

DOI: 10.5846/stxb201709221707

张晶,赵成章,李雪萍,任悦,雷蕾.嘉峪关草湖湿地芦苇净光合速率与叶面积和叶厚度的关系.生态学报,2018,38(17): - .

Zhang J, Zhao C Z, Li X P, Ren Y, Lei L. The relationship between the net photosynthetic rate and leaf area and thickness of *Phragmites australis* in the grass lake wetlands of Jiayuguan. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(17): - .

嘉峪关草湖湿地芦苇净光合速率与叶面积和叶厚度的关系

张 晶,赵成章*,李雪萍,任 悦,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:植物净光合速率(P_n)与叶性状的环境响应,对理解异质性生境中植物叶片物理构建与生理代谢的关系具有重要意义。采用线性回归的方法,按照芦苇种群地下水埋深和地表水位变化规律设置:I(地下水埋深 0.3—0.6 m)、II(地下水埋深 0—0.3 m)、III(地表水水位 0—0.3 m)3 个梯度,研究了土壤水分影响下芦苇(*Phragmites australis*)的 P_n 与叶面积(LA)、叶厚度的关系。结果表明:随着土壤水分的增加,湿地植被群落的高度、盖度和地上生物量呈逐渐增大的趋势,芦苇的 LA、叶片 P_n 呈现逐渐增加的趋势,而叶厚度呈减小趋势;在样地(I)和样地(III)芦苇的 P_n 与 LA 之间分别存在极显著负相关和正相关关系($P < 0.01$),而与叶厚度之间分别存在极显著正相关和负相关关系($P < 0.01$);在样地(II),芦苇的 P_n 与 LA 之间呈显著正相关关系($P < 0.05$),与叶厚度之间仅呈显著负相关关系($P < 0.05$)。随着土壤水分的增加,芦苇选择了增大叶面积、减小叶厚度,相应增大 P_n 的生存策略,体现了芦苇种群在异质生境中较强的叶片表型可塑性,从而更好地适应特殊的湿地生境。

关键词:净光合速率;叶厚度;叶面积;芦苇;嘉峪关草湖国家湿地公园;土壤含水量

The relationship between the net photosynthetic rate and leaf area and thickness of *Phragmites australis* in the grass lake wetlands of Jiayuguan

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

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 environmental response of plant net photosynthetic rate and leaf traits has great significance to understanding the relationship between the physical structure and physiological metabolism of plant leaves under different habitat conditions. There were two main goals in this study: (1) To evaluate the relationship between the net photosynthetic rate and leaf characteristics of *Phragmites australis* in different soils; (2) to determine the main reasons for this relationship. The study site was located in the national wetland park conservation areas in Jiayuguan city, Gansu Province, China (39°54'10.55"—39°56'42.26" N, 98°25'56.98"—98°29'25.23" E). The sample area was divided into three levels based on the variation rule of groundwater depth and surface water level in reed populations: I (groundwater depth: 0.3—0.6 m), II (groundwater depth: 0—0.3 m), III (surface water level: 0—0.3 m). According to the "Z" order curve, six (2 × 2 m) reed samples were selected per plot, for a total of 18 samples (3 × 6). Then, community traits (height and aboveground biomass), soil moisture and soil electrical conductivity (EC) were determined and six individuals of *P. australis* were taken to the laboratory to measure the leaf thickness. In addition, the leaf net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r) and other parameters of the reeds were measured in each plot. Quadrat survey methods were used to determine the

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

收稿日期:2017-09-22; **网络出版日期:**2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaocz@nwnu.edu.cn

relationship between the net photosynthetic rate and leaf traits of the reeds. The results indicated that, with the increase of soil moisture, the wetland community height gradually increased, as well as the coverage, aboveground biomass, leaf area and net photosynthetic rate. However, the leaf thickness and soil EC gradually decreased. A highly significant negative and positive correlation ($p < 0.01$) between P_n and LA at height and low moisture (I, III) was observed, respectively. There was a significant positive correlation between P_n and LA and only a significant negative correlation between P_n and leaf thickness ($p < 0.05$) at medium moisture (II). With the increase in soil moisture, the reeds selected the strategy of increasing the leaf area and reducing the leaf thickness, and the P_n correspondingly increased, which reflected the malleable mechanisms of plant populations adapting to their habitat.

