

DOI: 10.20103/j.stxb.202404150825

罗来开, 章伟, 原萌, 程樱, 阳艳芳, 赵凯, 伍佳楠, 肖晶晶. 长江下游滩涂湿地优势植物功能性状及其与土壤理化性质的关系. 生态学报, 2025, 45(1): 13–24.

Luo L K, Zhang W, Yuan M, Cheng Y, Yang Y F, Zhao K, Wu J N, Xiao J J. Functional traits of dominant plants in mudflat wetlands and their relationship with soil physicochemical properties in the lower reaches of the Yangtze River. Acta Ecologica Sinica 2025, 45(1): 13–24.

长江下游滩涂湿地优势植物功能性状及其与土壤理化性质的关系

罗来开^{1,2}, 章伟^{1,2}, 原萌^{1,3}, 程樱^{1,2}, 阳艳芳^{1,2}, 赵凯^{1,2,*}, 伍佳楠¹, 肖晶晶¹

1 安庆师范大学生命科学学院, 安庆 246011

2 安徽省一带一路流域生物多样性保护与利用国际合作基地, 安庆 246011

3 皖西南生物多样性研究与生态保护安徽省重点实验室, 安庆 246011

摘要: 植物功能性状是植物响应外界环境变化的外在表达, 反映了植物对生长环境的生态适应策略。探究长江下游滩涂湿地植物功能性状及其与环境之间的关系, 有助于理解区域尺度上滩涂湿地植物的生态适应性和资源利用策略, 对于长江流域湿地植被的恢复与重建具有重要意义。以长江安庆段流域为研究区域, 选取了滩涂湿地 17 种代表性植物的 14 个功能性状指标, 旨在探究滩涂湿地植物功能性状特征及其对环境因子的响应。结果表明: (1) 滩涂湿地植物功能性状变异程度不同, 变异系数最大为叶片组织密度 ($CV=361.39\%$), 最小为相对叶绿素含量 ($CV=21.75\%$), 平均变异幅度为 106.55%。(2) 叶性状间、茎性状间以及茎-叶性状间具不同程度的相关性。其中, 叶性状间相关性较大, 叶长与叶宽、叶干重、相对叶绿素含量、叶周长间均为极显著正相关 ($P<0.01$)。茎干物质含量与叶长、叶厚度、叶面积和叶组织密度为显著负相关 ($P<0.05$), 而与叶周长显著正相关; 小枝组织密度与叶干物质含量、叶长、叶厚度为显著负相关 ($P<0.05$)。(3) RDA 分析表明, 铵态氮、速效磷、土壤容重、有机质、全磷、pH 和速效钾是影响滩涂湿地植物适应策略的关键土壤因子。综上, 长江下游滩涂湿地典型植物功能性状变异丰富及差异显著, 但可通过形成一定的性状组合的策略以及与环境因子间的相互作用以提高对环境变化的适应性。

关键词: 长江下游; 滩涂湿地; 功能性状; 土壤因子; 适应策略

Functional traits of dominant plants in mudflat wetlands and their relationship with soil physicochemical properties in the lower reaches of the Yangtze River

LUO Laikai^{1,2}, ZHANG Wei^{1,2}, YUAN Meng^{1,3}, CHENG Ying^{1,2}, YANG Yanfang^{1,2}, ZHAO Kai^{1,2,*}, WU Jianan¹, XIAO Jingjing¹

1 College of Life Sciences, Anqing Normal University, Anqing 246011, China

2 The Belt and Road Model International Science and Technology Cooperation Base for Biodiversity Conservation and Utilization In Basins of Anhui Province, Anqing 246011, China

3 Provincial Key Laboratory of the Biodiversity Study and Ecological Conservation in Southwest Anhui, Anqing 246011, China

Abstract: Plants functional traits can reflect the adaptation of plant species and their survival ecological strategies to the surrounding environment. Exploring the relationship between plants and their living environment through plant functional traits is helpful to understand ecological adaptations and the resource utilization strategies of plants in the mudflat wetlands in the lower reaches of the Yangtze River. This is important for the restoration and reconstruction of mudflat wetlands vegetation in the Yangtze River. At the same time, mudflat wetland vegetation is a prerequisite for mudflat wetland ecosystems to function properly, while maintaining healthy watercourse and landscape connectivity. Therefore, in this study,

基金项目: 安庆江豚省级自然保护区能力建设项目—生物多样性本底调查 (CG-AQ-2022-276 FS34080120220280); 皖西南生物多样性和生态保护安徽省重点实验室开放基金资助项目 (Wxn202308); 2023 年度安徽省科研编制计划项目 (2023AH010041)

收稿日期: 2024-04-15; 网络出版日期: 2024-09-24

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

<http://www.ecologica.cn>

we took the watershed of the Anqing section of the Yangtze River as the study area, selected 14 plant functional trait indices of 17 typical mudflat wetland plants. The aim is to investigate the functional trait characteristics and their differences of mudflat wetland plants under the influence of environmental changes, and to reveal the ecological adaptation strategies of mudflat wetland plants in the lower reaches of the Yangtze River. The results showed that: (1) The plant functional traits of mudflat wetland plants exhibited some degrees of variation. The maximum coefficient of variation (CV) was leaf density (361.39%), while the minimum was relative chlorophyll content (21.75%). The average magnitude of variation was 106.55%. (2) There were different degrees of correlation among leaf traits, stem traits and leaf-stem traits. Among them, there were large correlations among leaf traits, with highly significant positive correlations between leaf length and leaf width, leaf dry weight, relative chlorophyll content, and leaf perimeter ($P < 0.01$). Stem dry matter content was significantly negatively correlated with leaf length, leaf thickness, leaf area and leaf tissue density ($P < 0.05$), whereas it was significantly positively correlated with leaf circumference. Twig tissue density was significantly negatively correlated with leaf dry matter content, leaf length and leaf thickness ($P < 0.05$). (3) The results of redundancy analyses showed that Ammonium nitrogen, Available phosphorus, Bulk density, Soil organic matter, Total phosphorus, pH and Available potassium were the key factor affecting that adaptive strategies of mudflat wetland plants in the lower reaches of the Yangtze River. In conclusion, the variation of plant functional traits of typical mudflat wetland was abundant in the lower reaches of the Yangtze River, they can adapt well to the environment by forming a certain traits combination and interacting with environmental factors.

