

# 艾比湖不同水盐环境荒漠植物种间关联格局下的 叶片功能性状差异分析

程久菊, 张雪妮<sup>①</sup>, 张子洋, 陈 静

(新疆大学生态与环境学院 绿洲生态教育部重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830046)

**摘要:** 本研究对艾比湖不同水盐环境荒漠植物的种间关联特征进行了分析, 并比较了关联种对间植物叶片功能性状(叶片 C、N、P 和 S 含量)的差异。结果表明: 高水盐(盐胁迫)和低水盐(干旱胁迫)环境下, 艾比湖荒漠植物种间总体关联性均呈现不显著负关联, 种间关系相对松散。从关联种对来看, 2 种不同水盐环境均以正关联种对居多, 其中, 低水盐环境下正关联种对数明显高于高水盐环境, 种间互利关系更占优势; 高水盐和低水盐环境下, 盐节木 [*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb.] 与其他物种间多表现为负相关, 相关系数为 -0.48~1.00; 高水盐环境下, 显著正相关种对多见于生物量较低的物种间。正关联种对的叶片 C、N 和 S 含量差值总体表现为高水盐环境高于低水盐环境, 而负关联种对叶片 N、P 和 S 含量差值在低水盐环境下更高。高水盐环境下正关联种对的性状(叶片 P 含量除外)差值总体高于负关联种对, 但在低水盐环境下则相反。综合研究表明: 干旱胁迫下种间竞争往往使种间功能性状趋异, 而互利作用则使种间功能性状趋同; 盐胁迫下性状相似种对的竞争更加激烈, 互利种对的功能性状差异明显。

**关键词:** 艾比湖; 荒漠植物; 水盐环境; 种间关联; 功能性状; 种间差异

中图分类号: Q948.2; S718.54 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2022)03-0018-08

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2022.03.03

**Analysis on differences in leaf functional traits of desert plants under interspecific association pattern in different water-salt environments of Ebinur Lake** CHENG Jiuju, ZHENG Xueni<sup>①</sup>, ZHANG Ziyang, CHEN Jing (Key Laboratory of Oasis Ecology of Education Ministry, College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830046, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2022, 31(3): 18-25

**Abstract:** The interspecific association characteristics of desert plants in different water-salt environments of Ebinur Lake were analyzed in this study, and the differences in leaf functional traits (contents of C, N, P and S in leaf) of associated species pairs were compared. The results show that in high water-salt (salt stress) and low water-salt (drought stress) environments, the overall interspecific association of desert plants of Ebinur Lake shows a non-significant negative association, and the interspecific relationship is relatively loose. In terms of associated species pairs, positively associated species pairs are more in two different water-salt environments, in which, the number of positively associated species pairs in low water-salt environment is evidently higher than that in high water-salt environment, and its interspecific beneficial relationship is more advantaged; in high water-salt and low water-salt environments, *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb. mostly shows negative correlations with the other species, and the correlation coefficients are -0.48-1.00; significantly positively correlated species pairs in high water-salt environment are more commonly found among species with relative low biomass. The

收稿日期: 2021-11-19

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31700354); 新疆大学 2020 年国家级大学生创新训练项目(202010755076)

作者简介: 程久菊(1998—), 女, 四川宣汉人, 硕士研究生, 主要从事湖泊环境过程与全球变化方面的研究。

<sup>①</sup>通信作者 E-mail: xnzhang@xju.edu.cn

引用格式: 程久菊, 张雪妮, 张子洋, 等. 艾比湖不同水盐环境荒漠植物种间关联格局下的叶片功能性状差异分析[J]. 植物资源与环境学报, 2022, 31(3): 18-25.

difference values of contents of C, N and S in leaves of positively associated species pairs in high water-salt environment are higher than those in low water-salt environment, while the difference values of contents of N, P and S in leaves of negatively associated species pairs are higher in low water-salt environment. The difference values of functional traits (except for leaf P content) of positively associated species pairs are higher than those of negatively associated species pairs in high water-salt environment, but it is the opposite in low water-salt environment. In conclusion, the interspecific competition under drought stress tends to make interspecific functional traits different, while the beneficial effect makes the interspecific functional traits similar; the competitions between species pairs with similar traits are more intense under salt stress, and the differences in functional traits of beneficial species pairs are evident.

**Key words:** Ebinur Lake; desert plant; water-salt environment; interspecific association; functional trait; interspecific difference

植物功能性状的种间差异及其成因是目前群落生态学的研究热点之一<sup>[1]</sup>。植物功能性状的种间差异是物种间生态差异的直接体现,可以反映植物在生长、繁殖和生存中的形态、生理差异及对环境适应策略的不同<sup>[2,3]</sup>。目前,关于植物功能性状种间差异成因的研究主要针对非生物因子<sup>[4]</sup>,而种间关系(种间互利与竞争等)在植物功能性状种间差异中的作用还研究较少<sup>[5]</sup>。

植物种间相互作用是维持群落多样性及生态系统功能的重要生态过程,在植物群落的物种共存中不容忽视<sup>[6,7]</sup>。生态学中常用种间生态差异衡量种间相互作用<sup>[8]</sup>,说明植物种间关系对其功能性状的表达有重要影响。植物种间关联能够更加直观、有效地反映物种间的相互关联性,常用于测度植物种间关系<sup>[9,10]</sup>。研究表明:种间关系还具有明显的环境依赖性,这种依赖性在胁迫环境下可能更为复杂<sup>[11,12]</sup>,并可能直接影响植物的生存<sup>[13]</sup>。因此,从种间关联角度研究胁迫环境下植物功能性状的种间差异,有利于揭示种间关系在植物功能性状变异中的作用,为充分掌握生物因子对群落功能多样性的影响提供理论参考。