Key Words: net photosynthetic rate; leaf thickness; leaf area; *Phragmites australis*; National Grass Lake Wetland Park of Jiayuguan; soil moisture

净光合速率(P_n)是植物生理代谢的基本过程和产量构成的主要因素^[1],与植物叶片性状及环境异质性密切相关^[2],研究 P_n 与叶性状的关系随环境梯度的变化有助于了解植物为适应异质性生境所形成的生存策略^[3-4]。叶片是植物进行光合作用的场所,叶功能性状直接影响植物 P_n 和光合作用的持久性,对植物个体的生存和发育极其重要^[3,5-6]。叶面积(LA)是衡量叶片光合能力大小的重要指标, LA 的增大能有效地增加植物叶片的捕光面积,提高植物的生长速率^[7], LA 的减小可降低叶片蒸腾作用(T_r),避免细胞水势和膨压的降低^[8],能够提高植物叶片的水分利用效率^[9];叶厚度在植物生长方面发挥着重要作用,与植物的光资源获取及利用策略关系密切^[10-12],叶厚度的增加及叶肉细胞密度的增大,不仅提高了叶片对光资源的利用效率,也相应增强了叶片对强光的保护作用^[13],厚的叶边缘往往会阻碍叶片与周围气体进行热量交换及 CO_2 的进出,使叶片的蒸腾作用降低,减少水分散逸^[14],同时叶组织密度的增大能够减缓植物的生长速度,积累更多的光合产物,从而适应较为干旱的环境,由此表明,叶厚度和 LA 与 P_n 的关系密切,能反映植物应对不同资源和生境的叶片形态构建策略。土壤含水量通过影响土壤溶液的渗透压、土体通气性和透水性等因子^[15],营造了差异化的植被群落环境,使种群内每个植株面临不同的生存压力,为了提高自身的生境适合度^[16],植株通过改变叶性状间的资源分配模式,提高在邻体干扰条件下的光能利用效率,实现了土壤水分异质性生境中植物对叶片 P_n 的有效控制,从而维持了正常的生理代谢。因此,研究湿地植物叶片 P_n 和叶性状的关系的土壤水分响应,有助于理解植物实现光能利用效率最大化的表型可塑性机制。

芦苇(*Phragmites australis*)属于多年生根茎型禾本科植物,具有极强的环境适应能力,广泛分布生长于池沼、河岸、河溪边等多水地区,也是西北荒漠区沼泽湿地生态系统的优势植物。目前,学界围绕植物光合作用的反应机理^[17]、叶片光合参数与环境因子的关系^[18]、叶性状与叶片光合作用^[19-21]、叶片水分利用能力的关系^[22-23],以及湿地植物叶片功能性状^[14]等问题展开了广泛研究,有关芦苇在生境胁迫下的光合生理生态^[24]、空间分布格局^[25]等也得到了重视,但是关于土壤水分异质条件下湿地植物 P_n 与叶片性状间的变化关系尚不明晰。鉴于此,本研究以嘉峪关草湖国家湿地公园的芦苇为研究对象,通过分析土壤水分异质条件下芦苇 P_n 与叶性状的关系,试图明晰:(1)不同土壤水分梯度下芦苇 P_n 与叶性状存在何种关系?(2)形成这种关系的主要原因有哪些?旨在揭示土壤水分含量差异条件下芦苇叶性状的物理构建模式,有助于认识沼泽湿地芦苇叶性状之间协同与权衡的生理生态学机制。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区和样地概况

研究区位于甘肃省嘉峪关市新城镇草湖国家湿地公园,地理位置为 $39^{\circ}54'10.55'' - 39^{\circ}56'42.26''$ N, $98^{\circ}25'56.98'' - 98^{\circ}29'25.23''$ E,海拔 1426 — 1463 m,年平均气温 6.9°C ,年均降水量 85.3 mm,年均蒸发总量

2148.8 mm,日照充足,昼夜温差大,风沙多,冬冷夏热,属荒漠型的中温带干旱大陆性气候。由于处于酒泉东盆地地下水溢出带,地下水资源丰富,受到地下水以及季节性淹水的影响显著,土壤类型主要有草甸土、潮土、风沙土、沼泽土、泥炭土,植被以水生、湿生、挺水以及沙生植物为主。主要植物有芦苇(*Phragmites australis*)、假苇拂子茅(*Calamagrostis pseudophragmites*)、长苞香蒲(*Typha angustata*)、滨藜(*Atriplex patens*)、多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)、芨芨草(*Achnatherum splendens*)、碱蓬(*Suaeda glauca*)、藁草(*Scirpus triqueter*)、眼子菜(*Potamogeton distinctus*)、圆囊苔草(*Carex orbicularis*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、骆驼蓬(*Peganum harmala*)等。

