张掖湿地旱柳叶脉密度与水分利用效率的关系

徐 婷 赵成章* 韩 玲 冯 威 段贝贝 郑慧玲

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 植物叶脉密度与水分利用效率(*WUE*)的关联性影响着植物水分的供需平衡, 为验证植物进化过程中形成的生态适应策略提供了适用性理论依据。该文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, 结合相关分析和标准化主轴分析, 研究了水分影响下旱柳(*Salix matsudana*)叶脉密度与*WUE*之间的关系。结果表明: 随着土壤含水量减少, 旱柳林的高度和郁闭度均持续降低, 旱柳叶片的叶脉密度、*WUE*、净光合速率、蒸腾速率、光合有效辐射和饱和水汽压差逐渐增加, 比叶面积、气孔导度和胞间CO₂浓度逐渐减小; 不同土壤含水量样地旱柳叶脉密度与*WUE*间的相关性存在差异($p < 0.05$), 在样地I和样地III, 叶脉密度与*WUE*呈极显著正相关关系($p < 0.01$); 在样地II, 两者之间呈显著正相关关系($p < 0.05$); 样地I叶脉密度与*WUE*的相关系数显著小于1, 样地II和样地III叶脉密度与*WUE*的相关系数显著大于1 ($p < 0.05$)。旱柳植株通过合理调整叶脉密度与*WUE*间的资源配置, 即增加叶脉密度的同时提高叶片的*WUE*, 以补偿水分梯度上的不利因素对种群正常的生理活动带来的影响, 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; 叶脉密度; 水分利用效率; 关联性; 土壤水分梯度; 张掖湿地

引用格式: 徐婷, 赵成章, 韩玲, 冯威, 段贝贝, 郑慧玲 (2017). 张掖湿地旱柳叶脉密度与水分利用效率的关系. 植物生态学报, 41, 761–769. doi: 10.17521/cjpe.2016.0188

Correlation between vein density and water use efficiency of *Salix matsudana* in Zhangye Wetland, China

XU Ting, ZHAO Cheng-Zhang*, HAN Ling, FENG Wei, DUAN Bei-Bei, and ZHENG Hui-Ling

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

Aims The correlation between vein density and water use efficiency (*WUE*) affects the balance between water supply and demand of plant leaves, which is significant for comprehending the ecological adaptation strategies of plants. The objective of this study was to study how *Salix matsudana* modulated vein density and *WUE* along a soil moisture gradient in Zhangye Wetland, China.

Methods The study was conducted in floodplain wetland near Heihe River in Zhangye City, Gansu Province, China. Three sample plots, at a spatial interval of 70 m, were set up along a soil moisture gradient ordinally from the area near the water body to the wetland edge, plot I (69.23%), spot II (48.38%) and spot III (35.27%). Community traits were investigated by using 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 intersection were selected for measurements of vein density, *WUE*, net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), photosynthetically active radiation (PAR), saturated vapor pressure differences (VPD), specific leaf area, stomatal conductance (G_s) and intercellular CO₂ concentration (C_i). We used mathematical methods of correlation analysis and standardized major axis to investigate relationships between vein density and *WUE*.

Important findings With decreasing soil moisture, the height, canopy, specific leaf area, G_s and C_i of *S. matsudana* decreased gradually, while the vein density, *WUE*, P_n , T_r , PAR and VPD increased gradually. The correlation between vein density and *WUE* was positive in all the three plots, but the relationship varied along the soil moisture plots gradient. There was a highly significant positive correlation ($p < 0.01$) between the vein density and *WUE* at plot I and III, whereas the correlation only reached a significant level ($p < 0.05$) at plot II; The correlation coefficient between vein density and *WUE* is significantly smaller than 1 at plot I ($p < 0.05$), while the correlation

收稿日期Received: 2016-05-31 接受日期Accepted: 2017-04-06

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: zhaocz601@163.com)

coefficient is significant greater than 1 at plot II and III ($p < 0.05$). We can conclude that varied relationships between vein density and *WUE* of *S. matsudana* along a soil moisture gradient could reflect plant acclimation.

Key words *Salix matsudana*; vein density; water use efficiency; correlation; soil moisture; Zhangye Wetland

Citation: Xu T, Zhao CZ, Han L, Feng W, Duan BB, Zheng HL (2017). Correlation between vein density and water use efficiency of *Salix matsudana* in Zhangye Wetland, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 761–769. doi: 10.17521/cjpe.2016.0188

