

延河流域 6 种草本植物功能性状变异来源分析

曾鸿文¹, 温仲明^{2,3}, 陶宇¹, 张静³, 朱朵菊²

(1. 西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 西北农林科技大学

水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 3. 中国科学院 教育部水土保持与生态环境研究中心, 陕西 杨凌 712100)

摘要:以延河流域中阿尔泰狗娃花、茼蒿、铁杆蒿、白羊草、大针茅、长芒草 6 种常见草本植物为研究对象,测定植物的 10 种易于测量且能反映生存策略的功能性状,包括比叶面积(SLA)、叶组织密度(LTD)、比根长(SRL)、根组织密度(RTD)、叶氮含量(LNC)、叶磷含量(LPC)、叶氮磷比(LNP)、根氮含量(RNC)、根磷含量(RPC)、根氮磷比(RNP),结合植物遗传背景和环境数据,研究植物功能性状对环境变化的响应,分析了植物功能性状变异的来源。结果表明:(1)不同气候条件下,除了叶组织密度 LTD 这一植物性状差异不显著外,其他功能性状均表现出显著差异;菊科的 SLA,LNC,LPC,RNC,RNP 显著高于禾本科,SRL 显著低于禾本科。(2)植物物种和气候变化是性状变异主要来源,对研究的 8 个性状变异来源的影响程度进行排名,物种>年均降雨量>年均蒸发量>年均温度>坡度>坡位>海拔>坡向。(3)不同物种根据自身不同遗传背景和环境耐受性,在环境变化时调节自身性状的表达,以产生相应的生存策略。

关键词:功能性状;遗传背景;性状变异;适应策略

中图分类号:Q948.112;Q948.114

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2018)05-0364-07

Sources of Variation of Functional Traits of Six Dominant Herbaceous Species in Yanhe River Basin

ZENG Hongwen¹, WEN Zhongming^{2,3}, TAO Yu¹, ZHANG Jing³, ZHU Duoju²

(1. College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3. Research Center of Soil and Water Conservation and Ecological Environment, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Education, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: This paper focused on six species of common herbaceous plants in Yanhe River Basin, including *Heteropappus altaicus*, *Artemisia sacrorum*, *Artemisia giraldii*, *Stipa bungeana*, *Bothriochloa ischcenum*, *Stipa grandis*. Ten investigated plant functional traits were specific leaf area (SLA), leaf tissue density (LTD), specific root length (SRL), root tissue density (RTD), leaf nitrogen concentration (LNC), leaf phosphorus concentration (LPC), leaf nitrogen phosphorus ratio (LNP), root nitrogen concentration (RNC), root phosphorus concentration (RPC) and root nitrogen phosphorus ratio (RNP). These 10 plant functional traits were chosen because they were easily measured and adequately reflected plant survival strategies. Combining with the data of plant genetic background and environmental factors, we analyzed the sources of plant functional traits variation. The results showed that: (1) under different climatic conditions, in addition to LTD, other functional traits presented the significant differences; SLA, LNC, LPC, RNC and RNP of *Asteraceae* were significantly higher than those of *Poaceae*, SRL was significantly lower than that of *Poaceae*; (2) plant species and climate changes were the main sources of variation, the ranking importance of 8 plant traits variation sources was in the order: species>annual precipitation>annual evaporation>annual temperature>slope>slope position>elevation>aspect; (3) according to different genetic backgrounds and environmental tolerances, different species regulate the expression of traits and produce the corresponding survival strategies to adapt to environmental changes.

Keywords: functional trait; genetic background; trait variation; adaptation strategy.

植物在漫长的进化和发育过程中会形成具有特定内部生理和外部形态特征的环境适应策略,这些影响生态系统的结构与功能的形态、生理或物候属性,称为植物功能性状^[1-3]。它是植物对环境变化的响应作用机制^[4-6],是植物与环境之间的联系桥梁,决定植物能否在这个环境中存活生长^[7]。

如当植物生长在干旱贫瘠的环境时,往往通过降低比叶面积、增大叶厚度、增大叶组织密度等方式,减缓代谢速率^[8]。Reich 等^[9]在全球尺度上采集了 452 个地区的 1 280 种植物叶片,比较其氮磷含量和经纬度温度间的关系,得出靠近越热带的地区,温度上升,叶片氮磷含量下降,而氮磷比升高;闫建成对内蒙古草原和荒漠区 4 种一年生植物进行研究,猪毛菜(*Salsola collina*)和雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)在干旱胁迫下,调整物候期的长短,减少结果量,加速种子成熟以响应降水量不足,比虎尾草(*Chloris virgata*)和冠芒草(*Enneapogon brachystachyum*)表现出更强的耐旱能力^[10]。水分和温度是影响植物生长的重要因素,而地形变化会对温度、光照、降水等资源具有再分配作用,微地形会导致小范围气候异质性,进而影响植物性状的表达^[11]。