1.2 实验方法

2016年8月中下旬,在实地观测的基础上,选择一块由水域边缘向外围平缓延伸,面积约4 hm²,芦苇为单一优势种的草本沼泽,随着地势的改变,地表水水位和地下水埋深发生了明显变化,湿地植被群落特性表现出相应的梯度性变化。首先进行水分梯度的划分,从湖边至芦苇群落末端,间隔5 m依次布置3条宽10 m、长80 m的样带,测量地表水水位和地下水埋深(在每条样带上从近湖岸开始间隔10 m测量地表水水位和地下水埋深,有地表水淹没的地段用卷尺测量水位;没有地表水的地段用铁铲挖至地下水流出,待水位稳定后测量地下水埋深),发现地表水水位介于0—0.3 m,地下水埋深介于0—0.6 m。为了便于研究,在3条平行样带上从湿地边缘向湖边依次设置3个梯度,分别为:1)远水区(I),离水域50—70 m,地下水埋深0.30—0.60 m该地段一般不会淹水,受湖泊水位影响极小;2)中水区(II),离水域25—45 m,地下水埋深0—0.30 m,该地段季节性淹水,土壤水分季节性饱和;3)近水区(III),离水域0—10 m该地段常年淹水,地表积水深度0—0.3 m,土壤水分一年中几乎所有时间均处于饱和状态;在每个水分梯度样地按“Z”字形设置6个2 m×2 m样方,总计18个样方。

首先进行湿地群落学调查,分别测定每个样方内每种植物的高度和密度(芦苇以株为单位);然后在每个样方随机选取6株芦苇(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,最后选取每个植株最外层4个方位充分伸展且健康完整的2—5个叶片,用于芦苇叶片光合特征和叶性状的调查:

(1)光合特征值测定: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 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,CO₂浓度约为340 $\mu\text{mol/mol}$,相对湿度(RH)保持在40%—50%,流速设定为750 $\mu\text{mol/s}$,叶室面积为8 cm²,对做好标记的每个叶片记录5组数据用于统计分析,分别测定叶片的 P_n 、 T_r 等参数^[26]。

(2)芦苇种群PAR的测定。选择晴朗无云的天气用手持光量子计(3415F, Walz, Plainfield, USA)于9:00—11:00对3个水分梯度内所有芦苇进行PAR测定,测定位置分别在植株上方(距冠层15 cm)、中层(株高1/2处)和地表(距地表15 cm处)^[27]。

(3)LA测定:将测定光合作用的叶片装入信封迅速带回实验室,用便携式激光LA仪(CI-202, Walz, Camas, USA)扫描每个叶片,利用Image软件计算扫描的单叶LA,最后将叶片装入信封,在80℃烘箱中烘干48 h,称质量(精度0.0001 g)。

(4)叶厚度测定:选用精度为0.02 mm的游标卡尺,将同一方向的五个叶片叠加后,沿着主脉方向,在距离主脉两侧约1 mm处各均匀选取3个点来进行测量,最后取平均值为单个叶片叶厚度。

(5)土壤含水量和电导率测定:在湿地群落学调查样方内随机挖掘1 m×1 m×0.5 m土壤剖面,用环刀(200 cm³)分5层间隔10 cm采取土样,重复3次,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,取出称重,计算出各样地0—50 cm土层土壤质量含水量。在室温下称取过2 mm筛的风干土样10 g,加50 mL去CO₂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^[28];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

对不同土壤水分样地湿地群落生物学特征和芦苇种群的各功能性状的实验数据进行分析,对芦苇的 P_n 、 LA 和叶厚度先进行以 10 为底的对数转换,使之符合正态分布后再进行分析。利用线性回归的方法对不同土壤水分条件下芦苇 P_n 和叶性状的关系进行研究,对同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 SPSS21.0 软件进行,绘图软件采用 SigmaPlot 10.0 和 Excel。

2 结果和分析

2.1 同样地湿地群落生物学特征和土壤理化性质

同样地湿地群落的生物学特征和土壤理化性质的变化如表 1 所示。土壤含水量、电导率和光合有效辐射(PAR)在 3 个实验样地中存在显著差异($P < 0.05$, 表 1),从样地(Ⅰ)到样地(Ⅲ)土壤含水量增加了 1.65 倍,PAR 减少了 52.52%,土壤电导率减少了 73.36%;随着土壤含水量的逐步增加和土壤电导率的逐渐减小,芦苇高度和地上生物量随之增加,从样地(Ⅰ)到样地(Ⅲ)分别增加了 1.32 倍和 1.94 倍,且十分显著。表明样地(Ⅰ)的土壤盐碱化程度最高,群落内的光照强烈,样地(Ⅱ)的光照环境、土壤盐分较高、土壤含水量居中,环境胁迫有所减弱,而在样地(Ⅲ)土壤盐分含量最低,土壤含水量充足。由此表明在 3 个样地中,芦苇种群更适宜在样地(Ⅲ)生长。

表 1 同样地的湿地群落生物学特征和土壤特性(数值为平均值±标准误差)

Table 1 Biological characteristics and soil characteristics of wetland community in different plots (mean ± SE)

