

# 秦王川盐沼湿地芦苇比叶面积与叶片热耗散的关联性分析

李群 赵成章\* 赵连春 王建良 张伟涛 姚文秀

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** 植物比叶面积(SLA)与叶片热耗散的关联性分析, 对于探究植物光合产物积累与耗散及其适应特殊生境有重要意义。该研究以秦王川国家湿地公园芦苇(*Phragmites australis*)种群为研究对象, 根据距离水域的远近分别依次设置3个试验样地: I (离水域25–40 m, 土壤含水量(SM) 28.94%)、II (离水域10–25 m, SM 45.97%)、III (离水域0–10 m, SM 76.81%), 研究了秦王川盐沼湿地芦苇SLA与叶片热耗散的关系。结果表明: 随着土壤含水量的增加, 湿地植被群落的高度和地上生物量呈现逐渐增加的趋势, 土壤电导率和光合有效辐射呈显著减小的趋势; 叶面积、净光合速率和蒸腾速率均呈增加的趋势, 叶厚度呈减少的趋势, SLA呈现先增加后减小的趋势, 叶干质量呈现先减少后增加的趋势; 从样地I到样地III, 调节性能量耗散的量子产额( $Y(NPQ)$ )、非光化学淬灭系数呈减少的趋势, 实际光合效率、光化学淬灭系数呈增加的趋势, 非调节性能量耗散的量子产额呈先增加后减少的趋势; 在样地I和III, 芦苇SLA与 $Y(NPQ)$ 呈极显著负相关关系( $p < 0.01$ ), 在样地II, SLA与 $Y(NPQ)$ 显著负相关( $p < 0.05$ )。随土壤含水量的梯度性变化, 芦苇种群通过调整叶片构建模式从而适时调整SLA的大小以改变叶片热耗散, 实现对植物吸收光能的有效利用, 反映了植物为适应特殊生境通过改变表型调控叶片热耗散实现自我保护的机制。

**关键词** 比叶面积; 热耗散; 调节性能量耗散的量子产额; 芦苇; 秦王川; 盐沼湿地

引用格式: 李群, 赵成章, 赵连春, 王建良, 张伟涛, 姚文秀 (2017). 秦王川盐沼湿地芦苇比叶面积与叶片热耗散的关联性分析. 植物生态学报, 41, 985–994. doi: 10.17521/cjpe.2017.0005

## Empirical relationship between specific leaf area and thermal dissipation of *Phragmites australis* in salt marshes of Qinwangchuan

LI Qun, ZHAO Cheng-Zhang\*, ZHAO Lian-Chun, WANG Jian-Liang, ZHANG Wei-Tao, and YAO Wen-Xiu

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 specific leaf area (SLA) and thermal dissipation reflects not only the accumulation and dissipation of plant photosynthesis, but also plants' adaptation to their habitats and changing environment. The objective of this study is to examine the correlation between SLA and thermal dissipation of reed (*Phragmites australis*) under different soil moisture conditions and salt contents.

**Methods** Our study site was located in the National Wetland Park in Qinwangchuan, Gansu Province, China. Our sampling site extends from the edge to the central of a salt marsh where the reed was the single dominant species. The study site was divided into three zones based on the distance from the water. Within each zone, six 2 m × 2 m sampling plots were randomly located to select six reed individuals in each plot (total = 18). Vegetation height, aboveground biomass, soil moisture, and soil electrical conductivity (EC) were measured, with the six reed individuals taken to the laboratory to measure leaf thickness. Leaf net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), and other parameters of the reeds were also measured in each plot prior to harvesting. Quantitative measures of chlorophyll fluorescence were taken after 30-min dark adaptation. Quadrat survey method was used to model the empirical relationship between the transpiration rate and leaf characteristics.

**Important findings** Vegetation height and aboveground biomass increased with soil moisture content, but EC and photosynthetically active radiation decreased. Leaf area,  $T_r$  and  $P_n$  increased along the gradient, leaf thickness showed decreasing, but the increasing trend of SLA switched to a decreasing trend, while leaf dry mass presented an opposite trend. From plot I to III, the quantum yield of regulated energy dissipation ( $Y(NPQ)$ ) and

收稿日期Received: 2017-01-17 接受日期Accepted: 2017-07-09  
\* 通信作者Author for correspondence (E-mail: zhaocz601@163.com)

non-photochemical quenching decreased, the actual photochemical efficiency of PSII and photochemical quenching increased, and quantum yield of non-regulated energy dissipation increased before decreasing. There appeared a highly significant negative correlation ( $p < 0.01$ ) between SLA and  $Y(NPQ)$  at plot I and III, and a less significant negative correlation ( $p < 0.05$ ) at plot II. Along the soil moisture gradient, reed seemed using light effectively by changing leaf thermal dissipation through adjusting their leaf size and SLA—A potential self-protection mechanism in light of adapting the habitat.

**Key words** specific leaf area; thermal dissipation; the quantum yield of regulated energy dissipation; *Phragmites australis*; Qinwangchuan; salt marshes

**Citation:** Li Q, Zhao CZ, Zhao LC, Wang JL, Zhang WT, Yao WX (2017). Empirical relationship between specific leaf area and thermal dissipation of *Phragmites australis* in salt marshes of Qinwangchuan. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 985–994. doi: 10.17521/cjpe.2017.0005

