

DOI: 10.20103/j.stxb.202208202387

焦德志, 钟露朋, 杨建霄, 于保刚. 扎龙湿地不同生境芦苇功能性状变异及其对土壤因子的响应. 生态学报, 2023, 43(22): 9305-9313.

Jiao D Z, Zhong L P, Yang J X, Yu B G. Variation in functional traits of *Phragmites australis* in different habitats and their responses to soil factors in Zhalong wetland. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(22): 9305-9313.

扎龙湿地不同生境芦苇功能性状变异及其对土壤因子的响应

焦德志*, 钟露朋, 杨建霄, 于保刚

齐齐哈尔大学生命科学与农林学院, 抗性基因工程与寒地生物多样性保护黑龙江省重点实验室, 齐齐哈尔 161006

摘要: 物种的遗传特征和外在环境条件的差异共同决定了植物功能性状的表达, 植物功能性状可以反映物种对环境条件的适应策略。采用大样本抽样调查与统计分析方法, 比较研究扎龙湿地 4 种生境(盐碱生境、旱生生境、湿生生境和水生生境)芦苇分株和叶功能性状, 分析不同生境芦苇功能性状的分异规律及其对土壤因子的响应。结果表明: (1) 不同生境芦苇功能性状均表现出中等程度变异。其中分株和叶性状均以盐碱生境最低($P < 0.05$), 分株及除叶面积和比叶面积以外的叶性状均以水生生境最高; 株高和株重在种群内的变异系数为 15.96%—48.61% 和 38.65%—87.82%, 种群间的变异系数为 46.58% 和 66.39%; 叶性状在种群内的变异系数为 13.21%—72.37%, 种群间的变异系数为 26.46%—57.03%; (2) 不同生境芦苇功能性状间存在协同变化特征。芦苇的株高、株重、叶长、叶宽、叶面积和叶重之间均呈极显著正相关关系($P < 0.01$), 比叶面积与其他性状的相关性因生境不同存在一定变化; (3) 不同生境芦苇的原位土壤因子表现出异质性特征, 芦苇功能性状的变异是含水量、pH、有机质和速效氮等土壤因子综合作用的结果。其中含水量、有机质和速效氮为正向驱动, 而 pH 为负向驱动。因此, 芦苇通过自我调节功能性状更好地适应不同的生存环境, 局域尺度不同生境的土壤因子是引起芦苇功能性状产生分异的导因。

关键词: 扎龙湿地; 不同生境; 芦苇; 功能性状; 土壤因子

Variation in functional traits of *Phragmites australis* in different habitats and their responses to soil factors in Zhalong wetland

JIAO Dezhi*, ZHONG Lupeng, YANG Jianxiao, YU Baogang

Key Laboratory of Resistance Gene Engineering and Preservation of Biodiversity in Cold Areas in Heilongjiang Province, College of Life Science and Agriculture, Forestry, Qiqihar University, Qiqihar 161006, China

Abstract: Differences in genetic characteristics and the external environmental conditions jointly determine the expression of plant functional traits, which can reflect the adaptation strategies of species to environmental conditions. The functional traits of *Phragmites australis* ramet and leaf in four habitats (Saline-alkali habitats, Xeric habitats, Wet habitats, and Aquatic habitats) in Zhalong wetland were studied by large sample sampling and statistical analysis. The differentiation law of functional traits of *P. australis* in different habitats and its response to soil factors were analyzed. The results showed that: (1) the functional traits of *P. australis* in different habitats showed moderate variation. The ramet and leaf traits were the lowest in saline-alkali habitat ($P < 0.05$), and the ramet and leaf traits except leaf area and specific leaf area were the highest in aquatic habitat. The variation coefficients of plant height and plant weight were 15.96%—48.61% and 38.65%—87.82% within populations, and 46.58% and 66.39% among populations. The variation coefficients of leaf traits within populations ranged from 13.21% to 72.37%, and between populations ranged from 26.46% to 57.03%. (2) There were

基金项目: 黑龙江省省属高等学校基本科研业务费科研项目(145209321)

收稿日期: 2022-08-20; 网络出版日期: 2023-08-30

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jdz_13909@163.com

synergistic changes in functional traits of *P. australis* in different habitats. The plant height, plant weight, leaf length, leaf width, leaf area, and single leaf weight were positively correlated ($P < 0.01$), and the correlation between specific leaf area and other traits varied with different habitats. (3) In situ soil factors of *P. australis* in different habitats showed heterogeneity. The variation in functional traits of *P. australis* were the result of the combined effects of moisture, pH, organic matter, and available nitrogen, among which moisture, organic matter, and available nitrogen were positively driven, while pH was negatively driven. Therefore, *P. australis* could better adapt to different living environments through self-regulating functional traits, and soil factors in different habitats at local scale were the main factors leading to the differentiation of functional traits of *P. australis*.

