

DOI: 10.20103/j.stxb.202401090071

王秋雪, 彭书婷, 甘婉怡, 彭正东, 徐琪, 王洁, 黄柳菁. 芦苇叶片、细根功能性状对水盐环境的响应——以闽江流域福州段为例. 生态学报, 2024, 44(18): 8338-8348.

Wang Q X, Peng S T, Gan W Y, Peng Z D, Xu Q, Wang J, Huang L J. Response of reed leaf and fine root functional traits to water and salt environment: a case study of Fuzhou section of the Min River. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(18): 8338-8348.

芦苇叶片、细根功能性状对水盐环境的响应 ——以闽江流域福州段为例

王秋雪, 彭书婷, 甘婉怡, 彭正东, 徐琪, 王洁, 黄柳菁*

福建农林大学风景园林与艺术学院, 福州 350002

摘要: 湿地植物通过调节自身叶片、细根功能性状增强对环境的适应能力。通过对植物叶片、细根性状间的相互关系及变异趋势的研究, 能够有效了解植物地上、地下部分对环境的响应机制、对资源的利用情况以及植物生存策略的变化。本文以闽江流域福州段 4 个典型湿地为研究区域, 以优势种芦苇为研究对象, 测定不同水盐环境下芦苇 8 个叶性状及 7 个细根性状(形态性状和生态化学计量特征)的变化及其相关性, 并探讨芦苇为应对不同水盐环境变化的生存策略。结果表明: 芦苇叶片、细根功能性状对土壤含水量的响应较土壤含盐量更强烈。部分叶片、细根性状呈现显著相关; 同时随着土壤含水量、含盐量的增加, 芦苇地上、地下部分 N 含量之间和 C:N 之间呈正相关关系; 而 C 含量之间呈负相关关系, 体现芦苇对不同水盐环境的适应性。本研究中芦苇的叶片性状并不能反映其生存策略; 在土壤含水量、含盐量高的环境下, 细根采取“获取型”策略, 整株的生存策略也偏向于“快速投资-收益型”; 而在土壤含水量、含盐量低的环境下, 细根与整株的生存策略则倾向于缓慢投资的一侧。综上体现了不同水盐环境下芦苇地上、地下部分的关联性以及种内变异表现出不同的生态策略, 揭示了湿地植物在异质生境下独特的调节机制。

关键词: 植物功能性状; 生态策略; 叶片; 细根; 湿地

Response of reed leaf and fine root functional traits to water and salt environment: a case study of Fuzhou section of the Min River

WANG Qiuxue, PENG Shuting, GAN Wanyi, PENG Zhengdong, XU Qi, WANG Jie, HUANG Liujing*

College of Landscape Architecture and Art, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

Abstract: Wetland plants can enhance their adaptability to the environment by adjusting their leaf and fine root functional traits. Through the study of the relationship and variation trend of leaf and root traits, we can effectively understand the response mechanism of above-ground and underground plants to the environment, the utilization of resources and the change of plant survival strategy. In this paper, 4 typical wetlands in Fuzhou section of the Min River were selected as research areas, and the dominant species reed was selected as research objects. The changes and correlations of 8 leaf traits and 7 fine root traits (morphological traits and ecological stoichiometric characteristics) of reed were measured under different water and salt environments, and the survival strategies of reed to cope with the changes of different water and salt environments were discussed. The results showed that the responses of reed leaf and fine root to soil water content were stronger than that of soil salt content. There was significant correlation between leaf and fine root characters. At the same time, with the increase of soil water content and salt content, N and C:N in the ground and underground parts of reed were

基金项目: 国家自然科学基金项目(32071578); 福建省自然科学基金项目(2021J01133)

收稿日期: 2024-01-09; **网络出版日期:** 2024-07-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huanglj@fafu.edu.cn

positively correlated. The C content showed a negative correlation, reflecting the adaptability of reed to different water and salt environments. The leaf traits of reed in this study could not reflect its survival strategy. In the environment of high soil water and salt content, fine roots adopted the "acquisition" strategy, and the survival strategy of the whole plant was also inclined to the "fast investment-return" strategy. However, in the environment of low soil water and salt content, the survival strategy of fine root and whole plants tended to be on the side of slow investment. These results reflect the correlation between the above-ground and subsurface parts of reed under different water and salt environments, as well as the different ecological strategies of intraspecific variation, reflecting the unique regulatory mechanisms of wetland plants under heterogeneous habitats.

Key Words: plant functional trait; survival strategy; leaf; fine root; wetland

植物功能性状是指植物在进化过程中对外界资源采取不同的获取与分配策略,能够通过调节自身功能性状变化(变异)来适应环境变化^[1-2]。叶是植株地上部分对环境变化最敏感且对特定环境适应性最强的器官^[3],2004年Wright^[4]提出叶经济学谱概念,并通过对植物叶功能性状变异研究,按照植物资源获取的速率量化植物的资源权衡策略。根系是土壤与植物地上部分之间物质循环、能量流动与信号传递的关键纽带,而细根是植物根系中直径小于等于2 mm的部分^[5],目前关于是否存在类似叶经济谱的一维细根经济谱仍面临着争议与挑战^[6-8]。因此,通过对植物叶片、细根性状间的相互关系及变异趋势的研究,能够反映植物在长期进化下对环境的响应机制以及植物地上、地下的权衡关系。

植物能够感应外界环境压力,通过自身调节系统有效权衡其性状间的最佳收益/代价关系,从而构建与生境相匹配的一套功能性状^[9]。土壤含水量和土壤含盐量是植物生长以及资源利用策略的关键因子^[10-12],通过影响群落的内部环境,使得群落内每株植物的可利用资源发生变化,从而诱导植物进行表型调节,以提高其所在生境中可利用资源的分布格局的合理性^[13]。土壤含盐量是限制植物生长和生产力的主要环境因素之一^[14],在土壤盐分差异条件下,植物通过调整根总长度、比根长、根平均直径、根表面积、根体积等根性状^[9,15],与叶片化学计量特征、叶厚、叶面积、叶形指数^[16-17]等叶片性状间的生物分配模式来适应环境变化。同时植物的生长也高度依赖土壤水分,植物通过调整叶面积、比叶面积及比根长、细根碳氮磷含量等来提高对土壤水分因子的适应能力^[18]。这说明植物功能性状对环境因子变化的响应机制并不是单一器官作用,因此,研究植物叶片细根形态、生理性状及化学计量特征对不同土壤含水量、含盐量的响应规律,将有助于理解植物应对环境变化的生态策略。

