

根部淹水和非淹水生境水杉叶片功能性状的差异

韩冬青, 张露月, 刘艳红^①

(北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083)

摘要: 以国家植物园中水杉 (*Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng) 为研究对象, 对比根部淹水和非淹水生境中水杉的叶片形态特征、化学计量特征、气体交换参数及非结构性糖类的差异, 分析水杉对 2 种生境的适应策略。结果表明: 水杉根部淹水和非淹水生境土壤含水量差异显著 ($P < 0.05$), 土壤化学计量特征中除 C/N 比外均具有显著差异。根部淹水生境水杉叶面积和比叶面积均显著大于根部非淹水生境, 但叶干物质含量显著低于非淹水生境, 这主要通过叶长的增加实现。同一径级内, 根部淹水生境仅 I [20 cm ≤ 胸径 (DBH) < 30 cm] 径级水杉叶片净光合速率显著高于非淹水生境; 3 个径级水杉叶片胞间 CO₂ 浓度在 2 种生境间无显著差异; 气孔导度和蒸腾速率在 2 种生境间均存在显著差异, 且除 I 径级的蒸腾速率外均为根部淹水生境显著高于根部非淹水生境。同一生境内, 水杉叶片净光合速率、气孔导度和蒸腾速率随着径级的增大呈上升趋势, 而胞间 CO₂ 浓度的变化趋势相反。同一径级内, 根部淹水生境水杉叶片有机碳、全氮和全磷含量均高于根部非淹水生境, 且除有机碳含量外均存在显著差异; 根部淹水生境水杉叶片 N/P 比、C/N 比和 C/P 比总体小于根部非淹水生境, 其中, I 径级水杉叶片 N/P 比和 C/N 比在 2 种生境间差异显著, I 和 II (30 cm ≤ DBH < 40 cm) 径级水杉叶片 C/P 比在 2 种生境间差异显著。根部淹水生境水杉叶片非结构性糖类含量显著高于非淹水生境, 主要表现为可溶性糖含量的升高。综上所述, 水杉对淹水胁迫具有良好的适应能力, 能够通过改变叶片形态、可溶性糖含量及气孔开放程度来保证正常的生命活动, 在今后的迁地保护过程中可通过增加土壤含水量和光照帮助水杉适应环境的变化。

关键词: 水杉; 淹水; 净光合速率; 化学计量; 非结构性糖类

中图分类号: Q948.112⁺.3; S791.35.01 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2024)03-0069-11
DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2024.03.07

The differences in leaf functional traits of *Metasequoia glyptostroboides* in flooded and non-flooded habitats of roots HAN Dongqing, ZHANG Luyue, LIU Yanhong^① (School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2024, 33(3): 69-79

Abstract: Taking *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng in the National Botanical Garden as the research subject, the differences in morphological characteristics, stoichiometric characteristics, gas exchange parameters, and non-structural carbohydrates of leaves of *M. glyptostroboides* in flooded and non-flooded habitats of roots were compared, and the adaptation strategies of *M. glyptostroboides* to these two habitats were analyzed. The results show that there are significant ($P < 0.05$) differences in soil water content between flooded and non-flooded habitats of roots of *M. glyptostroboides*, and all soil stoichiometric characteristics except C/N ratio have significant differences. The leaf area and specific leaf area of *M. glyptostroboides* are significantly greater in flooded habitat of roots than in non-flooded habitat of roots, but the leaf dry matter content is significantly lower in non-flooded habitat of roots, and this is mainly achieved through the increase of leaf length. Within the same diameter class, only the leaf net photosynthetic rate of *M. glyptostroboides* at diameter class I [20 cm ≤ diameter at breast height

收稿日期: 2023-09-24

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFC0503106)

作者简介: 韩冬青(1998—), 女, 山东东营人, 硕士研究生, 主要从事极小种群野生植物回归技术方面的研究。

^①通信作者 E-mail: liuyh@bjfu.edu.cn

引用格式: 韩冬青, 张露月, 刘艳红. 根部淹水和非淹水生境水杉叶片功能性状的差异[J]. 植物资源与环境学报, 2024, 33(3): 69-79.

(DBH) < 30 cm] in flooded habitat of roots is significantly higher than that in non-flooded habitat of roots; there are no significant differences in leaf intercellular CO₂ concentration of *M. glyptostroboides* at three diameter classes between the two habitats; there are significant differences in stomatal conductance and transpiration rate between the two habitats, and they are significantly higher in flooded habitat of roots than in non-flooded habitat of roots except for the transpiration rate at diameter class I. Within the same habitat, the net photosynthetic rate, stomatal conductance, and transpiration rate of leaves of *M. glyptostroboides* show a tendency to increase with the increase of diameter class, while the variation tendency of intercellular CO₂ concentration is the opposite. Within the same diameter class, the contents of organic carbon, total nitrogen, and total phosphorus in leaves of *M. glyptostroboides* in flooded habitat of roots are all higher than those in non-flooded habitat of roots, and there are significant differences except for organic carbon content; the N/P ratio, C/N ratio, and C/P ratio of leaves of *M. glyptostroboides* in flooded habitat of roots are generally lower than those in non-flooded habitat of roots, in which, there are significant differences in N/P ratio and C/N ratio of leaves of *M. glyptostroboides* at diameter class I between the two habitats, and there are significant differences in C/P ratio of leaves of *M. glyptostroboides* at diameter classes I and II (30 cm ≤ DBH < 40 cm) between the two habitats. The non-structural carbohydrates content in leaves of *M. glyptostroboides* is significantly higher in flooded habitat of roots than in non-flooded habitat, and is mainly manifested as an increase in soluble sugar content. In summary, *M. glyptostroboides* has good adaptive ability to flooding stress, and it can ensure normal life activities by changing leaf morphology, soluble sugar content, and stomatal opening degree. In the future *ex situ* conservation process, it is possible to help *M. glyptostroboides* adapt to environmental changes by increasing soil water content and light.

Key words: *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng; flooded; net photosynthetic rate; stoichiometry; non-structural carbohydrates

植物-环境关系一直是生态学研究的核心问题。植物功能性状能够客观反映植物对外部环境变化的适应,是植物与环境连接的桥梁^[1]。叶片作为植物的主要功能器官,对环境变化最为敏感^[2],其功能性状的变化能够直接反映植物在不同时间和区域尺度下对环境变化的响应^[3],体现个体间的差异和对外界环境的适应性^[4-5]。20世纪70年代,Azizi等^[6]对苜蓿(*Medicago sativa* Linn.)叶斑性状的研究开启了叶性状的研究,其后出现了能够反应植被对环境变化响应的具有核心属性的植物功能性状,叶片功能性状包含其中^[7]。通常植物会在有限的资源条件下通过一定策略来实现功能性状之间的资源优化配置,Wright等^[5]首先提出叶经济谱(leaf economics spectrum)的概念,在全球尺度上对植物叶片的生理和结构等性状定量分析,一定程度上量化了叶片功能性状间的关系。叶片功能性状种类复杂且多有重叠,但并非所有性状都可用于描述叶片资源配置方式的核心性状,已有研究证实了包括叶片形态特征、化学计量特征、光合能力在内的多种功能性状之间的因果关系,用以表征植物内在适应策略^[8]。化学计量特征是对元素平衡的研究,主要围绕碳、氮、磷展开,植物生长的限制元素在植物的构成及代谢方面均起到