样地 Plot	土壤含水量 Soil moisture content/%	土壤电导率 Soil electrical conductivity/ (ms/cm)	光合有效辐射(PAR) Photosynthetically active radiation/ ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	高度 Height/cm	地上生物量 Aboveground biomass/ (g/m^2)
Ⅰ	28.94±1.45c	2.44±0.12a	1236.3±3.78c	141.80±7.09c	1088.12±54.40c
Ⅱ	45.97±2.30b	1.85±0.09b	866.0±4.43b	191.60±9.58b	1759.36±87.97b
Ⅲ	76.81±3.84a	0.65±0.03c	587.0±4.99a	328.80±16.64a	3195.32±159.77a

样地设置:样地Ⅰ(地下水埋深 0.3—0.6 m);样地Ⅱ(地下水埋深 0—0.3 m);样地Ⅲ(地表水水位 0—0.3 m);同列不同小写字母表示样地间差异显著($P < 0.05$)

2.2 芦苇叶性状特征和光合特性分析

如表 2 所示,随着土壤含水量的增加,芦苇的 LA 呈增大的趋势,从样地(Ⅰ)到样地(Ⅲ)增加了 2.73 倍;芦苇的叶厚度呈减小趋势,从样地(Ⅰ)到样地(Ⅲ)减少了 25%;叶干重呈现先减小后增加的趋势,总体增加了 0.85 倍; P_n 和蒸腾速率(T_r)均呈增加趋势,从样地(Ⅰ)到样地(Ⅲ)分别分别增加了 1.17 和 0.17 倍。表明芦苇叶片形状和光合特性在 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。

表 2 同样地芦苇叶性状与光合生理参数特征(数值为平均值±标准误差)

Table 2 Leaf traits characteristics and photosynthetic physiological parameters of *Phragmites australis* in different plots (mean ± SE)

样地 Plot	Ⅰ	Ⅱ	Ⅲ
叶面积 Leaf area/ cm^2	7.71 ± 0.36c	14.19 ± 0.71b	28.75 ± 1.44a
叶厚度 Leaf thickness /mm	0.36 ± 0.02a	0.32 ± 0.02b	0.27 ± 0.01c
叶干重 Leaf dry weight/g	0.39 ± 0.02b	0.22 ± 0.01c	0.72 ± 0.04a
净光合速率 P_n Net photosynthesis rate/ ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$)	3.39 ± 0.17c	4.41 ± 0.22b	7.34 ± 0.37a
蒸腾速率 T_r Transpiration rate / ($\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{s}$)	1.00 ± 0.05b	1.04 ± 0.05b	1.17 ± 0.06a
气孔导度 G_s Stomatal conductance / ($\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	102.21 ± 5.09b	90.03 ± 4.48c	118.50 ± 5.90a
胞间 CO_2 浓度 C_i Interacellular CO_2 concentration/ ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)	389.44 ± 19.38a	360.70 ± 17.95a	290.58 ± 14.46ab
相对湿度 RH Relative humidity/%	65.23 ± 3.25a	62.83 ± 3.13a	62.10 ± 3.09a

同行不同小写字母表示样地间差异显著($P < 0.05$)

2.3 芦苇 P_n 和 LA 的关系分析

不同土壤含水量环境下芦苇种群 LA 和 P_n 的关系存在显著差异 ($P < 0.05$, 图 1)。Pearson 相关性分析表明,芦苇叶片 LA 与 P_n 在低含水量 (I) 样地呈极显著负相关,在样地 (III) 和样地 (II) 均呈现正相关,且在样地 (III) 达到极显著水平 ($P < 0.01$, 图 1)。表明随着土壤含水量的增加,芦苇的 LA 与 P_n 均逐渐增大,样地 (I) 芦苇 P_n 和 LA 呈显著的权衡关系,样地 (III) 芦苇 P_n 和 LA 呈显著的协同关系,样地 (II) 是芦苇 LA 和 P_n 逐渐增加的过渡区域。

