

干旱半干旱区降水量梯度下植物 群落的叶、茎属性特征

龚春梅¹, 王根轩²

(1. 西北农林科技大学生命科学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 浙江大学生命科学院农业生态工程研究所, 浙江 杭州 310058)

摘要:通过对沿年均降水量减少的兰州、白银、景泰和临泽4个试验点不同科属植物进行野外调查与室内分析, 试图明确干旱区降水量梯度下植物叶、茎属性[比叶重(LMA)、单位面积氮含量(N_{area})和单位面积叶绿素含量(Chl_{area})]的变化并探讨其对渐进干旱胁迫的适应规律。结果表明: 降雨量梯度下叶、茎利用不同属性特征应对干旱胁迫, LMA和 N_{area} 含量随干旱胁迫的加剧而增大, Chl_{area} 含量随干旱胁迫的加剧而降低, 这在一定程度上体现了研究区域植物对干旱胁迫加强的适应规律。另外随年均降水量的减少, 临泽、景泰、白银、兰州其物种的绿色茎枝/叶生物量比依次减小。即随干旱胁迫的加剧, 干旱区植物绿色茎枝与叶片生物量的比例逐渐增大。

关键词: 降水量梯度; LMA; N_{area} ; Chl_{area} ; 枝/叶生物量比

中图分类号: Q945.79 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2010)04-0069-07

地球上干旱和半干旱地区的面积占陆地总面积的1/3以上, 一半左右的陆生植物群落经常处于不利的环境条件^[1], 对植物的正常生命活动产生胁迫和伤害^[2]。干旱地区植物经受着强光、极端温度、盐渍化、水分亏缺和大气干燥等各种环境因子胁迫, 其中水分亏缺是影响干旱区植物生长发育和产生生理生化响应的主要因子和限制植物生长的关键因素^[3]。旱区植物发展出某种机制以减少水分的丧失, 并保证高效能的光合来维持生长发育。因而植物在形态结构及生理生化功能方面随之发生相适应的改变^[4]。植物光合生理对干旱环境的适应性, 很大程度上反映了此植物在该地区的生存能力和竞争能力^[5]。

植物叶、茎属性特征包括比叶重(Leaf mass per area, LMA)、单位面积氮含量(N_{area})、单位面积磷含量(P_{area})和单位面积叶绿素含量(Chl_{area})等。这些功能属性特征直接影响植物的固碳能力, 是植物在长期适应环境过程中为获得最大光合生产所形成的适应策略, 是重要的结构、功能特征参数^[6]。叶片以及绿色茎枝是植物进行光合作用的主要器官, 它们是生态系统物质和能量循环的主要驱动者^[7], 是研究生态系统生产力、蒸腾量、光合效率不可缺少的一个环节, 所以LMA是研究生态系统结构和功能的一个重要指标。叶片氮素水平与其光合作用能力成正

比^[8], 在干旱条件下, 特别是严重干旱条件下氮素营养明显降低叶片气孔导度, 有利于气孔关闭, 减少单位面积的水分散失, 增加植物抗旱性^[9], 但叶绿素本身易受干旱胁迫诱导的氧化胁迫攻击而导致含量下降。叶片水平生理过程与LMA和叶寿命(LL)关系的提出将叶生理生态特征和植物的进化适应联系在一起, 通过对具有进化意义的属性特征进行研究, 探索植物进化过程中对环境的适应策略^[10, 11]。大量研究表明, 这些功能属性在气体交换、光合产量、水分利用以及生态系统变化研究方面都是必不可少的参数, 在进化上具有重要意义^[12~14]。植物对环境的适应性是结构、生理和生化功能等多方面遗传特性的综合结果, 通过研究形态结构来认识植物对环境的适应机制是一个重要方面, 但形态适应特征的报道少之又少^[15]。该研究试图明确干旱区降水量梯度下植物叶、茎属性特征(LMA、 N_{area} 和 Chl_{area})的变化, 探讨其对渐进干旱胁迫的适应规律, 不仅丰富植物结构和功能的较大尺度变化规律, 同时指导农林牧业的生产实践。另外, 干旱地区植物发达的输导组织是高水分利用效率的保障, 那么干旱区植物绿色茎枝与叶片生物量的比值是否随干旱胁迫的加剧而逐渐增大? 本研究对干旱区降水量梯度下植物叶、茎属性的变化及其对渐进干旱胁迫的适应规律进行了探讨。

收稿日期: 2010-01-10

基金项目: 高校博士学科点专项科研基金项目(20090204120024); 国家自然科学基金(30170161)(90102015)

