

DOI:10.13869/j.cnki.rswc.2023.06.024.

朱晓旭, 温仲明, 郑诚, 等. 延河流域不同生活型植物功能性状特征及其对环境变化的响应[J]. 水土保持研究, 2023, 30(6): 328-336.

Zhu Xiaoxu, Wen Zhongming, Zheng Cheng, et al. Functional Traits of Plant Life Forms and Their Responses to Environmental Factors in the Yanhe River Basin[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2023, 30(6): 328-336.

延河流域不同生活型植物功能性状特征及其 对环境变化的响应

朱晓旭¹, 温仲明^{1,2,3}, 郑诚¹, 高原^{2,3}, 张格语¹, 王维维¹, 刁晓晨¹, 万锦枫¹

(1.西北农林科技大学 草业与草原学院, 陕西 杨凌 712100;

2.中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 3.中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: [目的]探究不同生活型植物对延河流域生境的生长适应策略,为理解植物对环境的适应机制和该流域植被恢复物种选择等提供理论依据和实际指导。[方法]以黄土丘陵区延河流域为研究区,选择乔木、灌木和草本3种植物生活型,调查了6个与资源获取能力相关的植物功能性状,应用方差分析、线性回归和冗余分析方法探究了延河流域不同生活型植物对环境的适应策略和机制。[结果]延河流域不同生活型植物的比叶面积、比根长、叶组织密度、根组织密度、叶氮含量、根氮含量均存在显著性差异;水分是延河流域植物生存的限制性因子。[结论]为适应延河流域生境,草本植物采取“快速投资—收益”型(获取型)策略,灌木和乔木植物采取“缓慢投资—收益”型(保守型)策略。

关键词: 植物功能性状; 植物生活型; 延河流域; 环境变化; 生存策略

中图分类号: Q142.9

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2023)06-0328-09

Functional Traits of Plant Life Forms and Their Responses to Environmental Factors in the Yanhe River Basin

Zhu Xiaoxu¹, Wen Zhongming^{1,2,3}, Zheng Cheng¹, Gao Yuan^{2,3},

Zhang Geyu¹, Wang Weiwei¹, Diao Xiaochen¹, Wan Jinfeng¹

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

2.Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources,

Yangling, Shaanxi 712100, China; 3.University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: [Objective] The aims of this study are to explore the growth adaptation strategies of different life-types of plants to the habitats in the Yanhe River Basin, and to provide theoretical basis and practical guidance for understanding the mechanisms of plant adaptation to the environment and the selection of species for vegetation restoration in this basin. [Methods] Using the Yanhe River Basin in the Loess Hills region as the study area, we selected three plant life types: trees, shrubs and herbs, six plant functional traits related to resource acquisition capacity were investigated. ANOVA, linear regression and redundancy analysis were applied to investigate the adaptation strategies and mechanisms of different life types of plants to the environment in the Yanhe River Basin. [Results] The specific leaf area, specific root length, leaf tissue density, root tissue density, leaf nitrogen content, and root nitrogen content of different life types of plants in the Yanhe River Basin were significantly different. Water was the limiting factor for plant survival in the Yanhe River Basin. [Conclusion] To adapt to the habitats of the Yanhe River basin, herbaceous plants

收稿日期: 2022-07-21

修回日期: 2022-09-25

资助项目: 国家自然科学基金“黄土丘陵区植被水沙拦蓄效率变化与水文连通性响应”(41977077)

第一作者: 朱晓旭(1997—), 男, 山东潍坊人, 硕士, 研究方向为植物功能性状。E-mail: zhuxiaoxu@nwfau.edu.cn

通信作者: 温仲明(1969—), 男, 陕西定边人, 博士, 研究员, 主要从事黄土高原植被恢复与重建、草地生态恢复研究。E-mail: zmwen@ms.iswc.ac.cn

<http://stbcyj.paperonce.org>

adopted a ‘fast investment-gain’ type (acquisition type) strategy, while shrubs and trees adopted a ‘slow investment-gain’ type (conservative type) strategy.

Keywords: plant functional traits; plant life form; Yanhe River Basin; environmental change; survival strategy

植物功能性状是表征植物生长发育、繁殖及一系列生命活动的标志性特征,是衡量植物环境适应性的一个重要指标^[1]。同时,植物功能性状也是生态系统功能在个体水平上的映射,能够在个体水平上揭示群落乃至更大尺度的生态问题。植物功能性状由其物种生物遗传和环境因子共同作用形成,植物功能性状一定程度上也对环境变化有预测意义。开展植物功能性状特征及其对环境变化响应研究对探究植物生长策略和植被恢复等生态问题有着重要意义^[2]。

生活型是植物长期适应环境而反映在外部形态、结构、性状上的分类类型,是生态学研究的重要分类单位^[3]。不同的生活型植物功能性状不同,对环境变化的响应也存在差异。同一生活型物种采取相近的生存策略,亲缘性不高的物种在邻近的地理位置也可以表达出相似的外部形态和功能性状^[4]。植物生活型影响着生境的物质循环和能量流动,一方面生活型对植物养分重吸收的影响不同,乔木植物具有更强的碳同化能力而草本植物叶片通过比乔木植物更强的 N、P 吸收能力推动着氮、磷循环,另一方面不同生活型植物叶片叶绿素含量均值存在差异,叶绿素含量则直接影响植物的光合作用速率^[5]。植物生活型物种数量的动态变化也反映出生境的群落演替过程,譬如在保护或还林超过 3 a 的群落中,灌木和乔木的物种数量、种子数量占比会大幅增加占据绝对优势。在生态学研究中,植物生活型可以直观地表征群落外貌以及群落的垂直结构,是研究植物功能性状变异的重要工具。