重要作用,其分配与组成能够反映植物的营养状况^[9];非结构性糖类的动态变化则是植物体内碳同化(光合作用)与消耗(呼吸作用)动态平衡的反映,受环境因子影响,其在植物体内的含量及分配方式也会发生改变^[10]。目前,关于植物叶片功能性状的研究涉及从个体到全球生态系统的各个层次,通过分析对比各性状的生态功能,解释叶片功能性状间、性状与环境因子间的相互关系^[11]。对大多数植物而言,对环境的适应需要多个性状协同变化,形成最佳性状组合^[12],因此测定多个能够较好反映植物当前生长状态的结构和性状,分析叶片功能性状之间的权衡关系,有利于理解植物的生存策略和对环境的响应方式,具有重要的生态学意义。

水杉(*Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng)为高大乔木,是速生落叶树种,第四纪冰期后的孑遗植物,被称为“活化石”,为中国特有种,是国家一级重点保护野生植物,仅自然分布于湖北、湖南、重庆交界地带的狭窄区域^[13]。水杉原生母树已列入世界自然保护联盟(IUCN)2013年发布的濒危物种红色名录。水杉因其良好的生态和经济价值在世界范围内被广泛引种,在提高城市景观和生态效果、涵养水源、改善土壤质量以及防风固沙等方面发挥了重要作

用^[14-15]。人工栽植的水杉尚未发现归化或逸为野生的现象,其自然更新能力也有待证明^[16],而水杉原生种群由于遗传多样性低、自然更新困难等原因,目前仍然处于衰退期,且消亡速度十分惊人^[17],这使得在未来气候变化的大环境下,水杉种群面临的灭绝风险尤为严峻。国内对于水杉的研究,早期集中在水杉在各地的引种表现^[18]以及繁育和栽植管理技术^[19]方面,主要致力于恢复水杉的种群数量。研究发现,尽管水杉受环境因子限制导致其潜在适生区分布狭窄,但其仍能够通过调节自身功能性状来适应环境条件^[16];同时,虽然水杉繁育及栽植管理技术方面成果颇丰,但也得出水杉种子萌发受水分和光照等条件限制,自然更新困难的结论^[20]。此外,较多的研究结果显示引种初期水杉在多地生长状况良好,表现出较强的适应能力,甚至部分研究结果表明迁地条件下水杉生长量较原产地高^[21]。近年来则有更多学者探究水杉原生种群在原产地的生存表现^[17,22]及其分布范围对气候变化的响应^[23],同时也研究了水杉对环境改变所表现出的适应对策^[24]。然而,相关研究多为针对水杉幼苗的控制实验^[25],这并不能完全反映自然环境下水杉的适应性,且有关水杉引种栽植条件下的综合适应特征也不明确。因此,探讨水杉对不同栽植环境的综合响应对于进一步理解水杉对环境变化的适应性,进而科学有效地实施水杉保护工作具有重要的理论意义和实践价值。

自 Watt^[26]提出将植物群落“作为一种维持和再生自身的工作机制”以来,植物群落的格局与过程一直是生态学研究热点^[27]。目前,对于植物叶片功能性状的研究多集中在多物种大尺度范围,且主要针对气候因子,包括温度和降水等的影响^[28],对于非气候因子,如土壤环境条件等对植物功能性状的影响往往被忽略^[29]。此外,基于功能性状的研究集中在群落水平,种内变异常被忽略^[30]。水杉原生种群潜在适生区分布狭窄,但水杉在引种条件下生长量超过原产地的现象可能表明水杉仍存在受局部环境影响的潜在分布区,因此探究水杉在不同迁地条件下叶片功能性状表现差异,分析差异产生的主要原因,更有利于了解水杉对异质环境的适应情况及适应策略。本研究以国家植物园根部淹水和非淹水2种生境的水杉为研究对象,对水杉叶片功能性状进行测定,探究迁地条件下2种生境水杉叶片功能性状差异,以期丰富柏科(Cupressaceae)植物的生物学理论研究,并为迁

地条件下水杉的栽培管理及合理开发利用提供参考。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

国家植物园位于北京市香山东南部,地理坐标为东经116°28′、北纬39°48′,海拔61.6~584.6 m。研究区年均温12.8℃,最冷月为1月份,1月份平均温度-3.3℃,最热月为7月份,7月份平均温度29.0℃;年均降水量532.6 mm;空气相对湿度43%~79%。樱桃沟水杉林位于国家植物园西北角,水杉于1972年引种自湖北利川,后续有补栽,沟谷内流水终年不断,使该区域形成夏季凉爽、冬季温和的独特小生境,沟谷内一部分水杉根部全年完全浸没溪水中,另一部分水杉生长于距溪水50 m以上的路边,形成了根部淹水和非淹水2种生境。此外,该水杉林呈狭长带状,沿沟谷分布,根部淹水生境中水杉处于郁闭度较高的中心地带,而非淹水生境中的水杉生长于路边,部分个体光照条件较淹水生境更好。

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集 于2022年生长季进行水杉叶片的采集和其根部土壤样品的收集。采取径级代替龄级的方法^[17,31],对2种生境中的水杉进行调查,使用胸径尺(精度0.1 cm)测量胸径,去掉胸径(DBH)最大值和最小值后,划分为I(20 cm ≤ DBH < 30 cm)、II(30 cm ≤ DBH < 40 cm)、III(40 cm ≤ DBH ≤ 50 cm)3个径级,每个径级随机选取3个长势良好的植株。由于水杉植株较高,于各植株中上部向阳处随机选取3个完整且无病虫害的小枝,使用高枝剪剪下后立即插入水中进行气体交换参数的测定^[32],然后做好标记用冰盒储存,带回实验室测定叶片形态指标、化学计量指标和非结构性糖类含量。

2种生境分别沿沟谷设置3个采样点,采样点间距离30 m,每个采样点用环刀在水杉根际附近采1份土壤样品,每个生境3份土壤样品,用于理化指标分析。其中,根部淹水生境选择水杉根际水位较浅区域于水中直接用环刀取0~10 cm土层土壤;非淹水生境在水杉根际去除表层腐殖质和凋落物后采集0~10 cm土层土壤。

1.2.2 样品测定与分析

1.2.2.1 土壤理化指标的测定 采用烘干法^[33]²²⁻²⁴测定土壤含水量,采用环刀法^[34]测定土壤的密度和

孔隙度。剩余土壤样品风干后采用四分法混匀,碾碎后过 40 目筛。采用重铬酸钾容量法-稀释热法^[33] 31-32,34-35 测定土壤有机碳含量;采用浓硫酸消煮法^[33] 46-47 进行消煮,使用 AutoAnalyzer 3 连续流动分析仪(德国 Seal 公司)测定土壤的全氮和全磷含量。土壤的 N/P 比为全氮含量与全磷含量的比值,C/N 比为有机碳含量与全氮含量的比值,C/P 比为有机碳含量与全磷含量的比值。每份土壤样品每个指标重复测定 3 次,结果取平均值。

1.2.2.2 叶片形态指标的测定 每个径级 3 个植株共选取完整的、发育成熟的叶片 20 枚,每个生境共 60 枚叶片,使用 CanoScan LiDE110 扫描仪[佳能(中国)有限公司]获得叶片的数字图像,利用 Image J 图片分析软件测量各叶片的叶长(l_1)、叶宽(b_1)和叶面积(A_1),计算叶长宽比(l_1/b_1)。

