

DOI: 10.20103/j.stxb.202212043499

冯宇, 王雨晴, 李沅楷, 韩路, 王海珍. 胡杨叶功能性状与土壤因子的关系. 生态学报, 2024, 44(4): 1717-1726.

Feng Y, Wang Y Q, Li Y K, Han L, Wang H Z. Relationship between leaf functional traits of *Populus euphratica* and soil factors. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(4): 1717-1726.

胡杨叶功能性状与土壤因子的关系

冯 宇¹, 王雨晴¹, 李沅楷², 韩 路², 王海珍^{3,*}

¹ 塔里木大学生命科学与技术学院, 阿拉尔 843300

² 塔里木大学农学院, 阿拉尔 843300

³ 塔里木大学园艺与林学院, 阿拉尔 843300

摘要: 探究荒漠植物叶功能性状对土壤环境因子的响应格局, 对理解干旱荒漠区优势植物适应干旱贫瘠逆境的权衡策略至关重要。以塔里木河干流上游胡杨为研究对象, 研究不同生境胡杨叶功能性状变异格局及其与土壤因子的相互关系, 以揭示胡杨适应干旱荒漠环境的生态策略。结果表明: (1) 胡杨叶功能性状在不同地下水埋深 (GWD, groundwater depth) 之间差异显著 ($P < 0.05$), 比叶面积 (SLA, specific leaf area)、叶宽 (LW, leaf width)、叶面积 (LA, leaf area) 随 GWD 增加而显著下降 ($P < 0.05$), 叶长 (LL, leaf length)、叶干物质含量 (LDMC, leaf dry mass)、叶组织密度 (LTD, leaf tissue density) 则显著增大 ($P < 0.05$); 其中 LW/LA 变异系数较高 (48.6%/39.4%), 对 GWD 变化较敏感。(2) 浅 GWD 生境土壤有机碳 (SOC, soil organic carbon)、全氮 (TN, total nitrogen)、全磷含量 (TP, total phosphorus) 与氮磷比 (N/P, nitrogen phosphorus ratio) 显著高于深 GWD 生境 ($P < 0.05$), 碳氮比 (C/N, carbon nitrogen ratio) 则相反; 其中 TN、SOC、N/P 变异系数较高 ($\geq 40.0\%$), 对 GWD 变化较敏感。(3) 冗余分析表明, C/N、N/P、TN、SOC 是影响胡杨叶功能性状的主要因子, 其中 C/N 显著影响 LW/LA 与 SLA, N/P 则显著影响 LL 与 LDMC, TN 显著影响 LTD ($P < 0.05$)。(4) 随 GWD 增加, 土壤库养分减少, 林下土壤旱化贫瘠。胡杨为了生存, 通过减小 LW/LA、SLA, 增加 LL/LTD/LDMC 来适应日益干旱贫瘠的荒漠环境。

关键词: 胡杨; 叶功能性状; 土壤因子; 地下水埋深; 适应策略

Relationship between leaf functional traits of *Populus euphratica* and soil factors

FENG Yu¹, WANG Yuqing¹, LI Yuankai², HAN Lu², WANG Haizhen^{3,*}

¹ College of Life Science and Technology, Tarim University, Alar 843300, China

² College of Agronomy, Tarim University, Alar 843300, China

³ College of Horticulture and Forestry, Tarim University, Alar 843300, China

Abstract: Plant functional traits can reflect the adaptation of plant species and their ecological strategies to surrounding environment. *Populus euphratica* is an ecological key species of desert ecosystem playing an irreplaceable role in climatic regulation, biodiversity conservation, and maintaining the desert ecosystem stability and Oasis ecological security. Studying the relationships between leaf functional traits of desert plants and their responses to environmental changes helps to better understand the trade-off patterns of traits and adaptation strategy to extreme drought, then provides a theoretical basis for the population protection and restoration of fragile desert ecosystem. In this study, we explored how leaf functional traits and soil factors responded to groundwater depth (GWD), and examined the relationship between leaf functional traits and soil factors in Tarim extremely arid area, in order to reveal soil factors that influencing the functional traits and the adaptation strategies of *P. euphratica* to arid desert environment. The experiments were carried out at twelve sampling points with different GWDs in the upper reaches of Tarim River, Xinjiang Autonomous Region, northwestern China. Six leaf functional

基金项目: 国家自然科学基金 (31860165, 32160250); 兵团财政科技计划 (2023CB006)

收稿日期: 2022-12-04; **网络出版日期:** 2023-11-27

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

traits of *P. euphratica* individuals, soil factors, and the GWD in each plot were measured. The leaf functional traits and soil factors in different habitats (different groundwater depths) were analyzed and the relationship between these traits and soil factors were discussed combining with Pearson correlation, stepwise regression, and redundancy analysis. The results show that: (1) there were significant differences in leaf functional traits of *P. euphratica* under different GWD habitats ($P < 0.05$), the specific leaf area (SLA), leaf width (LW), and leaf area (LA) decreased, while the leaf length (LL), leaf dry matter content (LDMC), and leaf tissue density (LTD) increased with the increase of GWD ($P < 0.05$). The leaf functional traits of *P. euphratica* exhibited different degrees of variation, with the higher coefficient of variation of LW, LA (48.6%, 39.4%) which were more sensitive to GWD changes. (2) The soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), and nitrogen phosphorus ratio (N/P) in shallow GWD habitats were significantly higher than those in deep GWD habitats ($P < 0.05$), while the carbon nitrogen ratio (C/N) was the opposite. Among them, the coefficient of variation of TN, SOC, and N/P were high ($\geq 40\%$) which were more sensitive to GWD changes. (3) Stepwise regression and redundancy analysis revealed that soil environmental factors including C/N, N/P, TN, and SOC had the higher influence, and could better explain the leaf functional traits variation of *P. euphratica*. The C/N of soil significantly affected LW, LA and SLA, the N:P significantly affected LL and LDMC, and TN significantly affected LTD of *P. euphratica* leaves ($P < 0.05$). (4) With the increase of GWD, the nutrients of soil pool decreased and the forest soils became arid and barren. In order to survive, *P. euphratica* adopted the ecological strategy, such as reducing LW, LA, and SLA, increasing LL, LTD and LDMC, which were beneficial to enhance resilience, to adapt the arid barren desert environment. The study indicates that *P. euphratica* adapts to extremely arid environment by forming synergistic trade-offs between leaf functional traits. Soil C/N, N/P, and TN are the most critical soil factors affecting the leaf functional traits of *P. euphratica*. The findings of the study provide a scientific guideline for conservation, rejuvenation of *P. euphratica* forest and restoration of desert vegetation in Tarim extremely arid area.

