

施宇,温仲明,龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化. 生态学报 2011, 31(22): 6805-6814.

Shi Y, Wen Z M, Gong S H. Comparisons of relationships between leaf and fine root traits in hilly area of the Loess Plateau, Yanhe River basin, Shaanxi Province, China. Acta Ecologica Sinica 2011, 31(22): 6805-6814.

黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化

施 宇¹, 温仲明^{2,*}, 龚时慧¹

(1. 西北农林科技大学资源环境学院, 杨凌 712100; 2. 西北农林科技大学水土保持研究所, 杨凌 712100)

摘要:通过植物叶片功能性状(比叶面积、叶组织密度、叶氮含量)和细根功能性状(比根长、根组织密度、根氮含量)间的相互关系,分析植物对环境的适应途径;然后根据性状间的差异进行了层次聚类,将物种划分为3大功能型,并分析了不同功能型对环境的适应策略。结果表明:黄土丘陵区延河流域149种植物的叶氮含量与比叶面积和根氮含量正相关、与叶组织密度负相关,比根长与根组织密度负相关,除了根氮含量,其余根性状与叶性状不相关。此外,功能性状间关系变化和适应策略在不同功能型之间也存在差异。功能型1的植物具有最强的耐旱力和防御力;功能型3的植物具有最强的养分维持能力用以对抗营养贫瘠的环境;功能型2的植物居中,生长速率最高,具有较强的竞争力、分布最广;根据C-S-R理论,功能型1和3属于“胁迫忍耐型”策略(S策略),功能型2则属于“竞争型”(C)和“干扰型”(R)策略的综合。研究结果为黄土丘陵区植被恢复规划及物种配置等提供依据。

关键词:植物功能型; 适应策略; 叶性状; 根性状; 延河流域

Comparisons of relationships between leaf and fine root traits in hilly area of the Loess Plateau, Yanhe River basin, Shaanxi Province, China

SHI Yu¹, WEN Zhongming^{2,*}, GONG Shihui¹

1 College of Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

2 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

Abstract: Plants use a variety of adaptive and functional strategies which help them adapt to changes in environmental conditions. Ecological success under these varied conditions may require plants to share certain common traits, which allow the classification of methods plants use to adapt to stress. The study of a plant's functional traits is currently becoming a high priority area of research in the field of plant ecology because these traits are both easy to quantify and are closely related to plant functioning. Consequently, variation in the strength or weakness of these functional traits along environmental gradients reflects variation in the relative importance of different plant adaptive mechanisms and each species' interactions with climatic, edaphic or topographic drivers. Little is known about whether, or how, this variation is reflected between aboveground and belowground organs in various species of the hilly areas of the Loess Plateau of the Yanhe River basin in Shaanxi Province in north central China. Our goal was to assess the relationships and co-variation of plant functional traits along environmental gradients, and to analyze the adaptive strategies plants use to respond to semi-arid and arid environments. We measured three leaf traits (specific leaf area, leaf tissue density, leaf nitrogen concentrations) and three fine root traits (root nitrogen concentrations, specific root length and fine root density) of 149 species in the Yanhe River watershed to study these traits and strategies. First, we analyzed the patterns of correlations among six organ-level traits and how these traits give different species similar adaptive to dealing with environmental conditions. The results show

基金项目:中国科学院重要方向项目(KZCX2-EW-406); 国家自然科学基金重点项目(41030532, 40871246); 西部之光联合学者项目(2009Y236)

收稿日期:2011-05-09; 修订日期:2011-09-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zmwen@ms.iswc.ac.cn

the differences in the six plant functional traits of the 149 species were closely related. Leaf nitrogen concentrations were positively correlated to specific leaf area and root nitrogen concentrations, and a negatively correlated to leaf tissue density. Specific root length was negatively related to fine root tissue density, whereas no correlation existed between leaf and root traits except for root nitrogen concentrations. Second, a hierarchical clustering method was used with all species to find dissimilarities in environmental adaptation. Based on the dissimilarity of the six traits, these species were classified into three main plant functional types (PFTs). The adaptive strategies and plant functional traits were both different among the PFTs. The species of PFT1 had smaller dense leaves, dense fine roots, and low nitrogen concentrations. The PFT2 plants had bigger leaves and a sparse number of leaves, few long fine roots and that a specific root length which was positively correlated with root nitrogen concentrations. The PFT3 group had higher leaf and fine root nitrogen concentrations and the leaf tissue density was positively correlated to fine root tissue density. Because of these different plant traits, the species of PFT1 are best adapted to an arid environment, with the greatest herbivore resistance and resistance to physical damage of the three groups. The species of PFT3 may avoid nutrient stress by having the greatest nutrient conservation efficiency, which is believed to be important in minimizing nutrient losses in a nutrient-poor environment. The PFT2 group is somewhat intermediate with a greater growth rate, higher competitive ability and wider distribution in the study area. Based on CSR Triangle theories of Grime et al., both PFT1 and PFT3 plants adopt a stress-tolerance strategy to the environment (S strategy) while PFT2 plants use a combination of competitiveness (C) and ruderality (R) strategies. By focusing on traits, our study uniquely demonstrates adaptive differentiation among species. These results will help guide the choice of species to be used in restoration planning in the hilly areas in Loess Plateau.

Key Words: plant functional types; adaptive strategies; leaf traits; fine root traits; Yanhe River basin

植物在长期适应环境过程中,通过内部不同功能之间协同进化,形成能够响应外部环境变化、并影响生态系统功能的形态、生理或物候属性,称为植物功能性状^[1-2]。由于具有简单易测定的特点,并且可以同时在不同的植物种类间进行比较研究,功能性状在植物与环境关系的研究中被广泛应用。研究表明,植物的一些性状与植物生长对策及资源利用的能力紧密相联,能够反映植物适应环境变化而形成的生存对策^[3-4]。Wright等^[5]从全球尺度上集合了175个地点2548种植物的叶片性状数据,分析了叶片性状间的关系变化并探究其生态适应意义。叶作为植物光合作用的基本器官,也是最易受外部环境影响的器官之一,植物会通过叶片性状的改变实现不同环境条件下正常的光合作用和基本的植物功能,如干旱区的植物往往具有叶片厚、比叶面积小、水分利用效率高和叶寿命长等一系列性状特征以适应水分胁迫环境,湿生环境的植物则表现出相反的性状特征^[5];而细根作为植物吸收水分和养分的器官,其性状特征对植物的生长和分布具有重要的指示作用,且能承载一定的环境变化信息^[6]。由于植物对环境的响应依赖地上和地下过程的紧密联系,研究不同环境梯度下植物叶片、细根功能性状及其相互关系的变化情况,对深入理解植物对环境的适应机理具有重要意义^[7]。