植物功能性状与环境关系的研究由来已久, 植物功能性状决定植物的生长、存活和繁殖, 因此在物种沿环境梯度的分布格局中起重要作用(刘晓娟和马克平, 2015)。叶脉是影响植物叶片水分供应和利用的重要结构(Sack & Frole, 2006; Sack & Scoffoni, 2013), 叶脉密度不仅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, 而且与叶片的光合速率、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(Brodribb & Jordan, 2011; Sack *et al.*, 2012; Pagano & Storch, 2015); 其大小既能表示水分通过叶肉间隙距离的长短, 又可反映出叶片中物质成本的高低(龚容和高琼, 2015)。水分利用效率(*WUE*)是指植物消耗单位水生产出的干物质的量, 同时作为反映植物体光合能力及对环境条件适应性的一个重要生理生态参数(何春霞等, 2013), 也是耦合植物叶片光合作用和蒸腾作用的重要指标, 与叶片的蒸腾速率(T_r)和净光合速率(P_n)密切相关, 对研究生态系统水循环和碳循环相互作用、揭示植物对全球变化响应和应对策略具有重要意义(Gao *et al.*, 2014; 全先奎和王传宽, 2015)。在干旱胁迫环境中, 由于群落内部的邻体干扰弱, 光照强烈, 大气相对湿度低, 植物叶片的蒸腾作用加强, 可利用的有效水分少, 叶片为了降低栓塞风险通常会构建安全的木质部(高叶脉密度), 而构建安全的木质部需要投资较多的碳以形成稳固的叶水力系统, 这就增加了叶片的水分利用成本(Villagra *et al.*, 2013; Nardini & Luglio, 2014), 在可利用水分供应不足条件下, 叶片会努力提高自身的*WUE*来获得资源的最大化利用; 同时处于干旱环境中的叶片往往会通过拥有高叶脉密度来增加木质部与周围叶肉细胞水分交换的面积和路径以加强“保卫”组织, 叶片可以绕过气蚀化的木质部把水分运输到蒸腾部位的细胞(Sack *et al.*, 2013), 避免了因叶脉受损而引起的输水中断等问题, 大大提高了叶片中水分运输的安全性(Nardini *et al.*, 2010), 使叶片中的光合作用过程不会因水分的供应不足而

受到影响, 从而保证了叶片的*WUE* (Carins-Murphy *et al.*, 2014), 这是植物为适应不同生境条件而形成的获取资源策略, 以达到“生存、生长、繁殖”之三大目的。湿地是地球上独特的、生产力最高的生态系统, 水是湿地生态系统中最为敏感的环境因子(谭学界和赵欣胜, 2006; 党晶晶, 2014), 其中土壤含水量的梯度变化可以影响植物分布和物种多样性, 进而影响到植物的功能性状(李旭等, 2009)。土壤水分胁迫直接导致植物根系吸水困难, 植株体内的正常生理活动受限, 同时植物体向自然可索取的资源匮乏, 当可利用的资源低于植物光合系统所需要的最低限度时, 植物的光合作用将被抑制(王玉萍等, 2013), 植株为了提高其光合能力并保证水分供需间的平衡, 会适时调整叶片中叶脉的生物量分配, 提高*WUE*, 保证对有限资源的最大化利用以适应生长环境的变化。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(Silvertown & Charlesworth, 2001), 因此从土壤含水量变化的角度研究植物叶脉密度与*WUE*间的变化规律及其成因, 对于揭示植物对叶片不同性状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, 具有根系发达、抗风能力强、生长快、易繁殖、耐寒、耐旱及较好的防风固沙和保持水土功能等优点, 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、沙荒及盐碱湿地造林的主要树种(高源等, 2013), 对改善生态环境起着重要作用(杨卫东和陈益泰, 2008)。近年来, 学术界对生态系统*WUE*对气候变化的响应(李明旭等, 2016), *WUE*与光合速率、蒸腾速率(Escher *et al.*, 2008; Glenn, 2016)、 CO_2 浓度(王建林等, 2008; Flexas *et al.*, 2015)等的关系, 不同生育期(于文颖等, 2015)、土壤水分(高丽等, 2009; Gang *et al.*, 2016)、氮素含量(Pradhan *et al.*, 2014; 张亚琦等, 2014)等条件下植物*WUE*的变化规律, 树高对*WUE*的影响(何春霞等, 2013), *WUE*与叶脉密度与叶大小(Sack & Scoffoni,

2013)、光合特性(Brodribb & Field, 2010; 宋丽清等, 2015)的关系及对环境因子的响应(Blonder *et al.*, 2010; Matthew-Ogburn & Edwards, 2013)等方面有较多研究, 解释了植物适应特定环境的性状塑造, 而对不同水分条件下植物叶脉密度与WUE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脉密度与WUE的关系, 试图明晰: (1)不同水分条件下旱柳叶脉密度与WUE间存在何种关系? (2)导致这种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38.99° N, 100.41° E, 海拔1 482.7 m, 属温带大陆性气候, 年平均气温7.8 °C, ≥ 0 °C积温为2 734 °C, 年降水量132.6 mm, 主要集中在6–9月, 年蒸发量1 986.5 mm, 年日照时间3 077 h。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*)、多枝怪柳(*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210 m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100 m依次布置3条宽20 m、长210 m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10 m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 m × 260 m的样地(I、II和III): 1)样地I位于近水区, 地下水埋深0.5–1.2 m, 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1.2–2.0 m, 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2.0–2.5 m, 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 m × 20 m的样方, 样方与样方之间间隔20 m。对各样方内胸径 ≥ 1 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5 cm)在0–100 cm分5层间隔20 cm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24 h, 称质量并计算各样地0–50 cm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株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。选取树冠中部外层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(所有工作借助人字梯来完成):

