

DOI:10.12403/j.1001-1498.20230082

不同种植年限中间锦鸡儿叶片功能性状的 差异性研究

李琴^{1,2,3}, 王磊^{1,2,3}, 张雪^{1,2,3*}, 潘昱伶^{1,2,3},
王玥^{1,2,3}, 余殿⁴

(1. 宁夏大学生态环境学院, 宁夏银川 750021; 2. 西北土地退化与生态恢复国家重点实验室培育基地, 宁夏银川 750021; 3. 西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室, 宁夏银川 750021; 4. 宁夏哈巴湖国家级自然保护区管理局, 宁夏盐池 751500)

摘要: [目的] 比较分析不同种植年限中间锦鸡儿叶片功能性状之间的差异性, 为中间锦鸡儿响应干旱区环境变化的适应机制研究提供科学依据。[方法] 以 16、25、34 和 46 a 4 个不同种植年限中间锦鸡儿为研究对象, 比较分析不同种植年限中间锦鸡儿叶片功能性状之间的差异性。[结果] 不同种植年限中间锦鸡儿叶片形态功能性状存在显著差异, 46 a 中间锦鸡儿叶片干物质含量 (LDMC) 显著高于 16、25、34 a ($P<0.05$), 比叶面积 (SLA) 显著高于 16、34 a ($P<0.05$), 叶长 (LL)、叶宽 (LW)、叶片鲜质量 (LFW)、叶片干质量 (LDW)、叶面积 (LA) 均呈现出先升高后降低的趋势, 整体表现出 25 a>34 a>16 a>46 a 的生长趋势; 中间锦鸡儿叶片形态功能性状变异系数为 7.57%~46.98%, 其中 16 a 中间锦鸡儿的 LFW、LDW、LA 和 SLA 变异系数最高。叶片结构功能性状中, 46 a 中间锦鸡儿叶片 VB 与 USA 显著低于 34 a ($P<0.05$), 与 16、25 a 之间不存在显著差异。表皮气孔密度的变异程度较大, UEH 与 LEH 呈极显著正相关 ($P<0.01$), 其余功能性状较为稳定。[结论] 中间锦鸡儿人工林随着种植年限的增加, 形成了从生物量快速生产到养分有效保存策略的转变, 这也是其通过各个叶片功能性状间相互调节与权衡以更好适应干旱区资源、环境贫瘠的结果。

关键词: 中间锦鸡儿; 叶片功能性状; 不同种植年限; 生存策略

中图分类号: S718.43

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2023)04-0173-10

全球气候变化引发降水模式改变和气温升高, 导致极端事件变得更加频繁、强烈和持续时间更长^[1]。干旱区是全球生态系统最脆弱的区域之一, 也是响应气候变化的敏感区域, 因此植物的生理特征、形态结构、生物量等功能性状极易受到环境改变的影响, 因此, 评估干旱区植物功能性状的变化有助于了解植物对干旱环境变化的响应以及资源的利用策略^[2-3]。由于长时间暴露在不断变化的自然环境之中, 固着生长的植物可通过表型、生理和遗传等方面的有效进化以适应环境因子的改变^[4-6]。

大量研究表明, 植物功能性状是全球生态系统对气候变化的可度量特征, 植物可以通过其自身功能性状的改变来适应外界环境波动的影响^[7], 这对研究生态系统功能响应环境变化具有重要意义^[8-9]。叶片是植物光合作用的主要器官, 是生态系统中主要物质的能量转换器^[10-11], 促进大气-植物系统的能量交换^[12]。叶片性状通过影响植物生长、繁殖和存活而间接影响植物适应性的形态、生理和物候特征^[13], 可作为连接植物与环境的纽带^[14], 通常被用于解析植物与植物之间、植物与环境之间的相互

收稿日期: 2023-03-03 修回日期: 2023-04-03

基金项目: 宁夏重点研发计划项目 (2021BEG03008); 国家青年科学基金项目 (32100307); 宁夏领军人才项目 (2021GKLRX13); 宁夏回族自治区西部一流学科建设项目 (NXYLXK2017B06)

* 通讯作者: 张雪, 博士, 副研究员, 主要研究方向: 植物资源多样性与生态适应性研究。E-mail: zhuxue323@163.com

作用^[15-16]。已有研究表明株高(H)、叶面积(LA)、比叶面积(SLA)、叶片干物质含量(LDMC)、叶片氮含量(N)等功能性状的改变能够直观地反映物种对气候变化的响应,有效减缓或者遏制环境因素造成的不利影响^[17-20]。

中间锦鸡儿(*Caragana intermedia* Kuang et H. C. Fu)根系发达、叶片小且多具被毛,有良好的保水作用和较强的适应性和抗逆性,是我国北方干旱半干旱地区植被恢复、防风固沙和水土保持的先锋树种。同时,该物种也是优良的饲料植物,生态和经济价值突出^[21-23]。目前关于该物种的研究主要集中在生长特性^[24]、形态解剖^[25]、遗传多样性^[26]、非生物胁迫相关基因功能验证和根际间微生物的功能多样性^[27]等方面。有研究发现,随着中间锦鸡儿种植年限的增加,生态系统功能会受到功能性状的影响,其中基径、单株枝干质量、单株干质量对地上生物量均具有重要响应^[28]。但关于不同种植年限中间锦鸡儿叶片形态与结构功能性状的研究报道较少,基于此,本研究以4个不同种植年限中间锦鸡儿人工林为研究对象,通过解析中间锦鸡儿叶片形态与结构性状随着种植年限增加的变化特征及规律,探究各叶片功能性状之间的组合与权衡,为探明中间锦鸡儿响应环境变化的生存策略提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