不同生活型植物在功能性状表现上存在差异,如覃张芬等^[6]在热带珊瑚岛进行的研究发现该区域乔木、草本植物的比叶面积、叶氮含量均显著高于灌木,又如黄小等^[7]在湖北星斗山进行的研究发现该区域灌木植物比叶面积高于草本和乔木,草本植物叶氮含量高于乔木和灌木。叶经济谱理论和根经济谱理论的出现让植物生活型成为了植物生存策略选择的重要解释工具,如张姗姗等^[8]在苏州留园所作的研究显示,不同生活型植物的叶性状间存在显著差异,草本生活型为获取型生存策略,灌木、乔木生活型为保守型生存策略。又如周汀等^[9]在贵州茂兰保护区所作的研究显示,不同生活型植物对应在了叶经济谱的不同位置,乔木植物采取保守型生存策略而灌木植物采取获取型生存策略。

黄土丘陵区是我国水土流失与生态问题最严重

的区域之一。为控制水土流失,该区先后实施了一系列的生态恢复项目,尤其是 1999 年实施的退耕还林(草)工程,使该区植被覆盖度和物种多样性水平显著提高,水土流失得到明显控制,生态环境得到极大改善。但在植被恢复过程中,也存在物种选择不当、恢复植被超过了立地环境承载力、土壤干层发育广泛、植被可持续性较差等问题。导致退耕还林(草)工程边际效应递减、生态成效不持续等新问题的出现^[10]。近些年来国内关于植物功能性状响应环境因子在内蒙古^[11]、新疆^[12]等地的研究被大量报道,涵盖了森林生态系统^[13]、草地生态系统^[14]、荒漠生态系统^[15]在内的大部分陆地生态系统。但在延河流域从生活型角度分析植物功能性状特征及其对环境因子响应的研究还较少。为此,本研究以黄土丘陵区延河流域 3 种植物生活型为研究对象,调查 6 种植物功能性状,旨在回答如下两个问题:(1) 延河流域不同生活型植物功能性状特征是否存在差异,如何影响不同生活型植物的生存策略;(2) 不同环境因子影响植物适应生境的方式、强度有什么不同。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究选择黄土丘陵区延河流域($36^{\circ}50' \pm 0^{\circ}27'N$, $109^{\circ}36'30'' \pm 0^{\circ}51'30''E$)为研究区,该流域位于黄土高原中部,平均海拔为 1 371.9 m,年平均温度为 $8.8^{\circ}C$,年降雨量为 505 mm。区域内黄绵土分布广泛,土质疏松、质地单一、抗侵蚀能力差,呈现黄土塬梁丘陵沟壑地貌,生态环境脆弱。延河流域降雨量自东南向西北方向递减,植被呈地带性分布,主要植物生活型分为草本、灌木、乔木 3 种。常见草本有铁杆蒿(*Artemisia stechmanniana* Bess.)、达乌里胡枝子[*Lespedeza davurica* (Laxmann) Schindler]、长芒草(*Stipa bungeana* Trin.)、白羊草[*Bothriochloa ischaemum* (Linnaeus) Keng]等,常见灌木有杠柳(*Periploca sepium* Bunge)、狼牙刺[*Sophora davidii* (Franch.) Skeels]、柠条(*Caragana korshinskii* Kom.)等,常见乔木有鸡爪槭(*Acer palmatum* Thunb.)、辽东栎(*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.)、杜梨(*Pyrus betulifolia* Bunge)等^[16]。

1.2 样地设置、野外调查与样本采集

为分析延河流域不同生活型植物功能性状特征

及其对环境变化的响应,本研究的采样点尽量能覆盖较大的环境梯度(图 1)。在每个采样点设置 4~6 个样方,乔木样方面积为 10 m×10 m,灌木样方面积为 5 m×5 m,草本样方面积为 1 m×1 m。将所采样方的物种分为草本、灌木、乔木 3 种生活型(表 1)。

1.3 性状测定

本研究主要选择的植物功能性状有比叶面积(SLA)、叶组织密度(LTD)、比根长(SRL)、根组织密度(RTD)、叶氮含量(LNC)、根氮含量(RNC)。比叶面积(SLA)主要表征植物对光能的捕获能力和潜力^[17]。比根长(SRL)主要表征植物根系对土壤中高肥斑块的觅养能力^[18]。叶组织密度(LTD)、根组织密度(RTD)主要表征植物叶片、细根的抗拉力以及防御能力。叶氮含量(LNC)、根氮含量(RNC)主要

