

祁连山高寒草地甘肃臭草叶性状与坡向间的关系

党晶晶 赵成章* 李 钰 侯兆疆 董小刚

西北师范大学地理与环境科学学院, 甘肃省湿地资源保护与产业发展工程研究中心, 兰州 730070

摘 要 植物功能性状可反映植物对环境的适应。在祁连山高寒退化草地, 利用ArcGIS建立研究区域的数字高程模型, 提取坡向数据, 采用标准化主轴估计方法(standardized major axis estimation, SMA), 研究了不同坡向甘肃臭草(*Melica przewalskyi*)叶性状间的关系。结果表明: 1)甘肃臭草叶面积和叶体积在北坡最大, 东坡、西坡、南坡逐渐减小, 叶干质量无显著变化; 2)叶面积与叶干质量在北坡、东坡和西坡呈等速生长关系, 在南坡呈异速生长关系, 且叶干质量的增长速度大于叶面积的增长速度; 3)叶体积与叶干质量在4个坡向上呈异速生长关系, 且叶干质量的增长速度均小于叶体积的增长速度。甘肃臭草叶性状关系随坡向的变化反映了该物种在异质生境中具有较强的叶片形态可塑性, 从而有利于其适应和占据高寒退化生境。

关键词 坡向, 叶面积, 叶干质量, 叶体积, 异速增长, 甘肃臭草

引用格式: 党晶晶, 赵成章, 李钰, 侯兆疆, 董小刚 (2015). 祁连山高寒草地甘肃臭草叶性状与坡向间的关系. 植物生态学报, 39, 23–31. doi: 10.17521/cjpe.2015.0003

Relationship between leaf traits of *Melica przewalskyi* and slope aspects in alpine grassland of Qilian Mountains, China

DANG Jing-Jing, ZHAO Cheng-Zhang*, LI Yu, HOU Zhao-Jiang, and DONG Xiao-Gang

Research Center of Wetland Resources Protection and Industrial Development Engineering of Gansu Province, College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

Abstract

Aims Variations in leaf characteristics can reflect plant acclimation to environments. We aimed to examine the relationship between leaf traits of *Melica przewalskyi* and slope aspect.

Methods In alpine grassland of Qilian Mountains, Gansu Province, China, 80 plots were sampled at intervals of 20 m along eight aspects. Latitude, longitude and altitude of each plot were recorded by GPS. At each plot, 10 individuals of *M. przewalskyi* were random selected and harvested for measurements of leaf mass, leaf area, and leaf volume. A digital elevation model (DEM) was constructed to extract elevation, aspect, and slope for each plot by ArcGIS. The 80 plots were divided into groups of north, east, west and south aspect. Values for leaf traits were log-transformed. the standardized major axis (SMA) estimation method, was used to examine the covariation among leaf traits.

Important findings Leaf area and leaf volume decreased significantly as aspect turns from north to east, from east to west, and from west to south, but not so for leaf mass, suggesting that leaf thickness increased as slope aspect changes, and thus led to the smaller and thicker leaves on the south-facing slope than that on north-facing slope. A clear allometric relationship between leaf mass and leaf area was found only on the south-facing slope where increase in leaf mass was greater than that in leaf area. While on other slope aspects, an isometric relationships between them was observed. The allometric relationship between leaf mass and leaf volume was found on all four aspects, with the growing speed of leaf volume greater than that of leaf mass, and a rising SMA slope. We can conclude that variations in leaf traits of *M. przewalskyi* with slope aspect could reflect plant acclimation.

Key words aspect, leaf area, leaf mass, leaf volume, allometry, *Melica przewalskyi*

Citation: Dang JJ, Zhao CZ, Li Y, Hou ZJ, Dong XG (2015). Relationship between leaf traits of *Melica przewalskyi* and slope aspects in alpine grassland of Qilian Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 23–31. doi: 10.17521/cjpe.2015.0003

功能性状是植物形态特征, 存活、生长、适应等行为的综合表现(Reich *et al.*, 2003; Díaz *et al.*, 2004; Mooney *et al.*, 2010)。在众多植物特征中, 叶功能属性最能反映植物对环境变化的适应性(严昌荣等, 2000)。叶片作为植物体暴露在环境中的表面积/体积比最大的器官, 是光合作用、气体交换及蒸腾的最重要功能单位。为适应光、水分、营养等不同环境条件, 叶片性状变异较大, 尤其是在形态结构上的变异性和可塑性最大(贺金生等, 1994; Westoby & Wright, 2003; 施宇等, 2012)。植物在干旱条件下, 生长高度较低, 缩短了根际水分到达叶部的距离, 有利于水分的有效运输(Tyree & Ewers, 1991), 同时, 为了防止水分的过度蒸发, 植物叶面积会减小(Woodward *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2009)。随着海拔升高, 叶肉细胞增大, 细胞壁特别是表皮细胞壁增厚, 叶片厚度增加, 以及比叶面积降低(Körner, 1999; 杨冬梅等, 2012)。干热气候下, 植物叶细胞木质化程度增加(Wright *et al.*, 2005)。沙地植物的比叶面积普遍较小, 厚度较大(刘金环等, 2006)。近年来, 植物性状与环境及生态系统功能的关系已成为生态学和全球变化研究的热点(Meng *et al.*, 2009; Harrison *et al.*, 2010; 胡梦瑶等, 2012; 许月等, 2012)。

