

DOI: 10.5846/stxb201801300253

张雪妮, 李岩, 何学敏, 杨晓东, 吕光辉. 荒漠植物功能性状及其多样性对土壤水盐变化的响应. 生态学报, 2019, 39(5): - .  
Zhang X N, Li Y, He X M, Yang X D, Lü G H. Responses of plant functional trait and diversity to soil water and salinity changes in desert ecosystem. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(5): - .

## 荒漠植物功能性状及其多样性对土壤水盐变化的响应

张雪妮<sup>1,2</sup>, 李岩<sup>1,2</sup>, 何学敏<sup>1,2</sup>, 杨晓东<sup>1,3</sup>, 吕光辉<sup>1,2,\*</sup>

1 绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046

2 新疆大学干旱生态环境研究所, 乌鲁木齐 830046

3 新疆大学资源与环境科学学院, 乌鲁木齐 830046

**摘要:** 植物功能性状及其多样性对环境变化的响应研究有助于揭示极端环境下植物适应策略和群落构建机制。通过实地调查和实验分析, 研究艾比湖荒漠植物形态、生理和化学等 8 个功能性状的特征, 并从多维性状和一维性状角度揭示功能多样性对土壤水分和盐分变化的响应规律。结果表明: 高水盐环境下(SW1), (1) 群落加权株高、叶绿素含量(SPAD)及叶片碳(C)和钙(Ca)含量显著高于低水盐环境, 叶片氮(N)、磷(P)、硫(S)含量在不同水盐环境间无显著差异。(2) SW1 环境下, 沿乔木-小乔木-灌木-草本层次, 上层生活型植物性状值普遍高于下层植物, 其中灌木叶片仅 N、钾(K)含量显著高于草本; 沿该生活型层次植物性状呈趋同变化。(3) 低水盐环境下(SW2), 乔木叶片性状差异特征与 SW1 相似; 小乔木叶片 C、N 含量分别显著高于和低于灌木及草本; 相比于草本, 灌木 SPAD、S 含量显著高, K 含量显著低, 株高、C、N、P 含量差异不显著; SW2 环境下各生活型植物性状呈趋同变化。(4) SW1 环境下多维功能丰富度、功能离散度显著高于 SW2 环境, 但均匀度无显著差异。(5) 一维功能均匀度在不同水盐环境间均无显著差异, 但化学性状的均匀度总体高于植物株高; 高水盐环境下叶片 N、S 和 Ca 的功能分异指数显著高于低水盐环境。研究为掌握胁迫环境下的植物适应策略和荒漠植被恢复提供参考。

**关键词:** 化学性状; 功能多样性; 土壤水盐; 荒漠植物; 艾比湖

## Responses of plant functional trait and diversity to soil water and salinity changes in desert ecosystem

ZHANG Xueni<sup>1,2</sup>, LI Yan<sup>1,2</sup>, HE Xuemin<sup>1,2</sup>, YANG Xiaodong<sup>2,3</sup>, LV Guanghui<sup>1,2,\*</sup>

1 Key Laboratory of Oasis Ecology, Education Ministry, Urumqi 830046, China

2 Institute of Arid Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

3 College of Resources and Environment Science, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

**Abstract:** Exploring the response of plant functional trait to environmental variations is essential to elucidate the adaptation mechanism and community assembly of desert plants under extreme environmental conditions, and more importantly to formulate strategies to protect and restore desert ecosystem. However, previous studies are mostly large scale, and only a few studies have focused on the effects of soil water and salinity on desert plant functional trait and diversity at fine scale. It is known that, even at fine scales, environmental variables (e.g., soil variables) can actually be heterogeneous and affect plant. Therefore, in the present study, we aimed to analyze (1) how morphological, physiological, and chemical functional traits of desert plant, and functional richness, evenness, and dispersion indexes respond to varied soil water and salinity and (2) what community assembly process did functional diversity revealed in different soil water and salinity environment? Three transects were set at 5-km intervals perpendicular to the northern bank of the Aqikesu River in the Ebinur Lake

**基金项目:** 新疆维吾尔自治区高校科研计划青年教师科研启动基金(XJEDU2016S026); 国家自然科学基金项目(31700354, 31560131)

**收稿日期:** 2018-01-30; **网络出版日期:** 2018-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ler@xju.edu.cn

Wetland Nature Reserve (ELWNR). At each transect, the soil gradually changed from saline to sandy soil with the increase in distance from the river. Ten to twelve plots ( $10 \times 10 \text{ m}^2$ ) were set at an interval of 500 m in each transect. A total of 32 plots were set across the three transects. The geographic data (longitude, latitude, and altitude), number of species, plant abundance (number of individuals of each species), and height of each individual sampled in each plot were recorded. The chlorophyll content (SPAD) was measured by SPAD502, and soil volumetric water content (SVWC) at a depth of 12 cm was measured by time domain reflectometry before sampling. The leaf and soil samples were then collected for further investigation. Based on the investigation and analysis, responses of one morphological (height), one physiological (SPAD) and six chemical functional traits (leaf carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P), sulfur (S), potassium (K), and calcium (Ca) content), and response of multidimensional and single dimensional functional diversities to soil water and salinity were explored. The results showed the following. (1) The community weighted mean height, SPAD, and leaf C and Ca content in high soil water and salinity sites (SW1) were significantly higher than those in low soil water and salinity sites (SW2). The leaf N, P, and S content had no significant differences across the two sites. (2) In SW1 sites, the plant functional trait differences generally decreased along the tree-small tree-shrub-herb life form level, with only leaf N and K content exhibiting significant difference between shrub and herb. Furthermore, plant functional trait showed convergence along the life form level. (3) In SW2 sites, functional trait differences in trees were similar to those in the SW1; the leaf C and N content were significantly higher than those in shrubs and herbs. Furthermore, the SPAD and leaf S content of shrubs were significantly higher than those in herbs, whilst, the leaf K content of shrubs was lower than that in herbs. The height, and leaf C, N, and P content exhibited no significant differences between shrubs and herbs. The plant functional traits among life forms in SW2 site presented a trend of convergence. (4) The multidimensional functional richness (FAD2) and functional divergence (Rao) in SW1 sites were higher than those in SW2 sites, whilst, the functional evenness showed no difference. (5) All single dimensional functional evenness showed no difference between high and low soil water content and salinity; however, functional evenness of chemical trait was generally higher than that of plant height. Furthermore, functional logarithmic variance (FDvar) of leaf N, S, and Ca in SW1 was significantly higher than that of SW2. The study provides references to understand the adaption mechanism of plants subjected to extreme environments and to recover desert plants.

