

DOI: 10.20103/j.stxb.202408061855

张文耀, 周么措, 胡再勤, 吴正江, 张昆, 董李勤. 若尔盖高寒沼泽木里藁草气孔与光合性状对水位下降的响应. 生态学报, 2025, 45(9): - .
Zhang W Y, Zhou M C, Hu Z Q, Wu Z J, Zhang K, Dong L Q. Response of stomatal and photosynthetic traits of *Carex muliensis* in the Ruorgai Alpine Marsh to water table drawdown. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(9): - .

若尔盖高寒沼泽木里藁草气孔与光合性状对水位下降的响应

张文耀¹, 周么措², 胡再勤¹, 吴正江¹, 张 昆^{3,4}, 董李勤^{1,3,5,*}

1 西南林业大学水土保持学院, 昆明 650224

2 四川若尔盖湿地国家级自然保护区管理局, 阿坝 624500

3 云南省高原湿地保护修复与生态服务重点实验室, 昆明 650224

4 西南林业大学生态与环境学院(湿地学院), 国家高原湿地研究中心, 昆明 650224

5 国家林业和草原局西南生态文明研究中心, 昆明 650224

摘要:气孔调节着植物光合、蒸腾作用的平衡及其相互耦合过程,其在植物适应环境变化中起着关键作用。以若尔盖高原纳勒乔沼泽水位下降模拟控制实验平台为依托,研究木里藁草的叶片气孔性状以及光合性状对水位下降的响应,探讨木里藁草气孔性状与光合性状之间的变异与权衡关系。结果表明:(1)水位下降后,木里藁草的气孔数量(NS)、气孔密度(SD)、净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、叶绿素含量(Chl)显著减少($P<0.05$);气孔面积(SA)、叶片厚度(LT)、胞间 CO_2 浓度(C_i)显著增加($P<0.05$);维管束面积(VA)、导管面积(CA)、筛管面积(STA)没有显著差异($P>0.05$)。(2)木里藁草气孔性状、光合性状中所有性状均显著相关($P<0.05$),但解剖性状只有CA与VA和STA呈显著正相关关系($P<0.05$);解剖特征与气孔特征、光合特征之间不存在显著相关关系($P>0.05$)。但气孔特征与光合特征紧密联系,NS和SD均与 G_s 、 P_n 和 T_r 呈极显著正相关($P<0.001$),SA与 G_s 、 P_n 和 T_r 呈极显著负相关($P<0.001$)。(3)气孔特征与光合特征存在一定的协同变异关系,这种关系并非在不同水位条件下都存在。(4)此外,随着湿地水位下降,木里藁草由快速投资回报策略向缓慢投资回报策略转变。综上所述,木里藁草在适应低水位环境中展现出高度可塑性,气孔特征与光合性状之间的协同变异关系充分体现了木里藁草的权衡策略,反映了若尔盖高寒高原湿地植物叶片结构和功能对水位变化的适应性,有助于木里藁草在变化的环境中生存和繁衍。

关键词:气孔性状;光合特征;解剖特征;水位下降;木里藁草

Response of stomatal and photosynthetic traits of *Carex muliensis* in the Ruorgai Alpine Marsh to water table drawdown

ZHANG Wenyao¹, ZHOU Mecuo², HU Zaiqin¹, WU Zhengjiang¹, ZHANG Kun^{3,4}, DONG Liqin^{1,3,5,*}

1 Southwest Forestry University, College of Soil and Water Conservation, Kunming 650224, China

2 Administration Bureau of Sichuan Ruorgai Wetland National Nature Reserve, Aba 624500, China

3 Key Laboratory of Plateau Wetland Conservation, Restoration and Ecological Services of Yunnan Province, Kunming 650224, China

4 Southwest Forestry University, College of Ecology and Environment (College of Wetlands), National Plateau Wetland Research Center, Kunming 650224, China

5 Southwest Ecological Civilization Research Center, National Forestry and Grassland Administration, Kunming 650224, China

Abstract: Stomata modulate the equilibrium and interplay between photosynthesis and transpiration in plants, which is vital for their adaptation to environmental fluctuations. Utilizing the Naleqiao Marsh water table drawdown simulation control

基金项目:国家自然科学基金(32360291,42261009);云南省兴滇英才支持项目

收稿日期:2024-08-06; 网络出版日期:2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dongliqin2013@163.com

experiment platform in the Ruergai Plateau, this study examines the responses of leaf stomatal features and photosynthetic properties of *Carex muliensis* to receding water tables. It explores the variation and trade-off relationships between stomatal and photosynthetic traits. The findings reveal that: (1) Following the water table drawdown, there was a significant reduction in stomatal number (NS), stomatal density (SD), net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s), and chlorophyll content (Chl) of *Carex muliensis* ($P < 0.05$). Conversely, stomatal area (SA), leaf thickness (LT), and intercellular CO_2 concentration (C_i) exhibited a significant increase ($P < 0.05$). There were no significant differences in vascular bundle area (VA), vessel area (CA), or sieve tube area (STA) ($P > 0.05$). (2) All traits within the stomatal and photosynthetic characteristics of *Carex muliensis* were significantly correlated ($P < 0.05$), but only CA showed a significant positive correlation with VA and STA within the anatomical traits ($P < 0.05$). There was no significant correlation between anatomical traits and stomatal or photosynthetic characteristics ($P > 0.05$). Nevertheless, there was a strong association between stomatal traits and photosynthetic traits, with NS and SD demonstrating a highly significant positive correlation with G_s , P_n , and T_r ($P < 0.001$), while SA showed a highly significant negative correlation with G_s , P_n , and T_r ($P < 0.001$). (3) There was a certain degree of coordinated variation between stomatal traits and photosynthetic characteristics, although this relationship did not exist under different water table conditions. (4) Moreover, as water tables in the wetland recede, *Carex muliensis* transitions from a high-return strategy to a low-return strategy. In summary, *Carex muliensis* demonstrated high plasticity in adapting to low water tables, with a coordinated variation between stomatal traits and photosynthetic characteristics that reflected a trade-off strategy. This underscores the adaptability of leaf structure and function to water table changes in alpine wetland plants on the Ruergai Plateau, aiding *Carex muliensis* in survival and reproduction in a changing environment.

Key Words: stomatal traits; photosynthetic characteristics; anatomical features; water table drawdown; *Carex muliensis*

目前,全球气候变化下植物对环境的生态适应性已成为人们关注的焦点。叶片作为植物暴露在环境中最大、对环境感知最为敏感的器官,其结构特征能反映植物对环境的适应^[1],不同的功能性状使植物采取不同的策略来应对环境变化和优化资源利用^[2]。特别是气孔,植物在短期内可以调节气孔孔径,长期可以调节气孔密度和气孔大小等气孔性状^[3],平衡叶片内外的气体交换,以最大限度地吸收二氧化碳进行光合作用碳同化,并最大限度地减少蒸腾作用造成的水分损失^[4],这使得气孔在提高碳同化效率和优化水分利用等方面发挥着重要的作用。气孔的分化和发育主要由遗传因素决定^[5],并在恒定的环境条件下保持相对稳定,但水分条件、大气 CO_2 浓度、温度和光合强度等的环境条件变化可引起气孔特征的变化^[6-7]。