采样地点为盐池县皖纪沟村(37°57'23" N, 106°77'99" E),气候为典型的温带大陆性气候,年平均气温8.1℃,无霜期165 d,年平均降水量250~350 mm,且由东南向西北递减。土壤类型以灰钙土和风沙土为主,自然植被类型以荒漠植被为主,主要优势物种有达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica* (Laxm.)Schindl.)、短花针茅(*Stipa breviflora* Griseb.)、白草(*Pennisetum centrasiatum* Tzvel.)、赖草(*Leymus secalinus* (Georgi) Tzvel.)、老瓜头(*Cynanchum komarovii* Al. Ilijnski)、苦豆子(*Sophora alopecuroides* L.)、绵蓬(*Corispermum hyssopifolium* L.)等。荒漠化长期困扰着当地以牧业为主体的生产经营活动,为此,从上世纪70年代开始种植中间锦鸡儿,面积

逐年扩大。

1.2 实验设计及指标测定

1.2.1 试验样地选取 采样地点为盐池县皖纪沟村,该地不同种植年限样地较为齐全,林相保存较为完整,中间锦鸡儿样地带间距6~7 m,株行距均为1 m,按两行一带配置。通过走访和查阅种植方案的方式,分别选择了1975年、1987年、1996年和2005年(46 a、34 a、25 a、16 a)4个不同种植年限的中间锦鸡儿人工林样地为研究对象,初步勘查结果显示,各样地内土壤均为风沙土,平地无坡度,生境与原始生境的一致性较高,同时,相关部门于2011年开始对该区域进行了围封禁牧,确保了样地不受外界干扰。2021年8月,在每个样地中选择10株长势一致的植株,随机采集200片完全伸展且无明显损伤的成熟叶片,将叶片按植株做好标记,放入泡沫箱中迅速带回实验室进行植物形态指标测定,每个指标重复5次。另选取部分叶片放置于FAA固定液中进行叶片结构性状指标的测定,每个指标重复5次。

1.2.2 叶片功能性状的测定 叶片形态性状主要包括叶长(LL, cm)、叶宽(LW, cm)、叶面积(LA, cm²)、叶片鲜质量(LFW, g)、叶片干质量(LDW, g)、比叶面积(SLA, cm²·g⁻¹)、叶片干物质含量(LDMC, g·g⁻¹)。采用扫描仪(Epson, Expression 12000XL)对叶片进行扫描,再通过Photoshop(Adobe Photoshop CC 2019)计算叶长(LL)、叶宽(LW)、叶面积(LA)。利用电子天平(精度±0.000 1)测量叶片鲜质量(LFW)后,将叶片置于105℃烘箱杀青30 min,再转为80℃烘干至恒质量,测定叶片干质量(LDW),计算叶片干物质含量(LDMC)、比叶面积(SLA)。计算公式如下:

$$SLA = LA/LDW \quad (1)$$

$$LDMC = (LDW/LFW) \times 100\% \quad (2)$$

叶片结构性状主要包括叶片厚度(LT, mm)、栏海比(PT/ST)、主脉维管组织宽度(VB, mm)、叶片上层表皮毛密度(UEH, 个·mm⁻²)、下层表皮毛密度(LEH, 个·mm⁻²)、上层表皮气孔密度(US, 个·mm⁻²)、下层表皮气孔密度(LS, 个·mm⁻²)、上层表皮气孔面积(USA, μm²)、下层表皮气孔面积(LSA, μm²)。将采回叶片切成1 cm × 1 cm大小,加入

适量 H_2O_2 : 95% 乙醇 (2:1 (v:v)) 溶液, 将试管放置于水浴锅中沸水浴至叶片完全变成白色, 再将其取出放置于载玻片上, 用软毛刷去除多余叶肉组织, 保留叶表皮组织后进行制片, 后置于 Olympus DP74 显微镜下进行观察, 采用软件 cellsens 3.2 进行拍照, 并计算叶片上层表皮毛密度 (UEH)、下层表皮毛密度 (LEH)、上层表皮气孔密度 (US)、下层表皮气孔密度 (LS)、上层表皮气孔面积 (USA)、下层表皮气孔面积 (LSA), 计算公式如下:

$$\text{表皮毛密度 (EH)} = \text{视野平均表皮毛数} / \text{视野面积} \quad (3)$$

$$\text{气孔密度 (S)} = \text{视野平均气孔数} / \text{视野面积} \quad (4)$$

石蜡切片观察时, 叶片组织首先用乙醇梯度脱水, 然后用二甲苯和石蜡进行组织透明, 将透明组织嵌入石蜡 (60 °C) 中进行切片、着色并在 Olympus DP74 显微镜下进行观察, 同时, 采用软件 cellsens 3.2 对叶片厚度 (LT)、栏海比 (PT/ST)、主脉维管组织宽度 (VB) 进行拍照、测量与计算, 计算公式如下:

$$\text{栏海比 (PT/ST)} = \text{栅栏组织厚度} / \text{海绵组织厚度} \quad (5)$$

1.3 气候数据

降水数据来源于中国气象数据网 (<http://data.cma.cn/>), 调查范围为盐池县 2005—2021 年 4—7 月降水量, 数据如图 1 所示。

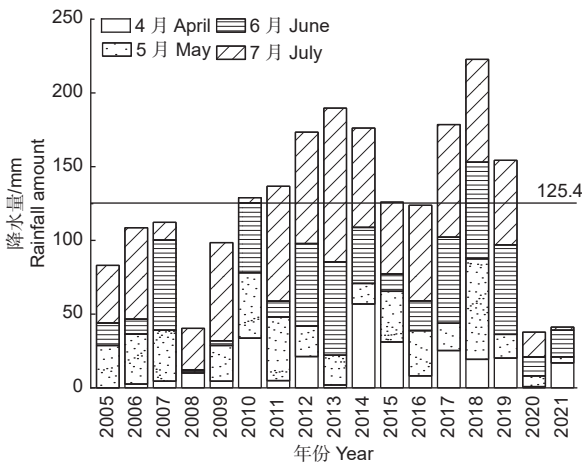


图 1 2005—2021 年盐池县降水量趋势变化

Fig. 1 Trends of annual rainfall in Yanchi City from 2005 to 2021

1.4 数据处理与分析

利用 Excel 2010 对数据进行初步整理, 用

SPSS 26.0 进行数据分析。采用变异系数计算各叶片功能性状的变异程度; 用 Pearson 相关系数检验叶片功能性状之间的相关性; 单因素方差分析和邓肯法对不同种植年限中间锦鸡儿叶片功能性状的平均值进行显著性检验; 用 Origin 2021 对叶片功能性状进行主成分分析并可视化分析结果。

