

DOI: 10.5846/stxb201603030371

徐婷, 赵成章, 韩玲, 郑慧玲, 冯威, 段贝贝. 张掖湿地旱柳叶水势与中脉性状的关联性. 生态学报, 2017, 37(10): - .

Xu T, Zhao C Z, Han L, Zheng H L, Feng W, Duan B B. Analysis of correlation between leaf water potential and midrib traits of *Salix matsudana* in Zhangye Wetland, China. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(10): - .

张掖湿地旱柳叶水势与中脉性状的关联性

徐 婷, 赵成章*, 韩 玲, 郑慧玲, 冯 威, 段贝贝

西北师范大学地理与环境科学学院, 甘肃省湿地资源保护与产业发展工程研究中心, 兰州 730070

摘要:植物叶水势和中脉性状是反映叶片水力特性的主要参数,二者之间的关联性对理解植物水分供需平衡的生态适应策略具有重要意义。选择张掖市黑河干流边缘的洪泛平原湿地为实验地,以河岸为起点沿平行河岸线的方向依次设置近水区(样地 I)、中水区(样地 II)和远水区(样地 III)3个水分梯度样地,采用标准化主轴估计方法(standardized major axis estimation, SMA),研究了对水分影响下旱柳(*Salix matsudana*)叶水势与中脉性状之间的关系。结果表明:随着土壤含水量减少,旱柳林的高度、密度和郁闭度均持续降低,旱柳叶片的中脉密度、净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、光合有效辐射(PAR)和叶片温度(T_{leaf})逐渐增加,中脉直径、比叶面积及叶水势、叶绿素含量逐渐减少;不同土壤含水量样地旱柳叶水势与中脉性状间的相关性存在差异($P < 0.05$),在样地 I 和样地 III 叶水势与中脉密度呈极显著负相关关系($P < 0.01$),在样地 II 两者之间呈显著负相关关系($P < 0.05$);旱柳叶水势与中脉直径在3个水分梯度样地均呈显著正相关关系($P < 0.05$)。随着湿地土壤含水量减少,旱柳采取降低叶水势、增加中脉密度并减少中脉直径的资源投资策略,反映了该物种在异质生境中具有较强的叶片性状可塑性,从而有利于其适应特殊的湿地生境。

关键词:旱柳;叶水势;中脉密度;中脉直径;关联性;土壤水分梯度;张掖湿地

Analysis of correlation between leaf water potential and midrib traits of *Salix matsudana* in Zhangye Wetland, China

XU Ting, ZHAO Chengzhang*, HAN Ling, ZHENG Huiling, FENG Wei, DUAN Beibei

College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Research Center of Wetland Resources Protection and Industrial Development Engineering of Gansu Province, Lanzhou 730070, China

Abstract: The hydraulic characteristics of plant leaves can be reflected by leaf water potential and midrib traits. The correlation between the two factors can help to understand the balance between water supply and demand, which is significant for elucidating the ecological adaptation strategies of plants. *Salix matsudana*, family Salicaceae, is a deciduous tree with strong roots and wind resistance. As the main tree species used in northern China road shelterbelts, afforestation, and Shahuang saline wetland vegetation restoration, *S. matsudana* is widely distributed in the floodplains, lake embankment, channels, and roadsides, and plays an important role in ecological barrier construction. There were three main aims of this study: (1) to reveal the relationship between leaf water potential and midrib density, and between leaf water potential and midrib diameter in *S. matsudana* in different plots; (2) to analyze variation in the relationships along a moisture gradient; and (3) to identify the causes of the observed relationships. The study was conducted in early August of 2015 in a floodplain wetland near Heihe River in Zhangye City, Gansu Province, China (38°59'22.3" N, 100°24'33.9" E). Three sample plots, at intervals of 70 m, were set up along a soil moisture gradient ordinarily from the area near the water body to the wetland edge, plot I (69.23%), spot II (48.38%) and spot III (35.27%). GPS was used to record the

基金项目:国家自然科学基金(41461013 和 91125014)

收稿日期:2016-03-03; 网络出版日期:2016-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaocz601@163.com

latitude, longitude, and altitude of each plot; community traits were investigated using a diagonal method, and all individuals of *S. matsudana* were used for measurements of height and canopy. At each plot, 5 individuals of *S. matsudana* at 4 vertices and diagonal intersections were selected for measurements of leaf water potential, midrib diameter, midrib density, chlorophyll, specific leaf area, leaf temperature (T_{leaf}), photosynthetically active radiation (PAR), net photosynthetic rate (P_n), and transpiration rate (Tr). The standardized major axis (SMA) estimation method was used to examine the covariation between leaf water potential and midrib traits. The main results were as follows. First, with the decrease of soil moisture, the midrib density, P_n , Tr , T_{leaf} , and PAR increased gradually ($P < 0.05$), while the height, canopy, density, midrib diameter, specific leaf area, leaf water potential, and chlorophyll content of *S. matsudana* decreased gradually ($P < 0.05$). Second, the relationship between leaf water potential and midrib traits varied with soil moisture; there was a highly significant negative correlation between leaf water potential and midrib density at spot I and spot III ($P < 0.01$), whereas the correlation reached a significant level at spot II ($P < 0.05$). Furthermore, there was a significant negative correlation between leaf water potential and midrib diameter ($P < 0.05$). We can conclude that variations between leaf water potential and midrib traits of *S. matsudana* along a soil moisture gradient could reflect plant acclimation.

