

DOI: 10.5846/stxb201904250851

李子琴, 赵成章, 赵夏纬, 李群, 苟芳珍, 任杰, 马俊逸. 小苏打湖湿地典型泌盐植物海乳草叶性状和光合特性对淹水的响应. 生态学报, 2021, 41(11): 4476-4483.

Li Z Q, Zhao C Z, Zhao X W, Li Q, Gou F Z, Ren J, Ma J Y. Responses of leaf traits and photosynthetic characteristics of *Glaux maritima* L to different flooded habitats in the typical salt-salted plant of Xiaosugan Lake wetland. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(11): 4476-4483.

# 小苏打湖湿地典型泌盐植物海乳草叶性状和光合特性对淹水的响应

李子琴, 赵成章\*, 赵夏纬, 李群, 苟芳珍, 任杰, 马俊逸

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:** 植物叶性状与光合生理特性对淹水的响应分析, 有助于理解水淹生境中沼泽湿地植物叶片构建模型及其光合作用机理。按照小苏打湖湖水泛滥区静水滞留时间长短变化设置: I(轻度淹水区, 静水滞留 60—90 d)、II(中度淹水区, 静水滞留 90—150 d)、III(重度淹水区, 静水滞留 150—210 d) 3 个梯度, 研究了小苏打湖湿地典型泌盐植物海乳草叶性状与光合生理特性对不同淹水生境的响应变化。结果表明: 随着静水滞留时间变长, 土壤含水量逐渐增大, 含盐量和光合有效辐射逐渐减小, 湿地群落的盖度、密度呈增加趋势, 地上生物量呈先减小后增加趋势; 海乳草叶片的叶面积呈增加趋势, 叶厚度、净光合速率和气孔导度呈减小趋势, 叶干重和蒸腾速率变化不明显; 不同生境条件下的海乳草净光合速率、蒸腾速率与叶面积、叶厚度之间均存在着显著差异 ( $P < 0.05$ )。随着静水滞留时间的延长, 海乳草选择增大叶面积, 减小叶厚度的生长策略, 适时调整叶片的净光合速率, 实现植物叶片对吸收光能的有效利用, 体现了植物在异质性生境中叶性状间的资源分配策略和光合产物积累模式。

**关键词:** 叶性状; 光合特性; 静水滞留; 海乳草; 小苏打湖湿地

## Responses of leaf traits and photosynthetic characteristics of *Glaux maritima* L to different flooded habitats in the typical salt-salted plant of Xiaosugan Lake wetland

LI Ziqin, ZHAO Chengzhang\*, ZHAO Xiawei, LI Qun, GOU Fangzhen, REN Jie, MA Junyi

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 response analysis of plant leaf traits and photosynthetic physiological characteristics to flooding is helpful to understand the leaf construction model and photosynthesis mechanism of marsh wetland plants in the flooded habitats. The sample area was divided into three levels based on the length of the still water retention time in the lake flooding area of Xiaosugan Lake wetland: I (mild flooded field, still water retention 60—90 d), II (moderately flooded area, still water retention 90—150 d), III (heavy flooded area, still water retention 150—210 d). The results showed that with the increasing still water retention time, the soil moisture was gradually increased, the soil salinity and photosynthetically active radiation were gradually reduced, the coverage and density of wetland communities were increased, the aboveground biomass exhibited increase first and decrease afterwards, the leaf area of *Glaux maritima* L increased and the leaf thickness, net photosynthetic rate, stomatal conductance decreased, the leaf dry weight and transpiration rate did not change significantly. There were significant differences in the relationship between net photosynthetic rate, photosynthetic rate and

基金项目: 国家自然科学基金项目(41861009, 41461013)

收稿日期: 2019-04-25; 网络出版日期: 2021-04-06

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

leaf area, leaf thickness of *Glaux maritima* L under different habitat conditions ( $P < 0.05$ ). With the extension of the still water retention time, the *Glaux maritima* L leaves selected the strategy to increase leaf area and reduce leaf thickness, improve the light energy utilization efficiency and reduce the net photosynthetic rate growth, which reflected the resource allocation strategy and photosynthetic product accumulation model of plant leaf traits in heterogeneous habitats.

**Key Words:** leaf traits; photosynthetic characteristics; still water retention; *Glaux maritima* L; Xiaosugan Lake wetland