统计各小枝上的叶片数,使用电子天平(精度 0.001 g)称量每个小枝所有叶片的鲜质量,然后每个小枝的叶片分别装入纸袋中,先于 105 °C 杀青 1 h,再于 80 °C 烘干至恒质量,称量干质量,然后计算单枚叶片的鲜质量(m_n)和干质量(m_{dl}),并进一步计算比叶面积(A_1/m_{dl})以及叶干物质含量(m_{dl}/m_n)。

1.2.2.3 叶片化学计量参数的测定 将上述烘干后叶片粉碎,过 60 目筛,每个小枝取 1 份样品,每株 3 份样品。叶片有机碳、全氮和全磷含量的测定方法及 N/P 比、C/N 比和 C/P 比的计算方法与“1.2.2.1”中土壤样品相关指标的测定和计算方法一致。每份样品每个指标测定 1 次。

1.2.2.4 叶片气体交换参数的测定 参考刘欣欣等^[35]的研究,水杉叶片净光合速率日变化为单峰型,峰值出现在 12:30,故选择晴朗无云日 11:00 至 14:00,使用 LI-6400XT 便携式光合作用仪(美国 LICOR 公司)测定水杉的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)。在

“1.2.1”中选取的各小枝分别标记 1 枚叶片进行测定,每枚叶片重复测定 5 次,结果取平均值。

1.2.2.5 叶片非结构性糖类含量的测定 用于测定叶片非结构性糖类含量的样品的取样方法同“1.2.2.3”。采用高氯酸盐法^[36]测定叶片淀粉含量,采用蒽酮比色法^[37]测定叶片可溶性糖含量,叶片非结构性糖类含量为叶片可溶性糖含量与淀粉含量之和^[38]。每份样品每个指标测定 1 次。

1.3 数据处理和分析

利用 SPSS 26.0 和 R 4.2.3 软件,对数据进行单因素方差分析(one-way ANOVA)和独立样本 T 检验,基于单因素方差分析的数据处理采用 Duncan's 新复极差法进行差异显著性分析;各指标间进行 Pearson 相关性分析。利用 Origin 2023b 软件绘图。

2 结果和分析

2.1 水杉根部淹水和非淹水生境土壤理化特性

水杉根部淹水和非淹水生境土壤理化指标见表 1。由表 1 可见:水杉根部淹水和非淹水生境的土壤含水量分别为 32.66% 和 17.47%,二者间差异显著($P<0.05$)。根部淹水生境土壤的密度和孔隙度分别高于和低于根部非淹水生境,说明根部淹水生境土壤透气性较根部非淹水生境低。根部淹水生境土壤的有机碳和全氮含量分别为 20.65 和 2.88 $mg \cdot g^{-1}$,显著高于根部非淹水生境(分别为 12.52 和 1.63 $mg \cdot g^{-1}$);根部淹水生境土壤全磷含量为 0.41 $mg \cdot g^{-1}$,显著低于根部非淹水生境(0.72 $mg \cdot g^{-1}$)。根部淹水生境土壤 N/P 比和 C/P 比显著高于根部非淹水生境,但 2 种生境土壤 C/N 比差异不显著。

2.2 根部淹水和非淹水生境下水杉叶片功能性状

2.2.1 叶片形态性状 根部淹水和非淹水生境水杉叶片形态性状见表 2。由表 2 可见:根部淹水生境

表 1 水杉根部淹水和非淹水生境土壤理化指标($\bar{X} \pm SE, n=9$)¹⁾

Table 1 Physical and chemical indexes of soil in flooded and non-flooded habitats of roots of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng ($\bar{X} \pm SE, n=9$)¹⁾

RH	$C_w/\%$	$\rho/(g \cdot cm^{-3})$	P/%	$C_{OC}/(mg \cdot g^{-1})$	$C_{TN}/(mg \cdot g^{-1})$	$C_{TP}/(mg \cdot g^{-1})$	N/P 比 N/P ratio	C/N 比 C/N ratio	C/P 比 C/P ratio
F	32.66±1.51a	1.32±0.09a	50.27±3.45a	20.65±1.37a	2.88±0.14a	0.41±0.06b	6.95±1.81a	6.98±0.21a	49.27±14.09a
NF	17.47±2.75b	1.22±0.07a	54.14±2.77a	12.52±1.51b	1.63±0.21b	0.72±0.01a	2.63±0.61b	7.93±0.46a	20.54±4.06b

¹⁾ RH: 根部生境 Root habitat; F: 淹水 Flooded; NF: 非淹水 Non-flooded. C_w : 含水量 Water content; ρ : 密度 Density; P: 孔隙度 Porosity; C_{OC} : 有机碳含量 Organic carbon content; C_{TN} : 全氮含量 Total nitrogen content; C_{TP} : 全磷含量 Total phosphorus content. 同列中不同小写字母表示差异显著($P<0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P<0.05$) differences.

中,水杉的叶长、叶面积和比叶面积显著 ($P < 0.05$) 大于根部非淹水生境,叶干物质含量显著低于根部非淹水生境。其中,根部淹水生境水杉叶面积为 27.601 mm^2 ,较根部非淹水生境增加 30.7% ,但 2 种生境水杉叶宽差异不显著,只有根部淹水生境中叶长显著大于根部非淹水生境,说明根部淹水生境水杉可能通过

增加叶长来增加叶面积、比叶面积,增强光合能力。

2.2.2 叶片化学计量特征 根部淹水和非淹水生境水杉叶片化学计量特征见表 3。由表 3 可见:根部淹水生境水杉叶片有机碳、全氮和全磷含量显著高于根部非淹水生境,C/N 比和 C/P 比显著低于根部非淹水生境,而 2 种生境水杉叶片 N/P 比差异不显著。

表 2 根部淹水和非淹水生境水杉叶片形态性状 ($\bar{X} \pm SE, n = 60$)¹⁾

Table 2 Morphological traits of leaves of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng in flooded and non-flooded habitats of roots ($\bar{X} \pm SE, n = 60$)¹⁾

根部生境 Root habitat	叶长/mm Leaf length	叶宽/mm Leaf width	叶面积/mm ² Leaf area	比叶面积/(mm ² ·mg ⁻¹) Specific leaf area	叶干物质含量/(mg·g ⁻¹) Leaf dry matter content
淹水 Flooded	20.503±0.372a	2.102±0.020a	27.601±1.120a	18.854±0.695a	0.307±0.011b
非淹水 Non-flooded	17.960±0.191b	2.033±0.031a	21.117±0.446b	15.241±0.811b	0.398±0.008a

¹⁾ 同列中不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences.

表 3 根部淹水和非淹水生境水杉叶片化学计量特征 ($\bar{X} \pm SE, n = 27$)¹⁾

Table 3 Stoichiometric characteristics of leaves of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng in flooded and non-flooded habitats of roots ($\bar{X} \pm SE, n = 27$)¹⁾

根部生境 Root habitat	有机碳含量/(mg·g ⁻¹) Organic carbon content	全氮含量/(mg·g ⁻¹) Total nitrogen content	全磷含量/(mg·g ⁻¹) Total phosphorus content	N/P 比 N/P ratio	C/N 比 C/N ratio	C/P 比 C/P ratio
淹水 Flooded	498.82±6.26a	25.71±0.43a	1.73±0.03a	12.29±0.32a	19.38±0.29b	278.65±3.42b
非淹水 Non-flooded	454.25±7.95b	21.84±0.47b	1.52±0.02b	13.54±0.63a	20.89±0.40a	299.86±3.85a

¹⁾ 同列中不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences.