Key Words: *Salix matsudana*; leaf water potential; midrib density; midrib diameter; correlation; soil moisture; Zhangye Wetland

叶片不但是植物进行光合作用的主要场所,也是整株植物的水力瓶颈,作为安全阀门适时应对植物可能发生的灾难性水力失调^[1];叶水势作为叶片水力性状的重要指标,代表植物水分运动的能量水平,反映植物的各种生理活动在生长季节受环境水分条件的制约程度^[2],叶片可以通过调节其水势的变化来适应外在环境的改变^[1]。叶脉密度在很大程度上影响了整个叶片的水分供应以及叶脉系统对叶片的支撑效率,并与叶片的光合速率、水分运输以及水的传导等有密切关系,反映了叶片蒸腾成本与光合收益之间的权衡^[3-5];位于叶片中央大而明显的中脉(也称一级脉)决定了进入叶片的水量,承担着主要的水分运输和支撑功能;中脉密度通过对叶片水分、养分供给和支撑功能的发挥,很大程度上决定了叶大小的形成^[6-7],中脉直径表征叶片的水分运输能力,中脉直径越大,水分运输能力越强^[8]。干旱条件下植物吸水困难,植株往往采取降低叶水势的策略来增强自身的吸水能力^[1,9],同时叶片选择降低中脉直径并增加中脉密度来保证对自身充足的水分供应^[4,10]。因而,叶水势与中脉性状的协同变异关系很可能体现了植物叶片吸水能力和水分供应需求间的相互匹配。

湿地环境中,土壤含水量的梯度变化显著影响着植物分布和物种多样性,进而影响到植物的功能性状^[11]。植物个体基本性状的改变及权衡资源分配是植物最易采取的、最经济的环境适应和风险规避对策^[12],植株往往会通过适时调节叶片水势、叶脉特征、光合特性等获取更多有效资源数量以提高其光合能力并保证水分供需间的平衡。因此从土壤含水量变化的角度研究植物叶水势与中脉性状间的变化规律及其成因,对于揭示湿地植物叶片主要性状间的资源配置策略具有重要的理论意义。

旱柳(*Salix matsudana*)是杨柳科柳属的落叶乔木,根系发达、抗风能力强、生长快、易繁殖、耐寒旱,具有防风固沙和保持水土等生态功能,广泛分布于河滩、湖泊堤岸、渠道及道路边,已成为中国北方道路防护林、沙荒造林及盐碱湿地植被恢复的主要树种^[13],在生态屏障建设中发挥着重要作用^[14]。近年来,学术界对干旱胁迫下植物茎叶水势的日变化特征^[15],不同耕作方式影响下植物水势与环境因子的关系^[16-17],叶脉密度与叶大小^[18-19]、光合特性^[8,20]的关系及叶脉直径对环境因子的响应^[21-22]等方面有较多研究,解释了植物适应特定环境的性状塑造,而对水分影响下植物叶水势与中脉性状关联性的机理研究尚不深入。鉴于此,本研究以黑河中游张掖段泛洪平原湿地的天然旱柳林为研究对象,通过研究旱柳在水分梯度上叶水势与中脉性状的关系,试图明晰:(1)不同水分条件下旱柳叶水势与中脉密度及中脉直径存在何种生长关系?(2)导致这种生长关系存在的主要原因有哪些?旨在丰富对湿地植物叶性状建成的种群适应性策略的认识和理解。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃省黑河流域中游张掖市甘州区西城驿的洪泛平原湿地,地理位置为 $38^{\circ}59'22.3''$ N, $100^{\circ}24'33.9''$ E,海拔 1482.7 m,属温带大陆性气候,年平均气温 7.8°C , $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温为 2734°C ,年均降水量 132.6mm,主要集中在 6—9 月,年均蒸发量 1986.5mm,年日照时数 3077 小时。位于祁连山洪积扇前缘和黑河古河道及泛滥平原的潜水溢出地带,是由河流、草本沼泽、湿草甸等天然湿地组成的复合湿地生态系统,土壤以砾石土、灰棕荒漠土和草甸土为主,植被分布具有明显的水平分异特征,以湿生植物、盐生植物与陆生乔灌木为主。主要植物有:旱柳、宽苞水柏枝 (*Myricaria bracteata*)、多枝柽柳 (*Tamarix ramosissima*)、沙枣 (*Elaeagnus angustifolia*)、苦豆子 (*Sophora alopecuroides*)、芨芨草 (*Achnatherum splendens*)、冰草 (*Agropyron cristatum*)、芦草 (*Phragmites australis*)、节节草 (*Equisetum ramosissimum*) 等。该研究区位于张掖黑河国家湿地保护区核心区,不存在家畜放牧和人类活动等干扰因素。

