

DOI: 10.5846/stxb202203300788

朱弘, 杨乐, 李东宾, 何立平, 岳春雷, 李贺鹏. 浙江四明山沼泽湿地植物功能性状研究. 生态学报, 2023, 43(7): 2881-2890.

Zhu H, Yang L, Li D B, He L P, Yue C L, Li H P. Functional traits of twelve species of marsh plants in Siming Mountain, Zhejiang Province. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(7): 2881-2890.

浙江四明山沼泽湿地植物功能性状研究

朱 弘^{1,2}, 杨 乐^{1,2,3}, 李东宾⁴, 何立平⁴, 岳春雷^{1,2}, 李贺鹏^{1,2,*}

1 浙江省林业科学研究院, 杭州 310023

2 浙江省湿地研究中心, 杭州 310023

3 浙江水利水电学院水利与环境工程学院, 杭州 310018

4 宁波市林场, 宁波 315440

摘要: 为理解浙东亚高山沼泽湿地不同植物的生态策略, 收集了浙江四明山 12 种典型沼泽湿地植物, 对其主要功能性状进行了统计比较。结果表明: (1) 不同沼泽湿地植物功能性状变异程度不同, 变异系数 (CV) 最大为叶片密度 (216.16%), 最小为相对叶绿素含量 (22.84%), 平均变异为 112.86%。(2) 叶周长分别和叶面积、叶干重、叶长和叶长宽比呈显著正相关 ($P < 0.05$); 叶形指数与叶面积、叶长、叶长宽比和叶片密度呈显著负相关 ($P < 0.05$); 棘刺与比叶面积呈显著正相关 ($P < 0.05$); 生活史与相对叶绿素含量呈显著正相关 ($P < 0.05$); 根状茎或匍匐茎与叶形指数呈显著负相关 ($P < 0.05$); 生活型与异形叶性呈显著负相关 ($P < 0.05$)。(3) 17 项功能性状主成分分析 (PCA) 的前 3 大主成分累计贡献率达到 71.47%, 可综合表征和概述为: 植物叶片的质量和大小 (35.72%)、对水分和氮素的吸收 (18.74%)、植物抵御草食动物的能力和强光下的自我保护能力 (17.01%)。(4) 物种-功能性状排序图结合 UPGMA 聚类分析均支持将 12 种植物划分为 2 个功能组, 第 1 功能组包含野慈姑 (*Sagittaria trifolia*) 和萱草 (*Hemerocallis fulva*), 采取“高投入-缓慢回报”策略, 而第 2 功能组包含其余 10 种植物, 采取“低投入-快速回报”策略。总之, 四明山沼泽湿地植物功能性状变异丰富, 物种通过功能性状间的组合和权衡, 形成了不同的植物功能组, 从而提高了山区沼泽湿地异质生境的适应性。

关键词: 亚热带山区沼泽湿地; 功能性状; 变异; 权衡; 植物功能组; 生态策略

Functional traits of twelve species of marsh plants in Siming Mountain, Zhejiang Province

ZHU Hong^{1,2}, YANG Le^{1,2,3}, LI Dongbin⁴, HE Liping⁴, YUE Chunlei^{1,2}, LI Hepeng^{1,2,*}

1 Zhejiang Academy of Forestry, Hangzhou 310023, China

2 Research Centre for Zhejiang Wetland, Hangzhou 310023, China

3 College of Water Conservation and Environmental Engineering, Zhejiang University of Water Resources and Electric Power, Hangzhou 310018, China

4 Ningbo Forest Farm, Ningbo 315440, China

Abstract: To understand the ecological strategies of different marsh plants in subalpine forests of eastern Zhejiang, twelve typical marsh plants in Siming Mountain, Zhejiang Province, were collected, and their main functional traits were statistically compared. Results showed that: (1) the plant functional traits in different marsh plants exhibited some degrees of variation. The maximum coefficient of variation (CV) was leaf density (216.16%), while the minimum was relative chlorophyll content (22.84%), with the average variation reached to 112.86%. (2) Leaf perimeter was significantly positively correlated with leaf area, leaf dry weight, leaf length and leaf length to width ratio ($P < 0.05$). Leaf shape index

基金项目: 浙江省省属科研院所扶持专项 (2021F1065-4, 2020F1065-6); 浙江省公益技术应用研究项目 (LGF22C030001)

收稿日期: 2022-03-30; **网络出版日期:** 2022-11-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 8656141@qq.com

was significantly negatively correlated with leaf area, leaf length, leaf length to width ratio and leaf density ($P < 0.05$). Thorn was significantly positively correlated with specific leaf area ($P < 0.05$), and life history was significantly positively correlated with relative chlorophyll content ($P < 0.05$). Rhizome or stolon was negatively correlated with leaf shape index ($P < 0.05$). There was a significant negative correlation between growth type and heterophylly ($P < 0.05$). (3) The cumulative contribution rate of the first three principal components of the 17 functional traits principal component analysis (PCA) reached 71.47%, which can be comprehensively characterized and summarized as follows: the quality and size of plant leaves (35.72%), the effect on water and nitrogen absorption (18.74%), the ability of plants to resist herbivores and self-protection ability under strong light (17.01%). (4) The species-functional trait ranking diagram combined with UPGMA cluster analysis supports the division of 12 plants into two functional groups. The first functional group includes *Sagittaria trifolia* and *Hemerocallis fulva*, adopting a “high investment-slow returns” strategy, while the second functional group contains the remaining 10 plants, adopting a “low investment-quick returns” strategy. In conclusion, the variation of plant functional traits was abundant in Simingshan marsh, and the species have formed different plant functional groups through the combination and the trade-off between functional traits, hence improving the adaptability of the heterogeneous marsh habitat in the mountainous marsh.

