9],因而枝条与叶片性状之间的协变则直接决定了植物对空间资源的利用和对环境的响应及生存适应策略^[8-9]。研究表明,比叶面积(SLA)反映植物对空间资源的获取能力,叶干物质含量(LDMC)体现植物对养分的保存能力,二者反映了植物性状中生物量快速生产(高 SLA,低 LDMC)和养分有效保存(低 SLA,高 LDMC)的基本权衡^[10];叶厚度(LTS)、叶组织密度(LTD)与资源获取、水分养分保存和防御能力有关^[8]。展叶效率(LAR、LSMR)反

映光拦截效率、碳收益、小枝内叶茎生物量分配与机械安全的平衡^[9],小枝长度(TSL)与直径(TSD)反映水分运输与机械安全的权衡^[5];小枝茎密度(TSWD)与植物竖向生长的支撑力、寿命、水分输导、碳储存以及树干的抗逆防御功能有关^[11-13],胡泊尔值(HV)是树木重要的水力功能,反映供应单位叶面积的水分运输能力^[14]。通常资源丰富生境植物倾向于采取快速获取资源的生长策略,贫瘠生境植物采取资源保守策略^[8-9,12],将 SLA、LDMC、TSWD、HV 和展叶效率(LAR、LSMR)等相结合是预测植物适应策略的可行方法^[7-13]。前人利用逐步回归分析和冗余分析探讨了影响功能性状的主要环境因子^[15-16],利用主成分分析方法探讨了植物功能性状之间的协调与权衡关系^[4-5],揭示了植物适应环境的生态权衡策略。然而以往植物功能性状研究主要关注区域和全球尺度上植物性状及其权衡策略^[6-7,17-18],对局域尺度下植物功能性状的环境响应规律了解相对匮乏。因此,研究局域尺度下荒漠植物枝、叶功能性状及其对环境变化响应及相互关系,有助于了解荒漠植物适应环境变化的生态学机制和生存策略。

胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)是杨柳科(Salicaceae)杨属(*Populus*)中最古老、最宝贵的木本种质资源,广泛分布于塔里木极端干旱荒漠区,成为维持干旱荒漠生态系统稳定健康的关键种,其在

抵御风沙、遏制荒漠化、保护生物多样性和维护区域生态平衡、保障绿洲农牧业持续生产中发挥着重要作用。近年来,受全球气候变暖和塔里木河流域大规模水土资源开发利用影响,致使河道断流、地下水位持续降低,引发以地下水为唯一生存水源的荒漠河岸林物种多样性锐减、胡杨生长衰退、林分结构失调,系统功能退化。目前,国内外学者对胡杨种群动态、光合与水分生理对地下水位、CO₂、高温等响应、叶片解剖结构、叶性状等^[20-23]方面展开了广泛研究,但对极端干旱荒漠区胡杨枝叶功能性状对地下水位梯度的响应、权衡关系及适应机制的研究鲜见报道。因此,本研究以塔里木河上游地下水位梯度下的胡杨为对象,测定其当年生小枝和叶片性状,研究胡杨枝叶功能性状特征与变异规律及枝叶性状间的相互关系,探讨两个科学问题:极端干旱区胡杨枝、叶性状间是否受地下水位影响及存在权衡关系?胡杨采取何种干旱性状组合与生态策略来适应极端干旱荒漠生境?这些问题的解答可为塔里木极端干旱荒漠区胡杨种群保护、复壮更新与荒漠植被恢复、生态输水提供理论依据。

1 研究区概况

研究区域位于塔里木河干流上游,该区属典型暖温带大陆性干旱气候,区内光热资源丰富,年均日照时数 2 729.0 h,年均气温 10.4 ℃,≥10 ℃年积温 4 340 ℃;极端最高温度 40.6 ℃,极端最低温度 -23.4 ℃。年均降水量 48.5 mm,年均蒸发量 1 998.4 mm。区域植物群落结构简单、乔灌木三层结构明显,物种多样性低,植被稀疏。优势种为胡杨(*Populus euphratica*)、灰胡杨(*Populus pruinosa*),林下主要分布有多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、芦苇(*Phragmites australis*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)等植物;土壤类型为林灌草甸土。

2 材料和方法

2.1 样地设置与地下水位测定

利用遥感影像与野外实地踏查后,选择塔里木河干流上游荒漠河岸林分布集中、人为干扰较小的塔河源、南口镇、沙雅县设置研究断面,依据群落结构组成、长势与地下水埋深在塔河源河漫滩生境(U₁)、南口镇荒漠绿洲过渡带(U₂、U₃)和沙雅县沙地生境(U₄)设置 50 m × 50 m 样地 4 块(表 1),每块样地以 25 m 为间隔分成 4 个 25 m × 25 m 的小样方,采用相邻格子法以 5 m × 5 m 为基本单元进行每木检尺,记录胸径(DBH)≥1.0 cm 的全部乔木树种种名、胸径、树高、冠幅、枝下高等指标,DBH < 1 cm 的乔木记录其种名、高度、地径、繁殖方式与存活状态等。同时,记录每个样地的海拔、经纬度、林分郁闭度等生态因子。地下水位(GWD)采用人工打井(PVC 管,10 m)、电导法测定^[21],用于长期监测样地地下水位。