1.2 实验设置

黑河干流从莺落峡进入河西走廊,沿河流两岸形成广阔的倾斜平原,受季节性洪水和地下潜水的影 响,在河岸边缘发育了大片由旱柳、沙枣等乔木和芦草、芨芨草等草本为主要植被的洪泛平原湿地,受地下水埋深的影响,植被呈现明显的带状分布特征。在实地考察观测的基础上,选择一处从河岸边到湿地与荒漠交界处长约 210m 且以旱柳为建群种的湿地进行实验。首先进行水分梯度的划分,从黑河沿岸以垂直于河岸线的方向间隔 100m 依次布置 3 条宽 20m、长 210m 的平行样带,进行地下水埋深的测量(在每条样带上从近河岸开始每间隔 10m 用铁铲挖至地下水流出,待水位稳定后测量地下水埋深)。根据地下水埋深变化规律,在 3 条平行样带上从河岸边向湿地边缘依次设置 3 个 $70\text{m}\times 260\text{m}$ 的样地(I、II 和 III),分别为:1)样地 I 位于近水区,地下水埋深 0.5—1.2m,该地段季节性淹水,土壤水分一年中大部分时间处于饱和状态;2)样地 II 位于中水区,地下水埋深 1.2—2.0m,该地段一般不会淹水,土壤水分季节性饱和;3)样地 III 位于远水区,地下水埋深 2.0—2.5m,土壤受河流水位影响极小,土壤含水量不能完全满足植物生长。

1.3 湿地群落学调查

每个样地中设置 12 个 $20\text{m}\times 20\text{m}$ 的样方,样方与样方之间间隔 20m。对各样方内胸径 $\geq 1\text{cm}$ 的每木个体进行群落学特征调查,记录其种名、株高、胸径、冠幅等指标,同时测定各样方的群落密度和郁闭度。最后进行土壤水分采样,每个样方用土钻(直径 = 5cm)在 0—100cm 分 5 层间隔 20cm 取土样,重复 3 次,剔除样品中明显的植物根段和枯落物等杂质,装入编号的铝盒中,带回实验室经均匀混合后在 105°C 的烘箱内烘 24h,称重并计算各样地 0—50cm 土层平均土壤质量含水量。

1.4 植物采样和测量

1.4.1 植物采样

在每个样地的 4 个顶点及对角线交叉处各选择 1 棵长势良好的旱柳作为供试植株(选择点处没有旱柳植株的在周边选取),进行旱柳叶取样。选取冠中部外层 4 个方位枝条各 1 枝,在每个枝条上选取 5 片生长良好的叶片做好标记进行以下步骤(所有工作借助人手梯来完成):

(1)用手持光量子计(3415F, Walz, Plainfield, USA)对 3 个水分梯度内所有供试植株进行光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)测定,测定位置分别在每个植株上选取的 4 个枝条向外 5cm 处。

(2)植物光合参数测定。选择晴朗天气的 9:00—12:00 进行气体交换参数的测定。光合测定使用 GFS-3000 便携式光合测量系统(Heinz Walz GmbH, Bavaria, Germany),测量过程中使用人工红蓝光源,光合有效辐射(PAR)为 $1200\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度约为 $340\ \mu\text{mol}/\text{mol}$,相对湿度(RH)保持在 50%—60%,流速设定为 $750\ \mu\text{mol}/\text{s}$,叶室面积为 $8\ \text{cm}^2$,对做好标记的每个叶片记录 3 组数据用于统计分析,分别测定叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、叶片温度(T_{leaf})等参数^[23-24],对于不能充满叶室的叶片,则保存于湿润的封口袋