表征植物氮固定生理过程的强度,量化植物吸收氮的能力,反映植物资源获取与营养代谢的动态平衡^[19]。

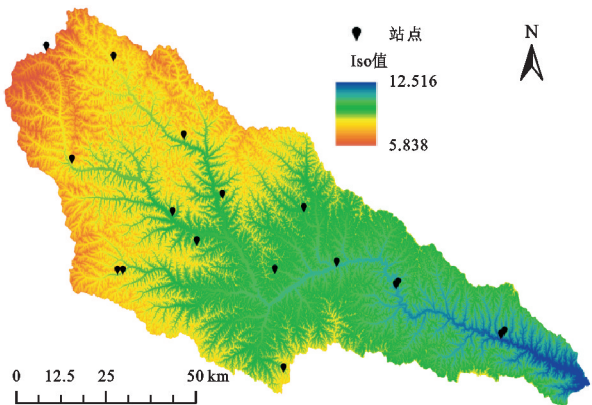


图 1 研究区采样点分布
Fig. 1 Sampling sites

表 1 延河流域采样物种生活型划分
Table1 Divison of plant life form

生活型	物种	科
乔木	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i> Thunb.	槭树科 Aceraceae
	辽东栎 <i>Quercus mongolica</i> Fisch.	壳斗科 Fagaceae
	杜梨 <i>Pyrus betulifolia</i> Bunge	蔷薇科 Rosaceae
	油松 <i>Pinus tabuliformis</i> Carriere	松科 Pinaceae
	侧柏 <i>Platycladus orientalis</i> (L.) Franco	柏科 Cupressaceae
	刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i> L.	豆科 Leguminosae
	杏树 <i>Prunus armeniaca</i> L.	蔷薇科 Rosaceae
	山桃 <i>Prunus davidiana</i> (Carrière) Franch.	蔷薇科 Rosaceae
	榆树 <i>Ulmus pumila</i> L.	榆科 Ulmaceae
	杠柳 <i>Periploca sepium</i> Bunge	萝藦科 Asclepiadaceae
灌木	黄刺玫 <i>Rosa xanthina</i> Lindl.	蔷薇科 Rosaceae
	丁香 <i>Syringa oblata</i> Lindl.	木樨科 Oleaceae
	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i> Turcz.	蔷薇科 Rosaceae
	连翘 <i>Forsythia suspensa</i> (Thunb.) Vahl	木樨科 Oleaceae
	沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i> L.	胡颓子科 Elaeagnaceae
	荆条 <i>Vitex negundo</i>	马鞭草科 Verbenaceae
	虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i> Decaisne	桦木科 Betulaceae
	狼牙刺 <i>Sophora davidii</i> (Franch.) Skeels	豆科 Leguminosae
	六道木 <i>Zabelia biflora</i> (Turcz.) Makino	忍冬科 Caprifoliaceae
	柠条 <i>Caragana korshinskii</i> Kom.	豆科 Leguminosae
草本	铁杆蒿 <i>Artemisia stechmanniana</i> Bess.	菊科 Compositae
	牛皮消 <i>Cynanchum auriculatum</i> Royle	萝藦科 Asclepiadaceae
	达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i> (Laxm.) Schindl.	豆科 Leguminosae
	菱蒿 <i>Artemisia giraldii</i> Pamp.	菊科 Compositae
	苦马豆 <i>Sphaerophysa salsula</i> (Pall.) DC.	豆科 Leguminosae
	多花胡枝子 <i>Lespedeza floribunda</i> Bunge	豆科 Leguminosae
	阿尔泰狗娃花 <i>Aster altaicus</i> Willd.	菊科 Compositae
	大针茅 <i>Stipa grandis</i> P. Smirn.	禾本科 Gramineae
	长芒草 <i>Stipa bungeana</i> Trin.	禾本科 Gramineae
	白羊草 <i>Bothriochloa ischaemum</i> (Linnaeus) Keng	禾本科 Gramineae
	百里香 <i>Thymus mongolicus</i> Ronn.	唇形科 Labiatae
	草木樨状黄芪 <i>Astragalus melilotoides</i> Pall.	豆科 Leguminosae
	菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i> Willd.	蔷薇科 Rosaceae

样本测量方法:在所选样方内按照五点取样法选取自然生长且长势良好的铁杆蒿、达乌里胡枝子、阿尔泰狗娃花、长芒草、白羊草、黄刺玫、杠柳、丁香、连翘、荆条、狼牙刺等植株,对所选植株按照东西南北的顺序采取 10~15 片感光良好、大小基本一致、表面完全展开且未感染病虫害的叶片,并用铁铲挖取所选植株根系长度对应深度的土块,清掉土和杂质后,采集直径<2 mm 的细根,所采叶片和细根样品均按照物种分类并装入塑封袋编号,而后放入车载冰箱存放。

(1) 叶面积。先用扫描仪扫描平展的叶片获得图像,再用 Image-J 软件根据扫描图像的像元数得到叶面积;(2) 叶干质量。在高温条件(105℃)下将叶片杀青 15 min,烘干(60±12) h(85℃),用万分之一精度天平称重得到叶干重;(3) 叶片厚度。使用电子游标卡尺(精度 0.01 mm),三点式取点法沿叶片的主脉方向均匀选取 3 个点,且 3 个点距离叶片主脉两侧距离约 0.25 cm,用游标卡尺测其厚度 d_1, d_2, d_3 ,则叶片的厚度为 $LT=(d_1+d_2+d_3)/3$;(4) 根长。根洗净并分离出细根(直径<2 mm),用精度为 0.01 mm 的电子游标卡尺测量细根的长度直径;(5) 根体积。排水法将洗净擦干的细根完全浸入盛水量筒 5 s,读取根系体积;(6) 根干重。细根 105℃ 杀青 15 min 后 85℃ 烘干(60±12) h 称重,读取根干重;(7) 叶氮(LNC)、根氮(RNC)。将烘干的叶片和细根粉碎,测定叶氮(LNC)、根氮(RNC)含量(单位:mg/g)^[20]。

性状计算方法:比叶面积(SLA)=叶面积/叶干质量(cm^2/g);叶组织密度(LTD)=叶干质量/叶体积(g/cm^3);比根长(SRL)=根长度/根干质量(m/g);根组织密度(RTD)=根干质量/根体积(g/cm^3)。

1.4 环境数据提取

对照采样点的经纬度信息,使用 ArcGIS,从延河流域环境因子专题图中提取年降雨量(MAP)、年均温(MAT)、雨季降雨量(Rain789)等气候数据,其他地形因子数据从野外调查中获取。

