荒漠植物叶片化学性状及其经济谱对水盐变化的响应

张雪妮[1,2] 李 岩[1,2] 杨晓东[2,3] 何学敏[1,2] 吕光辉[1,2*]

([1]新疆大学干旱生态环境研究所, 乌鲁木齐 830046; [2]绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046; [3]新疆大学资源与环境科学学院, 乌鲁木齐 830046)

摘 要 掌握植物叶功能性状及其经济谱对环境变化的响应规律,有助于从功能生态学角度理解植物对环境的适应机制。本研究分析了高、低土壤水盐环境下荒漠植物群落及物种水平的叶片化学性状差异及叶经济谱响应规律。结果表明,随着土壤水盐下降,(1)群落水平叶片碳(C)和钙(Ca)含量显著下降,氮(N)、磷(P)含量无显著变化,硫(S)、钾(K)、钠(Na)和镁(Mg)含量显著增加($P<0.05$);(2)植物性状与群落内共生种间的差异(α_i)总体呈高水盐环境下高于共存种,而低水盐环境下低于共存种的趋势,α_i的变幅总体增加,即性状的种间分化随着土壤水盐降低而加剧;(3)低水盐环境下植物叶片 N、S、K、Na 和 Mg 含量的生态位(β_i)总体高于高水盐环境,C 和 Ca 反之,土壤水盐显著影响物种化学性状的生态位;β_i变幅总体减小,即物种的生态位宽度随着土壤水盐降低而减小;(4)随着土壤水盐下降,荒漠植物叶经济谱呈光捕捉元素 C、N 和 P,与渗透-代谢调节元素 S、K、Ca、Na 和 Mg 间权衡加剧的变化趋势。本研究为探索荒漠植物在胁迫环境下的资源利用策略和适应机制提供理论参考。

关键词 植物化学性状; 叶经济谱; 性状梯度分析; 荒漠植物

Responses of leaf chemical trait and economics spectrum in desert plants to varied soil water and salinity. ZHANG Xue-ni[1,2], LI Yan[1,2], YANG Xiao-dong[2,3], HE Xue-min[1,2], LV Guang-hui[1,2*] ([1] *Institute of Arid Ecology and Environment*, *Xinjiang University*, *Urumqi* 830046, *China*; [2] *Key Laboratory of Oasis Ecology*, *Education Ministry*, *Urumqi* 830046, *China*; [3] *College of Resources and Environment Science*, *Xinjiang University*, *Urumqi* 830046, *China*).

Abstract: Exploring the responses of leaf chemical traits and their economics spectrum to environmental changes would help understand plant adaptive strategy from a functional perspective. In this study, responses of plant chemical traits and their correlations at species and community levels to different soil water and salinity conditions in the Ebinur Lake Wetland National Nature Reserve, northwest of Xinjiang Uygur Autonomous Region were analyzed. The results showed that: (1) With the decreases of soil water and salinity, leaf C content at community level (p_i) significantly decreased ($P<0.05$), Ca content marginally significantly decreased ($P<0.1$), leaf S, K, Na and Mg contents significantly increased ($P<0.05$), and leaf N and P contents showed no significant changes ($P>0.05$). (2) Alpha trait value (α_i), representing interspecific differences of plants within community, was higher than co-occurred species in the plots with high soil water and salinity, while it was lower than co-occurred species in the plots with low soil water and salinity. The increases of the range of α_i indicated an intensifying trait divergence with changes of soil water and salinity. (3) Beta trait values (β_i) represented the ecological niche in community trait gradient. β_i of plant N, S, K, Na, Mg in the plots with low soil water and salinity was high-

国家自然科学基金项目(31560131,31700354)、新疆维吾尔自治区高校科研计划青年教师科研启动基金(XJEDU2016S026)和新疆大学博士启动基金(BS150260)资助。

收稿日期: 2017-08-30 接受日期: 2018-01-29

*通讯作者 E-mail: ler@xju.edu.cn

er than that in the plots with high soil water and salinity, while C and Ca contents showed the opposite pattern. Such β_i differences indicated the significant effects of soil water and salinity on ecological niche of species chemical trait. The range of β_i trait became smaller with the decreases of soil water and salinity, indicating the decrease of ecological niche breadth. (4) Trade-offs between light-capture chemistry such as C, N and P and osmotic-metabolic regulation chemistry such as S, K, Ca, Na and Mg were intensified as soil water and salinity decreased. Our results provide theoretical basis for understanding the resource use strategy and adaptation mechanism of desert plants under stress environments.

Key words: plant chemical trait; leaf economics spectrum; trait gradient analysis; desert plant.