Key Words: lower reaches of the Yangtze River; mudflat wetland; functional traits; soil factors; adaptation strategy

植物功能性状是指植物响应环境梯度变化形成的一系列外在形态、物候特征和内在生理生化等核心属性或性状^[1]。这些属性或性状能够直接或间接地影响植物的适合度,进而能够客观表达植物对生长环境变化的适应和响应。通过功能性状可将物种、群落结构及生态系统结构与不同尺度的生态过程和生态功能联系起来,不仅可以揭示植物物种、群落和生态系统沿环境梯度的变化规律,还可进一步结合系统发育来解释物种对环境的适应性、群落的构建机制及生态系统功能^[2]。因此,探讨不同区域、不同尺度下植物功能性状特征及其与环境因子的关系,是近30年来植物功能生理生态学研究的重点和热点之一^[3-4]。近年来国内植物功能性状及其与环境因子之间关系的研究主要集中在陆地森林和草原^[5]、干旱荒漠^[6]或高原高寒湿地生态系统^[7],而在河流平原滩涂湿地生态系统中的研究则相对较少。

植物功能性状的发生和发展受到植物本身和外界环境因素的双重影响。植物在对环境异质性适应的过程中,植物不同组织器官的可塑性发挥了重要作用。叶片既是植物碳收支和水分平衡的基本单元,也是种子植物制造有机养料的主要营养器官,与资源的获取、利用与生长对策有着密切的联系^[8],在植物行为和功能中发挥着重要作用,且对环境变化有高度敏感性,因此叶片的内在生理化学及外在形态特征与植物所在生态系统的功能密切相关^[9]。此外,叶片性状还反映了植物在光合作用过程、营养分配过程和水分利用以及生长模式等方面的策略^[10],进而显著影响湿地生态系统净初级生产力、生物量和碳的输入量^[11],例如,比叶面积和叶干物质含量反映了植物在生长过程中捕获光能的能力和利用效率^[12],比叶面积较大的植物多分布于湿润的环境中,并且能促进植物叶片气体交换以应对洪水淹没^[13]。叶片碳、氮含量可以指示叶片的光合能力,且与叶片寿命以及分解速率相关^[14]。枝干是植物体生长在地上并连接根和叶的营养器官,其在植物生活史中起着很重要的作用,包括输送水分、无机盐、有机养料和支撑地上组织,因此和枝干相关的功能性状(如木质密度、导水率等)往往与植物的生理结构权衡密切相关^[15]。植株高度是植物主要光合组织的上边界与地面之间的最短距离,其高度反映了植物抢占光和土壤资源的竞争能力,并且能够影响种子的传播^[16]。植物功能性状具有易测定、可塑性强的特点,通过对不同区域、不同尺度下大量植物功能性状进行研究,不仅可以表征植物种间的差异,还可进一步揭示和推测植物对环境适应及权衡策略、生态位分化及群落构建成因,为人类利用和保护生物多样性资源提供理论依据^[18]。

长江安庆段滩涂湿地位于长江中游和下游的交界江段内,根据 Ramsar 公约国际分类法,该地的湿地类型主要是位于江堤和江心洲(包括正在发育的新洲)脚线至长江低水位线之间的内陆型滩涂湿地,其特点为季节性淹没,其次为毗邻的支流湿地。这些复杂多样的湿地与沙洲等生境由于水流较缓,有利于有机物营养物质的沉淀和湿生植物的生长,在丰水期时能够为众多小型鱼类、贝类和虾蟹类等水生动物提供索饵场、产卵场和掩蔽场所^[19]。但近年来随着长江流域经济的蓬勃发展和受气候变化的影响,沿岸生态系统格局变化加剧,农田、森林、草地、河湖、湿地等生态系统面积不断缩小,且上游水土流失严重,中游湖泊萎缩,湿地生态系统功能退化,使该区域成为了敏感脆弱的生态区域^[20]。湿地植物是湿地生态系统的重要组成部分,也是作为湿地生态系统的第一生产力和功能发挥的重要载体^[21],是保障生态质量的基础,同时也是基于自然生态系统增汇、实现“碳中和”的重要主体^[22]。通过植物功能性状的研究方法可以量化植物特征,预测植物对外界环境变化和人为活动等干扰因素的反应。通过对湿地植物功能性状的研究,对人们了解湿地生态系统的功能维持机制、湿地生态系统健康、湿地植被的恢复与重建等具有重要意义。目前有关该区域的研究主要集中在河岸带植被多样性^[23]、鱼类群落结构^[24]、浮游生物^[25]、长江河岸固化^[26]以及河道整治对江豚分布的影响^[27]等方面。有关该区域湿地植物功能性状特征及其与土壤环境因子的关系的研究鲜有报道。因此,本文以长江安庆段滩涂湿地为研究区域,分析滩涂湿地 17 种优势植物功能性状特征及其与土壤理化因子间的关系,旨在探讨:(1) 长江下游段滩涂湿地植物的功能性状特征及功能性状间的相关性如何?(2) 影响滩涂湿地植物功能性状的关键土壤因子是什么?基于研究结果,为长江下游滩涂湿地生态系统稳定和生物多样性的维持机制研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

长江安庆段地处鄱阳湖与长江干流交汇区的下游河段,为长江中游与下游的连接点,东与铜陵市枞阳县相接,西界湖北省黄梅县,南岸为江西省九江市、安徽省池州市(图 1)。干流总长度(主航道)约 165 km,范围

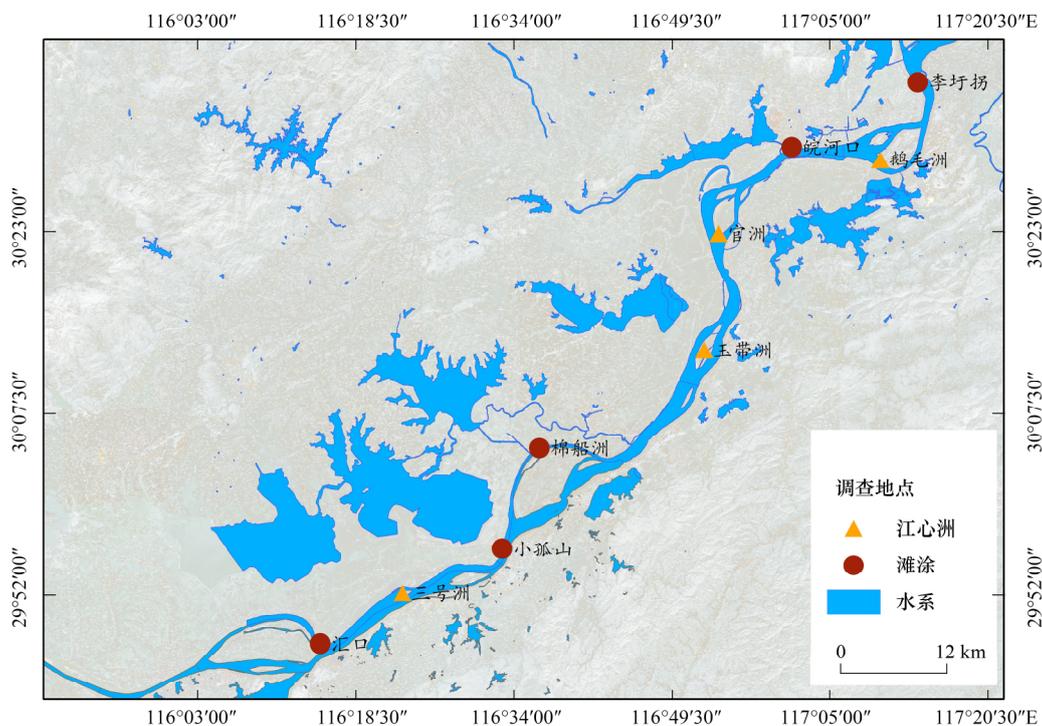


图 1 研究区分布图与采样点信息

Fig.1 Distribution map of study area and information of sampling points

包括安庆江段大堤以内的干流、滩涂和沙洲等区域。气候属于北亚热带湿润气候区,其特点是季风明显,四季分明,气候温和、雨量充沛。年平均气温 16.5℃,多年平均无霜期 252 d,年平均日照时数 1962.7 h。年均降水量约 1300 mm,具有明显的枯水期和丰水期,但年际降雨量不均匀。土壤质地为细河沙,地带性植被类型为常绿阔叶林,由于人为破坏、沿江通航建设工程和开垦等活动,原生植被现已消失,取而代之的是人工栽种的旱柳(*Salix matsudana*)、垂柳(*Salix babylonica*)和加杨(*Populus canadensis*)林等,此外,还有大量农作物分布于流域内村庄聚集的洲圩地区。

