

DOI: 10.5846/stxb201808231796

张剑, 包雅兰, 宿力, 王利平, 陆静雯, 曹建军. 敦煌阳关湿地芦苇叶性状对土壤水分的响应研究. 生态学报, 2019, 39(20): - .

Zhang J, Bao Y L, Su L, Wang L P, Lu J W, Cao J J. Response of *Phragmites australis* leaf traits to soil moisture in Yangguan wetland, Dunhuang. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(20): - .

敦煌阳关湿地芦苇叶性状对土壤水分的响应研究

张 剑*, 包雅兰, 宿 力, 王利平, 陆静雯, 曹建军

西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070

摘要: 为了了解干旱区湿地不同水分梯度下芦苇叶性状的构建模式及对不同水分环境的适应策略差异性, 以敦煌阳关渥洼池湿地植物芦苇 (*Phragmites australis*) 为研究对象, 分析不同水分梯度下芦苇叶性状对土壤水分的响应。结果表明: (1) 低水分梯度下的叶厚度 (LT) 和叶片磷含量 (LPC) 显著高于中、高水分梯度 ($P < 0.05$), 高水分梯度下的叶碳含量 (LCC) 也显著高于中、低水分梯度 ($P < 0.05$)。 (2) 芦苇叶性状之间的关系也因水分的变化而有所不同。就整体而言, 叶片碳含量与叶干物质含量 (LDMC) 极显著正相关 ($P < 0.01$); 叶厚度与叶片磷含量极显著正相关 ($P < 0.01$), 比叶面积 (SLA) 与叶氮含量 (LNC) 极显著正相关 ($P < 0.01$)、与叶碳氮比 (C/N) 极显著负相关 ($P < 0.01$)。 (3) 在水分作为限制因素的条件下, 叶片碳含量与比叶面积对水分的响应最为突出。土壤含水量与叶厚度、叶碳含量和叶片磷含量均显著负相关 ($P < 0.05$)。芦苇在低水分环境下采取高收入低投入的积极型生存策略, 高水分下则采取低获取高消耗的保守型生存策略, 说明了芦苇在适应异质生境的自我调节机制。

关键词: 水分梯度; 叶性状; 芦苇; 敦煌阳关湿地

Response of *Phragmites australis* leaf traits to soil moisture in Yangguan wetland, Dunhuang

ZHANG Jian*, BAO Yalan, SU Li, WANG Liping, LU Jingwen, CAO Jianjun

College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

Abstract: In order to understand the construction pattern of *Phragmites australis* under different water gradients in arid wetlands and to show significant differences in its adaptability to different water environment, the response of this reed's leaf traits to different soil moisture levels was studied in Dunhuang Yangguan Wotachi wetland. The results showed that: (1) The leaf thickness (LT) and leaf phosphorus content (LPC) in reeds growing in soils with low moisture levels was significantly higher than those growing in soils with medium and high moisture content, and the leaf carbon content (LCC) in high soil moisture areas was significantly higher than those growing in soils with medium and low water content. (2) Also, the relationship between the leaf characteristics of this reed differed with the soil moisture content. As a whole, the LCC was significantly negatively correlated with the leaf dry matter content (LDMC) ($P < 0.01$), and the LT was significantly positively correlated with the LPC ($P < 0.01$). The specific leaf area (SLA) was significantly positively correlated with leaf nitrogen content (LNC) ($P < 0.01$), and significantly negatively correlated with the leaf carbon nitrogen ratio (C/N) ($P < 0.01$). (3) When water was a limiting factor, for SLA, the response of LCC to soil moisture was the most prominent. Soil water content was significantly negatively correlated with LT, LCC, and LPC ($P < 0.05$). *Phragmites australis* adopts a high-income and low-input active survival strategy in a low-moisture environment, and adopts a low-capacity, high-consumption, conservative survival strategy under high water conditions, indicating the self-regulation

基金项目: 国家自然科学基金项目 (41461012, 41461109)、甘肃省自然科学基金项目 (1208RJAZ114)

收稿日期: 2018-08-23; **网络出版日期:** 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jianzhang@nwnu.edu.cn

mechanism of this reed in adapting to heterogeneous habitats.

Key Words: gradients of soil moisture; leaf traits; *Phragmites australis*; Dunhuang Yangguan wetland

植物叶片是最易受环境条件影响的器官,其结构的变化被解释为对特定环境的适应^[1-2]。叶性状属于植物功能性状的二级性状,能够反映植物适应土壤因子变化所形成的养分利用策略,通过植物叶性状可以研究植物的生长对策及植物利用资源的能力^[3]。叶片性状虽然受到许多生物和非生物因素的影响,但它们更易对土壤水分的有效性变化做出响应,通过性状的组合来适应不同的土壤水分含量^[4-5]。在水分欠缺条件下,最常见的叶片形态变化包括比叶面积^[6-7]减小,叶片厚度增加^[8]。随干旱加剧,叶干物质含量增加,叶氮和叶磷含量维持较高水平^[9-12]。因此,比叶面积、叶片厚度、叶片氮、磷含量等形态和生理功能性状与土壤含水量之间有重要关系。

土壤水分作为植物水分吸收和利用策略的关键因子^[13],通过影响群落的内部环境,使种群内每株植株的可利用资源数量发生变化,从而迫使植物进行表型调节以提高生境适合度^[8];在土壤水分差异条件下,植株需要适时调整比叶面积、叶厚度、叶干物质含量等性状间的生物量分配模式^[14-15],提高植物对环境空间异质性的适应能力,从而实现植物对叶片的形态构建,促进植物对土壤水分的有效利用^[16],体现了叶片各性状之间资源耗散与积累的权衡关系^[5]。因此,研究湿地植物叶形态和生理性状对不同土壤水分梯度的响应规律,有助于探索湿地植物碳水代谢关系和高效用水的生理生态学机制。