黄土丘陵区作为我国生态系统恢复的重点区域,植被恢复重建是该区环境改善的重要途径。近年来,人工植被的退化及其对土壤水分环境的影响引起了比较广泛的关注,如何构建合理的植被体系是该区生态恢复面临的重大科学问题^[8]。部分学者如邹厚远^[9]、梁一民^[10]等依据植被地带性分布规划,提出依据自然地带植被构造人工植被的建议,并给出了不同地带下可供选择的物种名录。但物种名录并不能表明这些植物种的分布与环境的响应关系,无法从机理上对物种选择提供可靠依据,而在实践中往往会出现一些物种因为基于局部立地环境的成功而大范围广泛推广的问题,如刺槐和小叶杨。但目前除植被类型或物种分布与环境关系研究外,少有研究从植物的适应策略角度对合理构建植物体系这一问题进行分析。同时,国内有关植物性状的研究多集中在叶性状特征上,同时考虑叶片与细根性状相互作用对环境的适应机制的研究较少^[11-12]。鉴于此,本文以黄土丘陵区延河流域为研究区,通过对不同环境梯度下分布植物的叶片、细根等功能性状的调查,

试图从植物功能性状角度,分析植物功能性状与环境梯度变化的关系,揭示植物对环境适应的基本策略,为该区域植被恢复重建的物种选择与恢复规划提供依据。本研究试图回答(1)根据延河流域功能性状间关系的分析结果,探究植物是怎样调节自身性状来适应所在环境的;(2)根据植物功能性状间关系表现出的趋同性,能否对延河流域的植物进行功能型的客观划分,不同植物功能型间对环境的适应生存策略上是否存在较大差异。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

延河流域(36°23′—37°17′N,108°45′—110°28′E)位于陕西省北部,地处黄河中游,是黄河中游河口镇—龙门区间的一级支流,由西北向东南,流经志丹、安塞、延安,在延长县南河沟乡凉水岸附近汇入黄河,延河全长286.9 km,总面积7687 km²,平均坡度4.4‰,河网密度约为4.7 km/km²。该流域属大陆性季风气候,年平均降水量约为500 mm,年均气温约9℃。从东南向西北,气候、温度具有明显的梯度变化特征(图1、表1)。植被分布随着环境条件的变化具有明显的地带性规律,从东南向西北依次为森林区、森林草原区和草原区^[13]。

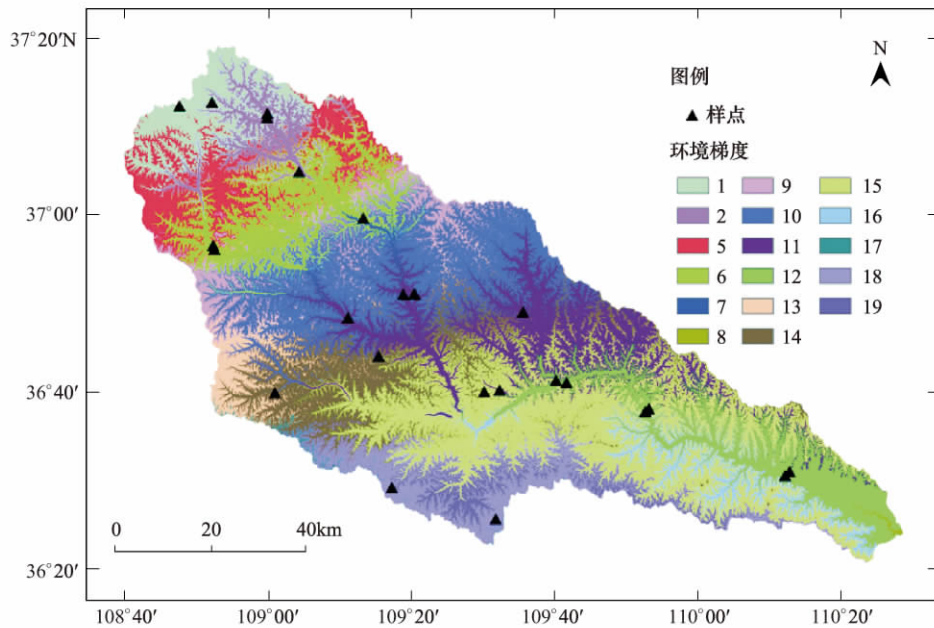


图1 依据环境梯度变化的采样样地分布

Fig.1 Distribution of field sites based on environmental gradient classifications

图例中环境梯度数字与下表1的数字相对应

表1 依据温度降雨组合的环境梯度划分

Table 1 Classification of environmental gradients in accordance with combination of temperature and rainfall

平均降雨量 MAP/mm	平均温度 MAT/℃			
	<8	8—9	9—10	≥10
<450	1	2	—	—
450—470	5	6	7	8
470—490	9	10	11	12
490—510	13	14	15	16
>=510	17	18	19	—

