#### DOI: 10.5846/stxb201708251538

任悦,赵成章,李雪萍,张晶,雷蕾.秦王川湿地滨藜叶脉性状与蒸腾速率关系对种群密度的响应.生态学报,2018,38(16): - . . Ren Y, Zhao C Z, Li X P, Zhang J, Lei L. The response of the relationship between transpiration rate and leaf traits of *Atriplex patens* to population density in the national wetland park conservation areas in Qinwangchuan. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(16): - .

## 秦王川湿地滨藜叶脉性状与蒸腾速率关系对种群密度 的响应

### 任 悦,赵成章\*,李雪萍,张 晶,雷 蕾

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:**植物蒸腾速率与叶性状关系的环境响应,对探索植物碳水代谢关系和叶性状构建模式之间耦合的生理生态学机制具有重要的意义。选择甘肃省秦王川国家湿地公园的盐沼湿地为实验地,按研究区域滨藜(*Atriplex patens*)植株密度设置Ⅰ(16—21 株/m<sup>2</sup>)、Ⅱ(9—15 株/m<sup>2</sup>)、Ⅲ(<9 株/m<sup>2</sup>)3 个梯度,采用标准化主轴估计(standardized major axis estimation, SMA)方法,以叶脉密度和中脉直径分别表示叶脉性状,研究了种群密度影响下滨藜蒸腾速率与叶脉性状的关系。结果表明:随种群密度减小, 滨藜的中脉直径、株高、盖度、光合有效辐射(PAR)、叶面积(*LA*)均逐渐降低,而叶脉密度、叶干重、蒸腾速率(*T*<sub>r</sub>)和净光合速率(*P*<sub>n</sub>)逐渐增加。在高密度(I)和低密度(Ⅲ)中,滨藜的蒸腾速率和叶脉密度之间存在极显著正相关关系(*P*<0.01),与中脉直径之间存在显著的负相关关系(*P*<0.05);在中密度(Ⅱ)中,滨藜的蒸腾速率与叶脉密度呈显著正相关关系(*P*<0.05),与中脉直径不存在相关关系(*P*>0.05)。在小密度样地,蒸腾速率(*T*<sub>r</sub>)较小,滨藜采取减小叶脉密度、增大中脉直径的策略,即在阴生环境中滨藜叶片需要大的中脉直径来支撑,同时较小的叶脉密度亦可满足其蒸腾需求,体现了密度制约下湿地植物的生物量分配格局和资源利用对策。

关键词:滨藜;叶脉密度;中脉直径;蒸腾速率;秦王川;盐沼湿地

# The response of the relationship between transpiration rate and leaf traits of *Atriplex patens* to population density in the national wetland park conservation areas in Qinwangchuan

REN Yue, ZHAO Chengzhang\*, LI Xueping, ZHANG Jing, LEI Lei

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

Abstract: The environmental response of plant relationships between transpiration rate and leaf traits is of vital significance to explore the ecophysiological mechanism of the coupling of plant carbohydrate metabolism and building modes for leaf traits. The objective of this study was to examine the relationship between atriplex (*Atriplex patens*) transpiration rate and vein density and midrib diameter under the influence of different population densities. The study site was located in the national wetland park conservation areas in Qinwangchuan, Gansu Province, China ( $36^{\circ}27'59.6''$  N, $103^{\circ}39'5.6''$  E). The study area was on a platform at the center of the wetland, gently transiting through the wetland community, in which atriplex was the single dominant species. The sample area was divided into 3 levels based on plant density, high (I, 16—21 plant/m<sup>2</sup>), medium (II, 9—15 plant/m<sup>2</sup>) and low (III, <9 plant/m<sup>2</sup>), In order from bottom to top, six (2 m × 2 m) atriplex samples were selected per plot, numbering 24 samples (4 × 6) in all. Then, community traits (height and coverage) and

收稿日期:2017-08-25; 网络出版日期:2018-00-00

基金项目:国家自然科学基金项目(41461013、91125014、41361010);甘肃省生态学重点学科基金项目资助。

<sup>\*</sup> 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhaocz@ nwnu.edu.cn

soil moisture were determined and 6 individuals of Atriplex patens were taken to the laboratory to measure the leaf thickness, leaf area, vein density, and midrib diameter. In addition, the leaf net photosynthetic rate  $(P_n)$ , transpiration rate  $(T_r)$  and other parameters of the atriplex were measured in each plot. Quadrat survey methods were used to determine the relationship between transpiration rate and leaf traits of the atriplex. The results show that when the soil population density was decreased, the wetland vegetation community height and coverage presented increasing–decreasing changing trends; vein density (VD) and leaf transpiration rate  $(T_r)$  presented increasing trends, and the midrib diameter (MD) displayed a decreasing trend. There was a highly significant positive correlation (P < 0.01) between  $T_r$  and VD, and there was a significant negative correlation (P < 0.05) between  $T_r$  and MD at plot (I, III), whereas the correlation was not significant (P > 0.05) at plot (II). In the high–density sample plot (I), atriplex preferred a large vein density and a large midrib diameter to realize the low transpiration rate; in the low density sample plot (III), atriplex preferred a large vein density and a small midrib diameter to achieve a higher transpiration rate; in the medium density sample plot (II), atriplex chose an investment strategy of balanced vein density and midrib diameter to achieve a higher transpiration rate; the phenotypic plasticity mechanism of plant populations as they adapt to heterogeneous habitats.