异速生长理论在植物可塑性响应、植物功能性状间生长关系中得到了越来越多的应用(Weiner, 2004; Bonser & Aarssen, 2009)。虽然叶性状间异速生长关系也有大量研究(Li *et al.*, 2008; Xiang *et al.*, 2009), 但影响叶性状异速生长关系的因子复杂多变(Niinemets *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2008), 而且这种关系在不同空间尺度或在不同功能群中均表现出强烈的差异性(刘志国等, 2008; 祝介东等, 2011; 杨冬梅等, 2012)。坡向作为重要的地形因子, 控制了太阳辐射和降水的空间再分配, 往往能营造局部小气候(Cantón *et al.*, 2004), 由坡向引起的生境条件的变化深刻地影响着植物的生长规律(李兴等, 2013; 李钰等, 2013; 侯兆疆等, 2014), 因此, 研究不同坡向上植物叶性状间的异速生长关系对揭示植物功能性状如何适应地形环境因子具有重要意义。

甘肃臭草(*Melica przewalskyi*)是禾本科臭草属多年生根茎植物, 家畜不喜食。近年来, 在祁连山北坡的中山区荒漠草原与典型草原过渡带, 甘肃臭草替代了原生地带性植被的优势种西北针茅(*Stipa*

sareptana var. *krylovii*), 形成大量面积不等、繁茂生长的单一优势种群落斑块, 表现出较高的形态可塑性和对逆境的适应能力, 其强大的入侵能力使众多学者对其资源利用策略和生长扩散过程产生了兴趣。目前, 学界围绕植物叶性状间的异速生长关系(祝介东等, 2011; 姚婧等, 2013)、斑块土壤水分空间格局与异质性的响应(史丽丽等, 2013), 以及退化草地的空间格局进行了部分研究(赵成章等, 2011; 高福元和赵成章, 2012), 但是, 生境梯度上甘肃臭草叶性状可塑性变化的报道仍显不足, 特别是不同坡向甘肃臭草叶性状间的异速生长关系的变化尚不明确。坡向变化主要是土壤水热组合状况的分配变化, 这些变化是否导致甘肃臭草叶性状发生变异? 是否会对甘肃臭草叶面积和叶干质量、叶体积和叶干质量间的异速生长关系产生影响? 研究解决这些问题将有助于了解甘肃臭草不同坡向下的生理适应特征, 检验不同坡向下甘肃臭草叶性状间的生长规律是否对不同生境产生响应, 从而揭示甘肃臭草的种群动态和生活史策略。

1 材料和方法

1.1 研究区域和样地概况

研究区位于祁连山北坡中山区的甘肃省肃南县皇城草原, 海拔2 534–2 718 m, 属于典型的大陆性气候, 同时又具有水热垂直地带性变化的山地气候特点, 年平均气温1.0–2.5 °C, 7月平均气温14 °C, 1月平均气温–12.5 °C, >0 °C积温为1 400–1 688 °C, 年降水量270–350 mm, 降水主要集中在6–8月。土壤以栗钙土和黑钙土为主, 受地势起伏的影响, 植被分布具有明显的垂直分异性, 植被以旱生多年生禾本科植物和湿中生灌木为主。天然草地主要植物有狼毒(*Stellera chamaejasme*)、西北针茅、冷蒿(*Artemisia frigida*)、甘肃臭草、扁穗冰草(*Agropyron cristatum*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)、赖草(*Leymus secalinus*)、星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)、碱韭(*Allium polyrhizum*)等。研究样地为当地村落一块有围栏的种公羊放牧草场, 每年11月至次年6月放牧, 期间羊群可以在这块草场中自由采食; 每年6月至11月为禁牧期, 因此, 供试草地各个坡向上羊群的放牧时间和强度基本一致, 能够消除放牧干扰的因素, 实验数据具有可比性, 能够反映不同坡向对植物生长的影响。各个坡向草地群落特征和优势种存

在差异, 南坡甘肃臭草为优势种, 东坡、西坡甘肃臭草和西北针茅为共同优势种, 北坡西北针茅为优势种、甘肃臭草为伴生种。

1.2 群落调查和植物取样

2013年8月在研究区选择一座相对独立的小山(101.80°–101.83° E, 37.91°–37.93° N), 山脚海拔2 530 m, 山高约200 m, 山坡包含所有标准8个坡向。在地形图上将这座小山按照坡向划分, 沿8个方向从山脚向山顶每上升20 m设置一块样地, 每个方向10块样地, 总共为80块样地, 基本涵盖了研究区的所有海拔、坡向和坡度。取样时用手持GPS记录每块样地的经纬度与海拔。取样过程如下: 第一, 进行草地群落学调查, 每块样地用1 m × 1 m的样方框, 测定草地群落所有植物的盖度、高度和地上生物量, 重复6次。第二, 进行甘肃臭草叶性状调查, 每个样地随机剪取10株甘肃臭草的地上部分, 放入自封袋带回室内, 记录每株甘肃臭草的叶片数量, 通过扫描每一个分株上的所有叶片, 用MapInfo软件进行计算得出叶面积(mm²); 采用排水法测定叶体积, 将测定完叶面积的叶片放入盛有一定体积去离子水的10 mL量筒中, 其刻度的增加为叶片排水的体积(mm³), 重复3次; 之后将叶片放在80 °C的烘箱中烘干至恒重, 用电子天平(精度为0.000 1 g)称取, 记录叶干质量(mg)。第三, 进行土壤水分采样, 每块样地选择0–30 cm土层, 所有样品剔除明显的植物根段和枯落物等杂质, 装入编号的铝盒中, 带回实验室, 在105 °C的烘箱内烘12 h, 取出称重, 计算出各样地0–30 cm土层土壤质量含水量。