Key Words: Zhalong wetland; different habitats; *Phragmites australis*; functional traits; soil factors

植物在长期适应生存环境的过程中,一些与其有着显著关系的可测量核心属性,显著影响着植物的定植、存活、成长、繁殖与死亡等^[1-2],这些核心属性或者说性状即为功能性状。功能性状不仅可以反映植物生存环境的变化,揭示植物适应环境的生理生态学机制^[3-4]。也可以反映因环境条件改变植物在生活史策略上作出的调整,以此影响植物的多度和定居能力而实现群落演替^[5]。功能性状在一定程度上能够对生态系统功能产生影响^[6]。因此,作为联系植物和环境之间的桥梁,功能性状的研究从植物个体扩展到生态系统的各个层次,成为解决许多生态学问题的重要手段^[7]。

叶片是植物捕获光资源,生产有机物的主要器官,对外界环境条件的改变也最为敏感^[8]。因此,植物叶功能性状及其协同变化在一定程度上能够直接反映植物适应环境的资源权衡策略^[9]。近年来,国内外学者对叶功能性状的研究已比较全面,不仅有比叶面积、叶干物质含量、碳氮磷元素化学计量、叶片光合性状等焦点问题^[10-12],也有从种内/间变异、演替阶段及水深和氮添加等角度入手研究^[13-15]。但更多研究集中在地理空间的较大尺度上,比如不同水域(乌梁素海、潘阳湖、白洋淀等)、不同山区(武夷山、天山、长白山等)、不同平原(三江平原、辽河平原等)以及不同海拔导致气候和土壤等差异对叶功能性状影响^[16-19];此外,目前对草地生态系统和森林生态系统研究较多,而对湿地生态系统的研究较少。特别是湿地环境植物功能性状对水盐适应的研究更少^[20]。因此,开展局域尺度特定物种功能性状分异规律及其与环境因子的关系研究,既可以解释大尺度的环境过滤效应,又能避免种群间遗传差异的影响^[21],将有助于更好理解和预测植物资源利用分配能力及适应策略。

芦苇(*Phragmites australis*)为禾本科无性系植物,具有广泛的适应性和高度的表型变异,是世界广布种。在水分生态型上,芦苇属于挺水湿生植物,广泛分布于季节性或永久性低洼积水地带,在淡水或含盐的湿地中均可生存,亦可生长于地下水埋深较浅的旱地之上^[16]。天然的芦苇种群主要依靠营养繁殖补充更新,这使得后代的基因型与亲本完全相同,因此,土壤因子可视为影响局域尺度芦苇功能性状变异的主要环境因素。芦苇为扎龙湿地的建群种和主要优势种,不仅对于维持湿地生态系统的结构和稳定性具有重要作用,也是珍稀濒危物种丹顶鹤(*Grus japonensis*)的重要繁殖场所^[22]。以扎龙湿地芦苇为研究对象,比较4种生境(盐碱生境、旱生生境、湿生生境和水生生境)芦苇分株性状及叶性状的差异性,分析分株性状及叶性状间的协同性,解析土壤因子与分株性状及叶性状的相关性,揭示局域尺度不同生境芦苇功能性状的分异规律以及引起分异的主导因素,为广布种的趋异适应机理提供科学依据,为湿地的保护和管理实践提供理论指导。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究地区概况

本研究于扎龙湿地(46°52'N—47°32'N, 123°47'E—124°37'E)进行。该区属于中温带大陆性季风气候,年均降雨量 440—490 mm,年均气温 3.2℃,最冷月(1月)平均气温-19.4℃,最热月(7月)平均气温 22.9℃,年日照时数 2700—3000 h,年辐射总量 2052—2140 J/cm²,年均积温 2600—3000℃,年均地温 4.9℃,无霜期

128 d^[23]。湿地内植被主要包括草甸草原、草甸、沼泽、水生植被等 4 种类型,土壤为草甸土、盐碱土、沼泽土和腐殖沼泽土。

1.2 样地设置

芦苇在扎龙湿地既可形成大面积的单优势种群落,也可形成群落斑块。根据土壤类型、水分条件、芦苇分布、群落盖度以及伴生种等特征设置盐碱生境(H1),旱生生境(H2),湿生生境(H3)和水生生境(H4)4种生境样地,样地基本信息见表1^[24]。上述4种样地的间隔距离都在5km以内,在气候、温度和光照等方面可视作为一致^[25]。

表1 研究样地基本信息

Table 1 The basic information of study plots

生境 Habitat	土壤类型 Soil type	水分条件 Water condition	芦苇分布 Distribution of <i>P. Australis</i>	群落盖度/% Community coverage	伴生种 Associated species
H1	盐碱土	无积水	斑块群落	<50	野大麦,朝鲜碱茅
H2	草甸土	无或少积水	斑块群落	>90	羊草,野大麦
H3	沼泽土	雨季积水(0—30cm)	单优群落	>95	针蔺,海乳草
H4	腐殖沼泽土	常年积水(30—100cm)	单优群落	>95	甜茅,三棱草