**Key Words:** chemical trait; functional diversity; soil water and salinity; desert plant; the Ebinur Lake

植物与环境间关系一直是生态学研究中的热点问题之一<sup>[1]</sup>。植物功能性状 (Functional trait) 及其多样性 (Functional diversity) 不仅能够客观表达植物自身生理过程及对外部环境的适应策略差异, 而且将植物群落结构与环境、生态系统过程等联系起来<sup>[2-3]</sup>; 更重要的是, 通过测定和理解植物性状多样性, 能够制定更好的生态系统保护和恢复策略<sup>[4]</sup>。因此, 从植物功能性状角度开展研究兼具理论和现实价值。

植物功能性状差异, 如营养利用和储存策略的不同, 能够影响其对环境的耐受度和对生境的需求, 进而可决定物种在何处生存以及与其他物种产生何种关系, 甚至决定物种对生态系统功能的贡献<sup>[4]</sup>。因此, 国内外学者围绕功能性状开展了广泛研究。例如, 延河流域植被群落构建中环境对功能性状的筛选效应<sup>[1]</sup>, 功能性状对城市化的响应<sup>[5]</sup>, 海拔梯度上性状-环境关系的预测<sup>[6]</sup>, 热带雨林中性状差异对群落动态的影响等<sup>[7]</sup>。然而总体来看, 植物功能性状研究主要关注大尺度问题, 对局地尺度下植物功能性状的环境响应规律了解较匮乏, 并且所考虑的环境因素中极少见对自然生境中土壤水分和盐分变化情形下植物性状的响应研究。研究局地尺度下物种及群落水平功能性状特征及其对环境变化的响应, 有助于了解不同环境条件下物种的适应及群落的构建机制<sup>[1]</sup>。功能多样性结合了物种功能性状和多度信息, 能够更准确的体现群落间差异, 揭示群落对胁迫环境或干扰的响应以及物种共存机制等, 因此在国内外生态学研究中被广泛采用<sup>[4, 8-10]</sup>。然而, 功能多样性的不同组分, 如功能丰富度、功能均匀度和功能离散度等是否随着环境改变而独立变化目前仍未达成共

识。因此,不同植被类型功能多样性对环境的响应研究仍然值得进一步探索<sup>[8]</sup>。

荒漠植物的生境多呈干旱、盐渍化及营养匮乏的特征,土壤水分和盐分是影响荒漠植物定居、生长繁殖等策略的关键环境因素<sup>[11]</sup>。艾比湖湿地国家级自然保护区是新疆准噶尔盆地西南缘的最低洼地和水盐汇集中心,孕育着典型的干旱区荒漠植物。由于强蒸发及土壤盐分随水分向上运移的作用,保护区土壤盐分随剖面深度增加而降低,如表层土壤(0—10 cm)的平均电导率(5.41 mS/cm)约是 50—120 cm 土壤(2.05 mS/cm)的 2.6 倍<sup>[12]</sup>,因此利用表层土壤电导率能够间接反映该区域深层土壤的盐分状况。那么随着该区域土壤水盐条件的变化,荒漠植物的化学性状、形态性状和生理性状如何响应? 功能多样性的不同测度如何响应土壤水盐变化,指示了何种群落构建过程? 这些问题的解答对于掌握荒漠植物功能性状在变化环境下的适应规律,探索荒漠植物群落物种共存机制等具有理论参考价值。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

艾比湖湿地国家级自然保护区(44°30' N—45°09' N, 82°36' E—83°50' E)位于准噶尔盆地西南缘最低洼地和水盐汇集中心,隶属于新疆精河县西北。本区少雨多风,气候干燥,降水量年内分配不均,多年平均降水量为 105.17 mm,年均蒸发量为 1315 mm,年均气温 5℃。艾比湖特殊的湿地生态环境孕育着独特的生物资源多样性,主要植物种有近河岸的乔木胡杨(*Populus euphratica* Oliv.),小乔木怪柳(*Tamarix ramosissima* Ldb.)与梭梭(*Haloxylon ammodendron* (C.A.Mey.) Bunge),灌木植物盐豆木(*Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss.)和草本植物芦苇(*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.)等;平原低地的灌木植物黑果枸杞(*Lycium ruthenicum* Murr.),草本植物甘草(*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.)与小獐毛(*Aeluropus pungens* (M.Bieb.) C.Koch.);远离河岸的沙地还分布有灌木植物艾比湖沙拐枣(*Calligonum ebinuricum* Ivanova)、草本植物沙蓬(*Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq.)、刺沙蓬(*Salsola ruthenica* Iljin.)、对节刺(*Horaninowia ulicina* Fisch. et Mey.)等。阿其克苏河位于保护区内湖区东侧,是艾比湖的水源之一,离河不同距离处土壤水分和盐分呈现一定差异,同时植物的分布也随着离河距离而变化<sup>[13]</sup>。近年来,由于人类活动和气候变化的影响,阿其克苏河几近干涸,河岸植被面临退化威胁。