1.3 空间数据采集

利用ArcGIS对研究区1:5万地形图进行数字化, 得到研究区域10 m分辨率的数字高程模型(digital elevation model, DEM)。在DEM基础上利用Spatial Analyst模块中的Surface Analysis命令提取坡向, 它表示地表面上一点的切平面的法线矢量 n 在水平面的投影 n_{xy} 与过该点的正北方向的夹角, 其中坡向组别以国际划分法确定(陈瑶等, 2006), 具体方法参见汤国安等(2010)的文献。

1.4 数据分析

将80个样地划分为北坡(315°–360°和0–45°)、东坡(45°–135°)、南坡(135°–225°)和西坡(225°–315°) 4个坡向组。将所有样方归为4个坡向组进行甘肃臭草叶性状统计分析, 以每个样地10株甘肃臭草叶性状

的平均值代表该样地甘肃臭草的叶性状值, 然后对平均值进行对数(以10为底)转换后再进行分析, 对数转换使之符合正态分布。叶片属性包括叶干质量、叶面积、叶体积和比叶面积。对叶面积与叶干质量及叶体积与叶干质量间的功能特征关系的研究, 采用 $y = bx^a$, 线性转换成 $\log(y) = \log(b) + a\log(x)$, 式中, x 和 y 表示两个特征参数, b 代表性状关系的截距, a 表示相关性的斜率, 即异速生长参数或相对生长的指数, 当 $a = 1$ 时, 表示两者是等速关系; 当 $a > 1$ 时, 表示 y 的增加程度大于 x 的增加程度; 当 $a < 1$ 时, 表示 y 的增加程度小于 x 的增加程度。数据分析主要采用标准化主轴估计(standardized major axis estimation, SMA)的方法(Warton *et al.*, 2006), 由软件(S)MATR Version 2.0 (Falster *et al.*, 2006)计算完成。每一个回归斜率的置信区间根据Pitman (1939)方法计算, 通过Warton和Weber (2002)的方法判断回归斜率的异质性(heterogeneity), 并且在斜率同质(homogeneity)时计算共同斜率, 截距和斜率的差异利用方差分析检验。不同坡向间的功能特征的平均值差异性的比较采用单因素方差分析(one-way ANOVA), 用SPSS 16.0软件(SPSS Inc., Chicago, USA)进行计算。

2 结果

2.1 不同坡向草地群落及土壤水分特征

草地群落特征在不同坡向存在差异(表1)。草地群落的盖度、高度和地上生物量存在显著差异($p < 0.05$), 草地群落的高度、盖度和地上生物量按照北坡、东坡、西坡、南坡的顺序依次递减; 群落土壤水分在南坡具有最小值, 北坡具有最大值, 东坡和西坡之间差异不显著($p > 0.05$)。

2.2 不同坡向甘肃臭草叶性状

甘肃臭草叶性状在不同坡向上的变化如表2所示。甘肃臭草叶面积及叶体积在各坡向之间存在显著性差异($p < 0.05$), 叶面积和叶体积的大小均为北坡>西坡>东坡>南坡; 甘肃臭草比叶面积的大小在北坡达到最大值, 南坡达到最小值, 东坡和西坡无显著差异; 甘肃臭草叶干质量在各个坡向之间无显著性差异($p > 0.05$)。

2.3 不同坡向甘肃臭草叶面积与叶干质量异速生长关系

在4个坡向上, 甘肃臭草叶干质量和叶面积均

表1 不同坡向草地群落特征

Table 1 Community characteristics on different slope aspects

坡向 Slope aspect	盖度 Coverage (%)	高度 Height (cm)	地上生物量 Aboveground biomass (g·m ⁻²)	土壤水分含量 Soil moisture content (%)
北坡 North slope	72.97 ± 1.43 ^a	34.50 ± 1.74 ^a	100.18 ± 2.13 ^a	12.30 ± 0.56 ^a
东坡 East slope	70.17 ± 1.26 ^b	27.80 ± 1.32 ^b	97.66 ± 2.28 ^b	8.90 ± 0.38 ^b
西坡 West slope	68.14 ± 1.18 ^c	25.80 ± 1.16 ^b	94.78 ± 1.49 ^c	8.50 ± 0.37 ^b
南坡 South slope	64.75 ± 1.16 ^d	21.80 ± 0.87 ^c	92.23 ± 1.74 ^d	6.70 ± 0.24 ^c

同列不同小写字母表示坡向间差异显著($p < 0.05$)

Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among slope aspects at $p < 0.05$.

表2 不同坡向甘肃臭草叶性状(平均值±标准误差)

Table 2 Leaf traits of *Melica przewalskyi* on different slope aspects (mean ± SE)

坡向 Slope aspects	叶面积 Leaf area (mm ²)	叶体积 Leaf volume (mm ³)	叶干质量 Leaf mass (mg)	比叶面积 Specific leaf area (mm ² ·mg ⁻¹)
北坡 North slope	107.72 ± 2.73 ^a	11.38 ± 0.23 ^a	9.07 ± 0.18 ^a	11.88 ± 0.35 ^a
东坡 East slope	97.46 ± 2.16 ^b	10.86 ± 0.20 ^b	8.98 ± 0.20 ^a	10.85 ± 0.27 ^b
西坡 West slope	92.85 ± 1.41 ^c	9.11 ± 0.18 ^c	8.72 ± 0.16 ^a	10.65 ± 0.25 ^b
南坡 South slope	85.34 ± 1.02 ^d	7.86 ± 0.15 ^d	8.45 ± 0.14 ^a	10.10 ± 0.19 ^c

同列不同小写字母表示坡向间差异显著($p < 0.05$)。

Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among aspects at $p < 0.05$.