2 结果与分析

2.1 不同种植年限中间锦鸡儿叶片功能性状

由表 1 可知, 25 a 中间锦鸡儿 LL 显著高于 16、34、46 a ($P<0.05$), 34 a 中间锦鸡儿 LL 显著高于 16、46 a, 而 16 a 与 46 a 中间锦鸡儿 LL 并无显著差异 ($P<0.05$)。25 a 和 34 a 中间锦鸡儿 LW 显著高于 16 a 与 46 a ($P<0.05$)。25 a 中间锦鸡儿 LFW、LDW 显著高于 16 a 与 46 a, 与 34 a 中间锦鸡儿 LFW、LDW 并无显著差异 ($P<0.05$)。25 a 中间锦鸡儿 LA 显著高于 16、34、46 a ($P<0.05$)。25 a 中间锦鸡儿的 SLA 显著高于 16、34 a, 与 46 a 之间并无显著差异 ($P<0.05$)。46 a 中间锦鸡儿 LDMC 显著高于 16、25、34 a, 但 16、25、34 a 之间 LDMC 并无显著差异 ($P<0.05$)。随着种植年限的增加, LL、LW、LFW、LDW、LA 均呈现出先升高后降低的趋势, 整体表现出 25 a>34 a>16 a>46 a 的生长趋势。

不同种植年限中间锦鸡儿叶片形态性状存在一定程度的变异特征。LFW、LDW 和 LA 的变异系数明显高于其他叶片性状。16 a 中间锦鸡儿叶片形态的总功能性状变异系数明显大于 25、34、46 a, 其中 16 a 中间锦鸡儿的 LFW、LDW、LA 和 SLA 为强变异 (38.09%~39.63%), 25 a 中间锦鸡儿的 LFW、LDW 为强变异 (44.27%~46.98%), LL、LW、LDMC 均为弱变异或中等变异。

由表 2 和图 2 可知, LT、PT/ST、UEH、LEH、US、LS、LSA 之间均无显著差异 ($P<0.05$)。34 a 中间锦鸡儿 VB 显著高于 46 a ($P<0.05$), 而与 16、25 a 之间无显著差异 ($P<0.05$)。34 a 中间锦鸡儿叶片的 USA 显著高于 16 a 与 46 a, 而与 25 a 之间并无显著差异 ($P<0.05$)。

不同种植年限中间锦鸡儿叶片结构性状存在一定程度的变异特征。US 和 LS 的变异系数显著高于其他叶片性状。16 a 中间锦鸡儿各项叶片结构性状变异系数明显大于 25、34、46 a, 其中

表1 不同种植年限中间锦鸡儿叶片形态性状

Table 1 Morphological traits of *Caragana intermedia* leaves in different planting years

叶片形态性状 Leaf morphological traits	种植年限 Planting years/a			
	16	25	34	46
叶长 LL/cm	0.89 ± 0.18 c(20.64%)	1.36 ± 0.19 a(13.64%)	1.08 ± 0.14 b(13.32%)	0.84 ± 0.15 c(17.64%)
叶宽 LW/cm	0.35 ± 0.08 b(23.40%)	0.52 ± 0.11 a(21.47%)	0.45 ± 0.08 a(18.59%)	0.30 ± 0.03 b(8.75%)
鲜质量 LFW/g	2.39 ± 0.95 b(39.63%)	3.78 ± 1.67 a(44.27%)	2.92 ± 0.94 ab(32.05%)	1.13 ± 0.33 c(29.44%)
干质量 LDW/g	1.13 ± 0.44 c(38.73%)	1.75 ± 0.82 a(46.98%)	1.48 ± 0.42 ab(28.59%)	0.71 ± 0.21 c(29.53%)
叶面积 LA/cm ²	51.74 ± 19.70 c(38.09%)	108.10 ± 31.95 a(29.56%)	72.93 ± 18.11 b(24.83%)	39.78 ± 8.56 c(21.53%)
比叶面积 SLA/(cm ² ·g ⁻¹)	50.25 ± 19.90 b(39.61%)	66.50 ± 12.63 a(18.99%)	50.24 ± 7.03 b(14.00%)	59.37 ± 15.95 ab(26.87%)
叶片干物质含量 LDMC/(g·g ⁻¹)	0.48 ± 0.04 b(7.57%)	0.46 ± 0.05 b(10.79%)	0.51 ± 0.04 b(7.85%)	0.63 ± 0.10 a(15.76%)

注：数据为均值 ± 标准误（变异系数），每组数据重复5次；不同小写字母代表不同种植年间性状差异显著性（ $P < 0.05$ ）。

Note: The data are mean ± standard error (coefficient of variation), repeat each data set 5 times; different lowercase letters indicate significant differences among different planting years ($P < 0.05$). LL, leaf length. LW, leaf width. LFW, leaf fresh weight. LDW, leaf dry weight. LA, leaf area. SLA, specific leaf area. LDMC, leaf dry matter content.