Key Words: Atriplex patens; vein density; midrib diameter; transpiration rate; Qinwangchuan; salt marshes

蒸腾速率直接决定了植物体内的水分平衡[1],影响植物体与外界环境间的物质循环效率[2]。叶片形态 能够反映植物适应特定生境的光合生理生态特性,在植物与环境协同进化过程中,逐步形成了特定的叶脉性 状[3],并培育了物质传输、叶片保护、光能截获、水分供给平衡等方面的支持功能,为植物应对各种胁迫和干 扰,正常开展生长和繁殖活动提供了保障[4]。面对资源异质性分布的生境和植物生活史中光合产物的供需 矛盾,叶片各功能性状的自我调整与适应显得至关重要[5],叶脉网络功能性状具有物质运输、叶片支撑与保 护的生理学和力学双重功能<sup>[6]</sup>。叶脉密度反映了叶脉与叶肉的接触程度和叶片的碳投资,与叶面积大小、叶 片厚度共同影响着植物的蒸腾速率、净光合速率和水分利用效率,且能表征叶片抵御物理损伤的能力[7];中 脉直径主要承担叶片支撑和水分传输功能,是叶片展开和增大植物光截获能力的重要基础条件,直径越大,表 示叶脉系统的运输能力也越强[8]。植物叶片的蒸腾速率受制于叶脉形态及其功能的发挥[9],较高的叶脉密 度能够供给蒸腾作用所需大量水分和能量消耗,有助于调控植物叶片温度和维持植物体与土壤、大气之间的 物质循环[10-11];中脉直径凭借较高的导水率和机械性能使得水分运输到叶片末端比叶边缘更容易,伴随着较 强的支撑力,能够防止叶缘弯曲<sup>[12]</sup>,进而有效调节植物的蒸腾速率,由此可知,叶脉密度和中脉直径构建的资 源配置机制,是协调统一叶片光合作用中水分运输的有效性与安全性的重要基础<sup>[13]</sup>,反映了叶片在环境胁迫 下为满足植物的光合生理需求所形成的叶脉结构组合和水分运输策略[7,14-15]。密度通过影响植物群落的光 照、温度和土壤水分等环境条件,能够引起不同程度的邻体隐蔽和生存空间竞争[16],改变种群内部每个植株 可获得性资源的数量,进而造成生境尺度的环境胁迫和干扰;为了创造合理的光截获面积,获取满足植物光合 作用的基本光照条件,避免不必要的资源浪费,植株会调整叶脉密度与中脉直径的资源投入模式,从而维持植 物蒸腾失水与土壤-植物-大气连续体有效供水之间的动态平衡。因此,研究湿地植物叶蒸腾速率和叶脉性状 关系对密度制约的响应机制,对认识叶脉网络建成中碳投入机制与植物光合效率之间的协同变异关系具有重 要的理论意义。

滨藜为苋科滨藜属的植物,是全世界干旱、半干旱地区的典型植物,具有适应性强、耐干旱、耐盐碱的特点,多生长于海滨、轻度盐碱湿地、草地和沙土地,也是西北荒漠区盐沼湿地的优势植物种群之一<sup>[17]</sup>。学术界围绕叶脉网络功能性状与光合作用的关系<sup>[18]</sup>、叶片蒸腾速率和叶片导水能力<sup>[19-20]</sup>、叶脉密度与叶大小<sup>[9,21]</sup>、叶脉功能性状与叶厚度的权衡关系<sup>[4,22]</sup>、植物叶片光合参数与环境因子的关系<sup>[23]</sup>开展了广泛研究,有关滨藜的生物学特征、对盐分的适应性<sup>[17]</sup>也得到了重视,但密度制约下湿地植物叶脉性状生长关系与蒸腾速率的调节分配机理尚不清晰。鉴于此,本研究以兰州新区秦王川国家湿地公园盐沼湿地的滨藜为研究对象,通过分

析不同种群密度下滨藜蒸腾速率与叶脉性状的关系,试图明晰:(1)不同种群密度滨藜蒸腾速率与叶脉性状存在何种关系?(2)形成这种生长关系的主要原因有哪些?旨在丰富对湿地植物叶脉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 研究区域概况