2.2 植物样品采集与功能性状测定

2017 年 7~8 月每块样地随机选择 10 株生长健康、无病虫害的胡杨成树,用激光测距测高仪测定树高与枝下高,皮尺测定东西-南北植冠长度(冠幅),然后从每株树冠上部四周方向选取生长良好的 6 个当年生小枝(无分枝),用高枝剪剪下,装入自封袋中(每个小枝一包),样品带回实验室放入冰箱保鲜层中储存。

待测样品于 12 h 内,每株随机取 3 个自封袋,计数每个小枝上的叶片数;用游标卡尺测量叶主脉两侧约 3 mm 处的厚度(每叶 2 个点),平均值即叶厚度(LTS)。用扫描仪扫描获得每个小枝上的叶片图像,再用 Image J 软件测量出每个小枝上的总叶面积,随后使用电子天平(万分之一)称量上述叶片鲜重(LFM),然后放置于烘箱中 80 ℃、48 h 烘干至恒重,称取每个小枝叶干重(LDM),计算单叶面积(LA)、

表 1 不同生境采样胡杨与环境基本特征

Table 1 The characteristics of sampled *P. euphratica* and environments at different habitats

样地 Plot	胸径 DBH /cm	树高 Height /m	冠幅/m Crown	枝下高 Branch height /m	地下水位 GWD /m	土壤含水量 SWC/%	土壤养分 Soil nutrient (0~20 cm)/(g · kg ⁻¹)			
							有机质 SOM	全氮 STN	全磷 STP	全钾 STK
U ₁	20.28	8.36	4.02×3.76	2.27	1.5	29.18	14.81	0.64	0.92	5.12
U ₂	22.89	7.42	4.47×4.12	2.41	2.4	11.38	18.58	0.87	1.16	7.21
U ₃	24.41	6.73	3.78×3.42	2.69	3.5	2.92	11.26	0.46	0.67	6.53
U ₄	26.27	6.54	3.22×3.49	3.17	4.8	1.51	8.12	0.25	0.59	6.26

单叶干重(LM)、比叶面积(SLA)、叶干物质含量(LDMC)和叶组织密度(LTD)。另外,用米尺测量小枝长度(TSL)并称其鲜重,80 ℃烘干称取小枝茎干重(TSM)。计算小枝干重、出叶强度(LI)、叶面积比率(LAR)和叶茎质量比(LSMR)。另外取其余3个自封袋,用米尺测量小枝长度,用扫描仪结合Image J 软件测量每个小枝上的总叶面积,再将小枝削皮,用游标卡尺测量小枝茎基部直径(TSD),排水法测定小枝茎体积,80 ℃烘干后称重,计算小枝茎密度(TSWD)和胡泊尔值(HV)。小枝与叶片功能性状按以下公式^[6-9,14,24]计算。

LA=总叶面积/叶片数(1)

LM=LDM/叶片数(2)

SLA=LA/LM(3)

LDMC=LDM/LFM(4)

LTD=LM/(LA×LTS)(5)

小枝干重=小枝茎干重+叶干重(6)

LI=叶片数/小枝干重(7)

LAR=总叶面积/小枝茎干重(8)

LSMR=总叶干重/小枝茎干重(9)

TSWD=去皮小枝茎干重/小枝体积(10)

HV=小枝横截面积/总叶面积(11)

2.3 土壤取样与土壤含水量的测定

植物样品采集完后,每块样地采用对角线法(5点)采集土样,深度1.0 m,分5层用土钻每隔20 cm取土样,用铝盒封装带回实验室,采用烘干法(80

℃)测定土壤质量含水量(SWC)。

2.4 数据分析

首先对不同地下水位的胡杨小枝、叶片功能性状求算术平均值和标准偏差,利用变异系数(CV)计算各个功能性状的变异程度;对各性状特征值进行单样本 K-S 法正态性检验,再对数据进行对数转换以满足标准化正态分布。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和 Duncan 法检验不同地下水位功能性状的差异性,用 Pearson 相关和主成分(PCA)分析胡杨枝叶功能性状间的协变与权衡关系,探讨胡杨适应干旱荒漠环境的功能性状组合。统计过程采用 SPSS 19.0 完成,用 Origin 8.5 作图。本研究采用箱线图来反映实验数据的分布情况,箱体下上边线为数据分布的25%~75%,这一区间的大小决定了箱体高度;箱体越高,说明数据分布范围较宽,高度越低,则说明数据分布越集中。

3 结果与分析

3.1 胡杨功能性状沿地下水位梯度的分异规律

3.1.1 胡杨枝叶性状变异特征 胡杨枝叶功能性状值在不同地下水位间存在显著差异,极大值是极小值的1.4倍以上,多数功能性状的变异系数均>20%(表2)。其中HV变异系数最大(59.31%),属高变异性;其次为LTD、LSMR、TSL、LTS,变异系数(CV)介于30%~40%之间,属中高程度变异;LA、SLA、LM、LI、TSD、TSWD 变异系数在10%~

