

DOI: 10.5846/stxb202008042037

叶丽克·吐斯甫江, 张雪妮, 贡璐. 不同水盐环境下荒漠植物群落抗逆性化学性状的种间、种内变异. 生态学报, 2021, 41(14): 5737-5746.

Yelike Tusifujiang, Zhang X N, Gong L. Inter- and intraspecific variations of resistant and chemical traits in desert plant community under different soil water and salinity environments. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(14): 5737-5746.

不同水盐环境下荒漠植物群落抗逆性化学性状的种间、种内变异

叶丽克·吐斯甫江^{1,2}, 张雪妮^{1,2,*}, 贡璐^{1,2}

1 新疆大学资源与环境科学学院, 乌鲁木齐 830046

2 绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046

摘要:叶片是植物获取资源的重要器官,研究荒漠植物抗逆性化学性状的种间、种内变异对环境变化的响应有助于揭示植物对极端环境的适应机制。以艾比湖自然荒漠植物群落为研究对象,通过野外调查与实验分析,解析不同土壤水盐环境下群落水平抗逆性化学性状(钾 K;钙 Ca;钠 Na;镁 Mg)的差异及其种间、种内变异特征,利用冗余分析、相关性分析,明晰群落水平性状种间、种内变异与土壤环境因子间关系及其在不同水盐环境间的变化规律。结果表明:(1)高水盐环境下土壤 pH 及 Ca、Na 含量均显著高于低水盐环境;低水盐环境下群落水平 K、Na、Mg 含量显著高于高水盐环境。(2)高水盐环境下群落抗逆性化学性状的种间变异(Ca 除外, $P < 0.05$)、种内变异均低于低水盐环境。(3)高水盐环境土壤因子与群落种间、种内变异相关性较高($|r| > 0.3$),其中与叶片 Ca、Na 种间变异普遍为负相关,与 Na 种内变异多为较强的正相关;低水盐环境种间、种内变异与土壤因子相关性总体较低,其中土壤盐分、水分与叶片 Mg 的种间变异呈负相关,与 Na 种内变异呈正相关。综上所述,水盐环境对荒漠植物群落水平的抗逆性化学性状有显著影响,各性状的种间、种内变异与土壤因子间关系在高水盐环境中更为密切,本研究为掌握胁迫环境下植物的适应策略提供依据。

关键词:荒漠植物;性状变异;土壤水盐环境;胁迫环境

Inter- and intraspecific variations of resistant and chemical traits in desert plant community under different soil water and salinity environments

YELIKE Tusifujiang^{1,2}, ZHANG Xueni^{1,2,*}, GONG Lu^{1,2}

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

2 College of Resource and Environment Science, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

Abstract: Leaves are sensitive organ for plants responding to the environmental changes. The response of community-level chemical traits to environmental changes and resource competition are driven by inter- and intraspecific variations simultaneously. Therefore, studying the inter- and intraspecific trait variations of desert plant in high and low soil moisture and salinity environments can reveal the shaping effect of soil environmental factors on plants chemical traits. In this study, investigation and sampling were carried out at 32 sampling plots (10 m×10 m), and the clustering method was used to divide these plots into high (11) and low (21) soil moisture and salinity environments. We focused on four key functional traits (potassium K, calcium Ca, sodium Na, magnesium Mg) that belong to leaf chemical trait and measured seven soil factors, including soil water content (SVWC), soil electric conductivity (EC), soil pH, and soil K, Ca, Na, Mg contents, to explore the relationship between trait variations and soil factors. The results indicated that: (1) the soil pH,

基金项目:新疆维吾尔自治区自然科学基金(2017D01C081)

收稿日期:2020-08-04; 修订日期:2021-01-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xnzhang@yeah.net

Ca and Na contents were significantly higher in high soil moisture-salinity environment than those in low soil moisture-salinity environment. The community weighted trait means of foliar K, Na and Mg concentrations in low soil moisture and salinity environment were significantly higher than those in soils with high moisture and salinity content. (2) Based on the results of a sum of squares decomposition method, we observed that the interspecific variations of foliar K, Na and Mg in the high soil moisture and salinity environment were significantly lower than those in the low soil moisture and salinity environment. The intraspecific variations of all traits were higher and the foliar K reached a significant level when facing drought stress. (3) Redundancy analysis (RDA) and correlation analysis results showed that the soil factors were generally negatively correlated with the interspecific variations of Ca and Na ($|r| > 0.3$) in high soil moisture-salinity environment, but were mostly positively correlated with intraspecific variation of Na ($|r| > 0.3$). In environment with drought stress, the correlation between soil factors and inter- and intraspecific variability was relatively low. The soil EC and SVWC were positively correlated with the interspecific variation of foliar Mg and positively correlated with the intraspecific variation of Na when the drought was severe. The results indicated that the same functional traits respond differently to soil factors changes, enabling adaption to specific environment conditions. Overall, these trait-soil relationships at community level will provide mechanistic understanding on the vegetation community assembly in the study area.