呈显著正相关关系($p < 0.05$, 图1)。北坡、东坡和西坡间叶面积与叶干质量回归关系斜率均为1.02 (95%的置信区间 $CI = (0.91, 1.15)$, 图1), 且与1无显著差异($p > 0.05$), 表明随叶面积增大, 甘肃臭草叶干质量呈等速生长规律。另外, 由于3个坡向上甘肃臭草叶面积与叶干质量回归关系在y轴的截距也没有显著差异($p > 0.05$) (图1), 甘肃臭草在相同单位叶面积大小时, 这3个坡向上叶干质量没有显著变化。南坡的斜率为1.28 (95%的置信区间 $CI = (1.12, 1.33)$; 图1), 显著大于1 ($p < 0.01$), 叶干质量的增长速度大于叶面积的增长速度, 该坡向斜率与北、东、西3个坡向存在显著性差异($p < 0.05$), 表明该坡向若要产生与其他3个坡向相同大小的叶面积, 需要投入更多的单位叶干物质。

2.4 不同坡向甘肃臭草叶体积与叶干质量的异速生长关系

在4个坡向上, 甘肃臭草叶质量和叶体积均呈显著正相关关系($p < 0.05$, 图2)。4个坡向间斜率均存在显著差异($p < 0.05$)。北坡、东坡、西坡、南坡的斜率分别为0.59 (95%的置信区间 $CI = (0.50, 0.73)$, 图2)、0.65 (95%的置信区间 $CI = (0.57, 0.80)$, 图2)、0.75 (95%的置信区间 $CI = (0.63, 0.83)$, 图2)、0.88 (95%的置信区间 $CI = (0.75, 0.94)$, 图2)。4个坡

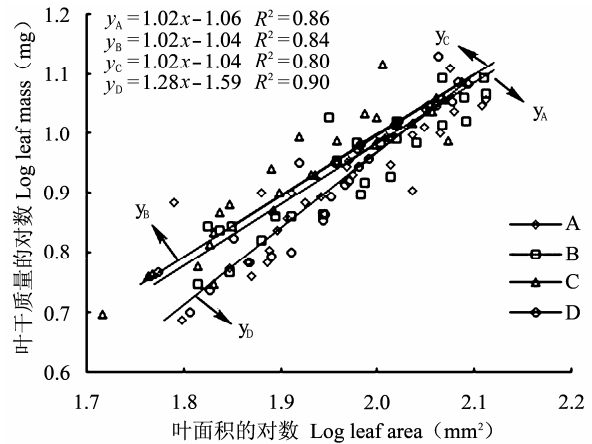


图1 不同坡向甘肃臭草叶面积与叶干质量的关系。A, 北坡; B, 东坡; C, 西坡; D, 南坡。

Fig. 1 Relationships between leaf area and leaf mass of *Melica przewalskyi* on different aspects. A, north slope; B, east slope; C, west slope; D, south slope.

向上斜率均显著小于1.0 ($p < 0.01$), 表明甘肃臭草叶干质量的增长速度小于叶体积的增长速度; 4个坡向的斜率为南坡>西坡>东坡>北坡, 表明随着坡向由北坡、东坡转为西坡、南坡, 相同叶干质量下, 叶体积的增长速度逐渐减小。综合比较各个坡向, 南坡叶干质量、叶面积、叶体积间的异速生长关系为叶体积>叶干质量>叶面积。

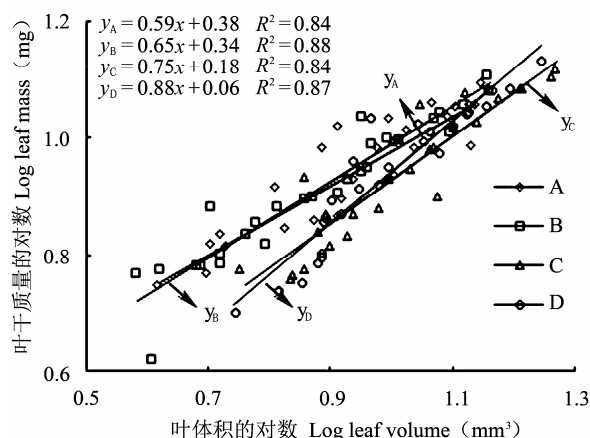


图2 不同坡向甘肃臭草叶体积与叶干质量的关系。A, 北坡; B, 东坡; C, 西坡; D, 南坡。

Fig. 2 Relationships between leaf volume and leaf mass of *Melica przewalskyi* on different aspects. A, south slope; B, west slope; C, east slope; D, north slope.