—代表环境因子组合不存在

1.2 野外调查和样品采集

本研究依据环境梯度变化进行采样,以观测植物功能性状及其相互关系的变化。首先将延河流域根据温

度、降雨梯度,划分为不同的环境梯度单元,在各个环境梯度单元内,充分考虑地形变化,选择了具有代表性的 24 个样地做群落调查(图 1),共调查了 149 个物种,隶属于 49 科 120 属,其中草本植物 102 种,木本植物 47 种,部分出现在不同地点的相同物种进行了重复测定。对不同功能群的物种,每种植物取 5—10 个植株,每个植株上摘取 5—10 片未遮阴、完全展开、没有病虫害的叶片,由于木本植物叶氮含量会随太阳位置的改变而变化,叶片从东南西北 4 个不同方位的枝条上收集,并移去叶柄。用电子游标卡尺测量叶片主脉两侧约 0.25 cm 处的厚度,其平均值即叶片厚度,用便携式叶面积仪(Yaxin-1242)测定叶面积。在每株植物基部 10—20 cm 范围内用铁铲挖取 20—30 cm 深的土块,小心清理掉根表面的土壤和杂质,采集直径 2 mm 以下的细根。将已测叶面积的叶片和植株的细根放入自封袋临时保存并迅速运回实验室。在实验室中将根系样品上附着的土用水冲洗干净,用扫描仪对细根进行扫描,使用地理信息系统的根系分析方法获取根长和根直径^[14],利用体积替代法将细根完全侵入盛水的精度为 10 mL 或 25 mL 量筒约 5 s,读取增加的体积。将叶片、根系 105 °C 下烘干 15 min 杀青,再在 85 °C 下烘干 48—72 h 后称重,得到比叶面积 $SLA = \text{叶面积} / \text{叶干重} (\text{mm}^2 / \text{mg})$,比根长 $SRL = \text{根长} / \text{根干重} (\text{m} / \text{g})$;叶组织密度 $LTD = \text{叶干重} / \text{叶体积} (\text{mg} / \text{mm}^3)$,式中叶体积 = 叶面积 × 叶厚度,细根的组织密度 $RTD = \text{根干重} / \text{根体积} (\text{mg} / \text{mm}^3)$ 。烘干的叶、细根样品粉碎后,用凯氏定氮法测定叶片氮含量 $LNC (\%)$ 和细根氮含量 $RNC (\%)$ 。

1.3 数据分析

分析前首先对植物功能性状属性值进行以 10 为底的对数转换,一方面使数据满足标准化正态分布,另一方面使数据间趋势更为明显。功能性状关系分析采用 Pearson 相关分析法进行;功能型划分采用组间关联层次聚类法,利用平均欧氏距离对观测数据进行客观聚类,然后利用主成分分析(PCA)图揭示不同功能型与植物功能性状间的关系与分布格局;最后通过单因素方差(ANOVA)分析(物种数少于 3 个的组不纳入方差分析),利用 Post Hoc 多重比较进一步揭示功能性状属性值在不同功能型间的差异。主成分分析图在 CANOCO4.5 下完成,其余统计分析均在统计软件 SPSS18.0 下完成。

2 结果

2.1 植物功能性状的分布规律

延河流域各种植物的功能性状属性值变化范围很大(表 2)。比叶面积均值为 170.1 mm^2 / mg ,其中木贼科的节节草(*Equisetum ramosissimum*)值最小(5.26 mm^2 / mg),大麻科的葎草(*Humulus scandens*)值最大(9240.53 mm^2 / mg);叶组织密度的均值为 0.0989 mg / mm^3 ,其中以葎草的值最小(0.000789 mg / mm^3),六道木(*Abelia biflora*)的值最大(1.39 mg / mm^3);叶氮含量均值为 2.3%,高于 Han 等^[15]对我国 554 种陆生植物叶氮含量(2.02%)的测量结果,其中以龙牙草(*Agrimonia pilosa*)的值最小(0.218%),水蒿(*Artemisia indica*)的值最大(8.39%)。叶氮含量的增加可以提高植物的水分利用效率^[16],表明延河流域的植物整体在一定程度上

表 2 延河流域植物功能性状的分布规律

Table 2 The general pattern of plant functional traits in Yanhe River catchment

植物功能性状 Plant functional traits	样本数 Number of sample	分布范围 Range of parameters	均值 Arithmetic mean
比叶面积 $SLA / (\text{mm}^2 / \text{mg})$	177	5.26—9240.53	170.1 ± 53.2
叶组织密度 $LTD / (\text{mg} / \text{mm}^3)$	177	0.000789—1.39	0.0989 ± 0.0105
叶氮含量 $LNC / \%$	177	0.218—8.39	2.3 ± 0.0823
根氮含量 $RNC / \%$	177	0.142—2.81	0.941 ± 0.0445
比根长 $SRL / (\text{m} / \text{g})$	177	0.158—66.77	6.67 ± 0.6571
根组织密度 $RTD / (\text{mg} / \text{mm}^3)$	177	0.0256—134.3	26.82 ± 1.5348

均值数据为算术均值 ± 标准误差 Data are mean ± SE; SLA: 比叶面积 specific leaf area; LTD: 叶组织密度 Leaf tissue density; LNC: 叶氮含量 Leaf nitrogen concentration; RNC: 根氮含量 Root nitrogen concentration; SRL: 比根长 Specific root length; RTD: 根组织密度 Root tissue density

对干旱半干旱环境具有较好的适应性。植物的根氮含量、比根长、根组织密度分别在 0.142% (杜梨 *Pyrus betulaefolia*) 至 2.81% (南苜蓿 *Medicago polymorpha*)、0.158 m/g (白茎鸦葱 *Scorzenera austriaca*) 至 66.77 m/g (苣荬菜 *Sonchus arvensis*) 和 0.0256 mg/mm³ (枸杞 *Lycium chinensis*) 至 134.3 mg/mm³ (老鹳草 *Geranium eristemon*) 之间波动, 其平均值分别为: 0.941%、6.67 m/g、26.82 mg/mm³。

2.2 植物功能性状关系变化

植物在一定程度上通过性状之间在功能上的平衡变化来实现对环境的适应。延河流域所有物种植物性状之间相互关系(表 3)表明, 叶性状之间的关系十分紧密; 对于根性状, 除根氮含量与所有的叶性状均有不同程度的相关性, 其余根性状与叶性状不相关。比叶面积与叶组织密度在 0.01 水平上显著负相关, 与叶氮含量 0.01 水平上显著正相关, 与根氮含量 0.05 水平上正相关; 叶组织密度与叶氮含量 0.01 水平上显著负相关, 与根氮含量 0.05 水平上负相关; 在 0.01 水平上, 叶氮含量与根氮含量显著正相关, 比根长与根组织密度显著负相关。不同器官间, 叶片和细根对应的生理功能性状, 如叶氮含量和根氮含量间存在显著关系, 而结构性状, 如比叶面积和比根长, 叶组织密度和根组织密度间没有表现出显著性, 即氮含量在叶片和细根之间存在性状平行关系, 其余性状则无平行性。