表 2 胡杨枝叶性状的变异特征
Table 2 Variations in twig and leaf traits of *P. euphratica*

性状 Trait	最大值 Max.	最小值 Min.	中值 Med.	平均值 Mean	标准差 SD	变异系数 CV/%
叶厚度 Leaf thickness (LTS)/mm	0.458	0.117	0.297	0.283	0.092	32.46
叶面积 Leaf area (LA)/cm ²	12.707	5.442	9.054	9.073	2.088	23.01
比叶面积 Specific leaf area (SLA)/(cm ² /g)	115.44	66.393	90.026	89.951	10.862	12.08
单叶干重 Dry weight of every leaf (LM)/g	0.126	0.054	0.092	0.090	0.023	25.20
叶干物质含量 Leaf dry mass content (LDMC)/(g/g)	0.371	0.262	0.322	0.321	0.028	8.61
叶组织密度 Leaf tissue density (LTD)/(g/cm ³)	0.850	0.217	0.333	0.398	0.159	39.93
叶面积比率 Leaf area ratio (LAR)/(cm ² /g)	94.393	65.808	80.348	79.847	7.781	9.75
叶茎质量比 Leaf/stem mass ratio (LSMR)/(g/g)	25.480	4.633	13.953	13.961	5.033	36.05
出叶强度 Leaf intensity (LI)/(No./g)	17.453	7.186	10.220	10.876	2.714	24.96
小枝长度 Twig length (TSL)/cm	30.30	8.233	15.025	16.076	6.079	37.82
小枝直径 Twig diameter (TSD)/cm	0.203	0.110	0.157	0.155	0.025	16.14
小枝茎密度 Twig stem wood density (TSWD)/(g/cm ³)	0.721	0.265	0.555	0.540	0.117	21.68
胡泊尔值 Huber value (HV)/(m ² /m ²)	0.000 63	0.000 08	0.000 19	0.000 24	0.000 14	59.31

25%之间,属中等变异性。LDMC、LAR 变异最小,变异系数<10%,属低变异性,表明这两性状是资源获取轴上较稳定的变量,对生境变化不敏感,保守性较高。

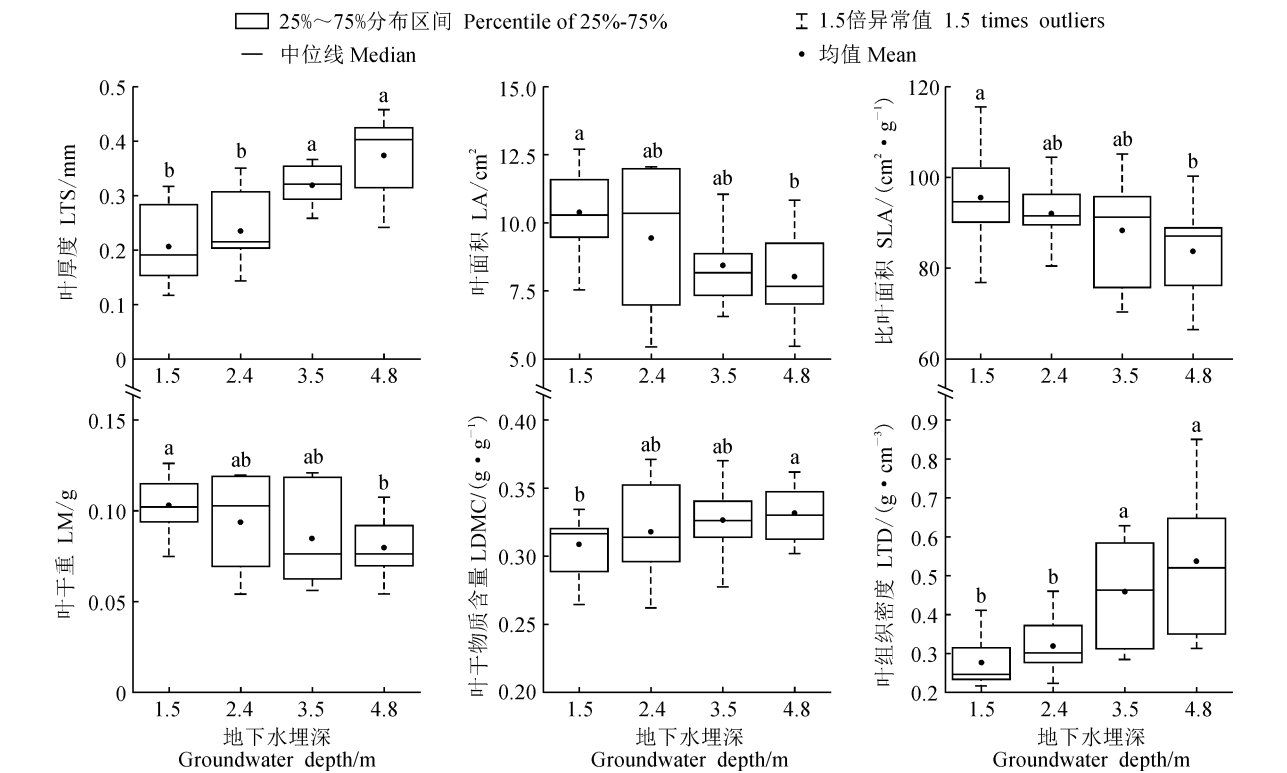
3.1.2 胡杨叶功能性状沿地下水位梯度的分异规律 图 1 可见,胡杨 6 个叶性状均沿 GWD 梯度呈现显著变化($P<0.05$),其中 LTS、LDMC、LTD 随 GWD 埋深增加而逐渐增大,LTS、LTD 在 GWD 1.5、2.4 m 与 3.5、4.8 m 间差异均显著($P<0.05$)。LA、SLA、LM 则随 GWD 埋深增加呈逐渐降低趋势,LA、SLA、LM、LDMC 仅在 GWD 1.5 m 与 4.8 m 之间差异显著($P<0.05$)。