植物是一个功能和结构平衡的生命体<sup>[1-2]</sup>,为了提高自身的生境适合度,植物往往通过权衡叶片各功能性状间的资源分配策略,形成了与环境相适应的叶片构型及其光合特性<sup>[3]</sup>。叶片是植物能量和物质转化的重要场所,叶片功能性状能够反映植物在不同生境下植株生长的调整策略以及对所吸收光能的利用水平,体现了植物在叶片光截获、碳同化和水分利用等方面的生态策略<sup>[4-6]</sup>。叶面积作为衡量叶片光合能力大小的重要指标<sup>[7]</sup>,影响植物与外界环境气体、能量等的交换<sup>[4]</sup>;叶厚度在植物生长方面扮演着重要角色,通过调控叶肉细胞中栅栏组织和气孔的构建模式,影响着植物的碳同化产物生产和积累效率<sup>[8]</sup>。有研究表明植物叶片面积、厚度与叶片光合效率关系十分密切,叶片可以通过权衡叶面积、叶厚度之间的生物量分配机制,实现不同环境条件下植物基础功能的有效发挥和植物光合作用的正常进行<sup>[3]</sup>。蒸腾速率和净光合速率作为衡量光合能力的重要指标,不仅能反应植物通过调节自身水分损耗适应不同环境的能力<sup>[9]</sup>,而且可反映特定生境中植物的资源利用效率<sup>[10]</sup>。植物能够通过叶片功能性状在形态和结构上的可塑性,改变叶片的光合生理特征实现植物叶片光合效率的最大化,反映了植物与环境协同适应的生存策略<sup>[10-12]</sup>。淹水条件是内陆盐沼湿地植物最常见的逆境胁迫因子,季节性淹水所引起的土壤水盐含量空间分异格局,能够营造差异化的群落环境,迫使植物调整叶面积、叶厚度等叶片功能性状间的资源分配模式,差异化地调控叶片净光合速率、蒸腾作用等生理生态功能,最大限度地适应外界环境因子的变化,维持植物的正常生理代谢水平,增强植物种群的生长发育速度和更新能力<sup>[13-15]</sup>。因此,研究盐沼湿地植物光合特性与叶性状在不同淹水生境下的响应变化,有助于理解内陆盐沼湿地植物叶片功能性状对异质性生境的响应机制。

海乳草(*Glaux maritima* L)属报春花科多年生草本植物,喜生于土壤潮湿或地势低洼积水的生境,以及土壤轻中度盐渍化的低湿草甸、荒漠、盐碱地和沼泽草甸等,是典型的湿生泌盐植物。目前学术界围绕植物光合特性与环境因子的关系<sup>[16-17]</sup>、各生态型植物的耐盐差异性<sup>[18]</sup>、盐胁迫对光合指标的影响<sup>[19]</sup>、不同水盐梯度对植物光合特性的影响<sup>[20-21]</sup>以及湿地植物功能性状<sup>[22]</sup>等问题展开了广泛研究,有关海乳草在不同盐浓度环境中的叶片形态结构特征<sup>[23]</sup>和叶片形态解剖学特征<sup>[24]</sup>也得到了一定重视,但是有关水盐空间异质条件下湿地泌盐植物海乳草叶性状与光合生理特性的变化规律还尚不明确。鉴于此,本研究以甘肃省小苏干湖湿地的海乳草为研究对象,通过分析3种淹水梯度下海乳草光合特征与叶性状的响应变化,试图明晰:(1)不同淹水梯度下的叶性状与光合特性是否存在差异性?(2)形成这种差异性的原因有哪些?旨在揭示植物在不同生境条件下的光合作用过程及生态适应机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区和样地概况

研究区位于阿克塞小苏干湖自然保护区,处于青藏高原柴达木盆地北缘阿尔金山、党河南山、塞什腾山和吐尔根达坂山之间的花海子高原盆地,地理位置为 $39^{\circ}01'25''$ — $39^{\circ}05'32''$ N,  $94^{\circ}10'33''$ — $94^{\circ}14'43''$ E,海拔2807—2808 m,属典型的内陆高寒半干旱气候,年均气温 $< -0.4^{\circ}\text{C}$ ,1月份平均气温为 $-14^{\circ}\text{C}$ ,7月份平均气温为 $13.8^{\circ}\text{C}$ ,年均降水量77.6 mm,蒸发量1964.8 mm,年日照时数3100—3500 h,干燥度30,无霜期90 d左右。苏干湖水系属柴达木内流河水系,土壤主要以草甸土、草甸沼泽土和盐土为主,植被在应对寒冷、干旱和土壤盐渍化等生境条件,形成了植株矮小、根系发达且具深根性和泌盐功能的区域性生态特征,主要植物有珠芽蓼

(*Polygonum viviparum*)、海乳草(*Glaux maritima*)、碱蓬(*Suaeda glauca*)、芦苇(*Phragmites australis*)、芨芨草(*Achnatherum splendens*)、赖草(*Leymus secalinus*)、海韭菜(*Triglochin palustre*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)、水麦冬(*Triglochin maritimum*)、盐角草(*Salicornia europaea*)等。