干旱区湿地作为荒漠中的宝贵绿洲和生物多样性中心,其对环境变化,尤其是水分波动的响应极为敏感^[17]。芦苇(*Phragmites australis*)属于禾本科多年生大型草本湿地植物,具有极强的耐盐碱、抗干旱、抗风沙能力,是西北荒漠区沼泽湿地生态系统的优势植物^[18]。因此,研究芦苇的水分响应特征对于干旱区湿地生态系统的保护具有重要意义。目前,学术界围绕叶片性状沿海拔梯度的响应特征^[19]、植物在不同土壤水分条件下的生理生态特征^[20]、土壤水分对叶片形态解剖性状的影响^[6],以及湿地植物叶性状^[21]等问题展开了广泛研究,有关芦苇的生境胁迫适应机制^[22]、根系分布特征^[23]、比叶面积与叶片热耗散关联研究^[8]等也受到重视,但是湿地植物叶片性状在水分异质条件下的变化关系尚不明晰。鉴于此,本文以敦煌阳关湿地优势植物芦苇为研究对象,通过分析不同水分梯度下芦苇叶片性状的特征及其相关关系,试图明晰:(1)芦苇叶性状对土壤水分的响应模式;(2)芦苇叶性状间的权衡关系;(3)芦苇叶性状的变化所呈现的适应性生存策略。探究干旱区典型湿地生态系统中土壤水分对植物叶性状的影响作用,阐明水分变化过程中植物叶性状的响应特征,有助于深化对干旱区典型湿地水分变化条件下植物生存的主导策略理解,同时为干旱区湿地资源的合理利用、湿地生态系统的保护和恢复提供科学依据及理论指导。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

敦煌阳关渥洼池湿地,隶属于敦煌阳关国家级自然保护区(图1),位于甘肃省敦煌市西南70 km的阳关镇境内东南4 km的黄水坝水库(渥洼池)一带,西接库姆塔格沙漠,南邻阿克赛哈萨克族自治县,北与新疆维吾尔自治区接壤,地理位置在94°06'E—94°09'E,39°51'N—39°55'N之间,总面积11.06 km²,区内地势平坦,海拔高度范围在1150—1500 m。研究区地处内陆腹地,气候属暖温带干旱性气候,日较差大,年均日较差为16—20℃之间,年平均温度9.3℃,全年降水稀少,年均降水量36.9 mm,平均无霜期为145 d,年日照时数为3115—3247 h,年总辐射量在590.34—630.95 kJ/cm²之间。土壤类型为隐域性土壤,主要有沼泽土、草甸土和盐渍土等。植被以芦苇(*Phragmites australis*)为主,伴生有赖草(*Leymus secalinus*)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)、水麦冬(*Triglochin palustre*)、盐角草(*Salicornia europaea*)、鸦葱(*Scorzonera austriaca*)、海乳草(*Glaux maritima*)等。

1.2 取样

在 2015 年 8 月对敦煌阳关渥洼池湿地植被-土壤进行全面综合调查和取样的基础上^[18],沿湿地东南侧从湿地到荒漠方向按距水远近设置低水分、中水分和高水分 3 个水分梯度,2016 年 8 月,在每个梯度上设置 30 m×30 m 的 5—7 个样地,低水分 W_1 ($n=6$)、中水分 W_2 ($n=5$)、高水分 W_3 ($n=7$) 样地共 18 个(图 1),记录植物群落基本数据,采集植物和土壤样品。

植物群落调查采用样方法。每个样地内随机布设 3 个 1 m×1 m 的样方(合计 54 个样方),分别记录每个样方内所有植物的盖度、密度和地上生物量。每个样方随机选取 3 株芦苇,将其齐地面剪下带回实验室,在 6 h 内完成叶面积、叶厚度等性状的测定,最后 80℃ 烘干至恒重,称取干质量。

土壤样品通过分层采样法,使用直径 50 mm 的土钻获取。根据研究区湿地芦苇根系的集中分布深度^[24],按 0—10、10—20、20—40、40—60 cm 4 个深度,在每一样方内分层钻取,所有样品剔除明显的植物根段和凋落物等杂质,装入编号的铝盒中,现场称鲜质量后带回实验室。

1.3 植物叶性状与土壤水分测定

选取叶厚度(Leaf thickness, LT)、比叶面积(Specific leaf area, SLA)、叶干物质含量(Leaf dry matter content, LDMC)及叶片 N 含量(Leaf nitrogen content, LNC)、叶片 P 含量(Leaf phosphorus content, LPC)、叶片 C/N、叶片 N/P 等具有代表性的植物叶性状。叶厚度(LT)与植物对水分条件变化的响应相关,对湿地功能有着尤为重要的作用,由螺旋测微仪(精确到 0.001 mm)测得^[25];SLA=叶面积/叶干质量,其值为实测值(每个样方选取 15 片叶片),叶面积用扫描仪(Regent Instruments, Canada)扫描并用 MapInfo 软件分析可得;LDMC=叶干质量/叶饱和鲜重,它与相对生长速率、叶寿命及叶厚度关系密切^[26],其中叶饱和鲜重通过电子天平称取放置于黑暗低温水环境 12 h 的叶片所得^[27]。利用重铬酸钾外加热法测定叶片碳含量, $H_2SO_4-H_2O_2$ 扩散法测定叶片全 N 含量,钼锑抗比色法测定叶片全 P 含量,从而计算出叶片 C/N 和 N/P 值。土壤水分测定则是将带回的编号铝盒置于 105℃ 的烘箱烘 12 h,取出称质量,计算各层土壤含水量并取平均值。

1.4 数据处理与统计分析

利用 Excel 2010 进行数据预处理,SPSS 19.0 软件进行单因素方差分析、Pearson 相关性分析以及逐步回归分析,OriginPro 9.0 软件进行绘图处理。用单因素方差分析检验不同水分梯度植物性状、群落以及土壤理化性质的差异性;采用逐步回归方法建立湿地土壤含水量(Y)与各性状(X)的关系模型,筛选出对土壤含水量响应敏感的叶性状。