Key Words: *Populus euphratica*; leaf functional traits; soil factors; groundwater depth; adaptation strategy

在干旱区,降水量和地下水是影响植物生长、发育和群落组成及分布的重要水源^[1-2]。但由于干旱荒漠区低降水量和高蒸发量,降水补给的土壤水分易流失^[3]。与之相比,地下水则是一种相对稳定、持久的水源,不仅可以被植物直接利用,还可以通过毛管上升向根区土壤提供水分^[4]。因此,地下水埋深引起局域土壤水文过程的改变,会直接影响植物生长发育和改变植物群落的内部环境,进而引发植物功能性状进行适应性调整。植物功能性状是植物在漫长进化过程中,随环境演变而产生了某些形态结构、生理特征上的变化,这些变化能够客观的体现出植物对环境的响应策略^[5]。叶片作为植物主要的生产器官,可塑性强,与资源获取、利用密切相关,是研究植物和环境关系的关键切入点^[6]。近年来,国内外学者对植物叶功能性状展开了大量的研究,发现在大尺度上植物叶功能性状的分异特征取决于气候因子^[2,5,7-8];而在区域尺度上,植物功能性状主要受到地形与土壤因子的影响^[9-15]。Wright 等研究发现沿气候梯度,常绿植物的比叶重随着降水或气温的增加而减小^[7];海拔显著影响了杜鹃花(*Rhododendron maximum*)叶干物质含量、叶面积的变化^[10]。张慧文等报道土壤全氮显著影响天山云杉(*Picea schrenkiana* var. *tianschanica*)叶干物质含量、叶氮含量和比叶重^[11];土壤有机碳、全氮、全磷、速效磷含量显著影响白刺(*Nitraria tangutorum*)、芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)叶功能性状的变化^[12-13];干旱区荒漠植叶片功能性状主要受土壤水分、有机碳与全氮、速效磷含量的影响^[14-15]。由上可见,局域尺度下土壤水分、养分是限制和调控植物生存、分布的重要土壤因子^[14]。土壤理化性质可以影响植物生长、群落结构组成和生产力,反之植物生长发育过程中以凋落物输入来影响土壤养分变化;而植物依靠根系从土壤中吸收生长发育所需的矿质元素,并利用叶片进行光合作用来同化和累积有机物,通过不断调节碳、氮、磷等营养元素在体内代谢与循环来维持内环境的相对稳定^[11-15],以适应复杂多变的环境。因此,研究荒漠植物叶功能性状与土壤环境变化之间的相互关系,有助于加深理解荒漠植被适应干旱贫瘠土壤环境的生态策略。

胡杨(*Populus euphratica*)是杨柳科(Salicaceae)杨属(*Populus*)中最古老、最原始的宝贵孑遗树种,具有耐

旱、耐盐碱、防风固沙等特点,且中国 89%的胡杨林分布于新疆塔里木盆地;作为塔里木荒漠河岸林的生态关键种,在维持荒漠干旱区生物多样性与生态系统稳定性方面发挥着重要作用^[3,16-19]。自然条件下胡杨叶形多变,随树龄增长在同一棵树上自下而上顺序出现条形叶、披针形叶、卵状菱形、卵形叶和锯齿阔卵形叶等多样叶形,这种叶形变化是胡杨长期对荒漠干旱环境的适应结果^[19-21]。异形叶随立地条件发生明显变化,条形、披针形叶随地下水位下降逐渐消失,随后是卵形叶等过渡型叶的消失,最后整株树冠上全部为锯齿阔卵形叶^[17]。近年来,全球气候变暖与人类干扰使全球的胡杨林资源日趋枯竭,珍贵濒危植物拯救和天然胡杨林的生态保育受到人们广泛重视,对胡杨研究也日趋深入。目前,关于干旱荒漠区胡杨的研究主要集中在群落、种群、生理生化和叶形分化等方面^[3,16-22],对胡杨功能性状的研究主要在与气象条件、经纬度、地下水位的关系^[16-18,23-24],而关于地下水埋深增加而引起的土壤水文、养分变化如何影响胡杨叶功能性状及影响其变化的关键土壤因子尚不清楚。因此,本研究以极端干旱区塔里木河干流上游地下水埋深梯度下的胡杨群落为研究对象,分析胡杨叶功能性状、土壤因子随地下水埋深梯度的变化规律,探讨影响胡杨叶功能性状的关键土壤因子,揭示胡杨对干旱荒漠区贫瘠土壤环境的适应策略,以期对塔里木极端干旱区胡杨种群保育复壮与荒漠植被恢复提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于新疆塔里木河干流上游荒漠河岸林内,海拔在 800—1300m。该区域属于典型的暖温带大陆性干旱荒漠气候,区内光照资源充足,年均日照时数高达 2729h,年平均气温 10.6—11.5℃,年降水量低于 50mm,年均蒸发量 1998.4mm,土壤类型主要为胡杨林土。该区植物群落结构简单、乔灌木三层结构明显,植被种类少、稀疏。优势种为胡杨(*Populus euphratica*)、灰胡杨(*Populus pruinosa*),林下主要分布多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)、铃铛刺(*Halimodendron halodendron*)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、芦苇(*Phragmites australis*)等植物。

1.2 样地设置与群落调查

2021 年 7—8 月通过实地调查,结合研究区胡杨群落结构组成、人为干扰状况以及地下水埋深等因素^[18],分别在塔里木河干流上游的塔河源(A₁)、南口镇(A₂)、沙雅县(A₃)、阿瓦提县(A₄)选择林相整齐、生长健康的代表性胡杨林,随机设置 3 块 50m×50m 样方,每木检尺。不同生境样地基本特征(表 1)。

表 1 样地基本特征

Table 1 Basic characteristics of the plots

样地 Site	经纬度 Longitude and latitude	地下水埋深 groundwater depth/m	密度 Density/hm ²	胸径 Diameter at breast height/cm	株高 Height/m
A ₁	80°57'49", 40°28'36"	1.5	548.3	31.34	8.21
A ₂	81°09'10", 40°26'29"	3.0	340.5	29.35	8.29
A ₃	81°59'43", 40°41'19"	4.8	214.2	28.12	7.24
A ₄	80°24'05", 40°19'54"	7.1	180.8	19.53	4.56