### 1.2 调查与实验分析

在艾比湖保护区阿其克苏河北侧,设置三条垂直河道、间距约 5 km 的样带,按距河由近至远方向(土壤水盐含量逐渐降低)在样带上每隔 500 m,设置 1 个 10 m×10 m 的样方,共调查 32 个样方。调查过程中记录样方位置,记录物种数与个体数,利用叶绿素仪(SPAD 502)测定叶绿素含量,采集植物叶片样品,带回室内后烘干并粉碎,用于测定叶片 C, N, P, S, K, Ca 的质量比含量,其中叶片 C 含量用重铬酸钾-硫酸氧化法测定,叶片 N 含量用凯氏定氮法测定(H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-混合加速剂消煮),叶片经硝酸-高氯酸消煮后,分别用钼锑抗比色法与 BaSO<sub>4</sub>比浊法测定叶片 P 与 S 含量,用原子吸收光谱法测定叶片 K 和 Ca 含量,具体实验方法参考文献<sup>[14-15]</sup>。调查后在样方内采用 5 点混合法取裸地 0—15 cm 的土壤,利用 TDR (Spectrum Technologies Inc., Plainfield, IL)在取土点附近测定土壤容积含水量。土样采集后置入自封袋,后带回实验室自然风干后用于实验分析。土壤 pH 值用酸度计法( PHS-3C, 上海仪电科学仪器股份有限公司, 上海, 中国)测定,电导率用电导率仪(DDS-307, 上海仪电科学仪器股份有限公司, 上海, 中国)测定,土水比均为 1:5,具体测定方法参考文献<sup>[16]</sup>。基于上述样方的土壤水盐数据,利用聚类分析(类平均法)将 32 个样方划分为高水盐( $n=13$ )和低水盐环境( $n=19$ )两组,其中高水盐环境下剔除 1 个数据不完整的样方(即  $n=12$ ),各组土壤水盐环境及用于分析的物种数如表 1 所示(小乔木物种合并计入乔木物种数),不同土壤水盐环境间差异极显著( $P<0.01$ )。

### 1.3 数据分析

功能性状及功能多样性的差异性检验用 SAS 8.0 的 GLM 过程分析,对于不满足方差分析前提的指标采用非参数方法进行检验,多重比较采用 Duncan 方法。群落加权性状以及功能多样性指数,包括功能丰富度指

数 FRic, FAD2, 功能均匀度指数 FRO (0—1, 表示不均匀至完全均匀) 和 FEve (同 FRO), 以及功能离散度指数 FDvar (0—1, 表示聚集到完全离散), FDiv (0—1, 表示不分散至完全分散) 和 Rao 指数, 均利用 FDiversity 计算, 所有功能多样性指数是基于标准化后的数据计算完成。群落加权性状及各多样性指数计算公式如下:

$$CWM = \sum_{i=1}^S P_i \times t_i \quad (1)$$

式中, CWM (Community weighted mean trait) 为群落加权性状值(一维)<sup>[17]</sup>,  $P_i$  为物种  $i$  的相对多度,  $t_i$  为物种  $i$  的性状值,  $S$  为样方中的物种个数。

表 1 不同水盐环境下样地植物组成和土壤属性特征

Table 1 Plant composition and soil properties in different soil water and salinity environment

土壤水盐环境(样地数) Soil water and salinity environment (Number of plots)	容积含水量 SVWC/%	电导率 EC/ (dS/m)	pH	物种数(乔木, 灌木, 草本) Number of species (Tree, shrub, herb)
SW1 ( $n=12$ )	16.50±2.89a	12.20±4.93a	8.63±0.38a	16 (3, 9, 4)
SW2 ( $n=19$ )	2.63±2.32b	1.91±1.25b	8.04±0.36b	17 (3, 8, 6)

数据为不同水盐环境下各样方数据的平均值±标准差, 同一指标数据的不同字母表示不同水盐环境间差异极显著, 显著性水平  $P < 0.01$ . SVWC: soil volume water content; EC: Electrical conductivity; SW1: high soil salinity and water content sites; SW2: low soil salinity and water content sites

FRic (Functional richness) 功能丰富度指数, 计算各物种多维性状空间构成的最小凸多边形的体积<sup>[8]</sup>。

$$FAD2 = \frac{\sum_{i=1}^S \sum_{j>1}^S \sqrt{\sum_{t=1}^T (X_{ij} - X_{ii})^2}}{S(S-1)/2} \quad (2)$$

式中, FAD2 (functional attribute diversity) 指功能属性的多样性(多维)<sup>[18]</sup>,  $S$  表示样方中的物种数,  $T$  是性状数,  $X_{ij}$  和  $X_{ii}$  分别指物种  $i$  和  $j$  的第  $t$  个性状。

$$Q = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j>1}^S d_{ij} P_i P_j \quad (3)$$

$$d_{ij} = \sum_{t=1}^T (X_{ij} - X_{ii})^2 \quad (4)$$

式中,  $Q$  是 Rao 值(多维)<sup>[19]</sup>,  $d_{ij}$  是物种  $i$  和  $j$  功能特征间的距离,  $P_i$  和  $P_j$  分别为物种  $i$  和  $j$  在样方中的相对多度,  $S$  为样方中的物种个数;  $T, X_{ij}, X_{ii}, t$  含义同上。

$$FEve = \frac{\sum_{i=1}^S \min(PEWl, \frac{1}{S-1}) - \frac{1}{S-1}}{1 - 1/(S-1)} \quad (5)$$

$$PEWl = \frac{EWl}{\sum_{i=1}^{S-1} EWl}, \quad EWl = \frac{\text{dist}(i, j)}{P_i + P_j} \quad (6)$$