表2 不同种植年限中间锦鸡儿叶片结构性状

Table 2 Structural traits of *Caragana intermedia* leaves in different planting years

叶片结构性状 Leaf structural traits	种植年限 Planting years/a			
	16	25	34	46
叶片厚度 LT/mm	0.21 ± 0.03(14.58%)	0.22 ± 0.03(13.34%)	0.20 ± 0.02(11.73%)	0.22 ± 0.03(13.34%)
栅栏比 PT/ST	2.98 ± 0.80(29.97%)	2.02 ± 0.28(13.77%)	2.07 ± 0.61(26.31%)	2.84 ± 1.03(36.35%)
主脉维管组织宽 VB/mm	0.16 ± 0.05ab(29.75%)	0.18 ± 0.03ab(15.66%)	0.21 ± 0.02a(7.53%)	0.16 ± 0.03b(19.01%)
上层表皮毛密度 UEH/(个·mm ⁻²)	270.80 ± 38.62(14.26%)	302.00 ± 73.83(24.45%)	280.00 ± 26.32(9.40%)	302.00 ± 39.54(13.09%)
下层表皮毛密度 LEH/(个·mm ⁻²)	232.60 ± 26.35(11.33%)	242.60 ± 78.89(32.52%)	175.60 ± 63.11(35.94%)	257.60 ± 58.26(22.62%)
上层表皮气孔密 US/(个·mm ⁻²)	161.00 ± 124.65(77.42%)	135.80 ± 49.19(36.22%)	164.60 ± 44.94(27.30%)	203.40 ± 109.29(53.73%)
下层表皮气孔密 LS/(个·mm ⁻²)	174.60 ± 137.95(79.01%)	116.00 ± 27.71(23.89%)	115.60 ± 60.26(52.13%)	176.00 ± 96.01(54.55%)
上层表皮气孔面积 USA/μm ²	172.93 ± 23.78b(13.75%)	183.31 ± 10.77ab(5.87%)	211.35 ± 23.01a(10.89%)	163.23 ± 30.34b(18.59%)
下层表皮气孔面积 LSA/μm ²	201.46 ± 29.05(14.42%)	212.39 ± 23.11(10.88%)	231.91 ± 51.23(22.09%)	207.77 ± 28.80(13.86%)

注：数据为均值 ± 标准误（变异系数），每组数据重复5次；不同小写字母代表不同种植年间性状差异显著性（ $P < 0.05$ ）。

Note: The data are mean ± standard error (coefficient of variation), repeat each data set 5 times; different lowercase letters indicate significant differences among different planting years ($P < 0.05$). LT, leaf thickness. PT/ST, palisade tissue/sponge tissue. VB, wide of vascular bundles. UEH, upper epidermal hair. LEH, lower epidermal hair. US, upper stomatal. LS, lower stomatal. USA, upper stomatal area. LSA, lower stomatal area.

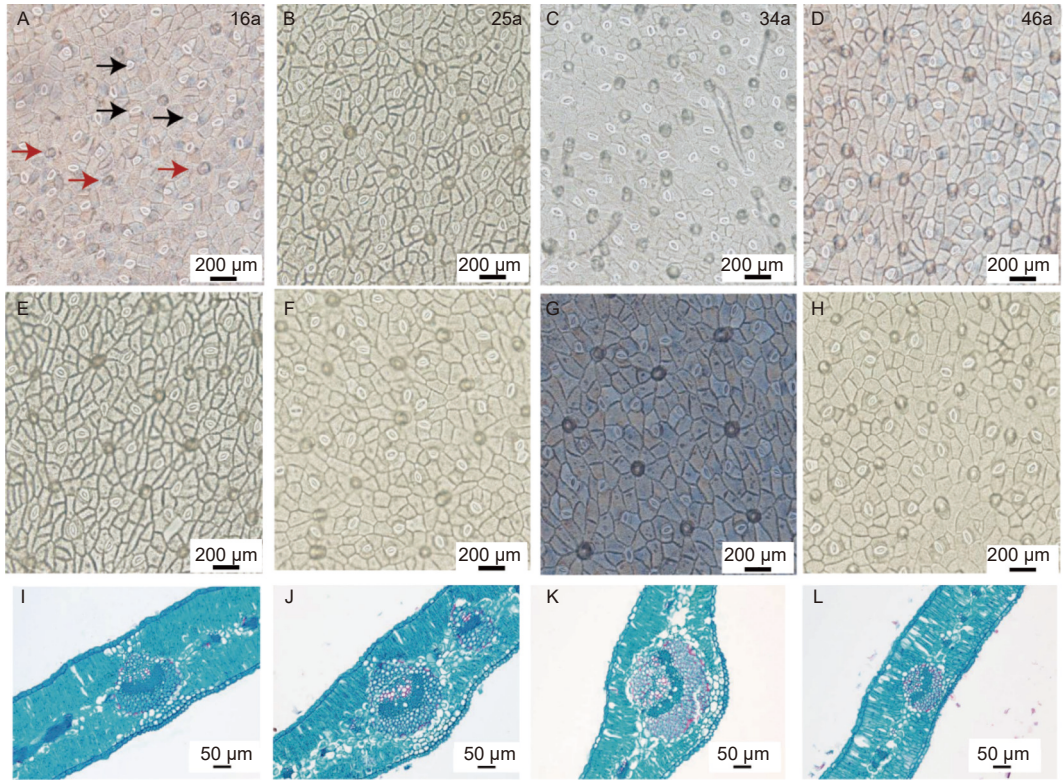
16 a 和 46 a 中间锦鸡儿叶片的 US、LS 为强变异，分别为 77.42%~79.01% 和 53.73%~54.55%，25 a 中间锦鸡儿叶片的 US 为强变异（36.22%），34 a 的 LEH、LS 为强变异（35.94%、52.13%），其余 LT、PT/ST、VB、UEH、USA 和 LSA 均为弱变异或中等变异。

2.2 不同种植年限中间锦鸡儿叶片功能性状相关性

叶片形态性状间存在显著的相关性，且各形态性状之间联系紧密。由图 3 可知，LL、LW、LFW、LDW、LA 两两间呈极显著正相关（ $P < 0.01$ ）；SLA 与 LL 呈显著正相关（ $P < 0.05$ ），SLA

与 LDW 之间呈显著负相关（ $P < 0.05$ ），与其他性状之间不存在显著相关关系；LDMC 与 LL、LFW、LA 呈极显著负相关（ $P < 0.01$ ），与 LW、LDW 呈显著负相关（ $P < 0.05$ ），与 SLA 之间不存在显著相关关系。