植物光合作用是驱动CO<sub>2</sub>在大气与生物圈之间交换的一个重要过程(Amoros-Lopez *et al.*, 2008), 叶片的叶绿素荧光与光合作用密切相关, 在植物的光合作用、逆境生理和组织衰老等生理生态学研究方面具有重要作用(朱启红等, 2013)。光合作用通过光系统I (PSI)和光系统II (PSII)将光能转化为化学能, 其中PSII被认为对盐分胁迫尤其敏感, 在植物响应水盐胁迫的过程中发挥着重要作用(Baker, 1991), PSII调节性能量耗散的量子产额 $Y(NPQ)$ 是PSII反应中心吸收的光量子利用方式之一(Kramer *et al.*, 2004; 向芬等, 2014), 非光化学淬灭系数( $NPQ$ )是反映植物耗散过剩光能转换为热能的指标, 可衡量植物的光破坏防御能力(张超等, 2014); 叶片作为植物体暴露在环境中表面积最大的器官, 对各种胁迫因子具有较强的感知能力, 而且能够通过叶面积、叶厚度等功能性状在形态和结构上的可塑性(Westoby & Wright, 2003; 施宇等, 2012), 差异化地调控叶片的比叶面积(SLA)、净光合速率、蒸腾作用等生理生态功能, 间接影响植物的光合能力和营养物质的吸收水平(Deng *et al.*, 2008); SLA与叶片热耗散的关系十分密切, SLA较低的叶片将干物质多用于构建保卫结构, 叶肉细胞密度和叶片厚度高, 形成小而厚的叶片, 能够容纳更多的叶绿体, 一般具有高的 $Y(NPQ)$ , 叶片的可调控生理代谢能力强, 如以热耗散等形式耗散过剩的光能(胡文海等, 2015), 因而叶片热交换和自我保护能力比较强, 有助于防止叶片过度失水和提高叶片的生境适应能力(胡耀升等, 2015), 这表明植物通常会通过调整叶片SLA来提高自身适应环境的能力。土壤水分是决定植物群落结构的一个主要环境因子(Rozema, 1996), 通过影响群落内部环境使种群内每个植株可获得性资源数量发生变化, 从而迫使植株进行表型调整, 以

提高生境适合度(黎磊等, 2011); 在土壤水分差异条件下, 植物需要适时调整叶面积、SLA等叶片构型特征, 提高植物对环境空间异质性的适应能力, 借助叶片热耗散实现植物对叶片吸收的光能的积累与耗散的有效控制, 这体现了SLA与PSII热耗散机制存在着密切的关联性。因此, 研究SLA与PSII的热耗散机制, 对于探索特殊生境下的湿地植物表型和自我保护机制有着重要意义。

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, 广泛分布于内陆草甸区和近海河口湿地区, 也是西北荒漠区沼泽湿地生态系统的优势植物。目前, 学术界围绕植物代谢效率和群落密度的权衡(Deng *et al.*, 2008)、植物叶片光合参数与环境因子的关系(Knight & Ackerly, 2003)、强光下叶绿素荧光的淬灭机理(Komura *et al.*, 2010)、光呼吸和PSII热耗散对土壤水分的响应(张超等, 2014), 以及湿地植物叶片功能性状等问题展开了广泛研究(党晶晶等, 2015), 有关芦苇的生境胁迫适应机制(庄瑶等, 2010)、光合作用对土壤水盐因子的响应(戚志伟等, 2016)、多时空尺度蒸散模拟研究(于文颖等, 2014)等也受到了重视, 但是有关盐沼湿地植物比叶面积与叶片热耗散关联性尚不明晰。鉴于此, 本研究以秦王川国家湿地公园盐沼湿地的芦苇为研究对象, 通过分析盐沼湿地芦苇SLA与叶片热耗散的关联性, 试图明晰: (1)盐沼湿地芦苇SLA与叶片热耗散存在何种关联性? (2)形成这种关联性的主要原因有哪些? 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 研究地区和研究方法

### 1.1 研究区域和样地概况

研究区位于甘肃省兰州市的秦王川盆地, 地理

坐标为 $36.47^{\circ}\text{N}, 103.65^{\circ}\text{E}$ , 海拔 $1\ 895\text{--}1\ 897\text{ m}$ , 属大陆性季风气候, 年平均气温 $6.9\ ^{\circ}\text{C}$ , 年降水量 $220\text{ mm}$ , 主要集中在6—9月, 年日照时间 $2\ 700\text{ h}$ , 平均无霜期126天。由于地处乌鞘岭褶皱山岭南侧的边缘低山区, 四周山地环绕, 中心地带地势平坦开阔, 形成盆地, 盆地南部广泛分布第四系松散层孔隙潜水, 含水层为砂砾石及中细砂层, 受常年或季节性水淹的影响, 形成以淡灰钙土为主的自然土壤, 发育了水生和湿生植物群落, 以湿生和挺水植物为主。主要植物有: 芦苇、枸杞(*Lycium chinense*)、多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)、水烛(*Typha angustifolia*)、灰绿藜(*Chenopodium glaucum*)、紫菀(*Aster tataricus*)、假苇拂子茅(*Calamagrostis pseudophragmites*)、碱蓬(*Suaeda salsa*)、苦苣菜(*Sonchus oleraceus*)、盐角草(*Salicornia europaea*)、早熟禾(*Poa annua*)等。

## 1.2 实验方法

### 1.2.1 实验设置

秦王川国家湿地公园锥形位于秦王川盆地南部, 海拔较低, 水资源丰富, 是盆地自然降水和引大入秦灌溉用水的主要汇水区, 盆地蒸发量远大于降水量, 试验地属于典型的盐沼湿地(罗星光, 2003)。2016年9月2—9日, 在实地考察的基础上, 选择一块由湿地边缘向湿地中心平缓延伸, 面积约 $3\text{ hm}^2$ , 芦苇为单一优势种的草本沼泽, 随着地势的微弱抬升, 地表水明显发生变化, 湿地植被群落特性发生了相应的梯度性变化。首先进行水分梯度的划分, 从湖边至芦苇群落末端, 间隔 $5\text{ m}$ 依次布置3条宽 $10\text{ m}$ 、长 $10\text{ m}$ 的样带, 进行地下水埋深的测量(在每条样带上从近湖岸开始每间隔 $10\text{ m}$ 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条平行样带上从湿地边缘向湖边依次设置3个 $10\text{ m}\times 10\text{ m}$ 的样地, 分别为: 1)样地I, 离水域 $25\text{--}40\text{ m}$ , 地下水埋深 $0.50\text{--}0.75\text{ m}$ , 该地段一般不会淹水, 受湖泊水位影响极小; 2)样地II, 离水域 $10\text{--}25\text{ m}$ , 地下水埋深 $0.15\text{--}0.50\text{ m}$ , 该地段季节性淹水, 土壤水分季节性饱和; 3)样地III, 离水域 $0\text{--}10\text{ m}$ , 该地段常年淹水, 土壤水分一年中几乎所有时间均处于饱和状态; 接着按已划分的芦苇种群的水分梯度样地从远水区到近水区依次设置6个 $2\text{ m}\times 2\text{ m}$ 样方, 总计18个样方。