植物功能性状不仅受到环境因素影响,也受到遗传背景因素的限制。在长期的进化过程中,植物物种分化,形成了不同的性状特征与环境适应策略。Givnish^[12]研究发现亲缘物种在不同生境下依然表现出相似的物候特征和性状特征,认为植物的适应策略和方式受系统发育背景所限制,而又会在环境胁迫的作用下发生适应和进化。宋彦涛^[13]对松嫩草地 80 种草本植物氮磷含量进行统计,发现豆科植物通过与其共生的根瘤菌固定大气中的氮,从而有较其他科更高的叶氮含量和叶片氮磷比。

在物种进化分化的过程中,同科物种具有相近的亲缘关系,从而拥有相似的性状特性。研究显示,遗传背景因素是植物性状变异主要来源之一,使得植物性状与环境变化间的关系研究存在一定的不确定性^[14]。各物种因发育背景的不同,会对环境变化作出不同的应对策略。覃凤飞等对新疆 3 种牧草种的光合作用与水分利用效率进行比较^[15],结果表明,在干旱缺水时,3 种牧草种均能通过调节自身耗水来减少对有限水源的过度消耗,但 3 种物种应对的生态策略不同。因此,分别比较植物遗传背景和环境变化对植物功能性状的影响,有利于深入了解不同植物对环境变化的应对策略和反应机制。

本研究选择黄土丘陵区的延河流域为研究区,选择流域广泛分布的 6 种乡土草本植物为研究对象,包

括阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)、茺蒿(*Artemisia giraldii*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*) 3 种菊科植物,及白羊草(*Bothriochloa ischcemum*)、大针茅(*Stipa grandis*)、长芒草(*Stipa bungeana*) 3 种禾本科植物,这些物种为延河流域大多数草本群落的优势种^[16],对植被恢复具有重要意义。

本文试图探明不同遗传背景和环境变化对 6 种植物性状变异的影响,并分析植物功能性状与环境因子的关系,为黄土高原区植被恢复提供一定的理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

延河是黄河中游河口镇—龙门区间的一级支流(108°45′—110°28′E,36°23′—37°17′N),位于陕西省北部,流域面积为 7 687 km²,属大陆性半干旱季风气候带,年均降雨约 500 mm,年均温约 9 ℃。流域自东南向西北温度、降雨梯度变化明显,植被因气候条件亦呈明显的地带性分布,根据环境差异可依次分为森林带、森林草原带和草原带(表 1)^[17]。铁杆蒿、阿尔泰狗娃花、白羊草、茺蒿等草本植物在该流域各个植被带广泛分布,是流域草本群落的优势物种。

1.2 野外调查与样品采集

根据环境因子的梯度变化,同时充分考虑地形变化,在 3 个植被带内选择人类活动干扰、自然植被发育较好的无林地选取样点。此次野外调查共选取 146 个样点,其中草原带 51 个,森林草原带 61 个,森林带 34 个,样点分布见图 1。数据采集时间为 2010—2015 年 7 月至 8 月。在样点设置 1 m×1 m 的取样样方,分别对样方内的阿尔泰狗娃花、铁杆蒿、茺蒿、长芒草、白羊草、大针茅 6 个物种进行调查取样,取样时选取生长良好、没有遮阴的植株个体。

表 1 延河流域 3 个植被带的环境因子

植被带	年均降雨量/ mm	7—9 月年均 降雨量/mm	年均 气温/℃	最热 月均温/℃
森林带	514.34	303.37	8.32~8.93	21.33~22.08
森林草原带	481.80	288.11	8.20~9.33	21.57~22.94
草原带	438.85	257.86	6.93~8.20	20.54~21.92

对每个样地进行编号,记录样点的经纬度。在每个样方左上角、中部和右下角分别取 3 株长势良好的目标物种植株,每株分别沿东南西北 4 个方向采摘 10 片无病虫害且发育良好的叶片。用精度为 0.01 mm 的电子游标卡尺避开叶脉分别测量叶片前、中、末端的厚度,取其平均值作为叶片厚度。用铁铲挖取每株目标物种的根部,清除土壤等其他杂质,采集直径小于 2 mm 的细根。将叶片和细根分别编号后密