H1:盐碱生境 Saline-alkali habitats; H2:旱生生境 Xeric habitats; H3:湿生生境 Wet habitats; H4:水生生境 Aquatic habitats

1.3 研究方法

于2021年7月上旬在上述4种样地取样,每种样地随机选择100个分株完整剪下,再从中随机抽取30株,并对芦苇分株进行编号,用卷尺测量株高(cm),剪取自上而下的第二片叶片,用刻度尺测量叶宽、叶长(cm),用叶面积仪测量其叶片面积(cm²),80℃烘干后,用分析天平分别称重,包括单叶重和株重(g)。比叶面积(cm²/g)=叶面积(cm²)/叶生物量(g)。同时,利用土钻对4种生境原位土壤取样,三次重复,深度100cm,混匀后带回实验室。烘干称重法测定土壤含水量,电位法测定pH值,重铬酸钾加热法测定有机质含量,碱解扩散法测定速效氮含量,钼锑抗比色法测定速效磷含量^[26]。

1.4 数据处理

用最大值和最小值来反映样本变化范围,平均值反映样本整体水平,标准差反映样本绝对变异度,用变异系数反映样本相对变异度,变异系数是标准差与平均值的比值,取绝对值。对不同生境芦苇各功能性状的差异进行单因素方差分析(one-way ANOVA, $\alpha=0.05$),使用Pearson相关分析法分析分株与叶功能性状以及功能性状与土壤因子间的相关性,数据分析使用SPSS 26.0软件,绘图用Excel Office 2019软件。

2 结果与分析

2.1 不同生境芦苇分株性状的比较

盐碱生境(H1)、旱生生境(H2)、湿生生境(H3)和水生生境(H4)芦苇分株性状如表2所示。由表2可知,4种生境芦苇分株性状表现出一致的规律性,株高、株重均表现为H4>H3>H2>H1,其中不同生境芦苇株高的差异均达到显著水平($P<0.05$);H2和H3中芦苇株重间无显著差异($P>0.05$)。种群内株高和株重的变异系数分别为15.96%—48.61%和38.65%—87.82%,种群间株高和株重的变异系数为46.58%和66.39%,种群内和种群间芦苇株高和株重的变异程度均为中等^[27],但株重的变异度普遍高于株高。种群间芦苇株高和株重的变异度呈现出一致的规律,变异度大小的序位为H1>H2>H4>H3,均以H1为最大,H3为最小。因此,不同生境芦苇分株性状间存在稳定变异。

2.2 不同生境芦苇叶性状的比较

不同生境芦苇叶性状如表3所示。由表3可知,4种生境芦苇的叶长、叶宽、叶重均以水生生境(H4)最大,叶面积和比叶面积以旱生生境(H2)最大,各性状均以盐碱生境(H1)最小。其中H2和H4芦苇的叶长、

叶宽、叶面积、叶重间以及湿生生境(H3)和H4的比叶面积间差异均未达到显著水平($P>0.05$)。种群内叶性状的变异系数为13.21%—72.37%,种群间叶性状的变异系数为26.46%—57.03%,也均属于中等程度变异。除比叶面积外,生境间其他叶性状的变异度均以H1为最大,H3为最小。因此,不同生境芦苇除比叶面积外的其他叶性状间差异及差异序位稳定。

表 2 不同生境芦苇分株性状及显著性检验

Table 2 Characteristics and significance test of *Phragmites australis* ramet in different habitats

性状 Character	生境 Habitat	样本数 N	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Mean	显著性 ST	标准差 SD	变异系数 CV/%
株高 Plant height/cm	H1	30	124.1	22.1	53.1	d	25.78	48.61
	H2	30	188.2	94.2	138.3	c	29.45	21.29
	H3	30	229.1	129.7	182.9	b	29.20	15.96
	H4	30	267.4	131.8	206.5	a	38.15	18.47
	平均	4	206.5	53.0	145.2		67.63	46.58
株重 Plant weight/g	H1	30	4.92	0.25	1.44	c	1.27	87.82
	H2	30	16.69	1.56	6.07	b	4.16	68.47
	H3	30	12.24	2.61	7.23	b	2.79	38.65
	H4	30	25.35	2.55	12.42	a	6.24	50.20
	平均	4	12.42	1.44	6.79		4.51	66.39

N:样本数 Number;Max:最大值 Maximum;Min:最小值 minimum;ST:显著性 Statistical significance;SD:标准差 Standard deviation;CV:变异系数 Coefficient of Variation;不同小写字母表示生境间差异显著($P<0.05$)