3 讨论

植物在异质生境下的性状特征和构件资源分配的变异是植物克服环境胁迫的重要途径之一。叶片作为植物的基本结构和功能单位, 是植物进行光合作用的主要器官(Charles & David, 2003), 不仅影响植物的基本行为和功能, 而且能够反映植物对不同生境的适应能力(Burns, 2004; 张林和罗天祥, 2004)。叶片性状特征与植物对资源的获得、利用及利用效率的关系最为密切, 能够反映植物适应环境变化所形成的生存对策。本研究发现, 甘肃臭草各个坡向上叶干质量的增长速度均小于叶体积的增长速度, 而仅在南坡上叶干质量的增长速度大于叶面积的增长速度, 不同坡向上由于光照以及水分资源的差异组合使甘肃臭草叶性状间表现出不同的异速生长关系, 这种关系的差异性可能正是甘肃臭草对高寒草地生境异质性的环境适应性。

3.1 不同坡向甘肃臭草叶面积与叶干质量的异速生长关系

植物为适应不同的生境而形成资源利用方面不同的生态对策, 即使它们分布在临近和相似的生活环境中, 也会存在不同的环境生理学特征(蒋高明和董鸣, 2000; Hamerlynck, 2001)。坡向间的对比显示: 北坡、东坡和西坡上甘肃臭草的叶干质量与叶面积呈等速生长, y 轴截距无显著差异(图1); 南坡上叶干质量与叶面积呈正的异速生长关系, 标准主轴斜率显著大于1, 叶干质量的增长速度大于叶面积

的增长速度, 表明相同的叶干物质投入下南坡分布的甘肃臭草发育出的叶片更小, 这与南坡生境的高光 and 低水条件有关。甘肃臭草叶干质量与叶面积间的关系具有坡向依赖的特点可能是由于植物应对不同环境的胁迫表现出构型和生物量分配策略分异。北半球中纬度地区的研究发现, 南坡的辐射总量和温度均高于北坡, 而湿度明显低于北坡(殷秀琴, 2004)。北坡光照资源最弱, 就群落环境而言, 该坡向草地群落高度和盖度最高(表1), 群落郁闭程度和拥挤程度最大; 东坡和西坡属半阴坡和半阳坡, 一方面良好的水热条件有利于细胞体积和数目增加, 可促进叶面积的扩展; 另一方面这两个坡向的甘肃臭草多呈明显的单优群落斑块状分布, 斑块内强大的根茎系统利用克隆繁殖加速水平扩张, 稳定的斑块对其他物种的生长产生影响, 形成格局控制的关系(高福元和赵成章, 2013), 这种格局下群落中邻体干扰较为强烈, 群落中水分供应充足, 生境条件以荫蔽为主。因而, 为了保证生存和发展的需求, 生长在东、西、北坡的甘肃臭草增加碳获取资源的需求显得十分迫切, 它们将生物量主要投资于叶, 以加大光捕获面积, 获得更高的光合能力, 这符合“在冷凉、湿润或者荫蔽的环境下, 大叶由于能够使光合收益最大化而占有优势”的结论(Ellsworth & Reich, 1993)。光照条件充足的南坡并不需要通过叶面积的增加而增大光合速率, 反而这个坡向上土壤水分最低, 由于干旱致使水力限制增加, 植株可能会将叶生物量投资于机械支持结构与微管结构, 而且大叶的呼吸和蒸腾成本更高, 不利于其光拦截能力和光合碳获取能力最大化(Wright *et al.*, 2002; 刘明虎等, 2013), 因此生长发育出相对较小的叶片有利于甘肃臭草种群适应相对干旱的阳坡生境, 提高其适合度, 这也是南坡甘肃臭草生长最为繁茂的原因之一。另外, 甘肃臭草叶干质量与叶面积生长关系随坡向变化的规律也可通过不同生境植物叶片采取的资源利用策略来解释。比叶面积是植物碳收获策略的关键叶性状之一, 通常具有较高比叶面积的植物种类, 其叶片的光捕获面积较高并由此形成较高的净光合速率, 而比叶面积较低的植物, 叶中很大一部分物质用于构建保卫构造或者增加叶肉细胞密度, 常形成厚度较大而面积较小的叶片(Reich *et al.*, 1992; 张林和罗天祥, 2004)。表1、表2显示, 南坡的土壤水分、比叶面积显著低于北坡、东坡和西坡, 甘

肃臭草可能在环境胁迫下加大了叶片生物量的增长速度,使得植物叶片厚度增加、叶肉细胞密度增大,这不仅有利于甘肃臭草在干旱环境中贮存水分,也适当增强了叶片对强光的防护作用。结合甘肃臭草比叶面积与群落环境的变化,可得出与相关学者相一致的结论,即“通常在冠层中最荫蔽的地方形成的叶子才具有高的比叶面积”(Ellsworth & Reich, 1993)。

3.2 不同坡向甘肃臭草叶体积与叶干质量的异速生长关系

叶体积是植物综合投资的代表,光环境控制着叶片厚度,间接影响到叶片表面积体积比、比叶重及叶片密度(Roderick *et al.*, 2000)等指标。本研究发现,祁连山北坡高寒草地中各个坡向甘肃臭草的叶干质量与叶体积呈异速生长关系,标准主轴斜率显著小于1 ($p < 0.01$)(图1),叶干质量的增长速度小于叶体积的增长速度;标准主轴斜率在北坡最小,东坡、西坡、南坡逐渐增大,表明甘肃臭草在叶干质量一定的情况下,北坡、东坡、西坡和南坡的叶体积增长速度依次逐渐减小,结合甘肃臭草比叶面积在这几个坡向上逐渐减小的结果,可以推测,这可能是由于生长在北、东、西3个坡向的甘肃臭草趋向于生长薄而大的叶片,生长在南坡的甘肃臭草则发育出相对厚而小的叶片,这主要与坡向引起环境条件的变化和异质生境中甘肃臭草适应策略的差异有关:(1)北坡、东坡和西坡由于光照受限,叶片为了更多暴露于阳光下提高水分输送效率,将投资更多的生物量用于叶表面积的建设,可能造成分配到叶肉上的资源减少,导致较小的叶厚度;而南坡光照强烈且土壤水分较少,薄的叶片更易蒸腾失水,加快叶片消耗、缩短叶片的光合碳获取时间,影响叶片寿命,因而这个坡向上甘肃臭草选择面积小而厚度大的叶片,不仅达到了小叶易进行热量和物质交换的目的(Li *et al.*, 2009),而且避免了植物组织面临水分亏缺的风险。(2)很多研究结果揭示了植物的叶厚度与比叶面积之间呈明显的负相关关系(Wilson *et al.*, 1999; Shipley & Thi-Tam, 2002; 刘金环等, 2006),对于干旱生境中的植物来说,降低比叶面积、增加厚度,不仅可以增加叶片保水性,而且可以减缓叶温升高的速率,有利于延长叶片碳积累的时间和提高植物对有限水分的利用效率(Knight & Ackerly, 2003; 李永华等, 2012)。随着坡向由阴坡转