表 3 所有物种植物功能性状之间的关系

Table 3 Relationships among plant functional traits

	SLA	LTD	LNC	RNC	SRL
LTD	-0.89 **				
LNC	0.29 **	-0.22 **			
RNC	0.16 *	-0.15 *	0.61 **		
SRL	0.07	-0.02	-0.04	0.01	
RTD	-0.13	0.12	-0.13	-0.06	-0.44 **

** $P < 0.01$, * $P < 0.05$; 所有属性值均进行对数转换

2.3 基于层次聚类的功能型划分

为了从总体上把握黄土丘陵区植物对环境的适应策略, 本研究根据分类间距离小形成类的相似性大, 分类间距离大形成类的相似性小的原则, 利用 6 个不同功能性状之间的差异采用层次聚类法, 划分物种功能型。同时将所有的聚类结果输出, 通过观察分类数与误差函数的碎石图的“拐点”^[17], 并结合组间聚类树状图, 确定最优分类数及每组对应的详细物种。如图 2, 图中“拐点”对应分类数为 8 或 9, 当分类数 ≥ 8 或 9 时, 曲线呈急剧上升趋势, 各类别间误差函数差异较小; 当分类数 ≤ 8 或 9 时, 各类别间距离迅速增大。最终结合聚类树状图, 确定分类数为 8。

功能型与功能性状的分布格局如图 3, 第一轴从左到右代表叶组织密度逐渐减小、比叶面积逐渐增大的性状梯度, 第二轴从上到下代表比根长逐渐减小、根组织密度逐渐增大的性状梯度。如图 3 和表 4, 除具有较高叶氮含量的组 4 (水蒿)、较高叶组织密度、比根长的组 5 (野豌豆 (*Vicia sepium*) 和六道木)、较高根组织密度的组 6 (龙牙草)、较大比叶面积和较小叶组织密度的组 7 (葎草和臭椿 (*Ailanthus altissima*))、较高根氮含量和较小根组织密度的组 8 (枸杞) 与其他物种的相似性较低而各自成组, 剩余的 142 个物种划分为 3 个功能型。其中组 1 (PFT1) 中代表性的地带性物种有辽东栎 (*Quercus liaotungensis*)、侧柏 (*Platycladus orientalis*)、酸枣 (*Zizyphus jujuba*)、荆条 (*Vitex negundo*) 等; 组 2

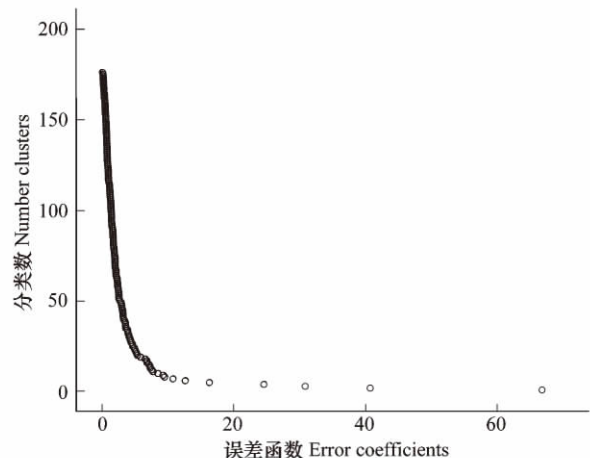


图 2 延河流域所有物种分类数与误差函数的碎石图

Fig. 2 Stone graph of all species based on cluster numbers and error function

(PFT2) 代表性的物种有茺蒿 (*Artemisia giraldii*), 蒙古蒿 (*Artemisia mongolica*), 芦苇 (*Phragmites communi*), 阿尔泰狗娃花 (*Heteropappus altaicus*), 土庄绣线菊 (*Spiraea pubescens*) 及软毛虫实 (*Corispermum puberullum*), 小蓟 (*Cirsium segetum*), 马齿苋 (*Portulaca oleracea*) 等分布广泛的杂草; 组 3 (PFT3) 有地带性物种百里香 (*Thymus mongolicus*), 草木樨状黄芪 (*Astragalus melilotoides*), 灌木铁线莲 (*Clematis fruticosa*), 延安锦鸡儿 (*Caragana purdomii*) 等, 详细的功能型分类详见附件。

为进一步比较植物功能性状在不同功能型之间的差异, 采用单因素方差分析对不同功能型的植物功能性状进行分析(物种数小于 3 的组未纳入分析), 结果表明, 组 1 的叶组织密度和根组织密度最大, 比叶面积、叶氮含量和根氮含量最小; 组 2 的比叶面积和比根长最大, 叶组织密度和根组织密度最小; 组 3 的叶氮含量和根氮含量最大, 比根长最小(表 4)。此外, $P < 0.01$ 水平上, 功能性状在 3 个主要功能型中的差异为: SLA 组 2 > 组 3 > 组 1; LNC 和 RNC 组 3 > 组 2 > 组 1; LTD 组 1 > 组 3 > 组 2; SRL 组 2 > 组 1 和组 3; RTD 组 1 和组 3 > 组 2。

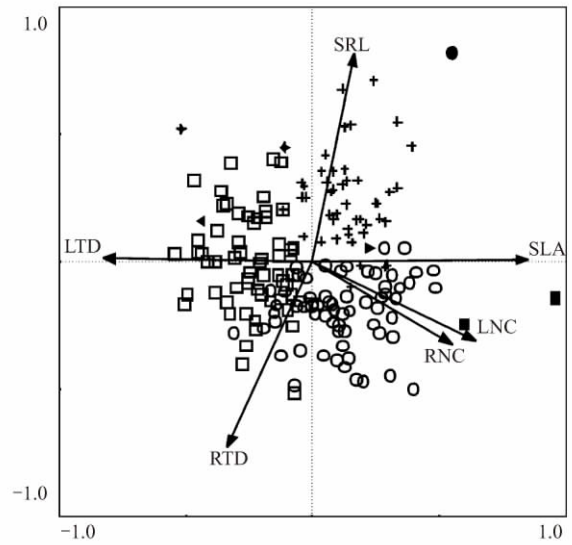


图 3 植物功能性状与不同功能型 (PFTs) 的分布格局(主成分分析)