A₁塔河源 Headstream of Tarim river; A₂南口镇 Nankou town; A₃沙雅县 Shaya county; A₄阿瓦提县 Awati county

1.3 植物样品采集与测量

在每个样方内随机选择生长良好的胡杨 10 株,从树冠中上部四周各剪取叶片完整、无病虫害的当年生小枝 1 枝,装入自封袋做好标记后带回实验室。以小枝为单位,采用电子天平(精度为 0.0001g)称量叶鲜重,然后用电子游标卡尺(精度为 0.01mm)测量叶片中脉旁上、中、下三个点的叶厚度取平均值。通过 CanoScan LiDE200 扫描仪扫描叶片,运用 Image J 软件计算叶长(叶柄基部与叶片相交处至叶尖的距离,LL,cm)、叶宽(叶片最宽处与叶轴垂直的距离,LW,cm)、叶面积(LA,cm²)等指标,再将叶片放入烘箱 105℃杀青 30min、

80℃烘干 48h 至恒重,称量叶干重。比叶面积(SLA, cm^2/g) = 叶面积/叶干重、叶干物质含量(LDMC, g/g) = 叶干重/叶鲜重、叶组织密度(LTD, g/cm^3) = 叶干重/(叶面积×叶厚度)^[14, 18]。

1.4 土壤样品采集与养分测定

在每个样地采用对角线法(5点)取样,用土钻采集 0—20、20—40、40—60、60—80、80—100cm 土样,分别装入自封袋并做好标记带回实验室,经自然风干后过 0.15mm 的筛,过筛土壤进行养分含量测定。土壤有机碳(SOC, g/kg)采用重铬酸钾氧化—外加热法测定;全氮含量(TN, g/kg)采用半微量凯氏法测定;全磷含量(TP, g/kg)采用钼锑抗比色法测定;全钾含量(TK, g/kg)采用火焰光度法测定^[8, 15]。碳氮比(C/N) = 有机碳/全氮、氮磷比(N/P) = 全氮/全磷。

1.5 数据处理

采用 Excel 2010、R 4.1.2 对数据进行处理和分析。首先对叶功能性状、土壤因子求平均值和标准差,计算变异系数 $CV = (\text{标准差}/\text{平均值} \times 100\%)$ 。通过单因素方差分析(One-way ANOVA)和多重比较(Duncan 法)检验不同地下水埋深下胡杨叶功能性状和土壤因子的差异性,然后用 Pearson 相关分析胡杨叶功能性状与土壤理化性质的相关性,并通过冗余分析(Redundancy analysis, RDA)来评估土壤因子影响胡杨叶功能性状的相对重要性,最后采用逐步回归方法分析显著影响胡杨叶功能性状的关键土壤因子。

2 结果和分析

2.1 胡杨叶功能性状对地下水埋深梯度的响应

图 1 可见,胡杨叶长(LL)、叶干物质含量(LDMC)和叶组织密度(LTD)随地下水埋深(GWD)增加而增大,叶宽(LW)、叶面积(LA)和比叶面积(SLA)则相反,随 GWD 增加而降低。不同 GWD 生境胡杨 6 个叶性状差异显著($P < 0.05$)。胡杨叶性状的变异系数由高到低依次为 LW、LA、LTD、LL、SLA、LDMC,其中 LW、LA

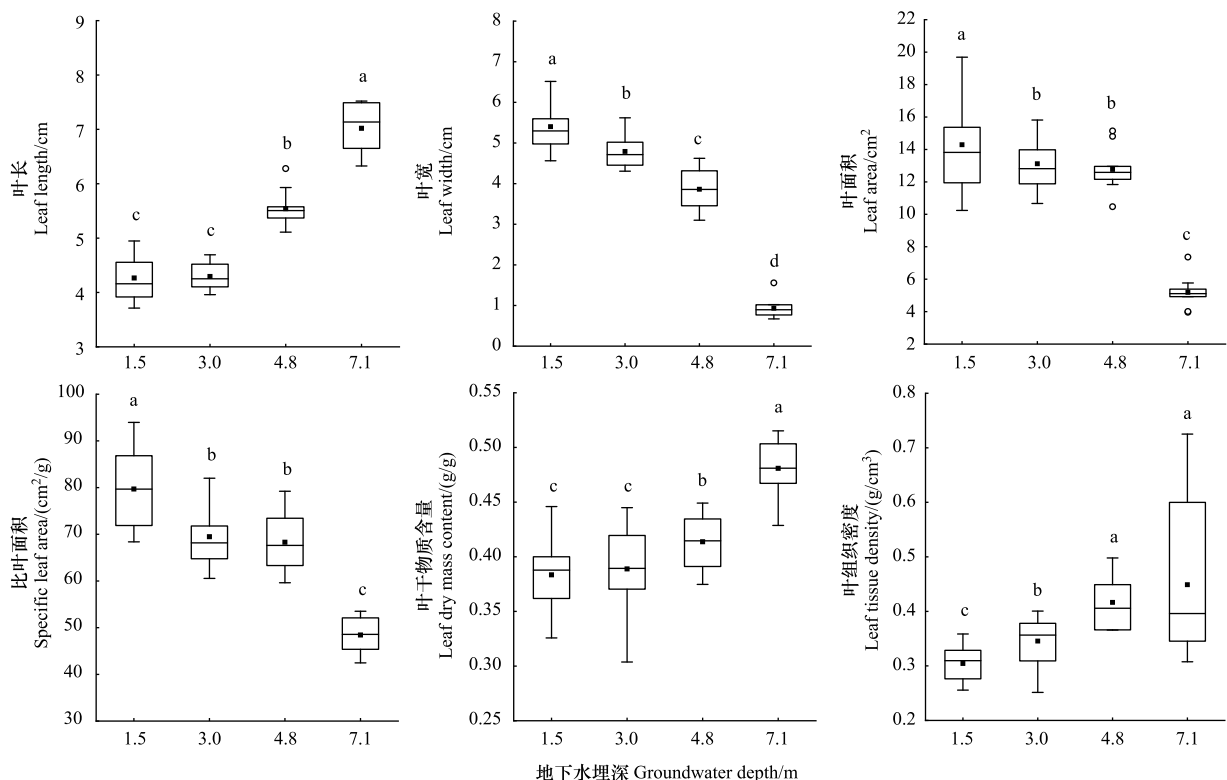


图 1 胡杨叶功能性状对地下水埋深梯度的响应

Fig.1 The response of leaf functional traits of *P. euphratica* to groundwater depth gradients