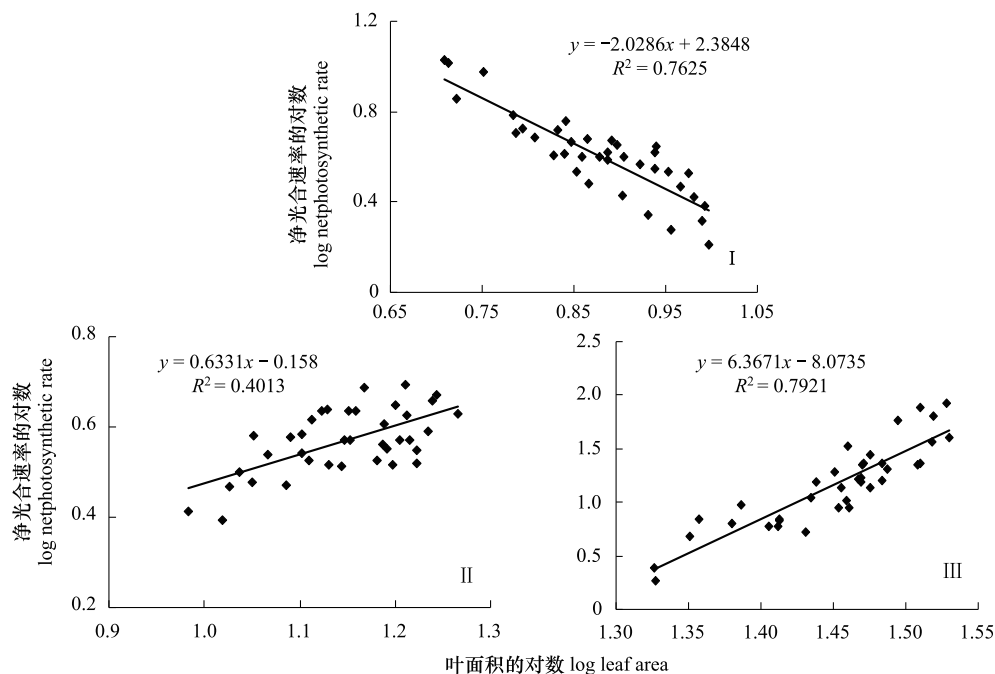


图 1 不同样地芦苇净光合速率 (P_n) 与叶面积 (LA) 的关系

Fig.1 Relationship between net photosynthetic rate (P_n) and leaf area (LA) of *Phragmites australis* among different plot

2.4 芦苇 P_n 和叶厚度的关系分析

不同土壤含水量环境下芦苇种群叶厚度和 P_n 的关系存在显著差异 ($P < 0.05$, 图 1)。Pearson 相关性分析表明,芦苇叶片叶厚度与 P_n 在样地 (I) 呈极显著正相关,在样地 (III) 和样地 (II) 均呈现负相关,且在样地 (III) 达到极显著水平 ($P < 0.01$, 图 2)。表明随着土壤含水量的增加,芦苇的叶厚度与 P_n 均逐渐减小,样地 (I) 芦苇 P_n 和叶厚度呈显著的协同关系,样地 (III) 芦苇 P_n 和叶厚度呈显著的权衡关系,样地 (II) 是芦苇 P_n 逐渐增加的过渡区域,叶厚度逐渐减小的过渡区域。

3 讨论

光是植物光合作用的首要影响因子,光强、光质及光照时间的变化直接或间接影响着植物的生长繁殖^[29],植物在长期的进化过程中,形成了适应自身需光特性的叶性状构建机制^[30]。叶大小和叶厚度的空间异质性体现了植物应对密度制约和邻体干扰,响应光合生理需求的资源权衡策略^[31]。本研究发现,样地 (I) 和样地 (III) 芦苇的 P_n 与 LA 之间分别存在极显著负相关和正相关关系 ($P < 0.01$),而与叶厚度之间分别存在极显著正相关和负相关关系 ($P < 0.01$);在样地 (II),芦苇的 P_n 与 LA 之间呈显著正相关关系 ($P < 0.05$),与叶厚度之间仅呈显著负相关关系 ($P < 0.05$)。在湿地生境中,土壤含水量在很大程度上影响着其他生境因子的形成与组合,进而引起湿地群落环境发生分异,湿地植物会适时调整自身叶片功能性状间的资源配置模式,提高对资源的利用效率和种间、种内的竞争能力。