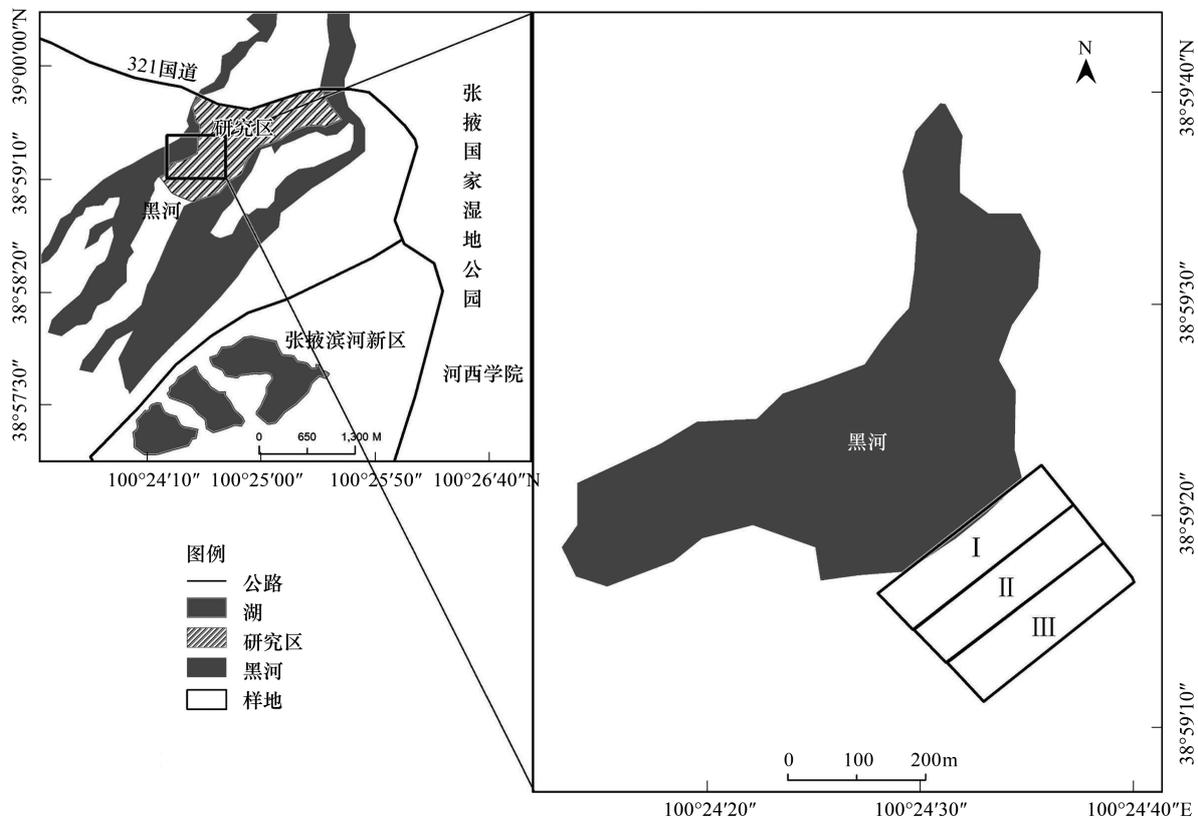


图1 研究区概况和样地设置图

Fig.1 Study area and locations of measured plots

中,带回实验室,用便携式激光叶面积仪(CI-202, Walz, Camas, USA)测定叶面积,进而计算 P_n 和 T_r 。

(3)用高枝剪获取标记好的小枝,摘下测量过光合参数的叶片,立即用便携式植物水势压力室(3115, Walz, Santa Barbara, USA)测量叶水势,测量结束后连同母枝放入塑封袋,编号后带回实验室。

1.4.2 叶性状的测量

在实验室摘除小枝上其余的叶片,小枝以备其他分析:

(1)中脉密度的测定:用便携式激光叶面积仪(CI-202, Walz, Camas, USA)对小枝上的每个叶片进行扫描,得到叶面积、叶长度等参数,中脉密度利用叶长度除以叶面积得出;

(2)中脉直径的测定:选取每个小枝上已标记过的5片叶片,先用福尔马林-乙酸溶液固定(37%甲醛溶液,50%乙醇,和13%冰醋酸溶液)。然后用5%NaOH的乙醇进行化学清理,再用番红-固绿染色^[25],用水包裹呈透明薄膜状在体视显微镜(SMZ168-BL, Motic, Hong Kong, China)下用于中脉性状的观测。在每个叶片的两端及中间部位(均包含中脉)选择三个视野进行拍照,用 Motic Images Plus 2.0 软件获得各个照片中的中脉直径,3张照片中得出的平均值即为该叶片的中脉直径。

(3)叶绿素的测定:用便携式叶绿素仪(SPAD-502Plus, Walz, New Jersey, USA)测量每个叶片上中下三个部位的叶绿素值,最后求出3次测量的平均值作为单个叶片的叶绿素含量;

(4)比叶面积的测定:将叶片放在80℃的烘箱中烘干48h至恒重,用电子天平(精度为0.0001g)称取,记录叶干质量,比叶面积利用叶面积除以叶干质量得出。

1.5 数据分析

数据分析主要运用标准化主轴估计(standardized major axis estimation, SMA)的方法^[26]对旱柳叶水势和中脉性状间的关系进行分析,采用Excel软件和SPSS 16.0统计分析软件对数据进行相关分析和方差分析,显

著性水平设为 0.05, 方差分析前对所有数据进行方差齐性检验和正态分布检验。

2 结果分析

2.1 不同样地土壤平均含水量及旱柳林群落特征

不同样地旱柳林群落的平均高度、郁闭度均存在显著差异 ($P < 0.05$, 表 1)。随着样地 I 向样地 II、III 的逐渐过渡, 土壤含水量减少, 旱柳林样地群落的平均高度、郁闭度均呈现逐渐减小趋势, 平均土壤含水量减少 49.05%, 群落平均高度减少 21.13%, 郁闭度降低了 59.15%, 密度降低了 66.67%。表明在 3 个样地中, 样地 I 生境条件(土壤含水量处于 65%—75%)更适宜旱柳植株的生长。

表 1 不同水分样地的主要特征(数值为平均值±标准误差)

Table 1 Main characteristics of plots in different water plots (mean ± SE)

样地 Plot	土壤含水量 Soil moisture/%	群落特征 Community characteristics		
		高度 Height/cm	郁闭度 Crown density/%	密度/(株/hm ²)
I	69.23±3.55 ^a	636.96±27.63 ^a	91.21±4.56 ^a	450±30.14 ^a
II	48.38±2.46 ^b	589.25±17.28 ^b	75.69±3.78 ^b	330±22.37 ^b
III	35.27±1.76 ^c	502.34±26.76 ^c	37.26±1.86 ^c	150±7.56 ^c

同列不同小写字母表示样地间差异显著 ($P < 0.05$), $n = 60$; 潮湿: 土壤含水量 $\geq 60\%$, 稍润: 40%—50%, 干旱: 30%—40%

2.2 不同样地旱柳叶性状特征

如表 2 所示, 随着土壤水分含量的减少, 旱柳叶水势、中脉直径、比叶面积和叶绿素含量呈减小趋势, 从样地 I 到样地 III 分别减少了 53.42%、33.33%、29.14% 和 23.23%; 旱柳中脉密度、 T_{leaf} 、 P_n 及 T_r 则均呈增大趋势, 从样地 I 到样地 III 分别增加了 27.97%、7.50%、77.81% 及 55.65%。