荒漠植物是全球生物多样性资源的关键组成部分,在维持区域生态平衡中具有突出作用<sup>[4]</sup>。艾比湖湿地国家级自然保护区位于新疆北部准噶尔盆地荒漠区,区内分布有典型的荒漠植物群落。根据前期研究结果发现,区内植物普遍遭受盐和干旱胁迫,根据土壤水盐含量可将区内划分出高水盐和低水盐环境,分别对应盐胁迫和干旱胁迫生境<sup>[14]</sup>。基于此,本研究对艾比湖不同胁迫环境下荒漠植物的种间关系和功能性状的种间差异进行了比较,拟在明确2种生境下种间关联特征的基础上,分析关联种对间叶片功

能性状的差异,进而探究物种间相互作用对植物叶片功能性状的影响及其随环境的变化,以期更充分了解植物的环境适应机制及生物因子在功能多样性形成中的贡献,同时为保护和提高生物多样性,维持区域生态平衡提供参考。

## 1 研究区概况和研究方法

### 1.1 研究区概况

艾比湖湿地国家级自然保护区(东经 82°36'~83°50'、北纬 44°30'~45°09')位于新疆博尔塔拉蒙古自治州精河县境内,属于湿地-荒漠森林复合生态系统类型<sup>[15]</sup>。该地区日照充足,降水稀少,多大风天气,盐尘和浮尘活动频繁;同时保护区土壤盐分高,碱性强,土壤质地较差,浅层(0~10 cm)土壤的平均电导率 5.41 ms·cm<sup>-1</sup>、平均容重约 1.38 g·cm<sup>-3</sup>、平均含水量 7.19%,pH 8.77。艾比湖湿地生态环境的生物资源多样性独特,主要植物种类有胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)、梭梭[*Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge]、多枝柽柳(*Tamarix ramosissima* Ledeb.)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia* Shap.)、盐节木[*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb.]、盐爪爪[*Kalidium foliatum* (Pall.) Moq.]、白刺(*Nitraria tangutorum* Bobr.)、罗布麻(*Apocynum venetum* Linn.)、花花柴[*Karelinia caspia* (Pall.) Less.]和芦苇[*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.]等。保护区内湖区东侧的阿其克苏河是艾比湖主要水源之一,土壤水盐含量在河岸附近较高,并随着离河距离增加而降低,同时植物的分布也随着离河距离增加而变化<sup>[16]</sup>。

### 1.2 研究方法

1.2.1 实验设计与野外采样 为充分反映研究区植

物间的关联性及其植物性状特征,同时减少生境过滤的影响,本实验在垂直阿其克苏河河道以北方向设置间隔约5 km的3条样带,每条样带长约5 km。在各样带上沿河道向北每隔500 m设置1个面积10 m×10 m样方,共32个样方;其中,根据土壤水盐含量,利用聚类分析将所有样方划分为高水盐和低水盐2组<sup>[17]</sup>,分别包括13和19个样方。调查过程中记录样方位置和海拔,典型荒漠植物物种数和个体数。随机采集主要种类(出现频次大于等于5%)3~5株的植物叶片(优先选冠层中间4个方位的)约20 g,用牛皮纸信封密封,带回实验室用于后续测定植物叶片功能性状(叶片C、N、P和S含量)。

1.2.2 指标测定 植物叶片在75℃下烘干至恒质量,称量后粉碎至粉末。采用HNO<sub>3</sub>-HClO<sub>4</sub>(体积比1:5)酸溶法消化植物叶片<sup>[18]</sup>,然后采用重铬酸钾容量法<sup>[19]</sup>测定叶片C含量、钼锑抗比浊法<sup>[20]</sup><sup>154</sup>测定叶片P含量、硫酸钡比浊法<sup>[20]</sup><sup>157</sup>测定叶片S含量;采用凯氏定氮法<sup>[20]</sup><sup>153</sup>测定叶片N含量。

### 1.3 数据处理和分析

基于高水盐和低水盐环境下的物种数和个体数,分别做Spearman秩相关分析和检验,进而分析不同水盐环境下各种对间的种间关联特征,同时采用方差比率(VR)以及 $\chi^2$ 检验统计量(W)分别分析不同水盐环境下多物种间的总体关联性:VR=1表示所有物种间无关联,VR>1表示物种间为正关联,VR<1表示物种间为负关联。另外,VR值偏离1的显著程度用W值来检验,若W值落入 $\chi^2$ 分布阈值界限内的概率超过90%,即 $\chi^2_{0.95}(N) < W < \chi^2_{0.05}(N)$ ,则表明物种间总体关联性不显著;反之,总体关联性显著。基于种间关联性的分析结果,筛选出极显著( $P < 0.01$ )、显著( $P < 0.05$ )及边际显著相关( $P < 0.1$ ,且相关系数的绝对值大于0.3)的种对(以下统称为关联种对)<sup>[21]</sup>,进一步筛选其中有性状数据的关联种对;分别对每对正、负关联种对各性状的差值取绝对值,用于表示种对间性状差异,该绝对值越接近于0,表明种对间的性状差异越小,反之,性状差异则越大;再对该差值做不同水盐环境间及不同正、负关联种对间的差异性分析,具体方法为:首先检验数据的正态性和方差齐性;若满足正态分布和方差齐性前提,采用ANOVA方法,若不满足则采用非参数检验方法(Kruskal-Wallis检验);同时对不同水盐环境下所有关联种对的性状差值绝对值按正、负关联分别取平均值(简称差值),来