福州市依傍闽江下游,闽江流域内两岸的湿地资源丰富^[19],同时闽江河口是我国东南沿海典型的感潮河口^[20],全球变暖加速了海平面的上升导致海水入侵河口潮汐沼泽湿地,进而导致海水—淡水前缘向上游移动,因此,盐度沿天然的河口潮汐沼泽湿地往往具有明显的梯度^[21]。芦苇属于禾本科多年生大型草本湿地植物,具有广泛适应性和表型可塑性强的特点,是闽江流域地区湿地常见的挺水植物^[22-23]。芦苇既能够在浅水沼泽中广泛分布,也能够潮汐沼泽中生存,但会受到土壤盐分和水分的干扰^[24]。目前,有关于水盐环境变化下芦苇地上部分的研究有生态响应特征^[25]、光合响应特征^[26]、化学计量特征^[27]以及比叶面积与叶片热耗散的关联性分析^[28]等;地下部分主要探究根系分布特征与植物生长对不同水盐胁迫的响应^[29]。植物的适应策略通常体现在地上与地下的共同变化,关于不同水盐环境变化下芦苇叶片、细根性状的变化和关联关系尚不明晰,鉴于此,本文以闽江流域4个典型湿地的芦苇为研究对象,通过分析不同水盐环境变化下芦苇8个叶性状及7个细根性状的变化及关联关系,旨在解决以下问题:(1)不同土壤含水量、含盐量下的叶片和细根性状的特征及关联性如何?(2)功能性状的种内变异是否能够有效地反映芦苇的生态策略?

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究以闽江流域福州段(25°15'—26°39'N,118°08'—119°38'E)为研究区域,实验涉及流域内4个湿地

(图 1):甘蔗湿地、乌龙江湿地、塔礁洲湿地、闽江河口湿地。研究区域位于闽江下游,长约 125 km,为福建省内第一大入海河流,地处中亚热带和南亚热带过渡区,温暖湿润,年均气温约 19℃,年均降水量为 900—2100 mm,湿地生态系统发育良好。闽江流域湿地土壤类型主要为沙土、泥质滩涂以及滨海盐土。植被以芦苇(*Phragmites australis* Trin)为主,伴生种有春蓼(*Persicaria maculosa* Holub)、短叶荇菜(*Cyperus malaccensis* Koyama)、鸭跖草(*Commelina communis* Linn)、水蓼(*Persicaria hydropiper* Spach)、扯根菜(*Penthorum chinense* Pursh)等一年生或多年生草本植物。

1.2 样地设置和群落调查

本研究于 2023 年 6 月—8 月进行野外调查及采样工作。采样地点位于福州市 4 个典型湿地(图 1),该地区的特点是盐度沿天然的河口潮汐沼泽湿地具有明显的梯度^[21],且土壤水分从湿地到岸边方向逐渐减少。每个典型湿地内随机选择远离道路、人类活动较少且植被覆盖率较高的条件下生长的典型芦苇群落,设置 1 m×1 m 的样方。选择土壤含水量、含盐量具有差异性的样本,其中甘蔗湿地 6 个、乌龙江湿地 5 个、塔礁洲湿地 3 个、闽江河口湿地 17 个,共计 31 个样方(图 2)。使用便携式全球定位系统(GPS)设备记录每个样地的地理位置,同时记录每个样方内植物的种名、株高、株数和盖度。

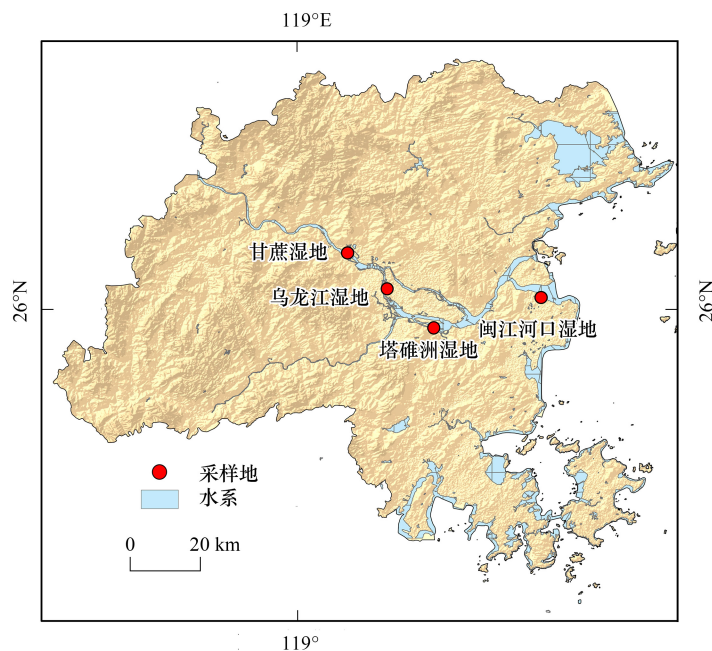


图 1 研究区和样地分布图

Fig.1 Sketch map of study area and sample plot

1.3 样品取样与测定

植物取样:每个样方随机选取长势均一的芦苇,至少采集 5 株,将其齐地面剪下采集地上部分叶片带回实验室;参照王继伟^[9]的方法离植株基部直径约 30 cm 的范围用铁铲挖取 0—30 cm 地下部分根系(包括根茎和须根),采集至少 3 株植株的根系样本,带回实验室。后把土柱的泥土全部冲洗干净,进一步筛出≤2 mm 的细根进行根系指标的测定。

植物样品测定:使用精度为 0.0001 g 的电子天平称量叶片质量,利用 0.01 mm 精度的游标卡尺,避开叶脉,测量叶厚度(Leaf thickness, LT);用扫描仪(CanoScan LiDE300)进行叶片扫描,运用 Image J 测量叶形指数(Leaf index, LI)、叶面积(Leaf area, LA);将叶片放入 80℃ 烘箱内烘 48 h 至恒重后称重得到叶片干重。根据公式计算得出比叶面积(Specific leaf area, SLA)、叶组织密度(Leaf tissue density, LTD)。利用去离子水清理根表面的土壤和杂质,按照根系直径≤2 mm 的标准选择活细根,利用精度为 0.0001 g 的电子天平称量根系鲜

重,利用根系扫描仪(WinRHIZO Pro 2009b)分析得到根平均直径(Root average diameter, RAD)等根系形态指标,在 80℃烘箱内烘 48 h 至恒重后称重得到根系干重。根据公式计算得出比根面积(Specific root area, SRA)、比根长(Specific root length, SRL)、根组织密度(Root tissue density, RTD)。

将烘干至恒重的叶片和细根放在研钵中研磨,过 0.149 mm 筛,使用元素分析仪(德国 Elementar Vario Macro cube)测定碳、氮元素含量;使用山东恒美 HM-GT3 土壤肥料养分检测仪测定磷元素含量。