3.1.3 胡杨小枝功能性状沿地下水位梯度的分异规律 胡杨 7 个小枝性状均沿 GWD 梯度呈现显著变化($P<0.05$)(图 2)。TSL、LAR、LSMR 均随 GWD 埋深增加而降低,其中 TSL 降幅最大(52.44%),LAR 降幅最小(9.97%)。TSL 在 GWD ≤ 2.4 m 与 ≥ 3.5 m 间差异均显著($P<0.05$);LAR、LSMR 仅在 GWD 1.5 m 与 4.8 m 间差异显著($P<0.05$),其他 GWD 之间均无显著异($P>0.05$)。TSD、

TSWD、LI、HV 则随 GWD 埋深增加呈逐渐增大趋势,其中 HV 增幅最大(136.34%),TSD 增幅最小(16.43%)。LI、TSWD 在 GWD 1.5 m 与 4.8 m 间差异显著,HV 在 GWD 1.5、2.4 m 与 4.8 m 间差异显著($P<0.05$),而 TSD 在 4 个 GWD 间无显著差异($P>0.05$)。

3.2 胡杨枝叶功能性状的相关性

Pearson 相关分析表明(表 3),6 个叶性状间 LTS 与 LTD 呈极显著正相关($P<0.01$),LA 与 LM 呈显著正相关($P<0.05$);LTS 与 LA 呈极显著负相关($P<0.01$),LTS 与 SLA、LA 与 LTD、LM 与 LDMC、LTD 均呈显著负相关($P<0.05$)。7 个小枝性状间 TSL 与 LAR、TSD 与 LI、HV 与 TSD、LI 均呈极显著的正相关($P<0.01$);HV 与 TSL 呈极显著负相关($P<0.01$),与 LAR、LSMR 呈显著负相关($P<0.05$)。枝叶性状间 LTS 与 HV、LA 与 TSL 呈极显著正相关($P<0.01$),LTD 与 LI、LDMC 与 TSD 呈显著正相关($P<0.05$);TSL 与 LTD、LTS、LM 与 LI、HV、TSD、LDMC 与 LSMR 呈极显著负相关($P<0.01$),LAR 与 LTS、LDMC、LA 与 LI、HV



4 个地下水埋深分别代表 4 块不同生境的样地(表 1);不同大写、小写字母分别表示差异极显著($P<0.01$)、显著($P<0.05$),下同

图 1 胡杨叶片功能性状对地下水位梯度的响应

The four different groundwater depths represent the four plots with different habitats (Table 1); Different capital and normal letters denote the extremely significant ($P<0.01$) and significant difference ($P<0.05$), respectively. The same as below

Fig. 1 The response of leaf functional traits of *P. euphratica* to groundwater gradient