研究区位于甘肃省兰州市的秦王川国家湿地公园,地理坐标为36°27′59.6"N,103°39′5.6"E,海拔1895— 1897 m,属大陆性季风气候,年平均气温6.9℃,年均降水量285 mm,主要集中在6—9月,年日照时间2700 h, 平均无霜期126 d。由于地处乌鞘岭褶皱山岭南侧的边缘低山区,四周山地环绕,中心地带地势平坦开阔,形 成盆地,盆地南部广泛分布第四系松散层孔隙潜水,含水层为砂碎石及中细砂层,受常年或季节性水淹的影 响,形成以淡灰钙土为主的自然土壤,发育了水生和湿生植物群落,以湿生和挺水植物为主。主要植物有:滨 藜、芦苇(Phragmites australis)、枸杞(Lycium chincnse)、柽柳(Tamarix chinensis)、香蒲(Typha angustifolia)、灰 绿藜(Chenopodium glaucum)、紫菀(Aster tataricus)、假苇拂子茅(Calamagrotis pseudophragmites)、盐地碱蓬 (Suaeda salsa)、苦苣菜(Sonchus oleraceus)、盐角草(Salicornia europaea)、早熟禾(Poa annua)等。

#### 1.2 实验设置

#### 1.2.1 植物采样及测量

2016年9月,在实地考察的基础上,在湿地公园保育区选择一块长度约120m、宽度约97m、高度约2— 3.1m的台阶地,滨藜为单一优势种的盐沼湿地;随着地势的微弱抬升,滨藜的密度逐步增加、株丛直径明显增 大,以"株"为取样单位进行滨藜密度调查,发现滨藜密度介于9—21株/m<sup>2</sup>之间。在台阶地的东西向坡面从 坡底向坡顶间隔10m依次布置3条宽20m、长60m的样带,根据滨藜种群密度的变化规律,在3条平行样带 上从台地下缘向台地顶部依次设置3个10m×10m的样地(I、II、III),分别为:1)高密度(I),位于台地的中 心,滨藜植株密度为16—21株/m<sup>2</sup>,株丛直径和株高较大,土壤水分充足,光资源不足;2)中密度(II)位于台地 中心至边缘地带,滨藜植株密度为9—15株/m<sup>2</sup>,株丛直径和株高居中,土壤水分及光资源适中;3)低密度 (III)位于台地的下边缘,滨藜植株密度<9株/m<sup>2</sup>,株丛直径和株高轻小,土壤水分不足,光资源充足。在每个 样地随机设置3个2m×2m样方,总计27个样方。然后在每一个样方随机选择6株滨藜(株高为大中小各 2株),先用卷尺测量从基部到最高分枝的高度,定为株高,然后选取每个植株最外层四个方位充分伸展且健 康完整的两个叶片,做好标记后进行以下步骤:

(1)植物光合参数测定。于9月2—9日,选择晴朗天气的9:00—12:00,利用 GFS-3000 便携式光合测量 系统(Heinz Walz GmbH, Bavaria, Germany)进行每个标记叶片光合参数的测定。测量过程中使用人工红蓝 光源,光合有效辐射(PAR)定为1200  $\mu$ mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,CO<sub>2</sub>浓度约为340  $\mu$ mol/mol,相对湿度(*RH*)保持在40%— 50%,流速设定为750  $\mu$ mol/s,每个叶片记录6组数据用于统计分析,分别测定叶片的 $P_n \ T_r$ 及VPD等参 数<sup>[24]</sup>,叶室面积为8 cm<sup>2</sup>,将不能充满叶室的叶片,保存于湿润的封口袋中,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 $T_r$ 。

(2)光合有效辐射(PAR)的测定。选择与光合参数测定同一天,即晴朗无云的天气,用手持光量子计 (3415F, 3415F, Walz, Plainfield, USA)于9:00—11:00 对3个样地内滨藜种群的上方、中层和地表处进行 PAR 测定。

(3)叶性状的测定。基于每个滨藜被标记的两个叶片,采集后保存于湿润的封口袋中,带回实验室用福尔马林-乙酸溶液(37%甲醛溶液,50%乙醇和13%冰醋酸溶液)固定。①每片叶子先测量叶片形态特征,将采集的叶片用干纱布擦干净,用便携式激光叶面积仪(CI-202, Walz, Camas, USA)对叶片进行扫描,测定叶面积;②叶脉密度的测量,用含5% NaOH 的乙醇进行化学清理,再用番红-固绿染色<sup>[25]</sup>,用水包埋呈透明薄膜状在体视显微镜(SMZ168-BL, Motic, Hong Kong, China)下放大10倍后拍照,每个叶片拍摄10个视野用于叶

脉性状的观测,用 Motic Images Plus 2.0 软件获得各个照片中的中脉直径和叶脉的总长度,所有照片中得出的 平均值即为该叶片的中脉直径和叶脉密度,叶脉密度用单位叶面积(单位:mm<sup>2</sup>)的叶脉总长度(单位:mm) 表示<sup>[9]</sup>。最后将叶片装入信封,于 80℃烘箱中烘干 48 h,称量(精度 0.0001 g)。比叶面积(*SLA*)用叶面积和 叶干重的比值表示。