表 2 不同样地旱柳叶性状特征(数值为平均值±标准误差)

Table 2 Leaf traits characteristics of *Salix matsudana* in different plots (mean ± SE)

样地 Plot	I	II	III
叶温 $T_{leaf}/^{\circ}\text{C}$	28.96±1.45 ^b	29.07±1.45 ^b	31.33±1.52 ^a
叶绿素 Chlorophyll (SPAD)	36.38±1.82 ^a	32.78±1.64 ^b	27.93±1.40 ^c
中脉直径 Midrib diameter/mm	0.30±0.02 ^a	0.26±0.01 ^b	0.20±0.01 ^c
叶水势 Leaf water potential (Mpa)	-1.61±0.08 ^a	-2.16±0.11 ^b	-2.47±0.12 ^c
中脉密度 Midrib density/(cm/cm ²)	0.85±0.03 ^c	1.00±0.04 ^b	1.18±0.06 ^a
比叶面积 Specific leaf area/(cm ² /g)	114.41±5.32 ^a	103.93±4.90 ^b	81.07±4.05 ^c
净光合速率 $P_n/(\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1})$	3.69±0.08 ^c	8.83±0.34 ^b	16.63±0.83 ^a
蒸腾速率 $T_r/(\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1})$	3.02±0.15 ^c	5.26±0.26 ^b	6.81±0.34 ^a
光合有效辐射 PAR/ $(\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$	782.30±39.12 ^c	1105.20±55.26 ^b	1562.20±78.12 ^a

同列不同小写字母表示样地间差异显著 ($P < 0.05$), $n = 60$

2.3 不同样地旱柳叶水势与中脉密度的关联性分析

Pearson 相关性分析表明, 样地 I 和样地 III 旱柳叶水势和中脉密度间均存在极显著的线性负相关关系 ($P < 0.01$), 而样地 II 存在显著的线性负相关关系 ($P < 0.05$), 相关系数分别为 -0.6855、-0.5903 和 -1.7052。在水分梯度上, 随着旱柳叶水势的降低, 中脉密度均呈增加趋势, 表明旱柳叶水势和中脉密度之间存在相互制约的权衡关系(图 2)。

2.4 不同样地旱柳叶水势与中脉直径的关联性分析

Pearson 相关性分析表明, 3 个样地中旱柳叶水势和中脉直径间均存在显著的线性正相关关系 ($P < 0.05$), 相关系数分别为 0.2494、0.2929 和 0.4360。在水分梯度上, 随着旱柳叶水势的降低, 中脉密度均呈减小趋势, 表明旱柳叶水势和中脉密度之间存在一定的协调性(图 3)。

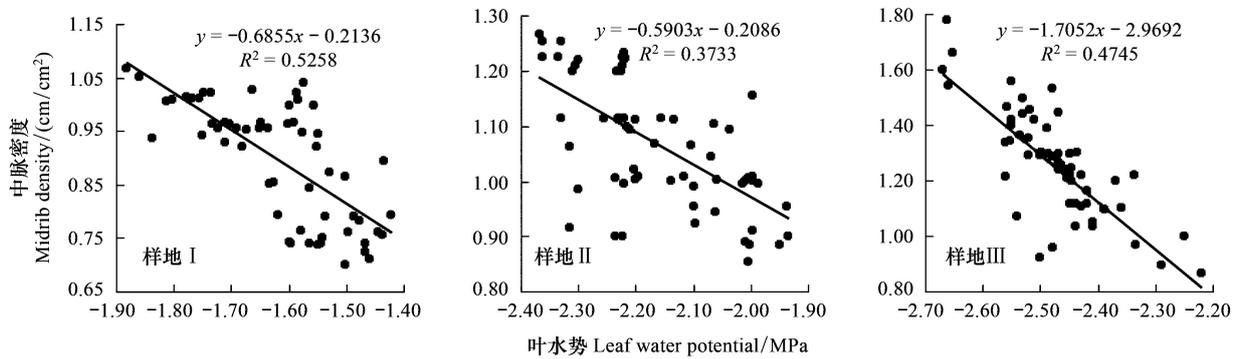


图2 不同样地旱柳叶水势与中脉密度的关系

Fig.2 Relationship between leaf water potential and midrib density of *Salix matsudana* among different plots