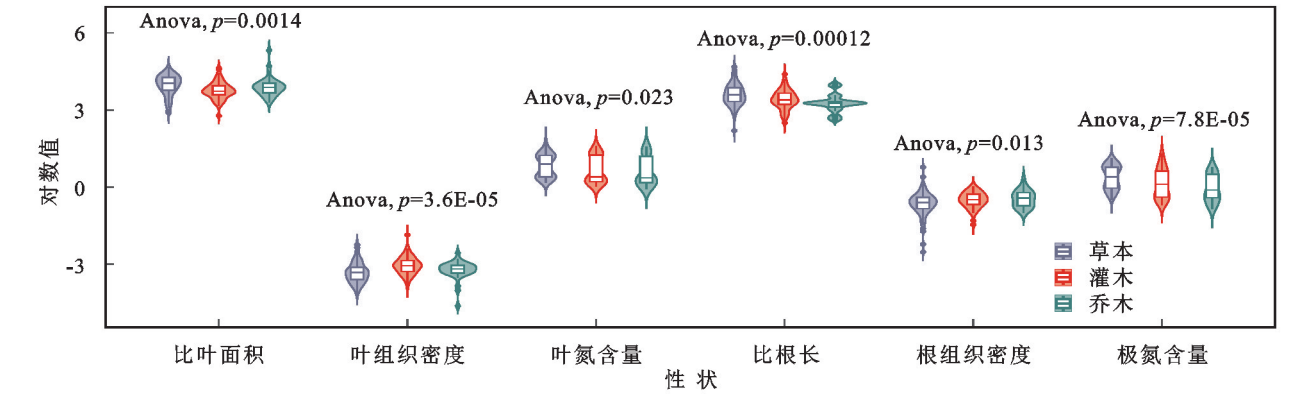
1.5 数据处理

采用单因素方差分析(ANOVA)对延河流域不同生活型植物功能性状进行差异分析,并对性状关系做线性回归分析,再采用冗余分析(RDA)研究植物对环境变化的响应。数据分析中为符合统计学要求,对原始数据做标准对数化处理(lgdata/lndata)^[21]。

2 结果与分析

2.1 延河流域不同生活型植物功能性状特征

延河流域不同生活型植物功能性状特征分析结果显示(图 2—3)植物功能性状的值在统计分析中的变化范围如下,SLA:2.77~5.32;LTD:−4.17~−2.23;LNC:−0.06~1.82;SRL:2.19~4.68;RTD:−2.52~0.77;RNC:−0.84~1.29。草本 SLA,LNC,SRL,RNC 显著高于灌木和乔木,LTD 和 RTD 显著低于灌木和乔木。灌木 SLA,SRL,LTD,LNC,RTD,RNC 与乔木无显著性差异。



注:比叶面积单位为 cm^2/g ;叶组织密度单位为 g/cm^3 ;比根长单位为 m/g ;根组织密度单位为 g/cm^3 ;叶氮含量、根氮含量单位为 mg/g 。

图 2 延河流域不同生活型植物功能性状组间差异

Fig. 2 Characteristics differences between groups of functional traits of plants in Loess Hilly Region

ANOVA 方差分析结果表明延河流域不同生活型植物的 SLA,LTD,SRL,RTD,LNC,RNC 均存在显著性差异,其中 LTD 和 RNC 在不同生活型间差异最大,LNC 在不同生活型间差异最小。SLA,SRL,LNC,RNC 方面草本显著高于灌木和乔木且灌木和乔木间差异不显著。LTD,RTD 方面草本显著

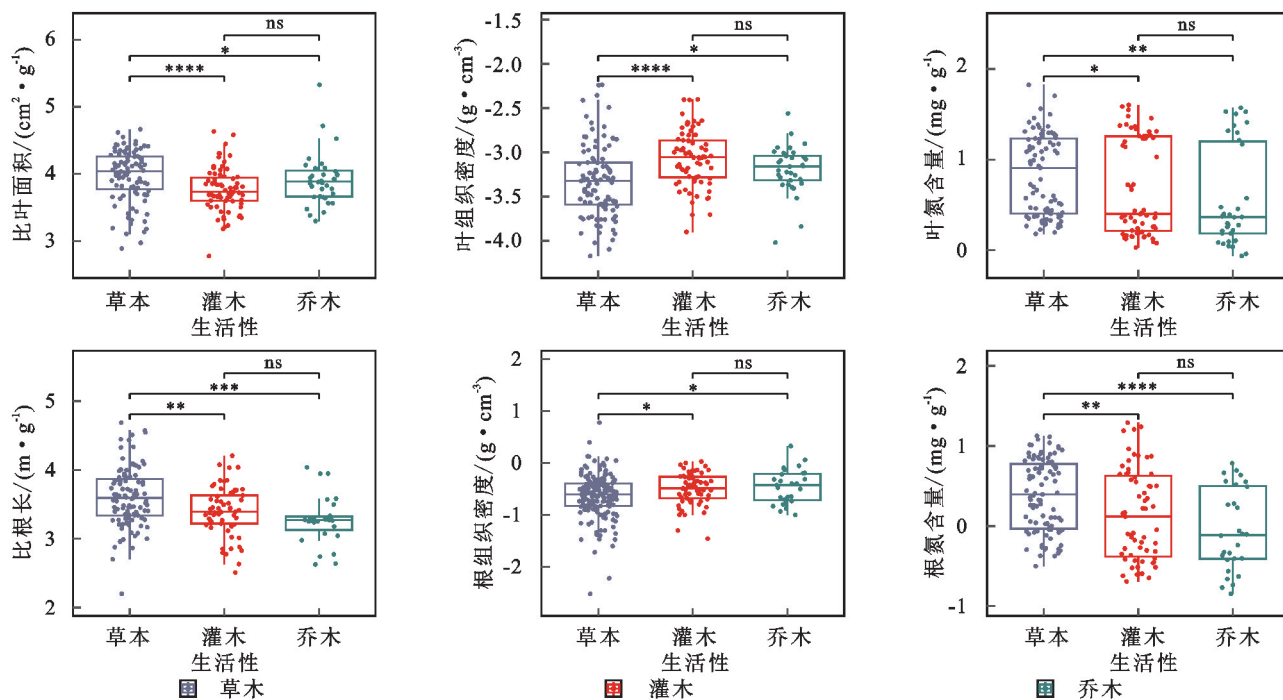
低于灌木和乔木且灌木和乔木间差异不显著。

2.2 植物功能性状关系在不同生活型上的表现

植物对环境变化的适应不仅体现在特定性状的变化上,也可通过不同性状间的协变演化,形成对环境整体适应策略。因此,分析不同生活型植物功能性状关系,对于理解草本、灌木、乔木环境适应策略具