式中, FEve (Functional evenness) 是功能均匀度(多维)<sup>[8]</sup>, PEW 表示偏加权均匀度, EW 表示加权均匀度,  $S$  为物种数,  $l$  是最小生成树中的一枝,  $\text{dist}(i, j)$  表示物种  $i$  和  $j$  间的欧式距离,  $P_i$  和  $P_j$  分别表示物种  $i$  和  $j$  的相对多度。

$$FDiv = \frac{\delta d + \overline{dG}}{\delta |d| + \overline{dG}} \quad (7)$$

$$\delta d = \sum_{i=1}^S P_i \times (dG_i - \overline{dG}) \quad (8)$$

FDiv (Functional divergence) 指功能离散度(多维)<sup>[20]</sup>,  $dG_i$  是欧氏距离, 根据凸多边形方法, 即计算各物种性状距离该凸多边形重心点的距离差之平方和开方获得,  $\frac{1}{\overline{dG}}$  是各物种性状欧式距离的均值,  $\delta |d|$  是对  $\delta d$

计算时取距离差绝对值所得,  $P_i$  为物种  $i$  的相对多度。

$$FRO = \sum_{i=1}^S \min(PEW_{i,i+1}, \frac{1}{S-1}) \quad (9),$$

$$PEW_{i,i+1} = \frac{EW_{i,i+1}}{\sum_{i=1}^S EW_{i,i+1}} \quad (10)$$

$$EW_{i,i+1} = \frac{|t_{i+1} - t_i|}{(A_{i+1} + A_i)} \quad (11)$$

式(9)—(11)中, FRO (Functional regularity index) 指功能均匀度指数(一维)<sup>[21]</sup>,  $S$  是物种数,  $PEW_{i,i+1}$  是物种  $i$  和  $i+1$  间性状权重差异的百分比; 式(11)中  $t_i$  和  $A_i$  分别是物种  $i$  的性状值和相对多度, 其中物种顺序按  $t_i$  值升序排列。

$$FDvar = \frac{2}{\pi} \arctan(5 \sum_{i=1}^S P_i (\ln t_i \pm \overline{\ln t})^2) \quad (12)$$

$$\overline{\ln t} = \sum_{i=1}^S P_i \times \ln t_i \quad (13)$$

式中, FDvar (Functional logarithmic variance) 为功能对数方差(一维)<sup>[22]</sup>,  $P_i$  为物种  $i$  在样方中的相对多度,  $t_i$  为物种  $i$  的性状值,  $S$  为物种数。

## 2 结果与分析

### 2.1 植物功能性状沿不同土壤水盐环境的差异

#### 2.1.1 植物群落加权性状的水盐环境间差异

不同水盐环境下, 各性状的群落加权值(CWM)差异特征不同。高水盐环境下的植物株高、叶绿素含量、叶片 C 含量和 Ca 含量均显著高于低水盐环境, 而叶片 K 含量在低水盐环境下显著高于高水盐环境 ( $P < 0.01$ ); 叶片 N、P 和 S 含量在不同水盐环境间无显著差异 ( $P > 0.05$ ) (图 1)。

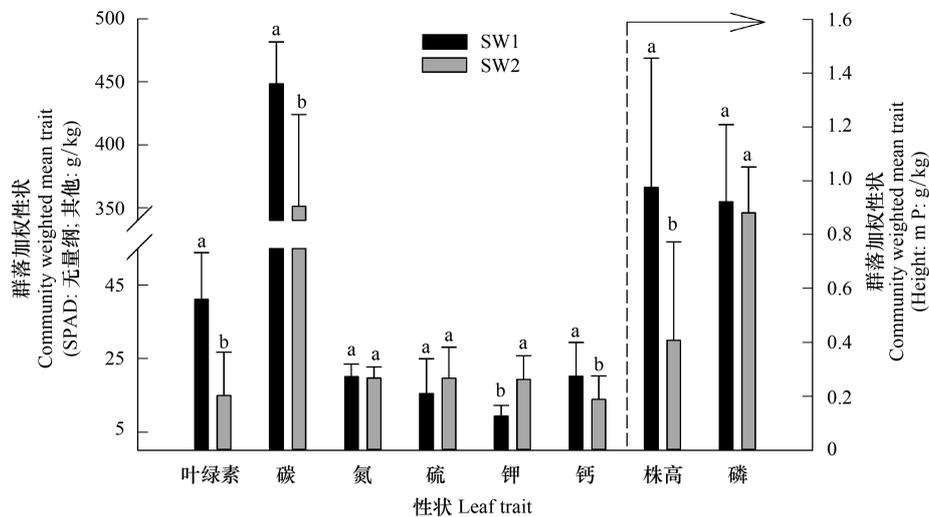


图 1 不同水盐环境下的植物群落加权性状

Fig.1 Plant community weighted mean trait in different soil water and salinity environment

不同小写字母表示该指标在高低水盐环境间差异显著 ( $P < 0.05$ ); SW1: 高土壤水盐样地, High soil salinity and water content sites; SW2: 低土壤水盐样地, Low soil salinity and water content sites

### 2.1.2 水盐与生活型交互影响下的荒漠植物功能性状特征

SW1 环境下,不同生活型植物间的功能性状呈不同程度的显著差异。其中,乔木植物除叶片 N、S 含量低于灌木(或)草本外,其他性状均显著高于灌木和草本植物;与灌木和草本植物相比,小乔木植物的叶绿素、S 含量显著低,株高、叶片 N、K 含量显著高,而叶片 C、P、Ca 含量无显著差异;灌木植物的叶片 N、K 含量显著高于草本,其他性状与草本无显著差异(表 2)。