向阳坡,甘肃臭草的比叶面积逐渐减小,可能正是因为叶片厚度与植物体细胞体积、水分储备变化密切相关,生境越干旱植物叶片越厚(Meziane & Shipley, 1999)。

4 结论

物种水平的植物功能性状关系更多地受表型可塑性和物种基因型的影响,而群落水平上的植物功能性状更多地受环境和植物相互作用的影响,叶功能性状的研究是认识植物在生长发育、繁殖和防御等功能间资源分配策略的重要途径。高寒草地坡向梯度上甘肃臭草的叶面积、叶体积、叶干质量间存在异速生长关系,生长在南坡的甘肃臭草趋向于生成小而厚的叶片以降低碳资源获取成本和提高水分利用效率,生长在北坡的甘肃臭草趋向于生长大而薄的叶片尽可能使光合利用效率最大化。不同坡向甘肃臭草主要叶片功能性状分异格局和权衡关系反映了草原植物叶形态的微生境依赖规律,体现了干旱半干旱区植物“趋利避害”的表型可塑性机制。叶片厚度与植物摄取和利用资源策略有关,是一个非常宝贵的特性,但本文只是间接地推论出叶片厚度的意义,今后还需对其进行生理和生态方面的进一步研究。

基金项目 国家林业局林业科技推广项目([2012]5号)、国家自然科学基金(91125014和40971039)和甘肃省科技支撑计划项目(1011FKCA157)。

参考文献

- Bonsler SP, Aarssen LW (2009). Interpreting reproductive allometry: Individual strategies of allocation explain size-dependent reproduction in plant populations. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 11, 31–40.
- Burns KC (2004). Patterns in specific leaf area and the structure of a temperate heath community. *Diversity and Distributions*, 10, 105–112.
- Cantón Y, Del Barrio G, Solé-Benet A, Lázaro R (2004). Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the Tabernas badlands of SE Spain. *Catena*, 55, 341–365.
- Charles AK, David DA (2003). Evolution and plasticity of photosynthetic thermal tolerance, specific leaf area and leaf size: Congeneric species from desert and coastal environments. *New Phytologist*, 160, 337–347.
- Chen Y, Xu X, Zhang DR, Wei Y (2006). Correlations between vegetation distribution and topographical factors in the