不同小写字母代表地下水埋深梯度下叶性状之间差异显著($P < 0.05$)

的变异系数较高(48.6%、39.4%)、LDMC 变异系数最小(<15%)(表 2)。

表 2 胡杨叶性状与土壤因子的变异特征

Table 2 Variation characteristics of leaf traits of *P. euphratica* and soil factors

叶性状与土壤因子 Leaf traits and soil factors	最大值 Maximum	最小值 Minimum	平均值±标准差 Mean±SD	变异系数/% Coefficient of variation
叶长 Leaf length/cm	8.64	3.25	5.28±1.28	24.31
叶宽 Leaf width/cm	7.13	0.48	3.75±1.82	48.60
叶面积 Leaf area/cm ²	24.00	2.54	11.30±4.45	39.40
比叶面积 Specific leaf area/(cm ² /g)	110.11	32.93	66.40±15.52	23.37
叶组织密度 Leaf tissue density/(g/cm ³)	0.75	0.21	0.38±0.1	27.60
叶干物质含量 Leaf dry mass content/(g/g)	0.73	0.28	0.42±0.06	14.88
土壤有机碳 Soil organic carbon/(g/kg)	5.16	1.83	3.25±1.33	40.79
土壤全氮 Total nitrogen/(g/kg)	0.74	0.23	0.46±0.22	47.00
土壤全磷 Total phosphorus/(g/kg)	0.72	0.55	0.65±0.06	9.66
土壤全钾 Total potassium/(g/kg)	20.15	18.56	19.24±0.48	2.51
土壤碳氮比 Carbon nitrogen ratio	9.98	6.32	7.50±1.36	18.12
土壤氮磷比 Nitrogen phosphorus ratio	1.08	0.37	0.69±0.28	39.84

2.2 土壤因子沿地下水埋深梯度的变化

如图 2 所示,土壤有机碳(SOC)、全氮(TN)、全磷(TP)和氮磷比(N/P)随 GWD 增加而降低,不同 GWD 生境间存在显著差异($P<0.05$);全钾(TP)在不同 GWD 生境无显著差异($P>0.05$)。SOC、TN、N/P 在 GWD 1.5m 生境最高,碳氮比(C/N)则在 GWD 7.1m 生境最高,均显著高于其它生境($P<0.05$)。土壤因子的变异系

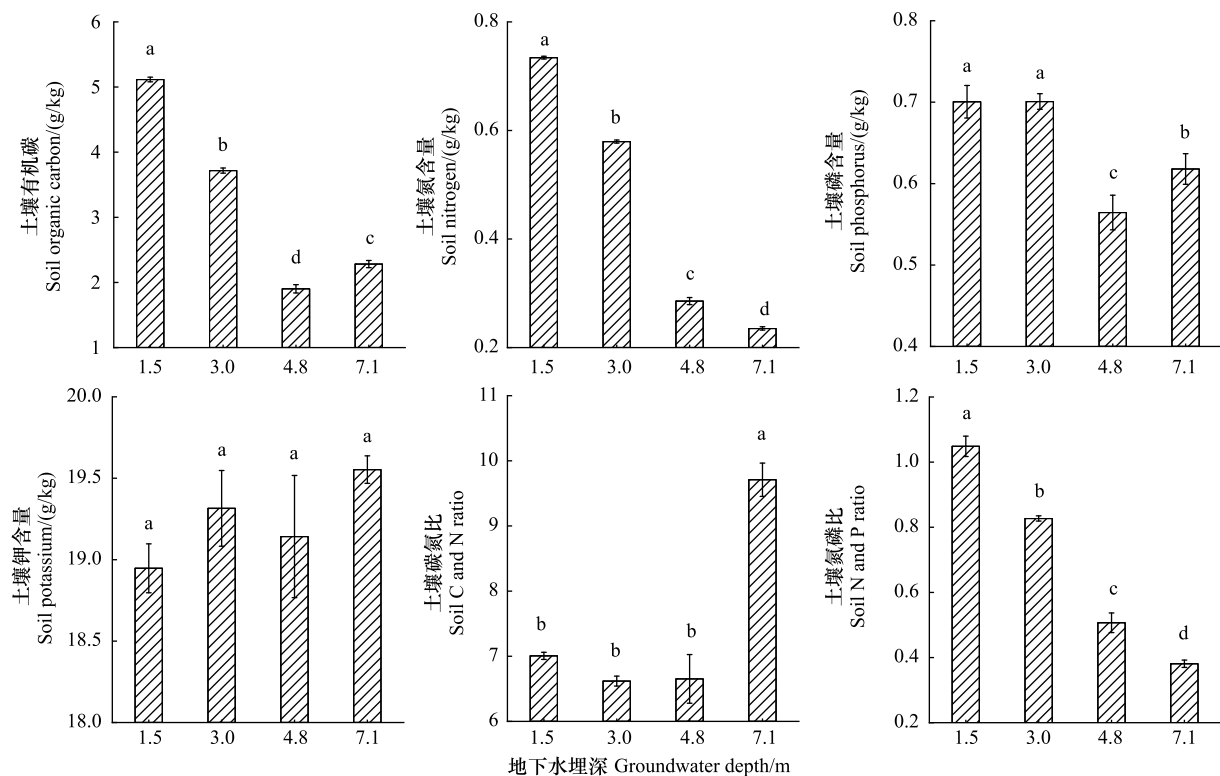


图 2 林下土壤因子沿地下水埋深梯度的变化

Fig.2 The variation of soil factors along groundwater depth gradients

不同小写字母代表地下水埋深梯度下土壤因子之间差异显著 ($P<0.05$)

数由高到低依次为 TN、SOC、N/P、C/N、TP、全钾 (TK) (表 2), 其中 TN、SOC、N/P 的变异系数较高 ($\geq 40.0\%$), TP 与 TK 变异度较低 ($< 10\%$), TK 在不同 GWD 生境变化较小, 基本保持稳定。