SW2 环境下,乔木植物株高、叶绿素含量、C、P、K、Ca 含量显著高于灌木和(或)草本植物,S 显著低于灌木,叶片 N 与灌木无差异;小乔木植物的株高、C、K 含量显著高于灌木和(或)草本,叶绿素、N、S 含量显著低于灌木,而 P、Ca 含量与灌木和草本无显著差异;灌木植物的株高、叶片 C、N、P 含量与草本无显著差异,叶绿素、S 显著高于草本植物,而 K 含量低于草本植物。总体来看,低水盐环境下不同生活型植物性状呈趋同变化(表 2)。

## 2.2 植物功能多样性沿不同土壤水盐环境的变化

### 2.2.1 多维性状功能多样性的水盐响应

SW1 环境下植物功能性状的丰富度 FAD2 显著高于低水盐环境( $P < 0.01$ ),FRic 虽未达到显著( $P = 0.0871$ ),但仍高于 SW2 环境;植物性状的功能均匀度在不同水盐环境间无显著差异( $P = 0.5530$ );SW1 环境下植物功能性状的离散度 Rao 指数显著高于低水盐环境( $P < 0.01$ ),但 FDiv 指数在水盐环境间无显著差异(图 2)。

### 2.2.2 一维性状的功能多样性水盐响应

各植物性状的功能均匀度(FRO)在不同水盐环境间均无显著差异( $P > 0.05$ )。总体来看,SW1 环境下植物的化学性状均匀度均低于 SW2 环境;SW1 环境下植物株高略低于 SW2 环境,但 SPAD 高于 SW2 环境(图 3)。

高水盐环境下,植物叶片 N、S 和 Ca 的功能离散度(FDvar)显著高于低水盐环境( $P < 0.05$ ),叶片 P 的 FDvar 指数近乎显著地高于低水盐环境( $P = 0.0552$ );植物株高、SPAD 和 K 含量的功能离散度均高于低水盐环境,但未达到显著性水平( $P > 0.05$ )(图 4)。

## 3 讨论

### 3.1 荒漠植物功能性状对土壤水分、盐分变化的响应规律

土壤水盐变化对艾比湖荒漠植物群落水平的功能性状有不同程度的影响。株高是植物最直观的表型特征之一,有研究认为表型在响应小空间尺度上的非气候因素(如土壤属性)变化更加明显<sup>[23]</sup>,本研究中艾比湖植物株高随着土壤水盐减少而降低与该观点一致。然而,艾比湖荒漠植物叶绿素含量随着土壤水盐减少而降低,这与单纯高盐环境下叶绿素降低的有关结论略有差异<sup>[24]</sup>。这可能与荒漠植物对盐渍生境的特殊适应有关,另一方面,叶绿素在盐分下降的生境下仍降低也间接反映了荒漠植物对水分降低(旱胁迫加剧)的响应更为敏感。

群落水平叶片 C 含量随着土壤水盐降低而显著下降。荒漠植物光合作用在干旱胁迫加剧的环境下受阻<sup>[25-26]</sup>,这可能是导致群落整体的碳水化合物合成减少的重要原因。另外,乔木植物叶片 C 含量通常高于草

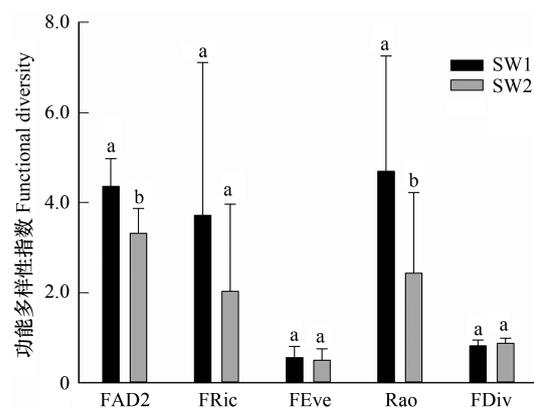


图 2 多维性状功能多样性指数的水盐环境差异

Fig.2 Difference of multidimensional functional diversity indexes in different soil water and salinity environment

不同小写字母表示该指标在高低水盐环境间差异显著( $P < 0.01$ ); FAD2:功能属性丰富度, Functional attribute diversity; FRic:功能丰富度, Functional richness; FEve:功能均匀度, Functional evenness; Rao: Rao 二次熵指数, Quadratic entropy; FDiv:功能离散度, Functional divergence