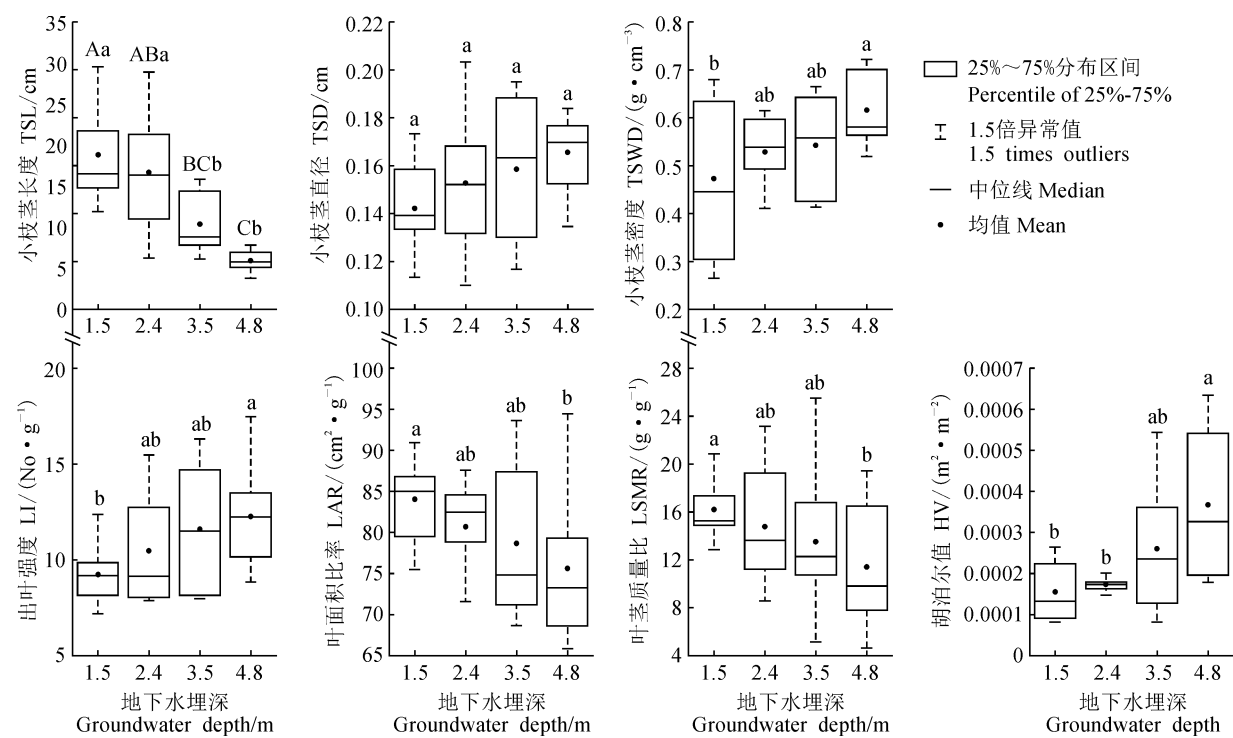


图 2 胡杨小枝功能性状对地下水位梯度的响应

Fig. 2 The response of twig functional traits of *P. euphratica* to groundwater gradient

表 3 胡杨叶-小枝功能性状的相关性

	LTS	LA	SLA	LM	LDMC	LTD	LAR	LSMR	LI	TSL	TSD	TSDW
LA	-0.475**	1										
SLA	-0.371*	-0.044	1									
LM	-0.082	0.335*	-0.276	1								
LDMC	-0.011	0.037	-0.081	-0.345*	1							
LTD	0.563**	-0.383*	-0.193	-0.351*	0.042	1						
LAR	-0.386*	0.134	0.282	0.010	-0.393*	0.088	1					
LSMR	-0.236	0.080	0.193	0.215	-0.498**	-0.113	0.291	1				
LI	0.110	-0.384*	0.217	-0.961**	0.280	0.388*	-0.013	-0.197	1			
TSL	-0.759**	0.544**	0.300	0.050	0.048	-0.465**	0.429**	0.222	-0.123	1		
TSD	0.108	0.010	0.093	-0.659**	0.335*	0.300	-0.020	-0.267	0.601**	-0.032	1	
TSDW	0.129	-0.209	-0.282	0.002	0.070	0.188	-0.099	-0.095	-0.026	-0.302	-0.035	1
HV	0.446**	-0.361*	-0.067	-0.479**	0.215	0.296	-0.336*	-0.392*	0.526**	-0.522**	0.604**	0.174

注: N=40, ** $P<0.01$, * $P<0.05$, 下同

Note: ** represents $P<0.01$, * represents $P<0.05$. The same as below

呈显著负相关($P<0.05$)。尤其 HV 与 TSL、TSD 分别呈显著负、正相关($P<0.05$)且 TSL 与 TSD 负相关,与展叶效率(LAR、LSMR)、LA、LM 呈显著负相关($P<0.05$);而展叶效率(LAR、LSMR)与 LDMC 呈极显著负相关($P<0.01$),LA、SLA 与 TSDW 呈负相关,表明水分运输与小枝机械安全、资源利用及碳固定存在权衡,且资源获取与养分保存、机械防御及抗旱性也存在权衡。可见,胡杨通过

枝叶性状间的相互协调与权衡来适应干旱荒漠严酷环境。

3.3 地下水位梯度下胡杨枝叶功能性状间权衡与组合

通过对地下水位梯度下胡杨枝叶功能性状进行主成分分析发现,第一主成分(PCA1)的贡献率为 50.77%,第二主成分(PCA2)的贡献率为 25.92%(表 4),累积贡献率为 76.69%,基本能反映出枝叶功

表 4 胡杨枝叶功能性状的主成分分析表

Table 4 Principal components analysis (PCA) table of functional traits of *P. euphratica*

	叶性状因子载荷 Factor loading of leaf trait													贡献率 Contribution rate (CR)
	LTS	LA	SLA	LM	LDMC	LTD	LAR	LSMR	LI	TSL	TSD	TSWD	HV	
PCA1	-0.870	0.554	0.516	-0.030	0.042	-0.511	0.496	0.256	-0.060	0.923	0.036	-0.305	-0.503	50.77%
PCA2	0.108	-0.287	0.285	-0.931	0.512	0.370	-0.072	-0.396	0.897	-0.078	0.807	0.004	0.637	25.92%