Fig. 3 Relationship between plant functional traits and plant functional types by principal component analysis

第一轴解释 37.7%, 第二轴 23.4%, 图中出现的 8 个不同的图标分别代表 8 个不同的功能组; SLA 比叶面积; LTD 叶组织密度; LNC 叶氮含量; RNC 根氮含量; SRL 比根长; RTD 根组织密度

表 4 植物功能性状在不同功能型之间的比较

Table 4 Comparisons of plant functional traits among different functional types

	<i>N</i>	SLA /(mm ² /mg)	LTD /(mg/mm ³)	LNC /%	RNC /%	SRL /(m/g)	RTD /(mg/mm ³)
PFT1	62	54.17±4.18C	0.13±0.02A	1.52±0.05C	0.51±0.04C	3.79±0.41B	36.58±3.30A
PFT2	45	158.98±11.69A	0.04±0.01C	2.11±0.09B	0.81±0.06B	15.09±1.90A	16.88±2.41B
PFT3	63	128.31±13.64B	0.07±0.01B	3.08±0.11A	1.42±0.07A	2.91±0.25B	27.13±1.61A
组 4	1	62.29	0.09	8.39	0.98	10.71	10.45
组 5	2	11.19±5.19	0.88±0.51	1.95±0.37	1.29±0.66	26.38±1.61	4.16±0.83
组 6	1	8.31	0.49	1.17	0.65	5.57	42.5
组 7	2	5683.16±3557.37	0.002±0.0008	2.99±0.44	0.84±0.22	3.47±2.37	37.73±6.16
组 8	1	130.04	0.05	5.02	1.66	4.60	0.03

物种数小于 3 的功能型未纳入方差分析; 显著性差异 ($P < 0.01$) 用不同字母标记; *N* 为样本数; 数据为平均值±标准误差

3 讨论与结论

3.1 植物叶片和细根功能性状间的关系

功能性状并不是孤立发挥作用的, 植物在长期适应环境过程中, 通过内部不同功能之间的调整, 最终形成一系列适应某种环境的功能性状的组合。延河流域 149 个物种的研究结果表明, 植物通过调节营养物质含量改变对资源利用效率的同时, 还(或)通过改变叶片、细根的形态特征适应环境。其中, 叶氮含量与比叶面积正相关, 与叶组织密度呈负相关。一般情况下, 叶氮含量的增加可以提高植物水分利用效率^[16], 而比叶面积和叶组织密度与植物耐旱力有关。干旱区的物种通常具有较厚的表皮以适应水分胁迫, 比叶面积较小^[18], 叶片体积减小, 水分不足时植物干重也会减小^[19], 导致叶组织密度增大。最终植物通过叶氮含量、比叶面积和叶组织密度三者共同作用形成水分的维持策略。另一方面, 组织密度与植物抵抗外界伤害的能力有关, 高组织密度的叶片以慢速的周转生长, 具有较多的 C 储备用于防御构造^[20], 同时氮利用效率也会增大, 能最大限

度的减少营养损失使植物适应营养贫瘠的环境^[21-22]。反映了植物通过调节叶氮含量、比叶面积和组织密度形成的防御策略。此外,比根长是反映细根生理功能的一个重要指标,决定了根系吸收水分和养分的能力;而组织密度高的细根植物根系组织伸展力较大^[21],在水分和养分获取方面更为有利^[23],本研究中比根长与根组织密度的正相关关系形成了植物的养分吸收策略。综上所述,黄土丘陵区植物通过不同性状之间的调节与进化经过多种途径来适应干旱半干旱的环境。

植物的叶片和细根主要获取资源并伴随储存、运输和供给营养物质的功能^[24]。本研究中氮含量在植物叶片和细根存在平行关系表明植物体生长代谢的过程具有整体性,营养物质在地上、地下主要代谢器官间的分配遵循一定的规律性。同时,发现比叶面积与比根长不相关,叶、根组织密度也没有一致性,这与周鹏等^[12]和 Tjoelker 等^[25]的结果一致。由于植物根系性状具有更大的变异性和不确定性^[26-27]以及对细根取样方法等方面的共同影响,从而导致了其他叶片与细根功能性状关系的不平行性。

3.2 不同功能型的主要性状差异及其对环境的适应策略

不同功能型植物对环境变化也有着不同的响应^[28](表 5)植物功能型的划分对于从总体上了解和认识植物对环境的适应机制具有重要意义。比叶面积可以反映植物获取资源的能力,而叶氮含量与植物利用资源的能力相关,本研究的 3 个主要功能型植物的比叶面积与叶氮含量无相关关系,这可能是植物为了适应相对极端环境(如干旱)物种表现出储存更多 N、P 等养分的能力。其中功能型 1 的植物具有比叶面积最小、叶组织密度最大等特征,植物通过根系从土壤中吸收的养分大部分被用来构建保卫构造,如分配较多的氮用以增强其细胞壁韧性或者增加叶肉细胞密度以防止高温损伤或失水过多^[29],同时植物体内积累可溶性化合物以降低水势^[30],其结果使得叶片厚度变大,比叶面积减小,组织密度增加,依据 3.1 的论述,认为功能型 1 的物种具有最强的耐旱力和防御力。功能型 2 植物具有最大的比叶面积和比根长,且比根长与根系氮含量存在正

表 5 不同功能型植物功能性状之间的相关关系

Table 5 Pearson correlation coefficients for plant functional traits among different PFTs

	PFT1				
	SLA	LTD	LNC	RNC	SRL
LTD	-0.77 **				
LNC	0.08	0.03			
RNC	-0.38 **	0.29 *	0.39 **		
SRL	-0.23	0.28 *	-0.18	-0.06	
RTD	0.17	-0.04	0.13	0.18	-0.46 **
	PFT2				
	SLA	LTD	LNC	RNC	SRL
LTD	-0.66 **				
LNC	-0.09	0.18			
RNC	-0.19	0.19	0.24		
SRL	-0.08	0.21	0.23	0.35 *	
RTD	0.09	-0.14	0.21	0.19	-0.13
	PFT3				
	SLA	LTD	LNC	RNC	SRL
LTD	-0.89 **				
LNC	0.12	-0.12			
RNC	0.14	-0.19	0.28 *		
SRL	0.01	0.02	0.25	0.25	
RTD	-0.36 **	0.42 **	-0.15	0.03	-0.17