1.4 土壤样品采集与测定

在进行植物群落调查的样方中心采用环刀法取土壤样品,用于土壤含水量(Soil water content, SWC)的测定,利用土钻在每个样方内随机选取 3 个点,钻取 0 —

10 cm 的土壤样品,将其充分混合。取已过 16 目筛的风干土,以土水比 1:5 对土样进行浸提过滤,使用上海越平 DDS-11A 便携式电导率仪测浸出液的电导率(Soil electrical conductivity, SEC),并按下列公式^[30]将电导率换算成土壤含盐量(Soil salt content, SSC):

$$\text{SSC}(\text{‰}) = 3.617x + 0.0199 \quad (1)$$

式中: x 为电导率(ms/cm)

1.5 数据处理与分析

用平均值反映样本的整体水平,最大值和最小值来反映样本变化范围,变异系数反映样本相对变异度,利用变异系数(CV):(标准差/平均值)×100%,衡量各叶片、细根功能性状的变异程度。利用偏相关性分析确定植物功能性状与水盐变化之间的关系;采用 Pearson 相关系数分析植物叶片、细根功能性状间的相关性,以上分析运用均 SPSS 26.0。利用 R 4.3.2 对数据进行主成分(PCA)分析;运用 Origin 2022 进行绘图。

2 结果分析

2.1 芦苇功能性状特征

芦苇的叶片、细根性状变异较大(表 1),表明芦苇具有较强的表型可塑性。不同群落芦苇的叶片、细根性状中,除叶厚和细根碳含量 C 外,其余性状的变异系数均大于 20%,其中变异系数最大的性状为叶组织密度,达到 105.0%,说明芦苇的叶组织密度会优先对环境变化做出响应。

2.2 芦苇叶片、细根性状对土壤含水量、土壤含盐量变化的响应

利用偏相关性分析以确定环境变量与功能性状之间关系(表 2)。结果表明,芦苇叶片、细根性状对土壤含水量(SWC)的响应较土壤含盐量(SSC)更强烈。土壤含水量与叶形指数、叶组织密度、细根碳含量均显著负相关,与叶片氮含量、比根长、比根面积、细根氮磷含量均极显著正相关;而土壤含盐量与比根长、比根面积极显著正相关,与细根碳含量极显著负相关。

2.3 叶片和细根性状的关联关系

为了研究芦苇性状间的权衡以及生态化学计量对其叶片、细根的影响,进行了 Pearson 相关性分析(表 3)。叶片形态特征与细根形态特征具有一定相关性。叶厚与叶形指数、根组织密度显著负相关,与比叶面积、叶组织密度显著正相关。叶形指数、叶面积、叶组织密度和比根长、比根面积极显著负相关;叶形指数、叶面积与根组织密度极显著正相关。比根长、比根面积均与根组织密度极显著负相关,比根长与比根面积为极显著正相关。

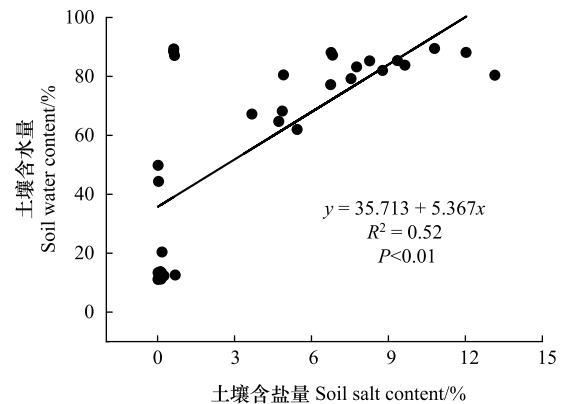


图 2 31 个样方土壤含水量、含盐量的分布规律

Fig. 2 Distribution patterns of soil water content and soil salt content for 31 plots

表 1 芦苇叶片、细根功能性状统计学分析

Table 1 Statistical analysis of functional Characteristics (leaf and fine root) of *P. australis*

	指标 Index	平均值 Mean	标准偏差 Standard error	最小值 Minimum	最大值 Maximum	变异系数/% Coefficient of variation
叶功能性状	叶厚 LT/mm	0.22	0.03	0.17	0.31	14.5
Leaf functional traits	叶形指数 LI	37.40	22.02	7.8	95.75	58.86
	叶面积 LA/(cm ²)	91.26	43.48	38.40	221.45	47.6
	比叶面积 SLA/(cm ² /g)	148.49	34.84	94.66	247.40	23.5
	叶组织密度 LTD/(g/cm ³)	0.05	0.05	0.02	0.23	105.0
	叶片碳含量 LCC/(g/kg)	387.75	19.07	346.87	430.03	49.2
	叶片氮含量 LNC/(g/kg)	23.80	5.30	15.64	32.47	22.3
	叶片磷含量 LPC/(g/kg)	3.17	1.042	1.48	6.290	32.9
细根功能性状	根平均直径 RAD/mm	1.28	0.30	0.67	1.80	23.4
Fine root functional traits	比根长 SRL/(m/g)	32.10	19.01	0.64	62.46	59.2
	比根面积 SRA/(m ² /g)	0.04	0.02	0.01	0.06	48.6
	根组织密度 RTD/(g/cm ³)	0.31	0.15	0.17	0.79	49.2
	细根碳含量 RCC/(g/kg)	406.48	29.21	354.64	460.91	7.2
	细根氮含量 RNC/(g/kg)	10.97	3.57	4.41	19.39	32.5
	细根磷含量 RPC/(g/kg)	3.00	1.66	0.98	6.73	55.5

LT:叶厚 Leaf thickness; LI:叶形指数 Leaf index; LA:叶面积 Leaf area; SLA:比叶面积 Specific leaf area; LTD:叶组织密度 Leaf tissue density; RAD:根平均直径 Root average diameter; SRL:比根长 Specific root length; SRA:比根面积 Specific root area; RTD:根组织密度 Root tissue density; LPC:叶片磷含量 Leaf phosphorus content; LNC:叶片氮含量 Leaf nitrogen content; LCC:叶片碳含量 Leaf carbon content; RPC:细根磷含量 Root phosphorus content; RNC:细根氮含量 Root nitrogen content; RCC:细根碳含量 Root carbon content

表 2 水盐变量与芦苇叶片、细根性状的偏相关分析

Table 2 Partial correlation between environmental variables and selected functional traits (leaf traits and fine root traits) of *P. australis*