解决植物与环境关系的一般理论是功能性状、表型可塑性(植物改变其功能性状的能力)和表型整合(植物功能性状之间的协调关系)的整合,而不是依赖于任何单一成分^[8-9]。植物各性状之间关系密切,植物往往通过多种性状的组合来适应变化的环境^[10-11]。气孔直接调节着植物的光合与蒸腾关系,叶片与外部大气之间气体交换主要由气孔导度控制。气孔的物理特征和几何特征(气孔密度、气孔大小、气孔分布和气孔形状)限制了叶片的气体交换速率^[12-13]。一般来说,气孔密度与气孔面积普遍呈负相关^[11];气孔密度和气孔面积之间的权衡决定了气孔对水蒸气的最大导度,较高的气孔导度倾向于较小的气孔发育和较高的 SD ^[14],光合速率也受气孔性状的限制,与气孔小而密的植物相比,气孔大而疏的植物光合速率往往较低^[15]。以往研究表明,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)以更高气孔密度获取更高的气孔导度和净光合速率^[16],不同水分状态下羊草(*Leymus chinensis*)的气孔密度与净 CO_2 同化速率正相关^[17]。此外,叶片的解剖结构也会直接或间接影响植物光合作用,其维管结构是决定植物碳同化能力与有机物积累的重要因素之一^[18]。因此,研究植物叶片的气孔性状与光合性状间的协调变异与权衡关系是理解其生态适应性的关键。但在高寒湿地生态系统中,植物如何调节气孔与光合性状的变异与权衡策略以应对不同环境的变化,特别是在水位下降的情况下,目前鲜有研究。植物性状对水位梯度的适应性响应只是外在表现形式,根本原因可能是支配这些性状的个体发育和异速生长

过程与环境因子之间的相互作用。

湿地是显著受水分驱动的生态系统,全球气候变化引起的湿地水位下降是湿地面积萎缩和湿地功能退化的首要驱动因素,直接影响湿地生态系统的稳定性多样性^[19]。若尔盖作为我国面积最大的高寒沼泽湿地分布区,近几十年来,由于人类活动、对湿地资源不合理的开发利用以及全球气候变化,导致其生态系统更加脆弱,地表积水显著减少、沼泽水位下降明显^[20]。木里藁草(*Carex muliensis*)是若尔盖高寒草本沼泽的主要建群种,也是木里藁草群落的单优势物种,对水分有效性的依赖性较高,对水位变化更加敏感^[21]。因此了解木里藁草如何适应和应对水位下降对于预测高寒草本沼泽湿地生态系统的未来至关重要。基于目前对木里藁草叶片功能特征的了解,基于目前对木里藁草叶片功能特征的了解,本研究旨在验证如下科学问题:(1)木里藁草在沼泽水位下降情况下的气孔特征与光合特征发生怎样的变异?(2)木里藁草光合、气孔和解剖性状各个性状之间呈怎样的相关关系?(3)木里藁草的气孔特征与光合特征之间是否存在权衡关系?这种关系在不同的水位条件下是否都存在?本研究以木里藁草为研究对象,通过野外水位下降控制实验,探讨木里藁草的气孔性状、叶片解剖结构、光合特征对水位下降的适应机制,阐明水位下降情况下木里藁草气孔与光合性状的响应情况,以为高寒沼泽湿地植物的保护与管理提供理论上的参考借鉴。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况与样地设置

研究区位于青藏高原东缘的四川省若尔盖湿地国家级自然保护区的纳勒乔沼泽湿地内(33°31'N、102°39'E)(图1),海拔3450m,年均降水量为650mm,年均气温为2.84℃。实验设置2种水位处理:原水位(CK),和水位下降20cm(WTD),即处理单元被动抬升20cm,实验处理于2020年植物生长季之前,冻土尚未融化之际开始,并且确保不破坏植物根部组织以及土壤整体性的前提下,用锋利的电切割锯挖掘了6块规格为1m×1m,厚度45cm的长有植物的土块。在此之后,在土块下方垫入20cm厚度的塑钢框,进行原位整体抬升后,对其进行原位模拟水位降低20cm的处理^[22]。每个处理包括6个重复,每个重复内设置两个取样点,共产生12个取样点。这些水位下降处理样点随机分布在田间小区中,相距不超过1.5m。由于样地内沼泽表层土(0—40cm)地下生物量占比超过90%^[23],且沼泽土壤主要为厚层泥炭土,上部为30cm厚的草根层,下面为30—50cm的浆状泥炭^[24]。因此,原位水位抬升20cm,既保证了土壤理化性质的稳定,又避免了对植物原有根系组织的破坏,不影响新的根系在抬升土块内生长,确保了实验的可靠性。

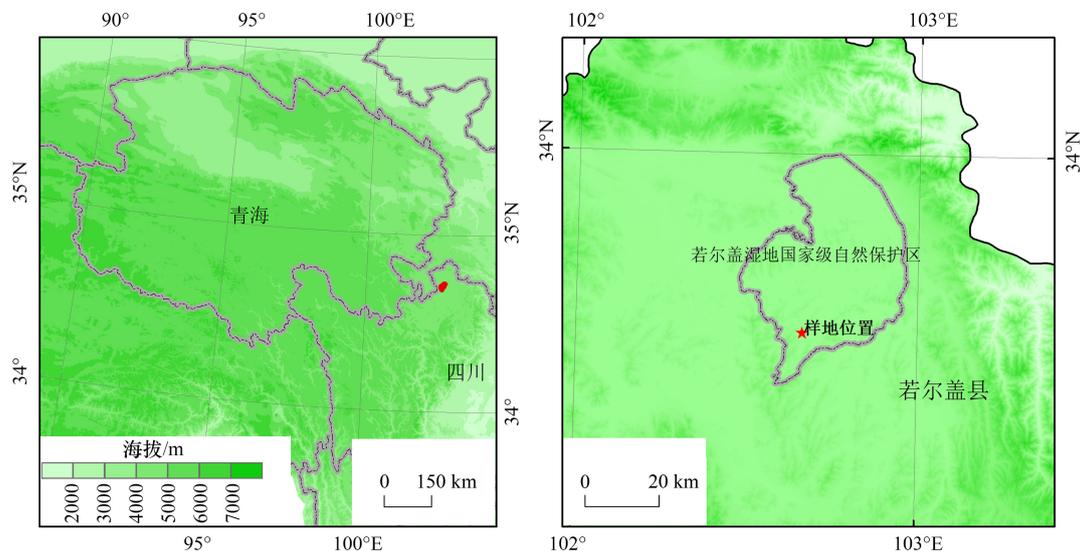


图1 研究区地理位置

Fig.1 The location of the study area

1.2 采样方法

在生长季旺盛期在每个样点选取长势一致的木里藁草成熟植株齐地刈割 10 株,立即用 FAA 固定液(福尔马林:冰醋酸:酒精:蒸馏水体积比为 10:5:50:35)固定,密封于封口袋后迅速运回实验室进行气孔性状和解剖性状的测定。