1.2.2 土壤取样与理化性质测量

(1)土壤含水量采样。土壤取样于 2016 年 9 月下旬完成,取样时间内基本无明显降水,土壤水盐状况相 对稳定。在小样方内随机选取 3 个样点挖掘 1 m × 1 m × 0.5 m 土壤剖面,用环刀分 5 层间隔 10 cm 采取土 样,现场编号、各土层均匀混合称鲜量,然后带回实验室在 105℃的烘箱内烘 12 h,取出称质量,最后计算出各 样地的 0—50 cm 土层土壤质量含水量。

(2)土壤盐分采样。用电导法测定土壤含盐量,在室温下称取过 2 mm 筛的风干土样 10 g,加 50 ml 去 CO<sub>2</sub>蒸馏水(水土比为 5:1),取浸出液,置振荡机上振荡 5 min。将布氏漏斗与抽气系统相连后把悬浊的土浆 缓缓倒入漏斗,直至抽滤完毕,滤液倒入三角瓶备用。用上海雷磁仪器厂生产的 DDS-11C 便携式电导仪测浸 出液的电导率,3 次重复,取平均值。

#### 1.3 数据处理

对不同盖度样地湿地群落生物学特征和滨藜种群的各功能性状的实验数据进行分析,对滨藜的蒸腾速率 ( $T_r$ )、叶脉密度(VD)、中脉直径(MD)先进行以 10 为底的对数转换,使之符合正态分布后再进行分析。对蒸 腾速率和叶脉密度以及蒸腾速率和中脉直径两组关系的研究,均采用  $y = ax^b$ ,线性转换成 lgy = lga + b ~ lgx, x 和 y 表示两个特征参数,a 为性状关系的截距,b 为斜率,即异速生长参数或相对生长的指数,当b = 1 时,表示两 者是等速关系;当b > 1 时,表示y 的增加程度大于x 的增加程度;当b < 1 时,表示y 的增加程度小于x 的增加 程度。主要采用标准化主轴估计(SMA)方法<sup>[26]</sup>,由软件 SMATR Version2.0<sup>[27]</sup>计算完成,每一个回归斜率的 置信区间根据<sup>[28]</sup>方法计算。对不同密度样地植物功能性状平均值的差异比较采用单因素方差分析(one-way ANOVA),显著性水平设为 0.05。实验数据分析采用 SPSS 16.0 软件进行,用 SigmaPlot 10.0 和 Excel 软件 绘图。

#### 2 结果分析

2.1 不同湿地生境下滨藜群落的生物学特征和土壤特性

湿地生境中不同密度下滨藜群落的生物学特征、土壤理化性质和光合有效辐射存在显著差异(P<0.05, 表1),随着种群密度的逐渐降低,滨藜平均株高、盖度、植株密度及土壤含水量呈现减小的趋势,从高密度(I) 到低密度(III)分别减小了 83.87%、57.42%、85.7%、11%;PAR(为上中下三层均值)呈现增大的趋势,由高密 度(I)的 769.25 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>增加到低密度(III)的 1195.00 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,增加了 0.55 倍。

Table 1      The biological characteristics and soil properties of Atriplex communities in different wetland habitats (mean±SE)							
样地 Plot	株高 Plant height/cm	光合有效辐射 PAR Photosynthetically active radiation/ (µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	盖度 Coverage/%	植株密度 Plant density/ (株/m <sup>2</sup> )	土壤含水量 Soil moisture/%	土壤电导率 EC Soil electric conductivity/ (ms/cm)	
Ι	62.00±3.18a	$769.25 \pm 36.35 c$	86.00±12.00a	18.50±2.50a	35.64±1.92a	$1.17 \pm 0.07 \mathrm{c}$	
II	$51.00{\pm}2.78\mathrm{b}$	$835.50{\pm}39.71\mathrm{b}$	$60.00{\pm}18.00{\rm b}$	$12.00{\pm}3.00{\rm b}$	$30.12 \pm 1.73 \mathrm{b}$	$2.69{\pm}0.14{\rm b}$	
III	$10.00 \pm 0.50 c$	1195.00±54.08a	$35.00 \pm 6.00 \mathrm{c}$	$6.00 \pm 3.00 c$	$24.64{\pm}1.44{\rm c}$	3.79±0.22a	
同列不同小写字母表示样地间差异显著( $P < 0.05$ ). $n = 108$ 。							

表1 不同湿地生境下滨藜群落的生物学特征和土壤特性(平均值±标准误差)

2.2 不同密度下滨藜叶性状特征和光合特性

如表 2 所示,不同密度下滨藜叶性状和光合生理参数的变化趋势存在显著差异(P<0.05,表 2)。随着种

群密度的逐渐降低,滨藜叶脉密度、叶干重、VPD、蒸腾速率( $T_r$ )、 $P_n$ 均呈显著增加趋势,从高密度(I)到低密度(III)分别增加了44.17%、23.72%、22.78%、52.46%、73.46%;中脉直径、叶面积、比叶面积、空气相对湿度(RH)均呈显著的减小趋势,从高密度(I)到低密度(III)分别减少了73.17%、34.91%、50.35%、12.8%;叶干重、VPD、蒸腾速率( $T_r$ )在中密度(II)、低密度(III)均出现较大值且无显著差异(P>0.05),但低密度(III)大于中密度(II);叶面积、空气相对湿度(RH)在中密度(II)、低密度(III)均出现较小值且无显著差异(P>0.05),但低密度(III)大于中密度(II),小于中密度(II)。滨藜叶性状和光合特性在3个样地变化较显著,且叶性状具有较高的表型可塑性,可以较好的适应特殊生境条件。