代表正、负关联种对间叶片C、N、P和S含量的种间差异。以上数据分析均在R语言环境下完成,其中,种间关联用spaa包,方差分析及Kruskal-Wallis检验均用stats包完成。

## 2 结果和分析

### 2.1 荒漠植物的物种组成

调查结果显示:在艾比湖2种水盐环境中共调查到26种荒漠植物,高水盐和低水盐环境均有20种荒漠植物,其中,共有种14种,包括胡杨、花花柴、梭梭、罗布麻、骆驼刺、木碱蓬[*Suaeda dendroides* (C. A. Mey.) Moq.]、红砂[*Reaumuria soongarica* (Pall.) Maxim.]、芦苇、白刺、盐爪爪、铃铛刺[*Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss.]、多枝怪柳、猪毛菜(*Salsola collina* Pall.)和盐节木。高水盐环境特有荒漠植物6种,包括黑果枸杞(*Lycium ruthenicum* Murr.)、平卧碱蓬(*Suaeda prostrata* Pall.)、盐地碱蓬[*Suaeda salsa* (Linn.) Pall.]、甘草(*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.)、盐穗木(*Halostachys caspica* C. A. Mey. ex Schrenk)和小叶碱蓬[*Suaeda microphylla* (C. A. Mey.) Pall.];低水盐环境特有荒漠植物也为6种,包括沙拐枣(*Calligonum mongolicum* Turcz.)、对节刺(*Horaninovia ulicina* Fisch. et C. A. Mey.)、露果猪毛菜(*Salsola aperta* Pauls.)、沙漠绢蒿[*Seriphidium santolinum* (Schrenk) Poljak.]、刺沙蓬(*Salsola tragus* Linn.)和沙蓬[*Agriophyllum squarrosum* (Linn.) Moq.]。此外,高水盐和低水盐环境的20种荒漠植物分别形成190对种对,其中,关联种对分别有21和52对,有性状数据的关联种对分别有17和43对。

### 2.2 荒漠植物种间关联及其对不同水盐环境的响应

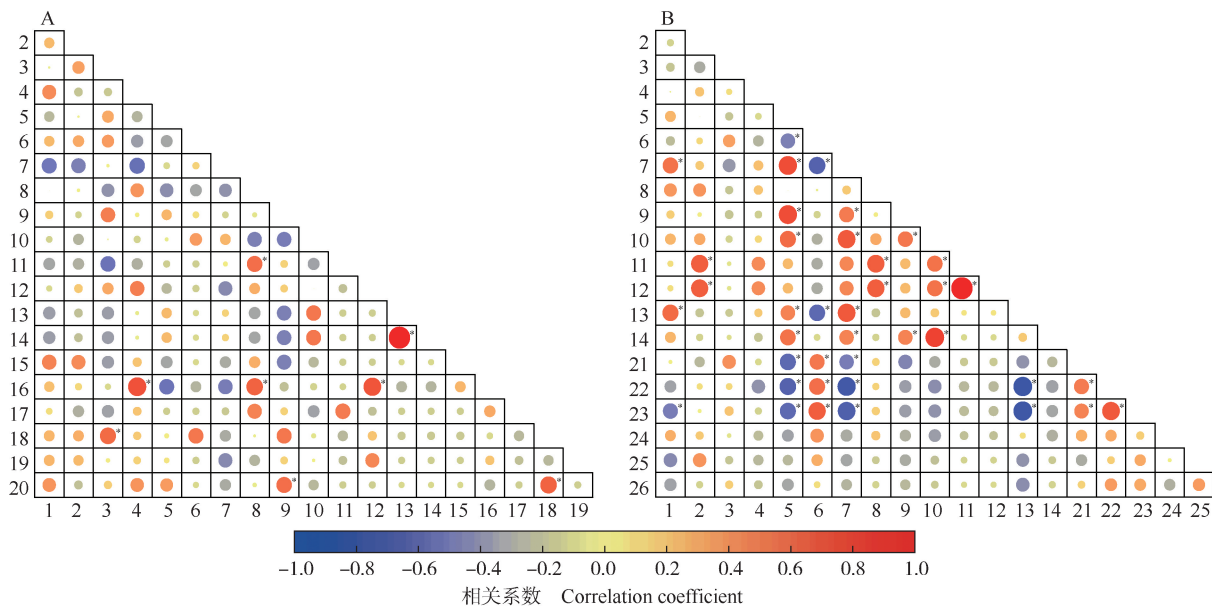
艾比湖不同水盐环境下的荒漠植物种间关联性分析结果显示:从总体关联性看,高水盐环境下植物种间关联性的方差比率(VR)为0.62,小于1, $\chi^2$ 检验统计量(W)为8.50,表现为不显著负关联;低水盐环境下VR值为0.93,W值为17.70,也表现为不显著负关联。