1.3 叶片性状测定

1.3.1 叶片气孔性状和解剖性状的测定

叶片气孔性状测定:截取叶片中部 2cm 左右,放置到 2mL 的样品管中,倒入配制好的冰醋酸与 20%过氧化氢混合溶液,保持 80℃ 水浴加热 2—3h,直至叶片透明为止。把透明叶片用蒸馏水清洗后,用小毛刷将叶片上、下表皮的叶肉细胞刮除干净,最后用龙胆紫染色制成临时玻片,在光学显微镜(Leica Corp,德国)下拍照保存。叶片解剖性状测定:截取叶片中部,切片后制成临时水装片,用 1%浓度的甲基蓝染色 1min,利用光学显微镜进行拍照记录叶脉最发达的叶中维管束。每个样地取 3 株叶片,每个叶片做 4 组重复。用 Image J 图片处理软件分别测定气孔的个数(NS)、面积(SA)、维管束面积(VA)、导管面积(CA)和筛管面积(STA),并计算气孔密度(SD),SD 为单位面积的气孔个数(个/mm²)。叶片厚度(LT)测量需要在维管束附近选取较为均匀的部分测量 3 次以上保留记录。

1.3.2 叶片光合气体交换参数的测定

木里藁草叶片光合气体交换参数的测定使用 LI-6400XT 便携式光合仪(美国 LI-COR)测定当前叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和胞间 CO₂浓度(C_i)。光合气体交换参数的测定均于植物生长季(5—9 月)上午 8:30—11:30 进行。此时,若尔盖地区光强辐射为 1800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,环境温度为 11—19℃,能有效避免木里藁草出现“光午休”现象,测定光合气体交换参数时,于当天上午 8:30 之前将仪器带至试验样地旁进行开机预热和叶室漏气检查,同时检查仪器药品的有效性和线路是否通畅。预热与各项检查均完成后,设置叶室内光合有效辐射与外界环境光强辐射一致为 1800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,仪器叶室内流速设置为 300 $\mu\text{mol/s}$,使用缓冲瓶控制 CO₂浓度相对稳定。测定时在 CK 和 WTD 条件下分别选择 5 株长势均一、健康无病虫害的木里藁草。测定时对叶片进行标记,再避开叶脉位置,夹稳叶片,叶室不漏气后,稳定 5—10min,然后匹配矫正叶室环境“0”点值,匹配矫正之后可以开始测量当前叶的 P_n 、 G_s 、 T_r 、 C_i ,每片木里藁草叶片重复匹配矫正测定 5 次后可测下一叶片。

叶绿素含量(Chl)采用便携式叶绿素测定仪(SPAD-502, Minolta, Nagoya, Japan)测定,避开主叶脉,每个叶片测 5 个点求平均值,代表该叶片单位面积的叶绿素含量。

1.4 数据处理

采用 SPSS 27.0 的独立样本 T 检验,分析 CK 和 WTD 条件下木里藁草叶片各个性状的差异($P < 0.05$)。根据 Pearson 相关性分析结果对相关性显著的性状组合,利用标准化主轴估计法(SMA, standardized major axis)检验斜率的差异显著性,若斜率间存在显著差异,说明不同水位对性状相关关系存在显著影响。将性状进行以 10 为底的对数转换,使之符合正态分布,再进行如下数据分析:功能性状间的相关关系采用函数为 $y = bx^a$ 来描述,并转换成 $\lg(y) = \lg(b) + a \lg(x)$,式中: x 和 y 表示所考察的不同性状, b 代表性状间相关关系的截距, a 则表示性状间相关关系的斜率,即异速生长参数或相对生指数。当 $|a| = 1$ 时表示等速生长关系;当 $|a|$ 大于或小于 1 时表示异速生长关系,SMA 分析采用 R4.3.3 中的 Smatr 模块完成。采用主成分分析法(PCA, Principal Component Analysis)探究性状之间的权衡关系以及对水位下降的生态适应性。最后使用 Origin 2021 对分析结果作图。

2 结果与分析

2.1 水位下降对气孔特征、解剖结构和光合气体交换特征的影响

水位下降处理和对照处理下的木里藁草气孔特征和解剖特征均存在一定的变异,同一环境下,相比解剖

特征,气孔特征变异系数较小,性状较稳定(表1)。在水位下降处理下,叶片 NS、SD、VA、CA、STA 的平均值均低于对照处理,而 SA、LT 的平均值高于对照处理。

水位下降对叶片 NS、SD 和 SA 均有极显著或显著影响。相比对照处理,水位下降使 NS 极显著减少 16.50% ($P<0.01$),SD 显著减小 16.60% ($P<0.01$),但 SA 显著增加 13.91% ($P<0.01$)。水位下降使 LT 极显著增加 28.19% ($P<0.001$),但是 VA、CA 和 STA 在水位下降处理后没有发生明显变化(表1)。

表 1 木里藁草叶片的气孔特征与解剖特征

Table 1 Stomatal and anatomical characteristics of *Carex muliensis* leaves

参数 Parameter	CK Mean±SE	变异系数 CV/%	WTD Mean±SE	变异系数 CV/%	增量 Increment%	P
NS/个	32.00±0.54	10.08	26.72±0.61 ***	13.79	-16.50	<0.001
SD/(个/mm ²)	229.00±6.31	8.27	191.00±8.60 **	13.53	-16.60	0.003
SA/μm ²	539.26±12.84	7.15	614.24±16.84 **	8.22	13.91	0.003
LT/μm	338.49±23.26	35.71	433.91±10.99 ***	13.16	28.19	<0.001
VA/μm ²	9749.31±557.69	29.72	8934.86±132.73	7.72	-8.35	0.166
CA/μm ²	716.48±36.49	26.46	661.83±15.64	12.28	-7.63	0.177
STA/μm ²	26.29±1.19	23.48	23.58±0.62	13.66	-10.32	0.050

NS:气孔数量 Number of stomata;SD:气孔密度 Stomatal density;SA:气孔面积 Stomatal area;LT:叶片厚度 Leaf thickness;VA:维管束面积 Vascular bundle area;CA:导管面积 Catheter area;STA:筛管面积 Screen area;CK:对照 Control check,WTD:水位下降 Water table drawdown;*: $P<0.05$,**: $P<0.01$ ***: $P<0.001$;表中数据为平均值±标准误同

对照处理下和水位下降处理下的木里藁草的光合性状存在一定程度的变异,对照处理下,光合特征变异系数较小,性状较稳定(表2)。在水位下降处理下, P_n 、 T_r 、 G_s 和 Chl 的平均值均低于对照处理,而 C_i 的平均值高于对照处理。

水位下降对木里藁草的光合气体交换特征均存在显著或极显著影响。相比对照处理,水位下降使 P_n 极显著减少 25.26% ($P<0.001$), T_r 显著减少 16.22% ($P<0.05$), G_s 显著减少 14.94% ($P<0.05$), C_i 显著增加 4.32% ($P<0.001$),Chl 极显著减少 45.43% ($P<0.001$) (表2)。

表 2 木里藁草的光合气体交换参数

Table 2 Photosynthetic gas exchange parameters of *Carex muliensis*

参数 Parameter	CK Mean±SE	变异系数 CV/%	WTD Mean±SE	变异系数 CV/%	增量 Increment%	P
P_n /(μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	8.13±0.06	3.11	6.06±0.25 ***	18.60	-25.26%	<0.001
T_r /(mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	3.84±0.04	4.69	3.24±0.17 *	22.91	-16.22%	0.011
G_s /(mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	136.04±1.21	4.00	116.38±6.65 *	25.56	-14.94%	0.015
C_i /(μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	310.83±1.05	1.51	324.21±1.82 ***	2.50	4.32%	<0.001
Chl/(mg/m ²)	264.67±11.50	24.86	171.13±7.77 ***	23.80	-45.34%	<0.001