根部淹水和非淹水生境不同径级水杉叶片化学计量特征见表 4。由表 4 可见:同一径级内,2 种生境水杉叶片有机碳含量差异均不显著,而根部淹水生境水杉叶片全氮和全磷含量均显著高于根部非淹水生境。同一生境内,不同径级水杉叶片有机碳含量差异均不显著;根部淹水生境不同径级水杉叶片全氮含量差异不显著,根部非淹水生境 I [20 cm ≤ 胸径 (DBH) < 30 cm] 径级水杉叶片全氮含量显著低于 II (30 cm ≤ DBH < 40 cm) 和 III (40 cm ≤ DBH ≤ 50 cm) 径级水杉;根部淹水生境 I 径级水杉叶片全磷含量显著低于 II 和 III 径级水杉,根部非淹水生境不同径级水杉叶片全磷含量差异不显著。

径级水杉叶片 N/P 比和 C/N 比显著高于 II 和 III 径级水杉;不同径级水杉叶片 C/P 比均无显著差异。

2.2.3 叶片气体交换参数 根部淹水和非淹水生境不同径级水杉叶片气体交换参数见表 5。由表 5 可见:同一径级内,根部淹水生境水杉叶片净光合速率均高于根部非淹水生境,但仅 I 径级水杉叶片净光合速率在 2 种生境间差异显著。同一生境内,水杉叶片净光合速率均随着径级的增大呈上升趋势,且 I 径级水杉叶片净光合速率显著低于 II 和 III 径级水杉,但后 2 个径级间均无显著差异。

同一径级内,2 种生境水杉叶片胞间 CO₂ 浓度无显著差异。同一生境内,水杉叶片胞间 CO₂ 浓度均随着径级的增大呈下降趋势,其中,根部淹水生境 I 径级水杉叶片胞间 CO₂ 浓度显著高于 II 和 III 径级水杉,根部非淹水生境 I 和 II 径级水杉叶片胞间 CO₂ 浓度显著高于 III 径级水杉。

同一径级内,根部淹水生境 I 径级水杉叶片 N/P 比和 C/N 比显著低于根部非淹水生境,II 和 III 径级这 2 个指标在 2 种生境间无显著差异;根部淹水生境 I 和 II 径级水杉叶片 C/P 比显著低于根部非淹水生境,III 径级水杉叶片 C/P 比在 2 种生境间无显著差异。同一生境内,根部淹水生境不同径级水杉叶片 N/P 比和 C/N 比均无显著差异,根部非淹水生境 I

同一径级内,根部淹水生境水杉叶片气孔导度均显著高于根部非淹水生境。同一生境内,水杉叶片气孔导度均随着径级的增大呈上升趋势,其中,根部淹

表4 根部淹水和非淹水生境不同径级水杉叶片的化学计量特征($\bar{X} \pm SE, n=9$)¹⁾Table 4 Stoichiometric characteristics of leaves of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng at different diameter classes in flooded and non-flooded habitats of roots ($\bar{X} \pm SE, n=9$)¹⁾

RH	各径级的有机碳含量/(mg · g ⁻¹) Organic carbon content at each diameter class			各径级的全氮含量/(mg · g ⁻¹) Total nitrogen content at each diameter class			各径级的全磷含量/(mg · g ⁻¹) Total phosphorus content at each diameter class		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
F	497.70±12.43aA	484.75±6.00aA	514.02±5.87aA	24.91±0.49aA	25.55±0.30aA	26.67±1.07aA	1.63±0.02aB	1.78±0.01aA	1.79±0.06aA
NF	445.97±11.04aA	444.62±14.32aA	472.16±11.78aA	20.11±0.45bB	22.32±0.74bA	23.09±0.38bA	1.47±0.02bA	1.51±0.03bA	1.59±0.06bA
RH	各径级的 N/P 比 N/P ratio at each diameter class			各径级的 C/N 比 C/N ratio at each diameter class			各径级的 C/P 比 C/P ratio at each diameter class		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
F	11.30±0.19bA	12.62±0.67aA	12.96±0.09aA	20.01±0.39bA	18.98±0.22aA	19.15±0.72aA	278.80±2.53bA	272.50±1.73bA	284.64±8.71aA
NF	15.85±0.81aA	11.51±0.40aB	13.26±0.65aB	22.20±0.51aA	19.99±0.72aB	20.46±0.33aB	306.83±2.98aA	294.52±5.29aA	298.24±9.98aA

¹⁾ RH: 根部生境 Root habitat; F: 淹水 Flooded; NF: 非淹水 Non-flooded. I: 20 cm ≤ DBH < 30 cm; II: 30 cm ≤ DBH < 40 cm; III: 40 cm ≤ DBH ≤ 50 cm. DBH: 胸径 Diameter at breast height. 同一指标同列中不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column of the same index indicate the significant ($P < 0.05$) differences; 同一指标同行中不同大写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different uppercases in the same row of the same index indicate the significant ($P < 0.05$) differences.

表5 根部淹水和非淹水生境不同径级水杉叶片气体交换参数($\bar{X} \pm SE, n=15$)¹⁾Table 5 Gas exchange parameters of leaves of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng at different diameter classes in flooded and non-flooded habitats of roots ($\bar{X} \pm SE, n=15$)¹⁾

根部生境 Root habitat	各径级的净光合速率/($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Net photosynthetic rate at each diameter class			各径级的胞间 CO ₂ 浓度/($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) Intercellular CO ₂ concentration at each diameter class		
	I	II	III	I	II	III
淹水 Flooded	9.77±0.87aB	12.61±1.36aA	13.42±1.57aA	473.72±11.35aA	371.91±28.28aB	341.53±38.03aB
非淹水 Non-flooded	7.06±0.51bB	11.89±0.48aA	12.31±1.11aA	438.70±10.28aA	412.48±7.58aA	294.15±38.20aB
根部生境 Root habitat	各径级的气孔导度/($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Stomatal conductance at each diameter class			各径级的蒸腾速率/($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Transpiration rate at each diameter class		
	I	II	III	I	II	III
淹水 Flooded	71.04±2.66aB	86.35±5.39aAB	100.91±5.32aA	0.62±0.05bB	1.17±0.21aA	1.31±0.19aA
非淹水 Non-flooded	50.38±9.42bB	61.57±7.19bB	90.33±1.52bA	0.72±0.11aB	0.89±0.07bAB	1.10±0.02bA

¹⁾ I: 20 cm ≤ DBH < 30 cm; II: 30 cm ≤ DBH < 40 cm; III: 40 cm ≤ DBH ≤ 50 cm. DBH: 胸径 Diameter at breast height. 同一指标同列中不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column of the same index indicate the significant ($P < 0.05$) differences; 同一指标同行中不同大写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different uppercases in the same row of the same index indicate the significant ($P < 0.05$) differences.