作者简介: 龚春梅(1973—), 女, 甘肃兰州人, 博士, 讲师, 主要从事逆境植物生理生态学研究。E-mail: gcm228@163.com。

1 试验区概况与研究方法

1.1 试验区概况

沿降水量减少梯度设置的 4 个试验点分别选在兰州、白银、景泰、临泽无人干扰的野生植物群落(图 1)。兰州属温带半干旱大陆性季风气候区,总的气候特点是干燥、寒冷、冬季长,昼夜温差大,降水少,集中在 6~9 月。试验点地处安宁区北部低山丘陵山坡,未利用的荒草地、盐碱地和沙地较多。白银属东南季风气候西北部边缘区,是温带干旱、半干旱大陆性气候,风大沙多,自然植被稀少,水资源匮乏。周围属于山坡地,有些地段则为砂岩。降雨多集中在 7~9 月,占全年降水量的 60% 以上。试验点位于中温带半干旱区向干旱区的过渡地带,属腾格里沙漠和祁连山余脉向黄土高原过渡地带,土壤有风沙土、黄绵土、灰钙土和灌淤土等几个类型。景泰属温带大陆性干旱气候区,干旱少雨,森林稀少,植被覆盖率低,沙漠戈壁面积大,浅山丘陵区水土流失严重,土地沙漠化、盐渍化加剧。昼夜温差大。试验点位于景泰县城以北,其生态环境的基本特征是林地和草地较少,土地沙漠化、盐渍化加剧。临泽属西北部温带干旱区,是温带干旱荒漠气候。降水少而集中在 7~9 月,约占全年降水量的 65%,气候干燥。试验点处于荒漠与绿洲的过渡地带,属于山前砾质荒漠,周边与绿洲和沙漠相连,地势起伏平缓,土壤类型为灰棕漠土,植被以泡泡刺群落为主,盖度较低,分布有稀疏的红砂、珍珠。



图 1 干旱半干旱区降水量梯度分布的 4 个试验点地理位置

Fig.1 The geographic locations of 4 trial sites along rainfall gradient in arid and semiarid areas of China

由 4 个试验点的气候特点(表 1)可知,兰州、白银、景泰和临泽 4 个试验点依次是降水量逐渐减少

的梯度,进而形成大气相对湿度和干旱度指数减小的梯度,同时也是年日照时数和纬度升高的梯度。

表 1 干旱半干旱区降水量梯度下 4 个试验点的气候特点

Table 1 The main geographic and climatic conditions of four trial sites in arid and semiarid areas of China

气象参数 Parameters	兰州 Lanzhou	白银 Baiyin	景泰 Jingtai	临泽 Linze
年均降水量(mm) Annual mean precipitation	328	204	185	117
年均蒸发量(mm) Annual mean evaporation	1365	1864	2678	2238
年均温(℃) Annual mean temperature	9.1	8.0	8.2	7.7
年日照时数(h) Annual sunlight hours	2446	2559	2725	3052.9
年均干燥度指数(I) Annual aridity index	17.2	11.3	10.2	6.6
大气相对湿度(%) Relative humidity	59	51	47	46
无霜期(d) Non-frost day	> 180	182	159	152
海拔(m) Elevation	1575	1702	1631	1300
纬度(N) Latitude	35°68' ~ 73'	36°26' ~ 39'	37°2' ~ 23'	39°31' ~ 58'
经度(E) Longitude	103°23' ~ 40'	104°3' ~ 16'	104°1' ~ 14'	100°4' ~ 36'

注:干燥度指数(I) = $P/(T + 10)$, P 是年降水量(mm), T 是年均温(℃)。

Note: De Martonne aridity index(I) = $P/(T + 10)$; P , Annual mean precipitation(mm); T , Annual mean temperature(℃).

1.2 群落组成和枝/叶生物量比值的测量

2006 年 8 月选择沿降水量减少梯度分布的 4 个试验点兰州、白银、景泰、临泽共有的一些存在 C_4 物种的科属的 C_3 植物作为调查对象,进行样地调查。其中包括怪柳科红砂(*Reaumuria soongorica*)和多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*),菊科亚菊属灌木亚菊(*Ajania fruticulosa*)和苦苣菜属苦苣菜(*Sonchus oleraceus*),蒺藜科的白刺属白刺(*Nitraria tangutorum*)和泡泡刺(*N. sphaerocarpa*)以及骆驼蓬属骆驼蓬(*Peganum harmala*)和驼蹄瓣属粗茎驼蹄瓣(*Zygophyllum loczyi*)等。每点设一条东西向样带,样带上每隔 2 km 设一样地,规格 $10 \times 10 \text{ m}^2$,进行常规调查。草本植物的调查在样地内设 4 个 $1 \times 1 \text{ m}^2$ 样方进行。对每个样方进行物种数、群落组成和总盖度的调查。每一试验点对有绿色茎枝和叶的全部物种分别收集绿色茎枝和其上叶片,带回实验室 50°C 烘干、称重进行生物量分析。