封,保存至车载冰箱(避免由于叶片和细根的水分蒸发而造成的误差),带回实验室进行分析。用扫描仪将平展的叶片图像扫描至电脑,并用图像分析软件 IPP(image pro-plus)计算叶片面积。细根清水洗净,用精度为 0.01 mm 的电子游标卡尺测量 10 条健康且直径小于 2 mm 的细根长度,为细根长;将洗净后的细根完全浸没在盛水的 25 ml 量筒中,10 秒后测出量筒内体积的变化即为细根的体积。将叶片和细根样品编号后分别放入温度为 80℃ 的烘箱内烘干,48 h 后,用精度为万分之一的天平称取烘干后的样品的干质量。用粉碎机将烘干后样品粉碎,用 $\text{H}_2\text{SO}_4-\text{HO}_2$ 法消解,采用凯氏定氮仪法测定叶氮含量(LNC,mg/g)和根氮含量(RNC,mg/g),用钼锑抗比色法测定叶磷含量(LPC,mg/g)和根磷含量(RPC,mg/g)。每个样品的同一性状重复测定 3 次,取平均值为最终值。最后,根据测得的数据计算各个功能性状的值,比叶面积($\text{SLA}, \text{mm}^2/\text{mg}$)=叶片面积/叶片干质量;叶组织密度($\text{LTD}, \text{mg}/\text{mm}^3$)=叶片干质量/叶片体积;比根长($\text{SRL}, \text{mm}/\text{mg}$)=总细根长/细根干质量;根组织密度($\text{RTD}, \text{mg}/\text{mm}$)=细根干质量/细根体积。

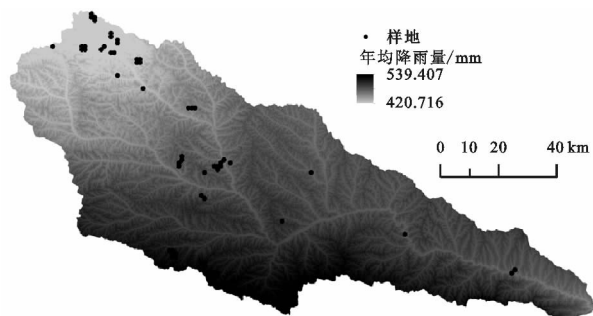


图 1 研究区样点分布

叶片是植物进行光合作用,制造养分的重要器官,可塑性强,受环境影响较大^[18],其性状与植物对环境中资源的利用率密切相关,能够反映植物在适应环境变化过程中性状的改变与作出的生存对策。细根作为植物吸收环境水分营养的器官,其性状特征承载一定的环境状况,能反映植物的耐胁迫能力,是植物是否能在新环境生长分布的决定性因素之一。本研究选取十个易于观测且对环境变化敏感、能够反映植物生存策略的叶性状与细根性状,包括: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)、叶磷含量(LPC)、叶氮磷比(LNP)、根氮含量(RNC)、根磷含量(RPC)、根氮磷比(RNP)。

1.3 环境数据的提取

根据黄土高原数字高程模型提取延河流域的地

形因子专题图。收集黄土高原区域各气象观测站近 30 a 的温度、降雨和蒸发量数据,结合地形变化,采用 ANUSPLN 空间插值工具插值处理,提取出延河流域各气候因子专题图^[19]。提取的 7 个环境因子包括:(1) 地形因子:坡度(Slope),坡向(Aspect),地形部位(Position),高程(Elevation);(2) 气候因子:年均降雨量(Rainaver),年均温(Temaver)、年均蒸发量(Et)。根据各样地的经纬度数据,从环境因子专题图中提取出相应的环境因子。

1.4 数据处理

对各样点植物功能性状分类用 Microsoft Excel 整理。在 IBM SPSS Statistics 21 软件对数据进行正态检验,采用单因素方差分析法(One-way ANOVA)分析 3 个不同植被带间,不同科种间表现出的性状差异;用 Pearson 相关系数分别检验各科各个物种性状间的相关性及性状与环境因子的相关性;选取植被区代表气候综合因子,并考虑地形因子(海拔、坡度、坡向、坡位)及遗传背景(用物种区分)的影响,不考虑各因素间的交互作用,将以上 6 个因素作为固定效应处理,通过方差分析,剖析各因素对各个植物性状的相对影响。以上所有数据分析均在 Microsoft Excel 和 SPSS 21.0 中完成。