叶片是植物响应环境并进行化学投资的重要器官。植物利用众多化学元素,在叶片中合成各种化合物,以支持不同的功能策略 (Asner *et al.*,2012)。叶片化学成分组成随着环境条件而变化,叶经济谱(leaf economics spectrum,LES) 是具备权衡或协同变化关系的功能性状组合,能够将一系列有规律连续变化的植物资源权衡策略数量化 (Wright *et al.*, 2004;陈莹婷等,2014)。探索叶片化学性状及其权衡或协同关系对环境变化的响应,为揭示环境作用于植物器官功能的内在机制从而调控器官功能提供可能 (顾大形等,2011;Asner *et al.*,2012)。

叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)是支撑植物光捕捉及生长的元素,是植物功能性状研究的关注焦点之一。全球和区域尺度植物叶片 C、N、P 含量及其比值存在较大的变异性,反映了植物适应环境的策略差异(Westoby,1998);不同生态系统的研究也多次证实,植物叶片 C、N、P 特征随着局域环境的变化呈现多样的功能策略调整(Asner *et al.*,2012)。植物生长策略是一系列过程的综合反映,除 C、N、P 外,硫(S)、钾(K)、钙(Ca)、镁(Mg)等化学性状在维持植物气孔、蛋白合成等代谢过程中具有不可替代的作用 (谢瑞芝等,2002;王宝山,2010;Marschner, 2012),特别是对生长于胁迫环境下的植物更是如此,但目前鲜见对这些元素的关注。

目前,LES 理论常用于环境资源利用、植物功能性状与环境关系、群落构建机制、生物多样性与生态系统功能关系等方面的研究,成为植物生态学研究的热点问题之一(陈莹婷等,2014;于鸿莹等, 2014)。虽然植物经济谱的性状数据已涵盖全球大部分生态系统类型,但由于极端环境、僻远落后地区植物性状数据的缺乏,导致数据的代表性和完整性依然有限。在环境筛选的压力下,植物通过性状的适度调整以应对环境胁迫或资源亏缺,因此叶经济谱可能随环境变化而改变,如湿热环境中的植物叶片 N 含量高于干热环境(尧婷婷等,2010),不同 N 施肥处理下比叶面积的变化没有 N 含量显著等(Wright *et al.*,2012)。研究不同植被类型的性状经济谱响应特征,如稳定性(变异幅度)、敏感性(响应的快慢及幅度)等及其变化趋势,将有助于掌握叶经济谱对环境变化的响应规律(陈莹婷等,2014)。

干旱荒漠区生态环境极为脆弱,荒漠植物通常处于干旱、盐渍化和营养贫瘠的胁迫环境中。水分和盐分是影响荒漠植物生存策略的关键环境因素(张科等,2012),新疆艾比湖国家级湿地自然保护区位于新疆西北部,该区域是我国典型的干旱荒漠区。保护区内土壤盐渍化现象严重,植物分布及多样性呈现水盐响应规律(张雪妮等,2016),然而植物如何通过个体适应影响群落组成及其形成过程目前尚无定论。植物功能性状研究不仅有助于揭示变化环境下植物的响应策略,同时也为探索群落构建过程提供了新视角。为此,本研究通过解析荒漠植物功能性状及其经济谱对水盐变化的响应规律,试图解决以下科学问题:(1) 不同水盐环境下荒漠植物群落和物种水平的叶片化学性状差异如何? (2) 荒漠植物叶化学性状经济谱对不同水盐环境有何响应规律,指示了何种群落构建过程? 上述问题的解答对于掌握干旱区植物应对环境变化的适应与反馈策略,探索荒漠植物群落生态位分化和物种共存的机理等具有重要的参考价值(阿布里孜·阿不都热合曼等,2015)。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

艾比湖湿地国家级自然保护区(44°30′ N—45°09′ N,82°36′ E—83°50′ E)位于新疆精河县西北,是准噶尔盆地西南缘最低洼地和水盐汇集中心。本区气候干燥,少雨多风,年平均气温 5 ℃,降水量年内分配不均,蒸发强烈,多年平均降水量和蒸发量