Key Words: the subtropical mountainous marshes; functional traits; variation; trade-off; plant functional groups; ecological strategy

植物功能性状是指植物具有的与其个体生长、定植、繁殖和存活紧密相关的一系列核心属性^[1-2],且这些属性能够单独或联合响应植被对环境梯度的变化,进而显著影响生态系统功能^[3-4]。同时,植物功能性状之间存在着广泛的内在联系,经过自然筛选形成的性状组合也被称为权衡关系(trade-off)或生态策略(ecological strategy)^[5]。例如,比叶面积(specific leaf area, SLA)就是反映植物生长过程中对光能的捕获能力和可利用资源的分配策略的一个重要功能性状指标^[6],研究显示 SLA 与叶干物质含量、叶氮含量等其它功能性状呈显著正相关^[7],SLA 较大的植物多倾向于湿润且资源丰富的环境中^[8]。植物功能性状指标具有易于测定、可塑性强等特点,通过对大量植物进行横向比较,既可以表征植物物种间的差异,又能够反映不同植物对外界环境的适应力^[9-10]。近 20 年的研究表明,相比传统基于植物分类与数量的研究,植物功能性状从个体、种群、群落和生态系统等不同尺度上对于探索植物对环境适应策略、生态位分化、物种共存和群落构建机制等重要生态学研究均扮演了关键角色^[11-13]。

湿地植物是湿地生态系统功能发挥的重要载体,加强对湿地植物功能性状的研究,对人们有效了解湿地生态系统的功能维持机制,应对人类活动和气候变化等干扰因素,维持湿地健康安全等方面具有重要意义^[14]。浙江省地处亚热带季风区,拥有独特的亚高山天然沼泽湿地资源,暖湿潮湿与高度异质性生境演化出了丰富多样的湿地种类,为湿地研究提供了宝贵的天然场所,然而目前有关该区域湿地类型研究相对缓慢,为数不多的报道主要集中在湿地植被多样性^[15]和土壤生态化学计量^[16]的研究,有关沼泽湿地植物功能性状变异特征、权衡关系及适应机制的研究鲜见报道。为此,笔者对浙江四明山区沼泽湿地 12 种典型草本植物的 17 项功能性状开展定性定量解析,旨在揭示和理解区域尺度上的沼泽湿地植物的生态适应性和资源利用策略,从而为亚热带山区沼泽湿地多样性的维持机制研究提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究样地位于浙江省宁波市余姚市四明山上水库,地理范围为北纬 29°41′49.19″N—29°41′56.40″N,东经 121°02′52.80″E—121°03′00″E,总面积约 3163.64 m²,地势自西南向东北递减,平均海拔 844 m^[17]。为典型中亚热带季风气候,年平均温 13.85℃,无霜期 203 d,年平均降水量约 1 560 mm,年平均相对湿度为 83%。夏

季凉爽,7月平均气温22.9—24.6℃,最高温不超过35℃;冬季寒冷,1月平均气温-2—1℃,极端低温可达-14℃。区域内大部分母岩为砂砾岩,土壤以黄壤为主,pH值4.5—6.5。

1.2 物种的选择和样品采集

2021年5月下旬,在研究区内设置7个面积为20 m × 20 m固定样方,采用典型取样法开展群落样方调查,记录样方中涉及植物的名称、株高、盖度、株数等相关指标,根据群落调查的结果,选取了分属9科11属的12种代表性沼泽湿地优势种和主要伴生植物作为研究对象(表1)。在各样方内,随机选取无上部遮阴、无病虫害、生长健康的不同物种各10株作为样株,装入防水自封袋中,带回实验室后立即测量。

表1 四明山12种沼泽湿地植物基本特征

Table 1 Basic characteristic of twelve marsh plants in Siming Mountain

序号 No.	物种 Species	科 Family	属 Genus	群落地位 Community status
1	萱草 <i>Hemerocallis fulva</i>	阿福花科	萱草属	优势种
2	柳叶箬 <i>Isachne globosa</i>	禾本科	柳叶箬属	优势种
3	柔枝莠竹 <i>Microstegium vimineum</i>	禾本科	莠竹属	伴生种
4	星宿菜 <i>Lysimachia fortunei</i>	报春花科	珍珠菜属	伴生种
5	地耳草 <i>Hypericum japonicum</i>	金丝桃科	金丝桃属	伴生种
6	稀花蓼 <i>Polygonum dissitiflorum</i>	蓼科	蓼属	伴生种
7	三腺金丝桃 <i>Triadenum breviflorum</i>	金丝桃科	三腺金丝桃属	伴生种
8	眼子菜 <i>Potamogeton distinctus</i>	眼子菜科	眼子菜属	伴生种
9	野慈姑 <i>Sagittaria trifolia</i>	泽泻科	慈姑属	伴生种
10	柔毛堇菜 <i>Viola fargesii</i>	堇菜科	堇菜属	伴生种
11	剪刀股 <i>Ixeris japonica</i>	菊科	苦蕒菜属	伴生种
12	戟叶蓼 <i>Polygonum thunbergii</i>	蓼科	蓼属	优势种

1.3 植物功能性状指标测定

测定的植物功能性状共计17项,由定量指标和定性指标两套数据构成。其中定量指标以植物叶片功能性状为研究内容,包括叶长(leaf length, *LL*)、叶宽(leaf width, *LW*)、叶长宽比(length to width ratio, *LWR*)、叶面积(leaf area, *LA*)、叶周长(leaf perimeter, *LP*)、叶厚度(leaf thickness, *LT*)、叶形指数(leaf shape index, *LSI*)、叶干重(leaf dry weight, *LDW*)、比叶面积、叶片密度(leaf density, *LD*)、及相对叶绿素含量(relative chlorophyll content, *SPAD*)11项。在定性指标中,参考赵连春等^[4]的研究,又选取包括生活史(life history, *LH*)、生活型、异形叶性(heterophylly, *He*)、棘刺(thorns, *Th*)、毛被(trichomes, *Tr*)、根状茎或匍匐茎(rhizome or stolon, *RS*)6项(表2)。