## 1.2 实验方法

小苏干湖是一个具有出口的微咸水湖,苏干湖周围盐沼湿地的水淹频率每年一次,每年 11 月至次年 4 月湿地表面有静水滞留,5 月回归,其它时间湿地暴露在空气中,根据自然保护区 20 多年来的水文记录,湖水泛滥区宽度 650—715 m 左右。为便于实验的调查研究,2018 年 8 月中下旬,在小苏干湖北边地势平缓区域从湖岸边缘向多年的潮水线末端设置 1 条宽 50 m,长 350 m 的平行样带,该样带海乳草为湿地群落的主要植物;依据历年小苏干湖洪水泛滥和退水痕迹,测算的盐沼湿地淹水时长,将该样带划分为 3 个样地(I、II 和 III),分别如下:(1)样地 I 为轻度淹水区,离湖岸 220—350 m,静水滞留时间:当年 11 月下旬—次年 2 月上旬,60—90 d,土壤盐渍化严重,海乳草植株矮小,茎呈匍匐状,叶片肉质化,碱地风毛菊和早熟禾为共同优势种,海乳草、盐角草伴生呈片状分布;(2)样地 II 为中度淹水区,离湖岸 50—220 m,静水滞留时间:当年 11 月下旬—次年 4 月上旬,90—150 d,土壤盐渍化较轻,叶片轻度肉质化,海乳草为群落优势种,碱地风毛菊和盐角草零星分布;(3)样地 III 为重度淹水区,离湖岸 0—50 m,静水滞留时间:当年 11 月下旬—次年 6 月上旬,淹水 150—210 d,以泥炭土为主,土壤盐渍化程度低,植被覆盖度较高,海乳草茎秆直立,叶片肉质化不明显,海乳草和早熟禾为群落的共同优势种。在每个样地内设置 2 个 10 m×10 m 的实验样方,共计 6 个固定实验样方。

(1)湿地群落学调查:在每个实验样方内用交叉对角线法选取 6 个 1 m×1 m 的小样方,分别测量样方内全部植物的高度、盖度、密度和地上生物量;每个样方内随机选取 6 株海乳草,齐地剪取放入信封袋中带回实验室进行其他数据测量。

(2)光合特征值测定:在天气晴朗的上午 10:00—11:00 测定海乳草的光合特征,使用 GFS-3000 便携式光合测量系统(Heinz Walz GmbH, Bavaria, Germany),测量时使用人工红蓝光源,将光合有效辐射(Photosynthetically active radiation, PAR)、CO<sub>2</sub>浓度、流速和相对湿度(Relative humidity, RH)分别设置为 1200 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>、340 μmol/mol、750 μmol/s 和 40%—50%,从样地随机选取 5 株海乳草,在每个植株上选取 4 片健康成熟的叶片分别测定净光合速率、蒸腾速率等参数,并计算水分利用效率(Water use efficiency, WUE =  $P_n/T_r$ )。

(3)叶性状测定:使用 100 分度游标卡尺避开叶脉,在 10 片供试叶片不同部位测量 5 次,取平均值为该植株叶厚度。将采集的每株海乳草从茎基部向上随机选取 10 片健康的叶片,擦干净后用便携式激光叶面积仪(CI-202, Walz, Camas, USA)测定每片叶子的面积并记录,取平均值为该植株的单叶叶面积,将测完叶面积的叶片装入信封放入烘箱 80℃烘干,48 h 以后取出称重,并计算比叶面积。

(4)叶绿素测定:使用叶绿素计(SPAD-502, Minolta, Japan),测量时尽量避开叶片叶脉部分,在每个叶片的的不同部位测量 5 次,取平均值作为该个体的叶绿素含量。

(5)光合有效辐射测定:选择晴朗无云的天气,于 9:00—11:00 对 3 个生境中的海乳草植株上方、中层和地表,用手持光量子计(3415F, Walz, Plainfield, USA)进行光合有效辐射测定。

(6)土壤含水量测定: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 cm<sup>3</sup>)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质量,然后带回实验室在 105℃的烘箱内烘 12 h,取出称质量,计算出各样地 0—50 cm 土层土壤质量含水量。

(7)土壤盐分和电导率测定:在每个采样点用土钻(内径 35 mm)以 10 cm 为间隔分 3 层采集地下 30 cm 土样(每份土样湿重不少于 600 g),除去地上凋谢物和石块等杂质后带回室内,用电导法测定土壤含盐量<sup>[25]</sup>。

## 1.3 数据处理

不同样地海乳草叶面积、叶厚度、净光合速率和蒸腾速率进行以 10 为底的对数转换,使之符合正态分布

后采用线性回归方法分析(Regression Analysis),采用单因素方差分析(ANOVA)比较不同梯度间海乳草的叶面积、叶厚度和叶绿素等功能性状,实验数据采用 SPSS 22.0 软件进行处理分析,用 Excel 2013 软件绘图。

## 2 结果分析

### 2.1 不同样地的群落生物学特征和土壤理化性质

受淹水时间长短的影响,3 个样地的土壤含水量和电导率均呈现出显著的差异性( $P < 0.05$ , 表 1)。样地(I)土壤含水量最小、电导率和 PAR 最大,植物受干旱与盐碱胁迫的影响盖度和密度处于较低水平,高度和地上生物量呈适中状态;样地(III)土壤含水量最大、电导率最小,群落光照充足,植物具有充足的水源供给,土壤盐碱化程度较弱以泥炭土为主,湿度群落的高度处于最高水平比样地(II)增加了 309.44%,其盖度、密度和地上生物量也均达到最高水平,分别比样地(I)增加了 32.97%、21.08%和 132.01%;样地(II)处于过渡带,土壤含水量和电导率,湿地群落的密度和盖度都呈适中状态,高度和地上生物量则达到最低水平。