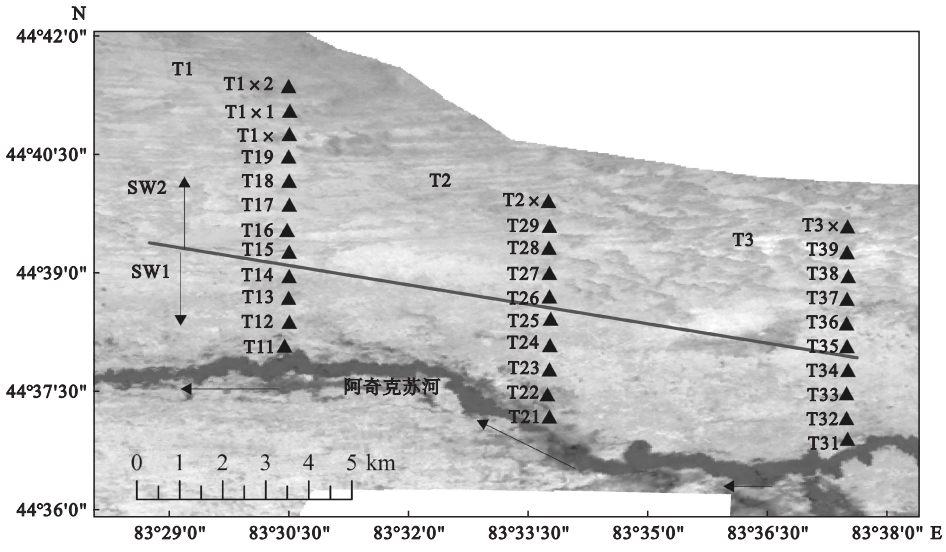


图 1 研究区及调查样地示意图
Fig.1 Study area and investigating plots

分别为 105.17 和 1315 mm。艾比湖的湿地生态环境有其独特的生物资源多样性,主要植物种类包括近河岸的胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)、柽柳(*Tamarix ramosissima* Ldb.)、梭梭(*Haloxylon ammodendron* (C.A. Mey.) Bunge)、盐豆木(*Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss.)和芦苇(*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.),湖滨盐沼地的盐穗木(*Halostachys caspica* C. A. Mey. ex Schrenk)、盐节木(*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. Bieb)、碱蓬(*Suaeda glauca* (Bunge) Bunge)和盐爪爪(*Kalidium foliatum* (Pall.) Moq.),平原低地还分布有甘草(*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicum* Murr.)、小獐毛(*Aeluropus pungens* (M. Bieb) C. Koch.),山前冲洪积扇有琵琶柴(*Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim.)等(杨晓东等,2009)。阿其克苏河位于保护区内湖区东侧,是艾比湖的水源之一,河岸及近处的古河道潜水溢出带分布有大量胡杨、柽柳、梭梭、盐豆木等典型植物,近年来,由于人类活动和气候变化的影响,阿其克苏河几近干涸,河岸植被面临退化威胁。

1.2.1 调查与实验分析 在艾比湖保护区阿其克苏河北侧垂直河道方向设置 3 条样带,各样带按距河由近至远向北部调查(土壤水盐含量逐渐降低),在样带上每隔 500 m,设置 1 个 10 m×10 m 的样方,共 32 个样方,样带和样方分布见图 1。调查过程中记录样方位置和海拔,物种数与个体数,采集样方内各植物叶片样品,带回室内后烘干并粉碎,用于测定叶片 C、N、P、S、K、Ca、Na 和 Mg 含量,实验方法参考文献(董鸣,1996);同时,在调查样方内,用 5 点混合法取裸地处 0~15 cm 土壤,利用 TDR (Spectrum Technologies Inc., Plainfield, IL)在取土点附近测定土壤容积含水量;土样采集后置入自封袋,后带回实验室自然风干后用于实验分析。室内分析的土壤指标为土壤 pH 值与电导率,指标测定方法参考文献(南京农业大学,1996)。据分析,上述样方土壤水盐存在高(SW1)、低(SW2)2 个水平(图 1),水平间差异极显著($P<0.01$,表 1)。

1.2.2 数据分析 土壤水盐环境(SW)通过聚类分析(类平均法)确定;植物叶片的性状梯度分析参考 Ackerly 等(2007)提出的计算方法。具体为:首先根据群落平均性状值排序,形成性状梯度;进而将植物的性状值累加降解为 α 组分(α_i)和 β 组分(β_i),其中 α_i 为物种的性状值与共存物种性状平均值间的差值,表示物种性状值在群落内相对于其共生物种的变化;β_i 为物种在该性状梯度上的平均位置,表示物种生态位位置的变化;因此 α_i 和 β_i 分别反映了物种性状与群落内共存种间的差异及群落间的变化。

表 1 两样地植物组成和土壤属性特征
Table 1 Plant composition and soil properties of two types of plots

样地	物种数	pH	电导率 (dS·m^{-1})	容积含水量 (%)
SW1(n=13)	16	8.64±0.38 a	12.02±4.93 a	16.65±2.89 a
SW2(n=19)	18	8.04±0.36 b	1.91±1.25 b	2.63±2.32 b