有重要价值。分析结果表明(图4),延河流域草本、灌木、乔木植物的SLA与LTD, SRL与RTD, SRL与RNC表现出显著负相关关系,LTD随SLA变异速率顺序为灌木>草本>乔木,RTD随SRL变异速率顺序为灌木>乔木>草本,RNC随SRL变异速率顺序为乔木>灌木>草本。草本、灌木、乔木的LNC与RNC表现出显著正相关关系,RNC随LNC变异

速率顺序为灌木>草本>乔木。草本植物的SLA与LNC,RTD与LNC,RTD与RNC,RTD与LNC表现出显著正相关关系,LTD与LNC,LTD与RNC表现出显著负相关关系。灌木植物的SRL与LNC表现出显著负相关关系。乔木植物的RTD与LNC表现出显著正相关关系,SRL与LNC表现出显著负相关关系。



注: * 代表 0.05 显著性水平; ** 代表 0.01 显著性水平; *** 代表 0.001 显著性水平; **** 代表 0.0001 显著性水平。

图3 延河流域不同生活型植物功能性状特征

Fig. 3 Characteristics functional traits of plants in Loess Hilly Region

2.3 不同生活型植物功能性状对环境变化的响应

冗余分析 RDA 结果显示(图5)第Ⅰ轴主要体现了年降雨量(MAP)、雨季降雨量(Rain789),温度变化(Temsea)、坡度(Slope)、生长季均温(Tem410)对植物功能性状的影响,第Ⅱ轴主要体现了降雨变化(Rainsea)、坡位(Posi)、坡向(Aspe)对植物功能性状的影响。沿着贡献率大的 RDA1 轴,环境因子年降雨量(MAP)、雨季降雨量(Rain789),坡向(Aspe)与功能性状指标比叶面积(SLA)和比根长(SRL)夹角小于 90°,与功能性状指标根氮(RNC)和叶氮(LNC)夹角大于 90°,表明功能性状指标比叶面积(SLA)和比根长(SRL)随着环境因子年降雨量(MAP)、雨季降雨量(Rain789)的增加而增加,功能性状指标根氮(RNC)和叶氮(LNC)随着环境因子年降雨量(MAP)、雨季降雨量(Rain789)的增加而减小,而环境因子温度变化(Temsea)、坡度(Slope)、生长季均温(Tem410),海拔(Elevation)与功能性状指标比叶面积(SLA)和比根长(SRL)夹角大于 90°,与功能性

状指标根氮(RNC)和叶氮(LNC)夹角小于 90°,表明功能性状指标根氮(RNC)和叶氮(LNC)随着环境因子温度变化(Temsea)、坡度(Slope)、生长季均温(Tem410),海拔(Elevation)的增加而增加,功能性状指标比叶面积(SLA)和比根长(SRL)随着环境因子温度变化(Temsea)、坡度(Slope)、生长季均温(Tem410),海拔(Elevation)的增加而减小。

3 讨论

3.1 延河流域不同生活型植物功能性状特征

延河流域植物 SLA 表现为草本>乔木>灌木,且草本与乔木、灌木差异显著,这与湖北星斗山^[22]的研究结果一致。比叶面积是植物最重要的功能性状指标之一,其定义为叶面积与干重之比,表征植物对光能的捕获能力和潜力。一方面延河流域气候条件与土壤理化性质较一致,降雨少,水分养分不充足,另一方面该区域温度高温差大蒸腾较强,矮小的草本需要更高的资源获取效率。

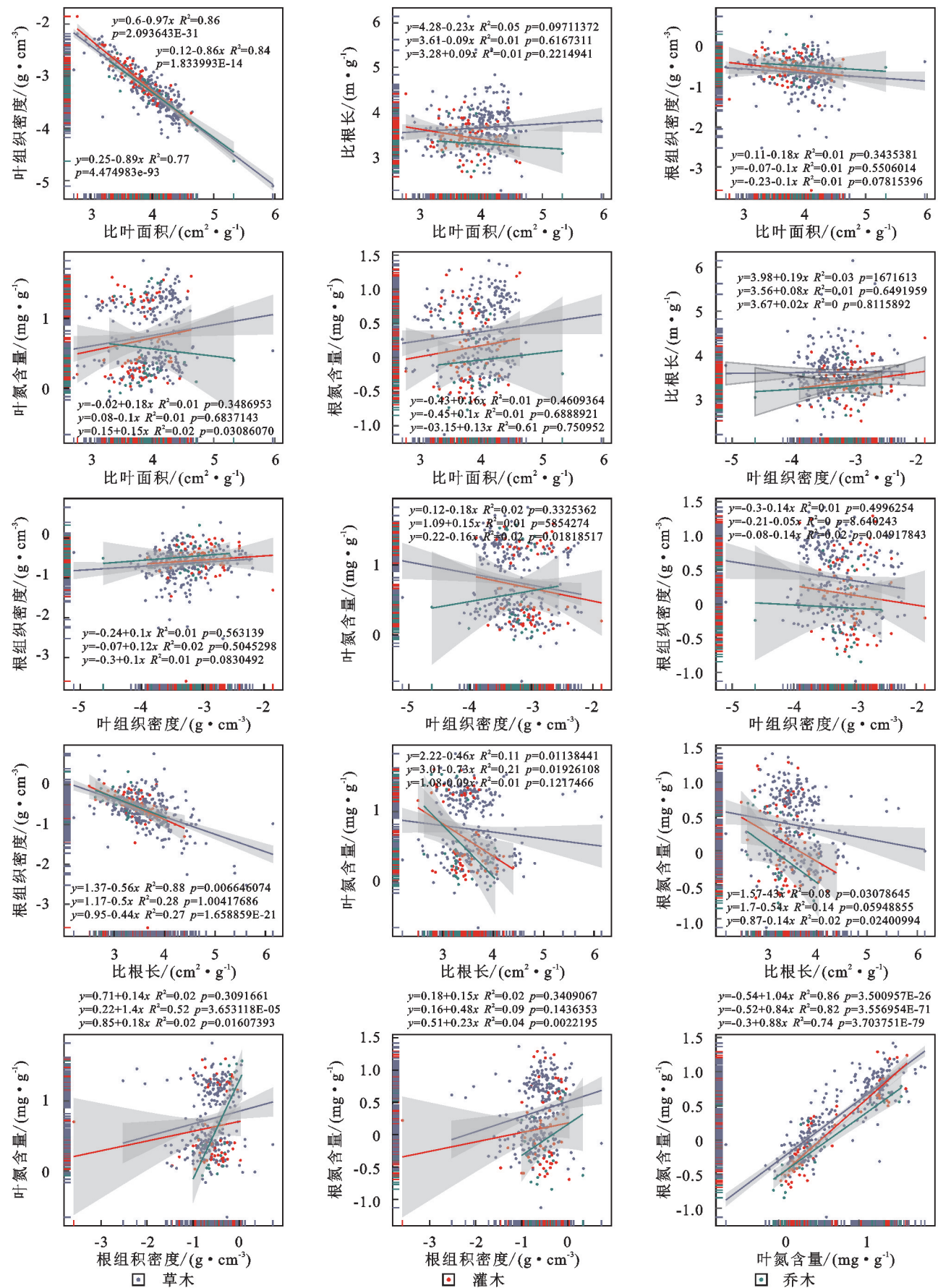
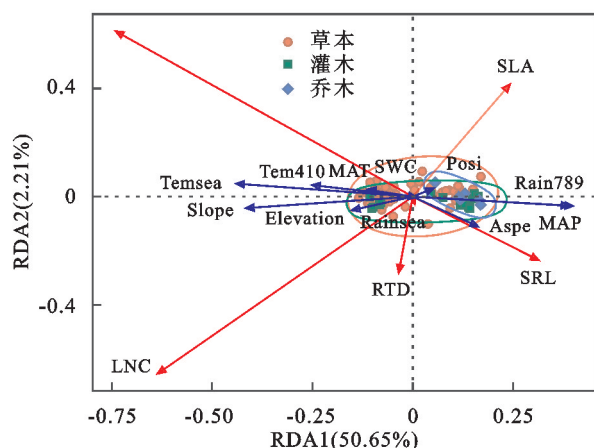