(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(PAR)测定, 测定位置分别在每个植株上选取的4个枝条向外5 cm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), 测量过程中选用开放气路, 使用人工红蓝光源, PAR为1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO₂浓度约为340 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 相对湿度(RH)保持在50%–

60%, 流速设定为 $750 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, 叶室面积为 8 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)、饱和水汽压差(VPD)等参数(任青吉等, 2015), 对于不能充满叶室的叶片, 则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 , WUE 由 P_n 与 T_r 的比值得出。

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)叶脉密度的测定: 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(Berlyn & Miksche, 1976), 用水包埋呈透明薄膜状在体视显微镜(SMZ168-BL, Motic, 中国香港)下用于叶脉性状的观测。在每个叶片的两端及中间部位(均包含中脉)选择3个视野进行拍照, 用Motic Images Plus 2.0软件获得各个照片中的叶脉长度, 叶脉密度用单位叶面积(单位: mm^2)的叶脉总长度(单位: mm)表示(Sack *et al.*, 2012);

(2)比叶面积的测定: 首先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, 然后将叶片放在 80°C 的烘箱中烘干48 h至恒质量, 用电子天平(精度为 0.0001 g)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

实验所用数据采用SPSS 16.0软件进行处理分析, 用SigmaPlot 10.0和Excel软件绘图。实验数据均进行以10为底的对数转换, 使之符合正态分布, 进行单因素方差分析, 显著性水平设为0.05。利用线性回归分析法对旱柳叶脉密度和 WUE 间的关系进行分析。

2 结果分析

2.1 不同样地土壤平均含水量及早柳林群落特征

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

表1 不同水分样地的主要特征(平均值 $\pm$ 标准误差, $n = 60$)

Table 1 Main characteristics of plots in different water plots (mean $\pm$ SE, $n = 60$)

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 (%)
I	69.23 ± 3.55^a	636.96 ± 27.63^a	91.21 ± 4.56^a
II	48.38 ± 2.46^b	589.25 ± 17.28^b	75.69 ± 3.78^b
III	35.27 ± 1.76^c	502.34 ± 26.76^c	37.26 ± 1.86^c

同列不同小写字母表示样地间差异显著($p < 0.05$)。

Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among plots ($p < 0.05$).

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%。表明在3个样地中, 样地I生境条件(土壤含水量65%–75%)更适宜旱柳植株的生长。

2.2 不同样地旱柳叶性状特征及 WUE

不同土壤含水量条件下旱柳种群叶性状特征及 WUE 的变化如图1所示。由单因素方差分析得出, 旱柳单叶面积、比叶面积、叶脉密度及 WUE 在不同水分梯度存在显著差异($p < 0.05$)。随着土壤含水量的减少, 旱柳单叶面积和比叶面积均呈逐渐减小趋势, 从样地I到样地III分别减少了71.67%和29.14%; 叶脉密度和 WUE 则均呈增大趋势, 从样地I到样地III分别增加了43.00%和54.10%。

2.3 不同样地旱柳叶片光合特性

不同土壤含水量条件下旱柳叶片光合特性的变化如表2所示。由单因素方差分析得出, 旱柳气孔导度(G_s)、 P_n 、 T_r 、光合有效辐射(PAR)和 VPD 在不同水分梯度存在显著差异($p < 0.05$), 而胞间 CO_2 浓

图1 不同样地旱柳叶性状特征及水分利用效率(WUE)的变化(平均值 $\pm$ 标准误差, $n = 60$)。不同小写字母表示相同构件在不同样地差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Change among leaf traits and water use efficiency (WUE) of *Salix matsudana* in different plots (mean $\pm$ SE, $n = 60$). Different lowercase letters indicate significant differences of different plots for identical module ($p < 0.05$).