P_n :净光合速率 Photosynthetic rate; T_r :蒸腾速率 Intercellular CO₂ concentration; G_s :气孔导度 stomatal conductance; C_i :胞间 CO₂ 浓度 Intercellular CO₂ concentration;Chl:叶绿素含量 chlorophyll content

2.2 木里藁草光合特征、气孔特征和解剖特征的相关性分析

本研究对木里藁草的气孔特征、解剖特征与光合特征的所有性状进行相关性分析(图2),结果表明,在气孔性状中,NS 与 SD 呈极显著正相关($P<0.001$),SA 与 NS 和 SD 均呈极显著负相关($P<0.001$)。在解剖特征中,只有 CA 与 VA 之间达到了极显著正相关($P<0.001$),CA 与 STA 达到了显著正相关($P<0.05$),其他性状之间相关性不强,不存在显著相关关系。在光合气体交换参数中,所有性状间均存在相关关系,其中 G_s 、 P_n 、 T_r 和 Chl 之间均呈显著或极显著正相关($P<0.01$, $P<0.001$), C_i 与 G_s 、 P_n 、 T_r 和 Chl 呈显著负相关($P<0.05$)。解剖特征与气孔特征、光合特征之间相关性均不强,不存在显著相关关系。但气孔特征与光合特征之间关系紧密,NS 和 SD 均与 G_s 、 P_n 和 T_r 呈极显著正相关($P<0.001$),SA 与 G_s 、 P_n 和 T_r 呈极显著负相关($P<0.001$)。

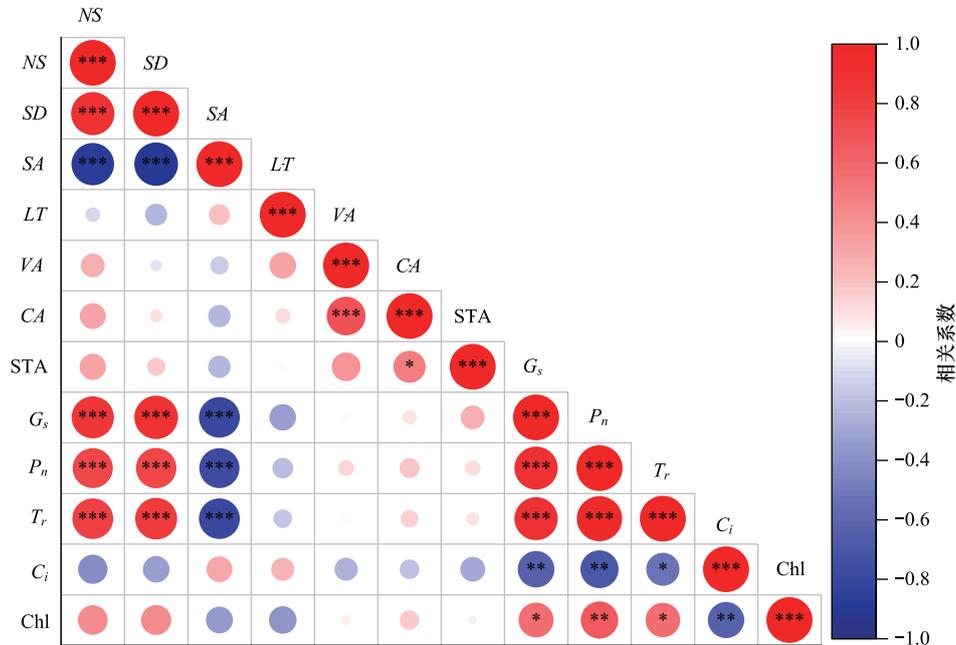


图2 叶片气孔、解剖和光合特征之间的 Pearson 相关系数

Fig.2 Pearson correlation coefficients between leaf stomatal, anatomical, and photosynthetic characteristics

NS:气孔数量;SD:气孔密度;SA:气孔面积;LT:叶片厚度;VA:维管束面积;CA:导管面积;STA:筛管面积; P_n :净光合速率; T_r :蒸腾速率; G_s :气孔导度; C_i :胞间 CO_2 浓度;Chl:叶绿素含量;*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$

针对存在显著关系的性状(图2),进一步采用标准化主轴法来分析木里藁草叶片气孔性状与光合性状之间的权衡关系,结果发现气孔特征与光合特征之间的关系会随着水位下降而发生协同变化,但其关联性只在部分水位条件下达到了显著水平($P < 0.05$)。

木里藁草叶片SD与 G_s 之间存在稳定的正相关关系,这种正相关关系在不同水位条件下均存在(图3, $P < 0.05$),不同水位条件之间斜率差异不显著,SMA共同斜率为0.907, (95% CI = 0.712, 1.156, $P < 0.001$),表明SD与 G_s 接近等速生长。SD与 P_n 和 T_r 的正相关关系只在CK条件下达到显著水平(表3, $P < 0.05$)。SA与 G_s 和 P_n 之间的负相关关系只在CK条件下达到显著水平(表3, $P < 0.05$),SA与 T_r 之间存在稳定的负相关关系,这种负相关关系在不同水位条件下均存在(图3, $P < 0.05$),不同水位条件之间斜率差异不显著,SMA共同斜率为-1.684, (95% CI = -2.364, -1.199, $P < 0.001$),表明气孔面积与蒸腾速率呈显著的异速生长关系,气孔面积的增加速度大于蒸腾速率的减少速度,气孔面积在一定程度上主导了蒸腾速率的调节。

2.3 木里藁草叶片性状主成分分析

PCA结果显示(图4),第一主成分(PC1)和第二主成分(PC2)分别解释了51.0%和18.2%的变异,合计69.2%,表明这两个主成分能够对木里藁草的生态适应性进行概括分析。沿着性状贡献率相对较大的PC1轴,NS、SA、 P_n 、 T_r 、 G_s 、SD相对贡献较大,其中NS、 P_n 、 T_r 、 G_s 、SD与第一主成分呈正相关关系,SA与之呈负相关关系。沿着PC2轴,VA和CA的相对贡献较大,VA、CA和STA与第二主成分呈正相关关系,LT与之呈显著负相关。PC1解释了总变异的较大比例,这表明木里藁草主要通过减少气孔数量和气孔密度,降低光合气体交换速率来适应适应水位下降变化。在CK与WTD之间,PCA图显示出明显的分离,表明水位变化显著影响了木里藁草叶片性状的表达模式,主要影响体现在气孔和光合的相关性状上,其中NS、 P_n 、 T_r 、 G_s 、SD、SPAD在水位下降条件下同步减少,但SA、 C_i 同步增加。这种变化有助于减少单位面积的水分散失,同时增加单个气孔的交换面积,使得在限制水分损失的同时,仍能进行有效的 CO_2 吸收,是木里藁草的水分利用效率和碳获取策略在水位变化压力下的优化,反应了木里藁草在水位下降后采取保守型的资源利用策略。