指标 Index		SWC		SSC	
		<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
叶功能性状	叶厚 LT	0.037	0.844	0.175	0.354
Leaf functional traits	叶形指数 LI	-0.552 **	0.002	-0.213	0.258
	叶面积 LA	-0.226	0.229	0.057	0.766
	比叶面积 SLA	-0.173	0.361	0.329	0.076
	叶组织密度 LTD	-0.413 *	0.023	-0.031	0.871
	叶片碳含量 LCC	0.462 *	0.010	-0.098	0.606
	叶片氮含量 LNC	0.734 ***	0.000	0.245	0.191
	叶片磷含量 LPC	-0.246	0.189	-0.146	0.440
细根功能性状	根平均直径 RDA	-0.145	0.445	0.052	0.786
Fine root functional traits	比根长 SRL	0.627 ***	0.000	0.469 **	0.009
	比根面积 SRA	0.625 ***	0.000	0.501 **	0.005
	根组织密度 RTD	-0.314	0.091	-0.361	0.050
	细根碳含量 RCC	-0.729 ***	0.000	-0.488 **	0.006
	细根氮含量 RNC	0.491 **	0.006	0.336	0.069
	细根磷含量 RPC	0.588 **	0.001	-0.027	0.887

r 为相关性系数;星号表示环境变量和功能性状之间的显著相关性(**P* < 0.05; ***P* < 0.01;和 ****P* <0.001)

芦苇生态化学计量特征与叶片、细根表型形态特征具有一定的相关性(表 3)。叶形指数与叶片氮含量和细根磷含量、氮含量极显著负相关,与细根碳含量极显著正相关;叶组织密度与叶片磷含量、细根碳含量极显著正相关;比根长、比根面积均与叶片氮含量和细根磷含量、氮含量极显著正相关;根组织密度与叶片氮含量和细根磷含量、氮含量极显著负相关。

表 3 芦苇叶片、细根性状相关性分析

Table 3 Correlation analysis of functional traits of leaf and fine root of *P. australis*

	LT	LI	LA	SLA	LTD	RAD	SRL	SRA	RTD	LPC	LNC	LCC	RPC	RNC
LI	-0.538**													
LA	0.192	0.093												
SLA	0.434*	-0.233	-0.011											
LTD	0.364*	0.139	0.333	0.148										
RAD	0.057	0.273	-0.019	0.022	0.341									
SRL	0.27	-0.728**	-0.431*	0.352	-0.477**	-0.077								
SRA	0.298	-0.742**	-0.479**	0.273	-0.457**	-0.076	0.976**							
RTD	-0.326*	0.709**	0.531**	-0.214	0.274	0.017	-0.810**	-0.893**						
LPC	0.133	0.269	0.095	0.034	0.499**	-0.201	-0.419*	-0.421*	0.378*					
LNC	0.161	-0.753**	-0.247	0.231	-0.461**	-0.103	0.839**	0.841**	-0.724**	-0.498**				
LCC	-0.104	-0.248	0.074	0.028	-0.404*	-0.273	0.388*	0.370*	-0.135	-0.224	0.536**			
RPC	0.282	-0.603**	-0.266	0.269	-0.294	0.004	0.694**	0.633**	-0.514**	-0.149	0.732**	0.421*		
RNC	0.165	-0.674**	-0.469	0.059	-0.408*	-0.178	0.766**	0.846**	-0.841**	-0.384*	0.753**	0.26	0.424*	
RCC	-0.179	0.680**	0.299	-0.09	0.595**	0.148	-0.867**	-0.862**	0.656**	0.470**	-0.812**	-0.540**	-0.671**	-0.696**

* $P < 0.01$; * $P < 0.05$; LT: 叶厚; Leaf thickness; LI: 叶形指数 Leaf index; LA: 叶面积 Leaf area; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; LTD: 叶组织密度 Leaf tissue density; RAD: 根平均直径 Root average diameter; SRL: 比根长 Specific root length; SRA: 比根面积 Specific root area; RTD: 根组织密度 Root tissue density; LPC: 叶片磷含量 Leaf phosphorus content; LNC: 叶片氮含量 Leaf nitrogen content; LCC: 叶片碳含量 Leaf carbon content; RPC: 细根磷含量 Root phosphorus content; RNC: 细根氮含量 Root nitrogen content; RCC: 细根碳含量 Root carbon content.

芦苇叶片、细根生态化学计量特征间具有一定的相关性(表 3)。相关性分析可知,叶片氮含量与叶片碳含量、细根磷氮含量极显著正相关;细根磷含量与叶片碳含量、细根氮含量显著正相关;细根碳含量与叶片碳氮含量、细根氮磷含量极显著负相关,叶片磷含量与叶片氮含量极显著负相关;叶片磷含量与细根氮含量显著负相关。图 3 表明,芦苇地上、地下部分的 N 之间、C:N 之间存在极显著正相关,C 之间存在显著负相关。

2.4 芦苇的生态策略分析

植物叶片、细根的主成分分析可揭示不同水盐环境下芦苇的资源利用策略(图 4)。叶片性状主成分结果表明 PC1 和 PC2 分别占 34.2% 和 25% 的解释率,合计 59.2%,不同水盐环境间未表现出明显的分组聚集关系。细根主成分分析结果表明,PC1 和 PC2 分别占 68.1% 和 14.6% 的解释率,合计 82.7%。性状变异第一主成分与 SRL、SRA、RNC、RCC 有较强的相关性,而第二主成分与 RAD、RPC 有较强的相关性,土壤含水量、土壤含盐量高的芦苇主要集中在 PC1,具有高 SRL、SRA、RNC、低 RAD、RTD 的特点,在生存策略中,偏向于资源获取型;而土壤含水量、土壤含盐量低的芦苇聚集在另一侧,具有高 RAD、RTD,低 SRL、SRA、RNC 的特点,偏向于资源保守型。

对芦苇地上地下整体进行主成分分析表明(图 4),PC1 和 PC2 分别占有 48% 和 14.1%,合计 62.1%。第一轴以叶片、细根化学元素及 SRL、SRA 为主,第二轴以 RAD、LT、LI、SLA、LTD 为主。土壤含水量及含盐量高的芦苇主要分布在 PC1 轴一侧,具有高 SRL、SRA、SLA、LNC、RNC 和低 LPC、RAD、RTD、LI 的特点,即“快速投资-收益型”的生存策略;而土壤含水量及含盐量低的芦苇则分布在另一侧,即“缓慢投资-收益型”的生存策略。

3 讨论

3.1 不同水盐环境对芦苇叶片、细根形态性状的影响

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性,这些差异体现在植物功能性状的分异上。本研究发现闽江流域福州段地区芦苇叶性状变异幅度达 14.5%—105.0%,细根性状变异幅度达 7.2%—59.2%。本研究中叶面积、叶组织密度、根平均直径、比根面积、根组织密度均归为形态性状,各性状的变异系数