相关关系,比根长表示单位生物量上的细根长度,反映投入到细根的生物量中用于吸收养分的效率,其值越大,表明投入相同的成本有较高的养分利用效率^[31];而比叶面积越大的植物,单位干重的叶片面积越大,单位叶面积上的碳投资就越少,用于构建防护结构的碳也越少,因而相对生长速率较高^[32],而比根长较高的植物生长速率也高^[27],大量研究表明,比叶面积和比根长均较大的物种竞争力较强^[33],因此,功能型 2 的植物具有一定的竞争力、分布较广。对于具有最高的叶、细根氮含量,草本分布较广的功能型 3 植物的叶、细根组织密度呈现正相关性,可认为植物以快速的养分循环加速生长周转,减少用于防御的 C 消耗,表现出较低的组织密度,能够构建氮含量较高的内环境以适应营养贫瘠的外环境,具有维持自身养分对抗营养贫瘠的环境的能力。另外,研究表明不同功能型植物根系所结合共生真菌的类型和养分利用效率不同^[34],也是导致不同功能型植物叶片与细根性状关系、适应策略变化原因。根据 Grime 等提出的 C-S-R 理论^[35],功能型 1、3 侧重于“胁迫忍耐型”策略,功能型 2 则侧重于“竞争型”、“干扰型”策略的综合,这也是功能型 2 的物种在延河流域分布较广的原因。同时,我们还发现适应力较强的植物在不同的生境中均能较好的生长,但表现不同,如本研究在性状显著差异的功能型 1 和 3 中都有铁杆蒿(*Artemisia gmelinii*),造成这一现象的原因可能是环境和物种系统发育共同作用的结果^[36]。

植物通过性状间的协同进化都不同程度地对所在环境有驯化反应,在有限资源分配中表现出不同程度的功能性状平衡,如由一定水平(如根系)的耐性引起另一水平(如叶片)的避性来适应环境。探究不同功能型对环境的适应策略时,应充分考虑不同器官间功能性状的关联,以助于理解植物各性状间相互作用的机制和植物生长过程中对资源的利用和分配过程,并对不同环境梯度下植被格局配置及相应的物种选择提供依据。

附表 延河流域所有物种层次聚类划分的 8 个功能组

Appendix Eight PFTs based on clustering analysis in Yanhe River catchment

		149 种植物 149 species included	
		102 种草本 102 Grasses included	47 种木本 47 Woody included
PFT1	50 种植物: 24 种草本、26 种木本 50 species including 24 kinds of grasses and 26 kinds of woody	丛生隐子草 <i>Cleistogenes caespitosa</i> , 阴行草 <i>Siphonostegia chinensis</i> , 线叶韭 <i>Allium tenuissimum</i> , 野古草 <i>Arundinella hirta</i> , 野胡萝卜 <i>Daucus carota</i> , 委陵菜 <i>Potentilla chinensis</i> , 芨芨草 <i>Achnatherum splendens</i> , 蓝刺头 <i>Echinops latifolius</i> , 老鹳草 <i>Geranium eristemon</i> , 臭草 <i>Melica scabrosa</i> , 大蓟 <i>Cirsium japonicum</i> , 大针茅 <i>Stipa grandis</i> , 火绒草 <i>Leontopodium leontopodioides</i> , 龙牙草 <i>Agrimonia pilosa</i> , 锦葵 <i>Malva sinensis</i> , 麻花头 <i>Serratula centauroides</i> , 节节草 <i>Equisetum ramosissimum</i> , 泥胡菜 <i>Hemistepta lyrata</i> , 铁杆蒿 <i>Artemisia gmelinii</i> , 白羊草 <i>Bothriochloa ischaemum</i> , 水蓼 <i>Polygonum hydropiper</i> , 白草 <i>Pennisetum flaccidum</i> , 马蔺 <i>Iris lactea</i> , 拂子茅 <i>Calamagrostis epigejos</i>	莢花 <i>Wikstroemia chamaedaphne</i> , 丁香 <i>Syringa pekinensis</i> , 荆条 <i>Vitex negundo</i> , 柳叶鼠李 <i>Rhamnus erythroxylon</i> , 尖叶胡枝子 <i>Lespedeza juncea</i> , 黄刺玫 <i>Rosa xanthina</i> , 悬钩子 <i>Rubus piluliferus</i> , 虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i> , 灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i> , 英蓀 <i>Viburnum schensianum</i> , 牛奶子 <i>Elaeagnus umbellata</i> , 水栒子 <i>Cotoneaster multiflorus</i> , 丁香 <i>Syringa pekinensis</i> , 酸枣 <i>Zizyphus jujuba</i> , 沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i> , 杜梨 <i>Pyrus betulaefolia</i> , 山榆 <i>Ulmus proinque</i> , 侧柏 <i>Platycladus orientalis</i> , 辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i> , 多花胡枝子 <i>Lespedeza floribunda</i> , 山杨 <i>Populus davidiana</i> , 鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i> , 油松 <i>Pinus tabulaeformis</i> , 杏 <i>Armeniaca vulgaris</i> , 杠柳 <i>Periploca sepium</i> , 灰绿铁线莲 <i>Clematis glauca</i>
PET2	41 种植物: 34 种草本、7 种木本 41 species including 34 kinds of grasses and 7 kinds of woody	芨蒿 <i>Artemisia giraldii</i> , 车前 <i>Plantago asiatica</i> , 甘青蒿 <i>Artemisia tangutica</i> , 苣荬菜 <i>Sonchus arvensis</i> , 狼尾草 <i>Pennisetum alopecuroides</i> , 白头翁 <i>Pulsatilla chinensis</i> , 堇菜 <i>Viola verecunda</i> , 沙参 <i>Adenophora elata</i> , 野菊 <i>Dendranthema indicum</i> , 野草莓 <i>Fragaria vesca</i> , 穿龙薯蓣 <i>Dioscorea nipponica</i> , 鹿药 <i>Smilacina japonica</i> , 水龙骨 <i>Polypodium pseudoamoenum</i> , 软毛虫实 <i>Corispermum puberullum</i> , 麻花头 <i>Cirsium segetum</i> , 紫花地丁 <i>Viola philippica</i> , 丝石竹 <i>Gypsophila licentiana</i> , 蒙古蒿 <i>Artemisia mongolica</i> , 獐牙菜 <i>Swertia bimaculata</i> , 臭草 <i>Melica scabrosa</i> , 虎尾草 <i>Chloris virgata</i> Swartz, 马齿苋 <i>Portulaca oleracea</i> , 菊芋 <i>Helianthus tuberosus</i> , 稗 <i>Echinochloa crusgalli</i> , 蔺草 <i>Beckmannia syzigachne</i> , 牛蒡 <i>Arctium lappa</i> , 薤白 <i>Allium macrostemon</i> , 中华隐子草 <i>Cleistogenes chinensis</i> , 阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i> , 苍耳 <i>Xanthium sibiricum</i> , 沙蒿 <i>Artemisia desertorum</i> , 紫狗尾草 <i>Setaria viridis</i> , 芦苇 <i>Phragmites communi</i>	狼牙刺 <i>Sophora davidii</i> , 土庄绣线菊 <i>Spiraea pubescens</i> , 牛皮消 <i>Cynanchum auriculatum</i> , 刺黄檗 <i>Berberis circumserrata</i> , 黄荆 <i>Vitex negundo</i> , 榆 <i>Ulmus pumila</i> , 野葡萄 <i>Vitis amurensis</i>