A, 样地 I; B, 样地 II; C, 样地 III

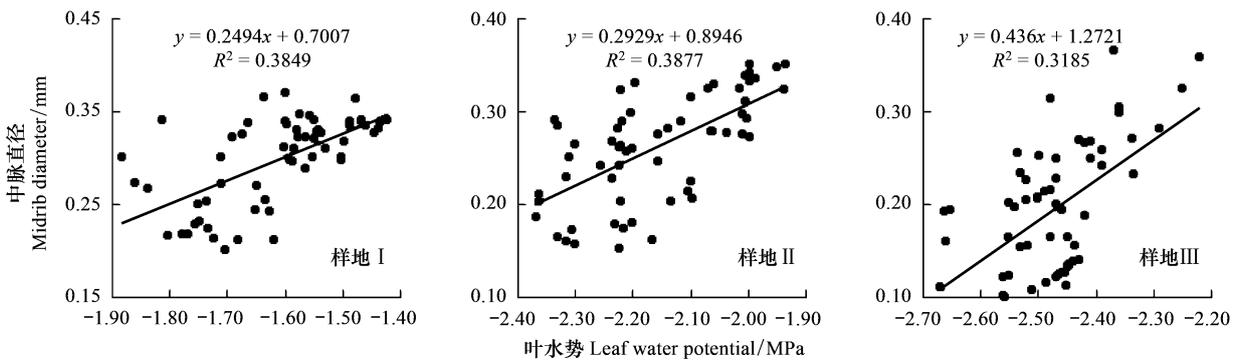


图3 不同样地旱柳叶水势与中脉直径的关系

Fig.3 Relationship between leaf water potential and midrib diameter of *Salix matsudana* among different plots

A, 样地 I; B, 样地 II; C, 样地 III

3 讨论

植物叶片构型构建与植物生理功能所需的光照、碳投入和水分运输的投资收益相契合,是植物提高光合效率的生活史策略^[27-28]。叶片性状特征与植物的资源获得能力和利用效率密切相关,叶水势与中脉性状的关联关系可以表征植物各种生理活动受环境水分条件的制约程度和叶片中水分、养分等的传输和利用效率,是植物环境适应能力的综合体现。本研究发现,旱柳叶水势与中脉密度间呈显著线性负相关关系($P < 0.05$),与中脉直径呈显著线性正相关关系($P < 0.05$),在3个土壤水分梯度样地这种相关性存在差异。在湿地生境中,水分条件在很大程度上影响着其他生物环境因子的组合与变异,进而引起湿地群落环境发生分异,生活在异质性的植株会适时调整自身茎叶功能性状间的资源配置模式以提高限制性资源的利用效率和种间、种内竞争力。

3.1 不同样地旱柳叶水势与中脉密度的关联性分析

生长在特定环境中的植物为了达到和平衡“生存、生长、繁殖之三大目的”,会通过调整、转换或补偿自身功能,最终表现在植物器官的组织结构及其生理性状上^[29-31]。本研究发现,3个实验样地旱柳叶水势与中脉密度均呈线性负相关关系,叶水势越大,中脉密度越小;生长在样地 I 和样地 III 的旱柳叶水势与中脉密度呈极显著负相关关系($P < 0.01$),在样地 II 两者之间呈显著负相关关系($P < 0.05$)。旱柳叶水势与中脉密度间相关关系的水分依赖性,可能与植物为了应对环境胁迫在叶片结构和功能性状间所形成的资源分配策略有关。

1) 样地 I 位于河岸边,在水资源丰沛的环境中旱柳表现出了繁茂生长的景象,该样地旱柳群落的高度和郁闭

度最大(表 1),造成了强烈的邻体干扰,致使枝叶间严重遮蔽,不仅改变了群落内部的光照强度,而且减少了中下层枝叶可接收的有效光资源数量,光照条件成为限制植物生存和发育的主要生境因子。在相对阴暗的条件下,为了保证有限光环境中叶片自身最大的碳同化速率和光合能力,旱柳通过增大比叶面积来增加叶片内捕光表面积数量(表 2),以提高其捕光能力,在资源有限性约束下,影响了中脉密度的构建^[32];同时,光照受限使得水蒸气进出叶片表皮的阻力增大,蒸腾作用较弱(表 2),减少了植物体内水分的进一步损失,形成了较高的叶水势(表 2)。2)样地 II 位于研究区的中水区,地下水埋深和土壤含水量适中(表 1),湿地群落的高度和郁闭度较样地 I 显著下降(表 1),实验过程中发现旱柳种群的聚集强度下降,植株间的间隙增多,地被层草本植物的分布范围增大,湿地群落乔木之间的邻体干扰强度减弱,旱柳枝叶间的遮阴现象减少。一方面相对开阔的群落环境使得更多的光资源到达叶片表面,致使叶片蒸腾作用加强,较强的蒸腾拉力加速了水分的传导,叶片吸水能力增强,水势较样地 I 下降;另一方面中脉密度也是表征叶脉系统机械支撑能力的主要指标^[4,33],群落环境中光照的增强促使旱柳产生大的中脉密度来对处于不利生境中的叶片起着良好的支撑作用。3)样地 III 位于湿地与荒漠的过渡带,湿地群落的高度和郁闭度居于较低水平,土壤含水量已经为研究区中最低,旱柳林处于随机分布状态,林间距逐步拉大,遮阴现象完全消失群落高度和郁闭度最小,植物所接受到的光合有效辐射最大,伴随着较高的净光合速率和蒸腾速率(表 2),为了弥补蒸腾作用的增强导致的叶片失水,旱柳采取降低自身叶片水势的策略来调节其体内的水势梯度,从而增加旱柳叶片的吸水能力^[34-35];同时水分的减少致使旱柳投入较多的资源用于构建和维持发达的中脉和维管束组织,应对水分缺失给植物供水平衡带来的风险,满足缺水生境中植物的基本生理需求。旱柳在选择降低中脉密度的同时,选择快速增大叶水势,以节约资源的消耗,同时也是旱柳适应特定水分生境、提升竞争能力和空间拓展能力的一种叶性状构建策略。