同一指标数据的不同字母表示在水盐环境间差异极显著,显著性水平 $P<0.01$。

$$p_j = \frac{\sum_{i=1}^{S} a_{ij} \times t_{ij}}{\sum_{i=1}^{S} a_{ij}} \quad (1)$$

$$t_i = \frac{\sum_{j=1}^{n} a_{ij} \times t_{ij}}{\sum_{j=1}^{n} a_{ij}} \quad (2)$$

$$\beta_i = \frac{\sum_{j=1}^{n} a_{ij} \times p_j}{\sum_{j=1}^{n} a_{ij}} \quad (3)$$

$$\alpha_i = t_i - \beta_i \quad (4)$$

其中,p_j表示群落 j 的性状平均值;a_{ij}代表物种 i 在群落 j 内的多度;n 和 S 分别表示群落数(样方数)及群落内的物种数;t_{ij}代表物种 i 在群落 j 内的性状值;t_i代表物种平均性状值;α_i 和 β_i 分别表示物种 i 的性状值与共存种性状均值的差异及该物种在性状梯度上的位置,即物种性状的 α 组分和 β 组分。

为满足数据分析需求,性状数据分析前剔除了各水盐环境内性状测定值小于 3 个的物种,后续用于性状分析的物种数在高水盐下(SW1)为 10 种,低水盐下(SW2)为 13 种。叶片性状差异利用方差分析(GLM,Duncan 法多重比较)完成,由于其中部分数据组(N、P、K、Na、Mg)无法同时满足正态分布和方差齐性的前提,故同时利用非参数方法(Wilcoxon 法)检验以确认其差异显著性。叶片化学性状间的关系利用 PCA(principal component analysis)制图和相关性分析;为考察物种和群落水平上植物叶片化学性状经济谱对水盐变化的响应,分别用不同水盐环境下 6 个共有种(SW1 和 SW2 的个体数分别为 45 和 49 个)的原始性状值与群落平均性状值分析性状间关系。

2 结果与分析

2.1 植物叶功能性状各组分的水盐环境间差异

随着土壤水盐含量的降低,群落水平植物叶片 N 和 P 无显著变化,但 C 极显著下降($P<0.01$),Ca 含量也明显下降($P<0.10$);群落水平叶 S、K、Na 和 Mg 含量均随着水盐量降低而显著增加($P<0.05$,表 2)。

综合各物种性状的 α_i 组分来看(表 3),不同水盐环境下物种间化学性状变幅除 S 外均增加,说明随着土壤水盐含量降低,植物化学性状的种间分化加剧。具体来看,在群落内,高水盐环境下(SW1)各植物种叶片 N、S、K、Na 和 Mg 含量普遍高于共存物种平均水平($\alpha_i>0$),而在低水盐环境下总体低于共存物种平均水平(C、S、K、Na、Mg 的 $\alpha_i<0$),其中植物 S 和 Na 含量与共存种平均水平间的差异在不同水盐间的变化显著($P<0.05$),C 含量与平均水平间差异随水盐的变化近乎显著($P<0.10$),但在高低水盐环境下 P、Ca 含量与共存种平均值间的差异均较小。

随着土壤水盐含量降低,物种性状的 β 组分变幅除 C 和 K 增加外,其他均呈不同程度的降低,说明低水盐环境下物种化学性状在群落性状梯度上分

表 2 不同水盐环境下群落平均性状(p_i,g · kg^{-1})的差异

Table 2 Differences of community mean trait in distinct soil water and salinity environment

水盐环境	C	N	P	S	K	Ca	Na	Mg
SW1	443.41 a** (34.62)	19.48 (3.45)	0.91 (0.29)	14.21 b* (9.78)	9.95 b** (6.08)	18.16 a† (8.79)	32.30 b* (49.15)	6.18 b* (8.01)
SW2	345.64 b** (64.58)	20.02 (2.69)	0.87 (0.17)	20.81 a* (8.40)	18.63 a** (6.32)	13.17 b† (5.28)	72.53 a* (34.48)	6.83 a* (3.42)

不同小写字母表示性状指标在不同水盐环境间差异显著; * * 表示极显著水平,$P<0.01$; * 表示显著水平,$P<0.05$;† 表示近乎显著水平,$P<0.10$,括号内数据为标准差。

表 3 不同水盐环境下植物性状的 α_i 组分

Table 3 Differences of species alpha trait in distinct soil water and salinity environment

水盐环境	统计参数	C	N	P	S	K	Ca	Na	Mg
SW1	变幅	227.42	8.91	0.53	37.14	14.18	15.59	65.74	9.54
	平均值	−7.37 b†	1.62	0.04	4.02 a*	1.27	−0.09	9.84 a**	1.10
	标准差	61.74	3.28	0.17	11.65	4.52	5.31	24.90	2.95
SW2	变幅	503.20	28.31	0.82	31.75	21.94	16.44	133.46	15.12
	平均值	−2.05 a†	52.22	0.09	−6.34 b*	−2.34	1.01	−35.60 b**	−0.52
	标准差	134.35	6.45	0.22	10.06	5.62	5.05	40.68	4.36