叶片结构性状间存在显著的相关性，但各结构性状之间联系不紧密。由图 3 可知，PT/ST 与 UEH 呈显著负相关（ $P < 0.05$ ）；UEH 与 LEH 呈极显著正相关（ $P < 0.01$ ），与 US 显著正相关（ $P < 0.05$ ）；US 与 LS 呈极显著正相关（ $P < 0.01$ ）。LEH 与 LSA 呈极显著负相关（ $P < 0.01$ ）。

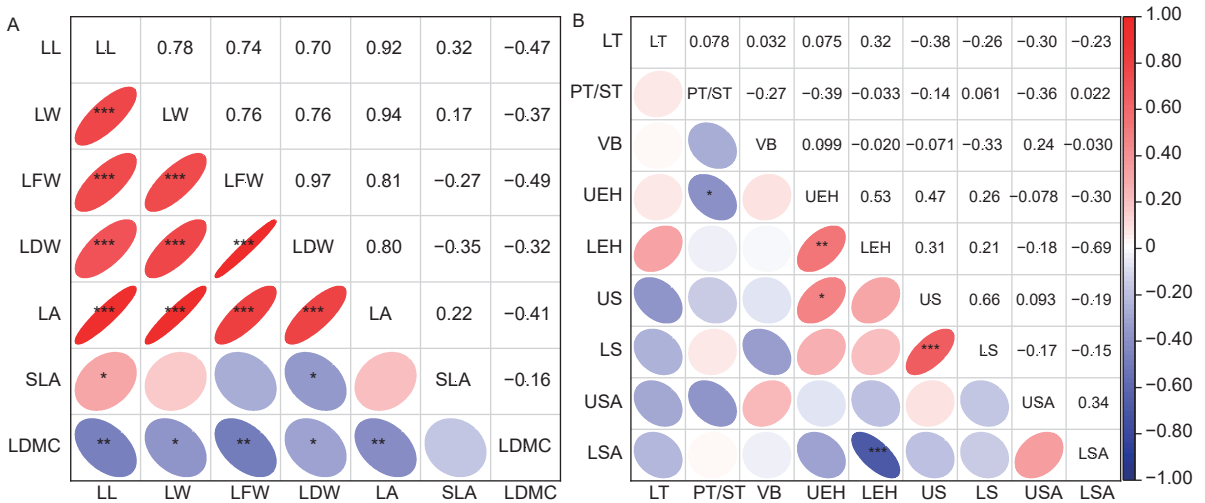


A~D 表示叶片上层气孔解剖结构, E~H 表示叶片下层气孔解剖结构, I~L 表示叶片石蜡切片结构。黑色箭头代表气孔, 红色箭头代表表皮毛。

A~D represents the upper leaf stomatal anatomy, E~H represents the lower leaf stomatal anatomy, and I~L represents the leaf paraffin section structure. Black arrows represent stomata, and red arrows represent epidermal hairs.

图 2 不同种植年限中间锦鸡儿叶片气孔解剖结构与石蜡切片

Fig. 2 Stomatal anatomy and paraffin sections of *Caragana intermedia* in different planting years



*, **, ***分别表示在 0.05、0.01、0.001 水平上显著、极显著相关。

*, **, *** indicate significant and highly significant correlations at 0.05, 0.01 and 0.001 levels, respectively.

图 3 不同种植年限中间锦鸡儿叶片形态、结构性状间的相关性

Fig. 3 Correlation between leaf morphological and structural traits of *Caragana intermedia* in different planting years

2.3 不同种植年限中间锦鸡儿叶片功能性状的 PCA 分析

在植物叶片功能性状的主成分分析中 (表 3、

4), 不同种植年限中间锦鸡儿叶片形态性状指标与结构性状指标存在不同的表现, 由表 3 可知, 叶片形态形状的 PCA 分析得到 3 个主成分特征值大

于1, 累计方差贡献率达95.752%, 说明这3个主成分能够反映7个指标的绝大部分信息。PC1贡献率为64.55%, 贡献较大的为LL、LW、LFW

和LDW, PC2贡献率为20.341%, 贡献较大的为SLA, PC3贡献率为10.861%, 贡献较大的为LDMC。

表3 叶片结构形状主成分载荷矩阵、特征值及贡献率

Table 3 Leaf morphological traits principal component factor loading, coefficient eigenvalues and variance contribution rates

指标 Indices	主成分1 Principal component 1	主成分2 Principal component 2	主成分3 Principal component 3
叶长 LL	4.966	0.683	0.228
叶宽 LW	4.998	0.276	0.567
鲜质量 LFW	5.291	0.400	0.491
干质量 LDW	5.095	-0.812	-0.250
叶面积 LA	4.923	-1.050	0.193
比叶面积 SLA	0.268	2.431	0.308
叶片干物质含量 LDMC	-2.977	-0.592	2.124
特征值 Eigenvalue	4.519	1.424	0.760
贡献率 Contribution rate/%	64.550	20.341	10.861
累计贡献率 Accumulative contribution rate/%	64.550	84.891	95.752

由表4可知, 叶片结构形状的PCA分析得到3个主成分特征值大于1, 累计方差贡献率达72.488%, 说明3个主成分能够反映9个指标的绝大部分信息。PC1贡献率为29.669%, 贡献较大

的为LEH, PC2贡献率为25.712%, 贡献较大的为US和LS, PC3贡献率为17.107%, 贡献较大的为UEH。

表4 叶片结构形状主成分载荷矩阵、特征值及贡献率

Table 4 Leaf structure traits principal component factor loading, coefficient eigenvalues and variance contribution rates