表2 不同样地旱柳叶片光合特性(数值为平均值±标准误差, $n = 60$)**Table 2** Photosynthetic characteristics of *Salix matsudana* in different plots (mean ± SE, $n = 60$)

样地 Plot	I	II	III
饱和水汽压差 VPD (kPa)	0.25 ± 0.01^c	0.28 ± 0.01^b	0.32 ± 0.02^a
气孔导度 G_s ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	1.77 ± 0.09^a	0.91 ± 0.05^b	0.32 ± 0.02^c
蒸腾速率 T_r ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	3.02 ± 0.15^c	5.26 ± 0.26^b	6.81 ± 0.34^a
净光合速率 P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	3.69 ± 0.08^c	8.83 ± 0.34^b	16.63 ± 0.83^a
胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	0.31 ± 0.02^a	0.29 ± 0.02^a	0.27 ± 0.01^a
光合有效辐射 PAR ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	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($p < 0.05$)。

C_i , intercellular CO_2 concentration; G_s , stomatal conductance; PAR , photosynthetically active radiation; P_n , net photosynthetic rate; T_r , transpiration rate; VPD , vapor pressure deficit. Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among plots ($p < 0.05$).

度(C_i)在不同梯度差异不显著($p > 0.05$)。随着土壤含水量的减少,旱柳 G_s 和 C_i 呈减小趋势,从样地I到样地III分别减少了81.92%和12.90%;旱柳 P_n 、 T_r 、 PAR 和 VPD 均呈增大趋势,从样地I到样地III分别增加了77.81%、55.65%、49.92%及21.88%。

2.4 不同样地旱柳叶脉密度与WUE的关系分析

如图2所示,样地I和样地III旱柳叶脉密度与WUE间均存在极显著正相关($p < 0.01$),而样地II存在显著正相关关系($p < 0.05$,图2)。在水分梯度上随着旱柳叶脉密度的增加,WUE也呈增加趋势,表明旱柳叶脉密度和WUE间存在一定协调性。不同水分梯度旱柳叶脉密度与WUE间的相关系数存在显著差异($p < 0.05$),样地I叶脉密度与WUE的相关系数显著小于1,样地II和样地III的相关系数显著大于1($p < 0.05$),表明样地I旱柳叶片WUE的增加速度小于叶脉密度的增加速度,而样地II和样地III旱柳叶片

WUE的增加速度要显著大于叶脉密度的增加速度。

3 讨论

植物性状是指一切对植物的定居、生存和适应有着潜在重要影响,或与获取、利用和保护资源的能力有关的属性(Violle *et al.*, 2007),反映了植物对不同环境的适应及植物内部不同功能之间的生理特征或进化权衡后的一种属性表现(Díaz *et al.*, 2004; 孟婷婷等, 2007; 许洺山等, 2016)。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,叶脉密度和WUE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,样地I和样地III旱柳叶脉密度与WUE间呈极显著线性正相关关系($p < 0.01$),样地II是旱柳叶脉密度和WUE均逐渐增大的过渡区域,叶脉密度和WUE仅呈显著线性正相关关系($p < 0.05$);样地I叶脉密度与WUE的相关系数显著小于1,样地II和样地III的相关系数显著大于1($p < 0.05$)。湿地环境中,旱柳叶脉密度和WUE的关联关系在不同水分梯度的差异性反映了植物应对环境改变时水分利用和碳需求之间的有效平衡。

植物生长发育不仅取决于自身的生理特性,而且受到环境梯度的影响,群落的本质特征之一是群落中的植物和环境因子之间存在一定的相互关系(宋永昌, 2001),同时,区域的环境条件能够通过物种的功能策略来表现,通过分析环境因子梯度分布可以预测植物的功能策略(Aiba *et al.*, 2012; 许洺山等, 2016)。研究区属于河西走廊温带干旱区的天然湿地生态系统,土壤水和地下水是旱柳可能的主要利用水源(吴华武等, 2015)。样地I位于河岸边,在水

图2 不同样地旱柳叶脉密度与水分利用效率(WUE)的关系。A, 样地I; B, 样地II; C, 样地III。样地同表1。**Fig. 2** Relationship between vein density and water use efficiency (WUE) of *Salix matsudana* among different plots. A, Plot I; B, Plot II; C, Plot III. Plot see Table 1.

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。本研究发现, 处于该样地的旱柳叶脉密度最小, WUE 也最小, 叶脉密度与 WUE 呈极显著正相关关系($p < 0.01$)(图1, 图2)。旱柳叶脉密度与 WUE 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。该样地群落高度和郁闭度最大(表1), 邻体干扰严重, 减弱了群落内部的光照强度, 旱柳植株为了获得更多光资源, 选择了增大叶面积的生长策略, 使得部分叶肉组织与叶脉接触面积减少, 相对减少叶脉构建投资(图1); 拥有低叶脉密度(短距离)的叶片增加了水分从叶脉运输到气孔的时间, 在日光合时间有限的情况下, 极大地限制了光合效率, 减少了光合产物的合成, 从而影响了叶片的 WUE ; 同时生长在该样地的旱柳因强烈的遮阴阻挡了更多的光资源到达其叶片表面, 群落内部光竞争激烈, 植物所接受到的光合有效辐射最少(表2), 植株个体往往通过调节气孔导度以增强光能利用率(Niu *et al.*, 2015), 同时适当控制进出叶片的水汽和 CO_2 浓度, 从而使叶片的光合速率和蒸腾速率较低(表2), 影响了叶片内部与外界环境进行物质循环与能量流动的强度, 致使 WUE 低(图1)。激烈的光竞争促使旱柳为了增强叶片的捕光能力, 不得不投入更多的生物量使叶片变大变薄, 即最大化地增大比叶面积(图1), 以增加叶片内捕光表面积数量, 在资源有限性约束下, 旱柳减少了对叶脉密度的投资(图1); 大的比叶面积能防止强光穿透叶片, 调节叶片对光的吸收, 但由于其叶肉结构疏松保水性差, 因此 WUE 最低(何春霞等, 2013)。旱柳选择低的叶脉密度的同时也选择低的 WUE , 减小了叶片因水分运输产生的摩擦阻力而导致的水分限制, 实现了资源的最优配置。