Table 2	The leaf characters of Atriplex	under different density (mean±SE	)
样地 Plot	Ι	Π	III
叶脉密度 Vein destiny/(mm/mm <sup>2</sup> )	91.00±4.61°	111.00±5.63 <sup>b</sup>	163.00±8.24ª
中脉直径 Midrib diameter/mm	41.00±2.11 <sup>a</sup>	$21.00 \pm 1.13^{b}$	$11.00 \pm 0.52^{\circ}$
叶厚度 Leaf thickness/mm	$0.15 \pm 0.03 \mathrm{d}$	$0.35 \pm 0.01 \mathrm{c}$	0.70±0.02a
叶面积 Leaf area/cm <sup>2</sup>	10.60±0.51a	$7.34\pm0.34b$	6.90±0.31c
叶干重 leaf dry weight/g	$0.66 \pm 0.03 \mathrm{c}$	$0.83 \pm \ 0.04 \mathrm{b}$	$0.86 \pm 0.04 a$
$P_n$ / (µmol CO <sub>2</sub> · m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	$5.18 \pm 0.25 c$	$10.71 \pm 0.50 \mathrm{b}$	19.51±0.89a
VPD (kPa)	$12.34 \pm 0.64 c$	$14.36 \pm 0.85 \mathrm{b}$	$15.98 \pm 0.86a$
$T_r / (\text{mmol H}_2 \text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1})$	$0.85 \pm 0.04^{\circ}$	$1.16 \pm 0.06^{\mathrm{b}}$	1.79±0.09ª
相对湿度 RH /%	59.95±3.36a	$48.58 \pm 2.82 \mathrm{b}$	47.15±2.53°

	表 2	<b>不同密度下滨藜叶性状特征</b> (平均值±标准误差)
Fable 2	The le	af characters of Atriplex under different density (mean+S

 $P_n$ :净光合速率, net photosynthetic rate; VPD:饱和水汽压差, vapor pressure deficit;  $T_r$ :蒸腾速率, transpiration rate; RH:相对湿度, relative humidity; 同行不同小写字母表示样地间差异显著(P < 0.05), n = 108

#### 2.3 不同密度下滨藜蒸腾速率(T,)和叶脉密度的关系

不同生境中滨藜蒸腾速率和叶脉密度的权衡关系如图 1 所示。不同密度梯度下滨藜蒸腾速率(*T*,)与叶脉密度的关系存在显著差异(*P*<0.05)。通过 SMA 分析得到,滨藜蒸腾速率与叶脉密度在高密度(I)和低密度(III)均呈极显著正相关关系(*P*<0.05)。通过 SMA 分析得到,滨藜蒸腾速率与叶脉密度在高密度(I)和低密度(III)均呈极显著正相关关系(*P*<0.05)。滨藜在不同生境间的标准主轴化斜率存在差异,高密度(I)为0.97(95%的置信区间:*CI*=0.82,0.99)、中密度(II)为1.00(95%的置信区间:*CI*=0.96,1.05)、低密度(III)为1.25(95%的置信区间:*CI*=1.17,1.26),从高密度(I)到低密度(III) 呈现逐渐增大趋势,高密度(I)的斜率显著小于1.0(*P*<0.05),中密度(II)的斜率与1.0 无显著差异(*P*>0.05),低密度(III)的斜率显著大于1.0(*P*<0.05)。从高密度(I)到低密度(III),滨藜叶脉密度与蒸腾速率呈显著的协同关系,蒸腾速率越大,叶脉密度越大,且在高密度(I)滨藜叶脉密度增加的速度小于蒸腾速率增加的速度;在中密度(II)叶脉密度与蒸腾速率呈等速的增长关系;在低密度(III)叶脉密度增加的速度大于蒸腾速率增加的速度。

#### 2.4 不同密度下滨藜蒸腾速率(T<sub>r</sub>)和中脉直径的关系

不同生境中滨藜蒸腾速率和中脉直径的权衡关系如图 2 所示。不同密度梯度下滨藜蒸腾速率(*T*,)与中脉直径的关系存在显著差异(*P*<0.05)。通过 SMA 分析得到,滨藜蒸腾速率与中脉直径在高密度(I)和低密度(III)均呈显著负相关关系(*P*<0.05),在中密度(II)不存在相关关系(*P*>0.05)。滨藜在不同生境间的标准 主轴化斜率存在差异,高密度(I)为-0.85(95%的置信区间:*CI*=-0.86,-0.81)、中密度(II)为-1.04(95%的 置信区间:*CI*=-1.08,-0.99)、低密度(III)为-1.30(95%的置信区间:*CI*=-1.36,-1.27),从高密度(I)和低密度(III)呈现逐渐减小趋势,高密度(I)的斜率显著大于-1(*P*<0.05),中密度(II)的斜率与-1无显著差异 (*P*>0.05),低密度(III)的斜率显著小于-1(*P*<0.05)。从高密度(I)到低密度(III),滨藜中脉直径与蒸腾速率呈显著的权衡关系,蒸腾速率越大,中脉直径越小,且在高密度(I)滨藜中脉直径减小的速度大于蒸腾速率 增加的速度;在中密度(II)中脉直径与蒸腾速率呈等速变化关系;在低密度(III)中脉直径减小的速度小于蒸