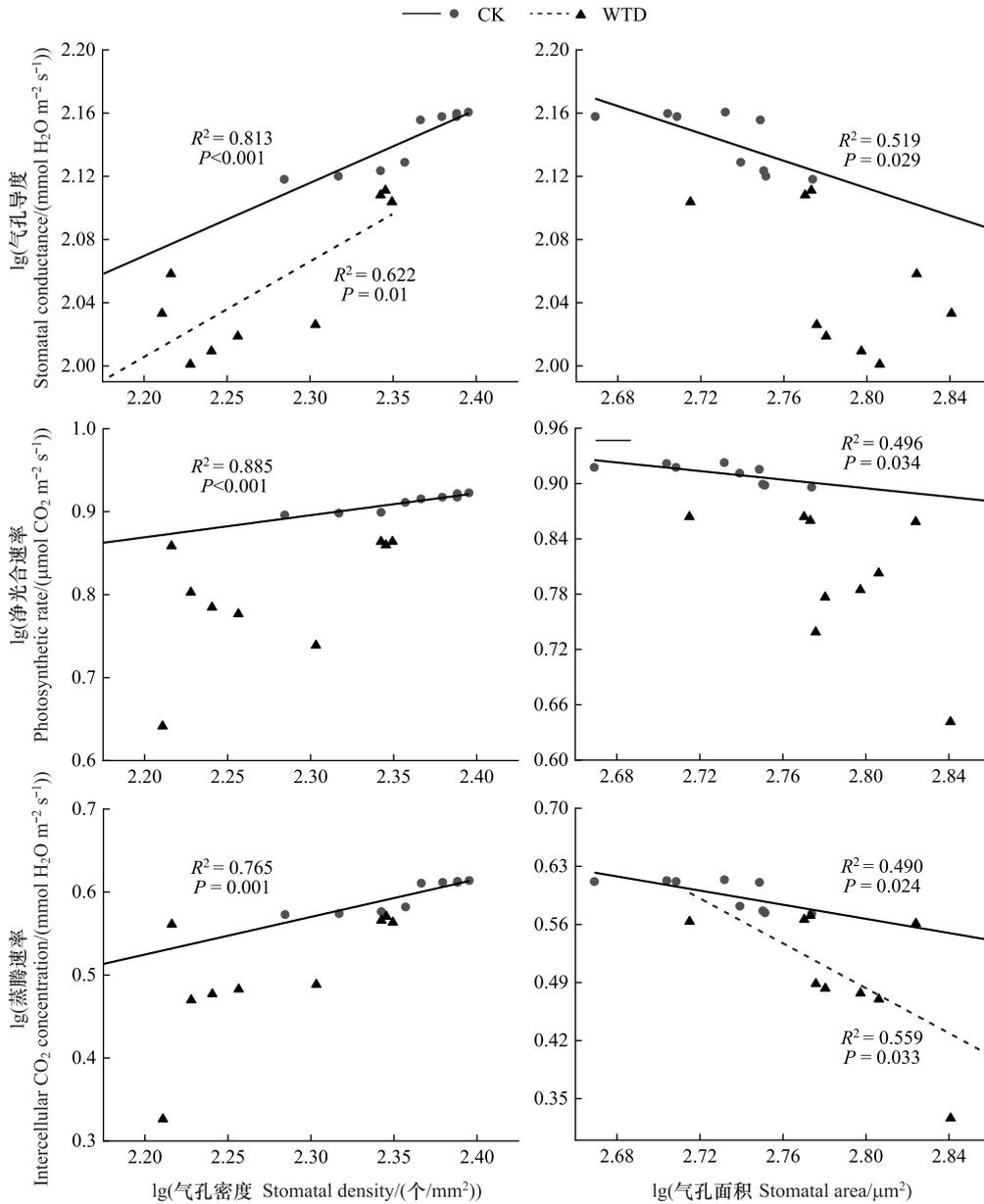


图 3 不同水分条件下木里藁草气孔特征与光合特征的标准化主轴回归关系

Fig. 3 SMA regressions between stomatal characteristics and photosynthetic characteristics of *Carex muliensis* under different water conditions

CK: 对照; WTD: 水位下降; 只列出显著的回归关系 ($P < 0.05$)

3 讨论

3.1 水位下降对气孔特征、解剖特征和光合特征的影响

气孔是叶表皮上的微观结构,由两个专门的保卫细胞形成,这些保卫细胞控制植物与大气之间水气和 CO_2 的交换^[25]。物理限制假说和能量限制假说解释了 SD 与 SA 为适应环境变化而表现出的相互平衡的功能性状组合,这样的权衡关系在叶经济谱中可以被量化为植物的资源权衡策略^[26]。本研究中,水位下降后,木里藁草叶片的 NS 和 SD 显著减小,而 SA 显著增加,本研究中的这一发现与常见湿地植物芦苇 (*Phragmites australis*)^[27]、线叶蒿草 (*Carex capillifolia*) 和圆穗蓼 (*Bistorta macrophylla*)^[28] 的研究结果相吻合。SD 的变化

表 3 不同水位条件下木里蔓草气孔特征与光合特征之间的标准化主轴分析

Table 3 SMA analysis between stomatal characteristics and photosynthetic characteristics of *Carex muliensis* under different water conditions

$x-y$	水位条件 Water conditions	相关系数 R^2	P 值 P value	分组斜率 (置信区间) Group slope (CIs)	截距 Intercept	共同斜率 (置信区间) Common slope (CIs)	共同截距 Common intercept
SD- G_s	CK	0.813	<0.001	0.513 (0.351, 0.748)	0.934 (0.467, 1.401)	0.907 (0.712, 1.156)	-0.005 (-0.519, 0.510)
	WTD	0.622	0.01	0.766 (0.453, 1.295)	0.308 (-0.651, 1.266)		
SD- P_n	CK	0.887	<0.001	0.282 (0.210, 0.380)	0.246 (0.046, 0.446)		
	WTD	0.301	0.126	1.286 (0.644, 2.567)	-2.129 (-4.318, 0.060)		
SD- T_r	CK	0.786	0.001	0.512 (0.342, 0.766)	-0.611 (-1.111, -0.111)		
	WTD	0.428	0.056	1.346 (0.715, 2.534)	-2.564 (-4.636, -0.491)		
SA- G_s	CK	0.519	0.029	-0.601 (-1.080, -0.335)	3.784 (2.766, 4.801)		
	WTD	0.306	0.122	-1.228 (-2.444, -0.617)	5.473 (2.926, 8.020)		
SA- P_n	CK	0.496	0.034	-0.331 (-0.602, -0.182)	1.815 (1.241, 2.388)		
	WTD	0.310	0.119	-2.060 (-4.095, -1.037)	6.541 (2.278, 10.803)		
SA- T_r	CK	0.490	0.024	-1.616 (-2.811, -0.929)	4.996 (2.384, 7.608)	-1.684 (-2.364, -1.199)	5.194 (3.587, 6.800)
	WTD	0.559	0.033	-0.834 (-1.554, -0.447)	2.878 (1.363, 4.393)		