2 结果与分析

2.1 不同水分梯度群落特征及土壤理化性质

如表 1 所示,三个水分梯度样地间的土壤含水量存在显著差异($P<0.05$),低水分下的芦苇盖度、密度、地上生物量和土壤电导率均与高水分梯度存在显著差异($P<0.05$),从低水分梯度 W_1 、中水分梯度 W_2 到高水分梯度 W_3 ,湿地群落的盖度、密度和地上生物量呈现逐渐增加的趋势,高水分梯度 W_3 的盖度比低水分梯度

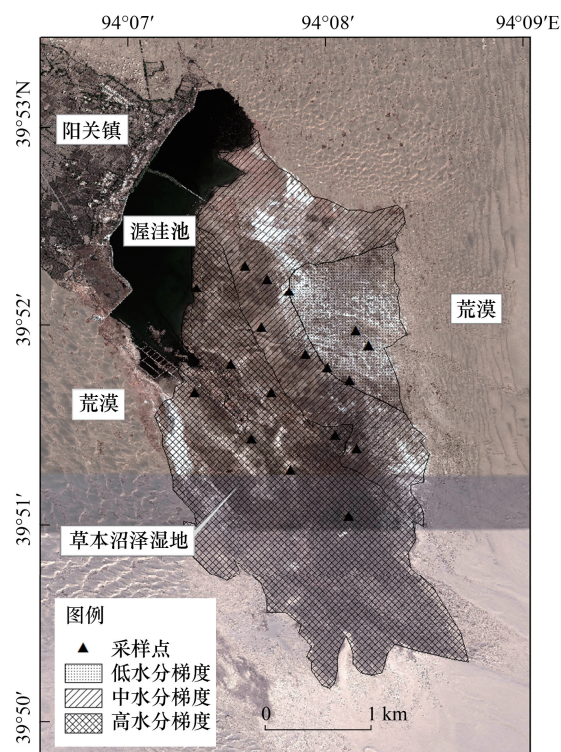


图 1 研究区地理位置及样地分布示意图

Fig.1 The distribution map of observation sites

W1 增加了 1.48 倍,密度增加了 9.58 倍,地上生物量增加了 2.81 倍;土壤电导率随着土壤含水量的增加呈逐渐降低的趋势,高梯度 W3 的土壤电导率比低水分梯度 W1 减少了 93%。

表 1 不同水分梯度的湿地群落主要特征和土壤理化性质

Table 1 Main characteristics of wetland community and soil physicochemical properties in different moisture gradients

梯度 Gradient	盖度 Coverage/%	密度 Density/ (株/m ²)	地上生物量 Above-ground biomass/ (g/m ²)	土壤电导率 Soil electric conductivity/ (ms/cm)	土壤含水量 Soil moisture/%
低梯度 Low level	30.06±4.45a	14.21±3.50a	104.80±16.26a	31.33±17.38b	8.59±1.99a
中梯度 Middle level	63.09±7.46b	67.84±15.93a	180.69±19.78a	14.97±7.75a	25.73±2.53b
高梯度 High level	74.58±9.55b	150.37±30.90b	399.07±51.99b	2.31±0.50a	37.32±2.43c

同列不同小写字母表示样地间差异显著 ($P<0.05$)

2.2 不同水分梯度芦苇叶性状变化趋势

如图 2 所示,随着土壤含水量的逐渐增加,芦苇比叶面积、叶干物质含量和叶片 N/P 呈逐渐增加趋势,芦苇的叶厚度、叶碳含量、叶氮含量和叶磷含量呈逐渐减小的趋势,其中低水分下的叶厚度 (LT) 和叶磷含量 (LPC) 显著高于中、高水分 ($P<0.05$),高水分下的叶碳含量 (LCC) 也显著低于中、低水分 ($P<0.05$),高水分梯度 W3 较低水分梯度 W1,叶厚度、叶片碳含量和叶片磷含量分别减小了 32.05%、8.32% 和 28.5%。