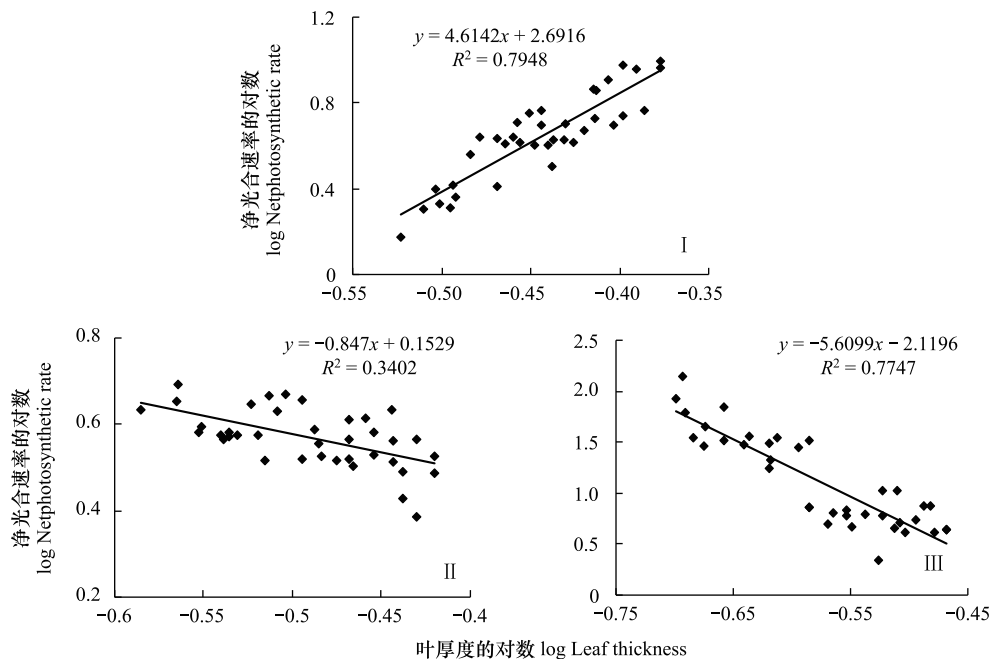


图 2 不同样地芦苇净光合速率 (P_n) 与叶厚度的关系

Fig.2 Relationship between net photosynthetic rate (P_n) and leaf thickness of *Phragmites australis* among different plot

3.1 土壤含水量饱和条件下湿地植物芦苇 P_n 与叶性状的关系

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 LA 、叶厚度等叶性状^[32],低光照条件下植物种群为了截获更多的光资源会倾向于用有限的光合产物创建更大的受光面积,以最大程度的获取光资源和调控叶片内水分供给与散失之间的平衡^[33]。生长在近水区(样地Ⅲ)芦苇种群的高度、盖度和地上生物量均较高(表 1),种群内部较大的拥挤度和隐蔽度造成了植株间强烈的遮阴,为了保证其生命活动对光合产物的需求,芦苇需要加大叶片的光捕获面积,以利于积累更多的光合同化产物;较大的叶厚度可能会使芦苇自身的机械重量增加,不利于芦苇保持其固有形态,因而芦苇选择了大而薄的叶片并获得了较高的 P_n 。主要原因有:(1)该样地临株间的遮阴强烈,使芦苇叶片接受到的太阳光较弱,持续时间相对较短,唯一的光源是短暂穿透层层遮挡的光斑(表 1),近水区的芦苇种群光能利用率低,为了保证少量干物质投资下捕光表面积和光合收益的最大化,并且能够降低自身的机械重量^[34],芦苇倾向大而薄的叶片构型模式(表 1、图 2),形成了最大的 LA ,从而减弱了来自相邻植株的光抑制作用,保证了最大光合作用面积和有机物同化速率^[35]。(2)较小的叶厚度拉近了气孔与叶片表面的距离,减小了叶片光合作用中的水分传输阻力,该样地土壤含水量较高(表 1),不存在干旱胁迫的压力,环境选择偏利于具有较大水分蒸腾能力的植物,因而芦苇形成了较高的蒸腾速率(表 2),从而增大了叶片的呼吸耗能,使植物的 P_n 降低(图 2),导致叶厚度和 P_n 间形成了极显著的负相关关系($P < 0.01$)。与 WestGB^[36]等提出的“自然选择的压力必然使其向最优化的方向进化,使得与外界环境的交换面积和新陈代谢效率最大化,并使营养物质运输距离和时间最小化”的观点一致。

3.2 土壤含水量胁迫条件下湿地植物芦苇 P_n 与叶性状的关系

土壤水分是连接气候变化和植被覆盖动态的关键因子,其运动和变化,不但影响植物生长,也改变了土壤中各种物质与能量的运动过程^[37],水分胁迫往往影响植被群落的郁闭度和植物种群的光合效率^[38]。远水区(样地Ⅰ)土壤含水量低,群落高度和盖度最小(表 1),在实验过程中发现芦苇株丛间无明显的干扰和遮光现象,芦苇面临光照强烈和高电导率的双重胁迫,若将有限资源投入到 LA 上,延缓了叶片的散热时间的同时加重了植株的蒸腾失水,使其陷于消极的竞争态势^[39],因此,芦苇植株倾向于选择小叶模式,形成了较小的 LA (表 1),将更多的干物质用于构建保卫组织,增加叶片厚度,使得水分运输的阻力增加,植物 T_L 及光合能力下