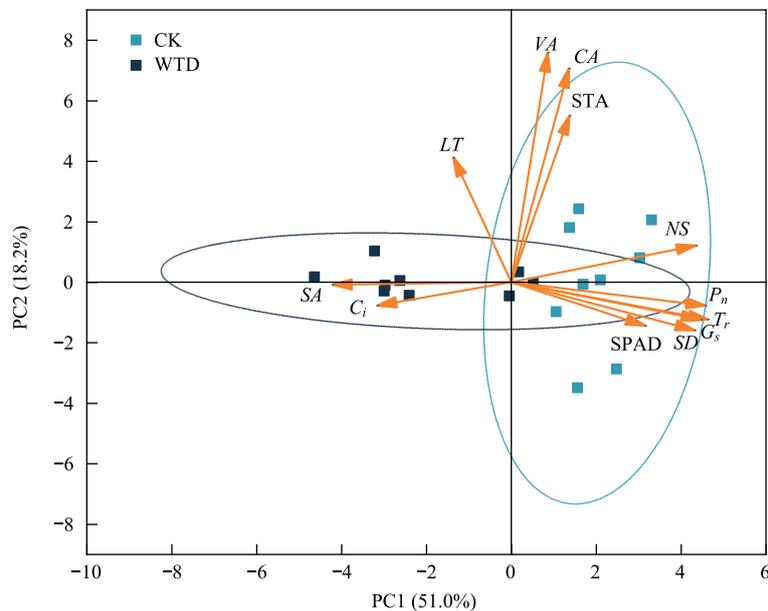


图 4 不同水位条件下木里蔓草叶片性状的主成分分析

Fig. 4 Principal component analysis of leaf traits of *Carex muliensis* under different water table conditions

(通常伴随着气孔大小的变化)是植物对环境信号变化的重要适应策略^[29]。一方面,每单位叶面积上气孔的数量是有限的,气孔的发育和运行需要更多的成本,过多的气孔和高气孔密度会对气孔功能产生不利影响,会

降低植物的碳同化率^[30]。另一方面,大气孔可以增加碳交换速率^[31],同时对蒸腾的敏感度降低,吸水速率与蒸腾速率的平衡机制对气孔的反馈减少^[32]。有研究证实,尽管“大而疏”的气孔形态会产生潜在的功能限制,但不会威胁到它们的生存,反映了对特定环境生态位的适应^[30],如春季温度较低的地区,被子植物百合科中有较大比例的物种具有大气孔^[33]。本研究发现,水位下降后,木里藁草采取了“大而疏”的气孔特征,从而保证叶片能吸收充足的 CO₂,来进行正常的光合作用,同时减少水分散失来应对水位下降环境。面对水位下降的环境,木里藁草通过这种气孔特征的变化稳定了水分利用效率与碳同化速率,体现了木里藁草气孔特征对水位下降环境的可塑性与适应性^[34]。

叶片的解剖结构紧密联系着整个植物的功能和生长,植物维管结构是决定植物碳同化能力与有机物积累的重要因素之一^[35]。导管和筛管的数量及大小与植物的水分和养分等物质传输能力有关,其数量越多、大小越大,传输阻力越小,传输效率则越高^[36]。本研究中,在低水位条件下,木里藁草选择增加叶片厚度的资源投资,既能通过增大水蒸气进出表皮阻力降低叶片蒸腾速率,也能减少植物内部的水分散失,增加持水保水能力,以保持植物对水位下降的耐受性^[37-38]。叶片水分运输能力与气孔气体交换之间存在紧密关系,蕨类植物和裸子植物大气孔的持续存在与其较低的叶片水分传输能力有关^[39]。水位下降对植物的影响也并非独立的,叶片水力学和叶片形态相关的特定生长条件可能会抵消叶片表皮面积在空间上分配给气孔的竞争优势^[30],在水位下降条件下,木里藁草叶片水分运输能力可能不足以保持气孔开放,进而采取了“大而疏”的气孔形态。不过,水位下降并未显著改变木里藁草的 VA、CA 和 STA,这表明,木里藁草在增加水力导度方面的进化压力很小,或者木里藁草的叶片水力学特征可能对短期的水位波动不敏感,它们的变化可能需要更长时间才能显现。

光合作用是植物生长发育的基础,也是研究植物适应环境胁迫的重要指标。当环境水分条件改变时,植物通过调整光合作用的关键参数,以达到对资源的最优化利用^[38]。水分胁迫诱导叶片气孔关闭,限制 CO₂ 扩散过程(气孔限制)或抑制光化学反应过程(非气孔限制)来降低光合速率,并最终影响植物正常生长和发育^[40]。C_i 的变化方向是确定光合速率变化的主要原因和是否为气孔因素的必不可少的判断依据,当 G_s 与 C_i 同时下降时, P_n 下降主要是由气孔限制因素引起的,如果 P_n 的降低伴随着 C_i 的升高,则光合作用的主要限制因素是非气孔因素^[25]。本研究发现,在水位下降的环境中,木里藁草的光合气体交换参数发生显著变化, G_s、P_n、T_r、Chl 均显著下降, C_i 显著上升。这表明,水位下降导致木里藁草的光合作用受到非气孔限制,其原因可能是叶绿体中非固定状态下的 CO₂ 从叶肉细胞壁到 CO₂ 还原侧移动的过程中受阻,同时核酮糖二磷酸羧化酶的活性降低(Rubisco)和二磷酸核酮糖(Rubp)再生能力降低^[41]。此外,我们以前的研究结果发现,当湿地水位降低,植株暴露在水体之外的部分增多,植株所受的光辐射增大,淹水状态下形成的光合模式被打破,使叶片光合机构受到严重的氧化伤害,从而发生光抑制现象,此时,植物会通过热耗散的形式消耗过剩的光能以保护自身的 PSII 光合系统,并引起光电子传递量子效率下降,使得叶肉细胞光合活性减弱,最终限制植物的光合速率^[42]。植物对水分的响应涉及复杂的生理调节过程,关于水位下降引起木里藁草净光合速率下降的原因还不能产生定论,还需通过进一步分析,特别是通过细胞和分子层面的机制如 Rubisco 的羧化速率^[43]、叶肉导度^[44]等非气孔因素,来深入理解这种调节机制的具体方式。

3.2 木里藁草面对水位下降的资源利用策略机制

植物叶片功能性状之间联系密切,植物往往通过性状组合的动态变化来适应所在环境^[10-11]。湿地水位下降对木里藁草性状之间的关系产生了显著的影响,这反映了水位变化导致的环境压力能够重塑木里藁草的水力与经济性状关联网络^[45]。本研究对木里藁草的 12 个功能性状进行了相关性分析,结果显示,气孔特征与光合特征之间的关系密切,但两者与叶片解剖特征之间相关性不强。以往研究表明,水位下降使木里藁草表现出更为保守的叶片性状,随着积水变浅直至无积水,木里藁草往矮小化发展,叶片变短变窄、叶片的面积和干重的下降^[21,46]。本研究发现,水位下降后,木里藁草的 P_n、T_r、G_s、Chl 下降,当光合能力受到限制时,不再能够维持高效的光合速率,便会减少对光合器官的投资^[47],同时木里藁草将气孔转变为“大而疏”的形态,

并提高叶片厚度,保持在水位下降环境下的光合能力和减少水分蒸腾。这表明木里藁草的功能特征已经采取权衡策略适应了高寒湿地水位的下降^[48-49]。高水位下,植物所能获得的生存空间和资源有限,木里藁草以耐淹水特性以及高大的植株个体获得竞争优势,成为高寒沼泽湿地原生环境的优势种,水位降低后,更多植物获得了生存空间和资源,植物的种间竞争加剧,木里藁草竞争优势减弱,使其优势种地位和生存空间受到胁迫^[50]。