1.2 样地设置与植被调查

为获取尽可能完整的植被现状信息,于 2023 年 5 月,在研究区域共设置了 9 个面积为 20 m×20 m 的样地,采用样方法和典型取样法^[28]开展植物群落调查,记录样方中涉及植物的名称、株高、盖度、数量等相关数据。在每个样方内选取分盖度≥5%的物种作为研究对象进行功能性状测定。

1.3 植物样品采集

根据调查结果共选取了 17 种代表性植物(表 1)。在各样方内选取上部无遮阴、生长成熟、长势健康以及无病虫害优势物种的完整植株作为获取植物功能性状指标的植物样品。采用 S 型多点混合采样方法采集某一物种的混合样品^[29],每个物种选取 5—10 株完整植株,在每株外冠层的东南西北 4 个方向采集 7—10 片完全展开、未遭受病虫害的成熟完整叶片(从植株上第 4 片叶子开始选取)及约 10 cm 左右的枝条(草本植物为主茎,灌木和乔木为直径约 1 cm 左右的非当年生枝条)用湿润滤纸覆盖并装入密封袋中,带回实验室后立即测量^[30]。各项功能性状指标通过表 2 方法测定及计算^[31]。

表 1 长江下游 17 种滩涂湿地植物基本特征

Table 1 Basic characteristics of 17 wetland plants in the Lower Reaches of the Yangtze River

序号 No.	物种 Species	科名 Family	属名 Genus	生长型 Life form
1	茼蒿 <i>Artemisia selengensis</i>	菊科	蒿属	草本
2	狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	禾本科	狗牙根属	草本
3	旱柳 <i>Salix matsudana</i>	杨柳科	柳属	乔木
4	加杨 <i>Populus × canadensis</i>	杨柳科	杨属	乔木
5	芦苇 <i>Phragmites australis</i>	禾本科	芦苇属	草本
6	益母草 <i>Leonurus japonicus</i>	唇形科	益母草属	草本
7	风花菜 <i>Rorippa globosa</i>	十字花科	蔊菜属	草本
8	荻 <i>Miscanthus sacchariflorus</i>	禾本科	芒属	草本
9	野燕麦 <i>Avena fatua</i>	禾本科	燕麦属	草本
10	小蓬草 <i>Erigeron canadensis</i>	菊科	飞蓬属	草本
11	喜旱莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i>	苋科	莲子草属	草本
12	桑 <i>Morus alba</i>	桑科	榕属	灌木
13	野老鹳草 <i>Geranium carolinianum</i>	牻牛儿科	牻牛儿属	草本
14	鹅观草 <i>Elymus kamoji</i>	禾本科	披碱草属	草本
15	酸模叶蓼 <i>Persicaria lapathifolia</i>	蓼科	蓼属	草本
16	乌菘莓 <i>Causonis japonica</i>	葡萄科	乌菘莓属	藤本
17	救荒野豌豆 <i>Vicia sativa</i>	豆科	野豌豆属	草本

1.4 土壤样品采集与定量测定

为了揭示土壤因子与植物功能性状的相互关系,在进行植物群落调查的样方内,采用五点取样法,即在样地的 4 个角与中心点共 5 个取样点,先清除表层的植被及杂物,再使用土壤采集器在 0—20 cm 土层采集土壤,将 5 个采样点的土样用自封袋混匀封装并做好标记后带回实验室。经自然风干后过 0.15 mm 的筛,过筛土壤进行土壤养分含量测定。参照《土壤分析技术规范(第二版)》^[32],采用环刀法测定土壤容重(BD);采用

烘干法(105℃)测定土壤含水量(SM);采用水提法(质量体积比为1:2.5)测定土壤pH;采用半微量凯氏定氮法测定土壤全氮(TN);采用重铬酸钾滴定法测定土壤有机质(SOM);采用硫酸-高氯酸消煮、钼锑抗比色法测定全磷(TP)含量;采用火焰光度计法测定全钾(TK)含量;采用碳酸氢钠浸提后钼锑抗比色法测定速效磷(AP)含量;采用2mol/L KCL溶液浸提进行测定,用纳氏试剂比色法测定上清液中(NH₄⁺-N)含量;采用醋酸铵提取和火焰光度法测定速效钾(AK)含量。

表2 植物功能性状测量及计算方法

Table 2 Measurement and calculation method of plant functional traits

植物功能性状指标 Calculation methods of plant functional traits	单位 Unit	测量及计算方式 Measurement and calculation
叶面积 LA	mm ²	使用 Cano Scan LiDE300 扫描仪扫描叶片,叶面积仪(Yaxin-1241,北京雅欣理仪科技有限公司,北京)测量每片叶片的叶面积
叶厚度 LT	mm	由精度为0.001 mm的电子数显千分尺(绿林)在叶片沿主脉方向,避开叶片主脉,随机选择3个不同部位进行测量,取三次测量的平均值作为叶片厚度。
叶片干重 LDW	g	将剪下的叶片(不包括叶柄)置于85℃的烘箱中持续恒温烘烤48h后用电子天平称量。
相对叶绿素含量 SPAD		使用(SPAD-502 Plus)型便携式叶绿素仪在叶片沿主脉方向,避开叶片主脉,随机选择3个不同部位进行测量,取三次测量的平均值作为叶绿素含量。
叶长 LL	mm	将样品用扫描仪(Cano Scan LiDE300)进行批量扫描,所获得的电子图像通过Image J
叶宽 LW	mm	1.53e 软件(https://imagej.nih.gov/ij/download.html)比例尺校正后,依次测定叶长、
叶周长 LP	mm	叶宽、叶周长。
叶长宽比 LWR		LWR=LL/LW
叶组织密度 LTD	g/cm ³	LTD=LDW/LA×LT
叶形指数 LSI		LSI=4×π×(LA/LP ²)
叶干物质含量 LDMC	g/g	LDMC=LDW/叶片鲜重计算。
比叶面积 SLA	cm ² /g	SLA=LA/LDW
茎干物质含量 SDMC	g/g	小枝性状的测定,首先将枝条(主茎)削去表层的树皮后置于水中浸泡过夜达到饱和状态,吸水纸吸干枝条表面水分后,利用电子天平称量每根枝条的饱和鲜质量,接着用量筒排水法测定其体积,然后将其装入信封并编号后置于85℃烘箱中烘干至恒质量后测量其干重。
小枝组织密度 TTD	g/cm ³	按照SDMC=主茎干重/饱和鲜重;TTD=枝条干重/枝条体积公式分别计算。

LA: 叶面积 leaf area; LT: 叶厚度 leaf thickness; LDW: 叶干重 leaf dry weight; SPAD: 相对叶绿素含量 relative chlorophyll content; LL: 叶长 leaf length; LW: 叶宽 leaf width; LP: 叶周长 leaf perimeter; LWR: 叶长宽比 length to width ratio; LTD: 叶组织密度 leaf tissue density; LSI: 叶形指数 leaf shape index; LDMC: 叶干物质含量 leaf dry matter content; SLA: 比叶面积 specific leaf area; SDMC: 茎干物质含量 stem dry matter content; TTD: 小枝组织密度 twig tissue density