降,从而降低了 P_n , 导致 P_n 与 LA 间形成了极显著负相关关系 ($P < 0.01$, 图 1), 与叶厚度间形成了极显著正相关关系 ($P < 0.01$, 图 2)。主要原因有: (1) 该生境土壤含水量低、电导率大, 降低了土壤的渗透势, 使植物面临水盐双重胁迫的困境, 阻碍了芦苇根系的吸水作用^[40], 芦苇通过减小叶面积避免了强烈的蒸腾作用引起的自身失水, 达到了小叶易进行热量和物质交换的目的, 有利于保持芦苇生命活动水分供需之间的平衡。因而, 生长在远水区的芦苇选择了较小的 LA 。(2) 随着 LA 的减小, 芦苇将干物质更多地用于构建叶肉细胞密度和叶片厚度, 较长的栅栏细胞和紧密排列的细胞层能减少光辐射的穿透量, 既避免了强光对叶片灼伤又增加了叶绿素含量, 保证了芦苇光合作用的正常进行, 获得了较大的 P_n , 在芦苇 P_n 与叶厚度间形成了极显著正相关关系 ($P < 0.01$, 图 2)。

3.3 土壤含水量适中条件下湿地植物芦苇 P_n 与叶性状的关系

植物在面临异质性生境条件时各构件会表现出不同的生态策略, 能够把资源最优地分配给不同的器官, 以规避环境压力^[41]。在中水区(样地 II), 土壤含水量等理化性质都发生了变化(表 1), 种内对生存空间和光照的竞争均有所缓和, 芦苇种群地上生物量、密度、 P_n 和蒸腾速率均居中(表 1, 表 2)。生长在该生境中的芦苇无需增大叶面积或叶厚度也可获得较高的光合产物, 因此芦苇选择了叶大小和叶厚度均衡生长的策略, 既满足了芦苇生长所需的光合产物, 又兼顾了植株对蒸腾耗水等的需求, 可以最大限度地占有地上部分资源和拓展生存空间, 有利于减小种群内部生态位重叠, 避免不必要的种内光水资源竞争。因此, 生长在样地(II) 的芦苇的 P_n 与 LA 及叶厚度之间仅达到显著的相关性水平 ($P < 0.05$, 图 2, 图 3), 是 LA 由大到小、叶厚度由小到大转变的过渡区域, 这是光合产物在不同构件及功能间协调分配的结果。

4 结论

植物 P_n 与叶性状的关系是植物叶片生理功能对环境适应过程的表现, 体现了土壤含水量异质性生境下芦苇 LA 和叶厚度之间的资源权衡机制。本研究发现: 随着土壤含水量的改变, 芦苇群落环境发生了明显变化, 芦苇通过调整叶性状的特征来适应生境的变化。 P_n 与叶性状间存在一种协调性, 为了保证植株在有限资源下光合收益的最大化, 生长在近水区的芦苇选择了较大的 LA 和较小的叶厚度, 以截获更多的光资源; 而生长在远水区的芦苇选择了减小 LA , 增大叶厚度的构建模式, 实现了光资源的有效利用以及叶片对强光的防护。本文仅从土壤含水量差异的视角分析了芦苇叶性状与 P_n 的关系, 土壤养分、地形、植物激素等也是影响植物叶性状与功能的重要因素, 探索不同因素的相互作用对湿地植物叶片光合作用适应性的调控机理, 是今后关注的重点。

参考文献(References):

- [1] 邹学校, 马艳青, 张竹青, 陈文超, 刘荣云, 戴雄泽. 环境因子对辣椒光合与蒸腾特性的影响. 植物资源与环境学报, 2005, 14(4): 15-20.
- [2] 赵瑾. 鲜黄梨 3 种不同树形树冠结构特征与光照分布的研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2010.
- [3] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94(25): 13730-13734.
- [4] Wright IJ, Westoby M. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. New Phytologist, 2002, 155(3): 403-416.
- [5] Kikuzawa K. Acost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. The American Naturalist, 1991, 138(5): 1250-1263.
- [6] Li L, McCormack M L, Ma C G, Kong D L, Zhang Q, Chen X Y, Zeng H, Niinemets Ü, GUO D L. Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests. Ecology Letters, 2015, 18(9): 899-906.
- [7] 丁曼, 温仲明, 郑颖. 黄土丘陵区植物功能性状的尺度变化与依赖. 生态学报, 2014, 34(9): 2308-2315.
- [8] 祁建, 马克明, 张育新. 北京东灵山不同坡位辽东栎(*Quercus liaotungensis*) 叶属性的比较. 生态学报, 2008, 28(01): 122-128.
- [9] 段媛媛, 宋丽娟, 牛素旗, 黄婷, 杨改河, 郝文芳. 不同林龄刺槐叶功能性状差异及其与土壤养分的关系. 应用生态学报, 2017, 28(1):

28-36.