气孔特征与光合特征存在一定的协同变异关系,然而这种协同性并非在不同水位条件下都存在(图3,表3),在不同水位条件下,SD与 G_s 之间存在稳定的正相关关系,并接近等速生长,这表明木里藁草以稳定的气孔密度与气孔导度的正相关关系来适应水位的变化,水位下降后, G_s 表现出与SD同步的降低速率,然而,SD与 P_n 和 T_r 的正相关关系仅在CK条件下达到显著水平,在适合木里藁草生长的最佳水位,植物的光合作用主要受气孔限制,而水位下降后,木里藁草的光合作用主要受非气孔限制因素影响。在水位下降条件下,木里藁草形成了低氧、少光、高湿的光合模式^[51],光合速率受限程度显著。水位下降导致叶片水势下降,叶片细胞的膨压降低,叶肉导度降低,叶片内部的气体扩散阻力增加,直接影响光合作用中的气体交换和水分传输效率,水分和养分的有效运输依然受到限制,从而影响光合和蒸腾速率^[52-53]。水位下降也可能导致叶绿体功能受到抑制、光合酶(如Rubisco)活性的降低以及光合电子传递链的效率下降。在不同水位条件下,SA与 T_r 之间存在稳定的负相关关系,呈显著的异速生长关系,这说明,在持续的环境压力下,SA是控制木里藁草水分散失的关键,可以有效地控制叶片的水分蒸散。但SA与 P_n 和 G_s 之间的负相关关系仅在CK条件下显著。可能的原因包括:(1)在水位下降环境下,气孔面积增大,可能会导致相邻气孔间距太近会妨碍有效的开启和关闭反应,因为保护细胞的运动部分依赖于附属细胞的机械优势^[54]。(2)水位下降环境导致气孔运行和维持的能量供应不足^[55]。(3)叶肉导度和生化过程的改变代替了气孔对光合作用的负面影响^[56]。

植物各性状之间相互影响、相互关联,经过自然选择最终形成特定的性状组合,以适应生存环境^[57]。本研究通过PCA分析进一步木里藁草在面对水位变化时的资源利用权衡策略。在水位下降条件下,木里藁草采取减少气孔密度和光合速率,同时增加叶片厚度的关键适应策略,这种结构和功能的协同调整,表明其在资源利用效率和碳获取策略上的灵活性和适应性。根据叶片经济学谱^[58],随着湿地水位下降,木里藁草由快速投资回报策略向缓慢投资回报策略转变。

4 结论

本研究的发现强调了木里藁草在适应水分下降环境中展现出了高度表型可塑性。在水位下降条件下,木里藁草的NS、SD、 P_n 、 T_r 、 G_s 、Chl显著下降,SA、LT、 C_i 显著增加。木里藁草气孔性状与光合特征相关性较强,解剖特征与气孔性状和光合特征没有显著相关性,但气孔特征、解剖特征、光合特征内部相关性较强。气孔特征与光合特征存在一定的协同变异关系,然而这种协同性并非在不同水位条件下都存在,气孔密度与气孔导度之间存在稳定的正相关关系,气孔面积与蒸腾速率之间存在稳定的负相关关系。气孔调整和光合效率对木里藁草叶片适应水位下降变化至关重要,随着湿地水位下降,木里藁草由快速投资回报策略向缓慢投资回报策略转变。

木里藁草对水位变化的响应是一个复杂的多层面过程,涉及到形态、生理和生态等多个方面的调整。这些调整反映了木里藁草在演化过程中形成的对环境变化的适应性策略,有助于木里藁草在变化的环境中生存和繁衍。本研究不仅增加了我们对高寒沼泽湿地植物生态适应性策略的理解,也为未来的湿地恢复、保护和管理研究提供了重要的理论基础。后续研究应该继续探索不同环境条件下,植物适应性调整的更多机制,特别是在分子水平上的调控机制,以深入理解植物如何在环境变化中维持其生长和生态功能。

参考文献(References):

- [1] 朱广龙,魏学智.酸枣叶片结构可塑性对自然梯度干旱生境的适应特征.生态学报,2016,36(19):6178-6187.
 [2] Yin Q L, Wang L, Lei M L, Dang H, Quan J X, Tian T T, Chai Y F, Yue M. The relationships between leaf economics and hydraulic traits of

- woody plants depend on water availability. *Science of the Total Environment*, 2018, 621: 245-252.
- [3] Liu C C, Sack L, Li Y, Zhang J H, Yu K L, Zhang Q Y, He N P, Yu G R. Relationships of stomatal morphology to the environment across plant communities. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 6629.
- [4] Violet-Chabrand S R M, Matthews J S A, McAusland L, Blatt M R, Griffiths H, Lawson T. Temporal dynamics of stomatal behavior: modeling and implications for photosynthesis and water use. *Plant Physiology*, 2017, 174(2): 603-613.
- [5] 马香艳, 刘乐乐, 尹美淇, 宋慧佳, 朱鹏程, 于晓娜, 杜宁, 王仁卿, 郭卫华. 基于野外调查和同质种植园实验的芦苇植物功能性状变异研究. *生态学报*, 2021, 41(10): 3755-3764.
- [6] 王勇, 梁宗锁, 龚春梅, 韩蕊莲, 于靖. 干旱胁迫对黄土高原 4 种蒿属植物叶形态解剖学特征的影响. *生态学报*, 2014, 34(16): 4535-4548.
- [7] 熊慧, 马承恩, 李乐, 曾辉, 郭大立. 不同生境条件下蕨类和被子植物的气孔形态特征及其对光强变化的响应. *植物生态学报*, 2014, 38(8): 868-877.
- [8] Levine J M. A trail map for trait-based studies. *Nature*, 2016, 529: 163-164.
- [9] Matesanz S, Blanco-Sánchez M, Ramos-Muñoz M, de la Cruz M, Benavides R, Escudero A. Phenotypic integration does not constrain phenotypic plasticity: differential plasticity of traits is associated to their integration across environments. *New Phytologist*, 2021, 231(6): 2359-2370.
- [10] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 2003, 424(6951): 901-908.
- [11] Franks P J, Beerling D J. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(25): 10343-10347.
- [12] Xiong D L, Flexas J. From one side to two sides: the effects of stomatal distribution on photosynthesis. *New Phytologist*, 2020, 228(6): 1754-1766.
- [13] Fan X D, Cao X, Zhou H R, Hao L H, Dong W, He C L, Xu M, Wu H X, Wang L S, Chang Z J, Zheng Y P. Carbon dioxide fertilization effect on plant growth under soil water stress associates with changes in stomatal traits, leaf photosynthesis, and foliar nitrogen of bell pepper (*Capsicum annuum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 179: 104203.
- [14] Franks P J, Drake P L, Beerling D J. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(12): 1737-1748.
- [15] Drake P L, Froend R H, Franks P J. Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(2): 495-505.
- [16] Sakoda K, Yamori W, Shimada T, Sugano S S, Hara-Nishimura I, Tanaka Y. Higher stomatal density improves photosynthetic induction and biomass production in *Arabidopsis* under fluctuating light. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 589603.
- [17] Xu Z Z, Zhou G S. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(12): 3317-3325.
- [18] 龚容, 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.
- [19] 董李勤, 章光新. 全球气候变化对湿地生态水文的影响研究综述. *水科学进展*, 2011, 22(3): 429-436.
- [20] Chen H, Yang G, Peng C H, Zhang Y, Zhu D, Zhu Q A, Hu J, Wang M, Zhan W, Zhu E X, Bai Z Z, Li W, Wu N, Wang Y F, Gao Y H, Tian J Q, Kang X M, Zhao X Q, Wu J H. The carbon stock of alpine peatlands on the Qinghai-Tibetan Plateau during the Holocene and their future fate. *Quaternary Science Reviews*, 2014, 95: 151-158.
- [21] 董李勤, 杨文, 姚鹏举, 王洪军, 王妍方, 张昆. 若尔盖高原湿地木里苔草生理生态特征对水深梯度的响应. *生态学报*, 2020, 40(2): 590-598.
- [22] 许培轩, 熊银洪, 陈天松, 刘宏强, 程希平, 郭雪莲, 董李勤, 张昆. 若尔盖高寒草本沼泽土壤呼吸对水位下降的响应. *生态学报*, 2023, 43(22): 9247-9255.
- [23] 阳维宗, 马骁, 杨文, 刘宏强, 赵丽, 王裕熠, 张聪, 董李勤, 张昆. 若尔盖草本沼泽生物量季节动态、根系周转及碳氮磷储量. *生态学报*, 2021, 40(5): 1285-1292.
- [24] 赵魁义. 中国沼泽志. 北京: 科学出版社, 1999.
- [25] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317-345.
- [26] 倪榕蔚, 甘玉婷, 杨桂梅, 黄柳菁, 刘兴诏, 闫淑君. 热岛效应下亚热带城市植被叶气孔权衡特征及其与叶功能性状的关系. *生态学报*, 2023, 43(13): 5336-5346.
- [27] 张剑, 包雅兰, 宿力, 张剑, 陆静雯, 曹建军. 敦煌阳关湿地芦苇叶性状对土壤水分的响应. *生态学报*, 2019, 39(20): 7670-7678.
- [28] 张大才, 朱玉怀, 李双智. 东达山高寒草甸 8 种植物气孔特征沿土壤水分梯度的变化. *草业学报*, 2018, 27(7): 36-46.
- [29] Tanaka Y, Sugano S S, Shimada T, Hara-Nishimura I. Enhancement of leaf photosynthetic capacity through increased stomatal density in *Arabidopsis*. *New Phytologist*, 2013, 198(3): 757-764.
- [30] de Boer H J, Price C A, Wagner-Cremer F, Dekker S C, Franks P J, Veneklaas E J. Optimal allocation of leaf epidermal area for gas exchange. *New Phytologist*, 2016, 210(4): 1219-1228.
- [31] 杨克彤, 常海龙, 陈国鹏, 俞筱押, 鲜骏仁. 兰州市主要绿化植物气孔性状特征. *植物生态学报*, 2021, 45(2): 187-196.
- [32] 段贝贝, 赵成章, 徐婷, 郑慧玲, 冯威, 韩玲. 兰州北山不同坡向刺槐叶脉密度与气孔性状的关联性分析. *植物生态学报*, 2016, 40(12): 1289-1297.