Key Words: desert plant; trait variation; soil moisture and salinity environment; stress environment

植物功能性状直接影响植物个体生长全过程^[1-2],它是植物在世代更新进程中,利用特定生态策略适应外界环境的结果^[3]。随着外界环境的改变,植物功能性状会产生不同程度的变异^[4-6],根据功能性状变异解释植物的适应性机制,能够更充分地反映植物对环境变化和资源竞争的响应对策。

不同环境下植物群落功能性状的变异由种间变异、种内变异及二者的相互作用引起。物种组成变化导致群落产生种间变异,种间变异越高表示物种更新越多,表明植物群落对环境的抵抗力越低;而种内变异来源于遗传多样性和表型可塑性,种内变异对群落性状的贡献率越高意味着植物种的适应性越强^[6]。过去许多基于性状的研究,仅用少数个体的性状均值代表物种的性状^[7],忽略了种内变异对群落功能性状变异的影响。然而,近年来越来越多的研究认为,不同环境影响下的群落性状变异中,种内变异的相对贡献高于种间变异^[8-9],特别是在稀疏群落,种内变异更应受到重视^[10]。因此,在研究群落功能性状对环境的响应时应同时考虑种间与种内变异。

叶片作为植物与外界接触面积最大、对环境变化较为敏感的器官^[11],是进行光合作用和物质生产的主要场所^[12],植物通过改变叶片的化学、生理、形态特征适应环境变化^[13-14]。K、Ca、Mg 作为植物体必须元素中的大量元素,对其生长、发育发挥重要作用,如 K 在细胞渗透压调节与缓解 Na 盐毒害中不可或缺^[15];Ca 在提高植物耐盐性、抗旱性和抗逆性方面均有一定作用^[16];Mg 是叶绿素的成分之一,在光合作用过程中必不可少。Na 虽并非植物必须但在植物对逆境的适应中具有重要作用,如盐生植物种通常利用 Na⁺调节渗透势,促进细胞吸水等^[17]。因此,植物体内的 K、Ca、Mg、Na 水平与植物对干旱、盐胁迫等的抗逆性紧密相关,甚至有研究认为 Ca、Na、Mg 在沙生植物体内含量比 N、P 高^[18]。植物叶片 K、Ca、Mg、Na 含量与土壤环境息息相关^[19],特别是在土壤水分与盐分变化可能形成的逆境中。例如,受到干旱胁迫的小麦叶片细胞质和细胞膜中的 Ca²⁺浓度增高^[20];盐胁迫环境中,植物外部水势降低,水分吸收受到影响,从而导致胞浆中 Na⁺增多;此外,盐胁迫促使 K⁺进入细胞浆,降低 Na⁺/K⁺的比值^[21]。尽管叶片功能性状与土壤环境的关系已被广泛关注,但对与植物抗逆性密切相关的 K、Ca、Na、Mg 等性状的研究鲜有报道,特别是在逆境普遍存在的干旱区荒漠生态系统开展植物抗逆性功能性状种间、种内变异及其对土壤环境变化响应的研究更为少见^[22]。

艾比湖湿地国家级自然保护区位于我国西北干旱区的新疆准噶尔盆地西南缘,该区分布有典型的荒漠植物群落。前期研究表明该区植物分布对土壤水盐环境有显著响应,且各植物种营养含量也有较大差异^[23],但对荒漠植物群落抗逆性功能性状的种间、种内变异及其与土壤环境间的关系尚不明确。因此本文拟在明确艾

比湖荒漠植物叶片的群落水平 K、Ca、Na、Mg 性状的种间、种内变异格局基础上,分析其与土壤水盐及矿质元素的关系,试图回答:(1)不同水盐环境下植物群落水平 K、Na、Ca、Mg 的种间、种内变异如何变化?(2)群落性状的种间、种内变异与土壤环境因子之间的关系是否随着水盐环境变化而改变?进而探讨荒漠植物对环境的适应策略,以期科学管理和保护荒漠植被提供理论依据。

1 研究区域和方法

1.1 研究区概况

艾比湖湿地国家级自然保护区位于新疆准噶尔盆地西南缘(44°30'—45°09'N,82°36'—83°50'E),是盆地的水盐汇集中心^[24-25]。研究区所在区域降水稀少(<106 mm/a),蒸发率高(>1300 mm/a),属于典型的大陆性干旱气候。区内土壤类型主要为灰漠土、灰棕漠土和风沙土^[26]。研究区内的阿奇克苏河位于湖区东侧,是艾比湖的水源之一。河岸土壤水分和盐分含量较高,并随着离河距离增加逐渐降低,距河不同距离表现一定差异。区内植物组成随离河远近改变,靠近河道主要植物种类为灌木铃铛刺(*Halimodendron halodendron*),草本植物小叶碱蓬(*Suaeda microphylla*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)、平卧碱蓬(*Suaeda prostrata*),远离河道则主要分布灌木艾比湖沙拐枣(*Calligonum ebinuricum*)、木碱蓬(*Suaeda dendroides*)、盐节木(*Halocnemum strobilaceum*),草本植物刺沙蓬(*Salsola ruthenica*)、沙蓬(*Agriophyllum squarrosum*)、对节刺(*Horaninowia ulicina*)、猪毛菜(*Salsola collina*)^[27];两种环境的共有种为乔木胡杨(*Populus euphratica*)、怪柳(*Tamarix ramosissima*)与梭梭(*Haloxylon ammodendron*),灌木骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、罗布麻(*Apocynum venetum*)、白刺(*Nitraria sibirica*)、琵琶柴(*Reaumuria soongorica*)、盐穗木(*Halostachys capsica*)、盐爪爪(*Kalidium foliatum*),草本植物花花柴(*Karelinia capsica*)及芦苇(*Phragmites australis*)。