指标 Indices	主成分1 Principal component 1	主成分2 Principal component 2	主成分3 Principal component 3
叶片厚度 LT	0.657	-3.615	0.904
栏海比 PT/ST	1.099	-1.664	-3.273
主脉维管组织宽 VB	-2.967	-0.266	2.162
上层表皮毛密度 UEH	2.351	1.376	2.885
下层表皮毛密度 LEH	3.799	-0.719	1.386
上层表皮气孔密度 US	1.952	3.837	-0.047
下层表皮气孔密度 LS	2.223	3.088	-1.700
上层表皮气孔面积 USA	-3.244	2.501	0.702
下层表皮气孔面积 LSA	-3.612	0.921	-0.975
特征值 Eigenvalue	2.670	2.314	1.540
贡献率 Contribution rate/%	29.669	25.712	17.107
累计贡献率 Accumulative contribution rate/%	29.669	55.381	72.488

3 讨论

植物功能性状是植物适应环境的外在表达, 反

映了植物在不同环境中的生存策略。探究干旱区荒漠植物功能性状及其与环境之间的关系, 有助于理

解植物适应极端环境的生态对策, 可为保护荒漠地区生态系统提供理论依据^[29]。本研究对4个不同种植年限中间锦鸡儿人工林调查发现, 为适应极端干旱气候, 各种种植年限间, 中间锦鸡儿叶片形态性状表现出显著的种内差异, 变异系数在7.57%~46.98%之间, 其中, LFW、LDW、LA、SLA对极端干旱气候更为敏感。已有研究表明, LDMC与叶片平均组织密度、植株潜在相对生长率以及叶片寿命显著相关^[20,30]。本研究发现LDMC随着种植年限的增加, 表现出先降低后增加的趋势, 46 a中间锦鸡儿的LDMC显著高于其他3个种植年限, 为 $(0.63 \pm 0.10) \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$ 。同时, SLA和LDMC反映了植物性状中生物量的快速生产(高SLA, 低LDMC)和养分的有效保存(低SLA, 高LDMC)^[31]。因此, 本研究认为, 25 a中间锦鸡儿表现出生物量的快速生产, 而34 a和46 a表现出养分的有效保存。此外, 已有研究认为, 长期处于干旱环境的植物的LL出现缩短^[32], 这是提高养分利用效率的一种生存策略^[33]。而在本研究中, 16 a和46 a中间锦鸡儿的LL显著低于25 a和34 a, 这可能是16 a中间锦鸡儿叶片处于生长初期, 自身叶片构建尚未完成, 而46 a中间锦鸡儿LL随种植年限的增加而降低, 以便更加有效地利用和储存养分。综合以上研究表明, 在极端干旱条件下, 46 a中间锦鸡儿能够通过调整资源存储与利用的生长策略, 表现出对气候变化的高度适应能力^[34]。

叶片解剖结构变化在植物应对干旱胁迫过程中起着关键作用, 能够反映植物生长特性及其对环境的适应性^[35]。本研究发现, 极端干旱条件下不同种植年限间中间锦鸡儿叶片结构性状变异系数在5.87%~79.01%之间, 其中, US、LS的变异程度较大, 而LT、UEH、USA、LSA变异程度较低, 表明US和LS对极端干旱气候较为敏感^[36]。有研究表明, 干旱条件下植物气孔密度受到叶片面积和气孔大小的共同影响^[37], 而气孔密度与面积的减少可直接导致植物生物量降低^[38]。在本研究中, 尽管46 a中间锦鸡儿的气孔密度最高, 但是46 a中间锦鸡儿的气孔面积最小, 说明在极端干旱发生时, 46 a中间锦鸡儿通过降低气孔面积, 增大气孔密度来阻止水分过度丧失, 进而限制了植物获取资源的能力^[39-40]。16、46 a中间锦鸡儿PT/ST和VB变异程度均大于25、34 a, 表明16、46 a中

间锦鸡儿叶片结构对环境具有较强的潜在适应能力。高度发达的PT可避免强烈光照对叶肉细胞的灼伤^[41], 发达的VB有利于水分迅速运输, 加速光合产物的运输与形成, 以维持光合作用的继续进行^[42], 是对干旱环境的一种结构性适应, 有助于植物在干旱环境下正常生长。

植物通常通过多个性状协同变化的方式来响应环境变化, 不同生长类型的植物会根据环境的变化特征制定不同的生存策略^[43-44]。本研究发现, LL、LW、LFW、LDW是中间锦鸡儿随着种植年限的增加, 逐步响应干旱胁迫的主要形态性状指标, UEH、LEH、US与LS可作为中间锦鸡儿逐步响应干旱胁迫的主要结构性状指标, UEH和LS的整体变异显著高于其他叶片性状, 16 a中间锦鸡儿叶片结构的总功能性状变异系数明显大于25、34、46 a。说明, 中间锦鸡儿在长期生长发育过程中, 根据当地环境变化, 各个叶片性状之间相互组合, 共同协调, 已形成了一种适应于自身生长的生态策略。

综合以上结果, 本研究认为, 在极端干旱条件下, 中间锦鸡儿人工林随着种植年限的增加, 形成了从生物量快速生产到养分有效保存策略, 这也是其各个叶片功能性状间相互调节与权衡的结果, 以便其能够更好地适应干旱区资源、环境贫瘠的状况^[45-46]。

4 结论

(1) 随种植年限的增加, 46 a中间锦鸡儿LDMC逐渐增加, 表明其用于叶片结构建设的碳投资较高, 当极端干旱发生时, 46 a中间锦鸡儿只能通过降低叶片气孔面积, 增大气孔密度来阻止水分过度丧失, 从而度过极度干旱时期; 16 a可能是在未受干旱胁迫时优先光顾生长, 叶片干物质含量储存较少, 一旦严重干旱导致气孔关闭, 缺少足够的资源用于叶片的发育和生长; 相对而言, 25 a和34 a较好的平衡了生长和储备, 在极度干旱时仍然有较充足的物质以供叶片生长。