表2 用于12种沼泽湿地植物分析的功能性状的定性指标

Table 2 Qualitative index of functional traits for 12 marsh plants

功能性状 Functional traits	计分方式 Scoring method	涉及的生理生态进程 Related physiological processes
生活型 Life form, <i>LF</i>	根着浮叶(1);挺水(2);两栖类湿生(3)	生理生态适应
生活史 Life history, <i>Lh</i>	一年生(1);多年生(2)	种群的存续
异形叶性 Heterophylly, <i>He</i>	有(1);无(0)	适应水位的周期性变化
棘刺 Thorn, <i>Th</i>	有(1);无(0)	抵御草食性动物取食
毛被 Trichome, <i>Tr</i>	有(1);无(0)	抵御草食性动物取食/紫外辐射/蒸腾/热量
根状茎或匍匐茎 Rhizome or stolon, <i>RS</i>	有(1);无(0)	转移;吸收;激素;储存O ₂

将12种沼泽湿地植物样株利用扫描仪(Lide120, Cannon, Vietnam)进行批量扫描,所获得的电子图像通过Image J 1.53e 软件(<https://imagej.nih.gov/ij/download.html>)比例尺校正后,依次测定叶长、叶宽、叶面积和

叶周长;叶厚度由精度为 0.01 的数显游标卡尺(111—101V—10G, Guanglu, China)测量;叶干重将叶片剪下后置于烘箱,85℃恒温持续 48 h 至烘干后由电子天平称测量;根据上述指标,再分别计算叶长宽比: $LWR = LL/LW$ 、叶片密度: $LD = LDW/LA \times LT$ 、叶形指数: $LSI = 4 \times \pi \times (LA/LP^2)$ 和比叶面积: $SLA = LA/LDW$ 。相对叶绿素含量(relative chlorophyll content, SPAD)利用叶绿素计(SPAD-502 Plus, Konica Minolta, Japan)测定,测量时避开中脉,重复 3 次取平均值。

1.4 数据分析

利用 Microsoft Excel 2010 对植物功能性状数据进行初步整理,对各项功能性状的平均值和标准差和变异系数(CV)进行统计并绘制箱线图。为满足数据服从正态分布的和降低异常值对分析的干扰,首先利用 SPSS 18.0 统计软件对原始数据进行 Z-score 的标准化处理。进一步在 PAST version 4.03 统计软件包(<http://folk.uio.no/ohammer/past/>)中,运用 Pearson 相关性分析和主成分分析(principal component analysis, PCA)对不同功能性状进行统计分析。基于物种间的功能性状,进行聚类分析,考虑到混合类型数据,采用基于 Gower 相似系数的非加权组平均算法(unweighted pair-group method with arithmetic means, UPGMA),分支上的支持度以靴带值运行 999 次获得。

2 结果与分析

2.1 四明山沼泽湿地典型植物叶功能性状特征

在四明山沼泽湿地植物功能性状总特征中,叶片密度($CV = 216.16\%$)、叶长宽比($CV = 151.07\%$)和叶长($CV = 167.62\%$)变化范围最大,而相对叶绿素含量($CV = 22.84\%$)的变化范围最小(表 3)。

表 3 四明山代表性沼泽湿地植物的功能性状的定量指标

Table 3 Quantitative index of functional traits for typical marsh plants in Siming Mountain

功能性状 Functional traits	平均值±标准差 Mean±SD	最小值 Minimum	最大值 Maximum	变异系数/% Coefficient of variation
叶长 LL/cm	9.07±4.39	0.82	56.80	167.62
叶宽 LW/cm	1.91±1.41	0.50	4.36	74.09
叶长宽比/LWR	6.12±9.24	0.76	34.22	151.07
叶面积 LA/cm^2	13.15±18.95	0.41	57.98	144.08
叶周长 LP/cm	23.33±32.57	2.36	117.95	139.61
叶厚度 LT/mm	0.41±0.27	0.08	1.09	65.60
叶形指数 LSI	0.47±0.26	0.05	0.92	54.25
叶干重 LDW/g	0.14±0.15	0.04	0.47	107.47
比叶面积 $SLA/(cm^2/mg)$	117.58±170.31	5.88	385.62	98.71
叶片密度 $LD/(g/cm^3)$	0.33±0.71	0.01	2.12	216.16
相对叶绿素含量 SPAD	36.15±8.26	26.30	50.88	22.84

LL : leaf length; LW : leaf width; LWR : length to width ratio; LA : leaf area; LP : leaf perimeter; LT : leaf thickness; $SPAD$: relative chlorophyll content; LSI : leaf shape index; LDW : leaf dry weight; SLA : specific leaf area; LD : leaf density

在物种水平,不同沼泽湿地植物物种间的相同性状值差异明显,且不同性状有不同权衡。具体表现为:萱草是叶长($LL = (56.80 \pm 2.46) cm$)最长、叶面积($LA = (57.98 \pm 15.06) cm^2$)最大、叶周长($LP = (117.95 \pm 12.16) cm$)最长、但叶形指数($LSI = (0.052 \pm 0.01)$)最小的物种,与之相对应地耳草是叶长($LL = (0.82 \pm 0.05) cm$)最短、叶面积($LA = (0.41 \pm 0.03) cm^2$)最小、叶周长($LP = (2.36 \pm 0.08) cm$)最短、叶形指数($LSI = (0.992 \pm 0.02)$)最大的物种;野慈姑是叶宽($LW = (4.36 \pm 1.08) cm$)最宽的物种,而柔枝莠竹是叶宽度($LW = (0.50 \pm 0.05) cm$)最窄的物种,但前者是叶厚度($LT = (1.09 \pm 0.15) mm$)最厚的物种,而后者是叶厚度($LT = (0.08 \pm 0.02) mm$)最薄的物种;萱草的叶长宽比($LWR = 34.36 \pm 1.87$)最大,柔毛堇菜的叶长宽比($LWR = 0.76 \pm 0.08$)最小;眼子菜的相对叶绿素含量($SPAD = 50.88 \pm 1.99$)最高,地耳草的相对叶绿素含量($SPAD = 26.30 \pm 4.37$)最低(图 1)。