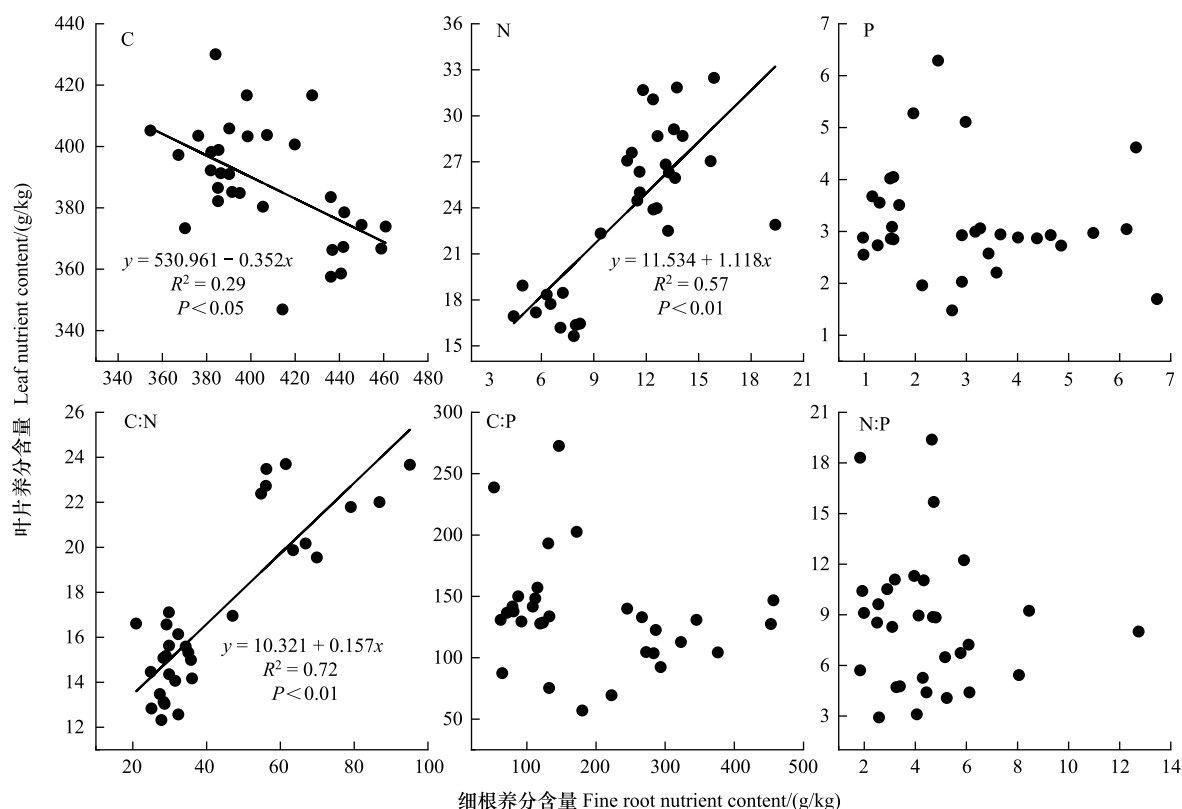


图3 芦苇地上、地下部分养分含量相关性

Fig.3 Correlation of nutrient content in ground and underground parts of *P. australis*

地上部分指叶片养分含量;地下部分指细根养分含量

均大于 20%,说明芦苇的生长形态性状对水盐环境变化较为敏感,具有较强的可塑性。其中叶厚、比叶面积的变异程度较低,这可能是由于叶厚与比叶面积属于形态性状,但与光合、呼吸等其他生理特性密切相关^[4],随着叶片厚度增加,单位面积质量增加,导致比叶面积减少。因此,叶厚与比叶面积保持相对稳定的情况下,有助于芦苇抵御土壤水分和盐分双重胁迫,维持植物生理功能的稳定性。叶片、细根元素性状中,Kattge^[31]等收集整理全球性状数据库,发现全球植物叶片 C、N、P 含量平均值分别为 476 g/kg、17.4 g/kg、1.23 g/kg。Yuan^[32]等发现全球植物细根(<2 mm) C、N、P 含量的平均值为 436.9 g/kg、10.50 g/kg、0.81 g/kg;而中国植物细根 C、N、P 含量的平均值为 473.9 g/kg、9.20 g/kg、1.00 g/kg^[33]。与大尺度研究结果相比,闽江流域湿地芦苇叶片 C 含量(387.75 g/kg)、细根 C 含量(406.48 g/kg)均明显低于全球和中国植物的平均值。造成这种差异的原因可能是多方面的,第一,大尺度研究地的样本通常来自不同生态系统,例如荒漠区植物叶片 C 含量及根 C 含量通常较高^[34–35];第二,不同生活型植物的 C 含量通常要高于草本植物;第三,根系是否做了区分也会对植物根系养分含量造成影响^[36]。闽江流域芦苇叶片 N 含量(23.8 g/kg)、细根 N 含量(10.97 g/kg)和叶片 P 含量(3.17 g/kg)、细根 P 含量(3.00 g/kg)含量均高于全国和中国植物的平均值,这与许多生物与非生物因子有关,其中最主要的因子可能是生境条件^[37]。研究表明闽江流域受到人类活动影响,大量农业生产和生活污水、工业废水的排放造成湿地水体富营养化^[38],而氮磷是引起水体富营养化的关键因子,因此推测闽江流域湿地中芦苇叶片、细根的高氮磷含量,可能归源于其水体及沉积物中的高营养盐含量。

土壤水分是植物水分吸收和利用策略的重要因子,会影响植物群落结构和物种生长,而且直接影响植物性状的变化^[3]。偏相关性分析表明芦苇叶片、细根性状对土壤含水量响应较土壤含盐量更强烈。除了土壤含水量和含盐量与 SRL、SRA、RCC 交互影响外,其他性状如 LI、LTD、LCC、LNC 等均对土壤含水量响应强烈,这与 Zhou^[25]对芦苇性状的研究结果不一致,造成这种差异的原因可能是多方面的。其中主要原因可能是:由