- northwest of Longmen Mountain, Sichuan Province. *Chinese Journal of Ecology*, 25, 1052–1055. (in Chinese with English abstract) [陈瑶, 胥晓, 张德然, 魏勇 (2006). 四川龙门山西北部植被分布与地形因子的相关性. 生态学杂志, 25, 1052–1055.]
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y, Band SR, Basconcelo S, Castro-Díez P, Funes G, Hamzehee B, Khoshnevi M, Pérez-Harguindeguy N, Pérez-Rontomé MC, Shirvany FA, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, de Torres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martínez M, Romo-Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak MR (2004). The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295–304.
- Ellsworth DS, Reich PB (1993). Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia*, 96, 169–178.
- Falster DS, Warton DI, Wright IJ (2006). *User's Guide to SMATR: Standardised Major Axis Tests & Routines Version 2.0*. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/>. Cited 2012-03-11.
- Gao FY, Zhao CZ (2012). In the process of grassland degradation the spatial pattern and spatial association of dominant species. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 6661–6669. (in Chinese with English abstract) [高福元, 赵成章 (2012). 甘肃臭草型退化草地优势种群空间格局及其关联性. 生态学报, 32, 6661–6669.]
- Gao FY, Zhao CZ (2013). Pattern-controlling relationships of dominant species in degraded grassland of *Melica przewalskyi*. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 271–278. (in Chinese with English abstract) [高福元, 赵成章 (2013). 甘肃臭草型退化草地优势物种格局控制关系. 生态学杂志, 32, 271–278.]
- Hamerlynck EP (2001). Chlorophyll fluorescence and photosynthetic gas exchange responses to irradiance of tree of heaven (*Ailanthus altissima*) in contrasting urban environments. *Photosynthetica*, 39, 79–86.
- Harrison SP, Prentice IC, Barboni D, Kohfeld KE, Ni J, Sutra JP (2010). Ecophysiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification. *Journal of Vegetation Science*, 21, 300–317.
- He JS, Chen WL, Wang XL (1994). Morphological and anatomical feature of *Quercus* section *suber* and its adaptation to the ecological environment. *Acta Phytoecologica Sinica*, 18, 219–227. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 陈伟烈, 王勋陵 (1994). 高山栎叶的形态结构及其与生态环境的关系. 植物生态学报, 18, 219–227.]
- Hou ZJ, Zhao CZ, Li Y, Zhang Q, Ma XL (2014). Trade-off between height and branch numbers in *Stellera chamaejasme* on slopes of different aspects in a degraded alpine grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 281–288. (in Chinese with English abstract) [侯兆疆, 赵成章, 李钰, 张茜, 马小丽 (2014). 不同坡向高寒退化草地狼毒株高和枝条数的权衡关系. 植物生态学报, 38, 281–288.]
- Hu MY, Zhang L, Luo TX, Shen W (2012). Variations in leaf functional traits of *Stipa purpurea* along a rainfall gradient in Xizang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 136–143. (in Chinese with English abstract) [胡梦瑶, 张林, 罗天祥, 沈维 (2012). 西藏紫花针茅叶功能性状沿降水梯度的变化. 植物生态学报, 36, 136–143.]
- Jiang GM, Dong M (2000). A comparative study on photosynthesis and water use efficiency between clonal and non-clonal plant species along the Northeast China Transect. *Acta Botanica Sinica*, 42, 855–863. (in Chinese with English abstract) [蒋高明, 董鸣 (2000). 沿中国东北样带(NECT)分布的若干克隆植物与非克隆植物光合速率与水分利用效率的比较. 植物学报, 42, 855–863.]
- Knight CA, Ackerly DD (2003). Evolution and Plasticity of photosynthetic thermal tolerance, specific leaf area and leaf size: Congeneric species from desert and coastal environments. *New Phytologist*, 2, 337–347.
- Körner CH (1999). *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Li GY, Yang DM, Sun SC (2008). Allometric relationships between lamina area, lamina mass and petiole mass of 93 temperate woody species vary with leaf habit, leaf form and altitude. *Functional Ecology*, 22, 557–564.
- Li T, Deng JM, Wang GX, Cheng DL, Yu ZL (2009). Isometric scaling relationship between leaf number and size within current-year shoots of woody species across contrasting habitats. *Polish Journal of Ecology*, 57, 659–667.
- Li X, Jiang J, Song CW, Chen M, Yin WJ, Zhang H (2013). Growth and adaptation of *Haloxylon ammodendron* seedlings in different habitats in Guerbantunggut Desert. *Journal of Desert Research*, 33, 101–105. (in Chinese with English abstract) [李兴, 蒋进, 宋春武, 陈明, 殷文娟, 张恒 (2013). 不同坡向梭梭幼苗的生长状况和适应特征. 中国沙漠, 33, 101–105.]
- Li Y, Zhao CZ, Dong XG, Hou ZJ, Ma XL, Zhang Q (2013). Responses of *Stellera chamaejasme* twig and leaf traits to slope aspect in alpine grassland of Northwest China. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 3145–3151. (in Chinese with English abstract) [李钰, 赵成章, 董小刚, 侯兆疆, 马小丽, 张茜 (2013). 高寒草地狼毒枝-叶性状对坡向的响应. 生态学杂志, 32, 3145–3151.]
- Li YH, Lu Q, Wu B, Zhu YJ, Liu DJ, Zhang JX, Jin ZH (2012). A review of leaf morphology plasticity linked to plant

- response and adaptation characteristics in arid ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 88–98. (in Chinese with English abstract) [李永华, 卢琦, 吴波, 朱雅娟, 刘殿君, 张金鑫, 靳占虎 (2012). 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系. *植物生态学报*, 36, 88–98.]
- Liu JH, Zeng DH, Lee DK (2006). Leaf traits and their interrelationships of main plant species in southeast Horqin sandy land. *Chinese Journal of Ecology*, 25, 921–925. (in Chinese with English abstract) [刘金环, 曾德慧, Lee DK (2006). 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系. *生态学杂志*, 25, 921–925.]
- Liu MH, Xin ZM, Xu J, Sun F, Dou LJ, Li YH (2013). Influence of leaf size of plant on leaf transpiration and temperature in arid regions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 436–442. (in Chinese with English abstract) [刘明虎, 辛智鸣, 徐军, 孙非, 窦立军, 李永华 (2013). 干旱区植物叶片大小对叶表面蒸腾及叶温的影响. *植物生态学报*, 37, 436–442.]
- Liu ZG, Cai YL, Li K (2008). Studies on the leaf size-twign size spectrum of subtropical evergreen board leaved woody species. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 363–369. (in Chinese with English abstract) [刘志国, 蔡永立, 李恺 (2008). 亚热带常绿阔叶林植物叶—小枝的异速生长. *植物生态学报*, 32, 363–369.]
- Meng TT, Ni J, Harrison SP (2009). Plant morphometric traits and climate gradients in northern China: A meta-analysis using quadrat and flora data. *Annals of Botany*, 104, 1217–1229.
- Meziane D, Shipley B (1999). Interacting components of interspecific relative growth rate: Constancy and change under differing conditions of light and nutrient supply. *Functional Ecology*, 13, 611–622.
- Mooney KA, Halitschke R, Kessler A, Agrawal AA (2010). Evolutionary trade-offs in plants mediate the strength of trophic cascades. *Science*, 327, 1642–1644.
- Niinemets Ü, Portsmouth A, Tena D, Tobias M, Matesanz S, Valladares F (2007). Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Annals of Botany*, 100, 283–303.
- Pitman EJG (1939). A note on normal correlation. *Biometrika*, 31, 9–12.
- Reich PB, Buschena C, Tjoelker MG, Wrage K, Knops J, Tilman D, Machado L (2003). Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and savanna species under contrasting N supply: A test of functional group differences. *New Phytologist*, 157, 617–631.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1992). Leaf life-span in relation to leaf plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62, 365–392.
- Roderick ML, Berry SL, Noble IR (2000). A framework for understanding the relationship between environment and vegetation based on the surface area to volume ratio of leaves. *Functional Ecology*, 14, 423–437.
- Shi LL, Zhao CZ, Fan JP, Zhang J, Zhang JX (2013). Spatial patterns of soil moisture and vegetation coverage in *Melica przewalskyi* patches in degraded alpine grassland of Qilian Mountains, Northwest China. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 285–291. (in Chinese with English abstract) [史丽丽, 赵成章, 樊洁平, 张静, 张军霞 (2013). 祁连山地甘肃臭草斑块土壤水分与植被盖度空间格局. *生态学杂志*, 32, 285–291.]
- Shi Y, Wen ZM, Gong SH, Song G, Zheng Y, Ding M (2012). Trait variations along a climatic gradient in hilly area of Loess Plateau. *Research of Soil and Water Conservation*, 19, 107–116. (in Chinese with English abstract) [施宇, 温仲明, 龚时慧, 宋光, 郑颖, 丁曼 (2012). 黄土丘陵区植物功能性状沿气候梯度的变化规律. *水土保持研究*, 19, 107–116.]
- Shipley B, Thi-Tam V (2002). Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist*, 153, 359–364.
- Tang GA, Li FY, Liu XJ (2010). *Tutorial of Digital Elevation Model*. Science Press, Beijing. 149. (in Chinese) [汤国安, 李发源, 刘学军 (2010). 数字高程模型教程. 科学出版社, 北京. 149.]
- Tyree BM, Ewers FW (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119, 345–360.
- Warton DI, Weber NC (2002). Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. *Biometrical Journal*, 44, 161–174.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81, 259–291.
- Weiner J (2004). Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 207–215.
- Westoby M, Wright IJ (2003). The leaf size-twign size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia*, 135, 621–628.
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155–162.
- Woodward FI, Lomas MR, Kelly CK (2004). Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359, 1465–1476.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, Falster DS, Groom PK, Hikosaka K, Lee W, Lusk CH, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton DI, Westoby M (2005). Modulation of leaf economic traits and trait relationships