1.5 数据分析

使用 Microsoft Excel 2019 对植物的各项功能性状数据进行统计整理。首先使用 SPSS 26.0 对各项功能性状、土壤理化因子求平均值和标准差,计算变异系数 $CV=(\text{标准差}/\text{平均值} \times 100\%)$ 来评估功能性状和土壤理化性质的变异程度。对功能性状进行单因素方差分析(One-way ANOVA),用最小显著差异法(LSD)进行事后比较。然后对各功能性状间进行 Pearson 相关性分析,并使用 Origin 2021 绘制箱线图和相关性图。通过 Canoco.5 软件的冗余分析(Redundancy analysis, RDA)来评估土壤因子对植物功能性状的影响并作图。后使用 Adobe Photoshop 2023 对图片进行组合整理。

2 结果与分析

2.1 长江下游滩涂湿地优势植物功能性状特征

在长江下游滩涂湿地 17 种优势植物功能性状总特征中,LTD($CV=361.39\%$)、LA($CV=137.80\%$)、LSI($CV=122.41\%$)的变异系数最大,SPAD($CV=21.75\%$)的变化范围最小(表3)。

表 3 长江安庆段滩涂湿地代表性植物的功能性状

Table 3 Functional traits plants for typical marsh plants of the mudflat wetland in the Middle and Lower Reaches of the Yangtze River

功能性状 Functional traits	平均值±标准偏差 Mean±SD	最小值 Minimum	最大值 Maximum	变异系数 Coefficient of variation/%
叶长 LL/mm	225.76±236.50	29.41	964.81	120.16
叶宽 LW/mm	59.75±52.54	2.36	207.39	87.94
叶长宽比 LWR	7.51±8.33	0.686	32.643	110.92
叶厚度 LT/mm	0.21±0.06	0.10	0.93	28.28
叶面积 LA/mm ²	2392.87±3297.15	50.13	16554.33	137.80
比叶面积 SLA/(cm ² /g)	12799.65±14664.47	851.24	87370.35	114.57
叶周长 LP/mm	935.99±987.41	75.35	4160.38	105.94
叶形指数 LSI	0.19±0.24	0.01	0.83	122.41
相对叶绿素含量 SPAD	41.01±8.20	10.50	58.30	21.75
叶片干重 LDW/g	0.35±0.41	0.002	1.79	118.74
叶干物质含量 LDMC/(g/g)	0.24±0.13	0.03	0.77	51.16
茎干物质含量 SDMC/(g/g)	0.26±0.14	0.07	0.75	55.64
小枝组织密度 TTD/(g/cm ³)	0.22±0.12	0.04	0.55	55.05
叶组织密度 LTD/(g/cm ³)	0.0004±0.0013	0.000004	0.009	361.39

在物种水平上,17种湿地优势植物的功能性状特征值差异明显,且不同性状有不同的权衡。荻、芦苇的LL要长于其他物种,但狗牙根的LL种内差异最大;狗牙根和救荒野豌豆的LW较其他物种短,而狗牙根、救荒野豌豆的LW种内差异较大;狗牙根和菱蒿的LT较其他物种低,而桑的LT种内差异最大;小蓬草、乌菘菹和救荒野豌豆的SPAD较其他物种高,但狗牙根的SPAD种内差异最大;风花菜和荻的LDW较其他物种高,但野老鹳草的LDW种内差异最大;荻的LP高于其他物种,而风花菜的LP种内差异最大;荻、野燕麦和鹅观草的LWR高于其他物种,但狗牙根和喜旱莲子草的LWR种内变异较大;风花菜的LA高于其他物种,并具有最大的种内差异;益母草、桑和垂柳的LSI较其他物种大,但加杨的LSI种内差异最大;救荒野豌豆的SLA要高于其他物种,而救荒野豌豆、旱柳和狗牙根的SLA种内差异较大;菱蒿的LTD较其他物种大,但风花菜的LTD种内差异最大;野燕麦的LDMC最低,而在种内差异方面,狗牙根和旱柳的LDMC种内差异较大;在茎有关的植物性状中,加杨、桑、狗牙根及旱柳的SDMC比其他物种高,荻和加杨的SDMC种内差异较大;喜旱莲子草的TTD最低,旱柳的TTD种内差异最大(见图2)。

对长江下游滩涂湿地的优势植物的功能性状开展Pearson相关性分析(图3)结果显示:叶功能性状间具有较强的相关性,LL与LT、LW、LDW、SPAD、LA、LP、LDMC间均为极显著正相关($P<0.01$)。茎性状间的联系则不紧密。但不同器官间的功能性状间则表现出紧密的联系,例如SDMC与LL、LT、LW、SPAD、叶LDW、LA、LWR、LTD、LSI等均为显著负相关相关($P<0.05$),而与LP显著正相关;TTD与LDMC、LL、LT、LDW等性状也均为显著负相关($P<0.05$)。

2.2 长江下游滩涂湿地土壤理化特征

长江下游滩涂湿地9个样地的土壤理化性质特征如表4所示,其中AP的变异系数最大(115.23%),其变化范围从3.26—197.50 g/kg;TP(64.94%)次之,其变化范围从0.51—4.10 g/kg;变异系数最小的是土壤pH(4.07%),其变化范围从7.78—8.81。

2.3 长江下游滩涂湿地植物功能性状与土壤因子的关系

冗余分析结果显示(图4),第I轴和第II轴的解釋率分别为86.64%和13.37%,前两轴的累积解釋量为99.83%。其中,沿第I轴体现了 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、SOM、TP、BD、土壤pH对植物功能性状的影响,沿第II轴则体现了TP、AP和AK对植物功能性状的影响。LL、LT、LA、SPAD、LTD和LSI与BD、pH、AP呈正相关,而LP和SDMC与主要土壤AP、AK及SOM等呈正相关,与TTD呈负相关。