1.3 植物 LMA、 N_{area} 和 Chl_{area} 含量测定

植物叶面积采用纸重法测定,叶质量采用万分

之一天平称重。通过换算得到单位面积的叶质量即为 LMA(g/m²)。将部分植株放在 50℃ 下烘干称重, 分别收集叶片和枝条研磨, 过 0.1 mm 筛。测定植物不同器官的全氮含量。植物全氮含量测定方法为: 凯氏定氮法, KDN-2C 凯氏定氮仪(上海纤检仪器公司)测定。已知叶面积, 通过换算得到 N_{area}。叶绿素含量测定按照李合生^[16]方法, 叶片称重后, 乙醇暗处浸提, 摇匀分别测定 OD₆₆₅ 和 OD₆₄₉, 按公式计算并根据叶面积换算出 Chl_{area}。

1.4 数据分析

运用 Origin 6.0 和 SPSS 11.0 软件对数据进行绘图及统计分析。试验数据的处理比较用 Turkey' s-b 单因素方差分析, 线性回归模型采用最小二乘法 (OLS) 进行回归分析, 数据间相关性用 Pearson' s test 分析, 所有数据为 3 次测定值的平均值。

2 结果与分析

2.1 各试验点群落类型及优势植物

对沿降水量梯度分布的兰州、白银、景泰和临泽 4 个试验点物种进行调查, 植物群落类型及优势植物见表 2。兰州试验点的植被类型为红砂群落 (*Reaumuria soongorica* community), 优势植物有红砂、柺柳、中间锦鸡儿和灌木亚菊等; 白银试验点的植被类型为红砂和猪毛菜群落 (*Reaumuria soongorica* &

Salsola community), 优势植物有红砂、珍珠猪毛菜、白刺和骆驼蓬等; 景泰试验点的植被类型为猪毛菜群落 (*Salsola* community), 优势植物有珍珠猪毛菜、松叶猪毛菜、木本猪毛菜、红砂、盐生草和粗茎驼蹄瓣等; 临泽试验点的植被类型为泡泡刺群落 (*Nitraria sphaerocarpa* community), 优势植物有泡泡刺、芦苇、雾冰藜、沙米和盐生草等。4 个试验点的植被盖度随降水量的减少而降低, 兰州试验点植被盖度最高, 达到 88% 左右, 临泽试验点植被盖度最低, 只有 18% 左右。优势植物中临泽 C₄ 物种数最多, 兰州 C₃ 物种数最多。

2.2 各试验点共有 C₃ 物种的叶、茎属性特征

叶、茎属性特征是具有光合碳代谢进化意义的属性特征, 选择包含 C₄ 物种的科属, 比如菊科黄花菊属有很多 C₄ 物种, 蒺藜科蒺藜属蒺藜是 C₄ 物种, 蓼科沙拐枣属沙拐枣是 C₄ 物种。以各试验点共有的这些科属的 C₃ 物种作为调查对象, 它们是柺柳科红砂和柺柳, 菊科亚菊属灌木亚菊和苦苣菜属苦苣菜, 蒺藜科的白刺属白刺和泡泡刺、骆驼蓬属骆驼蓬和驼蹄瓣属粗茎驼蹄瓣等。

从表 3 看出, 随降水量逐渐减少, 柺柳科红砂和多枝柺柳、蒺藜科白刺和骆驼蓬主要通过叶和绿色枝条 LMA 的增大响应加剧的干旱胁迫; 而蒺藜科粗茎驼蹄瓣则通过降低叶片中 Chl_{area} 含量适应于干旱胁迫。

表 2 不同降水量条件下 4 个试验点植物群落优势植物

Table 2 Plants community compositions at 4 trial sites with different precipitation