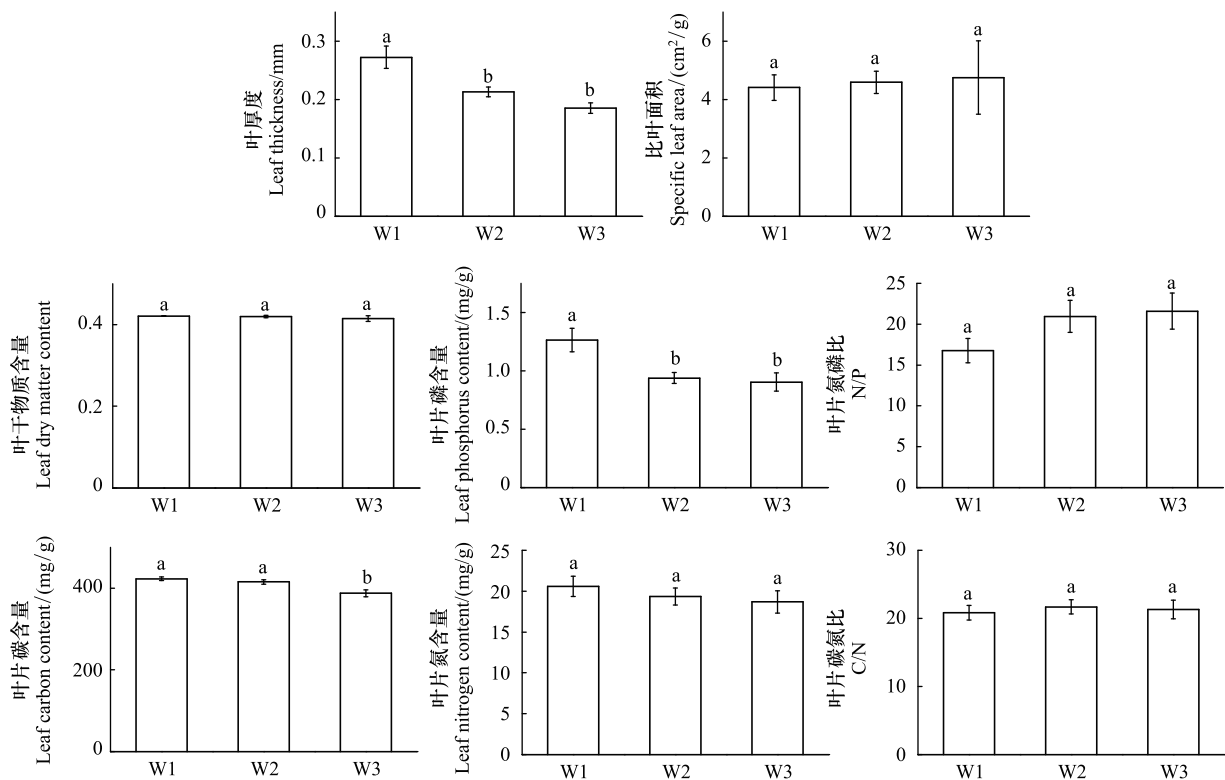


图 2 不同水分梯度下芦苇叶性状特征 (平均值±标准误差)

Fig.2 Characteristics of *P.australis* leaf traits under the gradients of soil moisture (mean±SE)

W₁:低水分梯度、W₂:中水分梯度、W₃:高水分梯度,a、b 表示不同水分梯度下功能性状之间有显著差异 ($P<0.01$)

2.3 芦苇叶性状与土壤含水量的关系

湿地土壤含水量与植物叶性状的线性相关关系 (图 3) 表明,对于 0—60cm 的土层,土壤含水量对叶厚度 (LT)、叶碳含量 (LCC) 和叶片磷含量 (LPC) 的影响比较一致,叶厚度及叶片碳含量与土壤含水量极显著负相关 ($r=-0.680, P=0.002$; $r=-0.723, P=0.001$),叶片磷含量与土壤含水量显著负相关 ($r=-0.581, P=0.011$),

土壤含水量与叶干物质含量等其他性状的相关关系不显著($P>0.05$)。湿地土壤含水量与芦苇各叶性状的逐步回归结果表明土壤含水量(W_s)与叶片碳含量及比叶面积(SLA)有显著拟合关系($W_s = -0.584LCC + 3.176SLA + 247.586, R^2 = 0.709, P = 0.007$);其中,10—20cm 土壤含水量对叶片碳含量的影响最大($Y = -1.224X + 432.12, R^2 = 0.429, P = 0.004, Y$:叶片碳含量, X :10—20cm 土壤含水量)。