高水盐环境下,正、负相关种对分别有74和115对,不相关种对有1对。正关联(互利)( $P < 0.1$ ,相关系数大于0.3)种对有15对,相关系数为0.49~1.00,其中,极显著( $P < 0.01$ )和显著( $P < 0.05$ )正关联的种对共有8对,且主要存在于生物量较低的草本与草

本、草本与灌木间;负关联(竞争)( $P < 0.1$ , 相关系数小于 $-0.3$ )的种对有 6 对, 相关系数为 $-0.54 \sim -0.49$ , 无显著负关联的种对。从关联种对看, 高水盐环境下植物间正关联比负关联更占优势, 即种间互利比种间竞争更明显。

低水盐环境下, 正、负相关种对分别有 90 和 98 对, 不相关种对有 2 对。正关联种对有 34 对, 相关系数为 $0.39 \sim 1.00$ , 其中, 极显著和显著正关联种对共有 27 对; 负关联种对有 18 对, 相关系数为 $-0.76 \sim -0.38$ , 其中, 极显著和显著负关联种对共有 12 对。从关联种对看, 低水盐环境下植物种间关系仍以种间互利为主。

从种间关联性(图 1)看, 高水盐和低水盐环境下, 盐节木与其他物种间多表现为负相关, 相关系数为 $-0.48 \sim 1.00$ 。高水盐环境下, 红砂、铃铛刺、猪毛菜、黑果枸杞、盐地碱蓬和小叶碱蓬与其他物种间多表现为负相关, 相关系数为 $-0.54 \sim 1.00$ , 其中, 铃铛刺与芦苇, 盐节木与猪毛菜, 平卧碱蓬与罗布麻、芦苇和多枝怪柳, 甘草与梭梭, 小叶碱蓬与白刺和甘草间为显著正相关(图 1-A); 而低水盐环境下, 梭梭、刺沙蓬和沙蓬与其他物种间多表现为负相关, 相关系数为 $-0.42 \sim 0.43$ , 其中, 猪毛菜、沙拐枣、对节刺和露果猪毛菜与骆驼刺、木碱蓬和红砂等物种间存在显著相关性(图 1-B)。



圆点大小代表相关系数绝对值的大小 The size of the spot represents the absolute value of the correlation coefficient. \* :  $P < 0.05$ .

- 1: 胡杨 *Populus euphratica* Oliv.; 2: 花花柴 *Karelinia caspia* (Pall.) Less.; 3: 梭梭 *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge; 4: 罗布麻 *Apocynum venetum* Linn.; 5: 骆驼刺 *Alhagi sparsifolia* Shap.; 6: 木碱蓬 *Suaeda dendroides* (C. A. Mey.) Moq.; 7: 红砂 *Reaumuria soongarica* (Pall.) Maxim.; 8: 芦苇 *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.; 9: 白刺 *Nitraria tangutorum* Bobr.; 10: 盐爪爪 *Kalidium foliatum* (Pall.) Moq.; 11: 铃铛刺 *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss.; 12: 多枝怪柳 *Tamarix ramosissima* Ledeb.; 13: 猪毛菜 *Salsola collina* Pall.; 14: 盐节木 *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb.; 15: 黑果枸杞 *Lycium ruthenicum* Murr.; 16: 平卧碱蓬 *Suaeda prostrata* Pall.; 17: 盐地碱蓬 *Suaeda salsa* (Linn.) Pall.; 18: 甘草 *Glycyrrhiza uralensis* Fisch.; 19: 盐穗木 *Halostachys caspica* C. A. Mey. ex Schrenk; 20: 小叶碱蓬 *Suaeda microphylla* (C. A. Mey.) Pall.; 21: 沙拐枣 *Calligonum mongolicum* Turcz.; 22: 对节刺 *Horaninovia ulicina* Fisch. et C. A. Mey.; 23: 露果猪毛菜 *Salsola aperta* Pauls.; 24: 沙漠绢蒿 *Seriphidium santolinum* (Schrenk) Poljak.; 25: 刺沙蓬 *Salsola tragus* Linn.; 26: 沙蓬 *Agriophyllum squarrosum* (Linn.) Moq.