续表

		149 种植物 149 species included	
		102 种草本 102 Grasses included	47 种木本 47 Woody included
PFT3	58 种植物: 44 种草本 ,14 种木本 58 species including 44 kinds of grasses and 14 kinds of woody	草木樨状黄芪 <i>Astragalus melilotoides</i> ,披针叶黄华 <i>Thermopsis lanceolata</i> ,地梢瓜 <i>Cynanchum thesioides</i> ,二色棘豆 <i>Oxytropis bicolor</i> ,紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i> ,直立黄芪 <i>Astragalus adsurgens</i> ,石头花 <i>Gypsophila licentiana</i> ,甘草 <i>Glycyrrhiza uralensis</i> ,二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i> ,野苜蓿 <i>Medicago falcata</i> ,白茎鸦葱 <i>Scorzenera austriaca</i> ,铁杆蒿 <i>细唐松草</i> <i>Thalictrum tenue</i> ,线叶韭,篝姑草 <i>Stellaria vestita</i> ,拐轴鸦葱 <i>Scorzonera divaricata</i> ,点地梅 <i>Androsace umbellata</i> ,灰叶黄芪 <i>Astragalus discolor</i> ,砂珍棘豆 <i>Oxytropis gracillima</i> ,南苜蓿 <i>Medicago polymorpha</i> ,蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i> ,柴胡 <i>Bupleurum scorzonerifolium</i> ,打碗花 <i>Calystegia hederacea</i> ,曼陀罗 <i>Datura stramonium</i> ,山苦荬 <i>Ixeris chinensis</i> ,南艾蒿 <i>Artemisia verlotorum</i> ,蒺藜 <i>Thlaspi arvense</i> ,糙叶黄芪 <i>Astragalus scaberimus</i> ,高二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i> ,黄鹌菜 <i>Youngia japonica</i> ,泥胡菜,大麻 <i>Cannabis sativa</i> ,地肤 <i>Kochia scoparia</i> ,地黄 <i>Rehmannia glutinosa</i> ,飞燕草 <i>Consolida ajacis</i> ,灰灰菜 <i>Chenopodium alba</i> ,蒺藜 <i>Tribulus terrestris</i> ,苋菜 <i>Amaranthus tricolor</i> ,飞蓬 <i>Erigeron acer</i> ,米口袋 <i>Gueldenstedtia multiflora</i> ,西伯利亚远志 <i>Polygala sibirica</i> ,野黑豆 <i>Dumasia villosa</i> ,龙胆草 <i>Gentiana scabra</i> ,酸模 <i>Rumex acetosa</i>	灌木铁线莲 <i>Clematis fruticosa</i> ,醉鱼草 <i>Buddleia alternifolia</i> ,堇花,小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i> ,延安锦鸡儿 <i>Caragana purdomii</i> ,柠条锦鸡儿 <i>Caragana korshinskii</i> ,百里香 <i>Thymus mongolicus</i> ,多花胡枝子,狼牙刺,火炬树 <i>Rhus typhina</i> ,木梨 <i>Pyrus xerophila</i> ,山桃 <i>Amygdalus davidian</i> ,文冠果 <i>Xanthoceras sorbifolia</i> ,葛藤 <i>Pueraria lobata</i>
组 4	水蒿 <i>Artemisia indica</i>		
组 5	野豌豆 <i>Vicia sepium</i>		六道木 <i>Abelia biflora</i>
组 6	龙牙草		
组 7	葎草 <i>Humulus scandens</i>		臭椿 <i>Ailanthus altissima</i>
组 8			枸杞 <i>Lycium chinensis</i>

References:

- [1] Díaz S , Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* ,2001 , 16(11) : 646-655.
- [2] Violle C , Navas M L , Vile D , Kazakou E , Fortunel C , Hummel I , Garnier E. Let the concept of trait be functional! . *Oikos* ,2007 , 116(5) : 882-892.
- [3] Vendramini F , Díaz S , Gurvich D E , Wilson P J , Thompson K , Hodgson J G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist* ,2002 , 154(1) : 147-157.
- [4] Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* ,1998 , 199(2) : 213-227.
- [5] 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 Ü , Oleksyn J , Osada N , Poorter H , Poot P , 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.
- [6] Farrish K W. Spatial and temporal fine root distribution in three Louisiana forest soils. *Soil Science Society of America Journal* ,1991 , 55(6) : 1752-1757.
- [7] Feng Q H , Shi Z M , Dong L L. Response of plant functional traits to environment and its application. *Scientia Silvae Sinica* ,2008 , 44(4) : 125-131.
- [8] Hou Q C , Han R L , Li H P. On the problem of vegetation reconstruction in the Yan'an experimental area I. Conditions of soil water and division of vegetation reconstruction. *Research of Soil and Water Conservation* ,2000 , 7(2) : 119-123.
- [9] Zuo H Y , Guan X Q , Han X L , Zhang X. The probe of ecological basis of vegetation-renewing in Loess Plateau. *Journal of Soil Erosion and Soil and Water Conservation* ,1995 , 9(4) : 1-4.
- [10] Liang Y M. Discussing issues about establishing vegetation on Loess Plateau according to the law of community. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* ,1999 , 19(5) : 26-31.
- [11] Xu B , Cheng Y X , Gan H J , Zhou W J , He J S. Correlations between leaf and fine root traits among and within species of typical temperate grassland in Xilin River Basin , Inner Mongolia , China. *Chinese Journal of Plant Ecology* ,2010 , 34(1) : 29-38.
- [12] Zhou P , Geng Y , Ma W H , He J S. Linkages of functional traits among plant organs in the dominant species of the Inner Mongolia grassland , China. *Chinese Journal of Plant Ecology* ,2010 , 34(1) : 7-16.