1.2 野外采样

于植物生长季在艾比湖湿地国家级自然保护区内进行野外调查。垂直于阿奇克苏河建立三条间隔 5 km 的样带,各样带土壤水盐含量随离河由近到远逐渐降低。每隔 500m 在样带上设置一个 10 m×10 m 的样方,共 32 个样方。在调查样方过程中,记录每个样方中心点的地理坐标,以及样方内出现的物种种数与各物种个体数。采集样方中主要植物种(频度>3%)的叶片样品,选取无病虫害的完整成熟冠层叶片,带回实验室,用于测定叶片 K、Ca、Na、Mg 含量。样方调查前,在样方裸地任意五点取 0—15 cm 的土壤样品,混合均匀,利用 TDR(Spectrum Technologies Inc., Plain field, IL)在取土点周围测定土壤容积含水量(SVWC)。土壤样品采集后放入自封袋中,带回实验室。

1.3 实验室分析

植物叶片样品于 75℃ 烘干、粉碎。土壤样品自然风干后全部过孔径 0.15 mm 的土壤筛,装入自封袋中供测试使用。各土壤样品测定三次后取其平均值作为本次分析的数据。K、Ca、Na、Mg 含量测定利用原子吸收光谱法(HITACHI Z—2000)^[28]。土壤 pH 值利用酸度计法(PHS-3C,上海仪电科学仪器股份有限公司,上海,中国)测定,土壤电导率(EC)采用电导率仪(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^[29]。

1.4 数据分析

1.4.1 土壤高、低水盐环境划分

基于野外和室内测得的土壤水分与电导率值,运用 R 语言 stats 包聚类分析方法(k-means)将 32 个样方划分成低水盐环境($n=21$; SVWC=2.47%; EC=2.39 mS/cm)和高水盐环境($n=11$),高水盐环境中 1 个样方数据不完整被剔除($n=10$; SVWC=16.14%; EC=15.00 mS/cm),不同土壤水盐环境间差异极显著($P<0.01$)。

1.4.2 群落功能性状及其种间、种内变异

群落水平叶片 K、Ca、Na 及 Mg 由群落加权性状(CWM)计算。CWM 利用物种相对多度及其性状值计算,计算公式为^[23]:

$$CWM = \sum_{i=1}^S P_i t_i$$

其中, P_i 为物种 i 的相对多度, t_i 为物种 i 的性状, S 为样方中的物种个数。

根据 Lepš 提出的方法, 上述各指标的 CWM 是由性状的种间变异及种内变异共同决定的。其中种间变异是由各水盐环境中物种在所有样方内平均性状值与其相对多度计算的 CWM_F , CWM_F 表示仅由种间变异影响时的群落加权性状。种内变异则由各样方的 CWM 与 CWM_F 之间的差值表示, 记为 CWM_I , CWM_I 代表仅由种内变异影响的群落性状^[4]。

性状种间、种内变异在不同水盐环境间的差异性分析由独立样本 T 检验分析。由于种内变异存在负值, 因此通过离差标准化方法进行数据标准化, 利用转化后的不同水盐环境群落种间、种内变异性, 首先用去趋势对应分析 (Detrended Correspondence Analysis, DCA) 确定排序轴的梯度长度 (LGA), 分析得出不同水盐环境群落性状种间、种内的 LGA 均小于 3, 因此选择冗余分析 (Redundancy analysis, RDA) 方法获得两种水盐环境下种间、种内变异与土壤环境因子排序图。利用 Pearson 相关性分析求得性状种间、种内变异与土壤因子间的相关系数。以上分析均由 SPSS 17 及 R 语言软件“vegan”包完成; 图形由 Origin 2018 制作。

2 结果与分析

2.1 土壤水盐环境与群落抗逆性化学性状差异分析

离河由近至远的两种环境土壤 K 略有上升 ($P=0.071$), 而土壤 pH ($P<0.01$)、Ca ($P<0.05$)、Na ($P<0.05$) 及 Mg 含量 ($P=0.089$) 均呈现不同程度的降低。

对于群落水平的抗逆性化学性状, 叶片 K、Na、Mg 含量均随着土壤水盐下降而显著升高 ($P<0.01$), 较高水盐环境分别增加 92.91%, 1174.47%, 134.48%, Ca 含量则表现出相反趋势, 呈不显著下降 ($P>0.05$)。

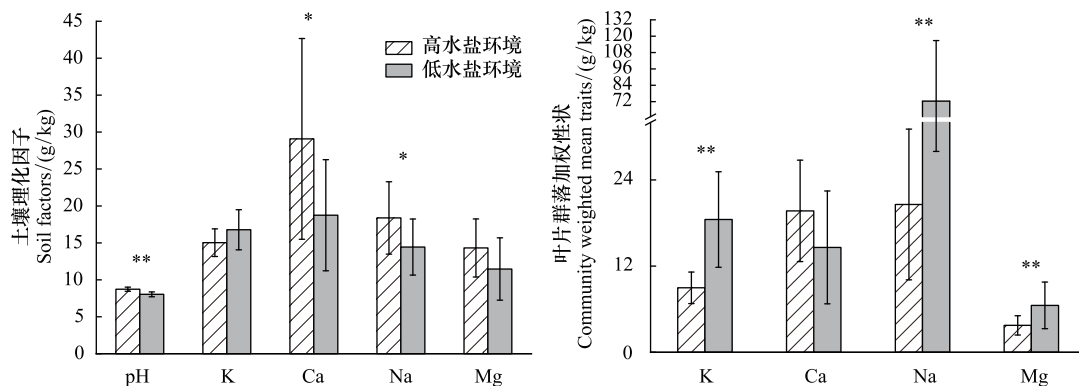


图 1 两种水盐环境土壤理化因子及群落加权性状 (*: $P<0.05$; **: $P<0.01$)