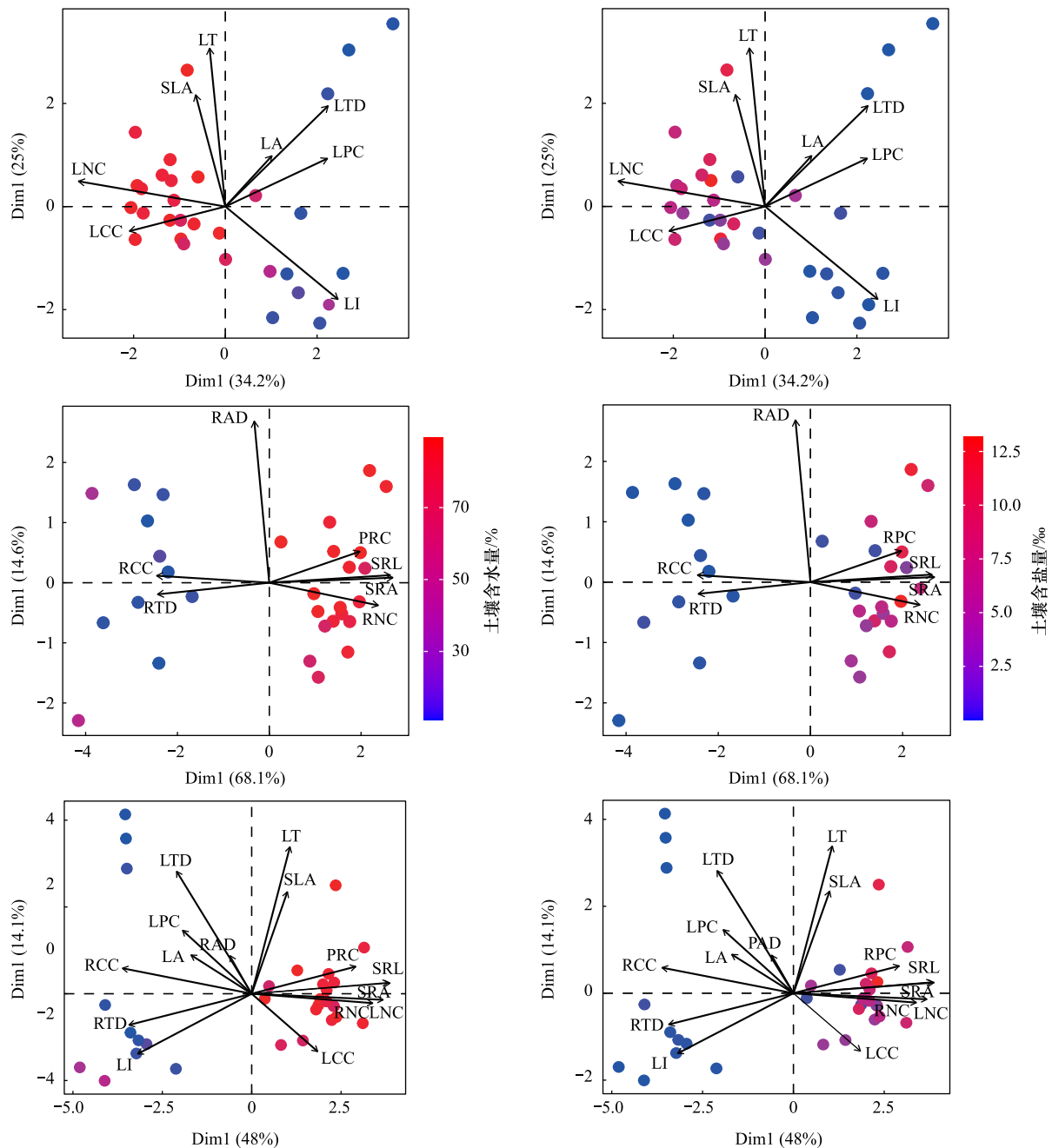


图4 芦苇叶片、细根及整株植物功能性状的主成分分析

Fig.4 Principal component analysis of functional traits of leaf, fine roots and whole plant

于地域的差异,黄河三角洲的土壤盐渍化严重,对芦苇的盐胁迫相较于本研究区域更大;除此之外,还有可能是因为土壤含水量的区间值也不同,本研究区域含水量区间相较于黄河三角洲更大,芦苇作为广布种,具有高表型可塑性和环境耐受性,但对于干旱和涝渍条件的响应具有差异性。因此结合前人的研究^[25],猜测在土壤含水量和土壤含盐量两个因子的交互影响下,对芦苇胁迫程度较高的因子可能成为影响芦苇性状的主要因子。本研究(表2)中还发现芦苇的叶性状对土壤含水量的响应比细根性状更强烈,同时两个环境因子的交互影响仅仅影响细根性状,这有可能是因为叶性状对水分的响应比细根性状更强且更均匀,而细根的反应是可变的,会根据不同物种与环境的不同而改变^[39]。

3.2 不同水盐环境下芦苇地上、地下部分的耦合关系

植物获取资源的运送、储存与利用的功能主要由叶片和细根承担,受外界环境影响最终形成一套适应特定生境的功能性状组合^[40]。叶片、细根性状相关性分析表明,LI 与叶片、细根氮含量显著负相关,与 RCC 显著正相关,LI 越小说明叶片形态越接近椭圆^[41],较小的 LI 也有较小的 RCC 和较大的 LNC、RNC,说明当植物减少对根系组织建设的投入时,植物增加了其捕获资源的能力,意味着植物叶片形态易受植物养分获取的影响,当芦苇叶片形态逐渐接近椭圆时,植物的资源获取为保守型策略。LTD、RTD 与 SRL、SRA、RNC 均呈负相关关系,与 RCC 呈正相关关系,这说明植物具有较小的 SRL、SRA 和较大的 LTD、RCC,植物会通过降低代谢活动强度和增加根系寿命以持续获取资源^[42]。同时本研究也发现了 SLA、SRL 和 LTD、RTD 这两对成对性状不具有相关性,这可能是由于植物地上地下部分面临不同环境约束和选择压力,根系属于结构器官,具有较大的变异性,而叶片属于代谢器官,随着环境的变化,植物地上地下部分采取彼此独立的适应性策略,所以这两对成对性状不具有相关性^[40,43]。

C、N、P 元素在植物各器官中的含量变化控制着植物的营养和生长状况,同时也是其对外界环境适应性的重要表征^[18]。本研究发现芦苇地上、地下部分的 N 含量之间、C:N 之间均具有极显著正相关关系,表明植物生长代谢的过程具有整体性,营养物质在地上、地下主要代谢器官中的分配遵循一定的规律^[44]。植物在生长发育过程中,根系吸收 N 元素,叶片利用 N 元素进行光合作用,由此判断,植物叶片与植物地下器官对养分的吸收关系密切,呈现协同一致趋势。而芦苇叶片和细根 C 含量具有显著负相关关系,与徐梦琦^[18]的研究结果不一致,可能的原因是植物受到单一水分变化和水分、盐分交互影响的结果不同,在受到水分与盐分的双重影响下,当土壤含水量、含盐量高时,植物叶便减少对固定 C 的消耗,植物光合作用增强,新陈代谢旺盛,导致叶累积更多的 C^[45];而芦苇根系因有充足的水分,根系因减少向深层土壤生长而减少对 C 元素的富集;此外,采集芦苇样本的时间为 6—8 月,多认为是植物的生长旺季,芦苇根系在生长旺季对营养元素的吸收赶不上细胞膨胀的速率^[45—46],使得芦苇根系吸收营养元素受到稀释效应,这造成了芦苇地上、地下部分对 C 元素的吸收出现了“此消彼长”的生长策略,呈现权衡关系。