试验点 Trial site	植被类型 Vegetation	优势植物 Dominant species	植被盖度 (%) Coverage
兰州 Lanzhou	红砂群落 <i>R. soongorica</i> community	红砂 (<i>Reaumuria soongorica</i>)、多枝柺柳 (<i>Tamarix ramosissima</i>)、中间锦鸡儿 (<i>Caragana intermedia</i>)、柠条 (<i>Caragana korshinskii</i>)、灌木亚菊 (<i>Ajania fruticulosa</i>)、砂狗娃花 (<i>Heteropappus meyerdorffii</i>)、枸杞 (<i>Lycium chinense</i>)、独行菜 (<i>Lepidium ruderale</i>)、车前 (<i>Plantago asiatica</i>)、雾冰藜 (<i>Bassia dasyphylla</i>)、灰绿藜 (<i>Chenopodium glaucum</i>)	87.8
白银 Baiyin	红砂 & 猪毛菜 群落 <i>Reaumuria soongorica</i> & <i>Salsola</i> community	红砂 (<i>Reaumuria soongorica</i>)、珍珠猪毛菜 (<i>Salsola passerina</i>)、臭蒿 (<i>Artemisia hedinii</i>)、白刺 (<i>Nitraria tangutorum</i>)、骆驼蓬 (<i>Peganum harmala</i>)、卷茎蓼 (<i>Polygonum consobolus</i>)、芨芨草 (<i>Achnatherum splendens</i>)、雾冰藜 (<i>Bassia dasyphylla</i>)、盐生草 (<i>Halogeton glomeratus</i>)、藜 (<i>Chenopodium album</i>)、短叶假木贼 (<i>Anabasis brevifolia</i>)、狗尾草 (<i>Setaria viridis</i>)	64.9
景泰 Jingtai	猪毛菜 群落 <i>Salsola</i> community	珍珠猪毛菜 (<i>Salsola passerina</i>)、松叶猪毛菜 (<i>Salsola laricifolia</i>)、木本猪毛菜 (<i>Salsola arbuscula</i>)、红砂 (<i>Reaumuria soongorica</i>)、白刺 (<i>Nitraria tangutorum</i>)、粗茎驼蹄瓣 (<i>Zygophyllum loczyi</i>)、灌木亚菊 (<i>Ajania fruticulosa</i>)、沙蒿 (<i>Artemisia desertorum</i>)、骆驼蓬 (<i>Peganum harmala</i>)、雾冰藜 (<i>Bassia dasyphylla</i>)、白茎盐生草 (<i>Halogeton arachnoides</i>)、藜 (<i>Chenopodium album</i>)、蒺藜 (<i>Tribulus terrestris</i>)、小画眉草 (<i>Eragrostis poaeoides</i>)	35.7
临泽 Linze	泡泡刺 群落 <i>Nitraria sphaerocarpa</i> community	泡泡刺 (<i>Nitraria sphaerocarpa</i>)、芦苇 (<i>Phragmites communis</i>)、骆驼刺 (<i>Alhagi sparsifolia</i>)、甘草 (<i>Glycyrrhiza uralensis</i>)、红砂 (<i>Reaumuria soongorica</i>)、多枝柺柳 (<i>Tamarix ramosissima</i>)、梭梭 (<i>Haloxylon ammodendron</i>)、头状沙拐枣 (<i>Calligonum capus - medusae</i>)、河西沙拐枣 (<i>Calligonum potanini</i>)、雾冰藜 (<i>Bassia dasyphylla</i>)、沙米 (<i>Agriophyllum squarrosum</i>)、稗草 (<i>Echinochloa crus - galli</i>)、虎尾草 (<i>Chloris virgata</i>)、地肤 (<i>Kochia scoparia</i>)、盐爪爪 (<i>Kalidium foliatum</i>)、盐生草 (<i>Halogeton glomeratus</i>)	18.3

注: 黑体字物种为 C₄ 物种。 Note: Black style species are C₄ species.

迫;菊科灌木亚菊和苦苣菜主要通过提高绿色茎枝或叶脉中 LMA 和 N_{area} 含量来响应干旱胁迫的加剧;蓼科卷茎蓼则通过提高叶片 LMA 和降低绿茎中 Chl_{area} 含量应对渐进的干旱胁迫。尽管不同科属植

物利用叶、茎的不同属性特征应对干旱胁迫,依然有规律可循,植物叶、茎属性特征 LMA 和 N_{area} 含量随干旱胁迫的加剧而增大, Chl_{area} 含量随干旱胁迫的加剧而下降。

表 3 各试验点共有物种叶、茎属性特征随降水量减少的变化

Table 3 The changes of plants leaf and stem traits in 4 trial sites with rainfall decrease