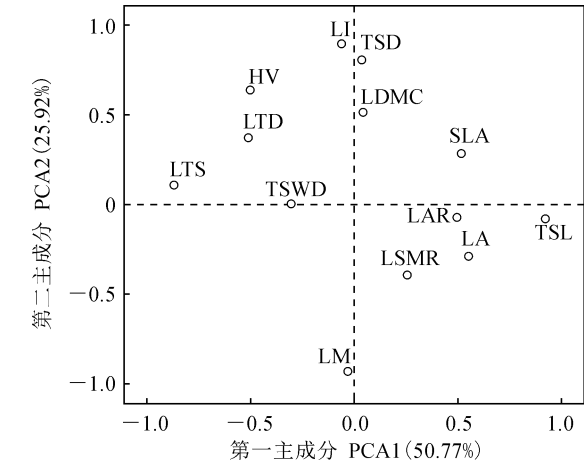


图 3 胡杨枝叶功能性状的主成分分析
Fig. 3 Principal components analysis (PCA) of functional traits of *P. euphratica*

能性状的权衡关系与适应性状组合(图 3)。其中表征资源获取利用、生长速率的 LA、SLA、LAR、TSL 在 PCA1 轴上有较大的正载荷,而机械防御的 LTS、LTD、TSWD 有较大的负载荷,反映出枝叶资源获取利用相协调,及其与机械防御功能的权衡。表征养分保存、机械支撑、水分输导的 LDMC、TSD、HV 在 PCA2 轴上有较大的正载荷,而碳固定的 LM 在 PCA2 轴上有较大的负载荷,反映枝叶养分保存、机械支撑、水分输导相协调,及其与碳固定之间的权衡。可见,随 GWD 埋深增加,胡杨通过枝叶功能性状之间的协变与权衡,形成了一套适应荒漠环境的干旱性状组合(图 3)。

4 讨 论

众多研究表明,干旱区地下水是维系荒漠植被生长发育与生存的唯一水源^[21-22],对植物功能性状的塑造起着关键作用^[25]。株高、枝-叶大小是植物最直观的表型特征之一,有研究认为表型在响应小空间尺度上的非气候因素(如土壤属性)变化更加明显^[26]。本研究发现,胡杨株高、枝-叶大小(如叶面积、小枝长度等)随地下水位(GWD)埋深增加而降低,与前人观点一致。通常植物在长期适应环境过程中通过自然筛选与内部不同功能之间的调整,最

终形成一系列适应环境的功能性状组合^[9]。胡杨 13 个枝叶性状中有 28 对性状显著相关($P<0.05$),其中与 HV 显著相关的有 8 个,与 LTS、LA、LM 显著相关的有 6 个,与 LTD、LI、TSL 显著相关的各有 5 个,与 LDMC、LAR、TSD 显著相关的有 4 个。通常选取与其他性状相关性较好且相关度较高的性状作为以后功能性状主要研究的对象^[27]。因此,结合在 PCA1、PCA2 轴上因子载荷较高的功能性状,筛选出 LA、SLA、LAR、LDMC、LTS、LTD、TSWD、HV 作为胡杨对环境因子作出响应的重点衡量指标。

研究表明,在植物生长过程中受到物理、生理等综合作用,各器官性状之间存在着权衡关系,形成一个完整的植物经济谱^[6-8]。研究发现胡杨 LA 与 LTS、LTD、SLA 与 LTS、LM 与 LDMC、LTD 呈显著负相关($P<0.05$),SLA 与 LDMC、LTD 呈负相关,表明干旱荒漠生境胡杨为了维持自身的新陈代谢,采取减小 LA 和 SLA、增加 LTS、LTD、LDMC 的权衡策略以减少植物体内水分蒸腾散失、资源消耗和增强保水、抗逆及叶片养分保持能力^[28],提高水分、养分利用率^[20],由高生长速率和资源利用能力的开拓型策略转变为以增强自身水分、养分储存的保守型策略^[15],形成适应干旱荒漠生境的保水对策。然而,尽管叶片缩小可减少水分蒸腾散失,却对光合作用不利^[27]。因此,干旱荒漠区植物将叶中很大一部分光合物质用于构建保卫构造(防虫食、防止过度失水等)和增加叶肉细胞密度,不仅可增强体内水分贮存、维持水分平衡和改善叶片脱水耐性,还可降低干旱区强光高温对细胞的伤害。此结果与低 SLA、LA 和高 LTS、LTD、LDMC 植物能更好地适应资源贫瘠和干旱环境的研究结论相一致^[20,25,29]。

随 GWD 埋深增加,胡杨当年生小枝长度、叶面积、叶生物量降低和小枝茎粗、叶厚增加,小枝展叶效率逐渐降低,表明干旱区荒漠植物枝叶性状间存在明显的权衡关系与协同适应。干旱荒漠生境胡杨通过减少 LA、LM、TSL 和增加 LTS、TSD 来调整枝叶生物量分配,降低小枝承载的光合面积、叶生物