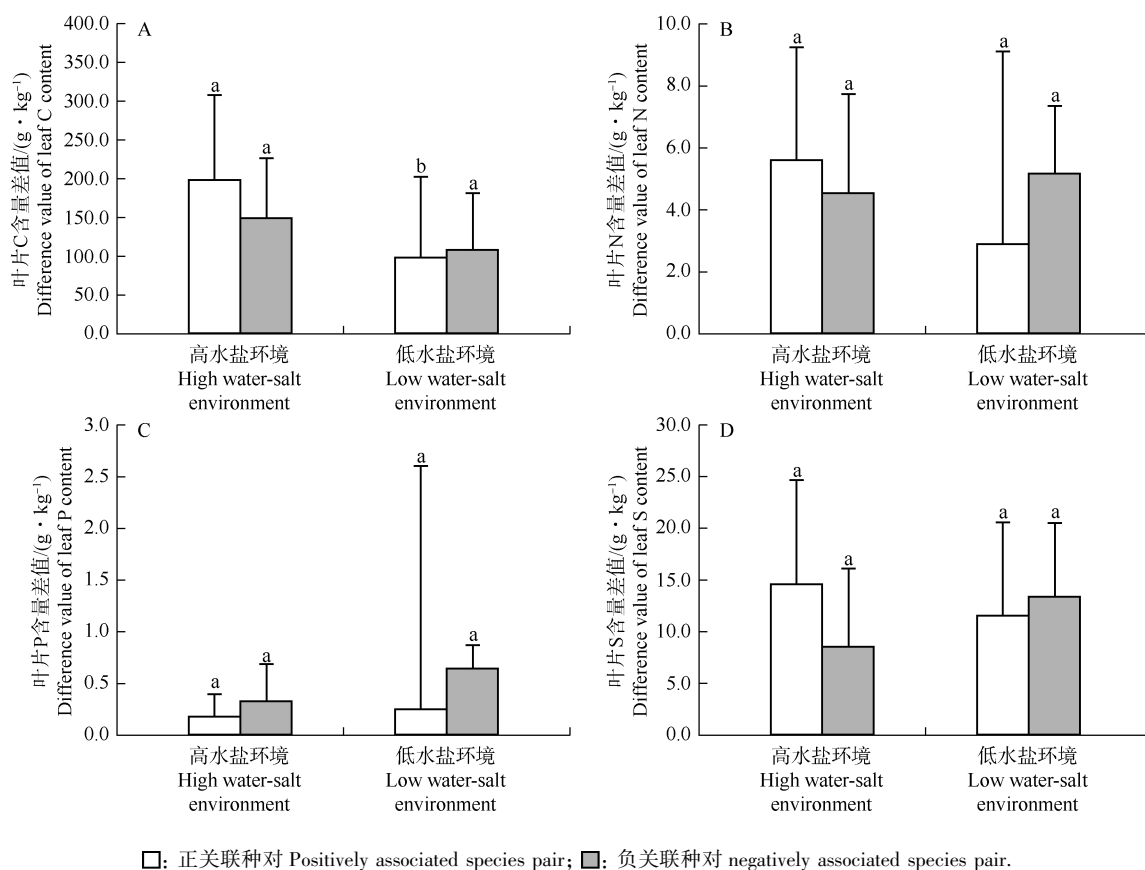
图 1 艾比湖高水盐 (A) 和低水盐 (B) 环境下荒漠植物的种间关联分析

Fig. 1 Analysis on species associations of desert plants in high water-salt (A) and low water-salt (B) environments of Ebinur Lake

### 2.3 基于种间关联的荒漠植物叶片功能性状差异

艾比湖不同水盐环境下正、负关联植物种对间叶片功能性状(C、N、P 和 S 含量)差值的比较见图 2。结果显示: 不同水盐环境下, 正关联(互利)和负关联(竞争)种对间叶片功能性状差值表现出一定的差异

性。高水盐环境下正关联种对的 C、N 和 S 含量差值均高于低水盐环境, 而 P 含量差值则低于低水盐环境, 其中, C 含量差值达到显著 ( $P < 0.05$ ) 水平; 而高水盐环境下负关联种对的 N、P 和 S 含量差值均低于低水盐环境, C 含量差值高于低水盐环境。



□: 正关联种对 Positively associated species pair; ■: 负关联种对 negatively associated species pair.

A,B,C,D: 分别为不同水盐环境下正、负关联种对叶片 C、N、P 和 S 含量差值 Difference values of C, N, P and S contents in leaves of positively and negatively associated species under different water-salt environments, respectively. 不同小写字母表示在不同水盐环境间有显著 ( $P < 0.05$ ) 差异 Different lowercases indicate the significant ( $P < 0.05$ ) difference among different water-salt environments.

图2 艾比湖不同水盐环境下正、负关联植物种对间叶片 C、N、P 和 S 含量差值的比较

Fig. 2 Comparison on difference values of C, N, P and S contents in leaves of positively and negatively associated species pairs in different water-salt environments of Ebinur Lake

各水盐环境下,正关联和负关联种对间差值均无显著差异,但也呈现出一定特征,即正关联种对 C、N 和 S 含量差值在高水盐环境下高于负关联种对,而正关联种对 C、N、P 和 S 含量差值在低水盐环境下则均低于负关联种对。

### 3 讨论和结论

种间关联性可用于判断植物种间可能存在的相互作用,如种间竞争和互利作用等<sup>[22,23]</sup>。大量研究表明:物种间竞争与互利同时发生,并且二者的作用强度及平衡状态与环境条件密切相关<sup>[24,25]</sup>。胁迫梯度假说概括了种间关系随着环境变化特别是环境胁迫程度的变化规律,即随着环境胁迫程度的增加,种间竞争减弱,种间互利增强<sup>[26,27]</sup>。本研究中,从总

体关联性来看,高水盐和低水盐环境下艾比湖荒漠植物种间均呈现不显著负关联,种间关系相对松散。从正相关种对数来看,低水盐环境(90对)明显高于高水盐环境(74对),其中,正关联种对数也明显高于高水盐环境;此外,低水盐环境下正关联种对数明显高于负关联种对数。根据胁迫梯度假说,上述结果表明低水盐环境下种间互利关系更占优势,由于低水盐环境下土壤盐分降低而干旱加剧,因此,推测干旱胁迫对艾比湖荒漠植物种间关系的影响更强。另外,在高水盐条件下,显著正相关种对包括铃铛刺与芦苇,盐节木与猪毛菜,平卧碱蓬与罗布麻、芦苇和多枝怪柳,甘草与梭梭,小叶碱蓬与白刺和甘草,即草本与草本、草本与灌木间表现出显著正相关,而胡杨与梭梭,多枝怪柳与胡杨和梭梭等生物量较高的灌木与乔木间则表现出较弱的关联性,表明在盐胁迫下,种间互利