物种 Species	器官 Organ	比叶重 LMA(g/m^2)				$N_{area}(g/m^2)$				$Chl_{area}(g/m^2)$			
		兰州 Lanzhou	白银 Baiyin	景泰 Jingtai	临泽 Linze	兰州 Lanzhou	白银 Baiyin	景泰 Jingtai	临泽 Linze	兰州 Lanzhou	白银 Baiyin	景泰 Jingtai	临泽 Linze
红砂 <i>Reaumuria soongorica</i>	叶 Leaf	257.9d	329.2c	362.4b	432.3a	6.1	9.3	10.9	9.9	0.23	0.42	0.34	0.63
	绿枝 Green branch	119.1d	147.5c	185.4b	248.6a	3.2	3.4	3.6	2.7	0.02	0.05	0.03	0.04
多枝柽柳 <i>Tamarix ramosissima</i>	叶 Leaf	281.0c	309.3b	—	527.5a	7.4	9.6	—	9.5	0.90	0.56	—	0.52
	绿枝 Green branch	61.6c	93.7b	—	230.5a	1.1c	2.5b	—	3.6a	0.05	0.09	—	0.18
灌木亚菊 <i>Ajania fruticulosa</i>	叶 Leaf	347.9	253.3	370.5	—	13.4	9.6	10.0	—	1.05	1.14	0.68	—
	绿枝 Green branch	291.8c	617.3b	748.4a	—	5.2c	7.7b	9.3a	—	0.19	0.50	0.65	—
苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>	叶 Leaf	348.3	562.6	423.7	443.4	13.4	22.9	13.9	16.9	2.09	1.91	1.83	2.50
	叶脉 Vein	127.1d	192.7c	236.4b	305.1a	3.0d	4.6c	5.1b	7.6a	0.21	0.24	0.44	0.42
白刺 <i>Nitraria tangutorum</i>	叶 Leaf	358.5d	488.3c	517.5b	836.0a	20.7	21.2	19.3	28.3	1.83	1.03	1.05	2.45
	绿枝 Green branch	115.6d	264.2c	269.1b	1087.6a	3.4	5.3	4.5	26.2	0.12	0.05	0.05	0.26
骆驼蓬 <i>Peganum harmala</i>	叶 Leaf	356.4d	459.9c	506.2b	639.2a	14.7	14.3	16.4	15.1	1.17	0.87	1.21	1.43
	绿茎 Green stem	121.9d	153.6c	181.2b	336.2a	3.4	3.3	3.4	9.4	0.17	0.11	0.08	0.22
粗茎骆驼瓣 <i>Zygophyllum loczyi</i>	叶 Leaf	881.8	1203.7	945.9	1264.0	29.9	34.9	24.5	29.5	1.84a	1.77b	1.60c	1.45d
	绿茎 green stem	361.6	556.1	408.6	626.9	8.9	10.6	6.5	17.8	0.32	0.40	0.28	0.26
卷茎蓼 <i>Polygonum consolinus</i>	叶 Leaf	337.6d	357.8c	370.4b	498.4a	10.7	9.8	11.4	11.4	0.74	1.43	1.22	0.96
	绿茎 Green stem	282.1	187.5	195.6	387.3	3.9	2.6	3.3	6.2	0.11a	0.08b	0.06b	0.02c

注:数据为 3 次测定的平均值,同一行内相同指标黑体数据后的相同字母代表方差分析在 $P < 0.05$ 水平上不显著。“—”表示该物种在某一试验点没有采集到。

Note: Data are means (\pm s. d.) of three replications. Black style values within row of same index followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to ANOVA. “—” indicates the species have not sampled in certain research areas.

2.3 降水量梯度下植物群落水平枝/叶生物量比值变化

随年均降水量的减少,兰州、白银、景泰和临泽 4 个试验点优势物种的绿色茎枝/叶的生物量比值逐渐增加(图 2)。降水量最少的临泽,其物种的茎枝/叶比最大,斜率为 1.3062,然后依次是景泰(斜率 1.0044)、白银(斜率 0.9942),降水相对充沛的兰州,物种的茎枝/叶比最小,斜率为 0.9103(表 4)。随降水量减少,也就是随干旱度指数降低,临泽物种的输导组织更发达,其次是景泰、白银,而兰州最低,这与优势物种调查中临泽 C_4 物种数最多,兰州 C_3 物种数最多的结果相一致(表 2)。

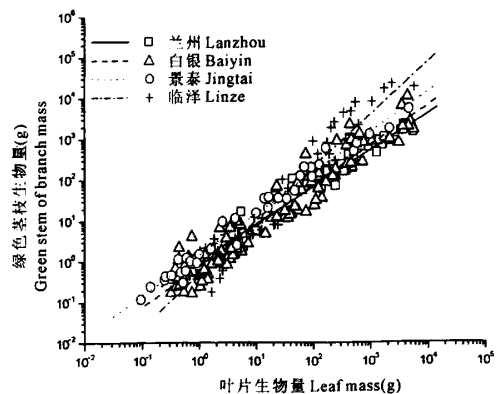


图 2 各试验点植物绿色茎枝与叶片的生物量比值

Fig. 2 The changes between green stem or branch biomass and leaf biomass at four sites

表4 植物绿色茎枝与叶片的生物量比值变化及生物量变化的相关性

Table 4 The changes of biomass ratio of green stem/leaf, and the biomass correlation between green stem and leaf

试验点 Trial site	线性回归模型 Linear regression model	斜率 k Slope	相关系数 r_2 Related coefficient	样本数 n Sample number
兰州 Lanzhou	$\log y = 0.9103 \log x + 0.0002$	0.9103	0.96***	47
白银 Baiyin	$\log y = 0.9942 \log x - 0.1319$	0.9942	0.93***	96
景泰 Jingtai	$\log y = 1.0044 \log x + 0.1566$	1.0044	0.98***	36
临泽 Linze	$\log y = 1.3062 \log x - 0.3158$	1.3062	0.93***	67

注:***所有线性回归均在 $P < 0.001$ 水平上显著。

Note:*** All regressions were significant at $P < 0.001$.