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, 是植物提高光合收益的一个重要的生活史策略(Westoby *et al.*, 2002)。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。本研究发现, 处于该样地的旱柳叶脉密度最大, WUE 也最大, 叶脉密度与 WUE 呈极显著正相关关系($p < 0.01$), 两者的相关系数显著大于1 ($p < 0.01$)(图1, 图2)。主要原因有: 1) 遮阴现象的大幅度降低使该样地植物接受到的光合有效辐射最大, 大气水分含量低, VPD 最高(表2), 为了减少水分损失, 旱柳叶片构建高的叶脉密度以增加叶片中水分运输的路径并减小了叶肉间隙之间的距离, 最大化地抵抗了胁迫生境中可能出现的空穴或栓塞等现象, 避免了水分在维管束中运输时因水柱断裂而影响到叶片的光合作用过程, 这与宋丽清等(2015)研究的高粱(*Sorghum bicolor*)、紫苏(*Perilla frutescens*)叶脉密度与光合特性关系的结果一致;同时, 从样地I到样地III P_n 的变异系数为20.32%, 最高值是最低值的4.51倍, 而 T_r 的变异系数为9.25%, 最高值为最低值的2.25倍(表3), 虽然 P_n 和 T_r 都表现为上升趋势, 但 P_n 比 T_r 的上升趋势更为显著, 因此导致 WUE 增大(图1)。2) 该样地过低的土壤含水量已不能完全满足植物生长, 旱柳可利用的有效水分有限, 迫使旱柳植株不得不投入较多的资源用于构建和维持发达的叶脉和维管束组织, 以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;同时干旱条件下旱柳叶片蒸腾速率高(表2), 为了避免过高的蒸腾可能引发脱水现象, 植株通过适当调节自身水势的变化来提高对水分的有效利用(Kenney *et al.*, 2014)。3) 生长在异质生境中的旱柳植株可利用的有效水分少, 植物叶片为了保证其正常的生理、生活功能, 最大限度地巩固具有输水保卫功能的叶脉组织并提高 WUE 。与此同时, 叶脉密度的过快增加可能会导致水分在叶片内部传输的过程中出现栓塞、空穴化等问题, 因此在更好地平衡两者关系的前提下, 旱柳叶片 WUE 的增加速度要显著大于叶脉密度的增加速度, 即相关系数显著大于1 ($p < 0.05$)。该生境下的旱柳采取增加叶脉密度的同时增大 WUE 的生长策略, 体现了旱柳植株应对水分胁迫时维持光合生产和自我保护的调控能力, 是在各种生境因子的调控

表3 旱柳叶片蒸腾速率(T_r)、净光合速率(P_n)及水分利用效率(WUE)的变化

Table 3 Variation of leaf transpiration rate (T_r), net photosynthetic rate (P_n) and water use efficiency (WUE) for *Salix matsudana*

参数	Parameter	T_r	P_n	WUE
变异系数	Coefficient of variation (%)	9.25%	20.32%	9.96%

下对环境长期适应的结果。

植物种群作为物种存在的基本单位, 其结构特征是植物对外界环境适应性的集中体现(Gurevitch *et al.*, 2002; 王立龙等, 2015)。植物通过环境的筛选作用塑造其性状, 对环境做出一定的适应策略, 即在特定的环境下, 植株为了满足生存需求会形成不同的形态结构和特定的水分供应策略, 使自身能更好地调整和适应异质性资源(龚容和高琼, 2015)。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, 该样地土壤含水量较样地I显著下降(表1, $p < 0.05$), 促使叶片气孔关闭, C_i 随之减小, 同时叶片的蒸腾速率逐渐上升, 叶面VPD增大, WUE 显著增加(图1; 表2)。另一方面, 样地II处于湿润(样地I)到干旱(样地III)的过渡区, 旱柳叶脉密度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。