- [13] Wen Z M, Jiao F, Jiao J Y. Prediction and mapping of potential vegetation distribution in Yanhe River catchment in hilly area of Loess Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(9): 1897-1904.
- [14] Zheng C H, Kang Y H, Yao S M, Yan C Z, Sun Z Q. Method of root analysis using GIS technology. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2004, 20(1): 181-183.
- [15] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [16] Field C, Merino J, Mooney H A. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia*, 1983, 60(3): 384-389.
- [17] Xue W. *SPSS Statistical Analysis Methods and Applications*. Beijing: Electronics Industry Publishing, 2004.
- [18] 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.
- [19] Ohashi Y, Nakayama N, Saneoka H, and Fujita K. Effects of drought stress on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and stem diameter of soybean plants. *Biologia Plantarum*, 2006, 50(1): 138-141.
- [20] Dijkstra P, Lambers H. Analysis of specific leaf area and photosynthesis of two inbred lines of *Plantago major* differing in relative growth rate. *New Phytologist*, 1989, 113(3): 283-290.
- [21] Craine J M, Froehle J, Tilman D G, Wedin D A, Chapin F S III. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 2001, 93(2): 274-285.
- [22] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(25): 13730-13734.
- [23] Eissenstat D M, Caldwell M M. Competitive ability is linked to rates of water extraction. *Oecologia*, 1988, 75(1): 1-7.
- [24] Eissenstat D M, Wells C E, Yanai R D, Whitbeck J L. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 33-42.
- [25] Tjoelker M G, Craine J M, Wedin D, Reich P B, Tilman D. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist*, 2005, 167(2): 493-508.
- [26] Guo D L, Mitchell R J, Hendricks J J. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest. *Oecologia*, 2004, 140(3): 450-457.
- [27] Comas L H, Eissenstat D M. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology*, 2004, 18(3): 388-397.
- [28] Reich P B, Tilman D, Craine J, Ellsworth D, Tjoelker M G, Knops J, Wedin D, Naem S, Bahauddin D, Goth J, Bengtson W, Lee T D. Do species and functional groups differ in acquisition and use of C, N and water under varying atmospheric CO₂ and N availability regimes? A field test with 16 grassland species. *New Phytologist*, 2001, 150(2): 435-448.
- [29] Turner I M. Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology*, 1994, 8(6): 669-675.
- [30] Comstock J, Mencuccini M. Control of stomatal conductance by leaf water potential in *Hymenoclea salsola* (T. & G.), a desert subshrub. *Plant, Cell and Environment*, 1998, 21(10): 1029-1038.
- [31] Bauhus J, Khanna P K, Menden N. Aboveground and belowground interactions in mixed plantations of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, 30(12): 1886-1894.
- [32] Li X R, Liu Q J, Cai Z, Ma Z Q. Specific leaf area and leaf area index of conifer plantations in Qianyanzhou station of subtropical China. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(1): 93-101.
- [33] Lambers H, Chapin F S III, Pons T L. *Plant Physiological Ecology*. Springer: Springer Verlag, 2008.
- [34] Vandenkoornhuysen P, Ridgway K P, Watson I J, Fitter A H, Young J P W. Co-existing grass species have distinctive arbuscular mycorrhizal communities. *Molecular Ecology*, 2003, 12(11): 3085-3095.
- [35] Grime J P. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Chichester: Wiley, 1979: 222-222.
- [36] Aerts R, Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 1999, 30: 1-67.

参考文献:

- [7] 冯秋红, 史作民, 董莉莉. 植物功能性状对环境的响应及其应用. *林业科学*, 2008, 44(4): 125-131.
- [8] 侯庆春, 韩蕊莲, 李宏平. 关于黄土丘陵典型地区植被建设中有关问题的研究 I. 土壤水分状况及植被建设区划. *水土保持研究*, 2000, 7(2): 119-123.
- [9] 邹厚远, 关秀琦, 韩蕊莲, 张信. 关于黄土高原植被恢复的生态学依据探讨. *水土保持学报*, 1995, 9(4): 1-4.
- [10] 梁一民. 从植物群落学原理谈黄土高原植被建造的几个问题. *西北植物学报*, 1999, 19(5): 26-31.
- [11] 徐冰, 程雨曦, 甘慧洁, 周文嘉, 贺金生. 内蒙古锡林河流域典型草原植物叶片与细根性状在种间及种内水平上的关联. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 29-38.
- [12] 周鹏, 耿燕, 马文红, 贺金生. 温带草地主要优势植物不同器官间功能性状的关联. *植物生态学报*, 2010, 43(1): 7-16.
- [13] 温仲明, 焦峰, 焦菊英. 黄土丘陵延河流域潜在植被分布预测与制图. *应用生态学报*, 2008, 19(9): 1897-1904.
- [14] 郑纯辉, 康跃虎, 姚素梅, 颜长珍, 孙泽强. 基于地理信息系统的植物根系分析方法. *农业工程学报*, 2004, 20(1): 181-183.
- [17] 薛薇. *SPSS 统计分析方法及应用*. 北京: 电子工业出版社, 2004.
- [32] 李轩然, 刘琪璟, 蔡哲, 马泽清. 千烟洲针叶林的比叶面积及叶面积指数. *植物生态学报*, 2007, 31(1): 93-101.