2.3 胡杨叶片性状之间及其与土壤因子的关系

Pearson 相关分析结果显示 (图 3), 胡杨叶长 (LL) 与叶干物质含量 (LDMC)、叶组织密度 (LTD), 比叶面积 (SLA) 与叶面积 (LA)、叶宽 (LW), 叶宽 (LW) 与叶面积 (LA), 叶干物质含量 (LDMC) 与叶组织密度 (LTD) 呈极显著正相关 ($P < 0.01$); LL 与 LW、LA、SLA, LDMC、LTD 与 LW、LA、SLA 呈极显著负相关 ($P < 0.01$)。土壤有机碳 (SOC) 与全氮 (TN)、全磷 (TP)、氮磷比 (N/P), TN 与 TP、N/P, TP 与 N/P 呈极显著正相关 ($P < 0.01$); 碳氮比 (C/N) 与氮磷比 (N/P) 则呈显著负相关 ($P < 0.05$)。

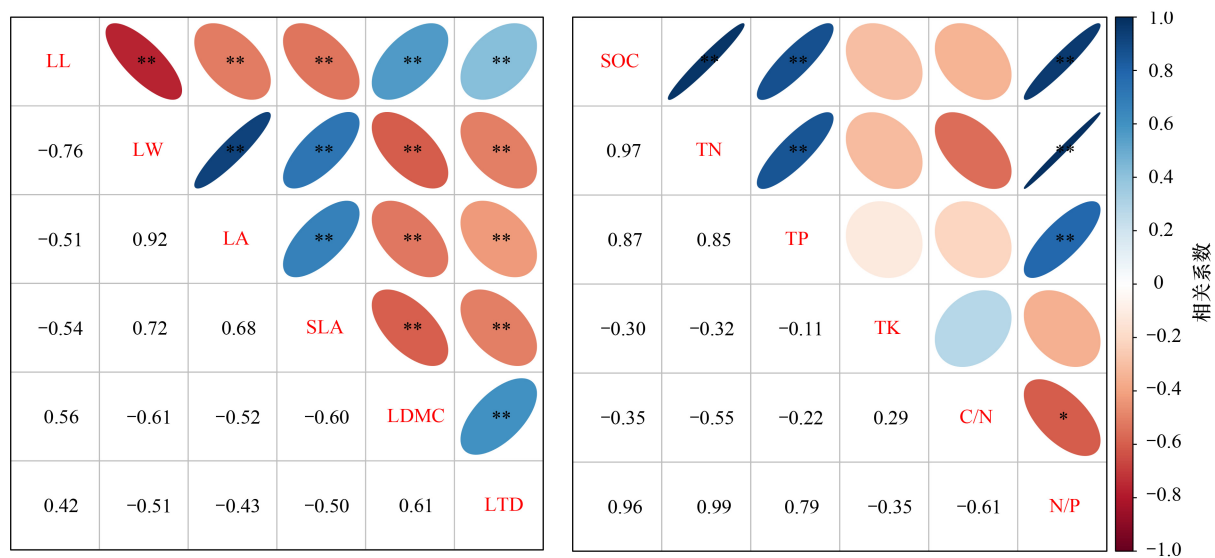


图 3 胡杨叶片性状之间及土壤因子之间的相关系数

Fig.3 Correlation coefficient of leaf traits of *P. euphratica* and soil factors

** $P < 0.01$, * $P < 0.05$; LL: 叶长 leaf length; LW: 叶宽 leaf width; LA: 叶面积 leaf area; SLA: 比叶面积 specific leaf area; LDMC: 叶干物质含量 leaf dry mass content; LTD: 叶组织密度 leaf tissue density; SOC: 土壤有机碳含量 soil organic carbon; TN: 土壤全氮含量 soil total nitrogen; TP: 土壤全磷含量 soil total phosphorus; TK: 土壤全钾含量 soil total potassium; C/N: 碳氮比 carbon nitrogen ratio; N/P: 氮磷比 nitrogen phosphorus ratio

冗余分析 (RDA) 显示 (图 4), 胡杨叶功能性状在第 I 轴、第 II 轴的解釋量分别为 69.33%、4.05%, 前 2 轴累计解釋叶性状特征量为 73.38%, 前 2 轴能够较好地反映胡杨叶性状与土壤因子的关系, 并且主要由第 I 轴决定。其中第 I 轴主要体现了碳氮比 (C/N)、氮磷比 (N/P)、全氮 (TN)、有机碳 (SOC) 对叶性状的影响, 贡献率为 C/N (34.46%) > N/P (22.54%) > TN (20.48%) > SOC (15.13%)。第 II 轴则主要体现了全磷 (TP)、全钾 (TK) 对叶性状的影响, 贡献率为 TP (5.45%) > TK (1.92%)。从排序图上可见, LW、LA 与土壤 N/P、TN、SOC、TP 含量, SLA、LL、LTD、LDMC 与 C/N、TK 呈正相关, 其中 LW 与 N/P, LDMC 与 C/N 的正相关性最大。可见, 土壤 N/P、TN、SOC、TP 含量高的生境下胡杨 LA、LW 较高; 而在土壤 C/N 高的生境下 LL、LTD、LDMC、SLA 则较高, 表明 C/N、N/P、TN、SOC 是影响胡杨叶功能性状变化的主要因子。

逐步回归分析可知 (表 3), 胡杨叶功能性状与土壤因子存在显著的回归关系 ($P < 0.01$)。其中, 叶长 (LL)、叶宽 (LW) 主要受土壤碳氮比 (C/N) 和氮磷比 (N/P) 的影响, 叶面积 (LA) 主要受土壤碳氮比 (C/N) 和全氮 (TN) 的影响, 比叶面积 (SLA)、叶干物质含量 (LDMC)、叶组织密度 (LTD) 分别受土壤碳氮比 (C/N)、氮磷比 (N/P)、全氮 (TN) 的影响。标准化回归系数可知 (表 3), 土壤 C/N 是影响 LW、LA、SLA 变化的关键土壤因子, 土壤 N/P 是影响 LL、LDMC 变化关键土壤因子, TN 则是影响 LTD 变化的关键土壤因子。