Fig.1 Soil factors and community weighted mean traits in two soil moisture and salt content environments

2.2 群落抗逆性功能性状的种间、种内变异及其在不同水盐环境间的差异

植物群落水平 K、Ca、Na、Mg 性状的种间、种内变异在两种水盐环境间的差异不同。叶片 K、Na、Mg 种间变异水平均随着水盐减少而显著升高 ($P<0.01$), Ca 则显著降低; 对于种内变异, 除叶片 K 显著升高外, 其他性状的种内变异在两种水盐环境间均无显著差异 (表 1)。此外, 各性状的种间变异大小在高、低两种水盐环境排列均为: $Na>Ca>K>Mg$, 而种内变异排序在高水盐环境为: $Na>K>Mg>Ca$, 在低水盐环境为: $Na>K>Ca>Mg$ 。

2.3 群落化学性状种间、种内变异与土壤水盐的关系

RDA 分析结果如图 2 和表 2 所示, 前两个排序轴共解释了高水盐环境下 89.02% 以及低水盐环境下 24.38% 的叶片化学性状变异与土壤因子间关系。高水盐环境与第一排序轴相关性最高的主要为土壤 EC、K、

与第二轴相关性最高的是土壤 Ca、Na,低水盐环境与第一排序轴相关性最高的为土壤 Mg、Na,与第二轴相关性最高的是土壤 K、EC。说明两种环境第一轴主要反映性状种间、种内变异在土壤 EC、Mg 等土壤因子上的变化,而第二轴主要反映的是土壤 Ca、K 等因子上的变化。综合前两轴,高、低两种水盐环境土壤 EC、Na、K 均为影响群落抗逆性化学性状的土壤因子,此外,低水盐环境中土壤 SVWC 也具有不可忽视的作用。

表 1 不同水盐环境群落抗逆性性状种间、种内变异的变化规律(平均值±标准偏差)

群落性状 Community traits	种间变异 Interspecific trait variation		种内变异 Intraspecific trait variation	
	高水盐 High soil moisture and salinity	低水盐 Low soil moisture and salinity	高水盐 High soil moisture and salinity	低水盐 Low soil moisture and salinity
K	9.68±0.58b	12.72±1.20a	-0.70±0.47b	5.77±1.75a
Ca	19.60±1.76a	13.99±1.02b	0.09±1.48a	0.61±0.95a
Na	19.74±3.71b	65.24±6.35a	0.84±1.57a	7.13±4.85a
Mg	3.87±0.46b	7.08±0.43a	-0.12±0.17a	-0.55±0.59a

不同字母表示种间、种内变异在两种水盐环境差异显著($P<0.05$)

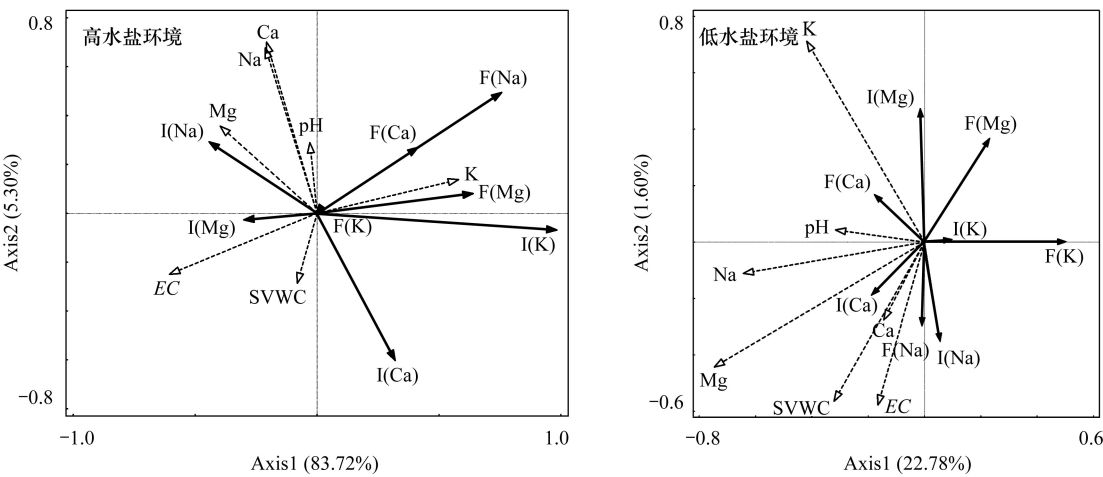


图 2 不同水盐环境群落种间、种内变异与土壤理化因子的 RDA 分析

Fig.2 A biplot for redundancy analysis showing the relationships between inter- and intraspecific trait variations and soil factors in different soil moisture and salinity

植物功能性状变异和土壤环境之间的相关性;夹角角度为 0°—90°之间时,两个变量之间呈正相关关系;当夹角角度为 90°—180°之间时,二者之间呈负相关关系;当夹角角度为 90°时,表示二者没有显著的相关关系;虚线箭头表示土壤理化因子,实线箭头表示性状种间、种内变异,其中 F()表示种间变异;I()表示种内变异