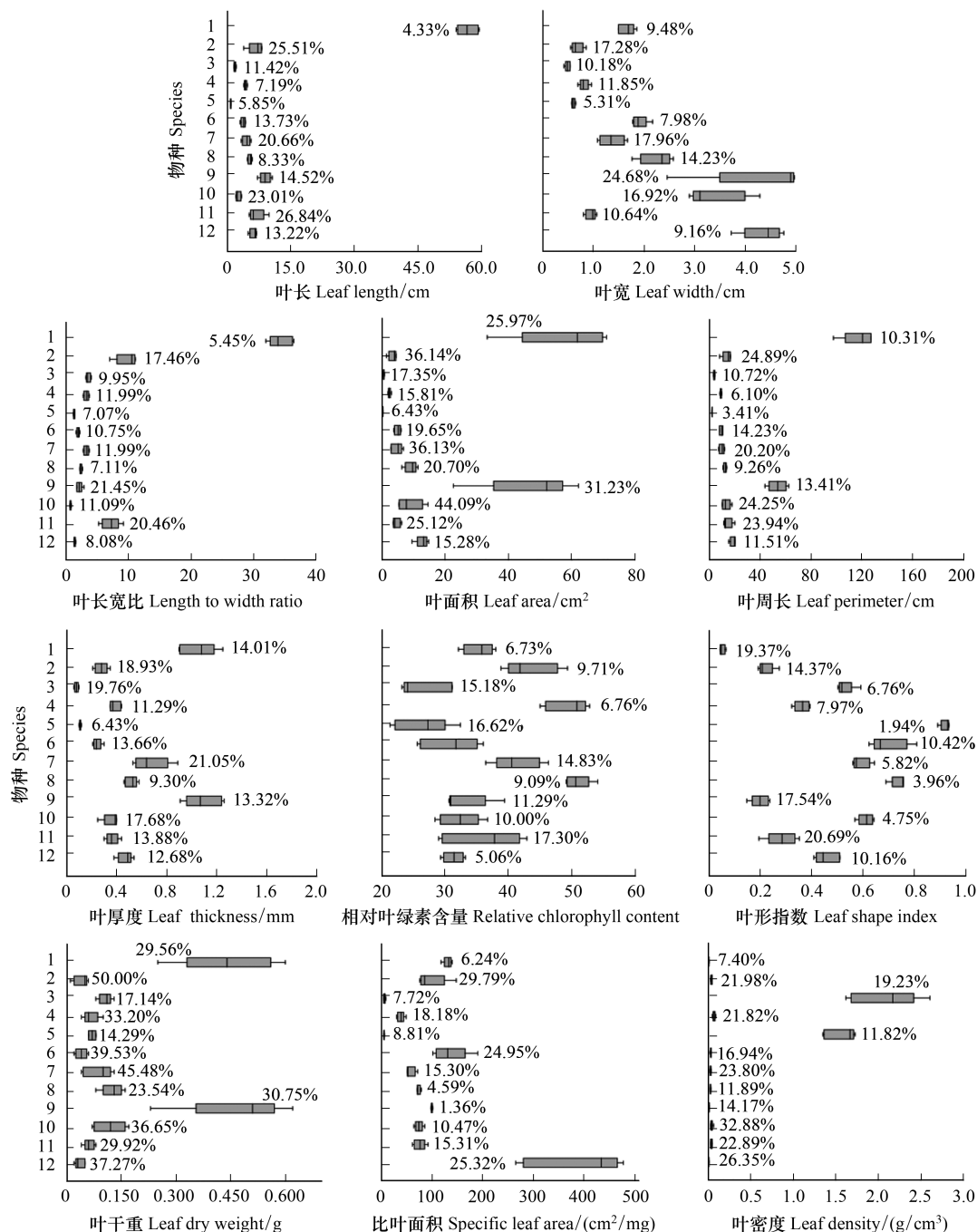


图1 四明山12种沼泽湿地植物功能性状定量指标的箱线图

Fig.1 Box plots of quantitative index of functional traits for 12 species of marsh plants in Siming Mountain

图中的百分数据为变异系数(CV);纵坐标的1—12对应物种,1: 草苣 *Hemerocallis fulva*;2: 柳叶箬 *Isachne globe*;3: 柔枝莠竹 *Microstegium vimineum*;4: 星宿菜 *Lysimachia fortune*;5: 地耳草 *Hypericum japonicum*;6: 稀花蓼 *Polygonum dissitiflorum*;7: 三腺金丝桃 *Triadenum breviflorum*;8: 眼子菜 *Potamogeton distinctus*;9: 野慈姑 *Sagittaria trifolia*;10: 柔毛堇菜 *Viola fargesii*;11: 剪刀股 *Ixeris japonica*;12: 戟叶蓼 *Polygonum thunbergii*;LL: 叶长 leaf length;LW: 叶宽 leaf width;LWR: 叶长宽比 length to width ratio;LA: 叶面积 leaf area;LP: 叶周长 leaf perimeter;LT: 叶厚度 leaf thickness;SPAD: 相对叶绿素含量 relative chlorophyll content;LSI: 叶形指数 leaf shape index;LDW: 叶干重 leaf dry weight;SLA: 比叶面积 specific leaf area;LD: 叶片密度 leaf density

2.2 12种湿地植物功能性状的相关性分析

对12种沼泽湿地植物的17项功能性状的Pearson相关性分析。结果表明:叶干重(LDW)与叶面积(LA)

呈显著正相关($r=0.950, P=0.000$)。叶长(LL)与叶面积、叶干重呈显著正相关($r=0.804, P=0.002; r=0.677, P=0.016$)。叶宽(LW)与叶厚(LT)和比叶面积(SLA)显著正相关($r=0.651, P=0.022; r=0.655, P=0.021$)。叶长宽比(LWR)与叶面积和叶长呈显著正相关($r=0.663, P=0.019; r=0.963, P=0.000$)。叶周长(LP)与叶面积、叶干重、叶长和叶长宽比呈显著正相关($r=0.946, P=0.000; r=0.852, P=0.000; r=0.952, P=0.000; r=0.865, P=0.000$)。叶形指数(LSI)与叶面积、叶长、叶长宽比和叶周长呈显著负相关($r=-0.633, P=0.027; r=-0.612, P=0.034; r=-0.652, P=0.022; r=-0.675, P=0.016$)。棘刺(Th)与比叶面积呈显著正相关($r=0.761, P=0.004$)。生活史(Lh)与相对叶绿素含量($SPAD$)呈显著正相关($r=0.659, P=0.020$)。根状茎或匍匐茎(RS)与叶形指数呈显著负相关($r=-0.587, P=0.045$)。生活型(LF)与异形叶性(He)呈显著负相关($r=-0.594, P=0.042$)(图2)。