3 讨论

3.1 胡杨叶功能性状变异格局及相互关系

叶片作为植物与外界环境接触面积最大的功能构造及对环境变化最为敏感的光合器官,其功能性状能够客观的反映出植物对环境的适应能力^[25]。本研究发现,地下水埋深梯度下胡杨叶功能性状的变异系数从高到低依次为叶宽、叶面积、叶组织密度、叶长、比叶面积、叶干物质含量,其中叶宽、叶面积的变异程度较高(>39.0%),对环境的变化较为敏感。此外,叶宽、叶面积、比叶面积随地下水埋深的增加均呈降低趋势,而叶长、叶干物质含量、叶组织密度则呈上升趋势。说明植物在土壤含水量高的生境下,根系能够充分吸收水分满足植物生命活动,促进细胞分裂伸长,因而胡杨表现出较高的叶宽、叶面积和比叶面积,有利于提高光截获效率并积累更多生命活动所需要的光合产物。随地下水埋深增加,土壤水分减少与水势降低,水分运输距离增长,引发水力限制作用增强^[21],从而抑制细胞分裂伸长,叶片扩张受阻(叶宽、叶面积降低);同时为减少水分损失,维持体内水分平衡,植物通过增加叶组织密度和叶干物质含量来降低蒸腾失水、增加叶片保水性、减缓叶温快速升高、增强耐旱性^[14,21,26-27]。另外,本研究还发现随地下水埋深增加,胡杨叶片长度随之增大而叶宽、叶面积、叶片边界层阻力(叶面积/叶周长)则降低,意味着胡杨叶片长度适当增加既可以防止叶面积快速增加带来的植物体水分大量损失,又能够在适当增加叶面积的同时使叶边界层阻力维持在较低水平,有助于抵御干旱区高温强光的伤害^[26]。同时,受区域地下水埋深持续增加的影响,长期持续干旱胁迫抑制胡杨枝叶扩张及生长发育进程,深地下水埋深的生境形成了稀疏分布的“小老树”(表1),树冠上着生的大多为过渡形(卵状菱形、卵形)叶片。Fan 等研究也发现荒漠灌木红砂倾向于改变叶长以应对环境变化^[28]。

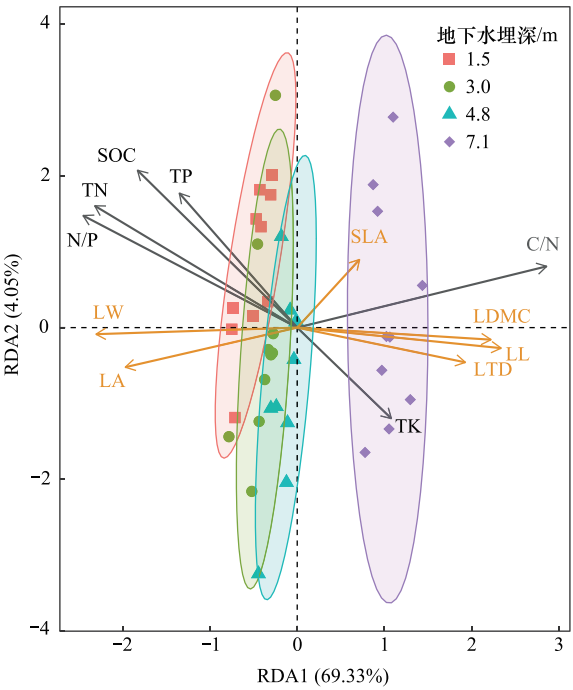


图4 胡杨叶功能性状与土壤因子的冗余分析
Fig.4 Redundancy analysis of leaf functional traits of *P.euphratica* and soil factors

表3 胡杨叶功能性状与土壤因子的逐步回归分析

Table 3 Stepwise regression analysis of leaf functional traits of *P. euphratica* and soil factors

指标 Indicator	回归方程 Regression equation	标准化回归系数 Standard regression coefficient	R^2	P
叶长 Leaf length (LL)	$LL = 3.726 + 0.462C/N^{***} - 2.569N/P^{***}$	$B_{C/N} = 0.521, B_{N/P} = -0.577$	0.973	0.000
叶宽 Leaf width (LW)	$LW = 8.506 - 0.906C/N^{***} + 3.050N/P^{***}$	$B_{C/N} = -0.662, B_{N/P} = 0.441$	0.986	0.000
叶面积 Leaf area (LA)	$LA = 25.899 - 2.311C/N^{***} + 6.480TN^{**}$	$B_{C/N} = -0.762, B_{TN} = 0.331$	0.966	0.000
比叶面积 Specific leaf area (SLA)	$SLA = 130.550 - 8.493C/N^{**}$	$B_{C/N} = -0.828$	0.654	0.001
叶干物质含量 Leaf dry mass content (LDMC)	$LDMC = 0.533 - 0.171N/P^{**}$	$B_{N/P} = -0.772$	0.555	0.003
叶组织密度 Leaf tissue density (LTD)	$LTD = 0.580 - 0.412TN^*$	$B_{TN} = -0.682$	0.412	0.014

*** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$

植物在漫长的进化过程中,除了通过与生境条件相适应的性状来减少环境异质性带来的伤害之外^[7],各功能性状之间也会呈现出协同或权衡关系^[29]。叶长、叶宽、叶面积体现了植物叶片光合能力的强弱,比叶面积反映了植物对资源的获取和利用,叶干物质含量与叶组织密度则反应了植物对养分和水分维持及防御能力^[14,18,30-31]。研究发现,叶宽、叶面积和比叶面积两两之间互为显著正相关,表明叶片的投资成本随着叶面

积的增加而增大^[32],胡杨在浅地下水埋深生境则通过增大光截获效率和提高碳同化能力,从而适应竞争环境。但增大叶面积存在着生存风险,即光合作用所增加的碳收益可能会低于因蒸腾作用加快而造成的水分散失^[33],因而随着环境胁迫程度增加,植物会通过牺牲部分功能性状和投资为代价,来维持自身生存与繁衍^[17-18]。本研究中叶宽、叶面积、比叶面积与叶长、叶干物质含量、叶组织密度呈显著负相关;叶长、叶干物质含量、叶组织密度互为显著正相关。表明胡杨通过降低叶面积来减少蒸腾作用的同时,将更多的资源用于防御组织的构建、合成更多的干物质来增强保水性能、维持体内水分平衡和提高抗逆性,这与低叶面积、比叶面积和高叶组织密度、叶干物质含量植物可更好适应干旱贫瘠环境的研究结果一致^[14,18,26,34]。