3.2 不同样地旱柳叶水势与中脉直径的关联性分析

植物的生态策略和适应性、响应性功能要通过一系列紧密联系的性状来实现,其形态特征和生理特征会随着环境因子的变化而改变,异质生境下植物通过改变自身的性状特征以克服环境资源的胁迫^[36]。生长在特定环境中的植物为了满足生存适应的需求,往往会形成不同的形态结构和特定的水分供应策略^[37]。叶片是植物进行蒸腾作用的主要器官,其产生的蒸腾拉力也是根系向地上部运输水分的主要动力^[38]。本研究发现,随着水分样地 I 向样地 II、III 的逐渐过渡,旱柳叶水势减小,中脉直径也逐渐减小,叶水势与中脉直径间呈显著正相关关系($P < 0.05$)(表 2,图 3)。主要成因如下:1)样地 I 土壤水分含量高,植物体内供水充足,叶片吸水能力变弱,水势升高;中脉作为叶片中水分运输的首要通道,决定了进入叶片的水量^[39],在水分供应充足的条件下,叶片需要构建大的中脉直径来保证其水分运输和蒸腾作用间的协调。2)样地 III 群落郁闭度最小(表 2),群落植株可接收到的有效光资源增加,光合有效辐射大(表 2),周围环境中的水分损失强度增大,叶片长期处于热、干、高光的环境下,使得叶片表面温度升高(表 2),叶片为了散热不得不提高蒸腾速率来确保自身的安全,因此选择降低叶水势以便增强自身的吸水能力,从而应对强蒸腾作用下直接导致的叶片失水;同时该样地旱柳叶片叶绿素含量低(表 2),致使叶片的光合效率降低,导致光合产物减少,比叶面积变小(表 2),光合组织密度减小,叶片需水量减少,较小的中脉直径亦能满足对整个叶片的水分运输任务,因此叶片减少对中脉直径的投资来实现资源的最佳配置。3)样地 II 的植被群落高度、郁闭度及土壤水分均介于样地 I 和 III 之间,旱柳叶水势和中脉直径的变化采取相似的资源最优化的配置策略,即选择折中光合需求和水分供需平衡间的稳步投资,兼顾了植株的光截取和水分输送等功能需求。因此,旱柳叶水势与中脉直径的关联关系可能是多种环境因子综合影响的结果。

4 结论

叶水势与中脉性状作为植物基本的功能性状,影响着植物个体水平的水分利用效率。本研究发现,随着土壤含水量降低,旱柳叶水势、中脉直径呈下降趋势,而中脉密度呈增加趋势,叶水势与中脉密度呈线性负相

关关系,与中脉直径呈线性正相关关系,反映了泛洪平原湿地旱柳植株应对光照环境和土壤水分供给水平,适时调节叶片生理生态特性,优化叶水势和中脉密度、中脉直径之间的资源配置模式,实现资源最大化利用效率的生活史对策。土壤水分梯度下,旱柳主要叶性状的分异格局和关联关系反映了湿地植物的微生境依赖规律,体现异质性生境中植物“趋利避害”的叶片结构与功能性状的环境适应性机制。植物叶性状的资源分配模式除叶水势与中脉性状的相关性关系外,还有其他结构性状与功能性状之间的权衡等内容,今后还可以从更多的角度继续研究旱柳种群的生长策略。此外,土壤盐分也作为重要的土壤基本特性之一更能够直接地改变群落组成与演替,因此这也是今后深入研究的重点。

参考文献 (References):