#### 腾速率增加的速度。



 $(T_r)$  and leaf density relationship

Ⅰ,高密度区;Ⅱ,中密度区;Ⅲ,低密度区



Fig.2 Under the different density of Atriplex transpiration rate  $(T_r)$  and the relationship between the diameter of midrib

#### 3 讨论

植物叶片的蒸腾速率能够影响或指示植物对环境的适应特征或能力<sup>[29]</sup>,植物往往通过叶脉功能性状的 调整,形成与蒸腾速率相适应的光能拦截、光合碳获取、水分供给和展叶支撑系统<sup>[30]</sup>。研究发现,在高密度 (1)和低密度(III)样地,滨藜叶片蒸腾速率与叶脉密度呈极显著正相关关系(P<0.01),与中脉直径呈显著负 相关关系(P<0.05);在中密度样地(II),滨藜叶片蒸腾速率与叶脉密度呈正相关关系(P<0.05),与中脉直径 关系不显著(P>0.05)(图1,图2)。不同密度湿地群落滨藜叶脉性状与蒸腾速率关系的空间异质性,既是植 物应对邻体间遮阴、可获得性光合有效辐射和空间资源竞争的表型可塑性,也是密度制约下植物权衡碳投入-收益的必然结果。

在密度制约和邻体干扰条件下,植物需要在光合产物有限性约束下合理配置叶肉、叶脉等叶性状<sup>[31]</sup>,以 满足植物叶片光合和蒸腾的生理需求,进而达到生存和生长之间的协同适应<sup>[32]</sup>,实现光合碳获取效率的最大 化。低光照条件下植物叶脉构型的改变是以较低的光合生理需求以及较高的水分运输能力和利用效率为基 础保障,最大限度的减少物种生态位重叠,提高植物在异质生境中的资源利用效率<sup>[12]</sup>。在高密度样地,湿地 群落的盖度和高度最大(表1),滨藜生长繁茂、植株之间产生了严重的邻体干扰,光竞争成为影响植物生长的 首要胁迫因子,滨藜叶片的蒸腾速率(*T*,)较低,与叶脉密度呈极显著正相关关系(*P*<0.01),与中脉直径呈显 著负相关关系(*P*<0.05)(图1,图2)。主要原因有:(1)强烈的遮阴影响了到达群落内部的光资源的同时也 降低了土壤水分的潜在蒸散,缓解土壤盐碱化,促进有机质积累<sup>[11]</sup>,使得土壤水分含量较高(表1),缓解了叶 片光合作用的水盐胁迫,同时滨藜获得的光和有效辐射水平较低(表1),温度变幅较小,使得叶片与空气间形 成较小的水汽压差(VPD),叶片失水相对较少、蒸腾速率较低,滨藜不需要构建高的叶脉密度亦能满足叶片 的供水需求,因此,生长在高密度样地的滨藜选择了较低的叶脉密度,使蒸腾速率与叶脉密度呈极显著正相关 关系(*P*<0.01)。(2)中脉直径是表征叶脉系统机械支撑能力的主要指标<sup>[9]</sup>,在邻体遮蔽严重和群落内部光合 有效辐射较低的状态下,为了提高叶片的光拦截和光合碳获取能力,使有限的光合产物创造最大的光截获面 积,滨藜叶片中的叶肉细胞趋于平铺状排列,即形成增大叶面积和减小叶干重的"大叶"构建模式,相应的需 要增大中脉直径以满足展叶的功能需求,使中脉直径与蒸腾速率呈显著负相关关系(P<0.05)。