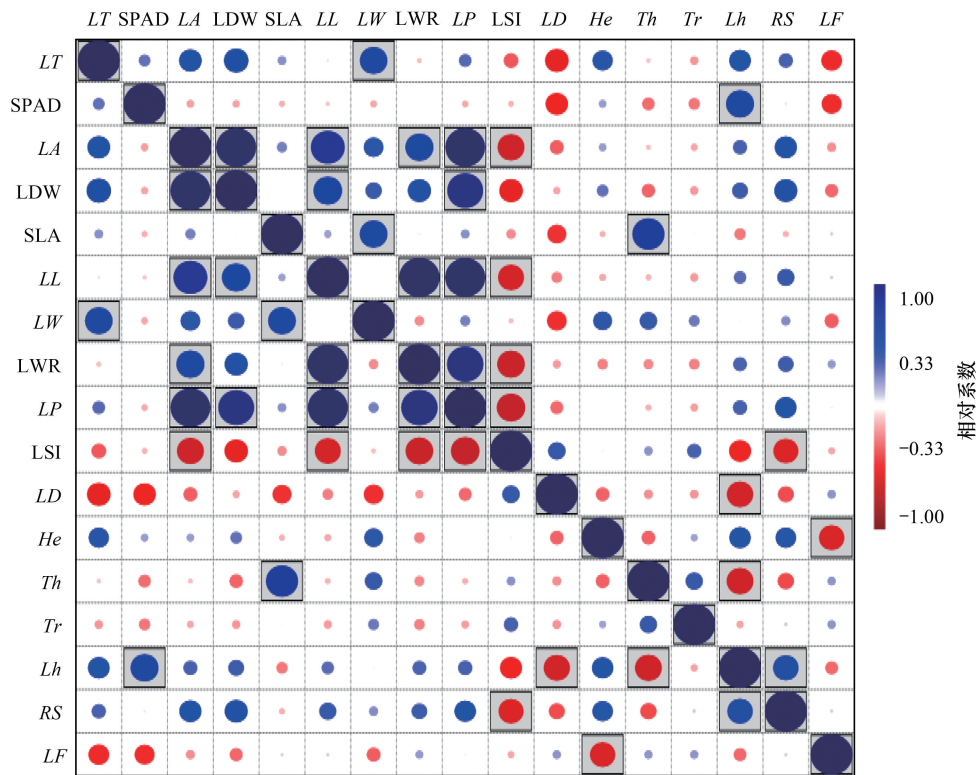


图2 17个植物功能性状指标的 Pearson 相关性热图

Fig.2 Pearson correlation map for 17 plant functional traits

灰色方块的表示显著度 $P<0.05$; LT : leaf thickness 叶厚度; $SPAD$: relative chlorophyll content 相对叶绿素含量; LA : leaf area 叶面积; LDW : leaf dry weight 叶干重; SLA : specific leaf area 比叶面积; LL : leaf long 叶长; LW : leaf width 叶宽; LWR : length to width ratio 叶长宽比; LP : leaf perimeter 叶周长; LSI : leaf shape index 叶形指数; LD : leaf density 叶片密度; He : heterophylly 异形叶性; Th : thorns 棘刺; Tr : trichomes 毛被; Lh : life history 生活史; RS : rhizome or stolon 根状茎或匍匐茎; LF : life form 生态型

2.3 12种沼泽湿地植物功能性状的主成分分析

结合 PCA 碎石图折线“拐点”趋势,选取 11 个主成分中的前 3 个主成分,其方差贡献率分别为 35.72%、18.74%和 17.01%,累计贡献率达到 71.47%,可以代表 17 项功能性状大部分信息量(表 4)。

第 1 主成分的特征值为 6.07,在叶面积(0.371)、叶周长(0.364)和叶干重(0.352)上具有较大正载荷,主要表征的是植物叶片的质量和大小。第 2 主成分的特征值为 3.19,在异形叶性(0.414)、叶厚(0.331)和 $SPAD$ (0.321)上具有较大正载荷,主要表征植物对水分和氮素的吸收。第 3 主成分的特征值为 1.63,在棘刺(0.512)和比叶面积(0.502)上具有较大正载荷,主要表征植物抵御草食动物的能力和强光下的自我保护能力(表 5)。

表 4 前 5 个主成分方差解释

Table 4 Variance explanation of the first five principal components

主成分 Principal component	特征值 Eigenvalue	方差贡献率 Variance contribution rate/%	累计贡献率 Cumulative contribution rate/%
PC1	6.07	35.72	35.72
PC2	3.19	18.74	54.46
PC3	1.63	17.01	71.47

表 5 前 3 个主成分相对于 17 个功能性状的得分系数

Table 5 Score coefficients of first three principle components corresponding to 17 functional traits

功能性状 Functional traits	主成分 Principal component			功能性状 Functional traits	主成分 Principal component		
	PC1	PC2	PC3		PC1	PC2	PC3
叶厚度 <i>LT</i> /mm	0.237	0.331	0.144	叶形指数 <i>LSI</i>	-0.316	0.111	0.033
相对叶绿素含量 <i>SPAD</i>	0.058	0.321	-0.223	叶片密度 <i>LD</i> /(g/cm ³)	-0.212	-0.242	-0.195
叶面积 <i>LA</i> /cm ²	0.371	-0.103	0.126	异形叶性 <i>He</i>	0.217	0.414	-0.013
叶干重 <i>LDW</i> /g	0.352	-0.043	0.017	棘刺 <i>Th</i>	-0.123	-0.094	0.512
比叶面积 <i>SLA</i> /(cm ² /mg)	0.056	-0.047	0.502	毛被 <i>Tr</i>	-0.091	0.050	0.238
叶长 <i>LL</i> /cm	0.318	-0.301	-0.010	生活史 <i>Lh</i>	0.266	0.266	-0.258
叶宽 <i>LW</i> /cm	0.143	0.223	0.461	根状茎或匍匐茎 <i>RS</i>	0.279	0.065	-0.085
叶长宽比 <i>LWR</i>	0.283	-0.339	-0.119	生活型 <i>LF</i>	-0.094	-0.374	0.022
叶周长 <i>LP</i> /cm	0.364	-0.220	0.053				