(2) 在极端干旱发生时, 气孔作为主要调节叶片性状的指标, 通过调节叶片气孔密度以及大小之间的关系来应对环境变化, 其中16 a和46 a的叶片受干旱胁迫最为严重, 导致其变异系数最大。

参考文献:

- [1] Pokhrel Y, Felfelani F, Satoh Y, *et al.* Global terrestrial water storage and drought severity under climate change[J]. *Nature Climate Change*, 2021, 11: 226-233.
- [2] Brooker R, Brown L K, George T S, *et al.* Active and adaptive plasticity in a changing climate[J]. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(7): 717-728.
- [3] Li W J, Liu S S, Li J H, *et al.* Plant traits response to grazing exclusion by fencing assessed via multiple classification approach: a case from a subalpine meadow[J]. *Polish Journal of Ecology*, 2019, 67(1): 33-52.
- [4] Bigot S, Buges J, Gilly L, *et al.* Pivotal roles of environmental sensing and signaling mechanisms in plant responses to climate change[J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(12): 5573-5589.
- [5] Stamp M A, Hadfield J D. The relative importance of plasticity versus genetic differentiation in explaining between population differences; a meta-analysis[J]. *Ecology Letters*, 2020, 23(10): 1432-1441.
- [6] Raul M, Rafael Z, Gloria B, *et al.* Drivers of population differentiation in phenotypic plasticity in a temperate conifer: A 27-year study[J]. *Evolutionary Applications*, 2022, 15(11): 1945-1962.
- [7] Zhang Z P, Fu X D, Sheng Q, *et al.* Effect of rainfall pattern and crack on the stability of a red bed slope: a case study in Yunnan Province[J]. *Advances in Civil Engineering*, 2021, 2021(21): 1-21.
- [8] 钟悦鸣, 王文娟, 王健铭, 等. 极端干旱区绿洲植物叶功能性状及其对土壤水盐因子的响应[J]. *北京林业大学学报*, 2019, 41(10): 20-29.
- [9] Violle C, Navas M L, Vile D, *et al.* Let the concept of trait be functional![J]. *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [10] Haifa D, Francesco D B, Maria-teresa S, *et al.* Functional trait changes, productivity shifts and vegetation stability in Mountain Grasslands during a short-term warming[J]. *Plos One*, 2015, 10(10): e0141899.
- [11] Reich P B, Cornelissen H. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto[J]. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [12] Blonder B, Violle C, Enquist B J. Assessing the causes and scales of the leaf economics spectrum using venation networks in *Populus tremuloides*[J]. *Journal of Ecology*, 2013, 101(4): 981-989.
- [13] Li S J, Su P X, Zhang H N, *et al.* Characteristics and relationships of foliar water and leaf functional traits of desert plants[J]. *Plant Physiology Journal*, 2013, 49(2): 153-160.
- [14] Oktavta D, Jin G. Variations in leaf morphological and chemical traits in response to life stages, plant functional types, and habitat types in an old-growth temperate forest[J]. *Basic and Applied Ecology*, 2020, 49: 22-33.
- [15] Jones C S, Martinez-cabrera H I, Nicotra A B, *et al.* Phylogenetic influences on leaf trait integration in *Pelargonium* (Geraniaceae): convergence, divergence, and historical adaptation to a rapidly changing climate[J]. *American Journal of Botany*, 2013, 100(7): 1306-1321.
- [16] Wang M, Wan P, Guo J, *et al.* Relationships among leaf, stem and root traits of the dominant shrubs from four vegetation zones in Shanxi Province, China[J]. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, 2017, 63(2): 25-32.
- [17] Song L L, Fan J W, Harris W, *et al.* Adaptive characteristics of grassland community structure and leaf traits along an altitudinal gradient on a subtropical mountain in Chongqing, China[J]. *Plant Ecology*, 2012, 213(1): 89-101.
- [18] Pérez-harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, *et al.* Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 2016, 64(8): 715-716.
- [19] Kramp R E, Liancourt P, Herberich M, *et al.* Functional traits and their plasticity shift from tolerant to avoidant under extreme drought[J]. *Journal of Ecology*, 2022, 110(12): e3826.
- [20] Cornelissen J, 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): 335-380.
- [21] 张立恒, 王学全, 贾志清, 等. 高寒沙地不同林龄中间锦鸡儿人工林根系分布特征[J]. *干旱区资源与环境*, 2018, 32(11): 163-168.
- [22] 宋乃平, 杨明秀, 王磊, 等. 荒漠草原区人工柠条林土壤水分周年动态变化[J]. *生态学杂志*, 2014, 33(10): 2618-2624.
- [23] Li Q, Yang D, Jia Z, *et al.* Changes in soil organic carbon and total nitrogen stocks along a chronosequence of *Caragana intermedia* plantations in alpine sandy land[J]. *Ecological Engineering*, 2019, 133: 53-59.
- [24] 刘学东, 陈林, 杨新国, 等. 中间锦鸡儿花水浸提液对三种作物种子萌发及幼苗生长的化感作用[J]. *北方园艺*, 2016(12): 65-70.
- [25] 张亚杰, 杨九艳, 耿倩倩, 等. 中间锦鸡儿叶表皮微形态的经纬格局及其影响因素[J]. *西北植物学报*, 2018, 38(10): 1858-1868.
- [26] 郑如玉, 刘坤, 杨杞, 等. 中间锦鸡儿干旱转录组SSR标记的开发及遗传多样性研究[J]. *分子植物育种*, 2017, 15(6): 2236-2243.
- [27] 李媛媛, 徐婷婷, 艾喆, 等. 锦鸡儿属植物功能性状与根际土壤细菌群落结构的关系[J]. *草业学报*, 2022, 31(7): 38-49.
- [28] 唐学娟. 晋西北风沙区人工柠条林(*Caragana korshinskii*)功能性状对生态系统功能的影响[D]. 太原: 山西师范大学, 2021.
- [29] 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.
- [30] 周欣, 左小安, 赵学勇, 等. 科尔沁沙地植物功能性状的尺度变