首先分别测定每个样方内湿地群落所有植物的

高度和密度, 芦苇以株为单位; 然后在每个小样方随机挖掘 $1.0\text{ m}\times 1.0\text{ m}\times 0.5\text{ m}$ 土壤剖面, 用环刀( $200\text{ cm}^3$ )分5层间隔 $10\text{ cm}$ 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 $105\ ^{\circ}\text{C}$ 的烘箱内烘干 $12\text{ h}$ , 取出称质量, 计算出各样地 $0\text{--}50\text{ cm}$ 土层土壤质量含水量; 然后在每一个样方随机选择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—3个叶片, 用于芦苇叶片光合特征和叶性状的调查。

**1.2.1.1 光合特征值测定** 选择晴朗天气的9:00—12:00对标记过的芦苇进行植物气体交换等参数的测定, 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 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $\text{CO}_2$ 浓度约为 $340\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ , 流速设定为 $750\ \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ , 相对湿度(*RH*)保持在60%—70%, 叶温(*T<sub>leaf</sub>*)保持在 $15\text{--}20\ ^{\circ}\text{C}$ 。选取每个植株中端展开的4片成熟健康叶片分别测定叶片的净光合速率(*P<sub>n</sub>*)、蒸腾速率(*T<sub>r</sub>*)等参数, 待数据稳定后读取数据。

**1.2.1.2 芦苇种群PAR的测定** 与光合参数测定同一天, 用手持光量子计(3415F, 3415F, Spectrum technologies, Aurora, USA)于9:00—11:00对3个样地内芦苇种群的上方(植株顶端 $10\text{ cm}$ )、中层(介于上方和地表的中间)和地表(距离地面 $10\text{ cm}$ )处进行PAR测定, 重复3次, 计算平均值(韩玲等, 2016)。

**1.2.1.3 比叶面积测定** 将测定光合作用的叶片装入信封迅速带回实验室, 用便携式激光叶面积仪(CI-202, Walz, Camas, USA)扫描每个叶片, 利用Image软件计算扫描的单叶片面积, 最后将叶片装入信封, 于 $80\ ^{\circ}\text{C}$ 烘箱中烘干 $48\text{ h}$ , 称质量(精度 $0.000\ 1\text{ g}$ )。比叶面积用叶面积和叶干质量的比值表示。

**1.2.1.4 叶厚度测定** 使用游标卡尺测量(精确到 $0.01\text{ mm}$ ), 测量时避开叶脉, 并尽量选择叶片中心部位, 每个个体在不同部位测量5次, 最后取平均值为该个体的叶片厚度。

**1.2.1.5 土壤盐分测定** 用电导法测定土壤含盐量, 在室温下称取过 $2\text{ mm}$ 筛的风干土样 $10\text{ g}$ , 加 $50\text{ mL}$ 去 $\text{CO}_2$ 蒸馏水(水土质量比为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(张雅琼等, 2010)。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。

### 1.2.2 叶绿素荧光参数测定

对各样地芦苇叶片现场进行叶绿素荧光参数测定, 采用调制式IMAGING-PAM叶绿素荧光仪(Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany)测定叶绿素荧光参数, 手动设置光化光强度为植物正常光强 $1\,200\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 叶片先经暗适应30 min, 测定初始荧光产量( $F_0$ )和最大荧光产量( $F_m$ ), 随后打开光化光, 在软件的Kinetics窗口检测各叶绿素荧光参数的荧光诱导曲线, 相应的数据可直接从Report窗口导出。相关的叶绿素荧光参数为光化学猝灭系数( $Q_p$ ), 非光化学猝灭系数( $NPQ$ ), 非调节性能量耗散的量子产量( $Y(NO)$ ), 调节性能量耗散的量子产额( $Y(NPQ)$ ), 实际光合效率( $Y(\text{II})$ ), 具体操作参考Schreiber等(1994)和Schreiber(2004)的方法;

$$(1) Q_p = (F_m' - F_s) / F_v' = 1 - (F_s - F_0') / (F_m' - F_0')$$

$$(2) NPQ = (F_m - F_m') / F_m' = F_m / F_m' - 1$$

$$(3) \text{PSII实际光合效率 } Y(\text{II}) = \Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_t) / F_m'$$

$$(4) \text{PSII非调节性能量耗散的量子产量 } Y(NO) = 1 / (NPQ + 1 + qL (F_m / F_0 - 1))$$

$$(5) \text{PSII调节性能量耗散的量子产量 } Y(NPQ) = 1 - Y(\text{II}) - Y(NO)$$

### 1.3 数据处理

对不同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, 对芦苇的比叶面积( $SLA$ )和调节性能量耗散的量子产额( $Y(NPQ)$ )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 $SLA$ 和 $Y(NPQ)$ 的关系进行研究, 对不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, 显著性水平设为0.05。实验数据分析采用SPSS 16.0软件进行, 用SigmaPlot 10.0和Excel 2013软件绘图。

## 2 结果和分析

### 2.1 不同样地湿地群落生物学特征和土壤理化性质

不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、光合有效辐射( $PAR$ )和土壤电导率在3个观测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, 且地上生物量和高度增加十分显著。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, 不存在水盐双重胁迫。表明在3个样地中, 样地III的生境条件更适宜芦苇种群的生长。

### 2.2 芦苇叶性状特征和光合特性分析

如表2所示, 随着土壤水分含量的增加, 芦苇的叶面积( $LA$ )、净光合速率( $P_n$ )和蒸腾速率( $T_r$ )均呈增加趋势, 从样地I到样地III分别增加了2.73、1.17和0.17倍; 芦苇的叶厚度呈减小趋势, 从样地I到样地III分别减少了25%; 比叶面积( $SLA$ )呈先增加后减少的趋势, 总体增加了1.02倍; 叶干质量呈现先减小后增加的趋势, 总体增加了0.85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, 可以较好地适应特殊生境条件。

**表1** 不同样地的湿地群落生物学特征和土壤特性(平均值±标准误差)

**Table 1** Physiological and soil characteristics of wetland community in three sampling plots (mean ± SE)

样地 Plot	土壤含水量 Soil moisture content (%)	土壤电导率 Soil electrical conductivity ( $\text{ms}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	$PAR$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	高度 Height (cm)	地上生物量 Aboveground biomass ( $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ )
I	$28.94 \pm 1.45^{\text{c}}$	$2.44 \pm 0.12^{\text{a}}$	$1\,236.3 \pm 3.78^{\text{c}}$	$141.80 \pm 7.09^{\text{c}}$	$1\,088.12 \pm 54.40^{\text{c}}$
II	$45.97 \pm 2.30^{\text{b}}$	$1.85 \pm 0.09^{\text{b}}$	$866.0 \pm 4.43^{\text{b}}$	$191.60 \pm 9.58^{\text{b}}$	$1\,759.36 \pm 87.97^{\text{b}}$
III	$76.81 \pm 3.84^{\text{a}}$	$0.65 \pm 0.03^{\text{c}}$	$587.0 \pm 4.99^{\text{a}}$	$328.80 \pm 16.64^{\text{a}}$	$3\,195.32 \pm 159.77^{\text{a}}$

$PAR$ , 光合有效辐射。同列不同小写字母表示样地间差异显著( $p < 0.05$ )。

$PAR$ , photosynthetically active radiation. Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among plots ( $p < 0.05$ ).