2 结果与分析

2.1 环境因子对植物功能性状的影响

2.1.1 气候变化对植物功能性状的影响 植物功能性状在不同植被带(代表不同生物气候区)的变化表明,3 个植被带间除了 LTD 外,其他功能性状差异均显著(表 2)。其中,SLA 和 SRL 在森林草原带最大,森林带次之,草原带最小。草原带的 SLA 和 SRL 均显著低于森林草原带,RTD 却显著高于森林草原带。RTD,LPC 和 RPC 在草原带最大,森林带次之,森林草原带最小。草原带的 RTD 和 LPC 均显著高于森林草原带,分别是森林草原带的 1.795 倍和 2.144 倍。草原带和森林带的 RPC 显著高于森林草原带,分别是其的 2.442 倍和 1.886 倍。LNC,RNC,LNP,RNP 在 3 个植被带间表现出显著差异,且沿草原带,森林草原带至森林带递增。在 3 个植被带性状的两两对比中,LNC 均有显著差异,草原带显著低于森林草原带,森林草原带显著低于森林带。森林带的 RNC 显著高于草原带和森林草原带。草原带的 LNP 和 RNP 显著低于森林草原带和森林带,且森林带和森林草原带的 LNP 分别是草原带的 2.525 倍和 2.077 倍;森林带和森林草原带的 RNP 分别是草原带的 2.177 倍和 1.703 倍。

表 2 延河流域 6 种植物功能性状的空间分布

项目	森林带	森林草原带	草原带
比叶面积 SLA/(mm ² · mg ⁻¹)	11.894±0.594a	13.739±0.586b	12.288±0.930ab
叶组织密度 LTD/(mg · mm ⁻³)	0.669±0.046a	0.627±0.052a	0.601±0.063a
比根长 SRL/(mm · mg ⁻¹)	5.109±0.261a	6.928±0.379b	5.671±0.616ab
根组织密度 RTD/(mg · mm ⁻³)	0.817±0.060a	0.455±0.043b	0.752±0.132ab
叶氮含量 LNC/(mg · g ⁻¹)	12.853±0.455a	15.308±0.407b	17.390±0.973c
叶磷含量 LPC/(mg · g ⁻¹)	1.726±0.128a	0.805±0.042b	1.302±0.222ab
叶氮磷比 LNP	12.170±0.953a	25.291±1.861b	30.735±3.861b
根氮含量 RNC/(mg · g ⁻¹)	5.599±0.319a	6.202±0.212a	7.432±0.398b
根磷含量 RPC/(mg · g ⁻¹)	1.204±0.086a	0.493±0.013b	0.930±0.124a
根氮磷比 RNP	7.600±0.805a	12.941±0.379b	16.550±2.115b

注:(1)同行不同字母表示差异显著($p<0.05$)。

2.1.2 微地形变化对植物功能性状的影响 地形因子对环境资源具有再分配的作用。地形因子与植物功能性状的 Pearson 相关分析系数表示(表 3),坡向与植物功能性状间无显著关系。

坡度与 LNP 呈显著正相关,与 LPC,RPC 呈显著负相关;坡位与 RPC 呈显著正相关,相关度为 0.192;海拔与 LTD,RTD,LPC 呈显著正相关,与 SLA,LNP 呈显著负相关。

表 3 地形因子与植物功能性状的 Pearson 相关系数

地形因子	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	叶磷含量 LPC	叶片氮磷比 LNP	根氮含量 RNC	根磷含量 RPC	根氮磷比 RNP
坡度	-0.039	-0.015	0.084	-0.109	0.121	-0.171**	0.205**	-0.054	-0.307**	0.105
坡位	-0.007	-0.005	0.020	-0.026	-0.025	0.028	-0.027	0.043	0.192**	-0.040
坡向	-0.077	0.017	-0.024	0.044	0.004	-0.083	0.059	0.040	-0.010	0.069
海拔	-0.226**	0.121*	-0.061	0.258**	-0.114	0.202**	-0.217**	-0.027	0.082	-0.117

注:* $p<0.05$; ** $p<0.01$; *** $p<0.001$,下同。

2.2 遗传背景对植物功能性状的影响

植物遗传背景对植物性状的影响是植物经过长时间的 自然发展进化而形成的,不容易受到外部环境的动摇^[20]。菊科和禾本科间的植物功能性状差异较大(表 4)。LTD,RTD,LNP,RPC 在菊科和禾本科间差异不显著;菊科的 SLA,LNC,LPC,RNC,RNP 均显著高于禾本科;菊科的 SRL 显著低于禾本科。