- 异及关联[J]. 中国沙漠, 2016, 36 (1): 20-26.
- [31] 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.
- [32] Casper B B, Forseth I N, Kempenich H, *et al.* Drought prolongs leaf life span in the herbaceous desert perennial *Cryptantha flava*[J]. *Functional Ecology*, 2001, 15(6): 740-747.
- [33] Chaves M M, Maroco J P, Pereira J S. Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant[J]. *Functional Plant Biology*, 2003, 30(3): 239-264.
- [34] Navas M L, Roumet C, Bellmann A, *et al.* Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession[J]. *Plant Biology*, 2010, 12(1): 183-196.
- [35] Torre F D, Ferreira B G, Lima J E, *et al.* Leaf morphophysiological changes induced by long-term drought in *Jatropha curcas* plants explain the resilience to extreme drought[J]. *Journal of Arid Environments*, 2021, 185(3): 104381.
- [36] 刘玉冰, 李新荣, 李蒙蒙, 等. 中国干旱半干旱区荒漠植物叶片(或同化枝)表皮微形态特征[J]. *植物生态学报*, 2016, 40 (11): 1189-1207.
- [37] Tataranni G, Santarcangelo M, Sofo A, *et al.* Correlations between morpho-anatomical changes and radial hydraulic conductivity in roots of olive trees under water deficit and rewatering[J]. *Tree Physiology*, 2015, 35(12): 1356-1365.
- [38] Drake J E, Power S A, Duursma R A, *et al.* Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis for four tree species under drought: A comparison of model formulations[J]. *Agricultural & Forest Meteorology*, 2017, 247: 454-466.
- [39] 潘莹萍, 陈亚鹏, 王怀军, 等. 胡杨(*Populus euphratica*)叶片结构与功能关系[J]. *中国沙漠*, 2018, 38 (4): 765-771.
- [40] Zhang S B, Guan Z J, Mei S, *et al.* Evolutionary association of stomatal traits with leaf vein density in *Paphiopedilum*, Orchidaceae[J]. *Plos One*, 2012, 7(6): e40080.
- [41] 薛智德, 韩蕊莲, 侯庆春, 等. 延安地区5种灌木叶旱性结构的解剖研究[J]. *西北植物学报*, 2004, 24 (7): 1200-1206.
- [42] 黄振英, 吴 鸿, 胡正海. 新疆10种沙生植物旱生结构的解剖学研究[J]. *西北植物学报*, 1995, 15 (6): 56-61.
- [43] Ivanova L A, Zolotareva N V, Ronzhina D A, *et al.* Leaf functional traits of abundant species predict productivity in three temperate herbaceous communities along an environmental gradient[J]. *Flora*, 2018, 239: 11-19.
- [44] Torngern P, Chart-Asa C, Charthorn W, *et al.* Variation of leaf-level gas exchange rates and leaf functional traits of dominant trees across three successional stages in a Southeast Asian tropical forest[J]. *Forest Ecology and Management*, 2021, 489(2): 119101.
- [45] 王 鑫, 杨 磊, 赵 倩, 等. 黄土高原典型小流域草地群落功能性状对土壤水分的响应[J]. *生态学报*, 2019, 40 (8): 2691-2697.
- [46] 魏圆慧, 王志鑫, 梁文召, 等. 胡杨枝叶功能性状对地下水位梯度的响应与适应[J]. *西北植物学报*, 2020, 40 (6): 1043-1051.

Differences in Leaf Functional Traits of *Caragana intermedia* Planted in Different Years

LI Qin^{1,2,3}, WANG Lei^{1,2,3}, ZHANG Xue^{1,2,3}, PAN Yu-ling^{1,2,3},
WANG Yue^{1,2,3}, YU Dian⁴

(1. School of Ecology and Environment, Ningxia University, Yinchuan 750021, Ningxia, China; 2. Breeding Base for State Key Laboratory of Land Degradation and Ecological Restoration in Northwestern China, Yinchuan 750021, Ningxia, China; 3. Key Laboratory for Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystems in Northwestern China of Ministry of Education, Ningxia University, Yinchuan 750021, Ningxia, China; 4. Ningxia Hahahu National Nature Reserve Administration, Yanchi 751500, Ningxia, China)

Abstract: [Objective] To compare the differences in leaf functional traits of *Caragana intermedia* plantations with different planting years for and provide a scientific basis for studying the adaptation mechanism of *C. intermedia* in response to environmental changes in the arid area. [Method] Based on the plantations with four different planting years (16, 25, 34, and 46a), we analyzed the leaf functional traits in *C. intermedia*. [Result] There were significant differences in the morphological and functional traits of leaves of *C. intermedia* planted in different years. The LDMC of *C. intermedia* with 46 years of age was significantly higher than those have ages of 16, 25, and 34 a ($P < 0.05$), and the SLA was significantly higher than that with ages of 16 and 34 a ($P < 0.05$). LL, LW, LFW, LDW, and LA all increased first and then decreased, which showed a growth trend of 25 a > 34 a > 16 a > 46 a. The coefficient of variation of leaf morphology and function traits of *C. intermedia* was 7.57%~46.98%, among which the coefficient of variation of LFW, LDW, LA and SLA of 16-year-old *C. intermedia* was the highest. Among the structural and functional traits of leaves, the VB and USA of *C. intermedia* with 46-year-old were significantly lower than those in with 34-year-old ($P < 0.05$), and there was no significant difference between 16-year-old and 25-year-old. The stomatal density of the epidermis varied greatly. UEH and LEH showed a very significant positive correlation ($P < 0.01$), and the rest of the functional traits were relatively stable. [Conclusion] Four plantations of *C. intermedia* have formed a transition from the rapid biomass production to the effective nutrient preservation strategy with the increase of age, which results in the mutual regulation and trade-off for adapting to the environmental deprivation in the arid zones.

Keywords: *Caragana intermedia*; leaf functional traits; different planting years; survival strategy

(责任编辑: 彭南轩)