- [1] 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.
- [2] 付爱红, 陈亚宁, 李卫红, 张宏锋. 干旱、盐胁迫下的植物水势研究与进展. 中国沙漠, 2005, 25(5): 744-749.
- [3] Brodrribb T J, Jordan G J. Water supply and demand remain balanced during leaf acclimation of *Nothofagus cunninghamii* trees. *New Phytologist*, 2011, 192(2): 437-448.
- [4] Sack L, Scoffoni C, McKown A D, Frole K, Rawls M, Havran J C, Tran H, Tran T. Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns. *Nature Communications*, 2012, 3: 837.
- [5] Pagano M, Storchi P. Leaf vein density: a possible role as cooling system. *Journal of Life Sciences*, 2015, 9(7): 299-303.
- [6] Bohn S, Andreotti B, Douady S, Munzinger J, Couder Y. Constitutive property of the local organization of leaf venation networks. *Physical Review E*, 2002, 65(6): 061914.
- [7] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [8] Blonder B, Violle C, Bentley L P, Enquist B J. Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, 2011, 14(2): 91-100.
- [9] Wang Y M, Feng Q, Kang X C. Tree-ring-based reconstruction of temperature variability (1445-2011) for the upper reaches of the Heihe River Basin, Northwest China. *Journal of Arid Land*, 2016, 8(1): 60-76.
- [10] Sack L, Cowan P D, Holbrook N M. The major veins of mesomorphic leaves revisited: tests for conductive overload in *Acer saccharum* (Aceraceae) and *Quercus rubra* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 2003, 90(1): 32-39.
- [11] 李旭, 谢永宏, 黄继山, 陈心胜. 湿地植被格局成因研究进展. 湿地科学, 2009, 7(3): 280-288.
- [12] Silvertown J, Charlesworth D. *Introduction to Plant Population Biology*. London: Wiley-Blackwell, 2011.
- [13] 高源, 夏江宝, 赵自国, 孔庆仙, 谷广义, 张亮. 模拟贝壳砂水分变化对旱柳光合特性的影响. 西北植物学报, 2013, 33(12): 2467-2473.
- [14] 杨卫东, 陈益泰. 镉胁迫对旱柳细胞膜透性和抗氧化酶活性的影响. 西北植物学报, 2008, 28(11): 2263-2269.
- [15] 常国华, 陈映全, 高天鹏, 陈明凯, 石晓妮. 膜果麻黄 (*Ephedra przewalskii*) 和白刺 (*Nitraria tangutorum*) 幼枝水势及影响因素. 中国沙漠, 2015, 35(2): 385-392.
- [16] 张鸣, 张仁陟, 蔡立群. 不同耕作措施下春小麦和豌豆叶水势变化及其与环境因子的关系. 应用生态学报, 2008, 19(7): 1467-1474.
- [17] 王克鹏, 张仁陟, 董博, 谢军红. 长期保护性耕作对黄土高原旱地土壤水分及作物叶水势的影响. 生态学报, 2014, 34(13): 3752-3761.
- [18] Peppe D J, Royer D L, Cariglino B, Oliver S Y, Newman S, Leight E, Enikolopov G, Fernandez-Burgos M, Herrera F, Adams J M, Correa E, Currano E D, Erickson J M, Hinojosa L F, Hoganson J W, Iglesias A, Jaramillo C A, Johnson K R, Jordan G J, Kraft N J B, Lovelock E C, Lusk C H, Niinemets Ü, Peñuelas J, Rapson G, Wing S L, Wright I J. Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, 2011, 190(3): 724-739.
- [19] Sack L, Scoffoni C. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist*, 2013, 198(4): 983-1000.
- [20] Brodrribb T J, Feild T S. Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecology Letters*, 2010, 13(2): 175-183.
- [21] 宋丽清, 胡春梅, 侯喜林, 石雷, 刘立安, 杨景成, 姜闯道. 高粱、紫苏叶脉密度与光合特性的关系. 植物学报, 2015, 50(1): 100-106.
- [22] Ogburn R M, Edwards E J. Repeated origin of three-dimensional leaf venation releases constraints on the evolution of succulence in plants. *Current Biology*, 2013, 23(8): 722-726.
- [23] Niu S L, Jiang G M, Gao L M, Li Y G, Liu M Z. Comparison of gas exchange traits of different plant species in Hunshandak Sand Area. *Acta Phytocological Sinica*, 2003, 27(3): 318-324.
- [24] 张明, 王文进, 刘福德, 安树青, 郑建伟, 张世挺, 王中生, 徐海根. 海南热带山地雨林幼苗幼树的光合能力与水分利用效率. 应用生态

- 学报, 2007, 18(10): 2160-2166.
- [25] Berlyn G P, Miksche J P. *Botanical Microtechnique and Cytochemistry*. Ames: Iowa State University Press, 1976.
- [26] Warton D I, Wright I J, Falster D S, Westoby M. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 2006, 81(2): 259-291.
- [27] 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(1): 125-159.
- [28] 孙素静, 李芳兰, 包维楷. 叶脉网络系统的构建和系统学意义研究进展. *热带亚热带植物学报*, 2015, 23(3): 353-360.
- [29] Navas M L, Roumet C, Bellmann A, Laurent G, Garnier E. Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession. *Plant Biology*, 2010, 12(1): 183-196.
- [30] Whitman T, Aarssen L W. The leaf size/number trade-off in herbaceous angiosperms. *Journal of Plant Ecology*, 2010, 3(1): 49-58.
- [31] 陈莹婷, 许振柱. 植物叶经济谱的研究进展. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 1135-1153.
- [32] 徐婷, 赵成章, 段贝贝, 韩玲, 郑慧玲, 冯威. 兰州北山刺槐不同等级叶脉密度与叶大小关系的坡向差异性. *生态学杂志*, 2016, 35(1): 41-47.
- [33] 陈伟月, 刘存海, 李秧秧, 闵东红. 冬小麦品种(系)旗叶叶脉性状及其与气孔性状间的关联性. *生态学杂志*, 2014, 33(7): 1839-1846.
- [34] 司建华, 冯起, 张小由. 极端干旱区胡杨水势及影响因子研究. *中国沙漠*, 2005, 25(4): 505-510.
- [35] 王丁, 姚健, 杨雪, 薛建辉. 干旱胁迫条件下 6 种喀斯特主要造林树种苗木叶片水势及吸水潜能变化. *生态学报*, 2011, 31(8): 2216-2226.
- [36] 王一峰, 靳洁, 侯宏红, 赵博, 曹家豪, 李筱姣. 川西风毛菊花期资源分配随海拔的变化. *植物生态学报*, 2015, 39(9): 901-908.
- [37] 龚蓉, 高琼. 叶片结构的水力学特性对植物生理功能影响的研究进展. *植物生态学报*, 2015, 39(3): 300-308.
- [38] 周洪华, 李卫红. 胡杨木质部水分传导对盐胁迫的响应与适应. *植物生态学报*, 2015, 39(1): 81-91.
- [39] Carins Murphy M R, Jordan G J, Brodribb T J. Acclimation to humidity modifies the link between leaf size and the density of veins and stomata. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37(1): 124-131.