**表2** 不同样地芦苇叶性状与光合生理参数特征(平均值±标准误差)**Table 2** Leaf characteristics and physiological measures of *Phragmites australis* in different plots (mean ± SE)

样地 Plot	I	II	III
叶面积 Leaf area ( $\text{cm}^2$ )	$7.71 \pm 0.36^{\text{c}}$	$14.19 \pm 0.71^{\text{b}}$	$28.75 \pm 1.44^{\text{a}}$
叶厚度 Leaf thickness (mm)	$0.36 \pm 0.02^{\text{a}}$	$0.32 \pm 0.02^{\text{b}}$	$0.27 \pm 0.01^{\text{c}}$
叶干质量 Leaf dry mass (g)	$0.39 \pm 0.02^{\text{b}}$	$0.22 \pm 0.01^{\text{c}}$	$0.72 \pm 0.04^{\text{a}}$
比叶面积 Specific leaf area ( $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )	$19.77 \pm 0.99^{\text{c}}$	$64.50 \pm 3.23^{\text{a}}$	$39.93 \pm 2.00^{\text{b}}$
$P_n$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$3.39 \pm 0.17^{\text{c}}$	$4.41 \pm 0.22^{\text{b}}$	$7.34 \pm 0.37^{\text{a}}$
$T_r$ ( $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$1.00 \pm 0.05^{\text{b}}$	$1.04 \pm 0.05^{\text{b}}$	$1.17 \pm 0.06^{\text{a}}$

$P_n$ , 净光合速率;  $T_r$ , 蒸腾速率。同行不同小写字母表示样地间差异显著( $p < 0.05$ )。

$P_n$ , net photosynthetic rate;  $T_r$ , transpiration rate. Lowercase letters in the same line indicate significant differences among plots ( $p < 0.05$ ).

**表3** 不同样地芦苇叶片叶绿素荧光特征(平均值±标准误差)**Table 3** Leaf chlorophyll fluorescences of *Phragmites australis* in different plots (mean ± SE)

样地 Plot	$Y(\text{II})$	$Q_p$	$NPQ$	$Y(NO)$	$Y(NPQ)$
I	$0.21 \pm 0.01^{\text{c}}$	$0.42 \pm 0.02^{\text{b}}$	$0.45 \pm 0.02^{\text{a}}$	$0.29 \pm 0.01^{\text{a}}$	$0.50 \pm 0.03^{\text{a}}$
II	$0.25 \pm 0.01^{\text{b}}$	$0.60 \pm 0.03^{\text{a}}$	$0.43 \pm 0.02^{\text{a}}$	$0.30 \pm 0.02^{\text{a}}$	$0.45 \pm 0.02^{\text{b}}$
III	$0.36 \pm 0.02^{\text{a}}$	$0.65 \pm 0.03^{\text{a}}$	$0.34 \pm 0.02^{\text{b}}$	$0.28 \pm 0.01^{\text{a}}$	$0.36 \pm 0.02^{\text{c}}$

$Y(\text{II})$ , 实际光合效率;  $Q_p$ , 光化学淬灭系数;  $NPQ$ , 非光化学猝灭系数;  $Y(NO)$ , 非调节性能量耗散的量子产额;  $Y(NPQ)$ , 调节性能量耗散的量子产额。同行不同小写字母表示样地间差异显著( $p < 0.05$ )。

$Y(\text{II})$ , the actual photochemical efficiency of PSII;  $Q_p$ , photochemical quenching;  $NPQ$ , the quantum yield of regulated energy dissipation;  $Y(NO)$ , the quantum yield of non-regulated energy dissipation;  $Y(NPQ)$ , the quantum yield of regulated energy dissipation. Lowercase letters in the same column indicate significant differences among plots ( $p < 0.05$ ).

### 2.3 不同土壤水分条件下芦苇叶片叶绿素荧光参数分析

如表3所示, 随着土壤水分含量的增加, 实际光合效率( $Y(\text{II})$ )和光化学淬灭系数( $Q_p$ )均呈增加趋势, 从样地I到样地III分别增加了0.71和0.55倍, 非光化学淬灭系数( $NPQ$ )和调节性能量耗散的量子产额( $Y(NPQ)$ )均呈减少趋势, 从样地I到样地III分别减少了24%和28%, 非调节性能量耗散的量子产额( $Y(NO)$ )呈先增加后减少的趋势, 总体减少了3.6%。表明芦苇为适应特殊生境, 适时调整PSII天线色素吸收光能的分配, 以保护自身正常生长和繁殖。

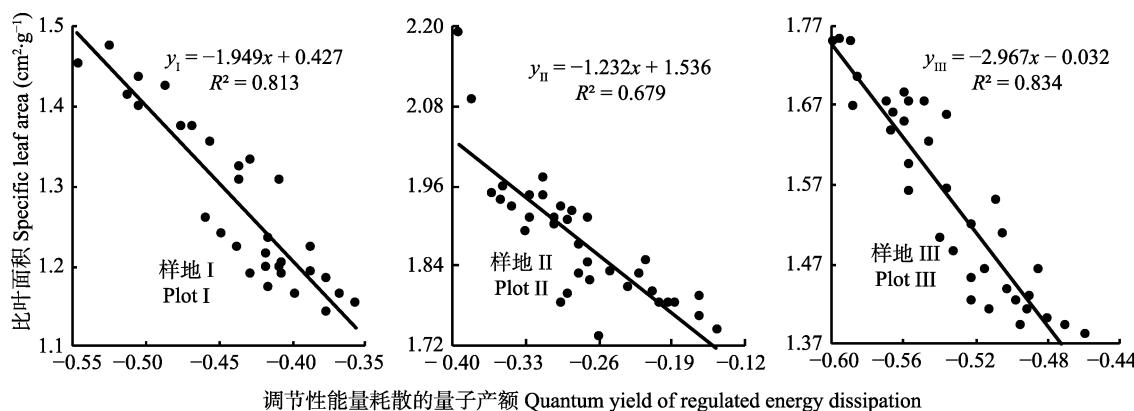
### 2.4 芦苇SLA和叶片Y(NPQ)的关系分析

不同水分条件下芦苇比叶面积(SLA)与Y(NPQ)