表 4 菊科和禾本科的功能性状

功能性状	菊科	禾本科
比叶面积 SLA/(mm ² · mg ⁻¹)	13.340±0.527*	11.787±0.526*
叶组织密度 LTD/(mg · mm ⁻³)	0.644±0.037	0.635±0.054
比根长 SRL/(mm · mg ⁻¹)	5.234±0.251***	7.097±0.384***
根组织密度 RTD/(mg · mm ⁻³)	0.594±0.048	0.742±0.064
叶氮含量 LNC/(mg · g ⁻¹)	16.681±0.382***	11.146±0.333***
叶磷含量 LPC/(mg · g ⁻¹)	1.422±0.102*	1.088±0.099*
叶氮磷比 LNP	20.056±1.305	20.894±2.166
根氮含量 RNC/(mg · g ⁻¹)	6.896±0.205***	4.969±0.294***
根磷含量 RPC/(mg · g ⁻¹)	0.871±0.063	0.882±0.073
根氮磷比 RNP	12.693±0.722**	8.991±0.882**

不仅不同科的植物功能性状有所差异,即使是同科内的不同物种功能性状也有较大差异。菊科植物阿尔泰狗娃花、茼蒿、铁杆蒿的比根长、根组织密度、

叶氮含量、叶氮磷比、根氮含量差异显著。禾本科植物长芒草、白羊草和大针茅间,比叶面积、比根长、根组织密度、叶氮含量、叶氮磷比、根氮磷比、根氮含量、根氮磷比均有显著差异。

2.3 植物功能性状变异来源

上述结果表明,植物功能性状不仅受到环境因子的影响,且深受遗传背景的限制。为此,本文选取年均降雨量、年均温度和年均蒸发量代表气候因子,坡向、坡度和坡位代表地形因子,植物物种代表遗传背景,分析环境因子(包括气候因子和地形因子)和遗传背景对性状变异的影响(表 5)。

结果表明,模型对性状变异解释的比例范围在 25.3%~51.4%。其中,植物物种改变解释的比例占 0.7%~17.23%,对 SLA,SRL,LNC,LNP,RNC 均有显著影响,解释比例分别为 16.1%,10.7%,17.2%,9.0%,9.0%。年均降雨量的解释比例占 0.6%~21.2%,对 LTD,LPC,LNP,RPC,RNP 均有显著影响,解释比例分别为 3.3%,16.0%,9.8%,21.2%,4.9%。年均温度的解释比例占 0.5%~12.9%,对 SLA,SRL,RTD 均有显著影响,解释比例分别为 8.0%,5.5%,12.9%。年均蒸发量的解释比例占 0.5%~12.4%,对 RTD,

LNC,LPC,LNP,RPC,RNP 均有显著影响,解释比例分别为 6.5%,4.5%,12.4%,10.8%,9.0%,5.6%。坡度的解释比例占 0.6%~9.0%,对 RTD,RPC 均有显著影响,解释比例分别为 8.9%,9.0%。坡位解释比例占 0.6%~6.8%,对 LPC,LNP 均有

显著影响,解释比例分别为 5.2%,6.8%。坡向的解释比例占 2.2%~7.7%,对 LTD,RTD,LPC,LNP 均有显著影响,解释比例分别为 7.2%,7.5%,7.6%,7.7%。海拔的解释比例占 0.0%~4.6%,仅对 SRL 有显著影响,解释比例为 4.6%。