为了顺利完成自身的生命过程且实现光合产物投资-收益的最大化,植物会主动调整、转换和补偿叶脉性 状的功能及状态[33],将生物量优先分配给具有最易获取能力的性状,是植物提高资源利用效率的生活史对 策<sup>[22]</sup>。在低密度样地,滨藜叶片蒸腾速率增加,与叶脉密度呈极显著正相关关系(P<0.01),与中脉直径呈显 著负相关关系(P<0.05)(图1,图2),主要原因有:(1)该生境种间遮蔽较小,光环境明显改善,群落内部的光 合有效辐射增大,在空气相对湿度(RH)降低(表2),伴随着叶片的饱和水汽压差增大,导致水分扩散阻力减 小,使得蒸腾和光合作用旺盛(表2),同时土壤含水量降低(表1),叶脉系统必须增加水分运输的量与速率, 才能有效地吸收土壤水分和养分以适应较高的光合需求[34],因此,滨藜选择了大的叶脉密度,从而增大了水 分离开叶脉到叶肉细胞的交换面积,提高了水分运输通道的选择性,缩短了水分运输到蒸腾部位的距离,使得 叶片在水分胁迫造成叶脉木质部栓化的情况下,能够通过栓塞周围的叶脉运输水份保证叶片的高蒸腾速率; (2)在干旱和光照充足条件下,大而薄的叶片相对更易蒸腾失水,叶片寿命短、耗损速率高,不利于光合碳的 获取<sup>[35]</sup>。低密度湿地群落,土壤含水量低(表1),滨藜叶片长期暴露在强烈光照环境下,为了避免灼伤、减少 叶片空穴和栓塞现象引起的水分运输阻力[36-37]以及提高叶片的光合碳同化效率,滨藜选择了小而厚的叶片, 小叶模式不仅有助于植物实现热量和物质交换的目的,同时叶肉组织更接近中脉,有利于控制叶片内自由水 的含量,维持植物叶片内水分的动态平衡[11],有效避免了植物组织面临水分亏缺的风险,因此,滨藜不需投入 过多的生物量用于构建叶片的支撑系统,从而选择了较小的中脉直径,以便更好地满足植株在高蒸腾速率下 的水分供需平衡。

叶片是植物重要的物质生产器官,其生长规律直接决定了植物的光合作用效率、蒸腾速率及资源分配策略<sup>[38]</sup>,叶片大小和叶脉密度的资源权衡机制,体现了密度制约、邻体干扰等因素影响下植物叶片功能性状的 表型可塑性<sup>[32]</sup>。在中密度样地,植株叶片接收的光资源充足,滨藜进行了叶内生物量分配和叶片构型的调整,适度增加了叶面积,减小了叶厚度,形成了大而薄的叶片和较高的比叶面积,拉近了气孔与叶表面的距离, 提高了叶片的气孔导度,将蒸腾速率和净光合速率维持在适中水平(表 2)。中密度湿地群落土壤水分相对充 足,滨藜植株不需要构建强大的供水系统亦可保证自身正常的生理活动,没有投入过多生物量用于叶片的支 撑,中脉直径变化不大。因此,生长在该样地的滨藜在兼顾植株水分输送、利用与保持等功能的前提下,形成 了均衡的叶片生长模式,使植株蒸腾速率与叶脉密度呈现出显著的相关性(P<0.05),与中脉直径间不存在相 关关系(P>0.05)(图1,图2)。

#### 4 结论

植物蒸腾速率与叶脉性状的关系是植物叶片生理功能对环境适应过程的表现,体现了密度制约下叶脉密 度和中脉直径之间的资源权衡机制。本研究发现:随着密度的改变,滨藜群落环境和土壤水分发生了明显变 化,滨藜通过调整叶脉性状的特征来适应环境的变化。蒸腾速率与叶脉密度间存在一种协调性,生长在高密 度样地的滨藜蒸腾速率较低,为了获得足够的光合产物,叶片选择了较小的叶脉密度和较大的中脉直径,以竞 争更多的光资源;而生长在低密度样地的滨藜选择了增大叶脉密度,减小中脉直径的构建模式,实现了高蒸腾 速率及水分利用效率,较好地验证了植物对生境异质性的适应机制。本文仅从密度制约视角分析了滨藜叶脉 性状与蒸腾速率的关系,土壤养分、地形、植物激素等也是影响植物叶脉性状与功能的重要因素,探索不同因 素的交互作用对湿地植物叶片光合作用适应性的调控机制,是今后关注的重点。

#### 参考文献(References):

- [1] 于贵瑞, 王秋凤. 植物光合、蒸腾与水分利用的生理生态学. 北京: 科学出版社, 2010.
- [2] Moles A T, Perkins S E, Laffan S W, Flores-Moreno H, Awasthy M, Tindall M L, Sack L, Pitman A, Kattge J, Aarssen L W, Anand M, Bahn M, Blonder B, Cavender-Bares J, Cornelissen J H C, Cornwell W K, Díaz S, Dickie J B, Freschet G T, Griffiths J G, Gutierrez A G, Hemmings F A, Hickler T, Hitchcock T D, Keighery M, Kleyer M, Kurokawa H, Leishman M R, Liu K, Niinemets Ü, Onipchenko V, Onoda Y, Penuelas