表 1 不同湿地群落的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 different wetland communities (mean±SE)

样地 Plot	盖度 Coverage/%	高度 Height/cm	密度 Density/(株/m <sup>2</sup> )	土壤含水量 Soil moisture content/%	土壤电导率 Soil electricat conductivity/ (ms/cm)	地上生物量 Aboveground biomass/ (g/m <sup>2</sup> )	光合有效辐射(PAR) Photosynthetically active radiation/ (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )
I	74.0±7.48 b	9.73±6.18 b	332±29.78 a	31.79±1.59 c	9.94±0.50 a	165.30±8.27 b	1460.01±2.47 a
II	78.0±7.76 b	5.95±3.74 b	391±38.20 a	39.12±1.96 b	7.52±0.30 b	121.66±6.08 c	1147.67±2.06 b
III	98.4±9.21 a	39.80±3.89 a	402±54.41 a	59.63±2.98 a	3.85±0.19 c	383.52±13.74 a	1111.67±4.41 c

同列不同小写字母表示样地间差异显著( $P < 0.05$ )

### 2.2 海乳草叶性状分析

不同生境下海乳草的叶性状的变化如表 2 所示。随着土壤含水量的增加和含盐量的降低,海乳草叶片的叶面积、比叶面积呈逐渐增大的趋势,样地 III 比样地 I 分别增加了 40.77%、45.36%,样地 II 与样地 I 无显著差异( $P > 0.05$ );海乳草的叶厚度则呈逐渐减小的趋势,从样地 I 到样地 III 减小了 24.01%,样地 II 与样地 I 也无显著差异( $P > 0.05$ );海乳草的叶干重呈先增大后减小的趋势,极大值为样地 II,但样地 I, II, III 之间无显著差异( $P > 0.05$ );海乳草的叶绿素呈逐渐减小的趋势,由样地(I)到样地(III)减小了 48.62%。

表 2 不同样地海乳草叶性状特征(数值为平均值±标准误差)

Table 2 Leaf traits characteristics of *Glaux maritima* L in different plots (mean±SE)

样地 Plot	I	II	III
叶面积 Leaf area/cm <sup>2</sup>	0.233±0.040b	0.276±0.025b	0.328±0.026a
叶厚度 Leaf thickness/mm	0.084±0.004a	0.082±0.007a	0.064±0.005b
比叶面积 Specific leaf area/(cm <sup>2</sup> /g)	20.060±2.18b	23.490±2.26b	29.160±2.31a
叶干重 Leaf dry weight/mg	11.620±1.01a	11.750±1.20a	11.250±1.10a
叶绿素 Chlorophyll/(mg/g)	46.980±14.22a	32.980±14.59a	24.140±5.91a

同行不同小写字母表示样地间差异显著( $P < 0.05$ )

### 2.3 海乳草光合特征分析

不同生境下海乳草的光合特征变化如表 3 所示。随着叶面积增大、叶厚度减小,海乳草叶片的净光合速率、气孔导度和水分利用效率呈减小趋势,从样地 I 到样地 III 分别减小了 65.05%、64%和 60%,不同生境下海乳草叶片的净光合速率、气孔导度和水分利用效率均存在显著差异( $P < 0.05$ );海乳草的蒸腾速率呈减小趋势,从样地 I 到样地 III 减小了 4.23%,但样地 I, II, III 之间无显著差异( $P > 0.05$ )。

### 2.4 海乳草 $P_n$ 和叶性状的相关性分析

通过分析发现不同静水滞留条件下海乳草净光合速率( $P_n$ )与叶面积(LA)、叶厚度(LT)之间均存在显著

差异( $P < 0.05$ )。海乳草叶片净光合速率和叶面积在样地(I)和样地(III)均呈极显著负相关关系( $y_I = -0.4135x + 0.6037, R^2 = 0.7211, P < 0.01$ ;  $y_{III} = -1.1882x - 0.1609, R^2 = 0.7267, P < 0.01$ , 图1), 在样地(II), 二者呈显著负相关关系( $y_{II} = -1.0409x - 4E - 05, R^2 = 0.4795, P < 0.05$ , 图1); 叶片净光合速率和叶厚度在样地(I)和样地(III)均呈极显著正相关关系( $y_I = 1.3922x + 2.3610, R^2 = 0.7083, P < 0.01$ ;  $y_{III} = 1.2043x + 1.8597, R^2 = 0.7419, P < 0.01$ , 图1), 在样地(II), 二者呈显著正相关关系( $y_{II} = 0.8652x + 1.5256, R^2 = 0.5048, P < 0.05$ , 图1)。表明静水停留时间较长和较短的生境中海乳草的叶性状和净光合速率呈显著的权衡关系。

表3 不同样地海乳草光合生理参数特征(数值为平均值±标准误差)

Table 3 Photosynthetic physiological parameters of *Glaux maritima* L in different plots (mean±SE)