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SLA与 $Y(NPQ)$ 在样地I和III呈极显著负相关关系( $y_I = -1.949x + 0.427$ ,  $R^2 = 0.813$ ,  $p < 0.01$ ,  $y_{\text{III}} = -2.967x - 0.032$ ,  $R^2 = 0.834$ ,  $p < 0.01$ , 图1), 在样地II, 二者呈显著负相关关系( $y_{\text{II}} = -1.232x + 1.536$ ,  $R^2 = 0.679$ ,  $p < 0.05$ , 图1)。表明随着土壤水分逐渐增加, 芦苇的SLA逐渐增加,  $Y(NPQ)$ 逐渐减少, 二者在样地I和III呈极显著负相关关系( $p < 0.01$ ), 在样地II呈显著的负相关关系( $p < 0.05$ ), 样地II生境是芦苇植株的SLA增加和 $Y(NPQ)$ 减小的过渡区域。

### 2.5 不同样地芦苇叶片中PSII量子产量的转化

不同水分条件下芦苇叶片中PSII量子产量转化

**图1** 不同样地芦苇比叶面积(SLA)与调节性能量耗散的量子产额(Y(NPQ))之间关系。**Fig. 1** Relationship between specific leaf area (SLA) and quantum yield of regulated energy dissipation (Y(NPQ)) of *Phragmites australis* at three sampling plots.

doi: 10.17521/cjpe.2017.0005

存在显著差异( $p < 0.05$ , 图2)。随着土壤水分含量的增加, 在芦苇叶片吸收光能一定的条件下, 光系统II光化学量子产量( $Y(\text{II})$ )所占比例呈增加趋势, 用于热耗散的调节性能量耗散的量子产额( $Y(NPQ)$ )比例呈减少趋势, PSII中荧光和不依赖光的基础热耗散量( $Y(NO)$ )的比例呈先增加后减少的趋势。表明芦苇为适应特殊生境, 适时调整叶片吸收的光能在光合作用、叶绿素荧光和热三方面的分配比例, 实现自我保护和正常生长繁殖的机制。

### 3 讨论

叶片功能性状作为联系植物生理适应性和环境梯度间的桥梁, 叶片热耗散是叶片的功能之一, 能够将过剩的能量以热的形式耗散掉, 是一种重要的光破坏防御机制(Demming-Adams & Adams, 2006),  $SLA$ 和叶片热耗散等功能性状影响着叶片的水分供应、存储以及光合速率(Scoffoni *et al.*, 2011; Ogburn & Edwards, 2012)。本研究发现, 不同水分和盐分条件下的湿地群落, 在样地I和III, 芦苇 $SLA$ 与 $Y(NPQ)$ 呈极显著负相关关系( $p < 0.01$ ), 在样地II,  $SLA$ 与 $Y(NPQ)$ 仅呈显著负相关关系( $p < 0.05$ )。土壤水分和盐分的差异性变化导致湿地群落特征改变, 进而改变植物叶片性状, 使其调整自身构造增加自我保护能力。

#### 3.1 土壤含水量胁迫条件下湿地植物芦苇 $SLA$ 与 $Y(NPQ)$ 的关联性

在土壤水分胁迫条件下, 叶片热耗散是植物光保护作用的核心(Komura *et al.*, 2010), 植物常通过降低生长速率, 改变生物量分配形成低 $SLA$ , 关闭气孔以降低蒸腾等一系列生理生态适应机制和策略,

应对不同程度的水分胁迫(龚吉蕊等, 2009)。湿地群落土壤含水量最小的样地I, 群落高度和地上生物量最小(表1), 在实验过程中发现芦苇植株间无明显的干扰和遮光现象, 光照强烈使得土壤水分潜在蒸散较大, 土壤电导率(EC)和PAR最大(表1), 盐胁迫引起土壤水势降低, 诱导植物发生水分胁迫(Kang & Zhang, 2004; 李荣等, 2015), 芦苇面临水盐双重胁迫的环境压力, 若将有限资源投入到叶面积上不但延缓了叶片的散热时间, 还加重了植株的蒸腾失水, 使其处于不利的竞争态势(庄瑶等, 2010), 因此, 芦苇植株倾向于选择小而厚的叶片, 形成了尽可能小的 $SLA$ (表2), 将更多的干物质用于构建保卫组织, 叶片厚度增加使得水分运输的阻力加剧, 从而实现较低 $T_r$ (表2), 促进了叶片对过剩热能的耗散, 形成较高的非光化学淬灭 $NPQ$ (表3), 用于热耗散的 $Y(NPQ)$ 比例(图2)表现为最大, 导致 $SLA$ 与 $Y(NPQ)$ 间形成了极显著负相关关系( $p < 0.01$ , 图1)。主要原因如下: (1)该生境光照最强(表1), 芦苇一方面选择增加叶厚度, 既通过增大水蒸气进出表皮阻力实现低叶片 $T_r$ (表2), 减少植物内部的水分散失(Ogburn & Edwards, 2012), 且厚叶片较长的栅栏细胞和更多的细胞层数能减少光辐射的穿透量, 又避免了强光对叶片的伤害(于鸿莹等, 2014); (2)该生境是土壤含水量最低的样地I, 为了降低水盐胁迫共同作用下叶片水力功能紊乱和脱水的风险, 芦苇选择增加叶厚度的同时减少叶面积, 形成低 $SLA$ (表2), 而相对小的叶片具有较高的热交换能力, 实现植株通过自身调节机制耗散掉过剩的光能达到自我保护的目的, 与李玉霖等(2005)关于“低 $SLA$ 植物能够更好地适应资源贫瘠和干旱的环境”的结论一致, 体现了