图 4 植物功能性状关系的线性回归分析

Fig. 4 Line Regression for Relationships between traits



注: groups 为生活型组别; Herbs 为草本; Shrubs 为灌木; Trees 为乔木; MAT 为年均温; MAP 为年降雨量; Temsea 为温度变化; Rainsea 为降雨量变化; Tem410 为生长季均温; Rain789 为雨季降雨; SWC 为土壤含水量; Elevation 为海拔; Slope 为坡度; Posi 为坡位; Aspe 为坡向; SLA 为比叶面积; LTD 为叶组织密度; SLR 为比根长; RTD 为根组织密度; LNC 为叶氮; RNC 为根氮。

图5 植物功能性状对环境变化响应的冗余分析(RDA)

Fig.5 RDA between plant functional traits and environmental factors

该区域灌木与乔木植物功能性状差异不显著,这与柴达木盆地^[23]的研究结果一致。延河流域乔木植被主要为小乔木,该区域水土流失严重导致深层土壤含水量不高,地表温度较高植物蒸腾作用较强,小乔木相较于高大根深的大乔木更易存活。延河流域草本 RTD 与灌木、乔木存在显著性差异,这与瑞士高山雪原科尔瓦奇峰^[24]的研究结果相同。科尔瓦奇峰的高海拔植物物种间 RTD 存在显著性差异,甚至一些物种的根强度能达到其他物种的两倍以上。延河流域植物氮含量表现为草本>灌木>乔木,草本 LNC, RNC 与灌木、乔木存在显著性差异,这与凉水红松林^[25]的研究结果一致。氮是植物器官的组成部分且影响植物的生长速度,寿命短、生长快的植物需要更多的氮用于快速生长,草本植物的氮含量高于乔木和灌木。延河流域草本 SLA, LNC, SRL, RNC 较高,且与灌木、乔木均存在显著性差异,这说明草本的资源获取能力高于灌木和乔木,这是由矮小植株对较廉价组织投资和较快速投资回报的需求决定的。灌木和乔木的 LTD, RTD 较高,且与草本存在显著性差异,而灌木和乔木两者间各性状均不存在显著性差异,因为高大植株需要相对昂贵的组织投资和相对较慢的投资回报以保持外部形态并维持生理功能。

3.2 延河流域植物生活型植物功能性状关系差异

植物功能性状有力地解释了在漫长历史演化中植物生活型的形成。延河流域乔木植物 RTD 与 LNC 表现出显著正相关关系这与昆士兰北部热带雨林^[26]的研究结果一致,植株茎密度和根组织密度可

以表征植物的抗破坏能力,尤其是乔木植物,并且较高的组织密度与地上器官较高的氮含量特征也与植物从破坏中恢复的能力有关。延河流域草本的灌木的 SLA 与 LNC 呈正相关关系,这与厄瓜多尔安第斯山脉南部东坡^[27]的研究结果一致。该区域物种 SLA 与 LNC 均呈正相关关系,且均与物种每质量光合速率呈正相关关系。延河流域草本植物的 SLA 与 SRL 呈正相关关系,SLA 与 RTD 呈负相关关系,这与青藏高原高寒草甸^[28]的研究结果一致。在过度放牧的贫瘠草地中,资源获取需求使得草本植物有较高的 SRL 水平,更高的 SLA 水平,以及较低的 RTD 水平,以确保充足的养分吸收满足植物生长需求。