表 2 不同水盐环境下各生活型植物的功能性状差异

土壤水盐环境 Soil water and salinity environment		Table 2 Functional trait differences of each life form plant in different soil water and salinity environment							
生活型 Life form	个体数 Number of individual	株高 Plant height/m	叶绿素 SPAD	氮 N /(g/kg)	碳 C /(g/kg)	磷 P /(g/kg)	硫 S /(g/kg)	钾 K /(g/kg)	钙 Ca /(g/kg)
乔木	12	4.97(3.56) a	47.30(5.51) a	16.58(1.76) b	563.59(68.25) a	1.41(0.97) a	8.56(5.33) b	16.95(4.54) a	23.42(7.51) a
小乔木	9	2.07(1.04) b	7.69(5.05) c	25.19(7.22) a	367.97(57.83) b	0.91(0.35) b	10.57(11.41) b	17.53(6.70) a	11.31(3.02) b
灌木	30	0.56(0.28) c	32.49(24.10) b	24.59(6.75) a	422.94(88.47) b	1.02(0.49) ab	21.04(10.82) a	11.20(4.51) b	17.50(11.29) ab
草本	12	0.58(0.21) c	43.17(9.40) ab	17.93(5.70) b	429.76(89.70) b	0.77(0.13) b	20.03(18.19) a	6.96(4.74) c	17.99(11.96) ab
检验参数		$F=23.88$ $P<0.0001$	$F=10.1$ $P<0.0001$	$F=7.78$ $P=0.0002$	$F=11.96$ $P<0.0001$	$F=2.84$ $P=0.0453$	$F=4.28$ $P=0.0084$	$F=12.22$ $P<0.0001$	$F=2.51$ $P=0.0675$
乔木	10	3.14(2.30) a	40.79(5.61) a	18.21(6.04) ab	531.67(53.42) a	1.02(0.35) a	12.93(10.26) b	17.97(3.63) a	19.05(5.28) a
小乔木	16	1.60(0.62) b	4.45(2.73) c	16.90(2.48) b	458.85(91.49) b	0.80(0.18) b	8.57(8.07) b	18.55(5.88) a	16.76(6.71) ab
灌木	36	0.38(0.21) c	24.71(23.84) b	20.27(4.17) a	389.86(99.42) c	0.84(0.22) ab	22.81(13.30) a	12.00(6.23) b	13.21(8.13) b
草本	25	0.26(0.26) c	10.16(8.43) c	20.07(5.26) ab	390.22(92.52) c	0.93(0.33) ab	12.00(8.36) b	21.80(7.71) a	14.62(5.70) ab
检验参数		$F=38.21$ $P<0.0001$	$F=14.16$ $P<0.0001$	$F=2.49$ $P=0.0660$	$F=8.02$ $P<0.0001$	$F=1.83$ $P=0.1487$	$F=8.62$ $P<0.0001$	$F=12.28$ $P<0.0001$	$F=2.29$ $P=0.0842$

表中数据为算数平均值, 括号内为标准差, 同一水盐环境下, 同列中不同小写字母表示有显著或极显著差异, 相同字母表示无显著差异

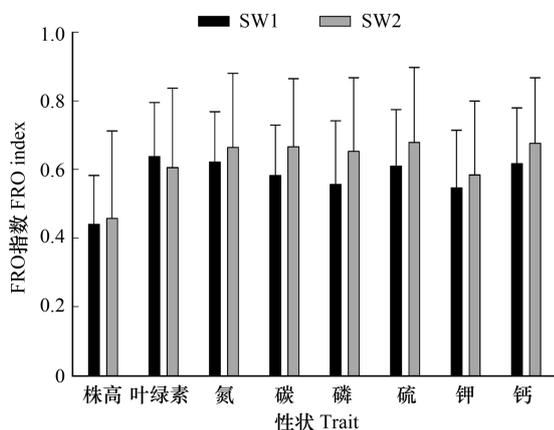


图3 不同水盐环境下各植物性状的 FRO 指数

Fig.3 FRO index of each plant functional trait in different soil water and salinity environment

FRO: Functional regularity index, 功能均匀度指数

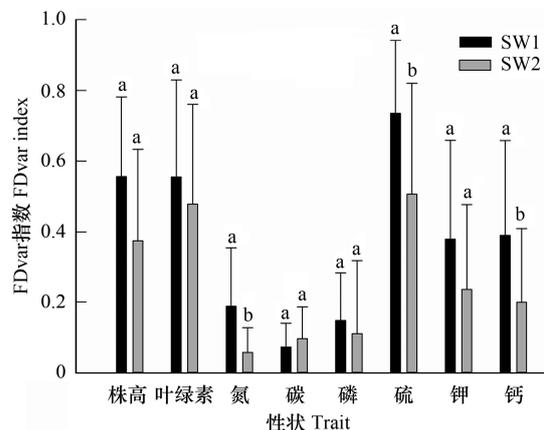


图4 各植物性状 FDvar 指数在不同水盐环境间的差异

Fig.4 FDvar index of each plant functional trait in different soil water and salinity environment

不同小写字母表示该指标在高低水盐环境间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

FDvar: Functional logarithmic variance, 功能对数方差

本<sup>[27-28]</sup>。本研究中,两种水盐环境下乔木比例未变,但低水盐环境下草本比例增加 (SW1: 25.0%, SW2: 35.3%),降低了该环境下群落水平植物 C 含量,说明群落组成变化也是造成群落 C 含量显著下降的重要原因。叶片 N、P 和 S 含量随着土壤水盐的变化呈相对稳定的状态。Elser 等人从生态化学计量的角度认为,植物的 N、P 含量存在一定的内稳性,即不完全依赖环境,而是在一定范围内变化<sup>[29]</sup>。艾比湖荒漠植物叶片 N、P、S 的相对稳定状态可能是植物生态化学计量内稳性的体现。另外,干旱荒漠区是 N、P 营养极度匮乏的区域,植物 N、P 营养的相对稳定也可能与其 N、P 含量仅是足以维持植物生存的最低量有关,这可能是荒漠植物应对贫瘠环境的一种生存策略。

钙在提高植物耐盐性和抗旱性等方面具有重要作用<sup>[30]</sup>,然而植物叶片 Ca 含量的变化主要与土壤条件有关<sup>[31-32]</sup>,研究区低水盐区域  $\text{CaCO}_3$  含量为 41.8 g/kg,而高水盐区域  $\text{CaCO}_3$  含量达到 57.2 g/kg<sup>[12]</sup>,这可能导致高水盐环境下植物 Ca 含量较高。叶片 K 含量随着土壤水盐降低而增加,这与 Ghoulam 等通过控制实验得出的结论相近,其研究发现高浓度 NaCl (200 mM) 处理后,甜菜叶片  $\text{K}^+$  浓度降低<sup>[33]</sup>,间接反映了植物叶片  $\text{K}^+$  浓度在低盐分浓度下可能升高。此外,由于植物对钠钾吸收存在权衡,生长于沙质土壤中的植物可能因钠吸收的不足而导致钾吸收量增加<sup>[11]</sup>,研究区低水盐环境土壤的含沙量较高 (89%)<sup>[34]</sup>,也可能导致该环境植物叶片钾含量较高。