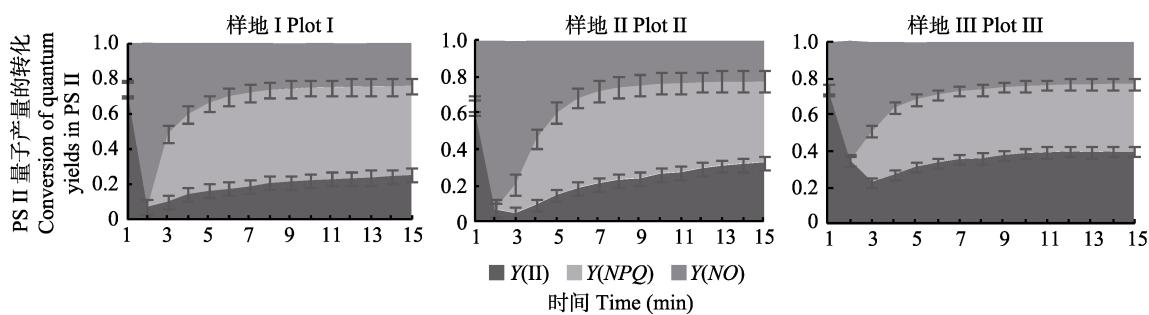


图2 不同样地芦苇叶片中PSII量子产量的转化(平均值±标准偏差)。 $Y(\text{II})$ , 光系统II光化学量子产量;  $Y(\text{NO})$ , PSII中荧光和不依赖光的基础热耗散量子产量;  $Y(NPQ)$ , PSII中用于热耗散的调节性能量耗散的量子产量。光合有效辐射=  $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

**Fig. 2** Changes in quantum yields (PSII) of reed leaves at three sampling plots (mean  $\pm$  SD).  $Y(\text{II})$ , photochemical quantum yields in PSII;  $Y(\text{NO})$ , quantum yield of fluorescence and light-independent constitution thermal dissipation;  $Y(NPQ)$ , quantum yield of thermal dissipation used in regulatory energy dissipation. Photosynthetically active radiation =  $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

芦苇通过环境因子对叶片特性的塑造和能量的合理分配, 提高应对水盐胁迫、维持生长和自我保护的能力。

### 3.2 土壤含水量饱和条件下湿地植物芦苇 $SLA$ 与 $Y(NPQ)$ 的关联性

异质性环境条件下, 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叶片性状, 使自身能更好地适应异质性资源(龚容和高琼, 2015),  $SLA$ 是植物叶片的重要性状, 反映其对不同环境的适应策略和植物获得资源的能力(胡耀升等, 2015)。在样地III, 湿地群落高度和地上生物量最大(表1), 植株之间产生了强烈的邻体干扰, 群落冠层下方的 $PAR$ 更少(表1), 光竞争成为植被生长中面对的首要问题, 为了保证自身的生理活性和体内水分的动态平衡, 芦苇通过增加叶面积, 减小叶厚度进行叶内生物量的权衡分配和叶片构型塑造的调整, 形成了大而薄的叶片和较高的 $SLA$ (表2), 大叶增加了叶片捕光面积, 从而提高了叶片的 $T_r$ 和净光合速率(表2), 大叶片具有更厚的叶边缘, 厚的叶边缘会阻止叶片与周围的空气进行热量交换(Givnish, 1978), 使得用于热耗散的能量 $Y(NPQ)$ 更多地分配给叶片的光合作用, 因而光化学淬灭系数 $Q_p$ 的值较大,  $Y(NPQ)$ 所占比例最小, 实际光合效率 $Y(II)$ 比例最大(图2), 导致 $SLA$ 与 $Y(NPQ)$ 间形成了极显著负相关关系( $p < 0.01$ , 图1)。主要原因如下: (1)该样地中芦苇株高和地上生物量最大(表1), 邻体间遮光严重, 为了保证在有限的光环境中最大的碳同化速率和 $T_r$ , 芦苇叶片需加强面积营养物质投资, 降低叶片厚度形成较高的 $SLA$ , 增加捕光面积以获得最大的净光合速率, 实现 $Y(II)$ 最大化(表3; 图2), 而薄叶片能够使 $CO_2$ 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(Hultine & Marshall, 2000; 宋璐璐等, 2012), 进而提高芦苇植株的生存适合度和群落竞争力; (2)样地III中土壤含水量充足,  $EC$ 值最小(表1), 芦苇生长环境良好, 因而 $Y(NPQ)$ 的分配比例降低, 而用于光合作用的能量 $Y(NO)$ 比例增加(图2), 且较小的叶厚度也能满足较高 $T_r$ 的水分需求, 芦苇以有限的生物量形成较高 $SLA$ 的叶片, 以确保植物自身资源积累与耗散以及水分的收支平衡, 从而保证芦苇种群的顺利繁衍和更新。

叶形态和生理特性在植物碳同化、水分关系和能量平衡等方面有重要作用, 决定了叶片功能属性在不同环境条件下的差异(Wright *et al.*, 2004; Poorter & Bongers, 2006)。随着土壤含水量的增加, 样地II是湿地群落环境中群落高度、 $PAR$ 、地上生物量和地表土壤水分、理化过程和强度均处于过渡区, 芦苇株丛间的干扰强度减弱、土壤水分条件和太阳辐射基本能够满足植物的生存, 若仍生长较大的叶面积则有可能导致呼吸和蒸腾成本更高, 不利于其光合碳获取能力最大化(Wright *et al.*, 2002; 刘明虎等, 2013), 为了增强生境适合度芦苇选择了适中的叶面积和叶厚度, 叶干质量最低继而形成了高 $SLA$ (表2), 此时 $EC$ 值有所降低, 但与样地III(表1)相比,  $EC$ 值依旧过大, 不利于芦苇植株的生长和繁殖, 为了适应特殊生境维持自身生长和繁殖, 相比样地I芦苇一方面增加物质积累, 提高净光合速率(表2), 使得实际光合效率 $Y(II)$ 随之增加(表3; 图2), 另一方面减少由热耗散引起能量消耗, 降低非光化学淬灭( $NPQ$ )和非调节性能量耗散( $Y(NPQ)$ )的能量分配(表3; 图2), 因此, 使得 $SLA$ 与 $Y(NPQ)$ 之间仅呈现显著的负相关关系(图1), 体现了在植物形态上和功能上为适应特定生境条件而产生的一种自我保护的生存策略。