关系在生物量较低的物种间更加常见,该结果与Wright等<sup>[28]</sup>的研究结论相一致,说明种间关系对群落组成的影响及其对胁迫环境的响应不容忽视。上述结果也间接反映了水分限制与盐分胁迫在局域环境下对植物生存及群落结构中的决定性作用,这与研究区前期的研究结论以及干旱区植物生长的普遍规律<sup>[29-31]</sup>相一致。

植物对种间互利或竞争的响应均会引起其功能性状与权衡关系的改变<sup>[5]</sup>。前人的研究发现,呈显著正相关的种对往往具有相似的生态习性<sup>[32,33]</sup>,而竞争作用可能使种对间功能性状差异增大<sup>[34]</sup>,但也有研究表明功能性状相似的物种对资源的竞争更为激烈<sup>[35,36]</sup>,种间竞争更加强烈。因此,种间关系对功能性状的影响可能随着植物类型和生境条件等因子而变化。本研究中,不同水盐环境以及正、负关联种对间叶片功能性状差值大部分不显著,其原因可能是植物同时还受到非生物因子以及多物种间复杂相互作用的共同影响<sup>[37]</sup>,但目前关于生物和非生物交互效应对植物性状的影响所知甚少<sup>[38]</sup>,需要在今后的研究中进一步开展控制实验加以深入分析。

植物功能性状是植物生理学、形态学以及物候特征的表征<sup>[39]</sup>,具有种间差异性<sup>[40]</sup>,并受到生物和非生物因子的共同影响<sup>[41,42]</sup>。生物因子如种间关系,能够影响物种功能性状的相似和差异表现<sup>[43]</sup>,是作用于群落构成<sup>[25,44]</sup>和物种共存机制<sup>[45]</sup>的关键性因子。已有研究表明:正相关物种的生境特征比较一致<sup>[46]</sup>,对环境有相似的适应和反应,因而呈显著正相关的种对往往具有相似的生态生理学特性<sup>[32,33]</sup>;同时,有研究发现,种间竞争作用会使热带森林群落功能组成出现分化模式<sup>[47]</sup>。本研究中,低水盐环境下负关联种对间叶片功能性状差值总体较正关联种对间更大,推测低水盐环境下种间竞争往往使植物种间功能性状趋异,而互利作用则使种间性状趋同。这可能是由于在低水盐环境下正关联种对中一个物种依赖于另一个物种,对环境有相似的适应和反应,植物种对间拥有相近的生物生态学特性,如与垫状植物邻近的植物往往与之形成互利作用,表现为种间功能性状的相似性<sup>[32]</sup>;而负关联种对中2个物种相互排斥,对环境的需求不相似,从而产生对环境不同的适应<sup>[48]</sup>,表现为植物种间功能性状的差异性。

但也有研究表明:互利作用可能增加植物的功能多样性<sup>[49]</sup>,而种间竞争常常降低植物的存活率和繁

殖力,限制多样性,并且性状相似种对往往具有相似的生态位<sup>[50]</sup>,导致性状相似物种间的竞争十分激烈<sup>[35,36]</sup>。例如:Uriarte等<sup>[36]</sup>分析了植物叶片N和P含量与物种相互作用的关系,发现种间竞争是影响植物种间性状相似性的重要因子。本研究中,高水盐环境下正关联种对性状(叶片P含量除外)差值总体高于负关联种对,表明盐胁迫环境下性状相似种对的竞争更加激烈,互利种对的性状差异明显,该结果与作者的预期存在较大差异,这可能是由于盐胁迫环境的影响大于种间相互作用,植物间需要具有较大性状差异才能在该胁迫环境下共存,同时也说明在研究种间相互作用对功能性状差异的影响时还需考虑非生物因子,这可能也是导致高水盐和低水盐环境下种间性状差异结果截然相反的原因,表明种间性状差异同时还受到非生物因子的影响,并且种间功能性状差异与种间相互作用对环境的响应可能存在相互影响的过程<sup>[51]</sup>。

胁迫梯度假说的提出表明种间相互作用的性质及作用强度随环境胁迫程度而发生改变<sup>[52,53]</sup>,这种变化会对物种生态位重叠和物种适应差异产生影响<sup>[45]</sup>。因此,种间相互作用对植物功能性状的影响必然受到非生物因子的影响<sup>[54]</sup>。本研究中,艾比湖互利种对叶片C、N和S含量差值呈现由高水盐环境向低水盐环境(干旱胁迫加剧)降低的趋势,这与Gallien等<sup>[43]</sup>的研究结论相似,即“在干燥炎热地区互利种对功能性状显著相似”,但竞争种对叶片N、P和S含量差值则表现出相反的结果。陈煜等<sup>[55]</sup>研究发现,太白山林下草本植物与群落其他物种对相似的生境做出了相似的反应,表现为叶性状值与群落性状值保持共变。蒋成益等<sup>[56]</sup>通过研究川西北不同沙化程度草地植物功能性状与土壤、地形等的相关性,发现植物功能性状更多地受环境因子的驱动,尤其在小尺度研究领域,非生物因子的影响尤为明显。因此推测,在胁迫因子明显的环境下,非生物因子的影响可能远超过种间相互作用对植物功能性状的影响。