植物叶脉密度与 WUE 的关系是植物为适应外界环境而形成的特定的水分供应策略。本研究发现, 随着土壤含水量降低, 旱柳叶脉密度及 WUE 均呈增加趋势, 且两者呈线性正相关关系, 反映了洪泛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, 确保水分供需之间的平衡, 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。张掖湿地不同水分梯度旱柳叶片的水分供应策略, 较好地验证了湿地植物通过叶功能性状可塑性调整与环境变异协同响应的适应性机制。自然选择使生长在不同生境中的旱柳以最“经济”的方式进行叶片结构与功能的塑造, 找到最佳的收益与代价关系, 基于其对环境修饰的可逆机制, 为植物适应异质生境提供了一个快速反应机制。

基金项目 国家自然科学基金(41461013和91125014)。

参考文献

- Aiba M, Takafumi H, Hiura T (2012). Interspecific differences in determinants of plant species distribution and the relationships with functional traits. *Journal of Ecology*, 100, 950–957.
- Berlyn GP, Miksche JP (1976). *Botanical Microtechnique and Cytochemistry*. Iowa State University Press, Ames, USA.
- Blonder B, Violle C, Bentley LP, Enquist BJ (2010). Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, 14, 91–100.
- Brodribb TJ, Feild TS (2010). Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecology Letters*, 13, 175–183.
- Brodribb TJ, Jordan GJ (2011). Water supply and demand remain balanced during leaf acclimation of *Nothofagus cunninghamii* trees. *New Phytologist*, 192, 437–448.
- Carins-Murphy MR, Jordan GJ, Brodribb TJ (2014). Acclimation to humidity modifies the link between leaf size and the density of veins and stomata. *Plant, Cell & Environment*, 37, 124–131.
- Dang JJ, Zhao CZ, Dong XG, Yang Q, Zha GD (2014). Response of *Kobresia tibetica* and *Kobresia humilis* population spatial pattern to soil moisture. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 1734–1740. (in Chinese with English abstract) [党晶晶, 赵成章, 董小刚, 杨泉, 查高德 (2014). 藏嵩草和矮嵩草种群空间分布格局对水分的响应. 生态学杂志, 33, 1734–1740.]
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y, Band SR, Basconcelo S, Castro-Díez P, Funes G, Hamzehee B, Khoshnevi M, Pérez-Harguindeguy N, Pérez-Rontomé MC, Shirvany FA, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, deTorres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martínez M, Romo-Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak MR (2004). The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295–304.
- Eschera P, Peukea AD, Bannisterb P, Finkc S, Hartungd W, Jiange F, Rennenberg H (2008). Transpiration, CO_2 assimilation, WUE , and stomatal aperture in leaves of *Viscum album* (L.): Effect of abscisic acid (ABA) in the xylem sap of its host (*Populus × euamericana*). *Plant Physiology and Biochemistry*, 46, 64–70.
- Flexas J, Díaz-Espejo A, Conesa MA, Coopman RE, Douthe C, Gago J, Gallé A, Galmés J, Medrano H, Ribas-Carbo M, Tomás M, Niinemets Ü (2015). Mesophyll conductance to CO_2 and Rubisco as targets for improving intrinsic water use efficiency in C_3 plants. *Plant, Cell & Environment*, 39, 965–982.