水生境仅 I 径级与 III 径级间水杉叶片气孔导度差异显著,根部非淹水生境 I 和 II 径级水杉叶片气孔导度显著低于 III 径级水杉。

同一径级内,根部淹水生境 I 径级水杉叶片蒸腾速率显著低于根部非淹水生境,而 II 和 III 径级水杉叶片蒸腾速率显著高于根部非淹水生境。同一生境内,水杉叶片蒸腾速率均随着径级的增大呈上升趋势,其中,根部淹水生境 I 径级水杉叶片蒸腾速率显著低于 II 和 III 径级水杉,根部非淹水生境仅 I 径级与 III 径级间水杉叶片蒸腾速率差异显著。

2.2.4 叶片非结构性糖类含量 根部淹水和非淹水生境不同径级水杉叶片非结构性糖类含量见表 6。由表 6 可见:同一径级内,根部淹水生境水杉叶片的非结构性糖类、淀粉和可溶性糖含量均高于根部非淹

水生境,其中,3 个径级水杉叶片非结构性糖类含量、III 径级水杉叶片淀粉含量以及 I 和 II 径级水杉叶片可溶性糖含量在 2 种生境间差异显著。同一生境内,根部淹水生境 I 径级水杉叶片非结构性糖类含量显著高于 II 和 III 径级水杉,而后 2 个径级间差异不显著;根部非淹水生境水杉叶片非结构性糖类含量在不同径级间差异不显著。同一生境内,水杉叶片可溶性糖和淀粉含量随着径级的增大呈相反的变化趋势,即随着径级的增大,淀粉和可溶性糖含量分别呈上升和下降的趋势,且根部淹水生境 I 和 II 径级水杉叶片淀粉含量显著低于 III 径级水杉, I 径级水杉叶片可溶性糖含量显著高于 II 和 III 径级水杉,而根部非淹水生境水杉叶片淀粉和可溶性糖含量在不同径级间差异不显著。

表 6 根部淹水和非淹水生境不同径级水杉叶片的非结构性糖类含量 ($\bar{X} \pm SE, n=9$)¹⁾

Table 6 Non-structural carbohydrate content in leaves of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng at different diameter classes in flooded and non-flooded habitats of roots ($\bar{X} \pm SE, n=9$)¹⁾

RH	各径级的非结构性糖类含量/(mg · g ⁻¹) Non-structural carbohydrates content at each diameter class			各径级的淀粉含量/(mg · g ⁻¹) Starch content at each diameter class			各径级的可溶性糖含量/(mg · g ⁻¹) Soluble sugar content at each diameter class		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
F	208.51±7.91aA	175.22±2.96aB	180.03±3.57aB	89.58±0.84aB	94.71±2.75aB	108.48±1.99aA	118.93±7.65aA	80.51±2.31aB	71.55±2.83aB
NF	155.35±1.51bA	158.04±2.81bA	163.32±3.30bA	82.17±1.37aA	87.75±3.01aA	94.91±1.84bA	73.18±1.29bA	70.29±1.46bA	68.41±1.58aA

¹⁾ RH: 根部生境 Root habitat; F: 淹水 Flooded; NF: 非淹水 Non-flooded. I: 20 cm ≤ DBH < 30 cm; II: 30 cm ≤ DBH < 40 cm; III: 40 cm ≤ DBH ≤ 50 cm. DBH: 胸径 Diameter at breast height. 同一指标同列中不同小写字母表示差异显著 (P < 0.05) Different lowercases in the same column of the same index indicate the significant (P < 0.05) differences; 同一指标同行中不同大写字母表示差异显著 (P < 0.05) Different uppercases in the same row of the same index indicate the significant (P < 0.05) differences.

2.3 水杉叶片功能性状与土壤理化特性的相关性

水杉叶片功能性状与土壤理化特性的相关系数见表 7。由表 7 可见:水杉叶片的叶长、叶宽、比叶面积、有机碳含量、全氮含量、全磷含量、净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、非结构性糖类含量和可溶性糖含量均与土壤含水量呈显著 (P < 0.05) 正相关,而叶片的叶干物质含量、C/N 比和 C/P 比与土壤含水量呈显著负相关;叶片的叶长与土壤密度呈显著正相关,叶片气体交换参数受土壤密度和孔隙度的影响较小,

叶片的有机碳含量、全氮含量和 C/N 比与土壤的密度、孔隙度呈显著相关;供试叶片功能性状受土壤营养元素含量的协同影响,其中,叶片的叶长、叶宽、比叶面积、叶干物质含量、有机碳含量、全氮含量、全磷含量、C/P 比、净光合速率、蒸腾速率、非结构性糖类含量和可溶性糖含量与土壤的有机碳含量、全氮含量、全磷含量呈显著相关,叶片 C/N 比与土壤的有机碳含量、全氮含量呈显著负相关;供试叶片功能性状与土壤 C/N 比均无显著相关性;叶片的叶长、比叶面

表 7 水杉叶片功能性状与土壤理化特性的相关系数¹⁾

Table 7 Correlation coefficient of leaf functional traits of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng with soil physical and chemical characteristics¹⁾

叶片功能性状 Leaf functional trait	与土壤理化特性的相关系数 Correlation coefficient with soil physical and chemical characteristics								
	含水量 Water content	密度 Density	孔隙度 Porosity	有机碳含量 Organic carbon content	全氮含量 Total nitrogen content	全磷含量 Total phosphorus content	C/N 比 C/N ratio	C/P 比 C/P ratio	N/P 比 N/P ratio
叶长 Leaf length	0.889 *	0.441 *	-0.402	0.869 *	0.903 *	-0.892 *	-0.314	0.831 *	0.859 *
叶宽 Leaf width	0.476 *	0.299	-0.284	0.455 *	0.483 *	-0.457 *	-0.188	0.413	0.432
叶面积 Leaf area	0.227	0.377	-0.369	0.238	0.229	-0.182	0.027	0.138	0.145
比叶面积 Specific leaf area	0.607 *	0.274	-0.247	0.581 *	0.610 *	-0.614 *	-0.218	0.559 *	0.581 *
叶干物质含量 Leaf dry matter content	-0.766 *	-0.301	0.268	-0.746 *	-0.779 *	0.809 *	0.269	-0.742 *	-0.768 *
有机碳含量 Organic carbon content	0.751 *	0.718 *	-0.676 *	0.691 *	0.728 *	-0.698 *	-0.109	0.611 *	0.645 *
全氮含量 Total nitrogen content	0.797 *	0.534 *	-0.493 *	0.774 *	0.803 *	-0.717 *	-0.248	0.662 *	0.689 *
全磷含量 Total phosphorus content	0.738 *	0.393	-0.361	0.765 *	0.782 *	-0.745 *	-0.235	0.716 *	0.731 *
N/P 比 N/P ratio	-0.312	-0.166	0.155	-0.236	-0.296	0.192	0.282	-0.181	-0.206
C/N 比 C/N ratio	-0.543 *	-0.692 *	0.670 *	-0.544 *	-0.564 *	0.376	0.161	-0.341	-0.360
C/P 比 C/P ratio	-0.737 *	-0.412	0.379	-0.745 *	-0.773 *	0.707 *	0.270	-0.679 *	-0.698 *
净光合速率 Net photosynthetic rate	0.629 *	0.135	-0.094	0.632 *	0.633 *	-0.693 *	-0.141	0.668 *	0.678 *
C _i	-0.177	-0.332	0.329	-0.258	-0.234	0.143	-0.027	-0.168	-0.158
气孔导度 Stomatal conductivity	0.446 *	0.159	-0.130	0.314	0.362	-0.410	-0.174	0.306	0.344
蒸腾速率 Transpiration rate	0.459 *	0.180	-0.146	0.491 *	0.470 *	-0.494 *	-0.011	0.489 *	0.489 *
C _{NSC}	0.645 *	0.401	-0.378	0.604 *	0.651 *	-0.602 *	-0.285	0.538 *	0.567 *
淀粉含量 Starch content	0.439	0.280	-0.265	0.398	0.433	-0.408	-0.192	0.352	0.375
可溶性糖含量 Soluble sugar content	0.502 *	0.295	-0.277	0.501 *	0.530 *	-0.473 *	-0.226	0.451	0.467

¹⁾ C_i: 胞间 CO₂ 浓度 Intercellular CO₂ concentration; C_{NSC}: 非结构性糖类含量 Non-structural carbohydrates content. *: P < 0.05.