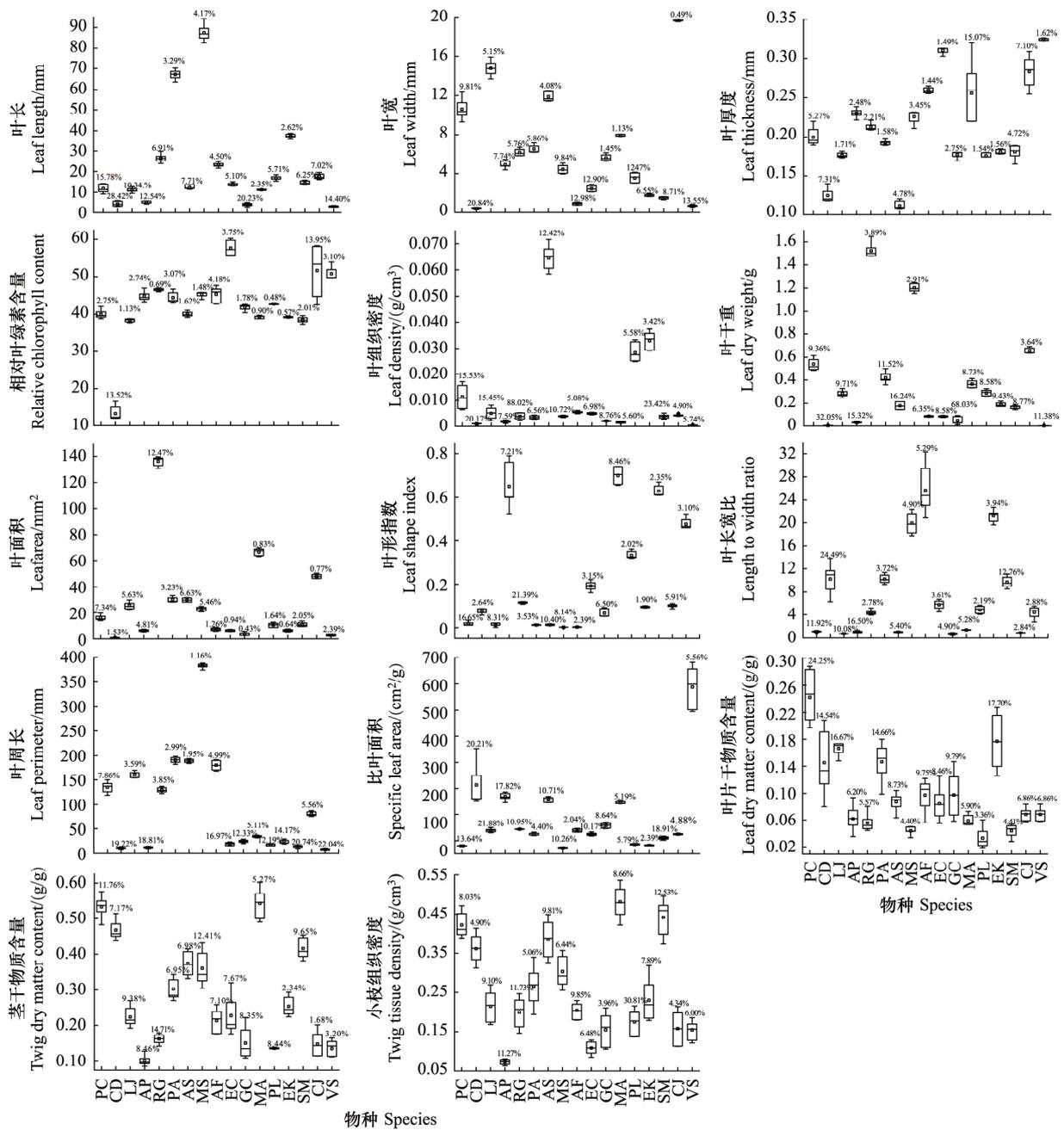


图 2 长江下游 17 种滩涂湿地植物功能性状的箱线图

Fig.2 Box plots of functional traits of 17 mudflat wetland plants in the Middle and Lower Reaches of the Yangtze River

图中的百分数据为变异系数(CV): 纵坐标的首字母缩写对应物种, PC: 加杨 *Populus × canadensis*, CD: 狗牙根 *Cynodon dactylon*, LJ: 益母草 *Leonurus japonicus*, AP: 喜旱莲子草 *Alternanthera philoxeroides*, RG: 风花菜 *Rorippa globose*, PA: 芦苇 *Phragmites australis*, AS: 蒹蒿 *Artemisia selengensis*, MS: 荻 *Miscanthus sacchariflorus*, AF: 野燕麦 *Avena fatua*, EC: 小蓬草 *Erigeron canadensis*, GC: 野老鹳草 *Geranium carolinianum*, MA: 桑 *Morus alba*, PL: 酸模叶蓼 *Persicaria lapathifolia*, EK: 鹅观草 *Elymus kamoji*, SM: 旱柳 *Salix matsudana*, CJ: 乌荻莓 *Causonis japonica*, VS: 救荒野豌豆 *Vicia sativa*

3 讨论

3.1 长江中下游滩涂湿地植物功能性状特征

植物功能性状通过影响植物生长、发育、生存和繁殖进而能够客观表达植物对外部不同环境的适应

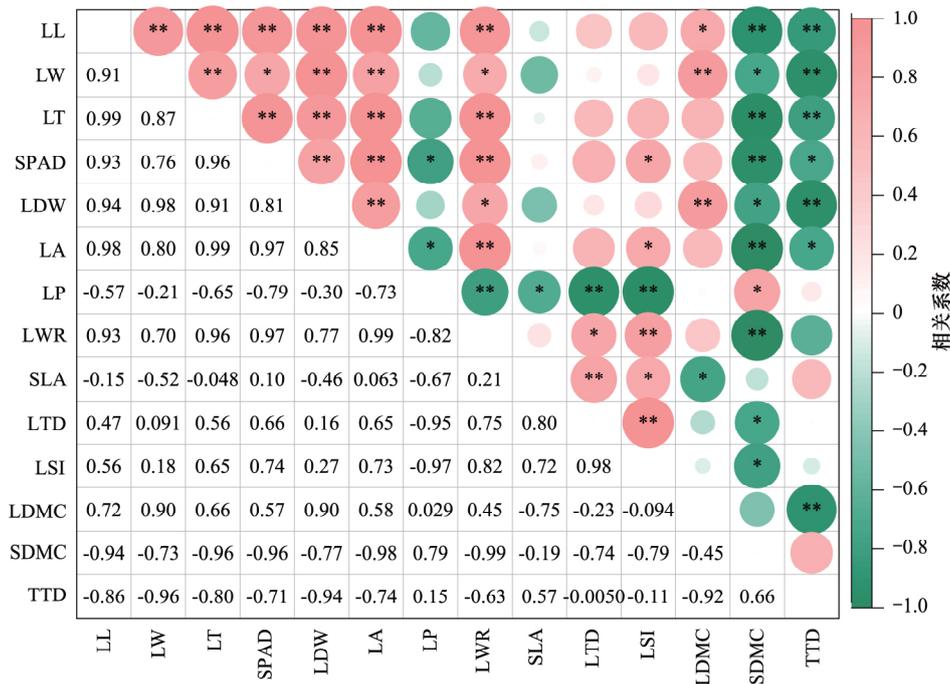


图3 14个植物功能性状指标的 Pearson 相关性热图

Fig.3 Pearson correlation map for 14 plant functional traits

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, LA: 叶面积 leaf area; LT: 叶厚度 leaf thickness; LDW: 叶干重 leaf dry weight; SPAD: 相对叶绿素含量 relative chlorophyll content; LL: 叶长 leaf length; LW: 叶宽 leaf width; LP: 叶周长 leaf perimeter; LWR: 叶长宽比 length to width ratio; LTD: 叶密度 leaf tissue density; LSI: 叶形指数 leaf shape index; LDMC: 叶干物质含量 leaf dry matter content; SLA: 比叶面积 specific leaf area; SDMC: 茎干物质含量 stem dry matter content; TTD: 小枝组织密度 twig tissue density

表4 长江安庆段滩涂湿地湿地土壤理化性质特征

Table 4 Characteristics of Physical and Chemical Properties of the mudflat wetland in the Middle and Lower Reaches of the Yangtze River