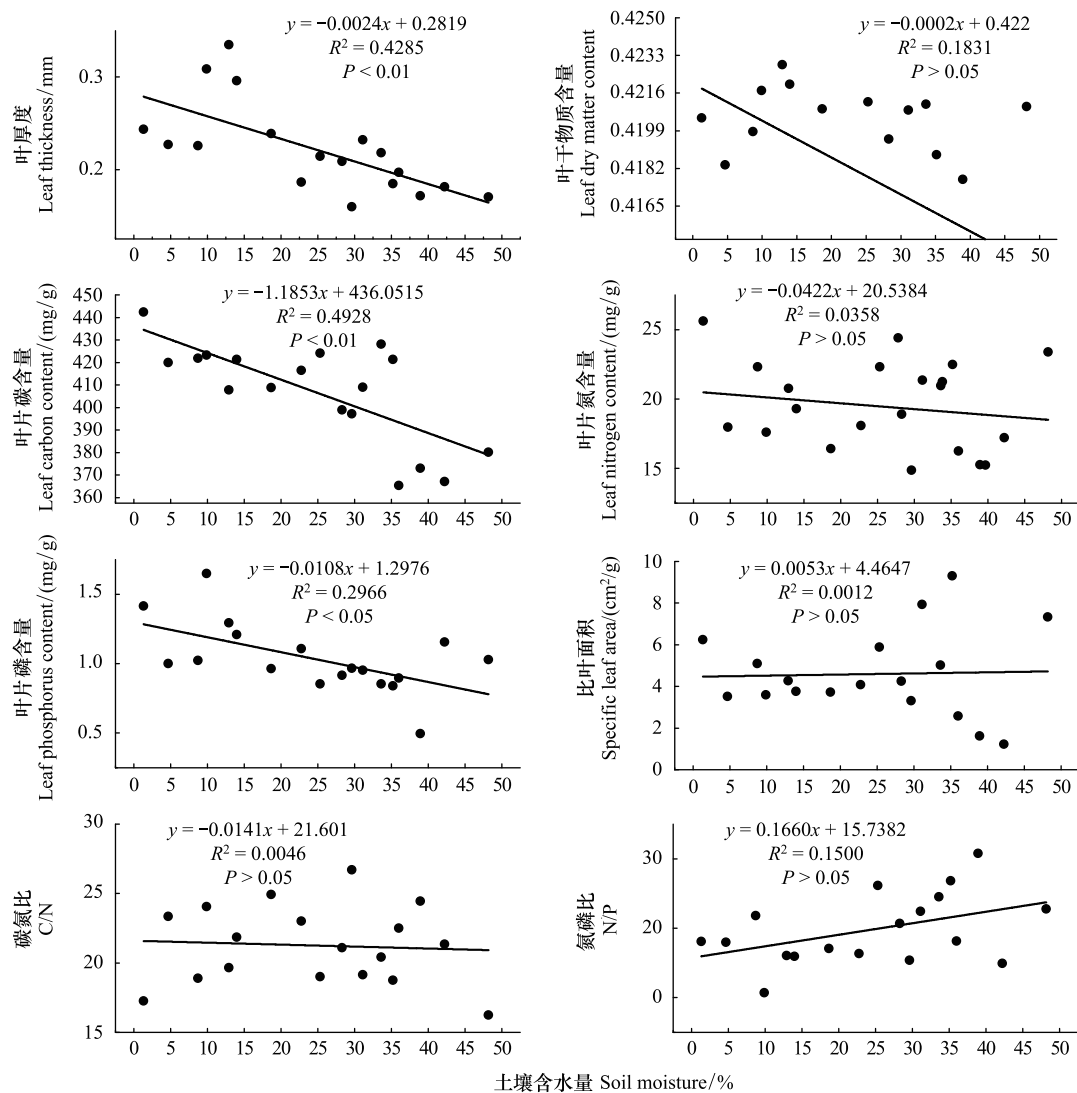


图3 芦苇叶性状与土壤含水量的关系

Fig.3 Relationships between leaf traits of *P. australis* and soil moisture

2.4 不同水分梯度芦苇叶性状间的关系

在不同的土壤水分梯度下,芦苇叶性状间表现出不同的关系(表2)。叶片碳含量(LCC)与叶厚度(LT)、比叶面积(SLA)、叶片氮含量(LNC)均显著正相关($P = 0.046, P = 0.045, P = 0.02$),与叶干物质含量(LDMC)极显著正相关($P = 0.003$);叶厚度(LT)与叶干物质含量、叶片磷含量(LPC)极显著正相关($P = 0.014, P = 0.003$),比叶面积(SLA)与叶干物质含量(LDMC)显著正相关($P = 0.026$)、与叶氮含量(LNC)极显著正相关($P = 0.000$)、与叶碳氮比(C/N)极显著负相关($P = 0.001$)。

3个水分梯度芦苇叶性状间的关系如表3所示,就低水分梯度而言,叶厚度(LT)与叶干物质含量(LDMC)极显著负相关($P = 0.008$);比叶面积(SLA)与叶氮含量(LNC)极显著正相关($P = 0.000$),与叶碳氮比(C/N)极显著负相关($P = 0.008$)。在中水分梯度下,比叶面积(SLA)与叶氮含量(LNC)极显著正相关($P = 0.005$)。在高水分梯度下,比叶面积与叶氮含量(LNC)极显著正相关($P = 0.006$)。

表 2 不同水分含量下芦苇叶性状之间的关系

Table 2 Relationship among leaf traits of *P.australis* under different soil moisture content

指标 Index	LT	SLA	LDMC	LCC	LNC	LPC	C/N	N/P
LT	1	-0.013	0.570 *	0.476 *	0.180	0.665 **	-0.068	-0.465
SLA		1	0.523 *	0.477 *	0.791 **	-0.009	-0.708 **	0.388
LDMC			1	0.651 **	0.542 *	0.149	-0.375	0.241
LCC				1	0.543 *	0.389	-0.232	-0.07
LNC					1	0.222	—	—
LPC						1	-0.104	—
C/N							1	-0.359
N/P								1

** , $P < 0.01$; * , $P < 0.05$ 。LT:叶厚度 Leaf thickness,单位是 mm;SLA:比叶面积 Specific leaf area,单位是 cm^2/g ;LDMC:叶干物质含量 Leaf dry matter content;LCC:叶片碳含量 Leaf carbon content,单位是 mg/g ;LNC:叶片氮含量 Leaf nitrogen content,单位是 mg/g ;LPC:叶片磷含量 Leaf phosphorus content,单位是 mg/g ;C/N:叶片碳氮比;N/P:叶片氮磷比。

Note: ** , $P < 0.01$; * , $P < 0.05$ 。LT, leaf thickness, unit is mm; SLA, specific leaf area, unit is cm^2/g ; LDMC, leaf dry matter content; LCC, leaf carbon content, unit is mg/g ; LNC, leaf nitrogen content, The unit is mg/g ; LPC, leaf phosphorus content, the unit is mg/g ; C/N, leaf carbon to nitrogen ratio; N/P, leaf nitrogen-phosphorus ratio. W_1 , W_2 , W_3 respectively indicates low, medium and high moisture gradient

表 3 不同水分梯度下芦苇叶性状之间的关系

Table 3 Relationship among leaf traits of *P.australis* under different soil moisture gradients

水分梯度 Moisture gradient	指标 Index	LT	SLA	LDMC	LCC	LNC	LPC	C/N	N/P
W_1	LT	1	-0.394	0.928 **	-0.519	-0.336	0.582	0.233	-0.720
	SLA		1	-0.097	0.677	0.988 **	0.046	-0.927 **	0.535
	LDMC			1	-0.337	-0.031	0.579	-0.071	-0.536
	LCC				1	0.607	0.274	-0.385	0.132
	LNC					1	-0.012	—	—
	LPC						1	0.125	—
	C/N							1	-0.636
	N/P								1
W_2	LT	1	-0.055	0.836	-0.053	-0.159	-0.547	0.231	0.147
	SLA		1	0.426	0.674	0.975 **	-0.673	-0.914 *	0.932 *
	LDMC			1	0.151	0.370	-0.915 *	-0.334	0.647
	LCC				1	0.649	-0.282	-0.452	0.563
	LNC					1	-0.674	—	—
	LPC						1	0.672	—
	C/N							1	-0.917 *
	N/P								1
W_3	LT	1	0.371	0.242	0.278	0.337	0.111	-0.372	0.046
	SLA		1	0.758 *	0.811 *	0.897 **	0.121	-0.724	0.345
	LDMC			1	0.556	0.685	-0.389	-0.545	0.763 *
	LCC				1	0.523	-0.020	-0.245	0.266
	LNC					1	0.284	—	—
	LPC						1	-0.339	—
	C/N							1	-0.237
	N/P								1

** , $P < 0.01$; * , $P < 0.05$

3 讨论

3.1 植物叶性状对土壤水分的响应

土壤水分是植物生长发育所必需的,其变化不但引起群落特征和生物量分配发生变化,而且直接影响植

物性状的变化^[28-30]。因此,土壤含水量作为干旱区影响植物水分来源的关键因子,与植物性状之间存在着广泛联系^[25]。本研究表明,叶片厚度(LT)、叶干物质含量(LDMC)、叶片碳含量(LCC)以及叶片磷含量(LPC)均与土壤水分显著相关。因此,植物叶性状能在一定程度对土壤含水量的变化产生明显响应,表现为叶厚度、叶碳含量及叶磷含量随水分递减而显著增加,反映植物在水分胁迫条件下所形成的获取策略^[31]。