3 结论与讨论

随年均降水量的减少,兰州、白银、景泰和临泽4个试验点植物叶、茎属性包括 LMA 、 N_{area} 含量及 Chl_{area} 含量的变化说明不同科属植物利用叶、茎的不同属性特征应对干旱胁迫,一般来说 LMA 和 N_{area} 含量随干旱胁迫的加剧而增大, Chl_{area} 含量随干旱胁迫的加剧而下降,这在一定程度上反映了植物对于干旱胁迫强度加剧的适应规律。另外随年均降水量的减少,临泽物种的枝/叶生物量比最大,然后是景泰、白银,兰州物种的枝/叶比最小。即随干旱胁迫的加剧,干旱区植物绿色茎枝与叶片生物量的比例逐渐增大。说明随降水量减少,临泽物种的输导组织更发达,其次是景泰、白银,兰州最低。这与临泽优势植物中 C_4 物种数最多,兰州 C_3 物种数最多的调查结果也是一致的。

随降水量逐渐减少,兰州、白银、景泰和临泽4个试验点8个共有物种在形态和代谢上发生的变化说明不同科属植物应对干旱胁迫的方式不同。柽柳科红砂和蒺藜科白刺通过叶和绿色枝 LMA 的增大响应加剧的干旱胁迫。最近,对干旱区红砂的稳定碳同位素 ($\delta^{13}C$) 分析表明,红砂叶片 $\delta^{13}C$ 值在 $-22.77\% \sim -29.85\%$ 之间,处在典型的 C_3 植物 $\delta^{13}C$ 范围内,影响 $\delta^{13}C$ 值的环境因子是水分,以提高水分利用效率 (Water use efficiency, WUE) 为适应干旱的主要方式^[17]; 蒺藜科泡泡刺水分利用效率又高于红砂^[18], 表明红砂、白刺在 LMA 、WUE 等方面已表现出形态和生理上的适应性转变。由于植株较小的 LMA 使单位叶面积的碳投资较少,体现出较高的相对生长速率^[19]。从进化角度理解,干旱区大多数 C_3 植物红砂、多枝柽柳、花棒和灌木亚菊等在形态结构上趋于形成小叶或同化枝条/绿茎以及增大苦苣菜叶脉比例来增加 LMA 进而提高光合效率,也可能为向干旱环境下优势明显的 C_4 途径进化做准备; 而叶厚、多汁型 C_3 植物粗茎驼蹄瓣有可能向多为肉质植

物利用的 CAM 途径进化; 蓼科卷茎蓼则通过提高叶片 LMA 和降低绿茎中的 Chl_{area} 含量适应干旱胁迫,叶绿素本身易受干旱胁迫引起的氧化胁迫攻击而导致含量下降,是一种被动下降,对它的适应性及进化研究还未见报道。我们推测,随着降水量的减少,植物通过增大 LMA 或者提高绿色茎枝或叶脉的 N_{area} 含量或者降低叶片的 Chl_{area} 含量等方式产生形态或代谢上的主动或被动适应,至于这种适应是否是 C_4 途径发展的前提和基础还需要进一步通过 CO_2 补偿点、 $\delta^{13}C$ 值、光合与胞间 CO_2 浓度 (C_i) 分析及最初产生的四碳酸研究确定^[20]。

叶片要获得高的光合速率要求有效氮的积累^[21]。环境氮供应不足也会导致 C_3 植物光合能力的下降,暗示植物对氮的有效利用在光合能力的维持上扮演重要角色^[22]。干旱胁迫下,茎干中储藏物积累的临时性改变都伴随着碳氮代谢的变化^[23]。植物同化的有效氮有助于叶的扩展并与生长率密切相关。植物缺氮引起的产量降低更多是由于叶扩展率降低而不是单位面积光合速率降低^[24]。叶片氮是光合关键酶的一部分,特别是 Rubisco 中氮的含量很高,占到叶片氮含量的 40% 左右^[25]。由此看出, LMA 和 N_{area} 与植物光合碳同化是息息相关的。灌木亚菊和苦苣菜绿色茎枝或叶脉的生物量随降水量减少而增加, N_{area} 含量提高,反映出植物氮含量随植物生物量的增加而增加的一般规律^[26], 特别是植物输导组织氮含量随生物量的增加而较显著增加。在干旱区贫瘠的土壤氮水平下,可能通过同化某些有机来源如氨基酸酰胺和尿同化自身的氮或转移其它部位的氮来提高绿色茎枝或叶脉氮含量^[27]。