表 5 植物变异来源

变异来源	df	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		叶磷含量 LPC		叶氮磷比 LNP		根氮含量 RNC		根磷含量 RPC		根氮磷比 RNP	
		F	ss/%	F	ss/%	F	ss/%	F	ss/%	F	ss/%	F	ss/%	F	ss/%	F	ss/%	F	ss/%	F	ss/%
物种	5	8.699	16.1***	1.836	3.9	5.410	10.7***	1.517	3.2	9.421	17.2***	0.300	0.7	4.496	9.0**	4.500	9.0**	1.517	3.2	1.041	2.2
年均降雨量等级	2	0.723	0.8	3.041	3.3*	1.685	1.8	2.642	2.8	1.722	1.9	17.176	16.0***	9.850	9.8***	0.825	0.9	24.385	21.2***	4.686	4.9**
年均温等级	3	3.205	8.0*	1.996	3.2	3.542	5.5*	8.920	12.9***	0.325	0.5	1.217	2.0	1.147	1.9	2.429	3.9	2.526	4.0	0.865	1.4
年均蒸发量等级	3	1.149	1.9	2.058	3.3	0.316	0.5	4.218	6.5**	2.815	4.5*	8.569	12.4***	7.341	10.8***	1.354	2.2	6.003	9.0**	3.588	5.6*
坡度等级	6	1.445	4.6	0.523	1.7	0.564	1.8	2.933	8.9**	0.174	0.6	0.658	2.1	0.489	1.6	1.082	3.5	2.986	9.0**	1.366	4.3
坡位	3	2.100	3.4	2.042	3.3	1.595	2.6	0.336	0.6	1.051	1.7	3.330	5.2*	4.425	6.8**	0.617	1.0	1.180	1.9	1.366	2.2
坡向	6	1.344	4.3	2.355	7.2*	0.970	3.1	2.454	7.5*	2.108	6.5	2.471	7.6*	2.509	7.7*	1.096	3.5	0.683	2.2	1.447	4.6
海拔等级	3	0.117	0.2	0.026	0.0	2.895	4.6*	1.198	1.9	0.215	0.4	0.124	0.2	0.027	0.0	0.817	1.3	0.526	0.9	0.642	1.1
累计比例	214	-	39.3	-	25.9	-	30.6	-	44.3	-	33.3	-	46.2	-	47.6	-	25.3	-	51.4	-	26.3

注:df 表示自由度;F 表示方差;ss 表示方差解释比例。

3 讨论

3.1 植物功能性状差异来源

植物性状对环境变化的响应建立在系统发育史的基础上^[21]。不同植物对环境的耐受性不同,应对环境资源短缺反应不一,应对环境变化的生存策略也不相同^[22],有许多研究都反映出植物性状表达受遗传背景的限制^[23]。植物适应环境变化所作出的生存策略并非一朝一夕而成,而是经过漫长的进化演变所得,植物在其极短的生活周期中可能会对为适应环境发生性状的改变,但终其一生,个体所作出的性状变异和这个物种千百年才形成的遗传性状相比是微乎其微的^[24],因此植物性状对环境变化的响应是在原有遗传背景下进行的,受到遗传背景的制约。

本文对延河流域的 6 种植物的 SLA,LTD,SRL,RTD,LNC,LPC,LNP,RNC,RPC,RNP 共 10 个功能性状做了研究,表明,遗传背景对除了 LTD 和 RTD 外的 8 个功能性状都有显著影响,其中 SRL,LNC,RNC 这 3 个性状无论是在植物科间对比和科内性状比较都表现出显著差异,是性状变异的首要决定因子,与张莉^[21]、寇萌^[16]等的研究结果吻合。环境因子对植物性状变异也有一定影响,其中气候因子比地形因子的影响更大。

阿尔泰狗娃花、茼蒿、铁杆蒿、白羊草、大针茅、长芒草在延河流域内广泛分布,说明其在遗传背景下已经进行了相应的系统发育以适应环境变化。菊科植

物的 SLA,LNC,LPC,RNC,RNP 均显著高于禾本科,能在水分和营养不足、土壤侵蚀强度高的环境中保持植株体内较高的氮含量,用以保持较高的光合作用效率;禾本科植物 SRL 显著高于菊科,其发达的根系有利于争夺土壤中的水分和营养。流域内的土壤磷含量较低,磷的可利用性较低,菊科和禾本科的 RPC 均没有表现出显著差异,但菊科的 LPC 显著高于禾本科,植物体内的磷主要来源于土壤,说明菊科植物的茎叶对磷元素有较强的积累能力和较高的利用效率。

3.2 植物性状对环境因子的响应

环境通过限制植物的性状范围来筛选物种,所以环境与植物性状的表达有明确的相关性^[25-27]。把禾本科和菊科的 10 个性状分别汇总后与 7 个环境因素进行回归模型拟合,得出的模型均达不到统计学显著水平。这可能是跨物种分析导致的,植物对生存环境的要求不同,适应环境变化的生存策略也不同而导致的,但这也能看出同一科内的不同物种会对环境变化作出适合其生长繁殖的策略。

以菊科的 LTD 这一植物性状对主要变异来源年均降雨量的响应为例。菊科植物的 LTD 中阿尔泰狗娃花和茼蒿与年均降雨量无显著关系,而铁杆蒿则表现出显著正相关,相关性为-0.234($p<0.05$),这说明铁杆蒿对于旱缺水比同科内的阿尔泰狗娃花和茼蒿敏感。铁杆蒿的 LTD 与 LPC,RPC 表现出显著正相关,相关性分别为 0.306($p<0.01$),0.636($p<$