样地 Plot	I	II	III
净光合速率 $P_n$ Net photosynthetic rate/( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	7.44±0.22a	3.85±0.14b	2.60±0.16c
蒸腾速率 $T_r$ Transpiration rate/( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	2.13±0.02a	2.07±0.19a	2.04±0.20a
气孔导度 $G_s$ Stomatal conductance/( $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	169.08±8.69a	108.10±5.35b	67.64±3.81c
水分利用效率 WUE Water use efficiency/( $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ )	3.49±0.42a	1.86±0.22b	1.27±0.19c

同行不同小写字母表示样地间差异显著( $P < 0.05$ )

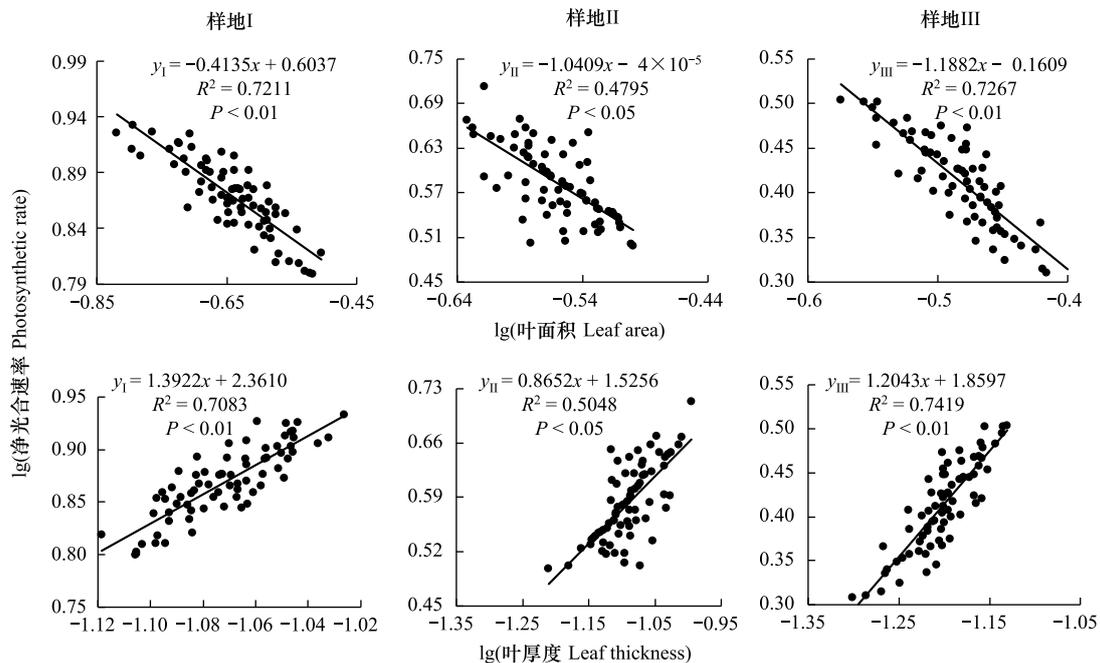


图1 不同样地海乳草净光合速率( $P_n$ )与叶面积(LA)、叶厚度(LT)之间关系

Fig.1 Relationship between net photosynthetic rate and leaf area, leaf thickness of *Glaux maritima* among different plots

## 2.5 海乳草 $T_r$ 和叶性状的相关性分析

Pearson 相关性分析表明,不同静水停留条件下海乳草蒸腾速率( $T_r$ )与叶面积(LA)、叶厚度(LT)之间存在着显著差异( $P < 0.05$ , 图2)。海乳草叶片蒸腾速率和叶面积在样地(I)和样地(II)均呈极显著负相关关系( $y_I = -0.0469x + 0.2982, R^2 = 0.8383, P < 0.01$ ;  $y_{II} = -1.3338x - 0.4362, R^2 = 0.8036, P < 0.01$ , 图2), 在样地(III), 二者呈显著负相关关系( $y_{III} = -0.9837x - 0.1683, R^2 = 0.5856, P < 0.05$ , 图2); 叶片蒸腾速率和叶厚度在样地(I)和样地(II)均呈极显著正相关关系( $y_I = 0.1628x + 0.5028, R^2 = 0.8766, P < 0.01$ ;  $y_{II} = 1.0806x + 1.4882, R^2 = 0.8038, P < 0.01$ , 图2), 在样地(III), 二者呈显著正相关关系( $y_{III} = 1.0064x + 1.5157, R^2 =$