不同小写字母表示性状 α_i 组分的平均值在不同水盐环境间差异显著; * * 表示差异极显著($P<0.01$); * 表示差异显著($P<0.05$);† 表示近乎显著水平($P<0.10$)。

表 4 植物性状 β_i 组分的水盐环境间差异

Table 4 Differences of species β_i trait in distinct soil water and salinity environment

水盐环境	统计参数	C	N	P	S	K	Ca	Na	Mg
SW1	变幅	70.23	8.28	0.84	19.29	8.37	23.82	134.48	12.32
	平均值($g \cdot kg^{-1}$)	441.59 a**	18.94 b†	0.91	16.89 b†	9.59 b**	19.29 a**	34.09 b**	5.89 b†
	标准差	19.35	2.43	0.25	6.04	2.97	6.74	40.01	3.69
SW2	变幅	93.80	4.15	0.38	11.97	14.57	10.38	48.68	6.17
	平均值($g \cdot kg^{-1}$)	346.50 b**	19.97 a†	0.89	20.62 a†	17.94 a**	12.78 b**	71.65 a**	7.17 a†
	标准差	29.75	1.40	0.11	3.80	3.75	3.04	15.17	1.95

不同小写字母表示性状 β_i 组分的平均值在不同水盐环境间差异显著; ** 表示差异极显著($P<0.01$);† 表示差异近乎显著水平($P<0.10$)。

布较窄,生态位宽度减小。在低土壤水盐环境下,植物叶片 C 和 Ca 含量显著降低($P<0.01$),叶片 K 和 Na 含量显著增加($P<0.05$),叶片 N、S 和 Mg 含量明显增加($P<0.10$),而叶片 P 含量无显著变化(表 4),即土壤水盐变化显著影响植物的生态位位置。此外,物种 β_i 性状的变幅普遍高于 α_i 性状,尤其是在低水盐环境下。

2.2 植物叶性状经济谱对不同水盐环境的响应

高水盐环境下,植物叶片 C 与 Na、Mg,N 与 C、Ca,S 与 K 等之间均显著负相关($P<0.05$),而 C 与 P、Ca,N 与 Na,P 与 K,S 与 Mg 等之间呈显著正相关关系($P<0.05$);低水盐环境下,达到极显著水平的负相关关系主要存在于 C 与 S、Na、Mg,N 与 K,P 与 S、Mg 以及 S 与 K 之间($P<0.01$),显著正相关主要存在于 C 与 P、K,N 与 Na,Mg 与 S、Na 之间($P<0.05$,图 2)。从各物种性状在排序图中的分布变化可知(图 2),随着土壤水盐含量下降,骆驼刺与琵琶柴的性状趋异,与梭梭的性状趋同;盐爪爪与梭梭、琵琶柴的性状趋异;梭梭的性状分布范围趋于扩散,而骆驼刺的性状分布呈收敛趋势。

从性状间相关系数来看(表 5),部分叶片化学性状间正相关性随着水盐下降呈增强趋势,具体为:C 与 P,Mg 与 Na 的正相关增强,K 与 S,Mg 与 C、P,S 与 C、P,Na 与 Ca 的负相关增强;同时,Ca 与 N,C 与 N、Na 的负相关性,以及 K 与 P,Ca 与 C,Mg 与 S,Na 与 N、K 的正相关性随着水盐下降而减弱;另外,N 与 P 在 2 种水盐环境下均未达到显著相关,而 N 与 K 则由不显著正相关(高水盐环境)转变为极显著负相关(低水盐环境)、K 与 C 由不相关转为显著正相关。