0.05);与SLA, LNC, RNC表现出显著的负相关,相关性分别为 $-0.309(p<0.01)$ 、 $-0.358(p<0.01)$ 、 $-0.230(p<0.05)$ 。在干旱环境下,铁杆蒿会把体内大部分的合成物质用于构建保护组织,以应对干旱胁迫。植物叶片水分不足时,LTD增大,SLA变小,植物体内的LNC和RNC变少,LPC和RPC增多,高组织密度的叶片植物和较低的氮磷比会使生物体周转生长速度减缓,提高抗旱能力。

4 结论

本文分析的8个植物性状变异来源,依据各因素对性状的解析比例及各因子与性状的Pearson相关系数,得出如下影响排名:物种>年均降雨量>年均蒸发量>年均温度>坡度>坡位>海拔>坡向。

植物性状的表达主要还是受到遗传背景的限制^[28],并在环境的影响下在植物的可接受范围波动^[29-30]。在禾本科和菊科两者比较中发现植物性状的差异较大,对科内物种间的性状进行比较发现同一科内不同物种间的亦存在性状差异。

在环境变化时,植物通过调节性状的表达以适应环境变化,根据植物自身不同遗传背景和环境耐受性,产生各自的生存策略。

植物在漫长的进化和发育过程中,也会通过自身不同功能性状之间的协同进化,形成具有特定内部生理和外部形态特征的环境适应策略,以逐渐使植物适应环境生活,扩大植物原有的适生区域,这有助于环境生物多样性的提高,促进环境的稳定。

作为植物生长的基质,土壤向植物的根部提供水分养分和无机盐,对植物的生长、繁殖有重要影响,本研究未就土壤因子对植物功能性状的影响进行研究,或许会忽略土壤环境对植物功能性状的限制影响。

参考文献:

- [1] Lavorel S, Grigulis K, Lamarque P, et al. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services[J]. *Journal of Ecology*, 2011, 99(1):135-147.
- [2] Diaz S, Cabido M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16(11):646-655.
- [3] Violle C, Navas M, Vile D et al. Let the concept of trait be functional[J]. *Oikos*, 2007, 116(5):882-892.
- [4] 王常顺,汪诗平. 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(2):206-216.
- [5] Mouillot D, Graham N A J, Villéger S, et al. A functional approach reveals community responses to disturbances[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2013, 28(3):167-177.
- [6] 雷羚洁,孔德良,李晓明,等. 植物功能性状、功能多样性与生态系统功能:进展与展望[J]. *生物多样性*, 2016, 24(8):922-931.
- [7] 刘晓娟,马克平. 植物功能性状研究进展[J]. *中国科学:生命科学*, 2015, 45(4):325-339.
- [8] Davis M A, Wragg K J, Reich P B, et al. Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient[J]. *Plant Ecology*, 1999, 145(2):341-350.
- [9] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30):11001-11006.
- [10] 闫建成,梁存柱,付晓玥,等. 草原与荒漠一年生植物性状对降水变化的响应[J]. *草业学报*, 2013, 22(1):68-76.
- [11] 杨士梭,温仲明,苗连朋,等. 黄土丘陵区植物功能性状对微地形变化的响应[J]. *应用生态学报*, 2014, 25(12):3413-3419.
- [12] Givnish T J. Comparative Studies of Leaf Form: Assessing the Relative Roles of Selective Pressures and Phylogenetic Constraints[J]. *New Phytologist*, 1987, 106(S):131-160.
- [13] 宋彦涛,周道玮,李强,等. 松嫩草地80种草本植物叶片氮磷化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(3):222-230.
- [14] Zhang S, Slik J W F, Zhang J et al. Spatial patterns of wood traits in China are controlled by phylogeny and the environment[J]. *Global Ecology & Biogeography*, 2011, 20(2):241-250.
- [15] 覃凤飞,沈益新,李兰海,等. 干旱胁迫对新疆3个优势牧草种的光合特性与水分利用效率的影响[J]. *草业学报*, 2016, 25(10):86-94.
- [16] 寇萌,焦菊英,尹秋龙. 黄土丘陵沟壑区潜在抗侵蚀植物分析[J]. *生态学报*, 2017, 37(5):1561-1571.
- [17] 邹厚远. 陕北黄土高原植被区划及与林草建设的关系[J]. *水土保持研究*, 2000, 7(2):96-101.
- [18] 李芳兰,包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应[J]. *植物学报*, 2005(S):118-127.
- [19] 温仲明,赫晓慧,焦峰,等. 延河流域本氏针茅(*Stipa bungeana*)分布预测:广义相加模型及其应用[J]. *生态学报*, 2008, 28(1):192-201.
- [20] Moran E V, Hartig F, Bell D M. Intraspecific trait variation across scales: implications for understanding global change responses[J]. *Global Change Biology*,