表 3 不同生境芦苇叶性状及显著性检验

Table 3 Characteristics and significance test of *Phragmites Australis* leaves in different habitats

性状 Character	生境 Habitat	样本数 N	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Mean	显著性 ST	标准差 SD	变异系数 CV/%
叶长 Leaf length/cm	H1	30	25.02	6.05	13.45	c	5.00	37.16
	H2	30	48.83	23.30	36.99	a	6.28	16.97
	H3	30	43.41	19.10	34.78	b	4.71	13.54
	H4	30	49.42	25.40	39.06	a	6.14	15.72
	平均	4	39.06	13.45	31.07		11.88	38.22
叶宽 Leaf width/cm	H1	30	2.01	0.56	1.17	c	0.42	36.32
	H2	30	3.77	1.33	2.21	a	0.55	24.85
	H3	30	2.32	0.97	1.77	b	0.37	21.11
	H4	30	3.85	1.25	2.34	a	0.65	27.63
	平均	4	2.34	1.17	1.87		0.53	28.30
叶面积 Leaf area/cm ²	H1	30	25.24	2.01	9.82	c	7.11	72.37
	H2	30	114.35	17.05	57.97	a	21.20	36.57
	H3	30	50.59	7.91	32.37	b	8.94	27.63
	H4	30	83.47	22.41	51.02	a	16.63	32.60
	平均	4	57.97	9.82	37.80		21.55	57.03
叶重 Leaf weight/g	H1	30	0.24	0.02	0.09	c	0.07	70.88
	H2	30	0.53	0.13	0.29	a	0.12	39.86
	H3	30	0.34	0.06	0.23	b	0.07	31.13
	H4	30	0.62	0.14	0.34	a	0.13	39.76
	平均	4	0.34	0.09	0.24		0.11	44.85
比叶面积 SLA/(cm ² /g)	H1	30	143.80	70.6	106.16	c	14.46	13.62
	H2	30	355.37	125.6	205.31	a	57.39	27.95
	H3	30	187.12	112.89	146.77	b	19.39	13.21
	H4	30	249.10	122.38	158.72	b	29.81	18.78
	平均	4	205.31	106.16	154.24		40.81	26.46

2.3 不同生境芦苇功能性状间的关联分析

由表 4 可知,4 种生境芦苇的株高、株重、叶长、叶宽、叶面积、叶重之间均呈现极显著正相关($P<0.01$)。芦苇比叶面积与其他性状的关联性存在明显的生境差异,在盐碱生境(H1)中,比叶面积与叶重间呈负相关,与其他性状间均呈正相关,但均未达到显著水平($P>0.05$);在旱生生境(H2)中,比叶面积与叶面积间呈正相关,与其他性状间呈负相关,且仅与株重间相关性达到显著水平($P<0.05$);在湿生生境(H3)中,比叶面积与其他性状间均呈负相关,且与株高、株重和叶重间相关性均达到极显著水平;在水生生境(H4)中,比叶面积与其他性状均呈负相关,仅与叶面积间相关性未达到显著水平。因此,不同生境芦苇功能性状间具有较高的关联性。

表 4 不同生境芦苇功能性状间关联分析($n=30$)

Table 4 Correlation analysis of functional traits of *Phragmites australis* in different habitats ($n=30$)

生境 Habitat	性状 Character	株高 Plant height/cm	株重 Plant weight/g	叶长 Leaf length/cm	叶宽 Leaf width/cm	叶面积 Leaf area/cm ²	叶重 Leaf weight/g
H1	株重	0.959 **					
	叶长	0.830 **	0.829 **				
	叶宽	0.861 **	0.884 **	0.878 **			
	叶面积	0.917 **	0.932 **	0.901 **	0.950 **		
	叶重	0.861 **	0.887 **	0.867 **	0.918 **	0.974 **	
	比叶面积	0.217	0.16	0.188	0.222	0.164	-0.037
H2	株重	0.884 **					
	叶长	0.641 **	0.593 **				
	叶宽	0.572 **	0.621 **	0.777 **			
	叶面积	0.556 **	0.482 **	0.816 **	0.777 **		
	叶重	0.738 **	0.787 **	0.854 **	0.895 **	0.769 **	
	比叶面积	-0.266	-0.414 *	-0.06	-0.215	0.268	-0.358
H3	株重	0.921 **					
	叶长	0.672 **	0.669 **				
	叶宽	0.505 **	0.547 **	0.605 **			
	叶面积	0.590 **	0.615 **	0.866 **	0.876 **		
	叶重	0.744 **	0.825 **	0.860 **	0.784 **	0.905 **	
	比叶面积	-0.601 **	-0.695 **	-0.271	-0.108	-0.157	-0.543 **
H4	株重	0.903 **					
	叶长	0.713 **	0.748 **				
	叶宽	0.598 **	0.734 **	0.797 **			
	叶面积	0.653 **	0.827 **	0.834 **	0.803 **		
	叶重	0.809 **	0.933 **	0.879 **	0.863 **	0.917 **	
	比叶面积	-0.661 **	-0.594 **	-0.472 *	-0.482 *	-0.23	-0.583 **