- by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 411–421.
- Wright IJ, Westoby M, Reich PB (2002). Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, 90, 534–543.
- Xiang S, Wu N, Sun SC (2009). Within-twig biomass allocation in subtropical evergreen broad-leaved species along an altitudinal gradient: allometric scaling analysis. *Trees-Structure and Function*, 23, 637–647.
- Xu Y, Yang XD, Xie YM, Xu YL, Chang SX, Yan ER (2012). Twig size-number trade-off among woody plants in Tiantong region, Zhejiang Province of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1268–1276. (in Chinese with English abstract) [许月, 杨晓东, 谢一鸣, 徐艺露, Chang SX, 阎恩荣 (2012). 浙江天童木本植物小枝的“大小-数量”权衡. 植物生态学报, 36, 1268–1276.]
- Yan CR, Han XG, Chen LZ (2000). The relationship between the ecophysiological feature and leaf characteristics of some woody plants in Beijing mountain zone. *Acta Ecologica Sinica*, 20, 53–60. (in Chinese with English abstract) [严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝 (2000). 北京山区落叶阔叶林优势种叶片特点及其生理生态特性. 生态学报, 20, 53–60.]
- Yang DM, Zhan F, Zhang HW (2012). Trade-off between leaf size and number in current-year twigs of deciduous broad-leaved woody species at different altitudes on Qingliang Mountain, southeastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 281–291. (in Chinese with English abstract) [杨冬梅, 占峰, 张宏伟 (2012). 清凉峰不同海拔木本植物小枝内叶大小-数量权衡关系. 植物生态学报, 36, 281–291.]
- Yao J, Li Y, Wei LP, Jiang SS, Yang S, Hou JH (2013). Changes of allometric relationships among leaf traits in different ontogenetic stages of *Acer mono* from different types of forests in Donglingshan of Beijing. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 3907–3915. (in Chinese with English abstract) [姚婧, 李颖, 魏丽萍, 蒋思思, 杨松, 侯继华 (2013). 东灵山不同林型五角枫叶性状异速生长关系随发育阶段的变化. 生态学报, 33, 3907–3915.]
- Yin XQ (2004). *Biogeography*. Higher Education Press, Beijing. 26–28. (in Chinese) [殷秀琴 (2004). 生物地理学. 高等教育出版社, 北京. 26–28.]
- Zhang L, Luo TX (2004). Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 844–852. (in Chinese with English abstract) [张林, 罗天祥 (2004). 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. 植物生态学报, 28, 844–852.]
- Zhao CZ, Gao FY, Shi FX, Ren H, Sheng YP (2011). *Melica przewalskyi* population spatial pattern and response to soil moisture in degraded alpine grassland. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 6688–6695. (in Chinese with English abstract) [赵成章, 高福元, 石福习, 任珩, 盛亚萍 (2011). 高寒退化草地甘肃臭草种群分布格局及其对土壤水分的响应. 生态学报, 31, 6688–6695.]
- Zhu JD, Meng TT, Ni J, Su HX, Xie ZQ, Zhang SR, Zheng YR, Xiao CW (2011). Within-leaf allometric relationships of mature forests in different bioclimatic zones vary with plant functional types. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 687–698. (in Chinese with English abstract) [祝介东, 孟婷婷, 倪健, 苏宏新, 谢宗强, 张守仁, 郑元润, 肖春旺 (2011). 不同气候带间成熟林植物叶性状间异速生长关系随功能型的变异. 植物生态学报, 35, 687–698.]

责任编辑: 王国宏 责任编辑: 王 蕙