不同生态系统的各生活型间植物叶片性状差异已见于报道,但对于干旱区荒漠生态系统的了解还较少<sup>[34]</sup>。艾比湖荒漠植物性状差异总体呈乔木、小乔木、灌木、草本依次降低的趋势,随着土壤水盐降低,植物性状有共同的倾向,这可能与各生活型植物的遗传属性直接相关,但土壤水盐变化和群落组成改变对这一趋势的分别贡献尚待进一步研究。

### 3.2 荒漠植物功能多样性的水盐响应规律及其对群落构建的指示

功能多样性指标包含功能丰富度、均匀度和离散度三类指数,这些指数可表现功能多样性不同方面的特征<sup>[20,36]</sup>。另外,由于各性状代表不同的生态位轴,利用多维性状计算功能多样性可能掩盖某些群落构建规律<sup>[37-38]</sup>。因此,从多维和一维角度共同分析功能多样性各个测度的特征,有助于更加充分地揭示荒漠植物功能多样性对土壤水盐环境的响应规律。

功能丰富度反映群落中物种对生态位空间的占有,低丰富度表示特定环境条件下的生态位空间未被充分利用,降低了群落生产力<sup>[36]</sup>。荒漠植物功能性状的丰富度 (FAD2, FRic) 随着水盐降低显著下降,这与不同水分条件下得出的结论一致<sup>[39]</sup>,说明低水盐环境下群落生产力低于高水盐环境,该环境下较低的物种多样性

也是直接体现<sup>[13]</sup>。低水盐环境下土壤电导率显著降低(1.91 dS/m),说明该区域盐分含量可能低于1.0 g/kg<sup>[16]</sup>,因此对植物的盐胁迫降低,但旱胁迫加剧,功能丰富度的降低也反映了该地区土壤水分对荒漠植物功能丰富度的影响比土壤盐分更重要,这一结论在该地区植物物种多样性、功能多样性对水盐响应的研究中也得到了证实<sup>[13,40]</sup>。

功能均匀度衡量物种性状在已占据的性状空间中是否分布均衡,指示资源利用的程度。功能均匀度高说明资源利用均匀,各种资源的利用程度接近,反之则说明资源利用较不均衡<sup>[8]</sup>。艾比湖荒漠植物功能性状均匀度在高、低水盐环境下并无显著差异,说明不同水盐环境下物种在已占据的性状空间中分布格局相近;同时,两种环境下物种功能均匀度均不超过0.55(SW1: 0.55; SW2: 0.49),反映出该区域植物对其占有的生态位空间中的资源利用较不均衡。从各性状来看,一维功能均匀度(FRO)随着水盐变化均无显著差异。但是,除植物叶绿素含量外的其他植物性状均匀度均随着水盐降低呈升高的趋势,其中植物C、P、S的均匀度升高最为明显,说明随着土壤水盐降低,植物对C、P、S的资源利用趋于均衡,这可能是植物对低水盐环境下土壤干旱、贫瘠加剧的适应和表现;另外,植物化学性状均匀度普遍高于植物叶绿素和株高,说明植物对营养资源的利用相对充分,可能也间接反应了植物生态化学计量的内稳性特征。

功能离散度反映植物性状在群落性状空间的离散程度,离散度高表明群落中生态位分化程度较高或物种性状远离平均值,种间资源竞争弱,有助于增加生态系统功能;反之则表示群落中物种性状分化程度低,种间资源竞争激烈<sup>[39,41]</sup>。高水盐环境下植物种间功能的不相似性(Rao指数)显著高于低水盐环境,与该地区前期研究结论一致<sup>[40]</sup>,反映了物种间较高的性状分化。FDiv指数描述物种多维性状在性状空间范围如何分布,但可能由于性状分布特征在多维空间中综合的原因,不同水盐环境下荒漠植物性状的FDiv指数并无显著差异。而从一维功能离散度(FDvar)来看,高水盐环境下显著高的Rao指数主要是由该环境下植物株高、叶绿素含量及大部分(C除外)化学性状的高离散度决定的,这说明高水盐环境下,物种性状趋异,沿性状轴物种分布较分散。因此种间竞争可能是决定高水盐环境下群落构建过程的主要作用。

#### 参考文献(References):

- [1] 龚时慧,温仲明,施宇. 延河流域植物群落功能性状对环境梯度的响应. 生态学报, 2011, 31(20): 6088-6097.
- [2] Mason N W H, Richardson S J, Peltzer D A, De Bello F, Wardle D A, Allen R B. Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity. *Journal of Ecology*, 2012, 100(3): 678-689.
- [3] 柴永福,岳明. 植物群落构建机制研究进展. 生态学报, 2016, 36(15): 4557-4572.
- [4] Cadotte M W, Carscadden K, Mirotnick N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 2011, 48(5): 1079-1087.
- [5] Palma E, Catford J A, Corlett R T, Duncan R P, Hahs A K, McCarthy M A, McDonnell M J, Thompson K, Williams N S G, Vesk P A. Functional trait changes in the floras of 11 cities across the globe in response to urbanization. *Ecography*, 2017, 40(7): 875-886.
- [6] Blonder B, Salinas N, Bentley L P, Shenkin A, Porroa P O C, Tejeira Y V, Violle C, Fyllas N M, Goldsmith G R, Martin R E, Asner G P, Diaz S, Enquist B J, Malhi Y. Predicting trait-environment relationships for venation networks along an Andes-Amazon elevation gradient. *Ecology*, 2017, 98(5): 1239-1255.
- [7] Fortunel C, Valencia R, Wright S J, Garwood N C, Kraft N J B. Functional trait differences influence neighbourhood interactions in a hyperdiverse Amazonian forest. *Ecology Letters*, 2016, 19(9): 1062-1070.
- [8] 薛倩妮,闫明,毕润成. 山西五鹿山森林群落木本植物功能多样性. 生态学报, 2015, 35(21): 7023-7032.
- [9] Stark J, Lehman R, Crawford L, Enquist B J, Blonder B. Does environmental heterogeneity drive functional trait variation? A test in montane and alpine meadows. *Oikos*, 2017, 126(11): 1650-1659.
- [10] 董世魁,汤琳,张相锋,刘世梁,刘全儒,苏旭坤,张勇,武晓宇,赵珍珍,李钰,沙威. 高寒草地植物物种多样性与功能多样性的关系. 生态学报, 2017, 37(5): 1472-1483.
- [11] 张科,田长彦,李春俭. 盐土和沙土对新疆常见一年生盐生植物生长和体内矿质组成的影响. 生态学报, 2012, 32(10): 3069-3076.
- [12] 张雪妮. 艾比湖湿地自然保护区土壤碳库研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2011.
- [13] 张雪妮,杨晓东,吕光辉. 水盐梯度下荒漠植物多样性格局及其与土壤环境的关系. 生态学报, 2016, 36(11): 3206-3215.
- [14] 董鸣. 陆地生物群落调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社, 1996.