叶厚度作为植物的主要叶性状之一,能对环境的变化做出迅速反映,在植物生长方面发挥着重要作用,若土壤含水量低于一定阈值,叶片厚度会在短时间内急剧变化^[32-33]。本研究中,低水分梯度下植物盖度、密度和地上生物量均显著减小,土壤电导率最大(表1),盐胁迫引起土壤水势降低,诱导植物发生水分胁迫,叶厚度(LT)在低水分梯度显著高于中、高水分梯度(图2),主要因为植物叶片在干旱环境的土壤水分胁迫下为防止过度失水而增加叶肉细胞密度,通过小而厚的叶片构建模式来实现低蒸腾速率,减少水分逸散^[8],当土壤水分增加时,叶厚度显著减小(图3),当土壤含水量较高时芦苇木质部导水速率也较高,芦苇需要通过降低叶片厚度减少水分输送阻力,为保持自身碳、矿物质及水分的收支平衡,芦苇会选择薄叶片来缩短CO₂和水分等从气孔到达叶绿体的路径,以增加对光的吸收和利用^[25]。

碳是构成植物体内干物质的最主要元素^[34-35]。叶片C含量(LCC)主要取决于植物碳同化的能力,而叶绿素是植物碳同化的重要介质,是反映植物体光合作用能力的重要指标之一,随着干旱胁迫程度的加重,叶绿素含量呈下降的趋势^[36],碳同化能力减弱,因此,叶片C含量在低、中水分梯度显著高于高水分梯度(图2)。李征等^[35]发现叶片碳含量升高是由于植物在生长期内生长期代谢旺盛,叶片维管组织增多使得糖类得到有效积累,而土壤水分又是植物生长中影响植物代谢生长的生态因子之一。本研究的叶片碳含量与土壤含水量极显著负相关(图3),对土壤水分变化的响应也最为显著,说明土壤含水量对研究区芦苇的生长及叶片维管组织的变化有极大的影响。叶干物质含量是植物比较生态学研究的首选指标之一,叶片碳含量与叶干物质含量极显著正相关(表2),这与宋玲玲^[37]的研究结果一致,说明叶干物质含量可以很好的指示植物对养分的保有能力^[38]。

叶片养分浓度包括叶片氮含量和叶片磷含量,较高的养分保持能力说明植物对有限的环境资源具有较强的适应能力,反映了植物对土壤养分的吸收特性^[39],叶片磷含量在植物的生理功能中发挥着重要作用^[40]。随着土壤干旱的加剧,植物为了适应环境胁迫,其在叶性状上均会表现出相应的适应策略,本研究中叶片P含量(LPC)随土壤水分的增加呈减小趋势(图2),叶片P含量能反映土壤P的有效性,高的叶片P含量可能是由低水分湿地土壤可利用的磷较高及P转化速率较快引起的^[41]。Güsewell等^[42]认为 $N/P < 10$, $N/P > 20$ 可用于判断养分供应状况的N和P限制,本研究区低水分叶片 $10 < N/P < 20$,而中、高水分 $N/P > 20$,说明研究区水分的变化改变着土壤养分的限制状况,低水分为氮磷共同限制,中高水分为磷限制。在植物叶片养分浓度与土壤水分有效性的关系上,Wright和Westoby^[43]发现,生长于干旱地区的植物绿叶氮、磷浓度较高,本研究低水分梯度的叶片P含量显著高于高水分梯度(图2),因此,较高的叶养分浓度也是低水分环境芦苇水分利用的一种选择性策略^[10],低水分环境下芦苇通过较厚的叶片,较小比叶面积,叶片体积减小,增大叶组织密度来适应水分胁迫环境,以减少水分的损失和保持养分,采取高收入低投入的积极型生存策略,高水分下芦苇则选择大而薄的叶片扩大接收光照的面积,减少自身维持的消耗,即采取低获取高消耗的保守型生存策略^[31]。

3.2 植物叶性状间的关系对土壤水分的响应

几乎在所有的植物种群和群落中,叶性状都表现出一定的相关性^[38]。比叶面积与叶干物质含量的相关关系广泛存在于湿地植物生态系统中,体现了植物生长速度与体内养分支撑间的平衡。在本研究中,不同水分条件下的比叶面积与叶干物质含量具有显著的正相关关系(表2),这与Westoby等^[44-46]的研究结论不一致,可能是由于比叶面积和叶干物质含量随水分变化不明显,芦苇需通过改变生存策略以适应干旱环境。碳氮代谢是植物的两大生理代谢过程,其动态变化会直接影响光合作用的产出以及矿质营养的吸收、蛋白质的合成等过程^[47],本研究中叶片碳含量与叶厚度、比叶面积及叶干物质含量均显著相关,比叶面积又与叶片氮含量、C/N极显著相关(表2),说明叶片的碳、氮含量及其代谢能为植物表型可塑性的构建提供条件。