3.3 植物功能性状对环境变化的响应与植物生存策略选择

RDA 分析结果表明影响延河流域植物功能性状的主要环境因子依次是年降雨量、雨季降雨量、温度变化、生长季均温、坡度。总的来说,降雨是延河流域植物生存的限制性因子。年降雨量和雨季降雨量较高的区域,生长发育需水多且蒸腾作用耗水多的乔木分布较多,灌木分布也有一定程度的增多。延河流域植物对降雨和温度的响应存在一定程度的负相关关系,因为温度的升高和温差的增大会加剧植物的蒸腾失水和立地环境的干旱胁迫。

根据叶经济谱 LES 理论、根经济谱 RES 理论的分类思想和研究标准,由植物功能性状特征定义出一条连续的功能性状组合谱,功能性状谱的一端代表植物的“快速投资-收益型”策略(即获取型),拥有该特征的物种具有相对廉价的组织投资与相对快速的投资回报;而谱的另一端则代表植物的“缓慢投资-收益型”策略(即保守型),拥有该特征的物种具有相对昂贵的组织投资和相对较慢的投资回报^[29]。

延河流域草本植物的叶、根组织密度较小,比叶面积、比根长、叶氮含量、根氮含量较大,有着较高的资源获取效率和较低的组织投资,在干旱缺水的延河流域生境下采取了“快速投资-收益”型(即获取型)策略以竞争稀缺的水分。乔木和灌木大多为多年生植物,其叶、根组织密度较大,比叶面积、比根长较小,有着较高的组织投资和较低的资源获取效率,利于资源保护和能量储存,适应环境的策略为“缓慢投资-收益”型(即保守型)。

4 结论

通过分析延河流域不同生活型植物功能性状特征及其对环境变化的响应发现延河流域不同生活型植物功能性状特征存在显著性差异。水分是延河流域植物生存的限制性因子,高温和温差加剧了蒸腾失水和干旱胁迫。延河流域不同生活型植物采取了不

同的资源获取策略和生存策略,乔木和灌木植物采取“缓慢投资-收益”型(即保守型)策略,草本植物采取“快速投资-收益”型(即获取型)策略,这是自然选择和植物进化共同作用的结果。

参考文献:

- [1] Kraft N J B, Godoy O, Levine J M. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, 112(3):797-802.
- [2] Cantarel A A M, Allard V, Andrieu B, et al. Plant functional trait variability and trait syndromes among wheat varieties: The footprint of artificial selection[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(4):1166-1180.
- [3] Diaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, et al. The global spectrum of plant form and function[J]. *Nature*, 2016, 529(7585):167-171.
- [4] 王军锋,张丽华,赵锐锋,等.荒漠草原区不同生活型植物生长对降水变化的响应[J].*应用生态学报*, 2020, 31(3):778-786.
Wang J F, Zhang L H, Zhao R F, et al. Response of plant growth of different life types to precipitation changes in a desert grassland area [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(3):778-786.
- [5] Laughlin D C. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly[J]. *Journal of Ecology*, 2014, 102(1):186-193.
- [6] 覃张芬,汤松波,旷远文,等.热带珊瑚岛不同生活型植物叶片性状及其生态适应性意义[J].*热带亚热带植物学报*, 2022, 30(6):855-862.
Qin Z F, Tang S B, Kuang Y W, et al. Leaf traits and ecological adaptations of different living plants in tropical coral islands[J]. *Journal of Tropical Subtropical Plants*, 2022, 30(6):855-862.
- [7] 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):2293-2302.
Huang X, Yao L, Wang J, et al. Effects of soil nutrients on leaf functional traits of different life types[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2018, 38(12):2293-2302.
- [8] 张姗姗,张兴,曲彦婷,等.留园植物叶性状及其叶经济谱研究[J].*北方园艺*, 2022(14):57-65.
Zhang S S, Zhang X, Qu Y T, et al. Study on leaf traits and leaf economic spectra of plants in lingering gardens [J]. *Northern Horticulture*, 2022(14):57-65.
- [9] 周汀,崔迎春,叶雨艳,等.不同小生境下典型喀斯特森林植物叶片功能性状特征[J].*中南林业科技大学学报*, 2022, 42(10):129-140.
Zhou T, Cui Y C, Ye Y Y, et al. Leaf functional traits of typical karst forest plants in different niches [J]. *Journal of Central South University of Forestry and Technology*, 2022, 42(10):129-140.
- [10] 李宗善,杨磊,王国梁等.黄土高原水土流失治理现状、问题及对策[J].*生态学报*, 2019, 39(20):7398-7409.
Li Z S, Yang L, Wang G L, et al. Current situation, problems and countermeasures of soil erosion management on the Loess Plateau[J]. *Journal of Ecology*, 2019, 39(20):7398-7409.
- [11] 张珂,何明珠,李新荣,等.阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征[J].*生态学报*, 2014, 34(22):6538-6547.
Zhang K, He M Z, Li X R, et al. Characterization of carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in leaves of typical plants in Alxa Desert[J]. *Journal of Ecology*, 2014, 34(22):6538-6547.
- [12] 尧婷婷,孟婷婷,倪健,等.新疆准噶尔荒漠植物叶片功能性状的进化和环境驱动机制初探[J].*生物多样性*, 2010, 18(2):188-197.
Yao T T, Meng T T, Ni J, et al. A preliminary study on the evolutionary and environmentally driven mechanisms of functional traits in leaves of Junggar desert plants in Xinjiang[J]. *Biodiversity*, 2010, 18(2):188-197.
- [13] 王晶苑,王绍强,李纫兰,等.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[J].*植物生态学报*, 2011, 35(6):587-595.
Wang J Y, Wang S Q, Li R L, et al. C : N : P stoichiometry of major dominant plants in four forest types in China[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(6):587-595.
- [14] 赵广帅,刘珉,石培礼,等.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[J].*生态学报*, 2020, 40(1):295-309.
Zhao G S, Liu M, Shi P L, et al. Variation in leaf and root traits and ecological adaptation of plants in the precipitation gradient of Qiangtang Plateau[J]. *Journal of Ecology*, 2020, 40(1):295-309.
- [15] 张雪妮,李岩,何学敏,等.荒漠植物功能性状及其多样性对土壤水盐变化的响应[J].*生态学报*, 2019, 39(5):1541-1550.
Zhang X N, Li Y, He X M, et al. Functional traits of desert plants and their diversity in response to soil water and salt changes[J]. *Journal of Ecology*, 2019, 39(5):1541-1550.
- [16] 王钰.退耕影响下的延河流域近地表特征及水沙过程变化[D].西安:陕西师范大学,2020.
Wang Y. Changes in Near-surface Characteristics and Water-sand Processes in the Yanhe River Basin Under the Influence of Fallowing[D]. Xi'an: Shaanxi Normal University, 2020.
- [17] Luo T, Luo J, Pan Y. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau[J]. *Oecologia*, 2005, 142:261-273.