3.2 胡杨叶功能性状与土壤因子的关系

土壤水分不仅影响植物生长发育、分布及存活,还影响土壤养分的分布格局^[35-37]。研究发现地下水埋深梯度下土壤因子的变异系数由高到低依次为全氮、有机碳、氮磷比、碳氮比、全磷、全钾,其中全氮、有机碳、氮磷比的变异系数较高($\geq 40.0\%$),全钾变异系数最小(2.51%),表明干旱荒漠区土壤钾素较稳定,立地条件(地下水埋深/土壤水分)对其影响极弱。随地下水埋深的增加,土壤有机碳、全氮、全磷、氮磷比呈下降趋势,碳氮比则呈上升趋势。因为浅地下水埋深生境,土壤水分充足完全可满足胡杨生长、更新需求和多物种共存及微生物活动,促进了根系分泌有机酸、氮素矿化与微生物分解凋落物,从而表现出较高的养分含量。随地下水埋深增加及土壤水分减少,由于水分运输距离增大,水力限制增强,抑制植物生长,凋落物归还量减少;同时干旱抑制根系与土壤微生物的活性,凋落物分解与土壤氮磷矿化速率减慢及加快土壤氮素的挥发损失^[38-39],导致土壤碳、氮、磷含量降低。

土壤环境作为植物群落生长的重要物质来源和能量来源,为植物提供了所需的养分、水分及能量,是影响植物生长策略的主导因素^[14,36]。本研究发现,土壤碳氮比与叶宽、叶面积、比叶面积呈显著负相关,与叶长呈显著正相关;氮磷比与叶宽呈显著正相关,与叶长、叶干物质含量呈显著负相关;全氮与比叶面积呈显著正相关,与叶组密度呈显著负相关。多元统计分析表明胡杨叶功能性状受土壤碳氮比、氮磷比、全氮、有机碳的影响最大。这是因为在干旱区,植物生长不仅受水分短缺限制,还受土壤养分限制^[40]。由于研究区干旱少雨、地下水埋深持续增加,干旱加剧土壤沙化、土壤氮素损失及岩石分化、淋溶作用弱^[15],致使土壤贫瘠化,直接抑制了荒漠植物养分吸收、生理代谢与生长^[14,41]。因此,面对日益干旱贫瘠的土壤,胡杨除了通过改变叶片结构来适应逆境之外,还通过增加叶干物质含量、叶组织密度的方式来提高对水分、养分资源的保存能力。此外,植物在面临环境异质化时,往往通过对功能性状进行调控,形成最适宜生境的性状组合,从而实现对资源的最大化利用^[42]。RDA 排序轴上显示,轴 I 从左到右,随着地下水埋深逐渐增加生境愈发恶化,土壤碳、氮、磷含量降低,胡杨则通过增加叶长、叶干物质含量、叶组织密度和降低叶宽、叶面积、比叶面积的性状组合来适应日益干旱贫瘠的荒漠环境。

4 结论

通过分析塔里木极端干旱区地下水埋深梯度下胡杨叶功能性状特征及其对土壤因子的响应,表明地下水埋深显著影响了胡杨叶功能性状与土壤养分含量($P < 0.05$),其中叶宽、叶面积与土壤全氮、有机碳变异性最高,叶干物质含量与土壤全钾变异性最小。胡杨叶功能性状主要受到土壤碳氮比、氮磷比、全氮、有机碳的调控,其中碳氮比显著影响叶宽、叶面积、比叶面积,氮磷比影响叶长、叶干物质含量,全氮影响叶组织密度。随全球气候变暖与区域水资源短缺、土壤沙化贫瘠,胡杨通过降低叶宽、叶面积、比叶面积,增加叶长、叶组织密度与叶干物质含量来适应日益旱化贫瘠的荒漠环境。

参考文献(References):

- [1] 赵思腾,赵学勇,李玉霖,毛伟,王宁,陈云,卢建男,陈雪萍,王瑞雄,杨小菊. 干旱半干旱区地下水埋深对沙地植物土壤系统演变的驱动作用综述. 生态学报, 2022, 42(23): 9898-9908.
- [2] 张浩,王新平,张亚峰,虎瑞,潘颜霞,陈宁. 干旱荒漠区不同生活型植物生长对降雨量变化的响应. 生态学杂志, 2015, 34(7):