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

2.4 不同生境芦苇功能性状与土壤因子的相关性

由图 1 可知,4 种不同生境土壤的含水量、pH、有机质、速效氮和速效磷表现出一定的空间异质性特征。进一步分析,不同生境芦苇功能性状与土壤因子具有较好的相关性(表 5)。其中芦苇株高、株重、叶长、叶宽、叶重与含水量呈显著($P<0.05$)或极显著正相关($P<0.01$),比叶面积与含水量呈显著负相关;所有性状与 pH 均呈显著或极显著负相关;除比叶面积外,其他性状与有机质均呈显著或极显著正相关;除叶面积和比叶面积外,其他性状均与速效氮呈显著或极显著正相关;比叶面积与速效磷呈极显著负相关,其他性状与速效磷均未达到显著相关。因此,土壤含水量、pH、有机质和速效氮是影响芦苇功能性状分异的主要因子。

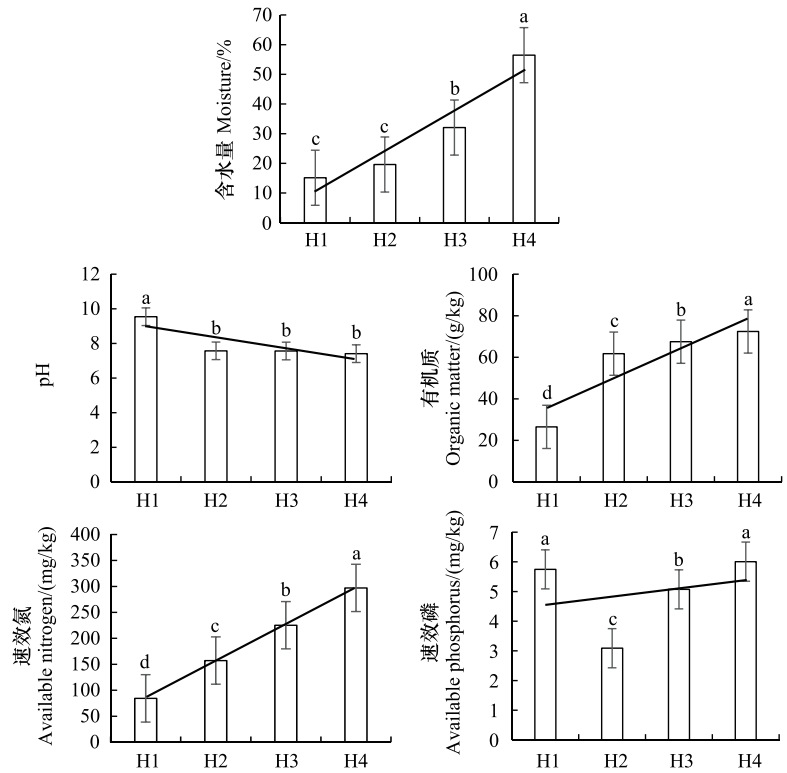


图 1 不同生境土壤因子的变化

Fig.1 Changes of soil factors in different habitats

H1: 盐碱生境 Saline-alkali habitats; H2: 旱生生境 Xeric habitats; H3: 湿生生境 Wet habitats; H4: 水生生境 Aquatic habitats; 不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)

表 5 芦苇功能性状与土壤因子相关性分析 ($n=12$)

Table 5 Correlation analysis between functional traits of *Phragmites australis* and soil factors ($n=12$)

类别 Variation	含水量 Moisture/%	pH	有机质 Organic matter/ (g/kg)	速效氮 Available nitrogen/ (mg/kg)	速效磷 Available phosphorus/ (mg/kg)
株高 Plant height/cm	0.843 **	-0.867 **	0.949 **	0.942 **	0.029
株重 Plant weight/g	0.793 **	-0.558 *	0.703 *	0.786 *	0.213
叶长 Leaf length/cm	0.654 *	-0.900 **	0.959 **	0.812 **	-0.267
叶宽 Leaf width/cm	0.691 *	-0.648 *	0.773 **	0.734 **	-0.031
叶面积 Leaf area/cm ²	0.434	-0.728 **	0.753 **	0.544	-0.449
叶重 Leaf weight/g	0.674 *	-0.608 *	0.741 **	0.712 **	-0.011
比叶面积 SLA/(cm ² /g)	-0.652 *	-0.640 *	0.48	0.142	-0.832 **