表 2 两种水盐环境群落性状变异与土壤因子冗余分析(RDA)中的环境变量解释率

土壤因子 Soil factors	高水盐环境 High soil moisture and salinity				低水盐环境 Low soil moisture and salinity			
	RDA1	RDA2	解释率/%	P	RDA1	RDA2	解释率/%	P
EC	-0.596	-0.232	31.3	0.032	-0.083	-0.351	0.9	0.796
pH	-0.080	-0.266	34.5	0.012	-0.159	0.026	1.2	0.682
Mg	-0.391	0.332	10.3	0.116	-0.375	-0.270	13.0	0.146
SVWC	-0.029	0.269	9.0	0.064	-0.161	-0.343	1.1	0.796
K	0.571	0.128	2.0	0.56	-0.210	0.433	5.6	0.304
Ca	-0.204	0.652	2.9	0.5	-0.073	-0.168	2.1	0.542
Na	-0.210	0.630	3.9	0.292	-0.323	-0.067	1.5	0.55

通过结合 RDA 分析和相关性分析发现高水盐环境下,群落水平 Ca、Mg 的种间变异与土壤环境因子间普遍存在较高的($|r|>0.3$)负相关关系;对于种内变异,土壤环境因子与叶片 Ca 的负相关及与 Na 的正相关关系较强($|r|>0.3$),与其他各性状关系也以负相关为主。

低水盐环境下,群落功能性状种间、种内变异与土壤环境因子间的相关程度总体较高水盐环境降低;群落水平 Na 的种内变异与土壤 EC、SVWC 和 Ca 含量显著正相关,相关性逐渐降低(r 分别为:0.64, 0.51, 0.44),叶片 Mg 的种间变异与土壤 Mg、EC、SVWC、Na 均为负相关,相关性依次降低(r 介于 0.3—0.5 间)。其他群落水平化学性状的种间、种内变异与土壤环境因子间的相关性总体较低($|r|<0.3$)。

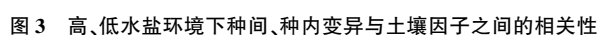
3 讨论

3.1 群落功能性状及种间、种内变异对土壤水盐的响应

化学、形态和生理性状的变异是植物生存策略变化的体现。当土壤水分与盐分发生改变,环境将通过筛选作用影响植物的生长和繁殖,植物利用表型可塑性调节功能性状,调整水分、养分吸收以及抗逆等策略,以适应不同环境。

荒漠植物群落水平 K、Na 及 Mg 含量随着土壤水分、盐分减少而显著升高(图 1),表明植物群落为适应不同水盐生境条件而调整了生存策略。无机离子的积累是植物渗透调节的重要途径^[30]。研究认为,加强对 K^+ 的吸收、积累能力,是植物抵抗干旱逆境的生存策略之一^[31]。光合作用对水分胁迫较为敏感^[32],随着胁迫程度加剧,为避免引起叶绿体的氧化损伤,植物需积累更多 K^+ 以维持光合作用,因此,叶片对 K 的高积累可以有有效的抵御干旱胁迫^[33]。此外,高水盐环境土壤中较高的 Na^+ 将影响植物对 K^+ 的吸收,从而降低植物叶片 K 含量,这可能导致低水盐环境叶片 K 含量显著高于高水盐环境(图 2)。生长于高水盐环境的耐盐植物限制 Na^+ 进入体内,而低水盐环境中的耐旱植物通过提高 Na 含量增加其渗透势,从而保持较高的叶片含水量抵御干旱胁迫,因此低水盐环境叶片 Na 含量显著高于高水盐环境^[18, 34]。植物吸收 Mg 的数量较 K、Ca、Na 少,这可能与植物对 Mg 的需求量较少、吸收能力弱有关^[35]。Mg 在植物光合作用中具有重要地位。低水盐环境群落水平 Mg 含量的升高可能预示着植物光合作用增强,碳水化合物合成增加,这可能是植物适应干旱胁迫加剧的生存策略之一。 Ca^{2+} 是植物体内最普遍的胁迫信使,植物叶片 Ca 含量的变化主要与土壤条件有关^[36],研究区低水盐区域土壤钙含量(18.7 g/kg)显著低于高水盐区域(27.8 g/kg),这与高水盐环境下群落水平 Ca 含量较高相符。此外,Chen 等对胡杨研究发现,盐胁迫可促进 Ca^{2+} 的吸收,这可能也是高水盐环境植物 Ca 含量较高的原因之一^[37]。