通过 PCA 物种-功能性状排序图可以看到,17 项叶功能性状指标发生明显的趋异分化现象,12 种植物被明显的划分为 2 个功能组。第 1 个功能组包含野慈姑和萱草,位于第 1 主成分分轴的正向区域,前者具有较长的生活史、根状茎或匍匐茎,后者具有较大的叶干重、叶面积、叶周长、叶长和叶长宽比。第 2 个功能组包含其余 10 个植物,除眼子菜和剪刀股 2 个植物外,其余均位于第 1 主成分分轴的负向区域,具有较低的叶片密度、较高的比叶面积和长生长有棘刺及毛被(图 3)。

2.4 基于植物功能性状的 12 种沼泽湿地植物聚类分析

通过对 12 种代表性沼泽湿地植物进行 UPGMA 聚类分析的结果表明,在相似距离为 0.375—0.450 之间可将所有植物划分为两支,第一支包含萱草和野慈姑;第二支包含其余 10 个物种,其中又可进一步划分为由眼子菜、三腺金丝桃、柳叶箬、剪刀股、星宿菜及柔毛堇菜和稀花蓼、戟叶蓼、地耳草和柔枝莠竹构成的两个亚支(图 4)。

3 讨论

3.1 沼泽湿地植物功能性状的变异特性

植物功能性状能够客观表达植物对不同环境的适应策略和资源利用效率^[18],功能性状的变异反映了植物各类适应机制的相对重要性以及与气候、地形的交互作用^[19],其变异幅度随生境而异,是物种对环境变化长期适应的结果^[20]。本研究结果显示,四明山 12 种沼泽湿地植物功能性状在种间和种内均存在不同程度的变异(图 1),变异区间为 22.84%—216.16%,总体平均变异高达 112.86%,相较于其它植被类型或生境,如黔中喀斯特地貌^[21]和粤东地区^[9],其功能性状变异幅度较高。在所有功能性状中叶片密度(*CV*=216.16%)变异系数最大,由于叶片密度与植物的生长发育、抵御病虫害功能密切相关^[22—23],反映了沼泽植物在应对沼泽生境胁迫下的可塑性。与之相对,相对叶绿素含量(*CV*=22.84%)变异系数最小,由于相对叶绿素含量与植物氮素吸收呈显著线性关系^[24],且后者是叶片光合能力的关键限制因素,说明相对氮素吸收是资源获取轴上较稳定的变量,沼泽湿地植物随高光环境的影响而发生趋同效应。

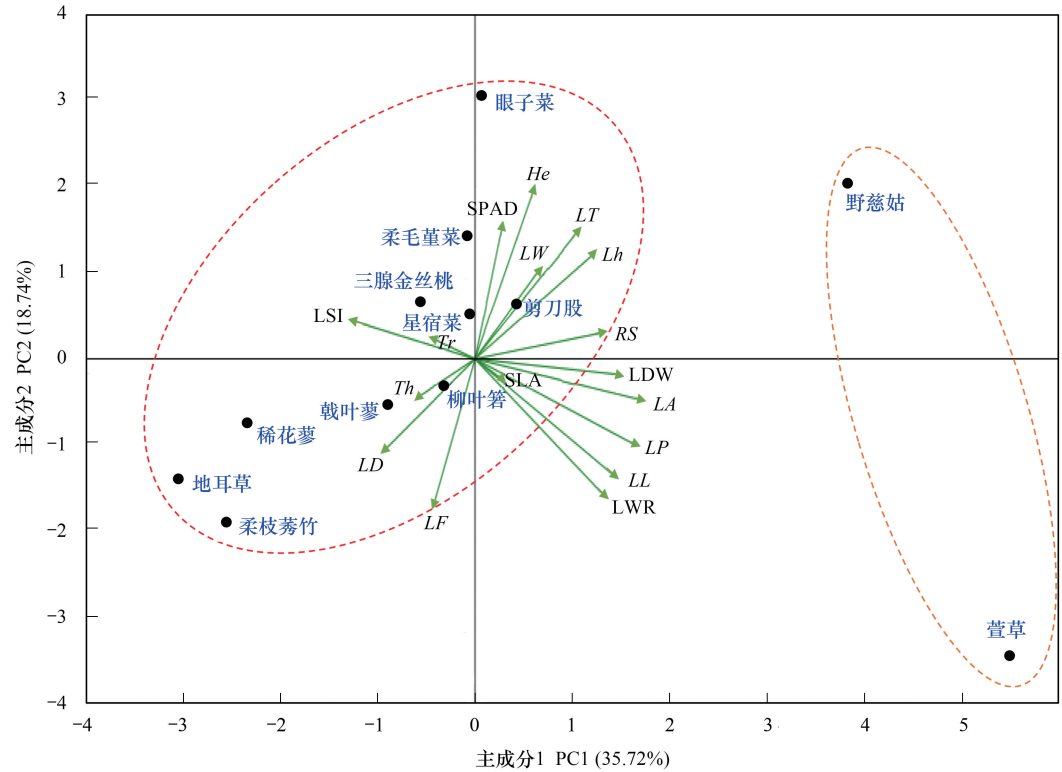


图 3 12 种沼泽湿地植物功能性状 PCA 排序图
Fig.3 PCA ordination of 12 species of marsh plants

SPAD:相对叶绿素含量 Relative chlorophyll content; *Lh*:生活史 Life history; *LF*:生态型 Life form; *He*:异形叶性 Heterophylly; *Th*:棘刺 Thorns; *Tr*:毛被 Trichomes; *RS*:根状茎或匍匐茎 Rhizome or stolon