研究发现, C_3 植物芹菜的绿色茎和烟草叶柄中维管束周围的细胞好比 C_4 植物的维管束鞘细胞,其中 C_4 光合酶的活性高于叶^[28], 花棒小叶逐渐退化,被叶轴逐渐取代执行光合并成为 C_3 植物向着 C_4 光合进化的潜力器官^[29]; 而 C_4 光合也可以在没有 Kranz 结构的单一光合细胞的陆生植物中进

行^[30,31],改变输导组织结构和模式,提高其生物量的积累,是 C₄ 光合途径植物提高水分利用效率的保障^[32],这些都表明了绿色茎枝或叶脉具有的 C₄ 光合潜力,因此利用有光合能力的输导组织与叶肉组织生物量的比例变化来评价群落水平 C₄ 光合的潜能是可行的,进而预测渐进干旱胁迫下群落水平上 C₃ 向 C₄ 光合途径转变的规律。随年均降水量的减少,兰州、白银、景泰和临泽 4 个试验点物种的绿色茎枝/叶的生物量比值逐渐增加。结合优势植物中临泽 C₄ 物种数最多,兰州 C₃ 物种数最多这一物种调查结果,利用植物绿色茎枝/叶的比值增大可以反映群落水平 C₄ 光合的增加。

至此,在干旱半干旱区降水量梯度下对植物群落的叶、茎属性特征及绿色茎枝/叶的生物量比值进行了分析,初步探讨了干旱区植物光合碳同化的适应性转变。环境调控在植物光合途径的相互转化过程中起着重要作用,某种植物营何种光合途径随环境条件的改变光合机制发生相应变化^[33]。形态结构的改变往往是光合碳同化途径进化的前提和基础^[32]。C₃ 向 C₄ 光合途径转变是研究植物的适应性进化的一个引人入胜的课题,干旱地区的地理、气候特征为 C₄ 光合进化的研究提供了一个理想的平台。关于干旱胁迫下植物的光合碳代谢从光合酶、 $\delta^{13}\text{C}$ 和最初固定 CO₂ 产物方面的研究还将继续。

参 考 文 献:

- [1] 龚春梅. 干旱地区水分梯度下植物光合碳同化途径适应性变化机制研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2007.
- [2] 户连荣, 郎南军, 郑科. 植物抗旱性研究进展及发展趋势[J]. 安徽农业科学, 2008, 36: 2652—2654.
- [3] Biehler K, Fock H. Evidence for the contribution of the Mehler-peroxidase reaction in dissipating excess electrons in drought stressed wheat[J]. Plant Physiology, 1996, 112: 265—272.
- [4] 李正理, 李荣放. 我国甘肃九种旱生植物同化枝解剖结构观察[J]. 植物学报, 1981, 23: 181—185.
- [5] 云建英, 杨甲定, 赵哈林. 干旱和高温对植物光合作用的影响机制研究进展[J]. 西北植物学报, 2006, 26: 641—648.
- [6] Kikuzawa K, Shirakawa H, Suzuki M, et al. Mean labor time of a leaf[J]. Ecological Research, 2004, 19: 365—374.
- [7] Körner C. Carbon limitation in trees[J]. Journal of Ecology, 2003, 91: 4—17.
- [8] Osborne B A. Effect of nitrate-nitrogen limitation on photosynthesis of the diatom *Phaeodactylum tricornutum* Bohlman[J]. Plant, Cell and Environment, 1986, 9: 617—625.
- [9] Morgan J. Interaction of water supply and N in wheat[J]. Plant Physiology, 1984, 76: 112—117.
- [10] Feder M E, Bennett A F, Huey R B. Evolutionary physiology[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 2000, 31: 315—341.
- [11] Brady K U, Kruckeberg A R, Bradshaw H D. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils[J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2005, 36: 243—246.
- [12] Reich P B, Tilman D, Naeem S, et al. Species and functional group diversity independently influence biomass accumulation and its response to CO₂ and N[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2004, 101: 10101—10106.
- [13] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. Nature, 2004, 428: 821—823.
- [14] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, et al. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate[J]. Global Ecology and Biogeography, 2005, 14: 411—421.
- [15] 马成仓, 高玉葆, 郭宏宇, 等. 内蒙古高原西部荒漠区锦鸡儿属 (*Caragana*) 优势种的形态适应特征[J]. 生态学报, 2006, 26 (7): 2308—2312.
- [16] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 134—137, 142—144.
- [17] 马剑英, 陈发虎, 夏敦胜, 等. 荒漠植物红砂稳定碳同位素组成的空间分布特征[J]. 第四纪研究, 2006, 26: 947—954.
- [18] 苏培玺, 陈怀顺, 李启森. 河西走廊中部沙漠植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的特点及其对水分利用效率的指示[J]. 冰川冻土, 2003, 25: 597—602.
- [19] Wright I J, Westoby M. Cross-species relationship between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs. leaf function in 28 Australian woody species[J]. Functional Ecology, 2000, 14: 97—107.
- [20] Channoum O. C₄ photosynthesis and water stress[J]. Annals of Botany, 2009, 103: 635—644.
- [21] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, et al. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes[J]. Ecology, 1999, 80: 1955—1969.
- [22] Pozo A D, Pérez P, Gutiérrez D, et al. Gas exchange acclimation to elevated CO₂ in upper-sunlit and lower-shaded canopy leaves in relation to nitrogen acquisition and partitioning in wheat grown in field chambers[J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59: 371—380.
- [23] Noctor G, Gomez L, Vanacker H, et al. Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signaling[J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53: 1283—1304.
- [24] Sage R F, Pearcy R W. The nitrogen use efficiency of C₃ and C₄ plants. I. Leaf nitrogen, growth, and biomass partitioning in *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.)[J]. Plant Physiology, 1987, 84: 954—958.
- [25] Lambers H, Chapin F S, Pons T L. Plant Physiological Ecology[M]. New York: Springer, 1998.
- [26] Reich P B, Tjoelker M G, Machado J L, et al. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants[J]. Nature, 2006, 439: 457—461.
- [27] L. 比弗斯. 薛应龙, 欧阳光察译. 植物的氮代谢[M]. 北京: 科学出版社, 1981: 3—4.
- [28] Hibberd J M, Quick W P. Characteristics of C₄ photosynthesis in stems and petioles of C₃ flowering plants[J]. Nature, 2002, 415:

451—454.

- [29] Gong C M, Gao X W, Cheng D L, et al. C₄ photosynthetic characteristics and antioxidative protection of C₃ desert shrub *Hedysarum scoparium* in northwest china[J]. Pakistan Journal of Botany, 2006, 38:647—661.
- [30] Voznesenskaya E V, Franceschi K O, Freitag H, et al. Kranz anatomy is not essential for terrestrial C₄ plant photosynthesis[J]. Nature, 2001, 414:543—546.
- [31] Voznesenskaya E V, Franceschi V R, Kiirats O, et al. Evidence for C₄ photosynthesis without Kranz anatomy in *Bieneria cycloptera* (Chenopodiaceae)[J]. The Plant Journal, 2002, 31:649—662.
- [32] Sage R F. The evolution of C₄ photosynthesis[J]. New Phytologist, 2004, 161:341—370.
- [33] 牛书丽, 蒋高明, 李永庚. C₃ 与 C₄ 植物的环境调控[J]. 生态学报, 2004, 24:308—314.

Leaf and stem traits of plant communities along rainfall gradient in arid and semi-arid areas

GONG Chun-mei¹, WANG Gen-xuan²

(1. College of Life Sciences, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2. Institute of Agroecology and Ecoengineering, College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou, Zhejiang 310058, China)

Abstract: Plant leaf and stem traits include the leaf mass per areas (LMA), leaf life span (LL), nitrogen content per unit area (N_{area}) and the chlorophyll content per unit area (Chl_{area}). These features, directly affecting the properties of carbon sequestration capacity of plants, are the adaptation strategies of plants resistant to the environment in the long process of production in order to obtain maximum photosynthetic formation. This study is to identify plant leaf and stems traits (LMA, N_{area} and Chl_{area}) and explore the changes of adapting to progressive drought stress along rainfall gradient in arid and semi-arid areas. The results show that different families and genera of plants distributed in Lanzhou, Baiyin, Jingtai and Linze experimental sites take different attributes of leaf, stem or branch response characteristics against drought stress with annual mean precipitation reducing. The LMA and content of N_{area} increase with intensification of drought stress and Chl_{area} content increases with the decline of drought stress, which reflects the strengthening of plant adaptation to drought stress in some extent. In addition, green stem or branch/leaf biomass ratio in Linze species is the largest with annual mean precipitation reducing, followed by Jingtai species, even Baiyin species, whereas Lanzhou species is the smallest. With the increase of drought stress, the biomass ratio of green stem or branch/leaf is gradually increasing in dry areas.

Keywords: rainfall gradient; LMA; N_{area} ; Chl_{area} ; biomass ratio of green stem or branch/leaf