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

3 讨论

3.1 植物功能性状的分异特征及其协同关系

为了更好地响应生存环境,植物通过调整功能性状间的协调关系和资源分配,进而改变自身的形态特征^[28–29]。不同生境条件下同种植物的生长发育过程表现出一定差异,这些差异体现在植物的功能性状上,从而表现出功能性状的分异^[30]。株高可以表征植物对光资源和土壤资源的获取能力,在某种意义上也决定其竞争力强弱,株高的增加有利于植株自身的生长繁殖^[31],叶性状可以有效的反映出植物对环境条件变化的响

应情况和生态适应对策^[32]。研究发现,扎龙湿地 4 种生境芦苇分株性状和叶性状均存在中等强度变异。其中,芦苇株高、株重、叶长、叶宽、叶重均以水生生境(H4)最大,叶面积和比叶面积均以旱生生境(H2)最大,各性状均以盐碱生境(H1)最小。芦苇分株性状和叶性状的变异度在 15.96%—87.82%和 13.21%—72.37%。对宁夏平原和黄河三角洲芦苇的原位调查和同质园试验研究表明,芦苇在株高、基茎、叶长、叶宽、叶厚等功能性状上也存在显著性差异^[5]。随着纬度的增加芦苇的株高和株重会减少,而两者的表型可塑性会增加^[33]。因此,无论在大尺度的地理空间,还是在局域尺度的不同生境上,植物在多种功能性状上均会产生差异,这是植物为适应不同环境而采取的生存策略,也是物种的遗传因素与环境因素共同作用的结果。当然,对于扎龙湿地 4 种生境芦苇功能性状的分异是遗传型还是表现型将进一步开展研究进行验证,深入研究也可为扎龙湿地不同生境芦苇是否存在生态型分化提供支持。

植物对不同环境的响应不仅反映在功能性状本身的改变上,还反映在不同功能性状间的组合上。植物在形态、生产与适应功能上也必须依靠多种功能性状通过协同配合共同完成,非单一性状就能使其生存、并且很好地实现其生长和世代繁衍的目的^[34]。面对环境的变化植物会改变自身功能性状来调整资源分配,通过各性状的协同变化来形成一套绝佳组合来适应特定环境^[35—36]。研究发现,扎龙湿地 4 种生境芦苇的株高、株重、叶长、叶宽、叶面积和叶重之间均呈极显著正相关关系,这与焦亮等^[20]对内陆河湿地芦苇功能性状特征研究结果一致;比叶面积与叶面积间均无显著关系,这与陈文等^[37]对粤东 89 种常见植物叶功能性状研究结果一致。但比叶面积与其他性状的协同关系又存在明显的生境差异,盐碱生境芦苇的比叶面积与其他性状都是正相关性,而另外三种生境芦苇的比叶面积与其他性状间基本上都是负相关关系,而且相关性也逐渐变得密切。因此,面对环境变化植物通过形态上的可塑性以及差异化形成不同功能性状间稳定的协同和权衡关系以提高其对变化环境的适应能力^[38]。

3.2 植物功能性状对土壤因子的响应

目前许多植物功能性状研究都是在大尺度上进行的,主要是探究温度、降水等一些气候因子对植物的影响^[39—40]。相比气候和地理因子,土壤因子与植物功能性状间的关系研究主要集中在局域尺度的同一物种上^[3]。土壤被认为是影响局域尺度植物功能性状的主导因子^[41],土壤水分和 pH 共同影响着高寒草甸植物功能性状和土壤养分的分布^[8]。多个实验证明土壤水含量对植物功能性状的影响更为显著,影响着如最大比叶面积、地上生物量、茎粗、植株高度以及根死亡率、物种多样性和种群密度等生态指标^[42—43]。

研究发现,扎龙湿地 4 种生境的土壤因子具有异质性特征,影响芦苇功能性状的主要因子为含水量、pH、有机质和速效氮,其中含水量、有机质和速效氮为正向驱动,而 pH 为负向驱动。对银川平原芦苇的研究表明,土壤含水量是引起芦苇形态特征变异的主导因素^[44],而在松嫩平原影响芦苇形态特征的主要因素是土壤盐度^[45]。因此,影响芦苇功能性状的主要土壤因子因分布区土壤特征而存在一定差异。扎龙湿地的盐碱生境有着最低的土壤含水量、有机质和速效氮含量以及最高的 pH,生存资源相对匮乏,不利的环境条件抑制了芦苇的生长,导致分株矮小纤细瘦弱,而且叶性状也均显著低于其他 3 种生境,尤其较小的叶面积和比叶面积可以减少水分蒸腾来保护自己^[46]。已有的研究也表明,生长资源较丰富的区域植物具有较高的比叶面积,而生长资源匮乏的区域植物的比叶面积较低^[47]。扎龙湿地的水生生境中土壤含水量、有机质、速效氮磷含量最高,而 pH 最低,除叶面积和比叶面积外芦苇的其他性状均显著高于另外 3 种生境。与旱生生境和水生生境相比,湿生生境的所有叶性状均为最低,这可能是因为湿生生境芦苇种群密度最大,种群内的个体间竞争激烈,叶片的空间扩展受到了一定的抑制。因此,局域尺度的植物功能性状除了受土壤因子影响外,还与种群密度密切相关。目前,关于植物功能性状的研究更多集中在固定时间的“静态变化”,对不同生长阶段以及不同演替阶段植物功能性状的动态变化研究较少,严重限制了我们对植物功能性状分异规律以及调节机制的认知。扎龙湿地在我国首次实施了长效补水机制,湿地严重缺水的现状得到有效缓解,湿地的盐碱化程度也明显降低,退化的湿地正处于逐渐恢复过程。因此,对不同演替阶段植被群落组成结构和土壤因子变化条件下,芦苇功能性状的分异规律有待进一步研究。