0.6045,  $P < 0.05$ , 图 2)。表明随着静水滞留时间的逐渐增长,海乳草的  $T_r$  逐渐减小,叶片叶面积逐渐增大、叶厚度逐渐减小。

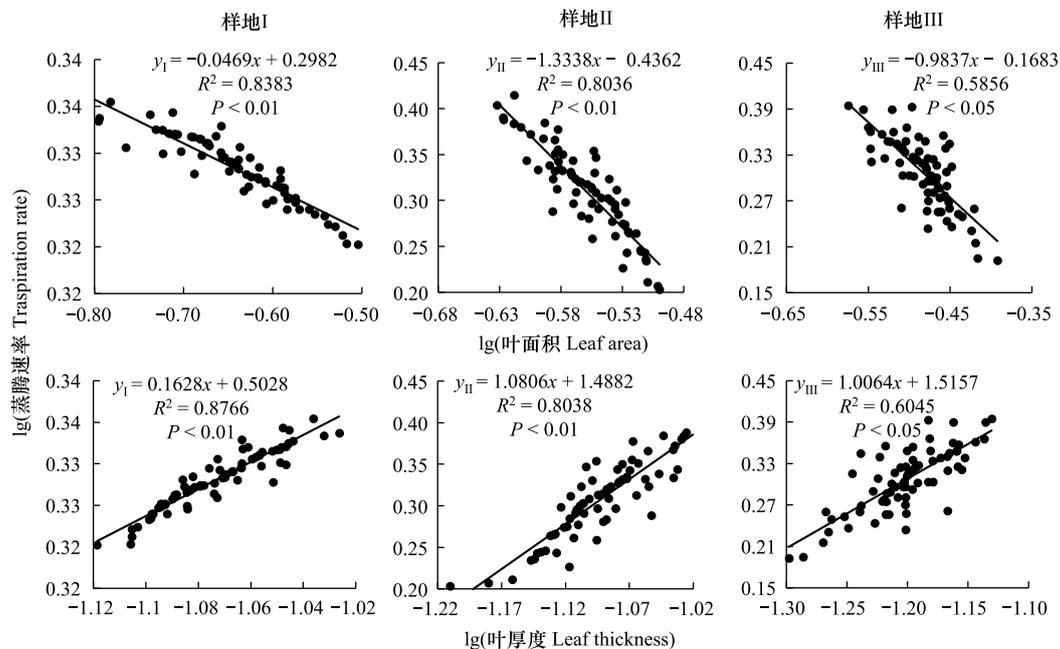


图 2 不同样地海乳草蒸腾速率 ( $T_r$ ) 与叶面积 (LA)、叶厚度 (LT) 之间关系

Fig.2 Relationship between transpiration rate and leaf area, leaf thickness of *Glaux maritima* among different plots

### 3 讨论

#### 3.1 不同静水滞留时间下海乳草群落及叶功能性状的响应变化

植物在受到水盐胁迫时,能积累渗透调节物质,从而提高渗透势和调节能力,以适应生存环境<sup>[26-27]</sup>。通过研究发现,随着样地静水滞留时间的变长,湿地群落的平均盖度、平均密度和土壤含水量逐渐增大,土壤电导率逐渐减小,群落的高度与地上生物量则呈先减小后增大的变化趋势(表 1);海乳草叶片叶面积和比叶面积呈增加趋势,而叶厚度呈下降趋势(表 2),形成这种变化的主要原因是:(1)样地 I 的静水滞留时间最短,地表盐碱累积时间较长,盐渍化程度严重(表 1),耐盐和泌盐植物大量生长,加之样地 I 土壤含水量最低(表 1),因此该生境的密度和盖度处于较低水平(表 1),植株间邻体干扰和光照资源的竞争不明显,高盐胁迫和水分供给成为影响海乳草的主要因素,海乳草为更好适应水盐胁迫的生境,叶片肉质化,将更多的干物质用于构建保卫组织和叶肉细胞密度<sup>[28]</sup>,并在栅栏组织之间分化出贮水组织应对生理干旱,根据任昱坤<sup>[23]</sup>的研究可知,贮水组织中含有多糖物质,该物质可以提高叶片的渗透压和植物对水分的吸收能力,减少叶片水分亏缺,促使植物具有较强的耐旱能力<sup>[23]</sup>;同时在资源有限的条件下,植物为降低阳光对叶片的直射范围,避免细胞水势和膨压的降低<sup>[29]</sup>,以及容纳更多的叶绿体,选择发育了小而厚的叶片以及较低的比叶面积(表 2);(2)样地 II 的静水滞留时间中等,是盐渍化程度和土壤含水量的过渡区域(表 1),水盐胁迫比样地 I 相对减弱,海乳草成群落优势种,为满足植物贮水的需要,维持正常的生理代谢,海乳草选择了叶面积与叶厚度均衡生长的策略(表 2),形成适中的叶绿体和比叶面积(表 2),促使植物更好的发展地上生物资源(表 1),扩大生存空间,减少生态位重叠,避免了种群内不必要的资源竞争<sup>[29]</sup>;(3)样地 III 的静水滞留时间最长,盐渍化程度较其它样地最低(表 1),耐水淹植物大量发育,植株生长态势较好,因此群落内植物密度、高度和盖度最大(表 1),植株间邻体干扰和生存空间、光照资源的竞争激烈,密度制约和邻体干扰条件成为影响海乳草生长的主要因素。在群落中海乳草邻体遮阴严重,为使叶片尽可能多的接收有限的光资源,提高叶片的光捕捉面积<sup>[28]</sup>,叶片将