积、有机碳含量、全氮含量、全磷含量、净光合速率、蒸腾速率和非结构性糖类含量与土壤的 C/P 比、N/P 比呈显著正相关,而叶片的叶干物质含量和 C/P 比与土壤的 C/P 比、N/P 比呈显著负相关。

3 讨论和结论

3.1 土壤含水量对土壤养分可利用性的影响

水流作用会使得土壤的养分(如有机碳、全氮和全磷)和水分含量随空间的变化而产生较大差异^[39],土壤的含水量及营养元素含量是限制非淹水生境植物生产力的主要环境因子,其中氮和磷更是限制非淹水生境植物生长的主要营养元素,不同生境的土壤环境差异导致植物功能性状存在差异。本研究中,国家植物园水杉根部淹水和非淹水生境土壤有机碳含量均低于中国土壤的平均水平($29.51 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$),根部淹水生境的土壤全氮含量高于中国土壤的平均水平($2.30 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$),土壤全磷含量则低于中国土壤的平均水平($0.56 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$),而根部非淹水生境则与之相反^[40],这可能与水杉林植物种类单一以及林下水流冲刷导致的磷元素流失有关。尽管水杉根部淹水生境与非淹水生境的土壤 C/N 比差异不显著,但根部淹水生境土壤 C/N 比低于根部非淹水生境,且二者均低于中国土壤的平均水平(14.51)^[41]。土壤 C/N 比越高,土壤的有机质分解能力以及氮矿化和供给能力越差^[41],因此,本研究 2 种生境下土壤有机质分解能力及氮矿化和供给能力均高于中国平均水平,且根部淹水生境的氮矿化和供给能力略高于根部非淹水生境,这可能与土壤含水量的差异有关。因为较高的土壤含水量有利于促进土壤有机碳和总氮的积累,间接对土壤酶活性产生影响^[42],促进土壤中营养元素的释放与转化,提高土壤养分有效性,促进植被生长进而增加土壤有机碳含量。国家植物园水杉根部淹水生境的土壤 C/P 比显著高于根部非淹水生境,C/P 比越高,磷有效性越低^[43],这说明根部淹水生境下土壤中磷的有效性显著低于根部非淹水生境,这可能与持续性的流水有关,2 种生境土壤质地一致,根部淹水生境土壤被流水冲刷,导致土壤中磷流失,最终导致该生境中土壤磷有效性降低。

3.2 根部淹水和非淹水生境对水杉叶片形态的影响

相较于低纬度地区生长的水杉,国家植物园中水杉的叶面积整体上相对较小。郭卫红^[44]的研究得

出,水杉叶面积随纬度升高呈先增大后减小的趋势。本研究中,国家植物园根部非淹水生境水杉叶面积(21.117 mm^2)小于山东东港(26.68 mm^2)^[44],根部淹水生境水杉叶面积(27.601 mm^2)与山东东港接近,但仍小于江苏东台(36.15 mm^2)、上海崇明(29.99 mm^2)^[44]等地,这可能是纬度升高导致的热量和降水量下降所致,国家植物园的年均温及年降水量较原产地(主要为湖北利川)低,生长季缩短,水杉通过减小叶面积来减少热量的散失以适应水热条件的改变。与根部非淹水生境相比,根部淹水生境水杉具有更大的叶面积。通常意义上,叶面积的增大有利于增加叶片占据的空间,从而增强光照吸收能力^[45]。水杉根部淹水和非淹水生境土壤水含量的差异可能是造成叶面积产生差异的原因,一定程度上较高的土壤水含量可能增加了根部淹水生境水杉对光照强度的需求,进而通过增加叶面积来提高光合能力。而通过增加叶长而非叶宽的方式来增加叶面积,则可在适当增加叶片光合面积的同时,维持叶片边界层阻力在较低水平,以抵御夏季高温的伤害^[46]。

植物的比叶面积在一定程度上可以反映植物对所获得营养的归还能力^[2]。国家植物园根部淹水和非淹水生境水杉比叶面积(分别为 18.854 和 $15.241 \text{ mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$)均大于原产地($1.160 \text{ mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$)^[47]。较好的资源条件下,植物通常以较大的比叶面积体现较高的生产能力,这说明国家植物园中资源条件可能优于原产地,水杉较高的生产力使其能够在高纬度条件下正常生长^[48]。此外,较小的比叶面积可能表明叶片分配更多物质用于增加叶肉细胞密度或构建保卫组织,以此来增加叶片内部水分向外扩散的距离或阻力,从而减少水分的散失^[49]。根部非淹水生境水杉比叶面积和叶干物质含量分别显著小于和显著高于根部淹水生境可能是非淹水生境中水杉受到轻度干旱胁迫的证据之一。

3.3 根部淹水和非淹水生境水杉叶片化学计量特征的指示作用

叶片作为植物光合作用及养分储存的主要器官,其营养元素含量不但反映植物自身化学计量特征,也反映植物在一定生境条件下从土壤中吸收和蓄积养分的能力。本研究中,国家植物园根部淹水和非淹水生境中水杉叶片全氮含量均高于中国针叶树种($11.7 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)和中国植物的平均水平($19.96 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$),全磷含量也均高于中国针叶树种($1.06 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)和

中国植物的平均水平($1.41 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)^[50-51],这可能与水杉是落叶树种及其生长速度较快有关。有研究指出,植物为提高光合作用而分配更多的营养物质到光合器官,以提高植物的生长速度,进而使植物叶片表现出更高的氮和磷含量^[44],这可能说明根部淹水生境中水杉为提高光合能力分配更多氮和磷元素到叶片以加快叶片生长,国家植物园水杉叶片的净光合速率、全氮含量和全磷含量均表现为根部淹水生境高于根部非淹水生境也证实了这一结论。叶片 N/P 比能够反映植物养分限制情况,一般情况下,叶片 N/P 比小于 14,植物受氮限制;叶片 N/P 比大于 16,植物受磷限制^[52]。本研究中,根部淹水和非淹水生境水杉叶片 N/P 比分别为 12.23 和 13.54,说明国家植物园中的水杉主要受氮限制。Zhao 等^[53]的研究得出,中国森林叶片有机碳含量均值为 $455 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。本研究中,根部非淹水生境水杉叶片有机碳含量($454.25 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)接近该值,而根部淹水生境叶片有机碳含量则高达 $500.99 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,接近中国森林叶片有机碳含量的最高值($512 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$),这可能与较高的净光合速率有关。熊星烁等^[54]的研究指出,全球范围内植物 C/N 比和 C/P 比的平均值分别为 22.50 和 302.60。本研究中,根部淹水生境中水杉叶片 C/N 比和 C/P 比分别为 19.38 和 281.65,非淹水生境中则为 20.89 和 299.86,均低于全球平均水平。C/N 比和 C/P 比能够反映植物对氮、磷的吸收能力及碳同化能力,较低的 C/N 比和 C/P 比说明国家植物园水杉的氮、磷利用效率较低,这也反映出国家植物园土壤氮、磷含量可以满足水杉正常的生长发育所需。