- [3] Brodribb 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] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. Journal of Ecology, 2014, 102(2): 275-301.
- [5] 许洺山,黄海侠,史青茹,杨晓东,周刘丽,赵延涛,张晴晴,阎恩荣.浙东常绿阔叶林植物功能性状对土壤含水量变化的响应.植物生态学报,2015,39(9):857-866.
- [6] 李乐,曾辉,郭大立.叶脉网络功能性状及其生态学意义.植物生态学报,2013,37(7):691-698.
- [7] 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.
- [8] Blonder B, Violle C, Bentley L P, Enquist B J. Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. Ecology Letters, 2010, 14(2): 91-100.
- [9] 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. Nat Communications, 2012, 3:837.
- [10] Nardini A, Raimondo F, Lo Gullo M A, Salleo S. Leafminers help us understand leaf hydraulic design. Plant, Cell & Environment, 2010, 33(7): 1091-1100.
- [11] 覃凤飞,李强,崔棹茗,李洪萍,杨智然.越冬期遮阴条件下3个不同秋眠型紫花苜蓿品种叶片解剖结构与其光生态适应性.植物生态 学报,2012,36(4):333-345.
- [12] vanKleunen M, Fischer M. Progress in the detection of costs of phenotypic plasticity in plants. New Phytologist, 2007, 176(4): 727-730.
- [13] Cai J, Zhang S X, Tyree M T. A computational algorithm addressing how vessel length might depend on vessel diameter. Plant, Cell & Environment, 2010, 33(7): 1234-1238.
- [14] Mencuccini M. The ecological significance of long-distance water transport: Short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. Plant, Cell & Environment, 2003, 26(1): 163-182.
- [15] Brodribb T J, Jordan G J. Internal coordination between hydraulics and stomatal control in leaves. Plant, Cell & Environment, 2008, 31(11): 1557-1564.
- [16] 张明娟,刘茂松,徐驰,池婷,洪超.不同密度条件下芨芨草空间格局对环境胁迫的响应.生态学报,2012,32(2):595-604.
- [17] Yang C W, Shi D C, Wang D L. Comparative effects of salt and alkali stresses on growth, osmotic adjustment and ionic balance of an alkali-resistant halophyte Suaeda glauca (Bge.). Plant Growth Regulation, 2008, 56(2): 179-190.
- [18] Brodribb T J, Bowman D J M S, Nichols S, Delzon S, Burlett R. Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. New Phytologist, 2010, 188(2): 533-542.
- [19] Zwieniecki M A, Brodribb T J, Holbrook N M.Hydraulic design of leaves: insights from rehydration kinetics. Plant, Cell & Environment, 2007, 30 (8): 910-921.
- [20] Sellin A, Õunapuu E, Kupper P. Effects of light intensity and duration on leaf hydraulic conductance and distribution of resistance in shoots of silver birch (*Betula pendula*). Physiologia Plantarum, 2008, 134(3): 412-420.
- [21] 韩玲, 赵成章, 徐婷, 冯威, 段贝贝, 郑慧玲. 张掖湿地芨芨草叶大小和叶脉密度的权衡关系. 植物生态学报, 2016, 40(8): 788-797.
- [22] Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard H, Sack L. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. Plant Physiology, 2011, 156(2): 832-843.
- [23] Knight C A, Ackerly D D. Evolution and plasticity of photosynthetic thermal tolerance, specific leaf area and leaf size: congeneric species from desert and coastal environments. New Phytologist, 2003, 160(2): 337-347.
- [24] 任青吉,李宏林,卜海燕.玛曲高寒沼泽化草甸 51 种植物光合生理和叶片形态特征的比较.植物生态学报,2015,39(6):593-603.
- [25] Berlyn G P, Miksche J P. Botanical Microtechnique and Cytochemistry. Ames, USA: Iowa State University Press, 1976.
- [26] Warton D I, Weber N C. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. Biometrical Journal, 2002, 44(2): 161-174.
- [27] Falster D S, Warton D I, Wright I J. User's Guide to SMATR: Standardised Major Axis Tests & Routines Version 2.0, 2016-10-11 [2017-8-25\]
  http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/.
- [28] Pitman E J G. A note on normal correlation.Biometrika, 1939, 31(1/2): 9-12.

http://www.ecologica.cn

- [29] Lambers H, Chapin III F SI, Pons T L. Plant Physiological Ecology. New York: Springer-Verlag, 1998.
- [30] 张翼飞,王炜,梁存柱,王立新,裴浩,王成燕,王伟峰.内蒙古典型草原区芨芨草群落适生生境.生态学报,2012,32(4):1193-1201.
- [31] Uhl D, Mosbrugger V. Leaf venation density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 1999, 149(1/4): 15-26.
- [32] Funk J L, Vitousek P M. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. Nature, 2007, 446(7139): 1079-1081.
- [33] 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.
- [34] James S A, Bell D T. Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. globulus provenances. Tree Physiology, 2000, 20(15): 1007-1018.
- [35] 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.
- [36] Cai J, Tyree M T. The impact of vessel size on vulnerability curves: Data and models for within- species variability in saplings of aspen, *Populus tremuloides* Michx. Plant, Cell & Environment, 2010, 33(7): 1059-1069.
- [37] 张海昕,李珊,张硕新,熊晓燕,蔡靖.4个杨树无性系木质部导管结构与栓塞脆弱性的关系.林业科学,2013,49(5):54-61.
- [38] Pickup M, Westoby M, Basden A. Dry mass costs of deploying leaf area in relation to leaf size. Functional Ecology, 2005, 19(1): 88-97.