- [33] Leitch I J, Beaulieu J M, Cheung K, Hanson L, Lysak M A, Fay M F. Punctuated genome size evolution in Liliaceae. *Journal of Evolutionary Biology*, 2007, 20(6): 2296-2308.
- [34] 温婧雯, 陈昊轩, 滕一平, 张硕新, 王瑞丽. 太白山栎属树种气孔特征沿海拔梯度的变化规律. *生态学报*, 2018, 38(18): 6712-6721.
- [35] Sack L, Holbrook N M. Leaf hydraulics. *Annual review of biology*, 2006, 57(1): 361-381.
- [36] 管东旭, 田昆, 王志保, 张依南, 冯春慧, 孙梅. 滇西北纳帕海湖滨带优势植物杉叶藻 (*Hippuris vulgaris* L.) 维管结构对模拟增温的响应. *生态学杂志*, 2018, 37(9): 2611-2618.
- [37] Ogburn R M, Edwards E J. Quantifying succulence: a rapid, physiologically meaningful metric of plant water storage. *Plant, Cell & Environment*, 2012, 35(9): 1533-1542.
- [38] 郭燕, 沈雅飞, 程瑞梅, 肖文发, 杨邵, 王丽君. 水淹持续胁迫对湿地松光合特性及生理生化的影响. *林业科学研究*, 2021, 34(2): 141-148.
- [39] Brodribb T J, Holbrook N M, Zwieniecki M A, Palma B. Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms: impacts on photosynthetic maxima. *New Phytologist*, 2005, 165(3): 839-846.
- [40] 符玉英. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制. *科技与创新*, 2018(8): 57-58.
- [41] 邢红爽, 乌佳美, 陈健, 史作民. 植物光合作用限制因素与植被生产力研究进展. *生态学报*, 2023, 43(12): 5186-5199.
- [42] 马骁, 杨文, 姚鹏举, 刘宏强, 赵丽, 阳维宗, 张聪, 张昆, 董李勤. 模拟积水深度下若尔盖高原木里藁草叶片的生理生态特征. *湿地科学*, 2020, 18(2): 237-243.
- [43] Kefu Z, Litian F, Shengqiang Z, Song J. The salinity-adaptation physiology in different ecotypes of *Phragmites communis* in the Yellow River Delta II. The characteristics of photosynthetic gas exchange in different ecotypes of *Phragmites communis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(5): 795-799.
- [44] Pons T L, Flexas J, von Caemmerer S, Evans J R, Genty B, Ribas-Carbo M, Brugnoli E. Estimating mesophyll conductance to CO₂: methodology, potential errors, and recommendations. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(8): 2217-2234.
- [45] 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.
- [46] 姚鹏举, 董李勤, 杨文, 韩金锋, 甄硕. 不同水位梯度下若尔盖高原湿地木里藁草株高生长特性. *云南师范大学学报: 自然科学版*, 2017, 37(2): 58-63.
- [47] Shipley B, Lechowicz M J, Wright I, Reich P B. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, 2006, 87(3): 535-541.
- [48] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, Wright I J, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice I C, Garnier E, Bönisch G, Westoby M, Poorter H, Reich P B, Moles A T, Dickie J, Gillison A N, Zanne A E, Chave J, Wright S J, Sheremet'ev S N, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig J S, Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha M D, Gorné L D. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2016, 529(7585): 167-171.
- [49] Liu H, Liu G H, Xing W. Functional traits of submerged macrophytes in eutrophic shallow lakes affect their ecological functions. *Science of the Total Environment*, 2021, 760: 143332.
- [50] 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.
- [51] 龚春梅, 宁蓬勃, 王根轩, 梁宗锁. C₃和C₄植物光合途径的适应性变化和进化. *植物生态学报*, 2009, 33(1): 206-22
- [52] Yang X Y, Lu M Q, Wang Y F, Wang Y R, Liu Z J, Chen S. Response mechanism of plants to drought stress. *Horticulturae*, 2021, 7(3): 50.
- [53] Locke A M, Ort D R. Leaf hydraulic conductance declines in coordination with photosynthesis, transpiration and leaf water status as soybean leaves age regardless of soil moisture. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(22): 6617-6627.
- [54] Franks P J, Farquhar G D. The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. *Plant Physiology*, 2007, 143(1): 78-87.
- [55] Assmann S M. Guard cell bioenergetics In: Zeiger E, Farquhar G, Cowan I, eds. *Stomatal function*. Palo Alto. 1987.
- [56] Yin Q L, Tian T T, Kou M, Liu P L, Wang L, Hao Z Q, Yue M. The relationships between photosynthesis and stomatal traits on the Loess Plateau. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 23: e01146.
- [57] 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.
- [58] 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 L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets U, 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.