4 结论

扎龙湿地不同生境芦苇的株高、株重以及除叶面积和比叶面积外的其他叶性状均以水生生境为最高, 诸性状均以盐碱生境为最低, 无论在种群内还是种群间芦苇的功能性状均存在中等程度的变异。不同生境芦苇的株高、株重、叶长、叶宽、叶面积、叶重之间均表现出极显著正相关关系, 比叶面积与其他性状的关联性又存在明显的生境差异, 芦苇的不同功能性状间均表现出高度的协同变化特征。不同生境芦苇的原位土壤因子表现出异质性特征, 芦苇功能性状的分异是多种土壤因子综合作用的结果。因此, 在局域尺度不同生境土壤因子的驱动影响下, 芦苇改变自身的功能性状并以此形成不同功能性状间协同关系, 最终维持正常生长和繁殖。

参考文献 (References):

- [1] Reich P, Wright I, Cavender-Bares J, Craine J, Oleksyn J, Westoby M, Walters M. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164(S3): S143-S164.
- [2] 刘润红, 白金连, 包涵, 农娟丽, 赵佳佳, 姜勇, 梁士楚, 李月娟. 桂林岩溶石山青冈群落主要木本植物功能性状变异与关联. *植物生态学报*, 2020, 44(8): 828-841.
- [3] 贺鹏程, 叶清. 基于植物功能性状的生态学研究进展: 从个体水平到全球尺度. *热带亚热带植物学报*, 2019, 27(5): 523-533.
- [4] 马香艳, 刘乐乐, 尹美淇, 宋慧佳, 朱鹏程, 于晓娜, 杜宁, 王仁卿, 郭卫华. 基于野外调查和同质种植园实验的芦苇植物功能性状变异研究. *生态学报*, 2021, 41(10): 3755-3764.
- [5] 张亚昊, 佃袁勇, 黄光体, 刘晓阳, 韩泽民, 菅永峰, 李源, 王熊. 不同演替阶段马尾松林分空间结构对物种多样性的影响. *生态学杂志*, 2021, 40(8): 2357-2365.
- [6] 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.
- [7] 张增可, 王齐, 吴雅华, 刘兴诏, 黄柳菁. 基于 CiteSpace 植物功能性状的研究进展. *生态学报*, 2020, 40(3): 1101-1112.
- [8] 刘旻霞, 李俐蓉, 车应弟, 焦骅. 高寒草甸不同演替阶段植物叶片功能性状研究. *植物研究*, 2019, 39(5): 760-769.
- [9] 杨克彤, 陈国鹏. 红豆杉幼树异龄叶的功能性状. *应用生态学报*, 2022, 33(2): 329-336.
- [10] 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.
- [11] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. *生态学报*, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [12] 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*, 2018, 38(17): 6084-6091.
- [13] 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.
- [14] 喻阳华, 钟欣平, 郑维, 陈志霞, 王俊贤. 喀斯特森林不同演替阶段植物群落物种多样性、功能性状、化学计量及其关联. *生态学报*, 2021, 41(6): 2408-2417.
- [15] 白江珊, 陈方圆, 唐浩然, 姜彦景. 模拟水深和氮添加对三江平原湿地植物功能性状的影响. *应用与环境生物学报*, 2021, 27(1): 38-45.
- [16] 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.
- [17] 王钊颖, 陈晓萍, 程英, 王满堂, 钟全林, 李曼, 程栋梁. 武夷山 49 种木本植物叶片与细根经济谱. *植物生态学报*, 2021, 45(3): 242-252.
- [18] 王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 王秋凤, 赵宁, 徐志伟. 气孔特征与叶片功能性状之间关联性沿海拔梯度的变化规律——以长白山为例. *生态学报*, 2016, 36(8): 2175-2184.
- [19] 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.
- [20] 焦亮, 关雪, 刘雪蕊, 董小刚, 李方. 内陆河湿地芦苇叶功能性状特征及其对土壤环境因子的响应. *干旱区研究*, 2020, 37(1): 202-211.
- [21] 王世彤, 徐耀粘, 杨腾, 魏新增, 江明喜. 微生境对黄耆和锤头草野生种群叶片功能性状的影响. *生物多样性*, 2020, 28(3): 277-288.
- [22] 焦德志, 王昱深, 杨允菲. 扎龙湿地芦苇种群不同龄级根茎构件的季节动态. *生态学报*, 2019, 39(15): 5616-5626.
- [23] 焦德志, 刘润泽, 潘林, 王素玲, 杨允菲. 扎龙湿地不同生长期芦苇分株构件生物量分配及生长分析. *生态学杂志*, 2021, 40(4): 940-949.
- [24] 焦德志, 钟璐朋, 王晶晶, 刘家宝, 何贵芳, 尹靓茹. 扎龙湿地不同生境芦苇分株的生长分析. *草业科学*, 2021, 38(10): 1950-1957.
- [25] 焦德志, 张弘睿, 杨允菲. 扎龙湿地异质生境芦苇叶片显微特征分析. *黑龙江畜牧兽医*, 2012(23): 4-7.