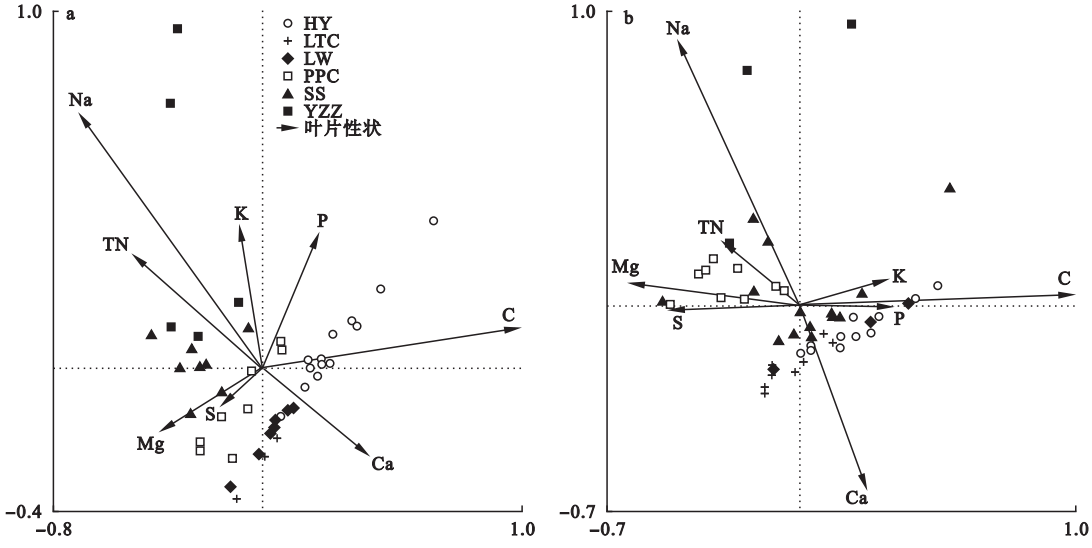


图 2 高(a)、低(b)水盐环境下物种性状间关系

Fig.2 Relationships among species traits across high (a) and low (b) soil water and salinity environment

箭头表示植物叶片性状,字母含义同前;不同图形的英文缩写代表不同物种,分别为 HY:胡杨,LTC:骆驼刺(*Alhagi sparsifolia* (B. Keller. Et Shap.) Shap.),LW:芦苇,PPC:琵琶柴,SS:梭梭和 YZZ:盐爪爪。

表5 高(SW1)、低(SW2)水盐环境下共有种叶片性状之间显著的相关系数
Table 5 Significant correlation coefficients of common species leaf traits across high (SW1) and low (SW2) soil water and salinity environment

水盐环境	性状	C	P	K	Ca	Na	Mg
SW1	N	−0.47**	0.11	0.18	−0.33*	0.58**	0.19
	C		0.26†	−0.04	0.38**	−0.62**	−0.42**
	P			0.30*	0.04	0.12	−0.24
	S			−0.37**	0.24	0.05	0.64**
	K				−0.18	0.33*	−0.04
	Ca					−0.44**	−0.02
	Na					1.00	0.16
		C	P	S	K	Na	Mg
SW2	N	−0.28	0.07	0.16	−0.35**	0.32*	−0.09
	C		0.34*	−0.47**	0.32*	−0.41**	−0.62**
	P			−0.36**	0.14	−0.15	−0.39**
	S				−0.43**	0.20	0.46**
	Ca					−0.63**	−0.12
	Na						0.35**

3 讨 论

3.1 荒漠植物叶片化学性状的水盐响应

植物冠层的化学属性能够调节变化环境下的碳和养分循环,是植物功能多样性的重要组成部分(Asner *et al.*,2015)。在土壤水盐含量显著下降情形下,植物群落水平叶片N、P含量无显著差异,反映了群落总体的N、P稳定性,这可能是荒漠植物适应极端环境的重要体现。植物群落水平叶片C和Ca含量显著下降,叶片C的下降可能是植物光合作用响应加剧的干旱胁迫,导致群落整体的碳水化合物合成减少。另外,乔木种的叶片C含量通常高于草本物种(张珂等,2014;阿布里孜·阿不都热合曼等,2015)。本研究中乔木比例由高水盐环境下的30%降至低水盐环境下的15.4%,而草本比例则由20%增至38.5%;同时高水盐环境下乔木叶片C含量近乎显著地高于草本植物($F=2.9$, $P=0.062$,未列出),低水盐环境下乔木叶片C含量极显著高于草本植物($F=12.02$, $P<0.01$,未列出)。因此,不同生活型植物间化学性状的差异和生活型组成对水盐变化的响应均可能是造成植物群落C含量显著下降的重要原因,体现了群落组成对群落碳水平的影响(Dahlin *et al.*,2013)。Ca是维持植物生物膜稳定性的重要元素,在提高植物耐盐性、抗旱性和抗逆性方面均有重要作用(蒋廷惠等,2005)。Ca含量的变化主要与土壤条件有关(Asner *et al.*,2014;He *et al.*,2016),另外,研究区低水盐区域主要为荒漠风沙土,土壤质地以砂粒为主(89%),$CaCO_3$含量较低(41.8 g·kg^{-1}),而高水盐区域土壤粉粒(23%~44%)和粘粒含量(32%~53%)较高,$CaCO_3$含量达到57.2 g·kg^{-1}(Wu,2009;张雪妮,2011),因此可能导致艾比湖荒漠植物群落水平的叶片Ca含量随着土壤水盐下降而显著降低的趋势。