- 2016,22(1):137-150.
- [21] 张莉,温仲明,苗连朋. 延河流域植物功能性状变异来源分析[J]. 生态学报,2013,33(20):6543-6552.
- [22] Castro-Díez P, Villar-Salvador P, Pérez-Rontomé C, et al. Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus*(Fagaceae)species along a rainfall gradient in NE Spain[J]. *Trees-Structure and Function* 1997,11(3):127-134.
- [23] 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):188-198.
- [24] Shipley B, Vile D, Garnier E. From plant traits to plant communities: A statistical mechanistic approach to biodiversity[J]. *Science*, 2006,314(5800):812-814.
- [25] Tanaka Y. Trait response in communities to environmental change: effect of interspecific competition and trait covariance structure [J]. *Theoretical Ecology*, 2012,5(1):83-98.
- [26] Hoiss B, Krauss J, Potts S G, et al. Altitude acts as an environmental filter on phylogenetic composition, traits and diversity in bee communities[J]. *Proceedings Biological Sciences*, 2012,279(1746):4447-4456.
- [27] Reich P B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies[J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2003,164(S3):S143-S164.
- [28] 朱璧如,徐冰,张大勇. 草地植物功能性状变异的程度和来源[J]. 北京师范大学学报:自然科学版,2011,47(5):485-489.
- [29] He J S, Wang X, Schmid B, et al. Taxonomic identity, phylogeny, climate and soil fertility as drivers of leaf traits across Chinese grassland biomes[J]. *Journal of Plant Research*, 2010,123(4):551-561.
- [30] 樊艳文. 东北主要木本植物叶和茎的功能性状及其影响因子的研究[D]. 北京:北京林业大学,2011.

(上接第 363 页)

- [10] 马小雪,王腊春,廖玲玲. 温瑞塘河流域水体污染时空分异特征及污染源识别[J]. 环境科学,2015,36(1):64-71.
- [11] 何慧爽. 河南省水污染物总量区域分配公平性研究[J]. 人民黄河,2015,37(8):73-77.
- [12] 孙涛,张妙仙,李苗苗,等. 基于对应分析法和综合污染指数法的水质评价[J]. 环境科学与技术,2014,37(4):185-190.
- [13] 刘琰,郑丙辉,付青,等. 水污染指数法在河流水质评价中的应用研究[J]. 中国环境监测,2013,29(3):49-55.
- [14] 谭渝峰,张琪,朱莎,等. 基于简单建模与因子分析的湖泊水质评价[J]. 生态与农村环境学报,2015,31(3):432-439.
- [15] 富天乙,邹志红,王晓静. 基于多元统计和水质标识指数的辽阳太子河水质评价研究[J]. 环境科学学报,2014,34(2):473-480.
- [16] 徐彬,林灿尧,毛新伟. 内梅罗水污染指数法在太湖水水质评价中的适用性分析[J]. 水资源保护,2014,30(2):38-40.
- [17] 张龙玲,徐慧,管桂玲,等. 改进的综合水质标识指数法在上海市长宁区水质评价中的应用[J]. 水资源保护,2014,30(3):81-84.
- [18] 王倩,邹志红. BP 神经网络在再生水补给密云水库水质评价中的应用[J]. 环境科学学报,2014,34(9):2413-2416.
- [19] 高学平,孙博闻,訾天亮,等. 基于时域权重矩阵的模糊综合水质评价法及其应用[J]. 环境工程学报,2017,11(2):970-976.
- [20] 韩晓刚,黄廷林,陈秀珍. 改进的模糊综合评价法及在给水厂原水水质评价中的应用[J]. 环境科学学报,2013,33(5):1513-1518.
- [21] 杜明亮,吴彬,张宏,等. 改进权重集对分析法在准东水质评价中的应用[J]. 人民黄河,2014,36(4):62-64.
- [22] 李学军,鲍战猛,高彩凤,等. 北运河浮游动物调查及水质评价[J]. 生态学杂志,2014,33(6):1559-1564.
- [23] 李祚泳,张正健. 基于回归支持向量机的指标规范值的水质评价模型[J]. 中国环境科学,2013,33(8):1502-1508.
- [24] 刘潇,薛莹,纪毓鹏,等. 基于主成分分析法的黄河口及其邻近水域水质评价[J]. 中国环境科学,2015,35(10):3187-3192.