- 1847-1853.
- [3] Zhou H H, Chen Y N, Li W H, Chen Y P, Fu L X. Photosynthesis of *Populus euphratica* and its response to elevated CO₂ concentration in an arid environment. *Progress in Natural Science*, 2009, 19(4): 443-451.
- [4] Wu X, Zheng X J, Li Y, Xu G Q. Varying responses of two *Haloxylon* species to extreme drought and groundwater depth. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 158: 63-72.
- [5] 霍佳璇, 任梁, 潘莹萍, 赵瑾, 向响, 余程, 孟德惠, 王源源, 鲁瑞洁, 黄永梅. 柴达木盆地荒漠植物功能性状及其对环境因子的响应. *生态学报*, 2022, 42(11): 4494-4503.
- [6] 徐睿, 刘静, 王利艳, 颜耀, 马祥庆, 李明. 不同地理种源杉木根叶功能性状与碳氮磷化学计量分析. *生态学报*, 2022, 42(15): 6298-6310.
- [7] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Groom P K, Hikosaka K, Lee W, Lusk C H, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton D I, Westoby M. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(5): 411-421.
- [8] 黄汐月, 陈卓, 黄梦月, 杨文静, 石松林, 李景吉, 彭培好, 王国严. 藏东木本植物群落功能性状分布与环境的关系. *生态学报*, 2022, 42(22): 8964-8976.
- [9] Jager M M, Richardson S J, Bellingham P J, Clearwater M J, Laughlin D C. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. *Journal of Ecology*, 2015, 103(2): 374-385.
- [10] Pfennigwerth A A, Bailey J K, Schweitzer J A. Trait variation along elevation gradients in a dominant woody shrub is population-specific and driven by plasticity. *AoB PLANTS*, 2017, 9(4): plx027.
- [11] 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.
- [12] 王飞, 郭树江, 纪永福, 张莹花, 韩福贵, 张裕年, 张卫星, 宋达成. 不同演替阶段白刺灌丛沙堆土壤因子与叶功能性状关系研究. *干旱区地理*, 2022, 45(1): 176-184.
- [13] 王敬哲, 陈志强, 陈志彪, 潘宗涛. 南方红壤侵蚀区不同植被恢复年限下芒萁叶功能性状对土壤因子的响应. *生态学报*, 2020, 40(3): 900-909.
- [14] 张旋, 李蕊希, 郑洲, 李泽厚, 贡璐, 罗艳, 吴雪. 极端干旱区多枝怪柳叶片功能性状及其与土壤理化因子的关系. *生态学报*, 2023, 43(9): 3699-3708.
- [15] 李蕊希, 吴雪, 贡璐. 塔里木河上游典型荒漠植物叶片性状及其与土壤因子的关系. *生态学报*, 2022, 42(13): 5360-5370.
- [16] Pan Y P, Chen Y P, Chen Y N, Wang R Z, Ren Z G. Impact of groundwater depth on leaf hydraulic properties and drought vulnerability of *Populus euphratica* in the Northwest of China. *Trees*, 2016, 30(6): 2029-2039.
- [17] 李豪, 马如玉, 强波, 贺聪, 韩路, 王海珍. 胡杨当年生小枝茎构型对展叶效率的影响. *植物生态学报*, 2021, 45(11): 1251-1262.
- [18] 魏圆慧, 王志鑫, 梁文召, 马富龙, 韩路. 胡杨枝叶功能性状对地下水位梯度的响应与适应. *西北植物学报*, 2020, 40(6): 1043-1051.
- [19] 孔翠翠, 伊力哈穆江·艾尼弯, 马利刚, 隆彦昕, 王雅芸, 杨晓东. 胡杨异形枝叶大小关系对干旱胁迫的响应. *林业科学*, 2022, 58(12): 42-51.
- [20] 苏培玺, 张立新, 杜明武, 毕玉蓉, 赵爱芬, 刘新民. 胡杨不同叶形光合特性、水分利用效率及其对加富 CO₂ 的响应. *植物生态学报*, 2003, 27(1): 34-40.
- [21] Yang X D, Anwar E, Xu Y L, Zhou J, Sha L B, Gong X W, Ali A, Gao Y C, Liu Y J, Ge P. Hydraulic constraints determine the distribution of heteromorphic leaves along plant vertical height. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 941764.
- [22] 韩路, 王海珍, 牛建龙, 王家强, 柳维扬. 荒漠河岸林胡杨群落特征对地下水位梯度的响应. *生态学报*, 2017, 37(20): 6836-6846.
- [23] 林家煌, 黄铁成, 陈蜀江, 贾翔, 来风兵. 塔里木河中游胡杨胸径生长量与气候因子和 NDVI 的关系研究. *生态科学*, 2017, 36(2): 164-170.
- [24] Gai Z S, Zhai J T, Chen X X, Jiao P P, Zhang S H, Sun J H, Qin R, Liu H, Wu Z H, Li Z J. Phylogeography reveals geographic and environmental factors driving genetic differentiation of *Populus* sect. *Turanga* in northwest China. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 705083.
- [25] Vendramini F, Diaz S, Gurvich D E, Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 147-157.
- [26] 李永华, 卢琦, 吴波, 朱雅娟, 刘殿君, 张金鑫, 靳占虎. 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系. *植物生态学报*, 2012, 36(1): 88-98.
- [27] Blumenthal D M, Mueller K E, Kray J A, Ocheltree T W, Augustine D J, Wilcox K R. Traits link drought resistance with herbivore defence and plant economics in semi-arid grasslands: the central roles of phenology and leaf dry matter content. *Journal of Ecology*, 2020, 108(6): 2336-2351.
- [28] Fan X K, Yan X, Qian C J, Bachir D G, Yin X Y, Sun P P, Ma X F. Leaf size variations in a dominant desert shrub, *Reaumuria soongarica*, adapted to heterogeneous environments. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(18): 10076-10094.

- [29] 庞世龙, 欧芷阳, 凌福诚, 何峰, 陆国导, 彭玉华. 桂西南岩溶区 18 种适生植物叶性状变异及经济谱. 生态学报, 2021, 40(10): 3041-3049.
- [30] Garnier 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.
- [31] Qi D, Wieneke X, Zhou X, Jiang X, Xue P. Succession of plant community composition and leaf functional traits in responding to Karst rocky desertification in the Wushan County in Chongqing, China. *Community Ecology*, 2017, 18(2): 157-168.
- [32] Niinemets Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 2001, 82(2): 453-469.
- [33] 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.
- [34] 于鸿莹, 陈莹婷, 许振柱, 周广胜. 内蒙古荒漠草原植物叶片功能性状关系及其经济谱分析. 植物生态学报, 2014, 38(10): 1029-1040.
- [35] 李中恺, 李小雁, 周沙, 杨晓帆, 付永硕, 缪驰远, 王帅, 张光辉, 吴秀臣, 杨超, 邓元红. 土壤-植被-水文耦合过程与机制研究进展. 中国科学: 地球科学, 2022, 52(11): 2105-2138.
- [36] 吴旭东, 季波, 何建龙, 任小玢, 俞鸿千, 王占军. 控制降水梯度对荒漠草原优势植物叶功能性状及土壤养分的影响. 生态学报, 2021, 41(7): 2719-2727.
- [37] 胡冬, 吕光辉, 王恒方, 杨启, 蔡艳. 水分梯度下荒漠植物多样性与稳定性对土壤因子的响应. 生态学报, 2021, 41(17): 6738-6748.
- [38] Luo G W, Xue C, Jiang Q H, Xiao Y, Zhang F G, Guo S W, Shen Q R, Ling N. Soil carbon, nitrogen, and phosphorus cycling microbial populations and their resistance to global change depend on soil C:N:P stoichiometry. *mSystems*, 2020, 5(3): e00162-e00120.
- [39] 宁志英, 李玉霖, 杨红玲, 张子谦. 科尔沁沙地优势固沙灌木叶片氮磷化学计量内稳性. 植物生态学报, 2019, 43(1): 46-54.
- [40] Zhang B, Tang G L, Yin H, Zhao S L, Shareef M, Liu B, Gao X P, Zeng F J. Groundwater depths affect phosphorus and potassium resorption but not their utilization in a desert phreatophyte in its hyper-arid environment. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 665168.
- [41] 刘深思, 徐贵青, 米晓军, 陈图强, 李彦. 地下水埋深和季节性干旱对古尔班通古特沙漠南缘梭梭生理和生长的影响. 生态学报, 2022, 42(21): 8881-8891.
- [42] 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.