土壤因子 Soil factors	平均值±标准差 Mean±SD	最大值 Maximum	最小值 Minimum	变异系数 Coefficient of variation/%
土壤含水率 SM	0.23±0.04	0.33	0.19	15.23
土壤容重 BD	1.00±0.15	1.30	0.83	15.07
pH	8.28±0.34	8.81	7.78	4.07
全氮 TN	0.66±0.18	0.84	0.18	26.89
全磷 TP	1.70±1.10	4.10	0.51	64.94
全钾 TK	3.34±1.18	4.75	1.19	35.31
铵态氮 $\text{NH}_4^+\text{-N}$	26.33±5.94	37.93	16.43	22.58
速效磷 AP	53.79±61.98	197.50	3.26	115.23
速效钾 AK	22.65±10.73	44.47	14.11	47.39
土壤有机质 SOM	3.75±2.04	7.35	1.08	54.50

SM: 土壤含水量 Soil moisture; BD: 容重 Bulk density; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus; TK: 全钾 Total potassium; AP: 速效磷 Available phosphorus $\text{NH}_4^+\text{-N}$: 铵态氮 Ammonium nitrogen; AK: 速效钾 Available potassium; SOM: 有机质 Soil organic matter

性^[33]。植物在物种间的相互作用下以及为了降低环境变化所带来的伤害,通常通过调整自身属性特性进而发生功能性状相适应的变异^[34]因而功能性状的变异状况情况反映了植物对环境变化的适应性,且其变异幅度通常因生境而异^[35]。本研究结果显示,长江安庆段滩涂湿地 17 种优势植物功能性状在种内和种间均存在不同程度的变异,其平均变异幅度为 106.55%,变异区间为 21.75%—361.39%,这些性状的不同变异程度反映了植物在适应生境变化时的权衡策略^[36]。与其他生境或植被类型相比,本地区功能性状变异幅度略低于浙

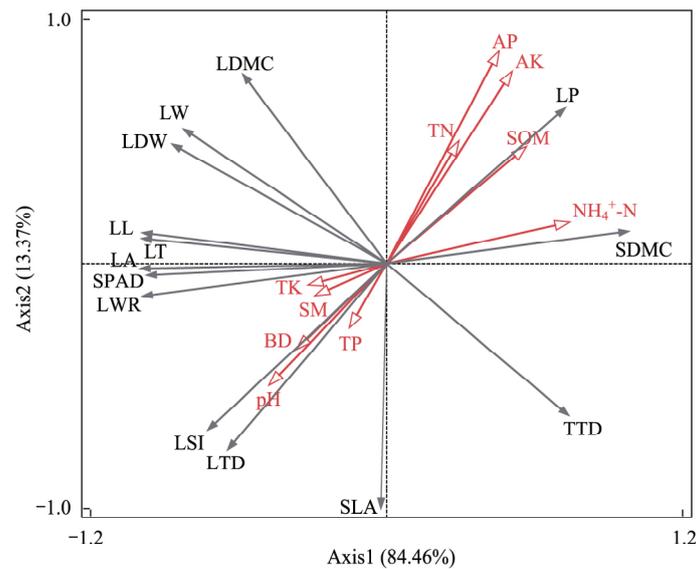


图4 长江下游滩涂湿地优势植物功能性状与土壤因子的冗余分析(RDA)排序

Fig.4 Redundancy analysis (RDA) ordination of dominant plants functional traits and soil factors of mudflat wetlands of the mudflat wetland in the Middle and Lower Reaches of the Yangtze River

灰色箭头代表功能性状,红色箭头代表土壤理化因子,LA: 叶面积 leaf area; LT: 叶厚度 leaf thickness; LDW: 叶干重 leaf dry weight; SPAD: 相对叶绿素含量 relative chlorophyll content; LL: 叶长 leaf length; LW: 叶宽 leaf width; LP: 叶周长 leaf perimeter; LWR: 叶长宽比 length to width ratio; LTD: 叶密度 leaf tissue density; LSI: 叶形指数 leaf shape index; LDMC: 叶干物质含量 leaf dry matter content; SLA: 比叶面积 specific leaf area; SDMC: 茎干物质含量 stem dry matter content; TTD: 小枝组织密度 twig tissue density, SM: 土壤含水量 Soil moisture; BD: 容重 Bulk density; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus; TK: 全钾 Total potassium; AP: 速效磷 Available phosphorus; $\text{NH}_4^+\text{-N}$: 铵态氮 Ammonium nitrogen; AK: 速效钾 Available potassium; SOM: 有机质 Soil organic matter

江沼泽湿地植被类型^[37],但高于广西喀斯特地区^[38]及粤东地区^[39]等植被类型。叶性状可以有效的反映出植物对环境条件变化的响应情况和生态适应对策^[40],在这些所检测的功能性状中,LL、LA、SLA、LSI、LDW、LTD的变异程度较高,其中LTD的变异程度最大($CV=361.39\%$)。通常LTD的高低反映了植物有机物的累积量^[41]与植物抵抗胁迫干扰、对养分维持等功能密切相关^[42-43],高变异系数的LTD反映了滩涂湿地植物对滩涂湿生生境胁迫的可塑性。与之对应的是,SPAD的变异系数最小($CV=21.75\%$),一般而言,SPAD与植物叶片氮素含量有直接关系,而叶片氮素通常又制约着叶片光合速率的大小^[44],SPAD较小的变异程度说明滩涂湿地的大多植物在面对着高光环境影响时发生趋同效应。

植物在漫长的进化演变过程中,植物各功能性状之间可通过一系列的组合和权衡来适应不同环境的变化,因而致使各功能性状之间具有一定的关联性^[45-47]。例如对区域尺度的特殊干旱荒漠地区^[48]及黄土高原小流域草地群落功能性状^[7]的相关性研究表明,大部分功能性状间关系紧密。本研究结果显示,长江安庆段滩涂湿地植物的叶性状及叶-茎性状间具有不同程度的关联性,例如LA、SPAD和LDW与其余性状间的关联性较多,且三者均与LL、LT、LW、SPAD、LWR等呈正相关,与SDMC和TTD呈负相关,大部分叶功能性状及其与茎功能性状间的联系紧密。表明长江中下游滩涂湿地的植物为了适应湿地环境,可通过降低枝条的密度和茎干物质含量而增大叶片质量和大小的生态适应策略。一般而言,LL、LW和LA体现了植物叶片光合能力的强弱,LDMC与LTD则反映了植物对养分和水分维持及防御能力的大小^[49-50],SLA反映了植物对光照、水分和养分等资源的获取和利用能力^[38]。在这些叶功能性状中,表现出LT与LA、SLA与LTD分别呈正相关,SLA与LDMC呈负相关,以上功能性状间的紧密联系表明,植物还可通过合理调控叶片的形态结构以及优化不同营养器官之间的性状组合来提高自身对湿地水分、温度及光照变化的适应性^[51]以提高自身生长发育能力。该结果反映出特定区域生境下不同功能性状间的权衡和组合方式与其他区域尺度或全球尺度并非完全