3.4 土壤环境对根部淹水和非淹水生境水杉气体交换参数的影响

气体交换参数是植物光合能力的重要衡量指标,净光合速率与气孔导度、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率有密切关系。本研究中,国家植物园根部淹水和非淹水生境水杉叶片气孔导度随着径级的增大呈上升的趋势,而胞间 CO_2 浓度的变化趋势则与其相反,且根部淹水生境的气孔导度在不同径级下均显著高于根部非淹水生境,由此推测不同生境下水杉叶片光合作用强度的差异可能是气孔开放程度不同导致的,即在土壤水饱和的情况下,水杉叶片的气孔开放程度大于一般土壤含水量情况,且在根部淹水生境下,水杉的光合作用并未受到抑制。已有研究结果表明植物应对干旱胁迫最常见的响应方式为气孔开放程度减小甚

至关闭^[55]。张舜华^[25]认为,水杉幼苗在半淹水处理(淹没至幼苗中段)条件下,水杉叶片净光合速率随着淹水时间的延长先降低后升高,最终达到与空白对照组(土壤含水量 25%)水平接近,期间气孔导度的变化趋势与净光合速率一致,证实了水杉能够适应高土壤含水量环境,根部淹水时水杉叶片光合作用的限制因子可能主要是非气孔因子,且随着淹水时间的增加,水杉可以通过调整生长策略来适应高的土壤含水量。水杉不同径级间气体交换参数的差异也可以由此解释,即较高径级的个体更能适应根部淹水生境,较低径级的个体则可能在适应初期通过降低气孔导度来适应根部淹水环境。水杉根部非淹水生境土壤含水量为 17.47%,与白林利等^[56]设置的轻度干旱处理水平(土壤含水量 16.25%~17.28%)接近,而本研究中同一径级 2 种生境水杉叶片的气孔导度和蒸腾速率有显著差异,胞间 CO_2 浓度无显著差异,这也表明根部非淹水生境水杉叶片光合作用可能主要受气孔因子限制,不同径级间的差异则可能是不同径级植株对轻度干旱环境的适应性不同。

3.5 土壤环境对不同径级水杉非结构性糖类分配方式的影响

非结构性糖类用于非生物胁迫下植物光合作用受到抑制导致的光合产物供应不足时的能量需求和碳供应^[57],不同的非结构性糖类含量及组分差异反映植物在受到胁迫后不同的适应策略。本研究中,国家植物园根部淹水生境各径级水杉叶片非结构性糖类、淀粉和可溶性糖含量总体显著高于根部非淹水生境。Bragina 等^[58]认为,当长期淹水的玉米(*Zea mays* Linn.)幼苗适应水分胁迫后,为恢复生长,对光合同化物需求增加,刺激光合作用,这可能意味着长期根部淹水条件对水杉生长初期存在一定抑制作用,但其耐根部淹水的生理特性使其通过增加光合产物向非结构性糖类的分配来维持正常的生长发育,较高的非结构性糖类含量可能是长期适应的结果,根部淹水生境的水杉生长较根部非淹水生境并未受到抑制,根部淹水生境各径级水杉叶片全氮含量、全磷含量和净光合速率均高于根部非淹水生境也证实了这一点。而根部淹水生境不同径级水杉叶片非结构性糖类组分分配的差异可能是由于较低径级的水杉生长时间较短,相较于更高径级的水杉对于根部长期淹水的适应性差。在高盐、干旱和高温等非生物胁迫下,当光合作用受到限制时,淀粉通常会降解以支持植物的能量

需求和碳供应^[57],这一过程导致淀粉主要降解产物麦芽糖及其衍生糖的积累^[59]。根部淹水生境水杉叶片可溶性糖含量与淀粉含量随着径级的增大呈现相反的变化趋势,较低径级的水杉具有较高的可溶性糖含量,这可能意味着低径级的水杉通过降解淀粉增加可溶性糖含量,使其作为渗透调节物质抵御淹水胁迫,进而缓解根部淹水生境对其生长造成的抑制。

3.6 结论

通过对国家植物园根部淹水和非淹水生境土壤理化特性和水杉叶片功能性状的测定,认为国家植物园土壤营养条件较为良好,并未限制水杉叶片的光合作用,而土壤含水量可能是该区域水杉生长的主要限制因子。尽管水杉可以适应较高的土壤含水量,但根部淹水生境下为维持正常的代谢活动会增加对光合产物的需求,进而增加对光照的要求;非淹水生境的土壤含水量偏低则导致水杉光合作用受到气孔限制。总之,国家植物园中的水杉由于根部生境的差异,叶片功能性状会产生不同的协同适应方式,从而提高对环境的适应能力。在今后的水杉迁地保护过程中,应保证较高的土壤含水量和较强的光照来帮助其适应环境条件的变化。

参考文献:

- [1] CLARK D L, WILSON M, ROBERTS R, et al. Plant traits: a tool for restoration? [J]. *Applied Vegetation Science*, 2012, 15(4): 449-458.
- [2] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380.
- [3] ROYER D L, MILLER I M, PEPPE D J, et al. Leaf economic traits from fossils support a weedy habit for early angiosperms [J]. *American Journal of Botany*, 2010, 97(3): 438-445.
- [4] 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 [J]. *Functional Ecology*, 2001, 15(4): 423-434.
- [5] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [6] AZIZI M R, BARNES D K. Characterization and inheritance of a spotted leaf trait in alfalfa [J]. *Crop Science*, 1977, 17(1): 126-132.
- [7] WEIHER E, VAN DER WERF A, THOMPSON K, et al. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(5): 609-620.
- [8] 陈莹婷, 许振柱. 植物叶经济谱的研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 1135-1153.
- [9] 姚彩萍. 内蒙古林草交错带植物-土壤化学计量特征及其影响因素 [D]. 兰州: 兰州交通大学, 2022: 3-4.
- [10] 张婉婷. 降雨变化和氮添加对红砂幼苗非结构性碳水化合物及化学计量特征的影响 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2020: 39-40.
- [11] 王勤勤. 基于叶功能性状的濒危植物水青树幼苗的适生策略研究 [D]. 南充: 西华师范大学, 2021: 2-3.
- [12] ZIRBEL C R, BASSETT T, GRMAN E, et al. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2017, 54(4): 1070-1079.
- [13] 王希群, 马履一, 郭保香, 等. 湖北利川水杉原生种群及其生境 1948~2003 年间变化分析 [J]. *生态学报*, 2005, 25(5): 972-977.
- [14] 董毅, 王宗星, 吴统贵, 等. 上海滨海地区风况时空分布研究 [J]. *长江流域资源与环境*, 2013, 22(1): 40-45.
- [15] 王宗星, 虞木奎, 成向荣, 等. 上海市郊沿海防护林防护效应的研究 [J]. *植物资源与环境学报*, 2010, 19(3): 85-88, 96.
- [16] 刘牧. 水杉原生种群生境适宜性评价与保护对策研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2018: 11-12.
- [17] 林勇, 艾训儒, 姚兰, 等. 水杉原生母树种群结构与动态 [J]. *生态学杂志*, 2017, 36(6): 1531-1538.
- [18] 马履一, 王希群, 郭保香. 水杉引种及迁地保护进展 [J]. *广西植物*, 2006, 26(3): 235-241.
- [19] 李淑娟, 姚亚莉, 戴晓港, 等. 环境条件和播后覆土对水杉种子出苗率的影响 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2012, 32(2): 26-30.
- [20] 张岚. 水杉种子萌发和幼苗生长特性的研究 [D]. 武汉: 华中师范大学, 2011: 35-36.
- [21] 王希群, 马履一, 田华, 等. 中国水杉引种研究 [J]. *广西植物*, 2005, 25(1): 40-47.
- [22] 黄小, 朱江, 姚兰, 等. 水杉原生种群结构及空间分布格局 [J]. *生物多样性*, 2020, 28(4): 463-473.
- [23] ZHAO Z, WANG Y, ZANG Z, et al. Climate warming has changed phenology and compressed the climatically suitable habitat of *Metasequoia glyptostroboides* over the last half century [J]. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 23: e01140.
- [24] ZHANG W, FENG Z, WANG X, et al. Impacts of elevated ozone on growth and photosynthesis of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng [J]. *Plant Science*, 2014, 226: 182-188.
- [25] 张舜华. 水杉幼苗在不同水分条件下的响应机制 [D]. 上海: 华东师范大学, 2022: 14-15.
- [26] WATT A S. Pattern and process in the plant community [J]. *Journal of Ecology*, 1947, 35(1/2): 1-22.
- [27] VIVIAN-SMITH G. Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities [J]. *Journal of Ecology*, 1997, 85(1): 71-82.
- [28] REN L, HUANG Y, PAN Y, et al. Differential investment

- strategies in leaf economic traits across climate regions worldwide [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 798035.
- [29] DE SMEDT P, OTTAVIANI G, WARDELL-JOHNSON G, et al. Habitat heterogeneity promotes intraspecific trait variability of shrub species in Australian granite inselbergs [J]. *Folia Geobotanica*, 2018, 53: 133-145.
- [30] ALBERT C H. Intraspecific trait variability matters [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2015, 26(1): 7-8.
- [31] 赵保国, 朱江, 艾训儒, 等. 水杉原生种群胸径树高与树冠的通径分析 [J]. *东北林业大学学报*, 2021, 49(10): 16-20.
- [32] 李雁玲. 胡杨异形叶光合水分生理特性与个体发育阶段的关系 [D]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2017: 21.
- [33] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [34] 周爽. 不同水保措施对土壤物理性质的影响研究 [J]. *水土保持应用技术*, 2022(5): 6-8.
- [35] 刘欣欣, 张明如, 温国胜, 等. 浙江省常见 15 个树种的光合特性 [J]. *浙江农林大学学报*, 2012, 29(2): 173-179.
- [36] WANG F, SANZ A, BRENNER M L, et al. Sucrose synthase, starch accumulation, and tomato fruit sink strength [J]. *Plant Physiology*, 1993, 101(1): 321-327.
- [37] XIE H, YU M, CHENG X. Leaf non-structural carbohydrate allocation and C : N : P stoichiometry in response to light acclimation in seedlings of two subtropical shade-tolerant tree species [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 124: 146-154.
- [38] HOCH G, POPP M, KÖRNER C. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline [J]. *Oikos*, 2002, 98(3): 361-374.
- [39] 蒙振思, 向卫, 苏国岩, 等. 河北小五台山青杨种群中雌雄群体的空间分布及其成因 [J]. *植物生态学报*, 2018, 42(12): 1145-1153.
- [40] TIAN H, CHEN G, ZHANG C, et al. Pattern and variation of C : N : P ratios in China's soils: a synthesis of observational data [J]. *Biogeochemistry*, 2010, 98(1/3): 139-151.
- [41] ZHAO F, SUN J, REN C, et al. Land use change influences soil C, N, and P stoichiometry under 'Grain-to-Green Program' in China [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5(1): 10195.
- [42] AHN C, PERALTA R M. Soil properties are useful to examine denitrification function development in created mitigation wetlands [J]. *Ecological Engineering*, 2012, 49: 130-136.
- [43] 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 [J]. *生态学报*, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [44] 郭卫红. 沿海地区水杉叶片性状的纬度格局及其影响因素 [D]. 太谷: 山西农业大学, 2017: 12.
- [45] 郭卫红, 王华, 虞木奎, 等. 沿海地区水杉叶片性状的纬度变化机制 [J]. *应用生态学报*, 2017, 28(3): 772-778.
- [46] 李永华, 卢琦, 吴波, 等. 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系 [J]. *植物生态学报*, 2012, 36(1): 88-98.
- [47] 陈俊, 姚兰, 艾训儒, 等. 基于功能性状的水杉原生母树种群生境适应策略 [J]. *生物多样性*, 2020, 28(3): 296-302.
- [48] POORTER H, NIINEMETS Ü, POORTER L, et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis [J]. *New Phytologist*, 2009, 182(3): 565-588.
- [49] ROSE L, RUBARTH M C, HERTEL D, et al. Management alters interspecific leaf trait relationships and trait-based species rankings in permanent meadows [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2013, 24(2): 239-250.
- [50] CHEN Y, HAN W, TANG L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form [J]. *Ecography*, 2013, 36(2): 178-184.
- [51] KANG H, ZHUANG H, WU L, et al. Variation in leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Picea abies* across Europe: an analysis based on local observations [J]. *Forest Ecology and Management*, 2011, 261(2): 195-202.
- [52] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F M. The vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [53] ZHAO H, XU L, WANG Q, et al. Spatial patterns and environmental factors influencing leaf carbon content in the forests and shrublands of China [J]. *Journal of Geographical Sciences*, 2018, 28(6): 791-801.
- [54] 熊星烁, 蔡宏宇, 李耀琪, 等. 内蒙古典型草原植物叶片碳氮磷化学计量特征的季节动态 [J]. *植物生态学报*, 2020, 44(11): 1138-1153.
- [55] SYVERTSEN J P, ZABLOTOWICZ R M, SMITH M L, Jr. Soil temperature and flooding effects on two species of citrus: I. Plant growth and hydraulic conductivity [J]. *Plant and Soil*, 1983, 72(1): 3-12.
- [56] 白林利, 李昌晓. 水淹对水杉苗木耐旱性的影响 [J]. *林业科学*, 2014, 50(11): 166-174.
- [57] THALMANN M, SANTELIA D. Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress [J]. *New Phytologist*, 2017, 214(3): 943-951.
- [58] BRAGINA T V, PONOMAREVA Y V, DROZDOVA I S, et al. Photosynthesis and dark respiration in leaves of different ages of partly flooded maize seedlings [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2004, 51(3): 342-347.
- [59] THALMANN M, PAZMINO D, SEUNG D, et al. Regulation of leaf starch degradation by abscisic acid is important for osmotic stress tolerance in plants [J]. *The Plant Cell*, 2016, 28(8): 1860-1878.

(责任编辑:张明霞)