已有研究表明,性状的高变异性通常与植物资源获取能力有关^[38]。植物功能性状变异体现了植物对环境变化的适应能力差异。一方面,生境过滤作用选出一组与环境条件相适应的具有相似功能性状的物种,增强群落内物种性状的趋同性;另一方面,群落内同种植物个体间由于资源短缺造成种内竞争加剧,从而导致群落内共存物种发生相适应的种内变异^[8]。不同物种对环境适应能力不同,致使群落内物种组成随环境变化而改变,造成功能性状种间变异。本研究中,随着土壤环境水分、盐分的降低,四种叶抗逆性化学性状的种间变异大多显著增加,这可能与不同水盐环境间物种组成的变化直接相关(高水盐环境植物种数:15 种,低水盐环境植物种数:18 种,两种环境共有种:11 种)。土壤水分是荒漠植物生长、生存的重要因素^[38],K、Na 均与植物抗旱性有关,其种间变异在低水盐区域下增加可能与该环境旱胁迫加剧,部分抗旱能力较弱的植物如甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)等被淘汰而引起的物种组成变化有关^[39]。Ca 是一种重要的细胞膜保护物质,在提高植物耐盐性方面具有重要意义^[16]。本研究中,两种水盐环境群落水平 Ca 含量均存在种间变异,但高水盐环境种间变异显著高于低水盐环境。高水盐区域群落通过选择盐穗木(*Halostachys caspica*)等耐盐物种适应盐胁迫从而导致物种组成发生改变;而低水盐环境下干旱成为影响植物生存的主要胁迫^[29],耐盐物种被耐干旱物种对节刺(*Horaninowia ulicina*)、猪毛菜(*Salsola arbuscula*)等取代,从而导致群落物种组成做出适应性调整^[24]。



<http://www.ecologica.cn>

种内变异是植物应对环境变化的重要响应机制^[40],表征了植物对不同环境的最大适应能力,从根本上决定了植物的生态位宽度^[41]。叶片 K、Ca、Na 的种内变异随水盐降低而升高,说明随着土壤水分的减少,群落为抵抗干旱胁迫,提高对恶劣环境的抵抗力^[42],增加了物种 K、Ca、Na 含量的生态幅宽度。以上指标均与植物耐旱等能力有关,说明这些群落化学性状的改变可能是荒漠植物适应干旱胁迫加剧的一种重要机制。

3.2 土壤环境对群落功能性状种间、种内变异的影响

土壤因子是直接影响植物功能性状变异的关键因子^[38,43-44],明晰高、低两种水盐环境下植物功能性状变异和土壤因子关系的变化规律,可为预测环境变化情形下植物的适应策略提供理论依据和参考。

高水盐环境中,土壤盐分对种间、种内变异的影响达到显著水平($P < 0.1$),此外,其解释率反映了盐胁迫对物种及其耐盐性可能具有普遍的选择作用。研究发现,与土壤环境具有较高相关性($|r| > 0.3$)的种内变异少于种间变异。Siefert 等对全球数据进行 meta 分析后发现,种内变异的高低取决于性状分类的组织尺度(例如个体水平与器官水平性状,生理与形态性状),而不是生活型和环境,这可能是研究区植物群落抗逆性性状种内变异与土壤环境间相关性较低的原因之一^[10]。低水盐环境中,环境因子只解释了约 24.38% 的性状种间、种内变异,表明低水盐环境下研究区植物功能性状变异可能并非由环境因子单独决定,生物遗传、个体间相互作用、个体发育等因素的作用可能更大^[45]。

分析表明,高、低两种水盐环境影响植物生长发育的主要限制因素分别为盐胁迫和干旱胁迫。高水盐环境中,土壤 K 与群落水平 K 种间变异呈负相关,与种内变异则呈正相关;低水盐区域,土壤 SVWC 与叶片 K 种间变异呈负相关,与种内变异则呈正相关。这均与胁迫诱导群落内表型变异假说一致,即恶劣的环境将导致群落种内变异增加,种间变异则减少^[22]。这可能是由于恶劣环境的物种组成较为稳定,因此通过提高种内变异增加群落在高盐和干旱环境中的稳定性,降低物种灭绝风险^[46]。

Ca 是表征植物耐盐性、抗逆性的性状之一。高水盐环境下,高盐对物种组成的限制可能是群落水平 Ca 种间变异与土壤 EC 间呈负相关的内在原因。此外,高水盐环境中,群落 Ca 的种间变异与土壤 pH 关系较密切,这与 Behera 等人“盐胁迫下叶片 Ca^{2+} 变化往往与环境 pH 有关”结论相符^[47]。低水盐叶片 Ca 种间变异与土壤 Ca 呈负相关,这可能是由于低水盐环境土壤 Ca 显著降低且干旱胁迫下缺钙植株的含水量迅速下降导致^[48]。

耐盐植物在高盐环境会减少对 Na 的吸收,而在干旱环境中增加体内 Na 含量。高水盐环境群落水平 Na 种间变异与土壤 EC 呈负相关,低水盐环境则呈正相关;两种环境 EC 与叶片 Na 种内变异均正相关。有研究发现在耐盐能力方面,灌木>乔木>草本^[43]。高水盐环境,盐分胁迫抑制植物生存,因此群落主要由灌木等耐盐力较强的物种组成,而随着水盐含量降低,群落物种中更能适应干旱环境的草本逐渐占领优势,这与本研究高水盐环境以灌木为主,低水盐则以草本植物占优势的特点相符。此外,低水盐环境,叶片 Na 种内变异与土壤 SVWC 呈正相关,说明提高叶片 Na 种内变异是荒漠植物对干旱胁迫的可塑性反应,也是其适应性结果。

高水盐环境,群落水平 Mg 种间变异与土壤 Mg、EC 等均为负相关,且相关性较高。一方面,这可能是与植物体内 Mg 主要来自土壤,而此环境土壤 Mg 含量较高有关;另一方面,Mg 是叶绿体正常结构所必需的^[49],而盐胁迫对大多数植物叶绿素影响较大,可破坏叶绿体导致光合能力减弱。但有学者认为适度盐胁迫可促进骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*) 光合作用^[50],这可能是骆驼刺能够在高水盐环境生存的原因之一。