3.2 沼泽湿地植物功能性状间的内在联系和权衡关系

植物在长期进化与演替过程中经过一系列环境条件的筛选形成了不同的功能性状组合和权衡来适应环境,尤其是在特殊生境下,植物功能性状间的权衡关系更为突出^[25—26]。例如对黄土高原小流域草地群落功能性状相关性研究表明,在土壤水分梯度上,除叶厚与叶长无显著相关外,其余功能性状均存在显著相关^[27]。在植物各个器官中,叶片作为植物的基本结构和功能单位,是植物、土壤、大气能量和物质交换的主要器官,而叶片功能性状与植物对资源的获取及利用最为密切,进而直接或间接影响着植物的生理生态过程^[18, 28—29]。本研究对 17 个功能性状指标的相关性分析结果显示,叶周长和叶形指数与其余性状的相关联最多(图 2)。其中前者分别和叶面积、叶干重、叶长和叶长宽比呈显著正相关($P<0.05$);后者与叶面积、叶长、叶长宽比和叶片密度呈显著负相关($P<0.05$),表明大部分叶功能性状间关系紧密。为提高光合能力或保证水分供需间的平衡,沼泽湿地植物会选择合理的叶片结构和形态,通

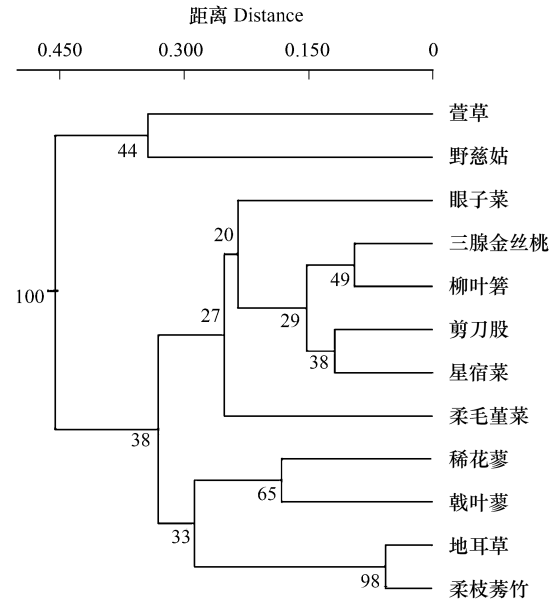


图 4 12 种沼泽湿地的 UPGMA 聚类树图
Fig.4 Cluster tree diagram derived from the UPGMA method

过优化和调节叶片形态,来适应沼泽湿地的立地环境。与此同时,棘刺与比叶面积呈显著正相关,生活史与相对叶绿素含量呈显著正相关;根状茎或匍匐茎与叶形指数呈显著负相关;生活型与异形叶性呈显著负相关。以上功能性状间的相关关系,说明在同一生境中,经过自然筛选后的沼泽湿地植物可通过一系列功能性状的相互权衡和协同变化,获得与环境相适应的资源获取和分配模式,提高抵御不良环境的耐受能力,从而延续物种的生存。

3.3 沼泽湿地不同植物的环境适应策略

不同植物物种间的功能性状差异是自然生态系统中群落构建、物种共存的重要前提^[30]。植物为适应环境条件的变化会通过形态、生理等方面形成了各自的生态策略,即物种沿一定的生态策略轴排列于最适宜或最具竞争力的位置,并最终形成资源捕获能力和生存拓展能力^[31]。进而按照植物群落中物种在功能属性差异,可以将物种划分为不同的植物功能组开展研究^[32-33]。在本研究中,眼子菜是本次取样调查物种中唯一一种多年生沉水植物,同时兼具异型叶性,即沉水叶和浮水叶。在四明山区主要生长于静水或流速缓慢的沼泽溪流中,其相对叶绿素含量在所有沼泽湿地植物中含量最高,与此同时,其分布也与 *LW*、*LT* 等关系紧密(图 3),说明眼子菜通过提高自身叶片叶绿素水平以及增加叶表面积的综合策略,提升其在水下弱光环境下的光合作用效能。野慈姑和萱草均为多年生沼生植物,因其特殊的功能性状策略而与其他物种产生了显著分化(图 3,图 4),两者共同特点是均具有发达的根状茎和较长的生活史,丰富的地下养分积累可以为抵御漫长冬季和极端气候提供物质保障,繁殖方式也以克隆生长和无性繁殖为主。因此,从叶经济谱(leaf economics spectrum, LES)角度^[34],两者采取“高投入-缓慢回报”生存策略。不同点在于萱草还能通过提前物候期、提高 *LA*、*LP*、*LL* 和 *LWR*,以获得地上、地下巨大的生物量和地表覆盖面积等方式,迅速占领有力生态位,逐渐成为湿地群落中的常年优势种(表 1)。与之相对,以柳叶箬、戟叶蓼等为代表的沼泽生境内其它物种,多采取较低的叶片密度、较大的比叶面积和叶形指数、增加棘刺、较短的生活史以及两栖湿生的生活史特征等功能性状组合,使得它们更倾向于采取“低投入-快速回报”生存策略,从而更有助于其适应低辐射、植食昆虫较多的沼泽林缘区域。

4 结论

本研究以浙江余姚四明山区 12 种代表性沼泽湿地植物为研究对象,从植物功能性状角度出发探讨了功能性状变异特征、权衡关系和环境适应策略。结果表明四明山沼泽湿地植物功能性状多样性存在丰富变异,沼泽湿地植物从提高植物叶片的质量和大小,水分和氮素的吸收、植物抵御草食动物的能力和强光下的自我保护能力三个主要层面,进行了不同功能性状的组合和权衡,并形成了以野慈姑和萱草为代表的“高投入-缓慢回报”和柳叶箬和戟叶蓼等物种为代表的“低投入-快速回报”两种趋异的生态策略,从而提高山区沼泽湿地异质生境的适应性。研究结果仅从小区域尺度初步揭示了沼泽湿地植物功能性状的内在调节机制及其关联的生态适应性和资源利用策略,需要以更大生态学尺度从植物功能性状响应环境梯度及植被分布规律的角度开展长期的监测。

参考文献(References):

- [1] 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.
- [2] 刘洋,付文龙,操瑜,李伟. 沉水植物功能性状研究的思考. *植物科学学报*, 2017, 35(3): 444-451.
- [3] Moor H, Rydin H, Hylander K, Nilsson M B, Lindborg R, Norberg J. Towards a trait-based ecology of wetland vegetation. *Journal of Ecology*, 2017, 105(6): 1623-1635.
- [4] 赵连春,秦爱忠,赵成章,段凯祥,王继伟,文军. 嘉峪关草湖湿地植物功能群组成及其性状对不同生境的响应. *生态学报*, 2020, 40(3): 822-833.
- [5] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 2002, 16(5): 545-556.