量、展叶效率(生长速率)和增强小枝支撑强度(TSD)以应对低水强光胁迫^[13],维持碳收益、枝叶生物量分配平衡和机械安全的权衡策略来适应荒漠逆境而生存。因为在低降雨量、土壤养分贫瘠等胁迫环境下,叶片越厚,单位面积建成的消耗越大;在小枝水平上分配给茎的生物量通常更多且单位长度小枝机械载重也越大^[9,12],因此,干旱荒漠生境下胡杨将有限光合产物用于叶增厚与小枝茎增粗来增强抗逆性与机械安全,使小枝长度及其支撑的光合面积降低而维持水-碳收益的平衡。一般而言,木质密度与水势成正相关^[6],高 TSWD 植物具有狭窄导管、低边材输导能力和茎水分贮存能力及慢生长速率(低 LAR)^[12],但有利于增强茎的机械强度、耐旱性^[9]和对木质部栓塞、空穴化的抵抗力^[30];HV 升高可增加末梢叶片的运输能力,提升末梢叶片的水力供应^[14]。随 GWD 埋深增加,胡杨 TSWD、HV 增大,LA、SLA、TSL、LAR、LSMR 降低,表明胡杨取水成本增大进而形成较小叶片(低 LA)、SLA 和短 TSL,将面对小枝茎上有较大的机械承载力,且要减少水分散失与确保水分运输畅通安全,必须降低导管传导能力最大化地抵抗由于干旱引起的木质部栓塞和空穴化现象,达到降低水分输导效率和更低的水势来保持叶片水分需求,致使其投入在支撑结构上的成本增加,使小枝茎上相对支撑较少的总叶面积、低生长速率(LAR、LSMR)。HV 随地下水位埋深增加而增大,是由于土壤水分有效性的降低和蒸腾需求的增加,叶面积相对于小枝茎横截面积减少的结果^[30]。此与前人研究结果相符^[6,12-14,30]。可见,干旱荒漠逆境下,胡杨水分运输(HV)与小枝

机械安全(TSL、TSD)、资源利用及碳固定(LAR、LSMR、LA、LM)间存在权衡,且资源获取(LAR、LSMR、LA、SLA)与养分保存(LDMC)、机械防御及抗旱性(TSWD)也存在权衡,表明荒漠植物在维持水力-机械安全和碳固定之间存在潜在的权衡机制。因此,干旱荒漠区胡杨通过枝、叶性状间的相互协调与权衡更好地适应恶劣环境,是生长和生存策略优化的结果。随全球变暖与区域水资源短缺、地下水埋深持续增大,胡杨采取了降低 SLA、LA 和展叶效率(LAR、LSMR),增大 LTS、LTD、LDMC、TSWD、HV,实现调整单位小枝的同化面积、生长速率和降低茎水势、水分散失,增强构建保卫构造、养分保持和结构生理耐旱性来协同抵御干旱胁迫,适应不断下降的地下水位和土壤水分而生存,投资回报策略总体上向“慢速投资—收益”型一端转移,即高投入慢收益的保守型生存策略。

5 结 论

(1)胡杨枝叶性状种内变异较大,LDMC、LAR 变异性最低,是资源获取轴上较稳定的变量,保守性较高。LA、SLA、LAR、LDMC、LTS、LTD、TSWD、HV 可作为反映胡杨枝叶性状特征的重要指标。

(2)干旱荒漠区胡杨在维持水力—机械安全和碳固定之间存在潜在的权衡机制,投资回报策略总体上向“慢速投资—收益”一端转移。

(3)胡杨采取了降低 LA、SLA、LAR、LSMR,增大 LTS、LDMC、TSWD、HV 等一系列有利于减少水分散失、储存资源(养分、水分)和增强抗性的生态策略,来适应干旱贫瘠的荒漠环境。

参考文献:

- [1] BAKKER M A, CARREÑO-ROCA BADO G, POORTER L. Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types[J]. *Functional Ecology*, 2011, **25**(3): 473-483.
- [2] NIU S L, CLASSEN A T, LUO Y Q. Functional traits along a transect[J]. *Functional Ecology*, 2018, **32**(1): 4-9.
- [3] LI L, MCCORMACK M L, MA C G, *et al.* Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests[J]. *Ecology Letters*, 2015, **18**(9): 899-906.
- [4] YIN Q L, WANG L, LEI M L, *et al.* The relationships between leaf economics and hydraulic traits of woody plants depend on water availability[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 621: 245-252.
- [5] JIN Y, WANG C K, ZHOU Z H, *et al.* Co-ordinated performance of leaf hydraulics and economics in 10 Chinese temperate tree species[J]. *Functional Plant Biology*, 2016, **43**(11): 1 082.
- [6] REICH P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum; a traits manifesto[J]. *Journal of Ecology*, 2014, **102**(2): 275-301.
- [7] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, *et al.* The world-wide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, **428**(6 985): 821-827.
- [8] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, *et al.* A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 2003, **51**(4): 335.
- [9] 李俊慧, 彭国全, 杨冬梅. 常绿和落叶阔叶物种当年生小枝茎