综上所述,高水盐环境,四种叶片抗逆性化学性状的种间变异主要受到土壤 EC 的影响,种内变异主要与土壤 Na 密切相关,体现植物群落可通过改变物种组成及可塑性变化适应盐分胁迫;低水盐环境,土壤因子与性状变异的相关性虽降低,但土壤 EC、SVWC 对种间、种内变异仍具有较大的影响,体现了植物随着变化环境(土壤盐分含量减少、干旱胁迫的加剧)而进行的适应性策略选择。

4 结论

本文研究了群落水平上荒漠植物叶片 K、Ca、Na、Mg 抗逆性化学指标在不同水盐环境下的变异,及土壤理

化因子与不同性状变异的关系。研究发现低水盐环境植物保持较高的种间、种内变异是适应和抵御干旱胁迫环境的重要适应策略。旱胁迫加剧时,荒漠植物抗逆性化学性状的种间、种内变异可能更多受到遗传、种间关系等的影响,但尚待进一步证实。此外,四种抗逆性状对两种水盐环境的响应策略间接反映了荒漠植物对土壤水盐环境变化的响应策略,即植物群落可能通过筛选富含 K^+ 的植物种以及提高植物 K 性状的种内变异来适应旱胁迫,而通过提高 Na 性状的种内变异来适应盐胁迫。本研究为理解干旱区荒漠植物对胁迫环境的适应机制提供了科学解释。

参考文献 (References):

- [1] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, Steege H T, Morgan H D, van der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380.
- [2] Violle C, Navas M L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [3] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325-339.
- [4] Lepš J, de Bello F, Šmilauer P, Doležal J. Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 2011, 34(5): 856-863.
- [5] Volf M, Redmond C, Albert Á J, Le Bagousse-Pinguet Y, Biella P, Götzenberger L, Hrázský Z, Janeček Š, Klimešová J, Lepš J, Šebelíková L, Vlasatý T, de Bello F. Effects of long- and short-term management on the functional structure of meadows through species turnover and intraspecific trait variability. *Oecologia*, 2016, 180(4): 941-950.
- [6] Lü X T, Hu Y Y, Zhang H Y, Wei H W, Hou S L, Yang G J, Liu Z Y, Wang X B. Intraspecific variation drives community-level stoichiometric responses to nitrogen and water enrichment in a temperate steppe. *Plant and Soil*, 2018, 423(1/2): 307-315.
- [7] Shipley B, Lechowicz M J, Wright I, Reich P B. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, 2006, 87(3): 535-541.
- [8] Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 2010, 98(5): 1134-1140.
- [9] Siefert A, Ritchie M E. Intraspecific trait variation drives functional responses of old-field plant communities to nutrient enrichment. *Oecologia*, 2016, 181(1): 245-255.
- [10] Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert C H, Taudiere A, Fajardo A, Aarssen L W, Baraloto C, Carlucci M B, Cianciaruso M V, de L Dantas V, de Bello F, Duarte L D S, Fonseca C R, Freschet G T, Gaucherand S, Gross N, Hikosaka K, Jackson B, Jung V, Kamiyama C, Katabuchi M, Kembel S W, Kichenin E, Kraft N J B, Lagerström A, Le Bagousse-Pinguet Y, Li Y Z, Mason N, Messier J, Nakashizuka T, Overton J M, Pélzer D A, Pérez-Ramos I M, Pillar V D, Prentice H C, Richardson S, Sasaki T, Schamp B S, Schöb C, Shipley B, Sundqvist M, Sykes M T, Vandewalle M, Wardle D A. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 2015, 18(12): 1406-1419.
- [11] 王进, 朱江, 艾训儒, 姚兰, 黄小, 吴漫玲, 朱强, 洪建峰. 湖北星斗山地形变化对不同生活型植物叶功能性状的影响. *植物生态学报*, 2019, 43(5): 447-457.
- [12] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [13] 康勇, 熊梦辉, 黄瑾, 龙文兴, 杨小波, 臧润国, 王茜茜, 林灯. 海南岛霸王岭热带云雾林木本植物功能性状的分异规律. *生态学报*, 2017, 37(5): 1572-1582.
- [14] 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.
- [15] Si J H, Feng Q, Yu T F, Zhao C Y, Li W. Variation in *Populus euphratica* foliar carbon isotope composition and osmotic solute for different groundwater depths in an arid region of China. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2015, 187(11): 705.
- [16] 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.
- [17] 邓来飞, 张飞, 齐亚霄, 袁婕. 基于参数优化 SVM 方法识别盐生植被钠离子光谱特征. *光谱学与光谱分析*, 2020, 40(1): 247-254.
- [18] 王博. 中国北方典型沙生植物叶片养分回收与功能特征的研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2017.
- [19] 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.
- [20] 王凤茹, 张红, 商振清, 李广敏. 水分胁迫及复水过程中小麦幼苗叶片内 Ca^{2+} 的定位. *植物生理学报*, 2000, 26(4): 280-282.
- [21] Zhao C Z, Zhang H, Song C P, Zhu J K, Shabala S. Mechanisms of plant responses and adaptation to soil salinity. *The Innovation*, 2020, 1(1): 100017.
- [22] Niu K C, Zhang S T, Lechowicz M J. Harsh environmental regimes increase the functional significance of intraspecific variation in plant