更多物质用于叶表面积的建设(表2),减少“防御性”的投入,使得叶片栅栏组织细胞层数减少,叶肉细胞排列较疏松,植物单位面积叶片分配的生物量减少,以及叶干重和叶绿素的相应减少,形成了大而薄的叶片以及较大的比叶面积(表2)。表明随着静水滞留时间的变化,海乳草通过调整自身叶片构型和内在生理生态功能以适应特殊生境,体现了内陆盐沼湿地植物在严酷环境下较强的环境耐受性和抗逆性。

### 3.2 不同静水滞留时间下海乳草光合性状的响应变化

叶片光合特性易受环境的影响,植物通过叶片结构性状和功能性状的组合和权衡,形成了能够契合外部环境的形态、生理及物候属性<sup>[30-31]</sup>。通过实验发现,随着静水滞留时间的增加,叶片的净光合速率、水分利用效率和气孔导度均呈下降趋势,但蒸腾速率差异不明显(表3)。主要原因是:(1)样地 I 海乳草受水盐胁迫的影响,形成了高度肉质化的厚叶片,能够容纳更多的叶绿体(表2),提高叶肉细胞的光合能力;同时,海乳草叶面积和比叶面积的减小(表2),增加了叶片内部水分向叶片表面扩散的路径长度,减少了水分的蒸腾散失<sup>[1,32]</sup>,提高了植物的光能利用效率和水分利用效率(表3),促进了植物体内水分和盐分的运输<sup>[23,33]</sup>,植物因此获得了较大的蒸腾速率和净光合速率(表3),促使其叶厚度与净光合速率、蒸腾速率均呈极显著正相关关系( $P < 0.01$ ,图1,2),其叶面积与净光合速率、蒸腾速率均呈极显著负相关关系( $P < 0.01$ ,图1,2);(2)样地 II 处于样地 I 和样地 III 过渡区,在资源有限的情况下,海乳草形成适中的叶面积、叶厚度和比叶面积(表2),既能满足植物贮水的需要,维持正常的生理代谢,又能构建足够的保护组织防止植物蒸腾失水,实现了叶片对光能利用和截获能力的最大化,促使净光合速率和叶面积呈显著负相关关系,与叶厚度呈显著正相关关系( $P < 0.05$ ,图1);蒸腾速率则和叶面积呈极显著负相关关系,与叶厚度呈极显著正相关关系( $P < 0.01$ ,图2);(3)样地 III 土壤含水量较大,耐水淹湿地植物的大量发育,引起群落中植被间的遮阴加剧,使海乳草种群植株间产生强烈的光竞争,叶片叶绿素含量大幅度减少(表2),叶肉细胞光合能力受到抑制;同时大而薄的叶片能够使 $\text{CO}_2$ 和水分等从气孔到达叶绿体的路径缩短,有利于光的透过和光能的吸收<sup>[34]</sup>,相较于高盐环境该生境的比叶面积较大(表2),植物生长速率高,养分元素保有量降低,较小的叶厚度造成了叶脉中维管束极不发达和贮水组织的逐渐退化,促使植物叶水势的降低,盐分输送效率的减小<sup>[23]</sup>,气孔的部分关闭以及该群落严重的遮阴降低了叶片的蒸腾速率,造成了叶片水分利用效率较低(表3),植物因此获得了较低的净光合速率,促使其净光合速率分别与叶面积、叶厚度呈极显著负相关和极显著正相关关系( $P < 0.01$ ,图1);蒸腾速率则分别与叶面积、叶厚度呈显著负相关和显著正相关关系( $P < 0.05$ ,图2)。因此,在各样地之间净光合速率、蒸腾速率与叶面积、叶厚度存在着显著差异( $P < 0.05$ ,图1,2),表明随着生境的改变,海乳草叶片积极调整各构件的光合碳同化产物权衡分配机制,体现了植物叶片在不同生境下为规避环境压力所选择的生态策略。

## 4 结论

植物叶片形态和光合生理特征在不同生境之间差异性,显示了植物在外在形态和内在生理方面的协同变异性,这是植物长期适应环境的结果。本研究发现:当海乳草面临水盐双重胁迫的生境时,植株选择减小叶面积增大叶厚度的生长策略,提高净光合速率,以实现植物自身碳同化产物权衡分配;在水分供给充足的生境,海乳草叶片选择增大叶面积减小叶厚度,提高了叶面积的资源分配和光合效应,实现植物正常的生长繁殖。本文仅从静水滞留时间影响下叶性状与光合特性的变化规律进行了分析,叶绿素荧光、光谱等也与叶性状变化有密切关系,对这些方面的研究是今后关注的重点。