doi: 10.17521/cjpe.2016.0188

- Gang CC, Wang ZQ, Chen YZ, Yang Y, Li JL, Cheng JM, Qi JG, Odeh I (2016). Drought-induced dynamics of carbon and water use efficiency of global grasslands from 2000 to 2011. *Ecological Indicators*, 67, 788–797.
- Gao L, Yang J, Liu RX (2009). Effects of soil moisture levels on photosynthesis, transpiration, and moisture use efficiency of female and male plants of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensi*. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 6025–6034. (in Chinese with English abstract) [高丽, 杨劫, 刘瑞香 (2009). 不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征. 生态学报, 29, 6025–6034.]
- Gao Y, Xia JB, Zhao ZG, Kong QX, Gu GY, Zhang L (2013). Effect of simulated soil water change on photosynthetic characteristics of *Salix matsudana* in shell sand habitat. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 33, 2467–2473. (in Chinese with English abstract) [高源, 夏江宝, 赵自国, 孔庆仙, 谷广义, 张亮 (2013). 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, 33, 2467–2473.]
- Gao Y, Zhu XJ, Yu GR, He NP, Wang QF, Tian J (2014). Water use efficiency threshold for terrestrial ecosystem carbon sequestration in China under afforestation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 195–196, 32–37.
- Glenn DM (2016). Effect of highly processed calcined kaolin residues on apple water use efficiency. *Scientia Horticulturae*, 23, 127–132.
- Gong R, Gao Q (2015). Research progress in the effects of leaf hydraulic characteristics on plant physiological functions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 300–308. (in English with Chinese abstract) [龚容, 高琼 (2015). 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, 39, 300–308.]
- Gurevitch J, Scheiner SM, Fox GA (2002). *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- He CX, Li JY, Meng P, Zhang JS (2013). Changes of leaf traits and WUE with crown height of four tall tree species. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 5644–5654. (in English with Chinese abstract) [何春霞, 李吉跃, 孟平, 张劲松 (2013). 4种高大树木的叶片性状及WUE随树高的变化. 生态学报, 33, 5644–5654.]
- Kenney AM, McKay JK, Richards JH, Juenger TE (2014). Direct and indirect selection on flowering time, water-use efficiency (WUE, $\delta^{13}\text{C}$), and WUE plasticity to drought in *Arabidopsis thaliana*. *Ecology and Evolution*, 4, 4505–4521.
- Li MX, Yang YZ, Zhu Q, Chen H, Peng CH (2016). Evaluating water use efficiency patterns of Qinling Mountains under climate change. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 936–945. (in Chinese with English abstract) [李明旭, 杨延征, 朱求安, 陈槐, 彭长辉 (2016). 气候变化背景下秦岭地区陆地生态系统水分利用率变化趋势. 生态学报, 36, 936–945.]
- Li X, Xie YH, Huang JS, Chen XS (2009). Research progresses on the formation mechanism of vegetation distribution pattern in wetlands. *Wetland Science*, 7, 280–288. (in Chinese with English abstract) [李旭, 谢永宏, 黄继山, 陈心胜 (2009). 湿地植被格局成因研究进展. 湿地科学, 7, 280–288.]
- Liu XJ, Ma KP (2015). Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica Vitae*, 45, 325–339. (in Chinese with English abstract) [刘晓娟, 马克平 (2015). 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 45, 325–339.]
- Matthew-Ogburn R, Edwards EJ (2013). Repeated origin of three-dimensional leaf venation releases constraints on the evolution of succulence in plants. *Current Biology*, 23, 722–726.
- Meng TT, Ni J, Wang GH (2007). Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 150–165. (in Chinese with English abstract) [孟婷婷, 倪健, 王国宏 (2007). 植物功能性状与环境及生态系统功能. 植物生态学报, 31, 150–165.]
- Nardini A, Luglio J (2014). Leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: Possible trade-offs and correlations with climate across three major biomes. *Functional Ecology*, 28, 810–818.
- Nardini A, Raimondo F, LoGullo MA (2010). Leaf miners help us understand leaf hydraulic design. *Plant, Cell and Environment*, 33, 1091–1100.
- Niu YY, Liao K, Jia Y, Pang HX, Xu GX, Jiang ZB (2015). Analysis on differences in photosynthetic characteristics of korla fragrant pear among different planting densities. *Agricultural Science & Technology*, 16, 862–867.
- Pagano M, Storchi P (2015). Leaf vein density: A possible role as cooling system. *Journal of Life Sciences*, 9, 299–303.
- Pradhan S, Sehgal VK, Sanoo RN, Bandyopadhyay KK, Singh R (2014). Yield, water, radiation and nitrogen use efficiencies of wheat (*Triticum aestivum*) as influenced by nitrogen levels in a semi-arid environment. *Indian Journal of Agronomy* 59, 267–275.
- Quan XK, Wang CK (2015). Comparison of foliar water use efficiency among 17 provenances of *Larix gmelinii* in the Mao'ershan area. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 352–361. (in English with Chinese abstract) [全先奎, 王传宽 (2015). 帽儿山17个种源落叶松针叶的水分利用效率比较. 植物生态学报, 39, 352–361.]
- Ren QJ, Li HL, Bu HY (2015). Comparison of physiological and leaf morphological traits for photosynthesis of the 51 plant species in the Maqu alpine swamp meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 593–603. [任青吉, 李宏林, 卜海燕 (2015). 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, 39, 593–603.]