3.3 不同水盐环境下芦苇的生存策略

通过对芦苇叶片、细根及整株植物的主成分分析以及植物功能性状空间的分布格局研究表明,芦苇不同水盐环境下表现出不同的生存策略。在不同水盐环境下芦苇叶片性状的 PCA 结果未表现出明显的分组关系,这说明在本研究中芦苇的叶片性状并不能反映其生存策略,这与陈蕾如^[40]在研究城乡梯度下园林树种叶片的特性一致。细根性状的 PCA 结果显示,土壤含水量、含盐量高的芦苇主要聚集在与形态特征相关的 PC1 轴,具有高 SRL、SRA、RNC,低 RAD、RTD 的特点,而土壤含水量、含盐量低则相反。有研究证明,根系呼吸速率与 SRL、RNC 存在正相关关系^[46],这表明当芦苇处于较高的水盐环境时,具有较高的代谢活性(高呼吸速率)、高觅食能力,同时防御能力下降、寿命更短,这是为了适应干扰程度高的环境而具有资源获取的特征。整株植物功能性状的 PCA 结果显示,土壤含水量、含盐量低的芦苇具有高 LPC、RAD、RTD 和低 LNC、RNC 的特点偏向于“缓慢投资-收益型”的生存策略,而土壤含水量及含盐量高的芦苇则分布在另一侧,即“快速投资-收益型”的生存策略。通常在整株植物水平上看,拥有较低的 LNC 的物种通过降低其光合能力减缓生长,同时 RCC 较高,可能产生较多的次生代谢物等具有更强的防御能力,建造高 RTD 用以提高承受物理伤害的能力是一种昂贵的组织投资,属于缓慢生长型^[47]。这说明,芦苇在土壤含水量、含盐量低的情况下倾向于将更多的生物量分配于机械支撑,对整株资源的利用表现出平缓的养分转化。

4 结论

综上所述,芦苇叶片、细根性状对土壤含水量响应较土壤含盐量更强烈;部分叶片、细根性状呈显著相关关系,揭示了闽江湿地地区芦苇对水盐环境的响应机制。植物通过对有限资源的分配,表现出不同程度的生存策略的变化,进一步揭示了芦苇能够有效权衡其地上、地下部分性状间关系的调节机制,是其具有广泛适应

性的重要原因。有助于深入认识闽江流域天然低盐度梯度以及高水分影响下植物的响应机制,对于合理利用东南地区湿地资源、保护湿地生态系统具有重要意义。

参考文献 (References):

- [1] 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.
- [2] Lajoie G, Vellend M. Characterizing the contribution of plasticity and genetic differentiation to community-level trait responses to environmental change. Ecology and Evolution, 2018, 8(8): 3895-3907.
- [3] 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. 生态学报, 2019, 39(20): 7670-7678.
- [4] 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: 821-827.
- [5] 陈晓萍,郭炳桥,钟全林,王满堂,李曼,杨福春,程栋梁. 武夷山不同海拔黄山松细根碳、氮、磷化学计量特征对土壤养分的适应. 生态学报, 2018, 38(1): 273-281.
- [6] 孙佳慧,史海兰,陈科宇,纪宝明,张静. 植物细根功能性状的权衡关系研究进展. 植物生态学报, 2023, 47(8): 1055-1070.
- [7] Luke McCormack M, Adams T S, Smithwick E A H, Eissenstat D M. Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. The New Phytologist, 2012, 195(4): 823-831.
- [8] Weemstra M, Mommer L, Visser E J W, van Ruijven J, Kuyper T W, Mohren G M J, Sterck F J. Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. The New Phytologist, 2016, 211(4): 1159-1169.
- [9] 王继伟,赵成章,赵连春,王小鹏,李群. 内陆盐沼芦苇根系形态及生物量分配对土壤盐分因子的响应. 生态学报, 2018, 38(13): 4843-4851.
- [10] 王军强,刘彬,常凤,马紫荆,樊佳辉,何想菊,尤思学,阿尔孜古力·阿布都热西提,杨滢可,沈欣艳. 博斯腾湖湖滨带水盐梯度下植物功能性状及生态化学计量特征分析. 植物生态学报, 2022, 46(8): 961-970.
- [11] 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.
- [12] 王秋雪,彭书婷,甘婉怡,彭正东,徐琪,黄柳菁. 闽江福州段湿地草本植物叶片与细根功能性状对水盐梯度的响应[J]. 植物科学学报, 2024, 42(4).
- [13] 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.
- [14] Sdouga D, Ben Amor F, Ghribi S, Kabtni S, Tebini M, Branca F, Trifi-Farah N, Marghali S. An insight from tolerance to salinity stress in halophyte *Portulaca oleracea* L.: Physio-morphological, biochemical and molecular responses. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2019, 172: 45-52.
- [15] 罗倩,陈灿,袁锋,江传阳,高倩倩,谢安强,林勇明,吴承祯. NaCl 单一胁迫及 NaCl 胁迫下施磷对台湾相思幼苗生长和根形态的影响. 植物资源与环境学报, 2023, 32(5): 78-88.
- [16] 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.
- [17] 张睿,刘华民,寇欣,徐智超,于晓雯,曹晓霁,温璐,马林芊,王立新. 内蒙古高原湖滨湿地优势植物功能性状特征及其适应性. 生态学报, 2022, 42(19): 7773-7784.
- [18] 徐梦琦,高艳菊,张志浩,曾凡江. 骆驼刺叶片和根系主要功能性状对水分胁迫的适应. 草业科学, 2021, 38(8): 1559-1569.
- [19] 王军,严有龙,王金满,应凌霄,唐倩. 闽江流域生境质量时空演变特征与预测研究. 生态学报, 2021, 41(14): 5837-5848.
- [20] 王纯,陈晓旋,陈优阳,牟晓杰,万斯昂,刘兴土,仝川. 水盐梯度对闽江河口湿地土壤水稳性团聚体分布及稳定性的影响. 环境科学学报, 2019, 39(9): 3117-3125.
- [21] 胡启凯,罗敏,黄佳芳,吴杰,朱爱菊,谭季,李敬. 闽江河口潮汐沼泽湿地天然低盐度梯度土壤胞外酶活性特征. 环境科学学报, 2019, 39(9): 3107-3116.
- [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] 陶长铸,李林鑫,张婷,李娜娜,曹越,侯晓龙,吴鹏飞. 湿地公园芦苇重金属富集能力分析——以闽江流域乌龙江段为例. 生态学杂志, 2023, 42(7): 1678-1686.
- [24] Burdick D M, Buchsbaum R, Holt E. Variation in soil salinity associated with expansion of *Phragmites australis* in salt marshes. Environmental and Experimental Botany, 2001, 46(3): 247-261.