综上所述,艾比湖高水盐和低水盐环境下,20种荒漠植物的总体关联性均表现出不显著负关联,种间关系相对松散。2种不同水盐环境均以正关联种对居多,其中,低水盐环境下种间互利关系更占优势。低水盐环境(干旱胁迫)下种间竞争往往使植物种间功能性状趋异,而互利作用则使种间功能性状趋同;高水盐环境(盐胁迫)下性状相似种对的竞争更加激

烈,互利种对的功能性状差异明显。但本文尚未发现不同水盐环境下种间相互作用与功能性状差异之间的确切关系。对种间相互作用更为准确的量化可有助于充分理解生物因子与植物功能性状差异间的关系,关于种间相互作用以及功能性状差异与非生物因子间的复杂关系仍值得进一步探索。

#### 参考文献:

- [1] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展[J]. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339.
- [2] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能[J]. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [3] 周道玮. 植物功能生态学研究进展[J]. 生态学报, 2009, 29(10): 5644-5655.
- [4] STARK J, LEHMAN R, CRAWFORD L, et al. Does environmental heterogeneity drive functional trait variation? A test in montane and alpine meadows[J]. *Oikos*, 2017, 126: 1650-1659.
- [5] VAN DER MERWE S, GREVE M, OLIVIER B, et al. Testing the role of functional trait expression in plant-plant facilitation [J]. *Functional Ecology*, 2021, 35(1): 255-265.
- [6] CHESSON P. Mechanisms of maintenance of species diversity [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2000, 31(1): 343-366.
- [7] DELALANDRE L, MONTESINOS-NAVARRO A. Can co-occurrence networks predict plant-plant interactions in a semi-arid gypsum community? [J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2018, 31: 36-43.
- [8] 王忍忍. 种间相互作用与种间功能特征差异、谱系距离关系的检验: 以天童乔木幼苗实验为例[D]. 上海: 华东师范大学生态与环境科学学院, 2018: 1-3.
- [9] 潘发光, 林喜珀, 顾惠怡, 等. 广东阳春鹅凰嶂省级自然保护区紫纹兜兰群落种间联结性分析[J]. 植物资源与环境学报, 2021, 30(1): 52-60.
- [10] TURNER S J, JOHNSON A R, WHITFORD W G. Pairwise species associations in the perennial vegetation of the northern Chihuahuan Desert [J]. *The Southwestern Naturalist*, 2004, 49(1): 1-10.
- [11] AMAT B, CORTINA J, ZUBCOFF J J. Community attributes determine facilitation potential in a semi-arid steppe [J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2015, 17: 24-33.
- [12] 张炜平, 潘莎, 贾昕, 等. 植物间正相互作用对种群动态和群落结构的影响: 基于个体模型的研究进展[J]. 植物生态学报, 2013, 37(6): 571-582.
- [13] RAATH-KRÜGER M J, SCHÖB C, MCGEOCH M A, et al. Interspecific facilitation mediates the outcome of intraspecific interactions across an elevational gradient[J]. *Ecology*, 2021, 102(1): e03200.
- [14] TUSIFUJIANG Y, ZHANG X N, GONG L. The relative contribution of intraspecific variation and species turnover to the community-level foliar stoichiometric characteristics in different soil moisture and salinity habitats [J]. *PLOS ONE*, 2021, 16(2): e0246672.
- [15] 李文华, 郭江平, 赵强. 新疆艾比湖荒漠生态保护区建设条件评价及规划[J]. 中国沙漠, 2000, 20(3): 278-282.
- [16] 张雪妮, 李岩, 何学敏, 等. 荒漠植物功能性状及其多样性对土壤水盐变化的响应[J]. 生态学报, 2019, 39(5): 1541-1550.
- [17] 张雪妮, 杨晓东, 吕光辉. 水盐梯度下荒漠植物多样性格局及其与土壤环境的关系[J]. 生态学报, 2016, 36(11): 3206-3215.
- [18] 张雪妮. 荒漠植物群落演替及其营养元素驱动研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学资源与环境科学学院, 2014: 23.
- [19] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 34-35.
- [20] 董鸣. 陆地生物群落调查观测与分析[M]. 北京: 中国标准出版社, 1997: 153, 154, 157.
- [21] 戴雯笑, 楼晨阳, 许大明, 等. 浙西南常绿阔叶林凋落物空间分布及其对土壤养分的影响[J]. 生态学报, 2021, 41(2): 513-521.
- [22] 陈倩, 陈杰, 钟娇娇, 等. 秦岭山地油松天然次生林灌木层主要种群种间联结性与功能群划分[J]. 应用生态学报, 2018, 29(6): 1736-1744.
- [23] 王文进, 张明, 刘福德, 等. 海南岛吊罗山热带山地雨林两个演替阶段的种间联结性[J]. 生物多样性, 2007, 15(3): 257-263.
- [24] DICKIE I A, SCHNITZER S A, REICH P B, et al. Spatially disjunct effects of co-occurring competition and facilitation [J]. *Ecology Letters*, 2005, 8: 1191-1200.
- [25] HE Q, BERTNESS M D, ALTIERI A H. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress [J]. *Ecology Letters*, 2013, 16: 695-706.
- [26] BERTNESS M D, CALLAWAY R. Positive interactions in communities [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1994, 9(5): 191-193.
- [27] CALLAWAY R M. Positive interactions and interdependence in plant communities [M]. Dordrecht: Springer, 2007: 192-237.
- [28] WRIGHT A, SCHNITZER S A, REICH P B. Living close to your neighbors: the importance of both competition and facilitation in plant communities [J]. *Ecology*, 2014, 95(8): 2213-2223.
- [29] BUTTERFIELD B J, BRADFORD J B, ARMAS C, et al. Does the stress-gradient hypothesis hold water? Disentangling spatial and temporal variation in plant effects on soil moisture in dryland systems [J]. *Functional Ecology*, 2016, 30: 10-19.
- [30] 公延明. 艾比湖流域植物多样性对水盐胁迫的响应[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学资源与环境科学学院, 2019: 63-73.
- [31] 王恒方, 吕光辉, 周耀治, 等. 不同水盐梯度下功能多样性和功能冗余对荒漠植物群落稳定性的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(23): 7928-7937.