- communities. *Functional Ecology*, 2020, 34(8): 1666-1677.
- [23] 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): 1541-1550.
- [24] 马辉英, 杨晓东, 吕光辉, 何学敏, 张雪妮, 汪溪远, 李岩. 新疆艾比湖湿地自然保护区荒漠优势种体内的水分来源. *生态学报*, 2017, 37(3): 829-840.
- [25] 李艳红, 朱海强, 方丽章, 李发东. 艾比湖湿地植物群落土壤酶活性特征及影响因素. *生态学报*, 2020, 40(2): 549-559.
- [26] 王勇辉, 焦黎. 艾比湖湿地土壤有机碳及储量空间分布特征. *生态学报*, 2016, 36(18): 5893-5901.
- [27] 张雪妮, 李岩, 何学敏, 吕光辉. 水盐变化对荒漠植物功能多样性与物种多样性关系的影响. *生态学杂志*, 2019, 38(8): 2354-2360.
- [28] 董鸣. 陆地生物群落调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社, 1997.
- [29] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [30] 陈伟, 蔡昆争, 陈基宁. 硅和干旱胁迫对水稻叶片光合特性和矿质养分吸收的影响. *生态学报*, 2012, 32(8): 2620-2628.
- [31] Kusvuran S. Influence of drought stress on growth, ion accumulation and antioxidative enzymes in okra genotypes. *International Journal of Agriculture & Biology*, 2012, 14(3): 401-406.
- [32] Teng K Q, Li J Z, Liu L, Han Y C, Du Y X, Zhang J, Sun H Z, Zhao Q Z. Exogenous ABA induces drought tolerance in upland rice: the role of chloroplast and ABA biosynthesis-related gene expression on photosystem II during PEG stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36(8): 2219-2227.
- [33] Cakmak I. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2005, 168(4): 521-530.
- [34] Mansour M M F, Salama K H A. Cellular basis of salinity tolerance in plants. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, 52(2): 113-122.
- [35] 李延, 刘星辉, 庄卫民. Mg 对乌龙岭龙眼苗期植株生长的影响及诊断指标. *福建农业大学学报*, 2001, 30(3): 394-397.
- [36] 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.
- [37] Chen S L, Li J K, Wang S S, Fritz E, Hüttermann A, Altman A. Effects of NaCl on shoot growth, transpiration, ion compartmentation, and transport in regenerated plants of *Populus euphratica* and *Populus tomentosa*. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33(6): 967-975.
- [38] 赵广帅, 刘珉, 石培礼, 宗宁, 张鑫, 张宪洲. 羌塘高原降水梯度植物叶片、根系性状变异和生态适应对策. *生态学报*, 2020, 40(1): 295-309.
- [39] 许爱云, 曹兵, 谢云. 干旱风沙区煤炭基地 12 种草本植物对干旱胁迫的生理生态响应及抗旱性评价. *草业学报*, 2020, 29(10): 22-34.
- [40] Laforest-Lapointe I, Martínez-Vilalta J, Retana J. Intraspecific variability in functional traits matters: case study of Scots pine. *Oecologia*, 2014, 175(4): 1337-1348.
- [41] Ackerly D D, Cornwell W K. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within-and among-community components. *Ecology Letters*, 2007, 10(2): 135-145.
- [42] He D, Chen Y F, Zhao K N, Cornelissen J H C, Chu C J. Intra-and interspecific trait variations reveal functional relationships between specific leaf area and soil niche within a subtropical forest. *Annals of Botany*, 2018, 121(6): 1173-1182.
- [43] Holdaway R J, Richardson S J, Dickie I A, Peltzer D A, Coomes D A. Species-and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology*, 2011, 99(4): 954-963.
- [44] 支晓蓉, 杨秀艳, 任坚毅, 武海雯, 朱建峰, 张华新. 我国园林植物耐盐性评价及鉴定研究进展. *世界林业研究*, 2018, 31(5): 51-57.
- [45] Violle C, Enquist B J, McGill B J, Lin J, Albert C H, Hulshof C, Jung V, Messier J. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 2012, 27(4): 244-252.
- [46] 孙小颖. 种内特征变异对木本植物个体生长的影响及种间关系的响应[D]. 上海: 华东师范大学, 2016.
- [47] Behera S, Xu Z L, Luoni L, Bonza M C, Doccia F G, De Michelis M I, Morris R J, Schwarzländer M, Costa A. Cellular Ca^{2+} signals generate defined pH signatures in plants. *The Plant Cell*, 2018, 30(11): 2704-2719.
- [48] 檀建新, 董永华, 张伟, 李广敏, 商振清, 韩建民. 钙对渗透胁迫下玉米幼苗内源激素和多胺含量的影响(简报). *植物生理学报通讯*, 1998, 34(2): 94-96.
- [49] Huber S C, Maury W. Effects of magnesium on intact chloroplasts: I. Evidence for activation of (sodium) potassium/proton exchange across the chloroplast envelope. *Plant Physiology*, 1980, 65(2): 350-354.
- [50] 吾木提汗·卡克木, 海利力·库尔班, 陈其军, 王学臣. 盐胁迫条件下骆驼刺与绿豆光合日变化特征及午休现象的成因. *干旱区研究*, 2012, 29(6): 1039-1045.