- [25] Zhou D Y, Ni Y H, Yu X N, Lin K X, Du N, Liu L L, Guo X, Guo W H. Trait-based adaptability of *Phragmites australis* to the effects of soil water and salinity in the Yellow River Delta. *Ecology and Evolution*, 2021, 11(16): 11352-11361.
- [26] 刘卫国, 邹杰. 水盐梯度下克里雅河流域芦苇光合响应特征. *西北植物学报*, 2014, 34(3): 572-580.
- [27] 卞福花, 吴秋堂, 吴梦迪, 管博, 于君宝, 韩广轩. 不同水盐生境下芦苇湿地植被及土壤碳氮磷生态化学计量特征. *应用生态学报*, 2022, 33(2): 385-396.
- [28] 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.
- [29] 田晓燕, 陈敏, 路峰, 王安东, 韩广轩, 管博. 黄河三角洲芦苇生长与根系分布特征对不同时期水盐胁迫的响应. *生态学杂志*, 2019, 38(2): 404-411.
- [30] 刘广明, 杨劲松, 姜艳. 江苏典型滩涂区地下水及土壤的盐分特征研究. *土壤*, 2005, 37(2): 163-168.
- [31] Kattge J, Díaz S, Lavorel S, Prentice I, Leadley P, Bönsch G, Garnier E, Westoby M, Reich P, Wright I, Cornelissen J, Violle C, Harrison S, Van Bodegom P, Reichstein M, Enquist B, Soudzilovskaia N, Ackerly D, Anand M, Atkin O, Bahn M, Baker T, Baldocchi D, Bekker R, Blanco C, Blonder B, Bond W, Bradstock R, Bunker D, Casanoves F, Cavender-Bares J, Chambers J, Chapin F, Chave J, Coomes D, Cornwell W, Craine J, Dobrin B, Duarte L, Durka W, Elser J, Esser G, Estiarte M, Fagan W, Fang J, Fernández-Méndez F, Fidelis A, Finegan B, Flores O, Ford H, Frank D, Freschet G, Fyllas N, Gallagher R, Green W, Gutierrez A, Hickler T, Higgins S, Hodgson J, Jalili A, Jansen S, Joly C, Kerkhoff A, Kirkup D, Kitajima K, Kleyer M, Klotz S, Knops J, Kramer K, Kühn I, Kurokawa H, Laughlin D, Lee T, Leishman M, Lens F, Lenz T, Lewis S, Lloyd J, Llusià J, Louault F, Ma S, Mahecha M, Manning P, Massad T, Medlyn B, Messier J, Moles A, Müller S, Nadrowski K, Naeem S, Niinemets Ü, Nöller S, Nüske A, Ogaya R, Oleksyn J, Onipchenko V, Onoda Y, Ordoñez J, Overbeck G, Ozinga W, Patiño S, Paula S, Pausas J, Peñuelas J, Phillips O, Pillar V, Poorter H, Poorter L, Poschlod P, Prinzing A, Proulx R, Rammig A, Reinsch S, Reu B, Sack L, Salgado-Negret B, Sardans J, Shiodera S, Shipley B, Siefert A, Sosinski E, Soussana J, Swaine E, Swenson N, Thompson K, Thornton P, Waldram M, Weiher E, White M, White S, Wright S, Yguel B, Zaehle S, Zanne A, Wirth C. TRY-a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 2011, 17(9): 2905-2935.
- [32] Yuan Z Y, Chen H Y H, Reich P B. Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus. *Nature Communications*, 2011, 2: 344.
- [33] 马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 卢宏典, 郭炳桥, 郑媛, 李曼, 程栋梁. 中国植物细根碳、氮、磷化学计量学的空间变化及其影响因子. *植物生态学报*, 2015, 39(2): 159-166.
- [34] 何茂松, 罗艳, 彭庆文, 严正兵, 杨思琪, 李凯辉, 韩文轩. 新疆 45 种荒漠植物粗根碳、氮、磷计量特征及其与环境的关系. *生态学杂志*, 2019, 38(9): 2603-2614.
- [35] 何茂松, 罗艳, 彭庆文, 杨思琪, 李凯辉, 韩文轩. 新疆 67 种荒漠植物叶碳氮磷计量特征及其与气候的关系. *应用生态学报*, 2019, 30(7): 2171-2180.
- [36] 崔浩, 张前前, 陈明月, 吴琴, 冯哲, 汪琴, 胡启武. 鄱阳湖南矶湿地 22 种植物根系碳氮及其化学计量研究. *生态学报*, 2020, 40(3): 864-873.
- [37] 鲁静, 周虹霞, 田广宇, 刘贵华. 洱海流域 44 种湿地植物的氮磷含量特征. *生态学报*, 2011, 31(3): 709-715.
- [38] 应凌霄, 王军, 周妍. 闽江流域生态安全格局及其生态保护修复措施. *生态学报*, 2019, 39(23): 8857-8866.
- [39] Lozano Y M, Aguilar-Trigueros C A, Flaig I C, Rillig M C. Root trait responses to drought are more heterogeneous than leaf trait responses. *Functional Ecology*, 2020, 34(11): 2224-2235.
- [40] 陈蕾如, 马锐豪, 王斐, 夏开, 邓鹏飞, 徐小牛. 城乡梯度下 5 种园林树种叶片与细根功能性状的变异特点. *生态学杂志*, 2023, 42(6): 1281-1289.
- [41] 袁扬, 曾兵, 王胤晨, 赵恬, 邓梦青, 杨玲, 廖艳. 贵州不同地区盐肤木表型性状遗传多样性分析. *林业资源管理*, 2023(4): 107-114.
- [42] Zhang L W, Wang B C. Intraspecific interactions shift from competitive to facilitative across a low to high disturbance gradient in a salt marsh. *Plant Ecology*, 2016, 217(8): 959-967.
- [43] 夏蕾, 吉卉, 张家钰, 韩飞, 高剑飞, 刘碧桃. 降水差异对内蒙古温带草原植物根系和叶片功能性状的影响. *西北植物学报*, 2022, 42(12): 2112-2122.
- [44] 陈明月. 鄱阳湖典型湿地常见植物根系性状及与叶性状关联研究[D]. 南昌: 江西师范大学, 2018.
- [45] 李红林, 贡璐, 洪毅. 克里雅绿洲旱生芦苇根茎叶 C、N、P 化学计量特征的季节变化. *生态学报*, 2016, 36(20): 6547-6555.
- [46] Roumet C, Birouste M, Picon-Cochard C, Ghestem M, Osman N, Vignion-Brenas S, Cao K F, Stokes A. Root structure-function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *The New Phytologist*, 2016, 210(3): 815-826.
- [47] 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.