- [32] SCHÖB C, BUTTERFIELD B J, PUGNAIRE F I. Foundation species influence trait-based community assembly [J]. *New Phytologist*, 2012, 196(3): 824–834.
- [33] 王 昱, 毕润成, 茹文明. 山西浊漳河北源湿地草本植物群落优势种生态位与种间关系[J]. *草业科学*, 2018, 35(2): 276–285.
- [34] WEIHER E, KEDDY P A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns[J]. *Oikos*, 1995, 74(1): 159–164.
- [35] ADLER P B, FAJARDO A, KLEINHESSELINK A R, et al. Trait-based tests of coexistence mechanisms[J]. *Ecology Letters*, 2013, 16: 1294–1306.
- [36] URIARTE M, SWENSON N G, CHAZDON R L, et al. Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest: implications for community assembly[J]. *Ecology Letters*, 2010, 13: 1503–1514.
- [37] SPORBERT M, WELK E, SEIDLER G, et al. Different sets of traits explain abundance and distribution patterns of European plants at different spatial scales[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2021, 32: e13016.
- [38] WANG S, CALLAWAY R M. Plasticity in response to plant-plant interactions and water availability [J]. *Ecology*, 2021, 102(6): e03361.
- [39] PÉREZ-HARGUINDEGUY N, DÍAZ S, GARNIER E, et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61(3): 167–234.
- [40] 孙 梅, 田 昆, 张 贇, 等. 植物叶片功能性状及其环境适应研究[J]. *植物科学学报*, 2017, 35(6): 940–949.
- [41] SCHÖB C, ARMAS C, GULER M, et al. Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients[J]. *Journal of Ecology*, 2013, 101: 753–762.
- [42] WESTOBY M, FALSTER D S, MOLES A T, et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125–159.
- [43] GALLIEN L, ZURELL D, ZIMMERMANN N E. Frequency and intensity of facilitation reveal opposing patterns along a stress gradient[J]. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(4): 2171–2181.
- [44] HILLERISLAMBERS J, HARSCH M A, ETTINGER A K, et al. How will biotic interactions influence climate change-induced range shifts? [J]. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2013, 1297: 112–125.
- [45] BIMLER M D, STOUFFER D B, LAI H R, et al. Accurate predictions of coexistence in natural systems require the inclusion of facilitative interactions and environmental dependency[J]. *Journal of Ecology*, 2018, 106: 1839–1852.
- [46] 张岗岗, 王得祥, 张明霞, 等. 秦岭南坡松栎林群落演替过程中种间联结性和相关性研究[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(8): 1657–1668.
- [47] KRAFT N J B, ADLER P B, GODOY O, et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor [J]. *Functional Ecology*, 2014, 29: 592–599.
- [48] 张滋芳, 毕润成, 张钦弟, 等. 珍稀濒危植物矮牡丹生存群落优势种种间联结性及群落稳定性[J]. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(2): 291–299.
- [49] BUTTERFIELD B J, BRIGGS J M. Regeneration niche differentiates functional strategies of desert woody plant species[J]. *Oecologia*, 2011, 165(2): 477–487.
- [50] MACARTHUR R, LEVINS R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species [J]. *The American Naturalist*, 1967, 101(921): 377–385.
- [51] FORTUNEL C, VALENCIA R, WRIGHT S J, et al. Functional trait differences influence neighbourhood interactions in a hyperdiverse Amazonian forest [J]. *Ecology Letters*, 2016, 19(9): 1062–1070.
- [52] CALLAWAY R M, BROOKER R W, CHOLER P, et al. Positive interactions among alpine plants increase with stress[J]. *Nature*, 2002, 417: 844–848.
- [53] MICHALET R, SCHÖB C, LORTIE C J, et al. Partitioning net interactions among plants along altitudinal gradients to study community responses to climate change[J]. *Functional Ecology*, 2014, 28(1): 75–86.
- [54] KÖRNER C. The use of ‘altitude’ in ecological research [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2007, 22(11): 569–574.
- [55] 陈 煜, 许金石, 张丽霞, 等. 太白山森林群落和林下草本物种变化的环境解释 [J]. *西北植物学报*, 2016, 36(4): 784–795.
- [56] 蒋成益, 马明东, 肖玖金. 川西北不同沙化程度草地植物功能性状及其驱动因子 [J]. *西北植物学报*, 2017, 37(5): 965–973.

(责任编辑: 郭严冬)