- [10] Agustí S, Enríquez S, Frost-Christensen H, Sand-Jensen K, Duarte C M. Light harvesting among photosynthetic organisms. *Functional Ecology*, 1994, 8(2): 273-279.
- [11] Vile D, Garnier E, Shipley B, Laurent G, Navas M L, Roumet C, Lavorel S, Díaz S, Hodgson J G, Lloret F, Midgley G F, Poorter H, Rutherford M C, Wilson P J, Wright I J. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany*, 2005, 96(6): 1129-1136.
- [12] 罗璐, 申国珍, 谢宗强, 喻杰. 神农架海拔梯度上 4 种典型森林的乔木叶片功能性状特征. *生态学报*, 2011, 31(21): 6420-6428.
- [13] 黄文娟, 李志军, 杨赵平, 白冠章. 胡杨异形叶结构型性状及其相互关系. *生态学报*, 2010, 30(17): 4636-4642.
- [14] 党晶晶, 赵成章, 李钰, 侯兆疆, 董小刚. 祁连山高寒草地甘肃臭草叶性状与坡向间的关系. *植物生态学报*, 2015, 39(01): 23-31.
- [15] 尹勤瑞. 盐碱化对土壤物理及水动力学性质的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011.
- [16] 黎磊, 周道玮, 盛连喜. 密度制约决定的植物生物量分配格局. *生态学杂志*, 2011, 30(8): 1579-1589.
- [17] Wang H Y, Lin S, Allen J P, Williams J C, Blankert S, Laser C, Woodbury N W. Protein dynamics control the kinetics of initial electron transfer in photosynthesis. *Science*, 2007, 316(5825): 747-750.
- [18] 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.
- [19] Brodribb T J, Feild T S, Sack L. Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. *Functional Plant Biology*, 2010, 37(6): 488-498.
- [20] 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): 837.
- [21] 李群, 赵成章, 王继伟, 赵连春, 徐婷, 韩玲. 张掖湿地芦苇比叶面积和水分利用效率的关系. *生态学报*, 2017, 37(15): 4956-4962.
- [22] Zhang S B, Guan Z J, Sun M, Zhang J J, Cao K F, Hu H. Evolutionary association of stomatal traits with leaf vein density in *Paphiopedilum*, *Orchidaceae*. *PLOS ONE*, 2012, 7(6): e40080.
- [23] 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.
- [24] 胡楚琦, 刘金珂, 王天弘, 王文琳, 卢山, 周长芳. 三种盐胁迫对互花米草和芦苇光合作用的影响. *植物生态学报*, 2015, 39(1): 92-103.
- [25] 张莹花, 刘世增, 纪永福, 刘俊虎, 李发明, 李银科. 石羊河中游河岸芦苇 (*Phragmites australis*) 群落空间格局. *中国沙漠*, 2016, 36(2): 342-348.
- [26] 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.
- [27] 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.
- [28] 张雅琼, 梁存柱, 王伟, 王立新, 彭江涛, 闫建成, 贾成朕. 芨芨草群落土壤盐分特征. *生态学杂志*, 2010, 29(12): 2438-2443.
- [29] 许大全. 光合作用学. 北京: 科学出版社, 2013, 94-95.
- [30] 张聪颖, 方炎明, 姬红利, 马成涛. 遮荫处理对红叶石楠和洒金桃叶珊瑚光合特性的影响. *应用生态学报*, 2011, 22(07): 1743-1749.
- [31] Funk J L, Vitousek P M. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature*, 2007, 446(7139): 1079-1081.
- [32] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [33] 罗震, 陈立平, 黄玉盈, 张云清. 连续体结构的拓扑优化设计. *力学进展*, 2004, 34(4): 463-476.
- [34] 史元春. 兰州北山刺槐主要功能性状的坡向差异研究[D]. 兰州: 西北师范大学, 2015.
- [35] 丁俊祥, 邹杰, 唐立松, 刘卫国. 克里雅河流域荒漠-绿洲交错带 3 种不同生活型植物的光合特性. *生态学报*, 2015, 35(3): 733-741.
- [36] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 1997, 276(5309): 122-126.
- [37] 柴雯, 王根绪, 李元寿, 胡宏昌. 长江源区不同植被覆盖下土壤水分对降水的响应. *冰川冻土*, 2008, 30(2): 329-336.
- [38] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 吴芹, 徐志强, 徐萍. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响. *生态学报*, 2013, 33(5): 1386-1396.
- [39] 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(01): 81-91.
- [40] 于鸿莹, 陈莹婷, 许振柱, 周广胜. 内蒙古荒漠草原植物叶片功能性状关系及其经济谱分析. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 1029-1040.
- [41] Yang D M, Li G Y, Sun S C. The generality of leaf size versus number trade-off in temperate woody species. *Annals of Botany*, 2008, 102(4): 623-629.