植物叶性状对土壤水分变化的响应不仅反映在其本身的变化上,还反映在性状之间的组合上^[48],在特定环境下,植物叶性状间具有权衡关系^[49]。李丹等对内蒙古羊草草原的研究表明,羊草叶性状间有多种协同关系,而且会发生改变^[50],如在水分胁迫下,较高的叶片厚度与较小的比叶面积和较低的叶氮含量相协同以便高效地利用资源^[51]。本研究中,芦苇叶厚度(LT)与叶干物质含量(LDMC)仅在低水分梯度呈极显著正相关关系(表3),这也与高君亮等的研究结果一致^[52],说明芦苇和羊草、杨树在干旱条件下的生存策略相似,都会通过调节叶厚度与叶干物质含量的关系来利用极为有限的资源。比叶面积(SLA)与叶片N含量(LNC)在不同水分条件下均表现为极显著的正相关关系(表3),说明芦苇会通过比叶面积和叶片N含量的协同变化来响应水分的变化;在中水分梯度下,叶片P含量与叶干物质含量显著正相关,叶片N/P与比叶面积显著正相关(表3),这表明叶片P含量在中水分条件下与其他功能性状协同变化并相互权衡,这与韦兰英和上官周平的研究结果一致^[53]。高君亮等^[52]的研究结果表明比叶面积较低的杨树通常具有较高的叶干物质含量,而本研究中比叶面积与叶干物质含量在高水分梯度呈显著正相关关系,可能是由于土壤水分增加,芦苇通过高的比叶面积来提高获取养分的能力以及生产力,而叶干物质含量随水分变化不显著所致。

植物叶性状对土壤水分具有不同的响应机制,阐明这些机制将有助于针对性地选择物种对日益遭到自然或人为破坏的脆弱的荒漠沼泽湿地生态系统进行保护和修复,采取相应措施应对环境变化,保证荒漠湿地资源的可持续利用^[54]。植物通常通过自身性状之间的权衡关系表现出不同的生长和繁殖策略^[37]。不同土壤水分条件下芦苇叶性状间关系的差异性,对于理解湿地植物在维持水力安全和碳利用效率间的权衡机制以及预测不同环境条件下植物的生长、繁衍和分布具有重要的意义^[8]。

4 结论

叶片是植物吸收和利用水分的主要器官,为了适应特殊生境植物往往会通过改变自身表型和生理特性等方式达到维持自身正常生长和繁殖的目的,从而寻求与环境相适应的资源分配模式。综上所述,随着湿地土壤含水量的逐渐增加,为了适应湿地土壤和群落环境的渐变,芦苇的叶厚度、叶碳含量和叶磷含量呈逐渐减小的趋势,芦苇的生存策略由获取逐渐变为保守策略,土壤水分是叶片碳含量和比叶面积的主要限制因子。研究结果进一步揭示了土壤水分对湿地植物叶片水分适应性的调控机制,有助于深入认识干旱区湿地植物对土壤水分的响应关系,对于合理利用干旱区湿地资源、保护干旱区湿地生态系统具有重要参考价值。本研究集中探讨了芦苇叶性状及其对土壤水分的响应,未涉及芦苇的根茎性状,因此还需进一步的深入研究。

参考文献(References):

- [1] Fahn A. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Annals of Botany*, 1986, 57(5): 631-637.
- [2] Rossatto D R, Kolb R M. *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. *Acta Botanica Brasilica*, 2010, 24(3): 605-612.
- [3] 毛伟, 李玉霖, 张铜会, 赵学勇, 黄迎新, 宋琳琳. 不同尺度生态学中植物叶性状研究概述. *中国沙漠*, 2012, 32(1): 33-41.
- [4] Lewis M C. The physiological significance of variation in leaf structure. *Science Progress*, 1972, 60(237): 25-51.
- [5] Kołodziejek J, Michlewska S. Effect of soil moisture on morpho-anatomical leaf traits of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae). *Polish Journal of Ecology*, 2015, 63(3): 400-413.
- [6] Fonseca C R, Overton J M, Collins B, Westoby M. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology*, 2000, 88(6): 964-977.
- [7] Cunningham S A, Summerhayes B, Westoby M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs*, 1999, 69(4): 569-588.
- [8] 李群, 赵成章, 姚文秀, 王建良, 张伟涛. 张掖湿地芦苇蒸腾速率与叶性状关系对土壤水分的响应. *生态学杂志*, 2018, 37(4): 1095-1101.
- [9] Craine J M, Lee W G. Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. *Oecologia*, 2003, 134(4): 471-478.
- [10] 黄菊莹, 袁志友, 李凌浩. 羊草绿叶氮、磷浓度和比叶面积沿氮、磷和水分梯度的变化. *植物生态学报*, 2009, 33(3): 442-448.
- [11] 赵红洋, 李玉霖, 王新源, 毛伟, 赵学勇, 张铜会. 科尔沁沙地 52 种植物叶片性状变异特征研究. *中国沙漠*, 2010, 30(6): 1292-1298.
- [12] 胡梦瑶, 张林, 罗天祥, 沈维. 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*, 2012, 36(2): 136-143.
- [13] Pausas J G, Austin M P. Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetation Science*, 2001, 12(2): 153-166.