- [15] 中国环境监测总站. 土壤元素的近代分析方法. 北京: 中国环境科学出版社, 1992.
- [16] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [17] Díaz S, Lavorel S, De Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson T M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(52): 20684-20689.
- [18] Walker B, Kinzig A, Langridge J. Original articles: plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 1999, 2(2): 95-113.
- [19] Rao C R. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology*, 1982, 21(1): 24-43.
- [20] Villéger S, Mason N W H, Moullot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 2008, 89(8): 2290-2301.
- [21] Moullot D, Mason W H N, Dumay O, Wilson J B. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia*, 2005, 142(3): 353-359.
- [22] Mason N W H, MacGillivray K, Steel J B, Wilson J B. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14(4): 571-578.
- [23] Lajoie G, Vellend M. Understanding context dependence in the contribution of intraspecific variation to community trait-environment matching. *Ecology*, 2015, 96(11): 2912-2922.
- [24] Hu T, Zhang X Z, Sun J M, Li H Y, Fu J M. Leaf functional trait variation associated with salt tolerance in perennial ryegrass. *Plant Biology*, 2014, 16(1): 107-116.
- [25] 闫海龙, 张希明, 许浩, 刘英. 塔里木沙漠公路防护林 3 种植物光合特性对干旱胁迫的响应. *生态学报*, 2010, 30(10): 2519-2528.
- [26] 王海珍, 韩路, 徐雅丽, 牛建龙, 于军. 干旱胁迫下胡杨光合光响应过程模拟与模型比较. *生态学报*, 2017, 37(7): 2315-2324.
- [27] 阿布里孜·阿不都热合曼, 吕光辉, 张雪妮, 公延明. 新疆艾比湖流域植物光合器官碳、氮、磷生态化学计量特征. *生态学杂志*, 2015, 34(8): 2123-2130.
- [28] 姜沛沛, 曹扬, 陈云明. 陕西省森林群落乔灌草叶片和凋落物 C、N、P 生态化学计量特征. *应用生态学报*, 2016, 27(2): 365-372.
- [29] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [30] 蒋廷惠, 占新华, 徐阳春, 周立祥, 宗良纲. 钙对植物抗逆能力的影响及其生态学意义. *应用生态学报*, 2005, 16(5): 971-976.
- [31] Asner G P, Martin R E, Tupayachi R, Anderson C B, Sinca F, Carranza-Jiménez L, Martínez P. Amazonian functional diversity from forest canopy chemical assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(15): 5604-5609.
- [32] He M Z, Song X, Tian F P, Zhang K, Zhang Z S, Chen N, Li X R. Divergent variations in concentrations of chemical elements among shrub organs in a temperate desert. *Scientific Reports*, 2016, 6: 20124.
- [33] Ghoulam C, Foursy A, Fares K. Effects of salt stress on growth, inorganic ions and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in five sugar beet cultivars. *Environmental and Experimental Botany*, 2002, 47(1): 39-50.
- [34] Zhang X N, Yang X D, Li Y, He X M, Lv G H, Yang J J. Influence of edaphic factors on plant distribution and diversity in the arid area of Xinjiang, northwest China. *Arid Land Research and Management*, 2018, 32(1): 38-56.
- [35] Campanella M V, Bertiller M B. Plant phenology, leaf traits and leaf litterfall of contrasting life forms in the arid patagonian monte, argentina. *Journal of Vegetation Science*, 2008, 19(1): 75-85.
- [36] Mason N W H, Moullot D, Lee W G, Wilson J B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 2005, 111(1): 112-118.
- [37] Spasojevic M J, Suding K N. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology*, 2012, 100(3): 652-661.
- [38] Chalmandrier L, Münkemüller T, Colace M P, Renaud J, Aubert S, Carlson B Z, Clément J C, Legay N, Pellet G, Saillard A, Lavergne S, Thuiller W. Spatial scale and intraspecific trait variability mediate assembly rules in alpine grasslands. *Journal of Ecology*, 2017, 105(1): 277-287.
- [39] 朱云云, 王孝安, 王贤, 邓美皎. 坡向因子对黄土高原草地群落功能多样性的影响. *生态学报*, 2016, 36(21): 6823-6833.
- [40] 王恒方, 吕光辉, 周耀治, 曹靖. 不同水盐梯度下功能多样性和功能冗余对荒漠植物群落稳定性的影响 2017, 37(23): 7928-7937.
- [41] 宋彦涛, 王平, 周道玮. 植物群落功能多样性计算方法. *生态学杂志*, 2011, 30(9): 2053-2059.