- Sack L, Frole K (2006). Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees. *Ecology*, 87, 483–491.
- Sack L, Scoffoni C (2013). Leaf venation: Structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist*, 198, 983–1000.
- Sack L, Scoffoni C, John GP, Poorter H, Mason CM, Mendez-Alonzo R, Donovan LA (2013). How do leaf veins influence the worldwide leaf economic spectrum? Review and synthesis. *Journal of Experimental Botany*, 64, 4053–4080.
- Sack L, Scoffoni C, McKown AD, Frole K, Rawls M, Havran JC, Tran H, Tran T (2012). Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns. *Nature Communications*, 3, 837.
- Silvertown J, Charlesworth D (2001). *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell, London.
- Song LQ, Hu CM, Hou XL, Shi L, Liu LA, Yang JC, Jiang CD (2015). Relationship between photosynthetic characteristics and leaf vein density in *Sorghum bicolor* and *Perilla frutescens*. *Chinese Bulletin of Botany*, 50, 100–106. (in English with Chinese abstract) [宋丽清, 胡春梅, 侯喜林, 石雷, 刘立安, 杨景成, 姜闯道 (2015). 高粱、紫苏叶脉密度与光合特性的关系. 植物学报, 50, 100–106.]
- Song YC (2001). *Vegetation Ecology*. East China Normal University Press, Shanghai. 551–552. (in Chinese) [宋永昌 (2001). 植被生态学. 华东师范大学出版社, 上海. 551–552.]
- Tan XJ, Zhao XS (2006). Spatial distribution and ecological adaptability of wetland vegetation in Yellow River Delta along a water table depth gradient. *Chinese Journal of Ecology*, 25, 1460–1464. (in Chinese with English abstract) [谭学界, 赵欣胜 (2006). 水深梯度下湿地植被空间分布与生态适应. 生态学杂志, 25, 1460–1464.]
- Villagra M, Campanello PI, Bucci SJ, Goldstein G (2013). Functional relationships between leaf hydraulics and leaf economic traits in response to nutrient addition in subtropical tree species. *Tree Physiology*, 33, 1308–1318.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Wang JL, Yu YR, Fang QX, Jiang DF, Qi H, Wang QF (2008). Responses of water use efficiency of nine plant species to light and CO₂ and its modeling. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 525–533. (in Chinese with English abstract) [王建林, 于贵瑞, 房全孝, 姜德锋, 齐华, 王秋风 (2008). 不同植物叶片水分利用效率对光和CO₂的响应与模拟. 生态学报, 28, 525–533.]
- Wang LL, Wang L, Zhang LF, Liu YY, Xu SJ (2015). Structure and dynamic characteristics of *Gymnocarpus przewalskii* in different habitats. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 980–989. (in Chinese with English abstract) [王立龙, 王亮, 张丽芳, 刘玉洋, 徐世健 (2015). 浙江天童木本植物叶片性状空间变异的地统计学分析. 植物生态学报, 39, 980–989.]
- Wang YP, Gao HH, Liu YS, Mu P, Yu XP, An LZ, Zhang F (2013). Adaptation mechanisms of alpine plants photosynthetic apparatus against adverse stress: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 2049–2055. (in Chinese with English abstract) [王玉萍, 高会会, 刘悦善, 慕平, 鱼小军, 安黎哲, 张峰 (2013). 高山植物光合机构耐受胁迫的适应机制. 应用生态学报, 24, 2049–2055.]
- Westoby M, Falster DS, Moles AT (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology Systematics*, 33, 125–159.
- Wu HW, Li XY, Jing ZY, Li J, Zheng XR, Zhao DZ (2015). Variations in water use for *Achnatherum splendens* in Lake Qinghai watershed based on δD and $\delta^{18}O$. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 8174–8183. (in Chinese with English abstract) [吴华武, 李小雁, 蒋志云, 李静, 郑肖然, 赵殿智 (2015). 基于 δD 和 $\delta^{18}O$ 的青海湖流域芨芨草水分利用来源变化研究. 生态学报, 35, 8174–8183.]
- Xu MS, Zhao YT, Yang XD, Shi QR, Zhou LL, Zhang QQ, Arshad A, Yan ER (2016). Geostatistical analysis of spatial variations in leaf traits of woody plants in Tiantong, Zhejiang Province. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 48–59. (in Chinese with English abstract) [许沼山, 赵延涛, 杨晓东, 史青茹, 周刘丽, 张晴晴, Ali ARSHAD, 阎恩荣 (2016). 浙江天童木本植物叶片性状空间变异的地统计学分析. 植物生态学报, 40, 48–59.]
- Yang WD, Chen YT (2008). Membrane leakage and antioxidant enzyme activities in roots and leaves of *Salix matsudana* with cadmium stress. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 28, 2263–2269. (in Chinese with English abstract) [杨卫东, 陈益泰 (2008). 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, 28, 2263–2269.]
- Yu WY, Ji RP, Feng R, Zhao XL, Zhang YS (2015). Response of water stress on photosynthetic characteristics and water use efficiency of maize leaves in different growth stage. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 2902–2909. (in Chinese with English abstract) [于文颖, 纪瑞鹏, 冯锐, 赵先丽, 张玉书 (2015). 不同生育期玉米叶片光合特性及水分利用效率对水分胁迫的响应. 生态学报, 35, 2902–2909.]
- Zhang YQ, Li SW, Fu W, Wen HD (2014). Effects of nitrogen application on yield, photosynthetic characteristics and water use efficiency of hybrid millet. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 20, 1119–1126. (in Chinese with English abstract) [张亚琦, 李淑文, 付巍, 文宏达 (2014). 施氮对杂交谷子产量与光合特性及水分利用效率的影响. 植物营养与肥料学报, 20, 1119–1126.]

责任编辑: 曾 波 责任编辑: 李 敏

doi: 10.17521/cjpe.2016.0188

扫码向作者提问