- [6] 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.
- [7] 刘可佳, 何念鹏, 侯继华. 中国温带典型森林植物比叶面积的空间格局及其影响因素. 生态学报, 2022, 42(3): 872-883.
- [8] Wright I J, Westoby M. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. New Phytologist, 2002, 155(3): 403-416.
- [9] 陈文, 王桔红, 马瑞君, 齐威, 刘坤, 张丽娜, 陈学林. 粤东 89 种常见植物叶功能性状变异特征. 生态学杂志, 2016, 35(8): 2101-2109.
- [10] 黎莉, 冯树丹, 王建波, 倪红伟, 付晓玲, 杨丽影, 徐明华. 三江平原 12 种湿地植物光合特性与叶功能性状的关系研究. 湿地科学, 2010, 8(3): 225-232.
- [11] 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.
- [12] 宝乐, 刘艳红. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较. 生态学报, 2009, 29(7): 3692-3703.
- [13] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [14] 孙梅, 田昆, 张贇, 王行, 管东旭, 岳海涛. 植物叶片功能性状及其环境适应研究. 植物科学学报, 2017, 35(6): 940-949.
- [15] 张龙, 严靖, 邵学新. 浙江景宁望东垟亚高山湿地植被构成及分布格局. 浙江农林大学学报, 2019, 36(3): 501-506.
- [16] 刘旭川, 邵学新, 陶吉兴, 徐端妙, 吴明, 姜小三, 季碧勇, 杨慧, 盛宣才. 景宁望东垟高山湿地自然保护区沼泽土壤有机碳含量分布特征. 湿地科学, 2020, 18(2): 183-190.
- [17] 杨乐, 何莹, 李东宾, 岳春雷, 朱弘, 张飞英, 李贺鹏. 旱化对浙江山地沼泽湿地土壤与植物碳氮磷含量的影响. 应用生态学报, 2022, 33(5): 1267-1274.
- [18] 何雅琴, 史晓洁, 陈国杰, 赖敏英, 曾纪毅, 魏凯, 邓传远. 滨铃叶功能性状对环境因子的响应. 生态学报, 2022, 42(6): 2418-2429.
- [19] 陈春, 何建平, 郑诗璐, 吴雁南, 王莹, 徐高福, 于明坚. 片段化森林中櫟木幼苗种内叶经济性状变异及其驱动因子. 浙江大学学报: 理学版, 2021, 48(6): 718-727.
- [20] 郑诚, 温仲明, 郭倩, 樊勇明, 杨玉婷, 高飞. 基于 MaxEnt 模型的延河流域草本植物适生分布与功能性状分析. 生态学报, 2021, 41(17): 6825-6835.
- [21] 钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 杨勇, 郭银明, 许海洋, 蔡先立, 倪健. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略. 植物生态学报, 2018, 42(5): 562-572.
- [22] 刘明秀, 梁国鲁. 植物比叶质量研究进展. 植物生态学报, 2016, 40(8): 847-860.
- [23] Xiong D L, Wang D, Liu X, Peng S B, Huang J L, Li Y. Leaf density explains variation in leaf mass per area in rice between cultivars and Nitrogen treatments. Annals of Botany, 2016, 117(6): 963-971.
- [24] Hawkins T S, Gardiner E S, Comer G S. Modeling the relationship between extractable chlorophyll and SPAD-502 readings for endangered plant species research. Journal for Nature Conservation, 2009, 17(2): 123-127.
- [25] 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对土壤水分的响应. 生态学报, 2019, 39(20): 7670-7678.
- [26] 孙迎涛, 岳艳鹏, 成龙, 庞营军, 赵河聚, 费兵强, 修晓敏, 吴波, 赵雨兴, 石麟, 何金军, 贾晓红. 毛乌素沙地油蒿 (*Artemisia ordosica*) 生长及生物量分配对沙漠化的响应. 中国沙漠, 2022, 42(1): 123-133.
- [27] 王鑫, 杨磊, 赵倩, 张钦弟. 黄土高原典型小流域草地群落功能性状对土壤水分的响应. 生态学报, 2020, 40(8): 2691-2697.
- [28] 赵夏纬, 王一峰, 马文梅. 高寒草地不同坡向披针叶黄华蒸腾速率与叶性状的关系. 生态学报, 2019, 39(7): 2494-2500.
- [29] 王梦洁, 容丽, 李婷婷, 王琪, 叶天木. 黔中喀斯特 9 种木质藤本叶功能性状研究. 热带亚热带植物学报, 2021, 29(5): 455-464.
- [30] 唐青青, 黄永涛, 丁易, 臧润国. 亚热带常绿阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异. 生物多样性, 2016, 24(3): 262-270.
- [31] 陈思思, 黄秀清. 中国东部海岛植物功能性状及其影响因子. 生态学报, 2018, 38(21): 7699-7707.
- [32] 李荣平, 刘志民, 蒋德明, 李雪华. 植物功能型及其研究方法. 生态学杂志, 2004, 23(1): 102-106.
- [33] 施宇, 温仲明, 龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化. 生态学报, 2011, 31(22): 6805-6814.
- [34] 何芸雨, 郭水良, 王喆. 植物功能性状权衡关系的研究进展. 植物生态学报, 2019, 43(12): 1021-1035.