- 长度和茎纤细率对展叶效率的影响[J]. 植物生态学报, 2017, **41**(6): 650-660.
- LI J H, PENG G Q, YANG D M. Effect of stem length to stem slender ratio of current-year twigs on the leaf display efficiency in evergreen and deciduous broadleaved trees[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, **41**(6): 650-660.
- [10] GARNIER E, LAURENT G, BELLMANN A, *et al.* Consistency of species ranking based on functional leaf traits[J]. *New Phytologist*, 2001, **152**(1): 69-83.
- [11] ENRIGHT N J, FONTAINE J B, LAMONT B B, *et al.* Resistance and resilience to changing climate and fire regime depend on plant functional traits[J]. *Journal of Ecology*, 2014, **102**(6): 1 572-1 581.
- [12] WRIGHT I J, FALSTER D S, PICKUP M, *et al.* Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics[J]. *Physiologia Plantarum*, 2006, **127**(3): 445-456.
- [13] POORTER L, ROZENDAAL D M A, BONGERS F, *et al.* Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2019, **3**(6): 928-934.
- [14] BEIKIRCHER B, MAYR S. The hydraulic architecture of *Juniperus communis* L. ssp. *communis*: shrubs and trees compared[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2008, **31**(11): 1 545-1 556.
- [15] 许沼山, 黄海侠, 史青茹, 等. 浙东常绿阔叶林植物功能性状对土壤含水量变化的响应[J]. 植物生态学报, 2015, **39**(9): 857-866.
- XU M S, HUANG H X, SHI Q R, *et al.* Responses of soil water content to change in plant functional traits in evergreen broadleaved forests in eastern Zhejiang Province[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, **39**(9): 857-866.
- [16] 黄 小, 姚 兰, 王 进, 等. 土壤养分对不同生活型植物叶功能性状的影响[J]. 西北植物学报, 2018, **38**(12): 2 293-2 302.
- HUANG X, YAO L, WANG J, *et al.* Effect of soil nutrients on leaf functional traits of different life form plants[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, **38**(12): 2 293-2 302.
- [17] PALMA E, CATFORD J A, CORLETT R T, *et al.* Functional trait changes in the floras of 11 cities across the globe in response to urbanization[J]. *Ecography*, 2017, **40**(7): 875-886.
- [18] BLONDER B, SALINAS N, PATRICK BENTLEY L, *et al.* Predicting trait-environment relationships for venation networks along an Andes-Amazon elevation gradient[J]. *Ecology*, 2017, **98**(5): 1 239-1 255.
- [19] BRUELHEIDE H, DENGLE J, PURSCHKE O, *et al.* Global trait-environment relationships of plant communities[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, **2**(12): 1 906-1 917.
- [20] THOMAS F M, YU R D, SCHÄFER P, *et al.* How diverse are *Populus* "diversifolia" leaves? Linking leaf morphology to ecophysiological and stand variables along water supply and salinity gradients[J]. *Flora*, 2017, 233: 68-78.
- [21] 韩 路, 王海珍, 牛建龙, 等. 荒漠河岸林胡杨群落特征对地下水位梯度的响应[J]. 生态学报, 2017, **37**(20): 6 836-6 846.
- HAN L, WANG H Z, NIU J L, *et al.* Response of *Populus euphratica* communities in a desert riparian forest to the groundwater level gradient in the Tarim Basin[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(20): 6 836-6 846.
- [22] CHEN Y P, CHEN Y N, XU C C, *et al.* Photosynthesis and water use efficiency of *Populus euphratica* in response to changing groundwater depth and CO₂ concentration[J]. *Environmental Earth Sciences*, 2011, **62**(1): 119-125.
- [23] 董芳宇, 王文娟, 崔盼杰, 等. 胡杨叶片解剖特征及其可塑性对土壤条件响应[J]. 西北植物学报, 2016, **36**(10): 2 047-2 057.
- DONG F Y, WANG W J, CUI P J, *et al.* Plasticity response of leaf anatomical characteristics of *Populus euphratica* in different soil conditions[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, **36**(10): 2 047-2 057.
- [24] 钟巧连, 刘立斌, 许 鑫, 等. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略[J]. 植物生态学报, 2018, **42**(5): 562-572.
- ZHONG Q L, LIU L B, XU X, *et al.* Variations of plant functional traits and adaptive strategy of woody species in a Karst forest of central Guizhou Province, southwestern China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2018, **42**(5): 562-572.
- [25] 李永华, 卢 琦, 吴 波, 等. 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系[J]. 植物生态学报, 2012, **36**(1): 88-98.
- LI Y H, LU Q, WU B, *et al.* A review of leaf morphology plasticity linked to plant response and adaptation characteristics in arid ecosystems[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, **36**(1): 88-98.
- [26] LAJOIE G, VELLEND M. Understanding context dependence in the contribution of intraspecific variation to community trait-environment matching[J]. *Ecology*, 2015, **96**(11): 2 912-2 922.
- [27] WENG E S, FARRIOR C E, DYBZINSKI R, *et al.* Predicting vegetation type through physiological and environmental interactions with leaf traits: evergreen and deciduous forests in an earth system modeling framework[J]. *Global Change Biology*, 2017, **23**(6): 2 482-2 498.
- [28] HE D, YAN E R. Size-dependent variations in individual traits and trait scaling relationships within a shade-tolerant evergreen tree species[J]. *American Journal of Botany*, 2018, **105**(7): 1 165-1 174.
- [29] REICH P B, WALTERS M B, ELLSWORTH D S, *et al.* Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups[J]. *Oecologia*, 1998, **114**(4): 471-482.
- [30] DRAKE P L, FRANKS P J. Water resource partitioning, stem xylem hydraulic properties, and plant water use strategies in a seasonally dry riparian tropical rainforest[J]. *Oecologia*, 2003, **137**(3): 321-329.