### 4 结论

植物在叶片形态特征(如叶面积、 $SLA$ 等)和光合生理特征(如 $P_n$ 、 $T_r$ 、气孔导度等)上存在着显著的种间和种内差异(Wright *et al.*, 2004), 为了适应多变的环境, 植物需对形态、结构、生理生化活动进行调节来适应环境的改变, 是长期自然选择的结果(任青吉等, 2015)。本研究发现, 芦苇种群的叶性状对水盐条件具有较高的敏感性, 随着湿地土壤水盐含量的改变, 面临水盐双重胁迫的生境, 芦苇植株选择小且厚的叶片形成低 $SLA$ , 增加叶片热耗散能力以确保植物自身碳和水分的收支动态平衡; 在土壤水分供给充足的生境, 芦苇选择了大且薄的叶片形成较高的 $SLA$ , 使得用于热耗散的 $Y(NPQ)$ 的比例减少, 增加叶片蒸腾速率来提高水分输导能力, 实现了 $Y(II)$ 的最大化, 保证了植物正常生长和繁殖。这种通过叶片构型调控能量的积累与耗散途径, 对于探索不同植物功能结构、优化资源配置、防御和抗胁迫的生活史策略具有重要的生态意义, 也是植物

在环境胁迫生境下的一种自我保护的存活机制。

**基金项目** 国家自然科学基金(41461013 和 91125014)。

## 参考文献

- Amoros-Lopez J, Gomez-Chova L, Vila-Frances J, Alonso L, Calpe J, Moreno J, del Valle-Tascon S (2008). Evaluation of remote sensing of vegetation fluorescence by the analysis of diurnal cycles. *International Journal of Remote Sensing*, 29, 5423–5436.
- Baker NR (1991). A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiologia Plantarum*, 81, 563–570.
- Dang JJ, Zhao CZ, Li J, Hou ZJ, Dong XG (2015). Relationship between leaf traits of *Melica przewalskyi* and slope aspects in alpine grassland of Qilian Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 23–31. (in Chinese with English abstract) [党晶晶, 赵成章, 李钰, 侯兆疆, 董小刚 (2015). 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, 39, 23–31.]
- Demmig-Adams B, Adams WW III (2006). Photoprotection in an ecological context: The remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytologist*, 172, 11–21.
- Deng JM, Li T, Wang GX, Liu J, Yu ZL, Zhao CM, Ji MF, Zhang Q (2008). Trade-offs between the metabolic rate and population density of plants. *PLOS ONE*, 3, e1799. doi: 10.1371/journal.pone.0001799.
- Givnish TJ (1978). Ecological aspects of plant morphology: Leaf form in relation to environment. *Acta Biotheoretica*, 27, 83–142.
- Gong JR, Huang YM, Ge ZW, Duan QW, You X, An R, Zhang XS (2009). Ecological responses to soil water content in four hybrid *Populus* clones. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 387–396. (in Chinese with English abstract) [龚吉蕊, 黄永梅, 葛之蔚, 段庆伟, 尤鑫, 安然, 张新时 (2009). 4种杂交杨对土壤水分变化的生态学响应. 植物生态学报, 33, 387–396.]
- 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 Chinese with English 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.]
- Han L, Zhao CZ, Xu T, Feng W, Duan BB, Zheng HL (2016). Trade-off between leaf size and vein density of *Achnatherum splendens* in Zhangye wetland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 788–797. (in Chinese with English abstract) [韩玲, 赵成章, 徐婷, 冯威, 段贝贝, 郑慧玲 (2016). 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, 40, 788–797.]
- Hu WH, Zhang SS, Xiao YA, Yan XH (2015). Physiological responses and photo-protective mechanisms of two *Rhododendron* plants to natural sunlight after long term shading. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 1093–1100. (in Chinese with English abstract) [胡文海, 张斯斯, 肖宜安, 闫小红 (2015). 两种杜鹃花属植物对长期遮阴后全光照环境的生理响应及其光保护机制. 植物生态学报, 39, 1093–1100.]
- Hu YS, Mo XY, Liu YH (2015). Specific leaf area and its influencing factors of forests at different succession stages in Changbai Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 1480–1487. (in Chinese with English abstract) [胡耀升, 么旭阳, 刘艳红 (2015). 长白山森林不同演替阶段比叶面积及其影响因子. 生态学报, 35, 1480–1487.]
- Hultine KR, Marshall JD (2000). Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. *Oecologia*, 123, 32–40.
- Kang SZ, Zhang JH (2004). Controlled alternate partial root-zone irrigation: Its physiological consequences and impact on water use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 55, 2437–2446.
- Knight CA, Ackerly DD (2003). Evolution and plasticity of photosynthetic thermal tolerance, specific leaf area and leaf size: Congeneric species from desert and coastal environments. *New Phytologist*, 160, 337–347.
- Komura M, Yamagishi A, Shibata Y, Iwasaki I, Itoh S (2010). Mechanism of strong quenching of photosystem II chlorophyll fluorescence under drought stress in a lichen, *Physciella melanchra*, studied by subpicosecond fluorescence spectroscopy. *Biochim Biophys Acta*, 1797, 331–338.
- Kramer DM, Johnson G, Kiirats O, Edwards GE (2004). New fluorescence parameters for the determination of  $Q_A$  redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research*, 79, 209–218.
- Li L, Zhou DW, Sheng LX (2011). Density dependence-determined plant biomass allocation pattern. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 1579–1589. (in Chinese with English abstract) [黎磊, 周道伟, 盛连喜 (2011). 密度制约决定的植物生物量分配格局. 生态学杂志, 30, 1579–1589.]
- Li R, Jiang ZM, Zhang SX, Cai J (2015). A review of new research progress on the vulnerability of xylem embolism of woody plants. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 838–848. (in Chinese with English abstract) [李荣, 姜在民, 张硕新, 蔡靖 (2015). 木本植物木质部栓塞脆弱性研究新进展. 植物生态学报, 39, 838–848.]
- Li YL, Cui JY, Su YZ (2005). Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 304–311. (in Chinese with English abstract) [李玉霖, 崔建垣, 苏永中 (2005). 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较. 生态学报, 25, 304–311.]
- Liu MH, Xin ZM, Xu J, Sun F, Dou LJ, li YH (2013). Influence