艾比湖植物群落水平叶片S、K、Na和Mg含量随着水盐降低而升高可能是植物抵御干旱胁迫的一种表现。S、K、Na和Mg对于植物气孔调节、蛋白合成等代谢过程至关重要,尤其是生长于胁迫环境下的植物更不可或缺(王宝山,2010;Marschner,2012)。有研究认为,生长在盐分和石膏含量较高的荒漠土上的各类植物,大多积累着相当量的Na和S(侯学煜,1982;Sardans *et al.*,2012),其中Na具有渗透调节功能,甚至可能在盐渍环境下替代K的功能(He *et al.*,2016),而S不仅能够缓解盐分对植物的伤害,也有助于促进N利用效率(Legay *et al.*,2014)。因此,植物群落水平叶片S、K、Na和Mg在低水盐条件下升高可能是植物在干旱胁迫加剧时提高其抗胁迫和渗透调节能力的体现。

植物功能性状的变化受到环境筛选和生物相互作用的共同影响。在局域群落中,竞争使共存物种的性状趋异,而环境筛选则控制性状值范围,导致性状趋同。解析上述两种相反的作用力在植物群落构建过程中的相对贡献,一直是群落生态学的核心论题(牛克昌等,2009)。物种性状的α和β组分变幅分别表征种间差异和环境过滤的相对作用(周欣

等,2016)。艾比湖高水盐环境下,植物 C、N、S、K 性状的 α 组分变幅大于 β 组分,其他性状反之,说明物种间可能对 N、S、K 资源存在竞争,而叶片 P、Ca、Na 和 Mg 等主要受环境过滤的影响,两种作用共同形成了高水盐环境下的植物性状格局。低水盐环境下,植物性状的 α 组分范围均大于 β 组分,说明种间相互作用在低水盐条件下占绝对优势,这也与随着水盐降低 α 组分变幅增加而 β 组分降低相吻合,说明低水盐环境下种间竞争加剧,这可能与该生境条件下土壤水分及营养资源的匮乏有关。通常当资源可利用性降低时,物种生态位宽度会增大(周欣等,2016),导致竞争加剧,这与低水盐环境下植物性状的 α 组分变幅增加相符。

3.2 荒漠植物叶化学性状经济谱的水盐响应

干旱区荒漠植物往往同时遭受干旱、盐渍和高温等多重胁迫,其叶片经济谱反馈的资源权衡策略具有特殊性和复杂性。从艾比湖荒漠植物化学性状间相互关系的整体特征可以看出,首先两种水盐环境下,植物化学性状的关联性主要产生于 C、N、P、S 和 K、Ca、Na、Mg 两组之间,特别是在 C、N、P 和 Na、Mg、K 之间,并且这一趋势在低水盐环境下更加明显,这说明植物叶片中的光捕捉元素(C、N、P)与代谢维持元素(K、Ca、Na、Mg)间可能存在权衡或协同关系。有研究认为,植物往往通过调节新陈代谢以适应高盐分环境,但这些调节过程需要额外的能量(张宜春等,1987),由此导致植物叶片 C(碳水化合物的消耗)与 Na、Mg、K 之间显著的权衡。另外,与多数研究得出的植物 N、P 间显著正相关的结论略有不同(Han *et al.*,2005;张珂等,2014),艾比湖荒漠植物叶片 N 和 P 的正相关不显著,无论在何种水盐环境下艾比湖植物叶片 P 含量均较稳定(群落水平:0.87~0.91 g·kg^{-1},物种水平:0.89~0.91 g·kg^{-1}),而相比之下 N 含量在不同水盐环境下有近乎显著的变化,尤其是在物种水平(18.94~19.97 g·kg^{-1}),这可能是该区域植物 N、P 关系不显著的主要原因。

植物性状间相关系数对水盐环境变化的响应表明,随着土壤水盐含量的降低,植物化学性状间负相关系数的增大和正相关系数的下降较为明显,主要表现为 C、P、K 与 S、Mg 的权衡(负相关)加剧,以及 C、N、P、S 分别与 Ca、Na、K、Mg 的协同增长(正相关)减弱,说明随着土壤水盐降低,相互权衡的植物化学性状间分化加剧,而具有协同作用的性状间互利作用减弱。这说明荒漠植物化学性状随着土壤水盐含量降低,呈现出光捕捉元素与代谢维持元素间权衡加剧的资源策略,即植物面临保持光合生产或维持生长代谢及增强抗逆性的选择。这与植物 C 和 Ca 含量总体下降,而 N、S、K、Na 和 Mg 升高相吻合,说明植物叶片中上述营养含量随着土壤水盐下降形成明显的分化格局。有研究认为,随着干旱或盐渍化加剧,环境筛选可能保留代谢维持能力高或抗逆性强的物种(Asner *et al.*,2014)。因此,掌握植物功能性状的分化格局和规律,有助于预测气候变化背景下荒漠植物群落的物种组成演变。

参考文献

阿布里孜·阿不都热合曼, 吕光辉, 张雪妮, 等. 2015. 新疆艾比湖流域植物光合器官碳、氮、磷生态化学计量特征. 生态学杂志, **34**(8): 2123-2130.