- [14] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 2010, 143(1): 155-162.
- [15] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [16] Moles A T, Perkins S E, Laffan S W, Flores-Moreno H, Awasthy M, Tindall M L, Sack L, Pitman A, Kattge J, Aarssen L W, Anand M, Bahn M, Blonder B, Dickie J B, Freschet G T, Griffiths J G, Gutierrez A G, Hemmings F A, Hickler T, Hitchcock T D, Keighery M, Kleyer M, Kurokawa H, Leishman M R, Liu K W, Niinemets Ü, Shiodera S, Siefert A, Sosinski E E Jr, Soudzilovskaia N A, Swaine E K, Swenson N G, Van Bodegom P M, Warman L, Weiher E, Wright I J, Zhang H X, Zobel M, Bonser S P. Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation? *Journal of Vegetation Science*, 2014, 25(5): 1167-1180.
- [17] 张剑, 王利平, 谢建平, 赵庭伟, 曹建军. 敦煌阳关湿地土壤有机碳分布特征及其影响因素. *生态学杂志*, 2017, 36(9): 2455-2464.
- [18] 张晶, 赵成章, 李雪萍, 任悦, 雷蕾. 嘉峪关草湖湿地芦苇净光合速率与叶面积和叶厚度的关系. *生态学报*, 2017, 38(17): 6084-6091.
- [19] 蒋艾平, 姜景民, 刘军. 樟木叶片性状沿海拔梯度的响应特征. *生态学杂志*, 2016, 35(6): 1467-1474.
- [20] 曾小平, 赵平, 蔡锡安, 孙谷畴, 彭少麟. 不同土壤水分条件下焕铺木幼苗的生理生态特性. *生态学杂志*, 2004, 23(2): 26-31.
- [21] 党晶晶, 赵成章, 李钰, 侯兆疆, 董小刚. 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*, 2015, 39(1): 23-31.
- [22] 庄瑶, 孙一香, 王中生, 杨琳璐, 邓自发, 姚志刚, 安树青. 芦苇生态型研究进展. *生态学报*, 2010, 30(8): 2173-2181.
- [23] 李修仓, 胡顺军, 李岳坦, 李雪梅. 干旱区旱生芦苇根系分布及土壤水分动态. *草业学报*, 2008, 17(2): 97-101.
- [24] 吕国红, 周莉, 赵先丽, 贾庆宇, 谢艳兵, 周广胜. 芦苇湿地土壤有机碳和全氮含量的垂直分布特征. *应用生态学报*, 2006, 17(3): 384-389.
- [25] 韩玲, 赵成章, 徐婷, 冯威, 段贝贝. 不同土壤水分条件下洪泛平原湿地芨芨草叶片厚度与叶脉性状的关系. *植物生态学报*, 2017, 41(5): 529-538.
- [26] Ganier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 2001, 15(5): 688-695.
- [27] 李玉霖, 崔建垣, 苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较. *生态学报*, 2005, 25(2): 304-311.
- [28] 许佳宁. 湿地植物多样性及功能性状对土壤水分变化的响应[D]. 北京: 北京林业大学, 2016.
- [29] 张慧文, 马剑英, 孙伟, 陈发虎. 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系. *生态学报*, 2010, 30(21): 5747-5758.
- [30] 许洛山, 黄海侠, 史青茹, 杨晓东, 周刘丽, 赵延涛, 张晴晴, 阎恩荣. 浙东常绿阔叶林植物功能性状对土壤含水量变化的响应. *植物生态学报*, 2015, 39(9): 857-866.
- [31] Cornelissen J H C. A triangular relationship between leaf size and seed size among woody species: allometry, ontogeny, ecology and taxonomy. *Oecologia*, 1999, 118(2): 248-255.
- [32] Sharon Y, Bravdo B. A fully-automated orchard irrigation system based on continuous monitoring of turgor potential with a leaf sensor. *Acta Horticulturae*, 2012, 562: 55-61.
- [33] Seelig H D, Wolter A, Schröder F G. Leaf thickness and turgor pressure in bean during plant desiccation. *Scientia Horticulturae*, 2015, 184: 55-62.
- [34] Dawson T P, Curran P J. Technical note a new technique for interpolating the reflectance red edge position. *International Journal of Remote Sensing*, 1998, 19(11): 2133-2139.
- [35] 李征, 韩琳, 刘玉虹, 安树青, 冷欣. 滨海盐地碱蓬不同生长阶段叶片 C、N、P 化学计量特征. *植物生态学报*, 2012, 36(10): 1054-1061.
- [36] 张建新, 葛淑芳, 吴玉环, 杨云峰, 徐根娣, 刘鹏. 干旱胁迫对紫金牛叶片碳氮代谢的影响. *水土保持学报*, 2015, 29(2): 278-282.
- [37] 宋玲玲. 摩天岭北坡东南缘不同海拔梯度木本植物叶功能性状间关联及响应[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2017.
- [38] 张曦, 王振南, 陆皎云, 杨梅, 杨慧敏. 紫花苜蓿叶性状对干旱的阶段响应. *生态学报*, 2016, 36(9): 2669-2676.
- [39] Aerts R, Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30: 1-67.
- [40] 耿燕, 吴漪, 贺金生. 内蒙古草地叶片磷含量与土壤有效磷的关系. *植物生态学报*, 2011, 35(1): 1-8.
- [41] 陶冶, 张元明. 古尔班通古特沙漠 4 种草本植物叶片与土壤的化学计量特征. *应用生态学报*, 2015, 26(3): 659-665.
- [42] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [43] Wright I J, Westoby M. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology*, 2003, 17(1): 10-19.
- [44] Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 1998, 199(2): 213-227.
- [45] Shipley B, Vu T T. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist*, 2002, 153(2): 359-364.
- [46] 刘金环, 曾德慧, Lee D K. 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*, 2006, 25(8): 921-925.
- [47] 牛得草, 董晓玉, 傅华. 长芒草不同季节碳氮磷生态化学计量特征. *草业科学*, 2011, 28(6): 915-920.
- [48] Kühner A, Kleyer M. A parsimonious combination of functional traits predicting plant response to disturbance and soil fertility. *Journal of Vegetation Science*, 2008, 19(5): 681-692.
- [49] Funk J L, Cornwell W K. Leaf traits within communities: context may affect the mapping of traits to function. *Ecology*, 2013, 94(9): 1893-1897.
- [50] 李丹, 康萨加拉, 赵梦颖, 张庆, 任海娟, 任婧, 周俊梅, 王珍, 吴仁吉, 牛建明. 内蒙古羊草草原不同退化阶段土壤养分与植物功能性状的关系. *植物生态学报*, 2016, 40(10): 991-1002.
- [51] 郑淑霞, 上官周平. 不同功能型植物光合特性及其与叶氮含量、比叶重的关系. *生态学报*, 2007, 27(1): 171-181.
- [52] 高君亮, 罗凤敏, 赵英铭, 张景波, 原伟杰, 孙非, 郝玉光. 乌兰布和沙漠绿洲 3 种杨树比叶面积和叶干物质含量研究. *西北林学院学报*, 2016, 31(1): 15-20.
- [53] 韦兰英, 上官周平. 黄土高原不同退耕年限坡地植物比叶面积与养分含量的关系. *生态学报*, 2008, 28(6): 2526-2535.
- [54] 王常顺, 汪诗平. 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展. *植物生态学报*, 2015, 39(2): 206-216.