- of leaf size of plant on leaf transpiration and temperature in arid regions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 436–442. (in Chinese with English abstract) [刘明虎, 辛智鸣, 徐军, 孙非, 窦立军, 李永华 (2013). 干旱区植物叶片大小对叶表面蒸腾及叶温的影响. 植物生态学报, 37, 436–442.]
- Luo XG (2003). The discussion and analysis of Qinwangchuan irrigated area drainage and salinization prevention question. *The Agriculture of Gansu*, (12), 89. (in Chinese) [罗星光 (2003). 秦王川灌区排水和盐渍化防治问题的探讨与分析. 甘肃农业, (12), 89.]
- Ogburn RM, Edwards EJ (2012). Quantifying succulence: A rapid, physiologically meaningful metric of plant water storage. *Plant, Cell & Environment*, 35, 1533–1542.
- Poorter L, Bongers F (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87, 1733–1743.
- Qi ZW, Jiang N, Gao YN, Li Y, Wang KY, Zhang C (2016). Responses of photosynthesis of *Phragmites australis* to water-salt indicators of soil in Dongtan wetlands, Chongming Island. *Wetland Island*, 14, 538–545. (in Chinese with English abstract) [戚志伟, 姜楠, 高艳娜, 李艳, 王开运, 张超 (2016). 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, 14, 538–545.]
- Ren QJ, Li HL, Pu 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. (in Chinese with English abstract) [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.]
- Rozema J (1996). *Biology of Halophytes: Halophytes and Biosaline Agriculture*. Marcel Dekker, New York. 17–30.
- Schreiber U (2004). Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: An overview. In: Papageorgiou GC, Govindjee eds. *Chlorophyll a Fluorescence*. Springer, Heidelberg, Germany. 279–319.
- Schreiber U, Bilger W, Neubauer C (1994). Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. In: Schulze ED, Caldwell MM eds. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin. 49–70.
- Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard H, Sack L (2011). Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: Relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiology*, 156, 832–843.
- Shi Y, Wen ZM, Gong SH, Song G, Zhen Y, Ding M (2012). Trait variations along a climatic gradient in hilly area of Loess Plateau. *Research of Soil and Water Conservation*, 19(1), 107–111, 116. (in Chinese with English abstract) [施宇, 温仲明, 龚时慧, 宋光, 郑颖, 丁曼 (2012). 黄土丘陵区植物功能性状沿气候梯度的变化规律. 水土保持研究, 19(1), 107–111, 116.]
- Song LL, Fan JW, Wu SH, Zhong HP, Wang N (2012). Response characteristics of leaf traits of common species along an altitudinal gradient in Hongchiba grassland, Chongqing. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 2759–2767. (in Chinese with English abstract) [宋璐璐, 樊江文, 吴绍洪, 钟华平, 王宁 (2012). 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, 32, 2759–2767.]
- Westoby M, Wright IJ (2003). The leaf size-twig size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia*, 135, 621–628.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JH, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Wright IJ, Westoby M, Reich PB (2002). Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, 90, 534–543.
- Xiang F, Zhou Q, Tian XR, Chen GX, Xiao Y (2014). Leaf morphology and PSII chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Sinosenecio jishouensis* in different habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 337–344. (in Chinese with English abstract) [向芬, 周强, 田向荣, 陈功锡, 肖艳 (2014). 不同生境吉首蒲儿根叶片形态和叶绿素荧光特征的比较. 生态学报, 34, 337–344.]
- Yu HY, Chen YT, Xu ZZ, Zhou GS (2014). Analysis of relationships among leaf functional traits and economics spectrum of plant species in the desert steppe of Nei Mongol. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1029–1040. (in Chinese with English abstract) [于鸿莹, 陈莹婷, 许振柱, 周广胜 (2014). 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, 38, 1029–1040.]
- Yu WY, Ji RP, Feng Rui, Wu JW, Zhao XL, Zhang YS (2014). Advances in simulation of reed wetland evapotranspiration based on multiple time and space scales. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 1388–1394. (in Chinese with English abstract) [于文颖, 纪瑞鹏, 冯锐, 武晋雯, 赵先丽, 张玉书 (2014). 芦苇湿地多时空尺度蒸散模拟研究进展. 生态学杂志, 33, 1388–1394.]
- Zhang C, Zhan DX, Zhang PP, Zhang YL, Luo HH, Zhang WF (2014). Responses of photorespiration and thermal dissipation in PSII to soil water in cotton bracts. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 387–395. (in Chinese with English abstract) [张超, 占东霞, 张鹏鹏, 张亚黎, 罗宏海, 张旺锋 (2014). 棉花苞叶光呼吸和PSII热耗散对土壤水分的响应. 植物生态学报, 38, 387–395.]
- Zhang YQ, Liang CZ, Wang W, Wang LX, Peng JT, Yan JC,

- Jia JZ (2010). Soil salinity and *Achnatherum splendens* distribution. *Chinese Journal of Ecology*, 29, 2438–2443. (in Chinese with English abstract) [张雅琼, 梁存柱, 王炜, 王立新, 彭江涛, 闫建成, 贾成朕 (2010). 茛芨草群落土壤盐分特征. 生态学杂志, 29, 2438–2443.]
- Zhu QH, Xia HX, Xie HH, Li Q, Ding WQ (2013). Response of *Acorus tatarinowii* in chlorophyll fluorescence to flooding stress. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 44, 1494–1499. (in Chinese with English abstract) [朱启红, 夏红霞, 谢海航, 李强, 丁武泉 (2013). 石菖蒲叶绿素荧光特性对淹水胁迫的响应. 海洋与湖沼, 44, 1494–1499.]
- Zhuang Y, Sun YX, Wang ZS, Yang LL, Deng ZF, Yao ZG, An SQ (2010). Research advances in ecotypes of *Phragmites australis*. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 2173–2181. (in Chinese with English abstract) [庄瑶, 孙一香, 王中生, 杨琳璐, 邓自发, 姚志刚, 安树青 (2010). 芦苇生态型研究进展. 生态学报, 30, 2173–2181.]

责任编辑: 彭长连 责任编辑: 李 敏



扫码向作者提问