- [26] 焦德志, 于欣宇, 王昱深, 潘林, 杨允菲. 扎龙湿地芦苇分株生态可塑性及其对土壤因子的响应. *生态学报*, 2019, 39(11): 4149-4157.
- [27] 黄文娟, 焦培培, 黄金花, 张丹. 塔里木河流域胡杨叶片解剖结构比较研究. *植物研究*, 2016, 36(5): 669-675.
- [28] 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 L, 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.
- [29] 焦亮, 刘雪蕊, 王圣杰, 董小刚. 敦煌阳关湿地芦苇克隆构件空间拓展策略及其对土壤环境因子的响应. *生态学报*, 2019, 39(14): 5317-5325.
- [30] 赵连军, 衣华鹏, 兰思群, 盖凌云, 陈琳, 韩广轩, 张佃文. 在黄河三角洲河滩和潮滩上生长的芦苇功能性状可塑性. *湿地科学*, 2022, 20(3): 341-347.
- [31] McCoy-Sulentic M E, Kolb T E, Merritt D M, Palmquist E C, Ralston B E, Sarr D A. Variation in species-level plant functional traits over wetland indicator status categories. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(11): 3732-3744.
- [32] Wen Z, Zheng H, Smith J R, Zhao H, Liu L, Ouyang Z Y. Functional diversity overrides community-weighted mean traits in linking land-use intensity to hydrological ecosystem services. *Science of the Total Environment*, 2019, 682: 583-590.
- [33] Ren L J, Guo X, Liu S N, Yu T, Guo W H, Wang R Q, Ye S Y, Lambertini C, Brix H, Eller F. Intraspecific variation in *Phragmites australis*: Clinal adaption of functional traits and phenotypic plasticity vary with latitude of origin. *Journal of Ecology*, 2020, 108(6): 2531-2543.
- [34] He N P, Li Y, Liu C C, Xu L, Li M X, Zhang J H, He J S, Tang Z Y, Han X G, Ye Q, Xiao C W, Yu Q, Liu S R, Sun W, Niu S L, Li S G, Sack L, Yu G R. Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 2020, 35(10): 908-918.
- [35] Davidson A M, Jennions M, Nicotra A B. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters*, 2011, 14(4): 419-431.
- [36] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [37] 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.
- [38] 李群, 赵成章, 赵连春, 王建良, 张伟涛, 姚文秀. 秦王川盐沼湿地芦苇比叶面积与叶片热耗散的关联性分析. *植物生态学报*, 2017, 41(9): 985-994.
- [39] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 2001, 15(4): 423-434.
- [40] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [41] 李丹, 康萨如拉, 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.
- [42] 耿亚军. 敦煌阳关湿地芦苇功能性状分异特征及其对土壤水盐梯度的响应[D]. 兰州: 西北师范大学, 2017.
- [43] 安素帮. 松嫩平原西部盐碱芦苇湿地植被光合特征与温室气体排放研究[D]. 哈尔滨: 中国科学院大学, 2020.
- [44] 夏贵菊, 何彤慧, 赵永全, 翟昊. 银川平原芦苇生态特征与土壤因子的关系. *土壤通报*, 2015, 46(1): 99-104.
- [45] 安素帮, 杜智鑫, 李晓宇. 松嫩平原西部盐碱沼泽生境干扰后的芦苇种群生长响应. *生态科学*, 2022, 41(4): 25-31.
- [46] Yates M J, Anthony Verboom G, Rebelo A G, Cramer M D. Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region. *Functional Ecology*, 2010, 24(3): 485-492.
- [47] 刘远瞻, 徐晓, 刘浩, 李博, 聂明. 中国滨海盐沼互花米草和芦苇叶片功能性状的纬度梯度变异. *复旦学报: 自然科学版*, 2020, 59(4): 381-389.