一致,例如植物在干旱缺水与湿地的环境下其功能性状间的权衡方式有所差异^[6]。

3.2 植物功能性状与土壤因子的关系

植物功能性状的变化除了受基因调控和生长发育的影响外,同时还会受到外界环境选择作用^[52]。本研究结果显示,长江安庆段滩涂湿地土壤因子具有较大的变异系数,其变异程度由大到小依次是 AP、TP、SOM、AK、TK、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、SM、BD、pH,其中 AP、TP、SOM 和 AK 的变异系数较高($\geq 45.0\%$),这由于该区域有许多滩涂被开垦为耕地,受到人为施肥的干扰,造成土壤磷元素、钾元素和有机质含量在不同的生境出现较大差异,进而导致总体含量出现明显的波动。与此同时,pH 变异系数最低(4.07%),则表明长江安庆段滩涂湿地的土壤酸碱度相对稳定。高度异质性和多样化的土壤性质对植物群落结构、物种组成及功能性状均产生一定的影响^[53]。

土壤是植物生长的基质,一些研究表明^[54],在局部或小区域尺度下,土壤因子是影响植物功能性状变异和植物群落结构、多样性及分布格局的决定性主导生态因子^[55],因而植物功能性状通常易受土壤 pH、土壤含水量、盐分等土壤理化性质的影响^[56]。本研究结果表明,影响长江安庆段滩涂湿地优势植物功能性状的主要土壤因子是 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、SOM、TP、BD、pH、AP 和 AK。经研究发现,在这些土壤因子当中, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、AP 和 BD 对长江安庆段滩涂湿地优势植物功能性状变异的解释率最大,且 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 与 LL、LT、SPAD、LA 等多个叶片性状为负相关,对 SDMC 与正相关;AK 和 AP 对 SLA 和 LTD 两两间均为负相关。这是滩涂湿地植物对该区域周期性水淹胁迫及在被开垦为耕地过程中人为施肥干扰的适应性方式,表现为高茎干物质含量而适当降低叶组织密度和叶长等特征,这与 Song 等^[57]的研究结果类似。一些研究表明,土壤 pH、SM 及土壤盐分是引起植物功能性状变异主要土壤因子^[57],而本研究结果与之不同,可能是因为该地区的土壤类型为潮土,土壤盐碱化等现象较少,这与其他干旱和高原湿地等地区的土壤类型及质地有所不同,进而导致其主要影响因子有所差异。此外,不同性状对不同环境因子的响应程度不同,如茎叶性状可通过根性状调控植物对土壤含水量和土壤盐分的影响^[59]。但本研究中并未展开对植物根系性状的研究,例如比根长、根长、根干重及根组织密度等,因此之后还需测量更多相关的性状及土壤理化性质以便进一步完善该研究内容。

4 结论

本研究从植物功能性状角度出发,对长江下游 17 种代表性滩涂湿地植物功能性状特征进行了分析,建立了功能性状与土壤理化因子的关系。结果表明长江下游滩涂湿地植物的功能性状在种间和种内均存在丰富的变异,并可从调控叶片的形态结构、优化不同功能性状的组合和权衡方面来提高对滩涂湿地异质生境的适应性。滩涂湿地中影响植物功能性状的土壤因子也有所差别,研究发现了 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、AP 和 BD、SOM、TP、pH 和 AK 是造成长江下游滩涂湿地植物功能性状差异的主要土壤环境因子,即氮素含量、磷含量、土壤盐碱性、物理性质、土壤肥力是决定滩涂湿地植物适应策略的关键因子。综上所述,滩涂湿地植物功能性状对生境差异具有明显的响应特征,体现了滩涂湿地不同植物对环境变化的生态适应性,研究可为平原河流湿地的科学管理、保护和植被恢复与重建提供理论依据。

参考文献(References):

- [1] Reich P, Wright I, Cavender-Bares J, Craine J, Oleksyn J, Westoby M, Walters M. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164(S3): S143-S164.
- [2] 段昌群. 植物生态学. 3 版. 北京: 高等教育出版社, 2020.
- [3] Diaz S, Cabido M, Casanoves F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 1998, 9(1): 113-122.
- [4] 何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 徐丽, 于贵瑞. 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落. *生态学报*, 2018, 38(19): 6787-6796.
- [5] 王琇瑜, 黄晓霞, 和克俭, 孙晓能, 吕曾哲舟, 张勇, 朱湄, 曾睿钦. 滇西北高寒草甸植物群落功能性状与土壤理化性质的关系. *草业学报*, 2020, 29(8): 6-17.

- [6] 霍佳璇,任梁,潘莹萍,赵瑾,向响,余程,孟德惠,王源源,鲁瑞洁,黄永梅. 柴达木盆地荒漠植物功能性状及其对环境因子的响应. 生态学报, 2022, 42(11): 4494-4503.
- [7] 王鑫,杨磊,赵倩,张钦弟. 黄土高原典型小流域草地群落功能性状对土壤水分的响应. 生态学报, 2020, 40(8): 2691-2697.
- [8] 傅承新,邱英雄. 植物学. 2版. 杭州: 浙江大学出版社, 2022.
- [9] 金鹰,王传宽. 植物叶片水力与经济性状权衡关系的研究进展. 植物生态学报, 2015, 39(10): 1021-1032.
- [10] Kröber W, Plath I, Heklau H, Bruelheide H. Relating stomatal conductance to leaf functional traits. Journal of Visualized Experiments: JoV E, 2015(104): 52738.
- [11] Chapin F S. Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change. Annals of Botany, 2003, 91(4): 455-463.
- [12] 王进,朱江,艾训儒,姚兰,黄小,吴漫玲,朱强,洪建峰. 湖北星斗山地形变化对不同生活型植物叶功能性状的影响. 植物生态学报, 2019, 43(5): 447-457.
- [13] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. Journal of Ecology, 2014, 102(2): 275-301.
- [14] Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona J C, Peña-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. The New Phytologist, 2010, 185(2): 481-492.
- [15] Givnish T J. Plant stems: biomechanical adaptation for energy capture and influence on species distributions. Plant stems. Academic Press, 1995: 3-49.
- [16] Garnier E, Navas M L. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. Agronomy for Sustainable Development, 2012, 32(2): 365-399.
- [17] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Functional Ecology, 2002, 16(5): 545-556.
- [18] 孙梅,田昆,张贇,王行,管东旭,岳海涛. 植物叶片功能性状及其环境适应研究. 植物科学学报, 2017, 35(6): 940-949.
- [19] Hauer C, Unfer G, Schmutz S, Habersack H. Morphodynamic effects on the habitat of juvenile cyprinids (*Chondrostoma nasus*) in a restored Austrian lowland river. Environmental Management, 2008, 42(2): 279-296.
- [20] 杜萍,张欢,王珂,陈全震. 长江水生生态系统演变. 北京: 科学出版社, 2023.
- [21] 齐睿,王春平,李子豪,周紫羽,王晶,刘意帆,叶永忠,赵河,陈云,袁志良. 不同积水生境对河南黄河湿地植物多样性的影响. 生态学报, 2021, 41(21): 8578-8588.
- [22] 张琳,宋创业,袁伟影,贾元,桑佳文,吴冬秀. 基于地面调查的植被生态质量综合评估指标体系构建. 生态学报, 2023, 43(1): 128-139.
- [23] 马凤娇,蔺丹清,张晓可,尹登花,张家路,陶峰,刘凯. 安庆西江长江江豚迁地保护基地河岸带植物群落结构特征. 水生生物学报, 2019, 43(3): 623-633.
- [24] 张晓可,于道平,王慧丽,万安,蒋泽球,陈寿文. 长江安庆段江豚主要栖息地鱼类群落结构. 生态学报, 2016, 36(7): 1832-1839.
- [25] 张晓可,刘凯,万安,陈敏敏,刘志刚,连玉喜,于道平. 安庆西江浮游动物群落结构及江豚生存状况评估. 水生生物学报, 2018, 42(2): 392-399.
- [26] 朱宗波. 长江安庆段岸线固化对鱼类等水生生物群落影响研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2021.
- [27] 陈敏敏,张康,张平,严燕,张四刚,王康伟,于道平. 长江安庆段航道整治对长江江豚数量和分布的时空影响. 生态学报, 2023, 43(10): 4242-4249.
- [28] 方精云,王襄平,沈泽昊,唐志尧,贺金生,于丹,江源,王志恒,郑成洋,朱江玲,郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. 生物多样性, 2009, 17(6): 533-548.
- [29] 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.
- [30] 张丽苗,谭雪,董智,郑杰,袁中勋,李昌晓. 重庆主城河岸带植物群落功能性状与土壤理化性质的关系. 生态学报, 2023, 43(5): 1892-1901.
- [31] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, Ter Steege H, Morgan H D, van der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 2003, 51(4): 335.
- [32] 全国农业技术推广服务中心. 土壤分析技术规范. 第2版. 北京: 中国农业出版社, 2006.
- [33] 何雅琴,史晓洁,陈国杰,赖敏英,曾纪毅,魏凯,邓传远. 滨柃叶功能性状对环境因子的响应. 生态学报, 2022, 42(6): 2418-2429.
- [34] Campetella G, Chelli S, Simonetti E, Damiani C, Bartha S, Wellstein C, Giorgini D, Puletti N, Mucina L, Cervellini M, Canullo R. Plant