### 参考文献(References):

- [1] 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.
- [2] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [3] 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.
- [ 4 ] Ackerly D, Knight C, Weiss S, Barton K, Starmer K. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 2002, 130(3): 449-457.
- [ 5 ] 宝乐, 刘艳红. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较. *生态学报*, 2009, 29(7): 3692-3703.
- [ 6 ] 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.
- [ 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 ] 陈达刚, 周新桥, 李丽君, 刘传光, 陈友订. 水稻叶厚性状的研究进展. *农学学报*, 2015, 5(11): 22-25.
- [ 9 ] 李群, 赵成章, 姚文秀, 王建良, 张伟涛. 张掖湿地芦苇蒸腾速率与叶性状关系对土壤水分的响应. *生态学杂志*, 2018, 37(4): 1095-1101.
- [ 10 ] Xia J B, Zhao X M, Ren J Y, Lang Y, Qu F Z, Xu Y. Photosynthetic and water physiological characteristics of *Tamarix chinensis* under different groundwater salinity conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 138: 173-183.
- [ 11 ] Di Bella C E, Striker G G, Escaray F J, Lattanzi F A, Rodríguez A M, Grimoldi A A. Saline tidal flooding effects on *Spartina densiflora* plants from different positions of the salt marsh. Diversities and similarities on growth, anatomical and physiological responses. *Environmental and Experimental Botany*, 2014, 102: 27-36.
- [ 12 ] 王小鹏, 赵成章, 王继伟, 赵连春, 文军. 秦王川盐沼湿地角果碱蓬种群聚集分布格局与特征. *生态学报*, 2018, 38(11): 3943-3951.
- [ 13 ] 李惠芳. 莫莫格湿地扁秆藨草对水盐交互作用的生理生态响应特征[D]. 北京: 中国科学院研究生院(东北地理与农业生态研究所), 2013.
- [ 14 ] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 2009, 103(4): 551-560.
- [ 15 ] Silva E N, Ribeiro R V, Ferreira-Silva S L, Viégas R A, Silveira J A G. Comparative effects of salinity and water stress on photosynthesis, water relations and growth of *Jatropha curcas* plants. *Journal of Arid Environments*, 2010, 74(10): 1130-1137.
- [ 16 ] 郭连金, 杜佳朋, 吴艳萍, 肖志鹏, 廖婷, 邵秀娟. 香果树实生苗的光合特性及其与环境因子的关系. *应用生态学报*, 2017, 28(5): 1473-1481.
- [ 17 ] 张海燕, 解备涛, 段文学, 董顺旭, 汪宝卿, 张立明, 史春余. 不同时期干旱胁迫对甘薯光合效率和耗水特性的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(6): 1943-1950.
- [ 18 ] 许振伟, 宋慧佳, 李明燕, 张廷靖, 郭霄, Franziska E, HANS B, 杜宁, 侯文轩, 郭卫华. 不同生态型芦苇种群对盐胁迫的生长和光合特性. *生态学报*, 2019, 39(2): 542-549.
- [ 19 ] 李菊艳, 赵成义, 闫映宇, 盛钰, 于波, 彭刚. 不同盐分梯度下胡杨幼苗的光合-光响应特征. *干旱区研究*, 2014, 31(4): 728-733.
- [ 20 ] 王曼. 克里雅河流域水盐梯度下三种荒漠植物的生态响应研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2014.
- [ 21 ] 孟阳阳, 刘冰, 刘婵. 水盐梯度下湿地怪柳(*Tamarix ramosissima*)光合响应特征和水分利用效率. *中国沙漠*, 2018, 38(3): 568-577.
- [ 22 ] 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(1): 23-31.
- [ 23 ] 任昱坤, 张晋宁, 谢亚军. 两种不同盐浓度环境中海乳草叶片形态结构特征研究. *宁夏农林科技*, 1996, (5): 20-23.
- [ 24 ] 章英才. 不同盐浓度环境中几种植物叶的比较解剖研究. *安徽农业科学*, 2006, 34(21): 5473-5474, 5509-5509.
- [ 25 ] 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.
- [ 26 ] 刘卫国, 邹杰. 水盐梯度下克里雅河流域芦苇光合响应特征. *西北植物学报*, 2014, 34(3): 572-580.
- [ 27 ] 戚志伟, 姜楠, 高艳娜, 李艳, 王开运, 张超. 崇明岛东滩湿地芦苇光合作用对土壤水盐因子的响应. *湿地科学*, 2016, 14(4): 538-545.
- [ 28 ] 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): 6084-6091.
- [ 29 ] 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(1): 122-128.
- [ 30 ] 周瑞莲, 贾有余, 侯月利, 石琳琳. 不同厚度沙埋下植物光合特性变化与补偿性生长的关系. *生态学报*, 2016, 36(24): 8111-8119.
- [ 31 ] Diaz S, Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16(11): 646-655.
- [ 32 ] Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard M, Sack L. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiology*, 2011, 156(2): 832-843.
- [ 33 ] 章英才, 张晋宁. 小花棘豆叶解剖结构的研究. *宁夏农学院学报*, 2001, 22(1): 36-38.
- [ 34 ] 宋璐璐, 樊江文, 吴绍洪, 钟华平, 王宁. 红池坝草地常见物种叶片性状沿海拔梯度的响应特征. *生态学报*, 2012, 32(9): 2759-2767.