陈莹婷, 许振柱. 2014. 植物叶经济谱的研究进展. 植物生态学报, **38**(10): 1135-1153.

董 鸣. 1996. 陆地生物群落调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社出版.

顾大形, 陈双林, 黄玉清. 2011. 土壤氮磷对四季竹叶片氮磷化学计量特征和叶绿素含量的影响. 植物生态学报, **35**(12): 1219-1225.

侯学煜. 1982. 中国植被地理及优势植物化学成分. 北京: 科学出版社.

蒋廷惠, 占新华, 徐阳春, 等. 2005. 钙对植物抗逆能力的影响及其生态学意义. 应用生态学报, **16**(5): 971-976.

南京农业大学主编. 1996. 土壤农化分析. 北京: 农业出版社.

牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 等. 2009. 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, **17**(6): 579-593.

王宝山. 2010. 逆境植物生物学. 北京: 高等教育出版社.

谢瑞芝, 董树亭, 胡昌浩. 2002. 植物硫素营养研究进展. 中国农学通报, **18**(2): 65-69.

杨晓东, 吕光辉, 田幼华, 等. 2009. 新疆艾比湖湿地自然保护区植物的生态分组. 生态学杂志, **28**(12): 2489-2494.

尧婷婷, 孟婷婷, 倪 健, 等. 2010. 新疆准噶尔荒漠植物叶片功能性状的进化和环境驱动机制初探. 生物多样性, **18**(2): 188-197.

于鸿莹, 陈莹婷, 许振柱, 等. 2014. 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, **38**(10): 1029-1040.

张 珂, 何明珠, 李新荣, 等. 2014. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征. 生态学报, **34**(22): 6538-6547.

张 科, 田长彦, 李春俭. 2012. 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, **32**(10): 3069-3076.

张雪妮, 杨晓东, 吕光辉. 2016. 水盐梯度下荒漠植物多样

性格局及其与土壤环境的关系. 生态学报, **36**(11): 3206-3215.
张雪妮. 2011. 艾比湖湿地自然保护区土壤碳库研究(硕士学位论文). 乌鲁木齐: 新疆大学.
张宜春, 刘同仇, 谢振翅, 等(译). 1987. 植物营养原理. 北京: 农业出版社出版.
周 欣, 左小安, 赵学勇, 等. 2016. 科尔沁沙地植物功能性状的尺度变异及关联. 中国沙漠, **36**(1): 20-26.
Ackerly DD, Cornwell WK. 2007. A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, **10**: 135-145.
Asner GP, Martin RE, Tupayachi R, *et al*. 2014. Amazonian functional diversity from forest canopy chemical assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**: 5604-5609.
Asner GP, Martin RE. 2012. Contrasting leaf chemical traits in tropical lianas and trees: Implications for future forest composition. *Ecology Letters*, **15**: 1001-1007.
Asner GP, Anderson CB, Martin RE, *et al*. 2015. Landscape biogeochemistry reflected in shifting distributions of chemical traits in the Amazon forest canopy. *Nature Geoscience*, **8**: 1-9.
Dahlin KM, Asner GP, Field CB. 2013. Environmental and community controls on plant canopy chemistry in a Mediterranean-type ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **110**: 6895-6900.
Han WX, Fang JY, Guo DL, *et al*. 2005. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, **168**: 377-385.
He MZ, Song X, Tian FP, *et al*. 2016. Divergent variations in concentrations of chemical elements among shrub organs in a temperate desert. *Scientific Reports*, **6**: 20124.
Legay N, Personeni E, Slezack-Deschaumes S, *et al*. 2014. Grassland species show similar strategies for sulphur and nitrogen acquisition. *Plant and Soil*, **375**: 113-126.
Marschner P. 2012. Marschner's mineral nutrition of higher plants. 3rd edition. USA: Elsevier/Academic Press.
Sardans J, Rivas-Ubach A, Penuelas J. 2012. The elemental stoichiometry of aquatic and terrestrial ecosystems and its relationships with organismic lifestyle and ecosystem structure and function: A review and perspectives. *Biogeochemistry*, **111**: 1-39.
Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, **199**: 213-227.
Wright IJ, Reich PB, Westoby M, *et al*. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**: 821-827.
Wright JP, Sutton-Grier A. 2012. Does the leaf economic spectrum hold within local species pools across varying environmental conditions? *Functional Ecology*, **26**: 1390-1398.
Wu LZ. 2009. The HWSD soil texture dataset of the north slope of Tianshan River basin [EB/OL]. [2017-08-30]. http://westdc.westgis.ac.cn/

作者简介 张雪妮,女,1985年生,博士,助理研究员,主要研究方向为群落生态学与生态化学计量及其环境梯度响应,发表论文7篇。E-mail: xnzhang@yeah.net
责任编辑 张 敏