- [18] 王雁南, 杜峰, 隋媛媛, 等. 黄土丘陵区撂荒群落演替序列种根系对氮素施肥方式和水平的形态响应[J]. 生态学报, 2017, 37(9): 2913-2925.
Wang Y N, Du F, Sui Y Y, et al. Morphological response of successional sequence species root systems to nitrogen fertilization patterns and levels in abandoned communities of loess hills[J]. *Journal of Ecology*, 2017, 37(9): 2913-2925.
- [19] Smith B. Declining global leaf nitrogen content: smart resource use by flexible plants[J]. *New Phytologist*, 2022, 235(5): 1683-1685.
- [20] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
Bao S D. *Soil Agrochemical Analysis*[M]. 3rd edition. Beijing: China Agricultural Press, 2000.
- [21] Deng G, Cahill L W, Tobin G R. The study of logarithmic image processing model and its application to image enhancement[J]. *IEEE Transactions on Image Processing*, 1995, 4(4): 506-512.
- [22] 王进, 朱江, 艾训儒, 等. 湖北星斗山地形变化对不同生活型植物叶功能性状的影响[J]. 植物生态学报, 2019, 43(5): 447-457.
Wang J, Zhu J, Ai X R, et al. Effects of topographic changes on leaf functional traits of different life types in the Xingduo Mountains, Hubei[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2019, 43(5): 447-457.
- [23] 霍佳璇, 任梁, 潘莹萍, 等. 柴达木盆地荒漠植物功能性状及其对环境因子的响应[J]. 生态学报, 2022, 42(11): 4494-4503.
Huo J X, Ren L, Pan Y P, et al. Functional traits of desert plants in the Qaidam Basin and their response to environmental factors[J]. *Journal of Ecology*, 2022, 42(11): 4494-4503.
- [24] Pohl M, Stroude R, Buttler A, et al. Functional traits and root morphology of alpine plants[J]. *Annals of Botany*, 2011, 108(3): 537-545.
- [25] 晓洁, 张凯, 肖迪, 等. 凉水天然红松阔叶混交林主要植物叶片性状相互关系研究[J]. 中南林业科技大学学报, 2015, 35(9): 52-58.
Wang X J, Zhang K, Xiao D, et al. Interrelationship of major plant leaf traits in a natural red pine broadleaf mixed forest in Liangshui[J]. *Journal of Central South University of Forestry Science and Technology*, 2015, 35(9): 52-58.
- [26] Curran T J, Brown R L, Edwards E, et al. Plant functional traits explain interspecific differences in immediate cyclone damage to trees of an endangered rainforest community in north Queensland[J]. *Austral Ecology*, 2008, 33(4): 451-461.
- [27] Wittich B, Horna V, Homeier J, et al. Altitudinal change in the photosynthetic capacity of tropical trees: A case study from Ecuador and a pantropical literature analysis[J]. *Ecosystems*, 2012, 15(6): 958-973.
- [28] Zhang H, He Q, Pandey S P, et al. Can overgrazing responses be disentangled by above- and below-ground traits[J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2021, 9: 573948.
- [29] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto[J]. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.

(上接第 327 页)

- [26] 陈亚利, 赵强, 艾明乐, 等. 1959—2019 年辽河流域气象干旱时空特征分析[J]. 水利水电技术(中英文), 2023, 54(1): 42-52.
Chen Y L, Zhao Q, Ai M L, et al. Spatio-temporal characteristics of meteorological drought in the Liaohe River Basin from 1959 to 2019[J]. *Water Resources and Hydropower Engineering*, 2023, 54(1): 42-52.
- [27] 苏夏羿, 张鑫, 王云, 等. 基于 SPI 和 Copula 的湟水流域干旱趋势研究[J]. 中国农村水利水电, 2016, 410(12): 151-155.
Su X Y, Zhang X, Wang Y, et al. Research on the drought trend based on standardized precipitation index and copula function in Huangshui River Basin[J]. *China Rural Water and Hydropower*, 2016, 410(12): 151-155.
- [28] 李红梅, 周秉荣, 申红艳, 等. 青海高原干旱时空分异特征及发生风险研究[J]. 山地学报, 2019, 37(2): 230-239.
Li H M, Zhou B R, Shen H Y, et al. Research on temporal and spatial differentiation and occurrence risks of drought in Qinghai, China [J]. *Mountain Research*, 2019, 37(2): 230-239.
- [29] 韩炳宏, 周秉荣, 吴让, 等. 基于格网的青海省干旱灾害综合风险评估[J]. 干旱区地理, 2018, 41(6): 1194-1203.
Han B H, Zhou B R, Wu R, et al. Grid-based estimation of drought disaster in Qinghai Province[J]. *Arid Land Geography*, 2018, 41(6): 1194-1203.
- [30] 汪青春, 李凤霞, 刘宝康, 等. 近 50 年来青海干旱变化及其对气候变暖的响应[J]. 干旱区研究, 2015, 32(1): 65-72.
Wang Q C, Li F X, Liu B K, et al. Variation in drought and its response to climate warming in Qinghai Plateau in recent 50 years[J]. *Arid Zone Research*, 2015, 32(1): 65-72.