- functional traits are correlated with species persistence in the herb layer of old-growth beech forests. *Scientific Reports*, 2020, 10(1): 19253.
- [35] 郑诚,温仲明,郭倩,樊勇明,杨玉婷,高飞. 基于 MaxEnt 模型的延河流域草本植物适生分布与功能性状分析. *生态学报*, 2021, 41(17): 6825-6835.
- [36] 宋帅帅,王建,蔡朝晖,吴浩,王世彤,肖之强,江明喜,魏新增. 濒危植物永瓣藤叶片功能性状对环境因子的响应. *生态学报*, 2023, 43(17): 7252-7262.
- [37] 朱弘,杨乐,李东宾,何立平,岳春雷,李贺鹏. 浙江四明山沼泽湿地植物功能性状研究. *生态学报*, 2023, 43(7): 2881-2890.
- [38] 刘润红,白金连,包含,农娟丽,赵佳佳,姜勇,梁士楚,李月娟. 桂林岩溶石山青冈群落主要木本植物功能性状变异与关联. *植物生态学报*, 2020, 44(8): 828-841.
- [39] 陈文,王桔红,马瑞君,齐威,刘坤,张丽娜,陈学林. 粤东 89 种常见植物叶功能性状变异特征. *生态学杂志*, 2016, 35(8): 2101-2109.
- [40] Wen Z, Zheng H, Smith J R, Zhao H, Liu L, Ouyang Z Y. Functional diversity overrides community-weighted mean traits in linking land-use intensity to hydrological ecosystem services. *The Science of the Total Environment*, 2019, 682: 583-590.
- [41] 隆庆之,杜虎,苏樑,曾馥平,连子文,彭晚霞,刘坤平,谭卫宁. 喀斯特常绿落叶阔叶林木本植物功能性状变异及其适应策略. *生态学报*, 2023, 43(21): 8875-8883.
- [42] 魏圆慧,王志鑫,梁文召,马富龙,韩路. 胡杨枝叶功能性状对地下水水位梯度的响应与适应. *西北植物学报*, 2020, 40(6): 1043-1051.
- [43] Xiong D L, Wang D, Liu X, Peng S B, Huang J L, Li Y. Leaf density explains variation in leaf mass per area in rice between cultivars and nitrogen treatments. *Annals of Botany*, 2016, 117(6): 963-971.
- [44] Hawkins T S, Gardiner E S, Comer G S. Modeling the relationship between extractable chlorophyll and SPAD-502 readings for endangered plant species research. *Journal for Nature Conservation*, 2009, 17(2): 123-127.
- [45] 庞世龙,欧芷阳,凌福诚,何峰,陆国导,彭玉华. 桂西南岩溶区 18 种适生植物叶性状变异及经济谱. *生态学杂志*, 2021, 40(10): 3041-3049.
- [46] Wright I J, Ackerly D D, Bongers F, Harms K E, Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M, Mazer S J, Muller-Landau H C, Paz H, Pitman N C A, Poorter L, Silman M R, Vriesendorp C F, Webb C O, Westoby M, Wright S J. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany*, 2007, 99(5): 1003-1015.
- [47] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [48] 孙迎涛,岳艳鹏,成龙,庞营军,赵河聚,费兵强,修晓敏,吴波,赵雨兴,石麟,何金军,贾晓红. 毛乌素沙地油蒿(*Artemisia ordosica*) 生长及生物量分配对沙漠化的响应. *中国沙漠*, 2022, 42(1): 123-133.
- [49] 冯宇,王雨晴,李沅楷,韩路,王海珍. 胡杨叶功能性状与土壤因子的关系. *生态学报*, 2024, 44(4): 1717-1726.
- [50] 张旋,李蕊希,郑洲,李泽厚,贡璐,罗艳,吴雪. 极端干旱区多枝桧柳叶片功能性状及其与土壤理化因子的关系. *生态学报*, 2023, 43(9): 3699-3708.
- [51] Palmroth S, Holm Bach L, Nordin A, Palmqvist K. Nitrogen-addition effects on leaf traits and photosynthetic carbon gain of boreal forest understory shrubs. *Oecologia*, 2014, 175(2): 457-470.
- [52] 白岩松,张雨鉴,秦倩倩,孙兴悦,刘艳红. 大兴安岭典型灌木叶片功能性状对环境因子的响应. *生态学杂志*, 2024, 43(1): 131-139.
- [53] 赵连春,秦爱忠,赵成章,段凯祥,王继伟,文军. 嘉峪关草湖湿地植物功能群组成及其性状对不同生境的响应. *生态学报*, 2020, 40(3): 822-833.
- [54] 宋丹鸿,张雪妮,杨继粉,田景焱. 荒漠植物不同功能群性状特征及其与土壤环境的关系. *生态学报*, 2023, 43(18): 7403-7411.
- [55] 焦德志,钟露朋,杨建霄,于保刚. 扎龙湿地不同生境芦苇功能性状变异及其对土壤因子的响应. *生态学报*, 2023, 43(22): 9305-9313.
- [56] 张志永,向林,万成炎,史方,张道熙,郑志伟,朱稳,许盼,袁玉洁,朱利明. 三峡水库消落区植物群落演变趋势及优势植物适应策略. *湖泊科学*, 2023, 35(2): 553-563.
- [57] Song G M, Wang J, Han T T, Wang Q, Ren H, Zhu H X, Wen X Y, Hui D F. Changes in plant functional traits and their relationships with environmental factors along an urban-rural gradient in Guangzhou, China. *Ecological Indicators*, 2019, 106: 105558.
- [58] 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.
- [59] McCarthy M C, Enquist B J. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, 2007, 21(4): 713-720.